Modèles de distribution et changements environnementaux : Application aux faunes d'échinides de l'océan Austral et écorégionalisation

Salomé Fabri-Ruiz

▶ **To cite this version:**

Salomé Fabri-Ruiz. Modèles de distribution et changements environnementaux : Application aux faunes d'échinides de l'océan Austral et écorégionalisation. Biodiversité et Ecologie. Université Bourgogne Franche-Comté; Université libre de Bruxelles (1970-..), 2018. Français. NNT : 2018UBFCK070 . tel-02063427

HAL Id: tel-02063427

https://theses.hal.science/tel-02063427

Submitted on 11 Mar 2019

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.

UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE FRANCHE-COMTÉ
École Doctorale n°554 – Environnement Santé

UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES
Faculté des Sciences

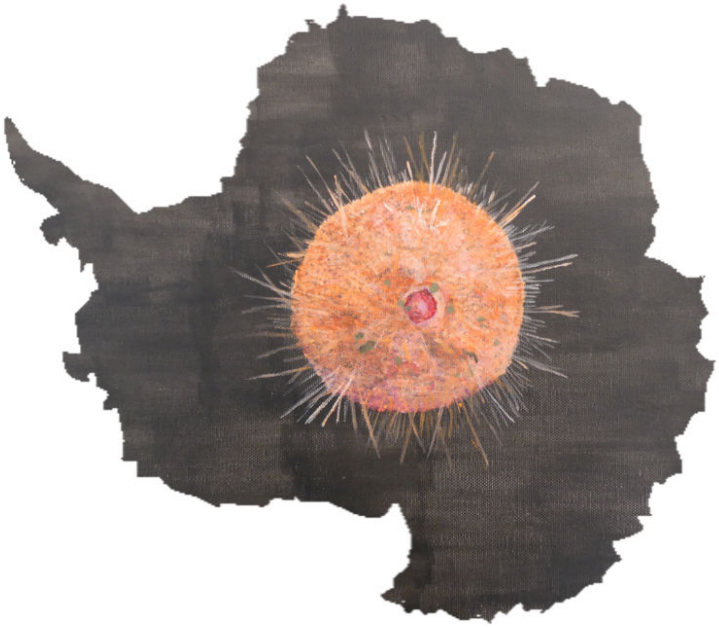
THÈSE DE DOCTORAT EN SCIENCE DE LA VIE

2018

Salomé Fabri-Ruiz

Modèles de distribution et changements environnementaux : Application aux faunes d'échinides de l'océan Austral et écorégionalisation

Sous la direction de Thomas Saucède et de Bruno Danis



Modèles de distribution et changements environnementaux : Application aux faunes d'échinides de l'océan Austral et écorégionalisation

THÈSE DE DOCTORAT EN SCIENCE DE LA VIE

Présentée en vue de l'obtention du grade de
Docteure de l'Université de Bourgogne Franche-Comté et de l'Université Libre de Bruxelles

Soutenue publiquement le 7 décembre 2018 devant le jury composé de :

Eric Thiébaut, Professeur	UPMC (Paris)	Rapporteur
Bernard Hugueny, Directeur de recherche	IRD (Toulouse)	Rapporteur
Sophie Montuire, Professeure, Présidente du jury	UBFC (Dijon)	Examinatrice
Marius Gilbert, Chercheur FNRS, Secrétaire	ULB (Bruxelles)	Examinateur
Thomas Saucède, Maitre de conférences	UBFC (Dijon)	Directeur de thèse
Bruno Danis, Professeur	ULB (Bruxelles)	Co-directeur de thèse

Résumé

Les modifications environnementales qui affectent aujourd'hui les milieux marins recouvrent des problématiques scientifiques et sociétales majeures, d'autant que ces changements devraient s'accélérer au cours du 21ème siècle. Comprendre et anticiper la réponse de la biodiversité marine à ces changements représente un enjeu scientifique d'actualité. Les approches biogéographiques et macroécologiques constituent un cadre scientifique dans lequel il est possible d'étudier, de décrire, et de comprendre les motifs de distribution des espèces à large échelle et d'estimer leur évolution possible face aux changements environnementaux. C'est notamment le cas dans l'océan Austral où les effets du changement climatique se font déjà sentir et où les modifications environnementales associées pourraient avoir des effets profonds sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Malgré de récents efforts d'échantillonnage, nos connaissances sur la distribution des espèces dans l'océan Austral comptent encore de nombreuses lacunes attribuables au caractère récent des découvertes, à l'isolement et à l'éloignement de cet océan d'accès difficiles.

Dans ce contexte, les objectifs de cette thèse consistaient à mieux comprendre les motifs de distribution d'espèces à l'échelle de l'océan Austral, à mettre en évidence les facteurs qui en sont à l'origine et enfin, à évaluer l'impact du changement climatique sur leur distribution. Pour cela, différents types de modèles de niche écologique (MNE) ont été employés. Les échinides (oursins), organismes communs des communautés benthiques de l'océan Austral ont servi de modèle d'étude pour ce travail. Afin de générer des MNE, notamment de type corrélatif, une base de données d'occurrence des espèces d'échinide a été actualisée. L'effort d'échantillonnage a ainsi pu être cartographié et quantifié pour l'ensemble de l'océan Austral ; il s'est révélé très hétérogène, principalement concentré aux abords des zones peu profondes et des bases scientifiques. Cela peut générer des biais dans la qualité et la performance prédictive des MNE ainsi que dans les projections spatiales associées. La robustesse des MNE corrélatifs a donc été testée au regard de l'effort d'échantillonnage mais aussi en tenant compte de la taille des niches écologiques des espèces étudiées ainsi que des contraintes biogéographiques existantes. Cette approche a permis de souligner l'importance de certains facteurs abiotiques pour expliquer la distribution des espèces à large échelle. Il apparaît aussi qu'une meilleure qualité d'échantillonnage génère des MNE plus robustes mais que les résultats sont fortement dépendants de la taille des niches écologiques et de la présence de barrières biogéographiques.

Ces MNE individuels réalisés pour de nombreuses espèces ont été combinés entre eux et ont permis de définir dix écorégions à l'échelle de l'océan Austral qui se distinguent par leur composition faunique et leurs caractéristiques environnementales. Les résultats montrent une forte individualisation des faunes antarctiques par rapport aux régions subantarctiques ainsi que l'existence de liens fauniques entre l'Amérique du Sud et les îles subantarctiques d'une part, ainsi qu'entre la nouvelle Zélande et la mer de Ross de l'autre. Ils soulignent également l'importance de facteurs environnementaux comme la température de fond, la profondeur et la géomorphologie pour expliquer les motifs de distribution des espèces. Enfin, des modèles prédictifs futurs ont été produits sur la base du scénario RCP 8.5 du GIEC. Ils montrent que les régions subantarctiques

pourraient être particulièrement impactées par les changements environnementaux y compris au sein du réseau d'Aires Marines Protégées (AMP) mis en place dans l'océan Austral.

Les MNE corrélatifs ont fait l'objet de critiques récurrentes dans la littérature scientifique du fait de leur incapacité à prendre en compte les dynamiques biologiques liant espèce et environnement, et de leurs limites pour l'extrapolation des données et la production de projections futures. Des MNE de types mécanistiques reposant sur l'approche des *Dynamic Energy Budget* ont donc été produits pour l'espèce *Sterechinus neumayeri* (Meissner, 1900) grâce aux nombreuses connaissances acquises sur le développement et la croissance de l'espèce. La comparaison entre MNE corrélatifs et mécanistiques a permis d'apprécier leur complémentarité et de proposer des projections robustes pour la période actuelle. En revanche, les projections futures ont montré de fortes divergences entre modèles, soulignant la nécessité d'utiliser plusieurs approches de modélisation pour mieux comprendre la distribution des espèces à large échelle et évaluer l'impact du changement climatique sur la biodiversité marine de l'océan Austral.

Mots clés : Océan Austral, Modèles de niche écologique, Dynamic Energy Budget, Echinides, Changement climatique, Ecorégionalisation

Summary

Current environmental changes, which impact marine environments, cover major scientific and societal issues, especially as these environmental changes are expected to accelerate along the 21st century. Understanding and forecasting the response of marine biodiversity to these changes is a pregnant scientific issue. Biogeographic and macroecological approaches provide a scientific framework for that prupose. They allow describing and understanding species distribution patterns at large spatial scale as well as estimating their potential shift with regards to environmental change. This is particularly true in the Southern Ocean, where the effects of climate change are already occurring and where environmental changes could have a deep and manifold impact on the structure and functioning of marine ecosystems. Despite recent sampling efforts, our knowledge of the Southern Ocean species distributions still faces many shortcomings due to the rather recent discovery of this ocean, its isolation and remoteness along with difficult access conditions.

In this context, the aims of this thesis are to better understand the factors that drive species distribution patterns at the Southern Ocean scale, and to assess the impact of climate change on their distribution. For this purpose, different types of Species Distribution Models (SDM) have been used. Echinoids (sea urchins), which are common organisms of benthic communities in the Southern Ocean, have been used as a biological model for this work. In order to generate correlative SDM, a database of echinoid occurrences has been updated. The sampling effort was thus mapped and quantified for the entire Southern Ocean. It prooved very heterogeneous, mainly restricted to shallow areas and scientific stations.

This sampling effort can generate potential bias in the predictive performance of SDM and spatial projections. The robustness of correlative SDMs was therefore tested with regard to sampling effort, the size of the species niches as well as their biogeography. This approach has highlighted the importance of abiotic factors for explaining large-scale species distribution. It appears that a better sampling effort can help generate robust SDM, but the results are strongly dependent on the ecological niche size and the presence of biogeographic barriers. These individual-species SDM were then performed for many species and combined together to define ten ecoregions at the scale of the Southern Ocean, which are distinguished by their species composition and environmental settings. Results show a separation between Antarctic and subantarctic fauna and the existence of a faunal connectivity between South America and the sub-Antarctic islands as well as between New Zealand and the Ross Sea. They also highlight the importance of environmental factors such as seafloor temperature, depth, and geomorphology for explaining species distribution. Future projections have been produced based on IPCC RCP 8.5 scenario. Results show that sub-Antarctic regions might be particularly impacted by environmental changes, including within the network of Marine Protected Areas (MPA) set up in the Southern Ocean.

The relevance of correlative SDM have been strongly questioned in the literature due to their limitation in taking into account biological processes linking species to the environment and in extrapolating for future projections. Mechanistic SDM based on the Dynamic Energy Budget approach were therefore produced for the species *Sterechinus neumayeri* (Meissner, 1900) based on our knowledge of the species development and growth. Comparison between correlative and

mechanistic SDM made it possible to assess their complementarity and to propose robust projections for the current period. In contrast, future projections revealed strong divergences between models, highlighting the need to use different modeling approaches to better understand large-scale species distributions and assess the impact of climate change on marine biodiversity in the Southern Ocean.

Key word: Southern Ocean, Species Distribution Model, Dynamic Energy Budget, Echinoids, Climate change, Ecoregionalization

Remerciements

Au moment où j'écris ces mots, je réalise que j'ai pu réaliser un de mes rêves, faire un doctorat en écologie marine. Aujourd'hui est venu le moment de regarder en arrière et de faire un bilan de ces trois années extrêmement enrichissantes. Le jour où j'ai vu ce sujet de thèse, je me suis dit qu'il avait été écrit pour moi. J'ai eu la très grande chance de travailler sur un sujet passionnant tout en étant accompagnée professionnellement et personnellement. Je vais donc essayer de remercier toutes les personnes qui ont contribué à faire de cette thèse une expérience unique.

Je voudrais en tout premier lieu remercier Thomas Saucède et Bruno Danis, mes directeurs de thèse, de m'avoir fait confiance pour porter ce projet. Je vous suis reconnaissante pour tout ce que vous m'avez permis de réaliser au cours de ces trois années. Vous m'avez permis de partir à deux reprises en mission sur le terrain et de participer à de nombreuses conférences nationales et internationales afin d'y exposer mes travaux de recherche. Vous m'avez également permis de faire de l'enseignement durant trois années consécutives, de participer à des groupes de travail et de suivre des formations très enrichissantes. J'espère que l'avenir me donnera l'occasion de continuer à travailler avec vous deux.

Thomas, un grand merci pour tout ce que tu m'as apporté durant ces trois années. Tu as été un encadrant très présent tout en me laissant une grande liberté dans mon travail de recherche. Tes qualités humaines, ta disponibilité, ton efficacité ainsi que tes remarques percutantes et toujours constructives m'ont permis de m'épanouir dans mon travail et de mener à bien ce projet.

Bruno, merci d'avoir accepté cette cotutelle, merci pour ton accueil au laboratoire BIOMAR à l'Université Libre de Bruxelles où j'ai pu, grâce à toi, tirer le meilleur parti de mes séjours. Tu as toujours su me prodiguer des conseils précieux et avisés.

Je voudrais, en deuxième lieu, remercier les membres de mon jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse : Eric Thiébaut, Bernard Hugueny, Sophie Montuire et Marius Gilbert. Je sais que votre temps est précieux et je suis par avance d'autant plus reconnaissante pour les commentaires, critiques et conseils que vous me prodiguerez et dont je ferai le meilleur usage pour améliorer mon travail.

Je voudrais dédier une pensée particulière à Philippe Koubbi qui a joué un rôle important à beaucoup de niveaux. Rencontré il y sept ans sur les bancs de l'Université lors d'une unité d'initiation à l'océanographie à Villefranche-sur-mer, puis retrouvé en master d'océanographie à Paris, tu es devenu mon directeur de stage de master 2. Ta passion et ton enthousiasme pour l'écologie marine polaire sont communicatifs et je suis en quelque sorte tombée dedans aussitôt. Tu m'as donné l'occasion de partir sur le terrain, de travailler sur des sujets passionnants qui m'ont conduite à me dire que je voulais moi aussi faire de la recherche et travailler sur l'océan Austral. A tel point que je me souviens avoir dit à l'époque que je ferais une thèse sur l'Antarctique sinon rien ! Merci d'avoir fait partie de mon comité de thèse et pour tous les conseils que tu m'as prodigués aussi bien d'un point de vue scientifique que personnel.

Je remercie également Emmanuel Fara et Pascal Neige, les deux directeurs du laboratoire Biogéosciences au cours de ma thèse, pour leur accueil. Emmanuel Fara, merci également d'avoir fait partie de mon comité de suivi de thèse et pour toutes tes remarques pertinentes et constructives.

Je remercie de même Philippe Dubois pour son accueil au laboratoire BIOMAR de l'ULB.

Ma gratitude va également au programme rECTO et vERSO financés par le Belgian Science Policy Office, au laboratoire Biogéosciences, au programme Ant-ERA et à l'Ecole Doctorale n°554 : Environnements-Santé qui ont permis le financement de ma thèse.

Un travail de recherche est certes un travail solitaire mais qui n'est en réalité pas possible sans un grand nombre de personnes.

Je voudrais ainsi remercier Rémi Laffont pour toutes ces heures passées à m'aider dans mes scripts R et de la patience dont tu as fait preuve quand je venais te voir en te disant que cela prendrait 5 minutes et, qu'au bout d'une semaine, nous étions encore sur le problème. Merci de m'avoir initiée à la méthode du canard en plastique ! ;). Je remercie également Boris Leroy pour tous les conseils prodigués sur les modèles de niche écologique, Julien Pergaud pour m'avoir aidée dans la programmation python sous arcgis mais aussi Benjamin Pohl pour son aide sur l'utilisation du cluster et en analyse spatiale, Nicolas Navarro avec qui j'ai pu collaborer sur les aspects d'écorégionalisation.

Je remercie Claire, Laetitia, Isabelle et Edwige pour leur efficacité car, sans leur travail pour la gestion du laboratoire, la recherche ne serait pas possible.

Je voudrai remercier Nathalie et Pedro pour l'aide qu'ils m'ont apportée lors de la mise en page et ce depuis le Luxembourg.

La cotutelle m'a permis de bénéficier d'une collaboration extrêmement fructueuse avec le laboratoire BIOMAR. Merci à Antonio Agüera de m'avoir initiée au DEB et pour tous les conseils que tu as pu me prodiguer. Merci à Charlène Guillaumot pour tous nos échanges extrêmement enrichissants mais aussi pour ton efficacité incroyable ! Je remercie également Camille et Sarah qui m'ont accueillie dès le premier jour en me faisant visiter Bruxelles. Merci à Chantal de Ridder que j'ai eu l'occasion de rencontrer lors de la mission à Kerguelen, merci pour tous tes conseils et ton soutien.

Cette thèse n'aurait pas été la même sans mes incroyables 'co-bureau'. Merci d'abord à toi Margot qui a partagé ton bureau avec moi dès le début de la thèse avec Justin et Paprika ;) ! Merci également à Adeline, Cédric et Justine, qui ont grandement égayé la vie du bureau. Je remercie les vieux de la vieille ;) qui m'ont accueillie dès le début au sein du labo mais aussi à ceux qui nous ont rejoints au cours de ma thèse, je pense à Axelle, Romain, Jessica, Anthony, Etienne, Elise, Céférino, Miguel, Aurélie, Anton, Pauline, Karren, Morgane, Fabien, Paul, Marco, Nicolas, Chloé. Merci pour vos conseils et votre bonne humeur. Je remercie mes deux amis et acolytes pauses-café/crous, Adrien et Laurie ! ;). Mais pas qu'eux, aussi Maé, Guillaume, Alice, Karren et Cyrine.

Durant la thèse, j'ai pu interagir avec un grand nombre de chercheurs du laboratoire avec qui j'ai échangé sur divers sujets, souvent autour d'un café. Je pense notamment à Christophe Tomazo, Emmanuelle Venin, Sébastien Couette, Jean Leveque, Olivier Matthieu, Thierry Rigaud, Philippe

Louappre. Merci. Je voudrais remercier également les personnes que j'ai eu l'occasion de croiser à de multiples reprises lors de conférences, pour tous les conseils qu'elles ont pu me prodiguer et nos échanges stimulants, je pense notamment à Yan Ropert-Coudert, Christophe Guinet, Vincent Favier ou encore Mireille Raccurt.

Cette thèse n'aurait pas été non plus possible sans de nombreuses personnes qui ont fait partie de ma vie intra et extra-dijonnaise. Je pense tout d'abord à l'ensemble de mes colocs qui sont aujourd'hui mes amis. Agathe, bien sûr ! On peut littéralement dire que nous avons commencé et terminé la thèse ensemble, le même jour. Je pense que notre soutien mutuel au cours de ces trois ans a été particulièrement bénéfique. J'ai vraiment reçu de toi le soutien d'une amie inébranlable. Je voudrais aussi remercier mes colocs actuels et anciens qui ont plus qu'égayé ma vie au quotidien à Dijon : Adrien (alias MacGyver), Juliette, Grégoire, Raphaële, Hilary, et Constance.

Qu'il me soit permis d'ajouter une pensée particulière pour le Club de plongée Eragnole où tout a commencé il y a 15 ans. Vous m'avez fait découvrir la mer, les océans et la biodiversité qui les peuple, au point que j'en suis venue à vouloir les étudier dans ma vie de tous les jours. Vous avez aidée à révéler cette passion et m'avez appris à m'affirmer et prendre confiance en moi. Merci Christian, Myrose, Eric, Philippe, Béné, Seb, Guillaume, Mag, Claude, pour tout cela et merci également à tous ceux que j'ai pu croiser chaque été pour votre soutien.

Une petite pensée pour Edoardo, you are the next !

Merci à Anastasia la Russo-Brestoise que j'ai rencontrée en partageant ma cabine à bord de l'Akademik Tryoshnikov, rencontre inoubliable !

Je dédis une mention spéciale au groupe MNHN de Paris : Adrien, Matthieu, William, Emilie, Malalatiana, Marta, Fabien, Cyril et Carole. Vous retrouver à chaque fois sur Paris (et sur Biscarosse, Amsterdam, Nantes, …) fut un pur bonheur, merci de votre soutien, vous avez continué d'égailler ma vie de thésarde malgré la distance.

Je pense aussi au soutien des anciens zOEM : Matthias, Chloé, Aurélie, Marie et Perrine.

Merci à Kévin, mon ami, mon pilier, je crois que tout est résumé dans ces deux mots.

Je dédis une pensée à ma belle-famille, Caroline, Rafael, Stéphanie, Gabriela, Joshua et désormais Camila et Raphaele, les nouvelles arrivantes pour leur soutien tout au long de ces trois années. Merci à Badette mais aussi JD, Dadou et Michel pour votre soutient.

Cette thèse n'aurait pas été possible sans ma famille, merci à mes parents, à ma petite sœur et à ma Mouchka. Vous avez toujours été là quand j'en avais besoin. Votre soutien sans faille a été une chance incroyable et merveilleuse, merci pour vos encouragements et de m'avoir permis d'aller au bout de cette aventure.

Enfin, dans cette thèse, j'ai fait beaucoup de modélisation et, s'il y a bien un modèle qui a atteint la meilleure performance prédictive, c'est celui du soutien et de l'encouragement inébranlable d'une personne. Tu as toujours su me rendre le sourire, même dans les moments les plus difficiles. Merci à toi Emmanuel.

« If Antarctica were music, it would be Mozart. Art, and it would be Michelangelo. Literature, and it would be Shakespeare. And yet it is something even greater; the only place on earth that is still as it should be. May we never tame it »

Andrew Denton

Antarctica is « … a natural reserve, devoted to peace and science »

The Antarctic Treaty (1959)

Je dédis cette thèse à mon papy Edouard, un amoureux de la nature.

Production scientifique issue des travaux de thèse

- **Articles publiés dans des revues à comité de lecture**

Fabri-Ruiz, S., Danis, B., Saucède, T. (2018) Can we generate robust Species Distribution Models at the scale of the Southern Ocean? Diversity and Distribution. 10.1111/ddi.12835

Guillaumot, C., **Fabri-Ruiz**, S., Martin, A., Eléaume, M., Danis, B., Feral, JP., Saucède, T. 2018. Benthic species of the Kerguelen Plateau show contrasting distribution shifts in response to environmental changes. Ecology and Evolution. 10.1002/ece3.4091

Fabri-Ruiz, S., Saucède, T., Danis, B., David, B., 2017. Southern Ocean Echinoids database – An updated version of Antarctic, Sub-Antarctic and cold temperate echinoid database. ZooKeys 697, 1–20. 10.3897/zookeys.697.14746

Guillaumot, C., Martin, A., **Fabri-Ruiz, S**., Eléaume, M., Saucède, T., 2016. Echinoids of the Kerguelen Plateau – occurrence data and environmental setting for past, present, and future species distribution modelling. ZooKeys 630, 1–17. 10.3897/zookeys.630.9856

- **Rapports**

Koubbi, P., Mignard, C., Causse. R., Da Silva, O., Baudena., A, Bost, C., Cotté, C., d'Ovidio, F., Della Penna, A., Delord, K., **Fabri-Ruiz, S.**, Ferrieux, M., Guinet, C ., Lo Monaco., C, Saucède, T., Weimerskirch, H. 2016. Ecoregionalisation of the Kerguelen and Crozet islands oceanic zone. Part II: The Crozet oceanic zone. CCAMLR Report WG-EMM-16/54. 50 pp.

- **Présentations orales (toutes en première auteure) :**

Combining species distribution models and Dynamic Energy Budget theory - An integrative approach to ecological niche modeling. *14 ème Journée Scientifiques du Comité National Français des Recherches Arctiques et Antarctiques (CNFRA*). Strasbourg. 24-27 Avril 2018.

Improving the quality of species distribution models at large spatial scale to better understand future predictions. *X*IIth *SCAR Biology* Symposium. Leuven. 10-14 Juillet 2017.

Improving the quality of species distribution models at large spatial scale to better understand future predictions. *Forum des jeunes chercheurs de l'Ecole Doctorale n°554 Environnement-Santé. Dijon.* 15-16 Juin 2017.

Improving the quality of species distribution models at large spatial scale to better understand future predictions. *13 ème Journée Scientifiques du CNFRA*. Paris. 11-12 Mai 2017. (Prix Roland Schlich de la meilleure presentation orale).

Species distribution modeling and the heterogeneity of Antarctic biodiversity data. *Biogéo' fait sa*

science. Dijon. 16 Novembre 2016.

Species distribution modeling and the heterogeneity of Antarctic biodiversity data. *International Conference of Ecological Sciences*, Marseille. 24-27 Octobre 2016.

- Posters (tous en première auteure):

Combining species distribution models and dynamic energy budget theory - An integrative approach to ecological niche modeling. *POLAR 2018.* Davos. 15-23 Juin 2018.

Ecoregionalization of the Southern Ocean in the context of climate change. *POLAR 2018.*Davos. 15-23 Juin 2018.

Exploring the heterogeneity of Antarctic biodiversity data in space and time**.** *XXXIV SCAR OSC.* Kuala Lumpur. 22-26 Août 2016

Constitution d'une base de données environnementales et de distribution d'espèces : préambule à l'exploration de la biodiversité marine Antarctique. *Forum des jeunes chercheurs de l'Ecole Doctorale n°554 Environnement-Santé.* Besançon. 2016

- Article issu des travaux de Master 2

Meilland, J., **Fabri-Ruiz, S.**, Koubbi, P., Monaco, C.L., Cotte, C., Hosie, G.W., Sanchez, S., Howa, H., 2016. Planktonic foraminiferal biogeography in the Indian sector of the Southern Ocean: Contribution from CPR data. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 110, 75–89.

Abbréviations

AABW : Antarctic Bottom Water
AAIW : Antarctic Intermediate Water
AMP : Aires Marines Protégées
API : Année Polaire Internationale
AS : Autocorrélation spatiale
BAM (diagramme): Biotique – Abiotique – Mouvement
BRT : Boosted Regression Tree)
CBD : Convention sur la Diversité Biologique
CAML : Census of Antarctic Marine Life
CCA : Courant Circumpolaire Antarctique
CCAMLR : Convention sur la Conservation de la Faune et la Flore marines Antarctiques
CDW : Circumpolar Deep Water
CoML : Census of Marine Life
CPR : Continuous Plankton Recorder
DEB : Dynamic Energy Budget
FP : Front Polaire
GAM : Generalized Additive Model
GDM : Generalized Dissimilarity Model
GIEC : Groupe Intergouvernemental d'Experts sur l'évolution du Climat (IPCC en anglais)
GLM : Generalized Linear Model
GMM : Gaussain Mixture Model (Modèle de mélange gaussien en français)
GOODS : Global Open Oceans and Deep Seabed
KDE : Kernel density estimation
LCDW : Lower Circumpolar Deep Water
LME : Large Marine Ecosystems
MARS : Multivariate Adaptative Regression Spline
Maxent : Maximum entropy
MEASO : Marine Ecosystem Assesment for the Southern Ocean
MEOW : Marine Ecoregions of the World
MNE : Modèles de niche écologique
NADW : North Atlantic Deep Water
NOAA : National Oceanic and Atmospheric Administration
PFZ : Polar Frontal Zone
RAMS : Register of Antarctic Marine Species
RCP : Representative Concentration Pathways (profils représentatifs d'évolution de concentration en français)
RF : Random Forest
SAZ : Subantarctic Zone
SCAR : Scientific Committee on Antarctic research (SCAR)
SCAR-MarBIN : SCAR-Marine Biodiversity Information Network
SRE : Species Range Enveloppe)
SST : Sea Surface Temperature
SSS : Sea Surface Salinity
STF : Subtropical Front
TSS : True Skill Statistic
UCDW : Upper Circumpolar Deep Water

Table des matières

Chapitre I : Introduction générale 36
I. L'approche macroécologique et le concept de niche écologique 38
II. L'impact du changement climatique 41
III. Les réponses biologiques au changement climatique 48
IV. Objectifs de la thèse 57

Chapitre II : Matériels et Méthodes 62
I. L'océan Austral 64
1. Contexte géographique 64
2. Contexte océanographique 65
2.1. Circulation océanique et principaux fronts marins 65
2.2. Régionalisation abiotique 67
2.3. Variabilité saisonnière 70
2.3.1. La glace de mer 71
2.3.2. La chlorophylle a 72
2.4. Les effets du changement climatique actuel 73
II. Distribution de la biodiversité dans l'océan Austral 78
1. Biorégionalisation et principaux motifs de distribution 78
2. Isolement, adaptation et endémisme 80
3. Les Echinides de l'océan Austral 82
III. Vers la création de zones de conservation durables dans l'océan Austral 85
IV. Les modèles de niche écologique 87
1. Les modèles corrélatifs 87
1.1. Conceptualisation 89
1.2. La préparation des données 92
1.2.1. Les occurrences géoréférencées 92
1.2.2. Les données environnementales 93
1.3. Calibration 93
1.4. Validation 95
1.5. Prédiction spatiale et application 96
2. Les modèles mécanistiques 96
2.1. Généralités 96
2.2. Les Dynamic Energy Budget 97
2.2.1. Conceptualisation du modèle 97
2.2.2. Les données du modèle 102
2.2.3. L'estimation et la performance du modèle 103
2.2.4. La spatialisation du modèle DEB 104

Chapitre III : Biogéographie des échinides de l'océan Austral Actualisation de la base de données des échinides antarctiques, subantarctiques et tempérés froids 106
I. Introduction 109
II. Matériels et méthodes 111
1. Les données d'occurrence géoréférencées 111
2. Les données environnementales 112
III. Résultats et Discussion 113
1. Base de données d'occurrence 113
2. Les données environnementales 122
IV. Conclusion 122

Chapitre IV : Peut-on générer des modèles robustes de distribution d'espèces à l'échelle de l'océan Austral ? 126
I. Introduction 130
II. Matériels et Méthodes 132

1. Données d'occurrence et espèces étudiées ... 132
2. Les descripteurs environnementaux ... 135
3. La modélisation ... 135
4. L'évaluation de la performance du modèle ... 136
III. Résultats ... 137
1. Evolution dans le temps de l'effort d'échantillonnage ... 137
2. Comparaison des performances prédictives des MNE ... 139
3. Vérification terrain et nouvelles données ... 139
4. Evolution des projections des MNE ... 141
5. Contribution des prédicteurs environnementaux ... 143
6. Comparaison des régions échantillonnées ... 146
IV. Discussion ... 146
1. La précision du modèle ... 146
2. Les outils d'échantillonnage ... 147
3. La robustesse des MNE et la taille de la niche écologique ... 148
4. L'importance des barrières biogéographiques ... 149
5. La pertinence de l'approche des MNE ... 150
6. MNE et changement climatique ... 150
7. MNE, Aires Marines Protégées (AMP) et stratégie de conservation ... 151

Chapitre V : Une Ecorégionalisation de l'océan Austral ... 154
I. Introduction ... 158
II. Matériels et Méthodes ... 163
1. Les données d'occurrence ... 163
2. Les données environnementales ... 163
3. Modéliser puis assembler, l'approche MNE-GMM ... 165
3.1. Les modèles individuels ... 165
3.2. Les Modèles de mélange gaussien (GMM) ... 165
4. Modéliser et assembler, l'approche des Generalized Dissimilarity Model (GDM) ... 167
III. Résultats ... 168
1. Les écorégions ... 168
2. Caractéristiques environnementales ... 169
3. La composition faunique des écorégions ... 173
4. Impact des changements environnementaux futurs sur les écorégions ... 175
5. Ecorégions et AMP ... 176
IV. Discussion ... 179
1. Pertinence des écorégions et comparaison entre méthodes (GMM et GDM) ... 179
2. Comparaison avec les régionalisations déjà existantes pour l'océan Austral ... 180
3. Impact des changements environnementaux et zones de risque ... 183
4. Ecorégionalisation et Aires Marines Protégées ... 185

Chapitre VI : Combiner les modèles de niche écologique corrélatifs et dynamiques, une approche intégrée ... 188
I. Introduction ... 192
II. Matériels et méthodes ... 197
1. Le modèle corrélatif ... 197
2. Le modèle DEB ... 198
2.1. Paramétrisation du modèle ... 198
2.2. Projection du modèle ... 200
2.3. Estimation des zones favorables ... 201
2.4. Estimation des zones favorables à la maturité sexuelle ... 201
2.5. Vérification terrain ... 202
III. Résultats ... 202
1. Les modèles de niche corrélatifs (MNE) ... 202
2. Le modèle Dynamic Energy Budget ... 205
2.1. La paramétrisation du modèle DEB et sa performance prédictive ... 205

2.2. Modélisation de la physiologie de *S. neumayeri* ... 209
2.2.1. La naissance ... 209
2.2.2. La métamorphose ... 210
2.2.3. La maturité sexuelle ... 211
a. Les zones favorables à la maturité sexuelle ... 211
b. Taille et âge à la maturité sexuelle ... 212
2.3. Détermination des zones favorables ... 213
2.3.1. Survie des individus post-métamorphiques selon la taille. ... 213
2.3.2. Vérification terrain ... 215
3. Impact du changement climatique ... 216
IV. Discussion ... 217
1. Le modèle corrélatif ... 217
2. Le développement larvaire ... 217
3. Jeune post-métamorphique et adulte ... 219
3.1. Vérification terrain ... 219
3.2. Les habitats favorables d'un point de vue énergétique ... 219
4. Comparaison des approches corrélative et mécanistique ... 220
4.1. Projection actuelle ... 220
4.2. Projection future ... 226
5. Pertinence d'une approche combinée entre modèles corrélatif et mécanistique ... 227

Chapitre VII : Conclusion et Perspectives ... 230
I. Conclusion ... 232
1. De l'acquisition des données à la modélisation de la niche écologique, l'intérêt de programmes et consortiums internationaux. ... 232
2. Quels facteurs pour expliquer les motifs de distribution des échinides de l'océan Austral ? ... 235
3. Modèles de niche écologique et changement climatique ... 236
4. Modèles de niche écologique et Aires Marines Protégées ... 237
II. Perpectives ... 238
1. Vers une amélioration continue de la connaissance des motifs de distribution à large échelle. ... 238
2. Améliorer les connaissances des réponses possibles des espèces face au changement climatique ... 239
3. Développer l'approche d'écorégionalisation à des fins de conservation ... 240

Appendices ... 242

Bibliographie ... 304

Liste des Figures

Figure 1 : Représentation schématique de la niche écologique d'une espèce selon Hutchinson réduite à trois dimensions. Chaque dimension ou axe représente une gamme de conditions environnementales requises pour permettre le maintien et la reproduction de l'espèce. C'est la niche fondamentale. La niche réalisée est une portion de la niche fondamentale déterminée par le rôle contraignant des interactions biotiques comme la compétition ou encore la prédation (Morelli & Tryjanowski, 2015) **39**

Figure 2 : Rôles respectifs de l'environnement et de la compétition sur la taille de la niche écologique de deux espèces de balanes. La distribution de *S. balanoides* est limitée par l'effet de la dessiccation dans la partie supérieure de la zone intertidale. Au contraire, *C. stellatus* peut s'étendre de la partie inférieure à la partie supérieure de la zone intertidale mais la présence de *S. balanoides*, espèce avec laquelle elle est en compétition, contraint sa distribution dans la partie supérieure. La taille de la niche réalisée de *C. stellatus* est donc plus restreinte que celle de sa niche fondamentale (modifié d'après Connell, 1961). **40**

Figure 3 : Le diagramme BAM est une représentation abstraite de l'espace biogéographique. La région A représente la zone géographique où règnent des conditions environnementales correspondant à la niche fondamentale. La région B représente l'ensemble des conditions biotiques favorables au maintien de l'espèce. La région M représente les régions qui sont physiquement accessibles à l'espèce en fonction de sa capacité de dispersion et de l'existence de barrières biogéographiques actuelles ou passées. La région jaune correspond à la distribution réelle actuelle de l'espèce, où les conditions biotiques et abiotiques sont favorables et accessibles. L'intersection entre A et B représente les régions favorables à la distribution de l'espèce et accessibles en l'absence de M ; elles sont donc potentiellement colonisables par l'espèce (modifiée d'après Soberon & Peterson 2005). **41**

Figure 4 : Causes des variations du climat à différentes échelles de temps (des temps géologiques aux cycles saisonniers). Les flèches soulignent l'échelle de temps sur laquelle chacune se produit. On distingue les forçages externes au système Terre (activité solaire et forçage astronomique) des causes internes (forçages géologiques, intrinsèques et anthropiques) (Delmas et al., 2014) **43**

Figure 5 : Émission atmosphérique des concentrations en gaz à effet de serre : dioxyde de carbone (CO_2, en vert), méthane (CH_4, en orange) et oxyde d'hydrogène (N_2O, en rouge), déterminée à partir des données de carottages effectués dans la glace (points) et de mesures atmosphériques (lignes)(IPCC, 2015). **44**

Figure 6 : Évolution des teneurs en dioxyde de carbone atmosphérique au cours des 400 000 dernières années (https://www.co2.earth/21-co2-past). **44**

Figure 7 : Scénarios (RCP) d'évolution du bilan radiatif de la terre ou « forçage radiatif », en W/m^2, de 2006 à 2250 (traits continus). Après 2006, les traits pointillés représentent les anciens scénarios utilisés par le GIEC en 2001 et 2007. Avant 2006, le trait bleu représente l'évolution mesurée du bilan radiatif. © CNRM/IPSL/CERFACS. **45**

Figure 8 : Schéma de la circulation thermohaline à l'échelle globale. Les flèches bleues représentent les flux d'eau froide et les flèches rouges, les flux d'eau chaude (https://www.britannica.com/science/thermohaline-circulation) **46**

Figure 9 : Évolution de la température de l'eau de mer sur une profondeur de 0 à 700 mètres entre 1971 et 2010 (IPCC, 2015). **46**

Figure 10 : a) Vitesse moyenne de réchauffement des eaux océaniques pour la période 1992-2005 (en degré Celsius par décennie) en fonction de la profondeur, avec les intervalles de confiance de 5 à 95%, en orange à l'échelle globale et en violet dans les régions situées au sud du Front Subantarctique. b) Variations de la température sur la période 1992-2005 (en degré Celsius par décennie) au-delà de 4000 m de profondeur pour les bassins océaniques profonds. Les taux de réchauffement des bassins en pointillés ne sont pas significativement différents de zéro (niveau de confiance de 95%). La position du Front Subantarctique (ligne violette) est également indiquée (IPCC, 2015). **47**

Figure 11 : Évolution du pH des océans de 1850 à 2005 (en gris) et projection jusqu'en 2100 selon les différents scénarios RCP du GIEC (IPCC, 2015). **48**

Figure 12 : Évolution de la phénologie des larves d'échinodermes sur la période 1959-2007 en mer du Nord (55-58°N). L'axe des ordonnées correspond à la période de l'année sur trois mois et demi (du 01/05 au 15/08 de haut en bas). Le maximum d'abondance des larves d'échinodermes (oursins, étoiles de mer, …) tend à apparaître de plus en plus précocement dans la communauté planctonique (Edwards et al., 2009). **50**

Figure 13 : Variation à long terme du nombre d'espèces de copépodes calanoïdes par assemblage dans l'Atlantique Nord entre 1960 et 1999. Le nombre d'espèces tempérées a augmenté et la diversité des espèces tempérées froides, subarctiques et arctiques, a diminué dans l'Atlantique Nord. L'échelle (0 à 1) indique la proportion de chaque type biogéographique d'espèces dans les assemblages totaux de zooplancton (Beaugrand, 2002). **52**

Figure 14 : Changements latitudinaux moyens (en %) quantitatifs et qualitatifs de la biodiversité entre 60°S et 60°N correspondant à une variabilité annuelle de la température de 1960 à 2013 (YY), à des changements moyens de températures entre 2000–2009 et 1960–1969 (2000s-1960s), à des changements moyens entre 2000-2009 et 2100 pour les quatre scénarios du GIEC (RCP 2.5, 4.5, 6, 8.5), à des changements moyens entre 2000-2009 et la période du Mid-Pliocène et à des changements moyens entre 2000-2009 et le dernier maximum glaciaire (LGM) (Beaugrand et al., 2015). **53**

Figure 15 : Effort d'échantillonnage réalisé au cours du Census of Marine Life (http://comlmaps.org/gallery/footprints/) (vu le 19/09/2018). **56**

Figure 16 : Nombre d'occurrences enregistré dans le système d'observation biogéographique des océans (OBIS). (http://iobis.org/geoserver/web/;jsessionid=73B957B98E6FD96F4947D56377048266?wicket:bookmarkablePage=:org.geoserver.web.demo.MapPreviewPage (vu le 15/09/2018)). **56**

Figure 17 : Effort d'échantillonnage (en nombre de sites échantillonnés) dans l'océan Austral des espèces pélagiques (gauche) et benthiques (droite) (Griffiths et al., 2014). **57**

Figure 18 : Les différentes limites géographiques établies par l'Organisation Hydrographique Internationale dans l'océan Austral de 1928 à 2002. La délimitation s'est progressivement déplacée vers le sud depuis l'édition originale de 1928. (https://commons.wikimedia.org/wiki/File:The_shrinking_Southern_Ocean.png) **64**

Figure 19 : Distribution des principaux fronts marins de l'océan Austral, du nord au sud : le Front Subtropical, le Front Subantarctique, le Front Polaire et la Divergence Antarctique (David & Saucède, 2015). **66**

Figure 20 : Schéma de la circulation verticale méridionale dans l'océan Austral (Post et al., 2014). STF : Front subtropical ; SAF : Front subantarctique ; PF : Front Polaire ; SAMW : eaux modales

subantarctiques ; AAIW : eaux Antarctiques intermédiaires ; UCDW : eaux profondes circumpolaires supérieures ; LCDW : eaux profondes circumpolaires inférieures ; AABW : eaux Antarctiques de fond ; SAZ : Zone Subantarctique ; PFZ : Zone Frontale Polaire ; AZ : Zone Antarctique ; SPZ, Zone Sub-polaire. Les flèches indiquent la direction des flux moyens.(Post et al., 2014) 67

Figure 21 : Étagements benthique et pélagique selon la profondeur, (https://www.britannica.com/science/benthic-division. 68

Figure 22 : Régionalisation abiotique proposée par Longhurst (2007) qui identifie quatre biomes : le biome côtier, le biome des vents d'est, le biome des vents d'ouest et le biome polaire. 68

Figure 23 : Provinces biogéochimiques telles que définies par Longhurst (2007) dans l'océan Austral (De Broyer et al., 2014). 69

Figure 24 : Régionalisation pélagique proposée par Raymond (2014), identifiant 20 types d'environnements différents. 70

Figure 25 : Caractéristiques environnementales des 20 régions mises en évidence dans la régionalisation abiotique de Raymond (2014) basée sur la profondeur, la température de surface (SST) et la présence de glace de mer. 70

Figure 26 : Variabilité saisonnière de la concentration en glace de mer. Concentration moyennée sur 1979-2010 en a) septembre et b) février (Post et al., 2014). 71

Figure 27 : Distributions moyennes annuelles de concentration en nitrate (a) et en chlorophylle a (b) observées dans les eaux de surface de l'océan mondial. Ces cartes ont été obtenues à partir des données de l'Atlas mondial des océans (2009) pour les nitrates et les données Aqua MODIS (2009) pour la concentration en chlorophylle a (Gledhill & Buck, 2012) 73

Figure 28 : Variation de la couverture de glace de mer par décennie calculée pour la période 1979-2012. Les lignes noires délimitent les régions où les changements sont significatifs (King, 2014). 74

Figure 29 : Évolution de l'étendue de glace de mer projetée pour le 21ème siècle. a) Décembre/Janvier/Février, b) Mars/Avril/Mai, c) Juin/Juillet/Août, d) Septembre/Octobre/Novembre (Bracegirdle et al., 2008). 75

Figure 30 : Représentation schématique et simplifiée des relations entre changements environnementaux et biote de l'océan Austral. Les liens individuels sont décrits dans Gutt et al., 2015 (Appendice S1). Les flèches indiquent un impact dirigé. Les interactions entre le biote et l'environnement sont décrites en rouge, les interactions entre les différentes composantes environnementales en gris. 76

Figure 31 : Divisions biogéographiques de l'océan Austral selon Hedgpeth (1969). 79

Figure 32 : Découpage des différentes régions de l'océan Austral établi par Clarke et al., 2007 et Linse et al., 2006a sur lequel s'appuie une grande majorité d'études de biorégionalisation. 80

Figure 33 : Taux de développement en fonction de la température pour des embryons d'échinides Antarctiques, tempérés et tropicaux (Peck, 2005) 82

Figure 34 : *Abatus cordatus* femelle (gauche) incubant des juvéniles (droite) dans ses poches marsupiales. 83

Figure 35 : Deux représentants de la famille des Cidaridae, *Rhynchocidaris triplopora* (gauche) et *Ctenocidaris perrieri* (droite), présentant de nombreux épibiontes sur leurs piquants. 83

Figure 36 : Similarités fauniques entre régions de l'océan Austral basées sur les faunes d'échinides (espèce et genre). Les connexions robustes sont représentées par des lignes continues avec leurs valeurs de bootstrap associées. Les lignes pointillées correspondent aux connexions faibles (Pierrat et al., 2013). **85**

Figure 37 : Zone de la convention CCAMLR (ligne blanche) ainsi que les différentes AMP actuelles et en cours de négociation (https://www.pewtrusts.org/en/research-and-analysis/fact-sheets/2017/04/a-network-of-marine-protected-areas-in-the-southern-ocean) **86**

Figure 38 : Evolution du nombre d'études impliquant des modèles de niche réalisés en milieu terrestre (ligne en pointillés) et en milieu marin (ligne continue) (Robinson et al., 2011). **88**

Figure 39 : Schématisation de la construction d'un modèle de niche corrélatif depuis sa conceptualisation jusqu'aux projections spatiales..... **90**

Figure 40 : Représentation des fonctions de reproduction et d'alimentation au cours du cycle de vie d'un individu décrites par la théorie des DEB et équivalences avec le cycle de vie d'un oursin au développement indirect..... **98**

Figure 41 : Représentation schématique du modèle Dynamic Energy Budget standard. Les flèches représentent les flux d'énergie ($J.d^{-1}$) responsables de la dynamique des quatre variables d'état (représentées par les boîtes) que sont la réserve, la structure, la maturation et le tampon reproducteur. **99**

Figure 42 : Schématisation de la relation entre le monde abstrait, c'est-à-dire le modèle DEB, et le monde réel où les données proviennent d'études expérimentales, de la littérature ou de données de terrain (modifié de © L. Pecquerie)..... **102**

Figure 43 : Schématisation de la spatialisation d'un modèle mécanistique de type Dynamic Energy Budget (modifiée de Kearney, 2006)..... **104**

Figure 44 : Étapes du cycle de la recherche (flèches bleu foncé) et de celui des données (flèches bleu clair) adaptées de Joint Information Systems Committee (2010). **110**

Figure 45 : Données d'occurrence des échinides dans l'océan Austral avec la position des principaux fronts marins..... **114**

Figure 46 : Nombre d'espèces par pixel de 3°x 3°. **114**

Figure 47 : Nombre d'échantillons par pixel de 3°x3°. **115**

Figure 48 : Nombre de données d'occurrence en fonction du nombre d'espèces (bleu) et du nombre de genres (rouge) par pixel de la grille. **116**

Figure 49 : Courbe de raréfaction montrant le taux d'accumulation des espèces et des genres avec l'augmentation de l'effort d'échantillonnage à l'échelle de l'océan Austral. **116**

Figure 50 : Courbe de raréfaction pour chaque pixel de la grille montrant le taux d'accumulation des espèces (gauche) et des genres (droite) avec l'augmentation de l'effort d'échantillonnage..... **117**

Figure 51 : Nombre d'occurrences en fonction de la profondeur..... **118**

Figure 52 : Nombre d'espèces a) et de genres b) en fonction de la profondeur. **119**

Figure 53 : Richesse en espèces (bleu) et genres (rouge) en fonction de la latitude. **120**

Figure 54 : Cartographie des données d'occurrence d'espèces nouvellement ajoutées aux différentes bases de données d'échinides de l'océan Austral publiées. a) David et al., 2005; b) Pierrat et al., 2012a; c) Fabri-Ruiz et al., 2017. ..... **121**

Figure 55 : Gamme de profondeurs (mètres) occupée par les espèces sélectionnées. **134**

Figure 56 : Gamme de températures (°Celsius) et de salinité de fond (psu) occupée par les espèces sélectionnées. Les points gris représentent l'ensemble des valeurs de température et de salinité de fond de la zone de projection du modèle. **134**

Figure 57 : Évolution de l'effort d'échantillonnage (nombre d'occurrences) au fil du temps pour les cinq espèces d'échinides considérées dans notre étude (la ligne rouge indique le début de la période du CAML). Le Tableau montre le nombre d'occurrences avant et après les campagnes liées au CAML et à l'API. **138**

Figure 58 : Performance prédictive (moyenne et écart-type) obtenue par la métrique du *True Skill Statistics* (TSS) pour les MNE réalisés avec et sans les données des campagnes du CAML (jusqu'en 2005) pour les cinq espèces d'échinides. **139**

Figure 59 : Evolution des projections spatiales entre les MNE construits initialement sans les données du CAML et les MNE incluant les données de campagnes récentes pour a) *Ctenocidaris nutrix*, b) *Rhynchocidaris triplopora*, c) *Dermechinus horridus*, d) *Sterechinus diadema* et e) *Sterechinus neumayeri*. Les zones colorées en orange indiquent les zones modélisées appropriées qui restent inchangées entre les deux MNE ; en rouge, une extension des zones favorables ; en bleu une contraction des zones favorables. **142**

Figure 60 : Contributions relatives des prédicteurs environnementaux aux modèles exécutés sans (histogrammes à gauche) et avec les données du CAML (histogrammes à droite). Les couleurs indiquent l'augmentation ou la diminution du rang de chaque prédicteur environnemental dans le classement entre les deux MNE réalisées avec et sans les nouvelles données liées au CAML, a) *Ctenocidaris nutrix*, b) *Rhynchocidaris triplopora*, c) *Dermechinus horridus*, d) *Sterechinus diadema*, e) *Sterechinus neumayeri* (page suivante) **144**

Figure 61 : Représentation théorique et schématique de la concordance entre MNE et données de distribution connues pour les différentes espèces étudiées. a) *Ctenocidaris nutrix*, b) *Rhynchocidaris triplopora*, c) *Dermechinus horridus*, d) *Sterechinus diadema* et e) *Sterechinus neumayeri.* **148**

Figure 62 : Large Marine Ecosystems (Sherman, 2005) **159**

Figure 63 : Marine Ecosystems of the World (MEOW)(De Broyer et al., 2014) **162**

Figure 64: Détail du protocole employé pour construire l'écorégionalisation de l'océan Austral selon deux approches : L'approche de modèle de mélange gaussien (GMM) et les Generalized Dissimilarity Models GDM. **164**

Figure 65 : Ecorégions actuelles des échinides calculées par l'approche GMM (a) et GDM (b). **169**

Figure 66 : Caractéristiques environnementales des écorégions calculées par la méthode des GMM. **170**

Figure 67 : Proportion en nombre de pixels des caractéristiques géomorphologiques de chaque écorégion. **170**

Figure 68 : Contribution des variables environnementales aux modèles GDM **171**

Figure 69 : Ajustement des splines possédant un coefficient non nul. La hauteur maximale de chaque spline indique l'amplitude du turnover des espèces le long de ce gradient et correspond ainsi à l'importance relative de ce prédicteur au changement de composition d'espèces. La forme indique comment le turnover des espèces varie le long de ce gradient. **172**

Figure 70 : Caractéristiques environnementales des écorégions calculées par les GDM. **173**

Figure 71 : Distribution des probabilités de présence de chaque espèce au sein de chaque écorégion modélisée par la méthode des GMM. Les échinides ont été regroupés selon leur distribution latitudinale indiquée dans la partie supérieure de la figure. **174**

Figure 72 : Proportion de changements des communautés au sein de chaque écorégion **175**

Figure 73 : Stabilité des écorégions face aux changements environnementaux prédits (scénario RCP 8.5) calculée à partir de la distance euclidienne entre probabilités de présence de toutes les espèces de chaque pixel, entre projections actuelles et futures. Les lignes en pointillées correspondent aux AMP en cours de négociations et les lignes pleines celles qui sont actuellement reconnues au sein de la zone CCAMLR **176**

Figure 74 : Représentativité des écorégions (en %) sur l'ensemble du réseau d'Aires Marines Protégées de l'océan Austral. **177**

Figure 75 : Proportion de chaque écorégion au sein de chaque AMP de la zone CCAMLR (en %) (PEI = îles Prince Edward, HMI = îles Heard et MacDonald, Cr = Crozet, Kg = Kerguelen, RS = Mer de Ross, SOI = Îles Orcades du Sud, SG_SSI = Géorgie du Sud et les îles Sandwich du Sud) et en cours de négociation (AP = Péninsule Antarctique, U = Urville, D = Drygalski, M = MacRobertson. **177**

Figure 76 : Pourcentage de changements des communautés au sein des Aires Marines Protégées actuelles (PEI = îles Prince Edward, HMI = îles Heard et MacDonald, Cr = Crozet, Kg = Kerguelen, RS = Mer de Ross, SOI = Îles Orcades du Sud, SG_SSI = Géorgie du Sud et les îles Sandwich du Sud) et en cours de négociation (AP = Péninsule Antarctique, U = Urville, D = Drygalski, M = MacRobertson). ... **178**

Figure 77 : Figure issue de Pierrat et al., 2013: Connexions entre régions de l'océan Austral basées sur les faunes d'échinides réalisées à l'aide de Réseaux Traversant Bootstrap. Les connexions robustes sont représentées par des lignes continues avec leurs valeurs de bootstrap associées. Les lignes pointillées correspondent aux connexions faibles. **181**

Figure 78 : Régionalisation pélagique proposée par Raymond (2014), identifiant 20 types d'environnements différents. **182**

Figure 79 : Ecorégionalisation proposée par Douglass et ses collaborateurs (2014) basée sur l'environnement abiotique et des données d'endémisme **183**

Figure 80 : Carte des régions affectées par de multiples changements dans les facteurs environnementaux sur la base de scénarios futurs (Gutt et al., 2015). **184**

Figure 81 : Illustration de l'oursin *Sterechinus neumayeri* © Jean-Guy Fabri, 2018 ..... **194**

Figure 82 : Cycle de vie de *Sterechinus neumayeri*. **196**

Figure 83 : Distribution des données d'occurrence de *Sterechinus neumayeri* provenant de la base de données (Fabri-Ruiz et al., 2017) utilisée pour le modèle corrélatif **197**

Figure 84 : Description de la méthode employée pour projeter le modèle DEB spatialement en utilisant la température et la disponibilité en nourriture dérivée de la concentration en chlorophylle a comme prédicteurs. **201**

Figure 85 : a) Projection spatiale du modèle corrélatif sous des conditions climatiques actuelles (gauche). b) Performance prédictive du modèle exprimée par la métrique du TSS. **203**

Figure 86 : Contribution des variables environnementales au modèle : 1 = Concentration en Chlorophylle a d'été, 2 = Profondeur, 3 = Géomorphologie, 4 = Concentration en glace de mer, 5 = Concentration en oxygène de fond, 6 = Amplitude de salinité de fond, 7 = Salinité de fond, 8 = Amplitude de température de fond, 9 = Température de fond, 10 = Amplitude de salinité de surface, 11 = Salinité de surface, 12 = Amplitude de température de surface, 13 = Pente. **203**

Figure 87 : Courbes de réponse des différents prédicteurs environnementaux estimées par le modèle de niche corrélatif pour *Sterechinus neumayeri*. **204**

Figure 88 : Valeurs de probabilité de présence associées aux caractéristiques géomorphologiques. Les données utilisées sont issues de la calibration du modèle de niche corrélatif (Appendice 2). **205**

Figure 89 : Ajustement du modèle DEB (courbe bleue) pour les données univariées : a) taille de la larve en fonction du temps écoulé depuis la fécondation (Marsh et al., 1999), b) diamètre en fonction de l'âge depuis la métamorphoses (Brey et al., 1995), c) poids humide en fonction du diamètre d'individus adultes (S. Morley, comm pers), d) consommation d'oxygène en été en fonction de la masse (AFDM : masse sèche sans cendre) pour des individus post-métamorphiques (Souster et al., 2018), e) consommation d'oxygène en hiver en fonction de la masse (AFDM) pour des individus post-métamorphiques (Souster et al., 2018). **207**

Figure 90 : a) Temps de développement nécessaire pour atteindre le stade larvaire. b) Taille de la larve à la naissance. 209

Figure 91 : Relation entre le temps nécessaire au développement de la larve et sa taille, combinée aux données de température de surface et de disponibilité en nourriture. **210**

Figure 92 : a) Temps de développement nécessaire pour atteindre la métamorphose. b) Taille de la larve à la métamorphose. **210**

Figure 93 : Relation entre le temps nécessaire pour atteindre la métamorphose et la taille des individus, combinée aux données de températures de fond et de disponibilité en nourriture. **211**

Figure 94 : Zones favorables (en bleu) ou non favorables (en gris) à la reproduction **212**

Figure 95 : a) Temps de développement nécessaire pour atteindre la maturité sexuelle. b) Taille de l'individu à la maturité sexuelle. **212**

Figure 96 : Relation entre le temps nécessaire pour atteindre la maturité sexuelle et la taille des individus, combinée aux données de températures de fond et de disponibilité en nourriture. **213**

Figure 97 : Cartes d'habitats favorables pour différentes classes de taille. Les zones rouges traduisent une aire où l'espèce peut survivre ($pM<pC$ et $pM< \kappa . pc$), les zones jaunes où l'espèce aura des difficultés à survivre ($pM<pc$ et $pM> \kappa . pc$) et les zones grises où l'espèce ne pourra survivre ($pM>pc$). La dernière carte représente la synthèse des zones exclusivement favorables ($pM<pc$ et $pM< \kappa . pc$) par classe de taille maximale. **214**

Figure 98 : Stations Antarctiques où des mesures du test de *S. neumayeri* ont pu être réalisées pour être comparées aux données prédites par le modèle. **215**

Figure 99 : Comparaison des données de taille (diamètres) mesurées sur le terrain et les résultats du modèle DEB. Les points rouges représentent la taille maximale atteinte pour chacune des populations selon le modèle DEB. **216**

Figure 100 : Projections spatiales a) du modèle corrélatif et du modèle DEB sous des conditions climatiques futures (scénario RCP 8.5). Le modèle corrélatif est exprimé en probabilité de présence, la projection du modèle DEB correspond à la maturité sexuelle. Les zones en gris signifient que les individus ne peuvent atteindre la maturité sexuelle. **217**

Figure 101 : Concordance entre la classification du modèle DEB et les valeurs de probabilités de présence du modèle corrélatif pour les différentes classes de tailles. **221**

Figure 102 : Concordance entre la classification du modèle DEB et les valeurs de probabilités de présence du modèle corrélatif pour les différentes classes de taille sous la contrainte de la géomorphologie.. **222**

Figure 103 : Concordance entre la classification du modèle DEB et les valeurs de probabilités de présence du modèle corrélatif pour les différentes classes de taille sous la contrainte de la carte binaire du modèle corrélatif. **223**

Figure 104 : Comparaison entre la projection des MNE corrélatifs et la projection des DEB a) sans contraintes, b) contrainte par la géomorphologie, c) contrainte par la carte binaire du MNE corrélatif **224**

Figure 105 : Projection cohérente entre le modèle DEB et le modèle corrélatif. a) Habitat favorable par classe de taille, b) Habitat favorable à la maturité sexuelle (zones en bleu). La zone grise représente la zone de projection. **225**

Liste des Tableaux

Tableau 1 : Matrice de confusion permettant d'évaluer la qualité des données prédites par rapport aux données observées : VP (Vrai positif), FP (Faux positif), FN (Faux négatif), VN (Vrai négatif).....95

Tableau 2 : Mode de reproduction et distribution des espèces étudiées **133**

Tableau 3 : Test du Chi^2 évaluant la bonne correspondance entre données obtenues pendant la période du CAML et les MNE réalisés avec les données pré-CAML uniquement. * Les valeurs significatives ($p < 0,05$) indiquent une non-correspondance entre la distribution prédite et les nouvelles occurrences observées. Les proportions de concordance (TN et TP) et de non-concordance (FP et FN) sont données en pourcentage par rapport au nombre total d'occurrences pour les nouvelles données. **140**

Tableau 4 : Rapport entre les données post-CAML non incluses dans l'hypervolume environnemental pré-CAML par rapport au nombre total d'occurrences. L'hypervolume pré-CAML a été construit avec les données d'occurrences disponibles jusqu'en 2005. L'environnement échantillonné par les données post-CAML exclusivement a été comparé à l'hypervolume pré-CAML pour quantifier la proportion d'occurrences qui échantillonnent de nouvelles régions de l'espace environnemental. **146**

Tableau 5 : Données zéro-variées et univariées utilisées dans le cadre de la paramétrisation du modèle DEB **199**

Tableau 6 : Estimation des paramètres du modèle, obtenue par la méthode de covariation. **206**

Tableau 7 : Données observées et données prédites par le modèle DEB fournies avec l'erreur relative .. **208**

Liste des Appendices

Appendice 1 : Compilation de l'ensemble des prédicteurs environnementaux disponibles dans la base de données Fabri-Ruiz et al, 2016 ..... **243**

Appendice 2 : Equivalence des caractéristiques géomorphologiques entre Post (2012, mis à jour, 2016) et Douglas et al 2014. ..... **248**

Appendice 3 : Performance prédictive des modèles pour les deux jeux de données (incluant les données pré-CAML ou non). *Generalized Linear Models* (GLM), *Generalized Boosted Models* (GBM), *Generalized Additive Models* (GAM), *Classification Tree Analysis* (CTA), *Artificial Neural Networks* (ANN), *Flexible Discriminant Analysis* (FDA), *Multivariate Adaptive Regression Spines* (MARS), *Random Forests* (RF), *Maximum Entropy modelling* (Maxent) et *Surface Response Envelop* (SRE) **249**

Appendice 4 : Description de la méthode employée pour projeter et évaluer l'impact de l'effort d'échantillonnage sur la performance des modèles de niche écologique. **250**

Appendice 5 : A gauche : Projection des modèles construits sans les données collectées durant la période du CAML. L'habitat favorable est indiqué en rouge. A droite : Position des nouvelles données obtenues durant la période du CAML, les cercles violets et rouges pour les faux positifs (FP) et les faux négatifs ; les croix bleues et vertes pour les vrais négatifs (TN) et les vrais positifs (TP) respectivement. Carte de distribution de : a) *Ctenocidaris nutrix*, b) *Rhynchocidaris triplopora*, c) *Dermechinus horridus*, d) *Sterechinus diadema*, e) *Sterechinus neumayeri.* **251**

Appendice 6 : Proportion (%) de faux positifs (FP) et de faux négatifs (FN) pour chaque espèce et mission récente. L'absence de données est indiquée par No data, lorsqu'il n'y avait pas d'information sur les missions. Si les données provenaient de la base de données du NIWA sans information sur les missions, Niwa database a été indiquée. **253**

Appendice 7 : Contribution respective des prédicteurs environnementaux aux différents modèles réalisée avec et sans les données du CAML pour les cinq espèces. L'ordre du classement des prédicteurs suit l'importance des contributions. Les couleurs indiquent l'augmentation ou la diminution du rang de chaque prédicteur dans le classement entre les MNE construits avec et sans les données du CAML. **255**

Appendice 8 : Distribution des occurrences disponibles avant les campagnes du CAML (points verts) et des occurrences obtenues à l'issue du CAML (points rouges) pour : a) *Ctenocidaris nutrix*, b) *Rhynchocidaris triplopora*, c) *Dermechinus horridus*, d) *Sterechinus diadema*, e) *Sterechinus neumayeri*..... **257**

Appendice 9 : Espèces sélectionnées pour la construction des MNE individuels et nombre d'occurrences associées **259**

Appendice 10 : Espèces sélectionnées pour la construction des GDM **260**

Appendice 11 : Graphique de la déviance des GDM et de la variance expliquée par le modèle en fonction du nombre minimal d'espèce retenu par pixel. **261**

Appendice 12 : Valeurs de Bayesian Information Cirterion (BIC) pour chaque modèle en fonction du nombre de clusters. **261**

Appendice 13 : Valeurs d'entropie pour le modèle VII en fonction du nombre clusters. La courbe rouge identifie un seul point de changement, la courbe bleue identifie deux points de changement (paramètre reg de la fonction enplot du package mclust). **262**

Appendice 14 : Graphique de la valeur de la statistique du gap en fonction du nombre de cluster déterminé par l'algorithme CLARA **262**

Appendice 15 : Pourcentage de surface de chaque AMP occupé par la zone de projection des écorégions. AMP actuelles en vert et AMP en négociation en orange **263**

Appendice 16 : Article publiée dans Zookeys : Fabri-Ruiz S, Saucède T, Danis B, David B. Southern Ocean Echinoids database – An updated version of Antarctic, Sub-Antarctic and cold temperate echinoid database. *ZooKeys*. 2017;(697):1-20. doi:10.3897/zookeys.697.14746. ..... **263**

Appendice 17 : Fabri-Ruiz, S., Danis, B., Saucède, T. (2018) Can we generate robust Species Distribution Models at the scale of the Southern Ocean? Diversity and Distribution. 10.1111/ddi.12835 ..... **285**

Chapitre I : Introduction générale

I. L'approche macroécologique et le concept de niche écologique

Quels sont les grands motifs de distribution des espèces à la surface de la planète ? Pourquoi certaines espèces sont-elles plus abondantes dans certaines régions que d'autres ? Quels sont les facteurs qui contraignent ces motifs ? Ces problématiques biogéographiques ne sont pas récentes, mais elles recouvrent aujourd'hui des enjeux d'actualité compte-tenu de l'augmentation des densités de population humaine, de la mondialisation des échanges, de l'utilisation intense des surfaces terrestres et des ressources et du changement climatique. Autant de changements qui s'accompagnent d'une redistribution significative des espèces à la surface de la planète (espèces invasives, dispersions, extinctions).

Au cours des deux derniers siècles, de nombreux biologistes, naturalistes et paléontologues ont tenté de répondre à ces questions anciennes. Les travaux et découvertes scientifiques réalisés dans le sillage de ceux de De Candolle (1855), Darwin (1859), Wallace (1876), Hutchinson (1957) et Wilson et MacArthur, (1967) ont conduit à l'émergence de la macroécologie à la fin du 20ème siècle. Formalisée par Brown (1995), la macroécologie est la discipline qui étudie les relations existantes entre les organismes et leur environnement en tentant de caractériser et d'expliquer statistiquement les motifs d'abondance, de distribution et de diversité à large échelle spatiale et temporelle (Brown, 1995). La macroécologie ne constitue pas une forme de mise à jour de la biogéographie, comme l'a prétendu Fisher (2002) qui partait du constat que la biogéographie était une science plus ancienne. Il s'agit d'une discipline qui explore les domaines de l'écologie, de la macroévolution et de la biogéographie pour caractériser et expliquer statistiquement les motifs d'abondance, de distribution et de diversité (Keith et al., 2012).

Le concept de niche écologique est au cœur des problématiques macroécologiques. Roswell Johnson (1910) est l'un des premiers à avoir introduit le concept de niche écologique. Étudiant différentes espèces de coccinelles, il a noté qu'elles ne semblaient pas montrer de niches distinctes entre elles alors que « différentes espèces doivent occuper différentes niches dans une région, du fait de l'importance de la compétition dans la théorie darwinienne » (Johnson, 1910). Il faut cependant attendre les travaux de Grinnell (1917) pour obtenir une première définition du concept de niche écologique, cette dernière étant décrite comme l'ensemble des conditions environnementales permettant aux individus d'une espèce de survivre et de se reproduire (Grinnell, 1917). L'occupation d'une certaine gamme environnementale par une espèce est principalement déterminée par sa physiologie et ses adaptations acquises au cours de son évolution (Kearney & Porter, 2004; Somero, 2005, 2012; Feng & Papeş, 2017). En 1927, Elton se concentre davantage sur le rôle fonctionnel joué par l'espèce dans son environnement et la niche est principalement définie par la position que l'espèce occupe dans la chaîne trophique (carnivore, herbivore, omnivore, etc.) (Elton, 1927). Une avancée majeure dans la formulation du concept de niche écologique vient d'Hutchinson (1957). Il décrit la niche comme un hypervolume à n-dimension dans lequel l'espèce peut survivre et se reproduire. Chaque dimension de l'hypervolume représente une variable de l'environnement (température, pH, nutriment, etc.), dont les limites sont clairement identifiées. Il distingue alors la niche fondamentale de la niche réalisée. La niche fondamentale représente l'ensemble des conditions environnementales favorables à l'espèce et ce,

en l'absence d'interactions biotiques comme la compétition ou la prédation. La niche réalisée correspond à la portion de la niche fondamentale réellement occupée par l'espèce compte tenu des effets des interactions biotiques (Figure 1). Ces dernières peuvent prendre la forme de relations trophiques de type proie-prédateur, de symbioses, de relations hôtes-parasites ou encore de relations de compétition. Un exemple aujourd'hui célèbre illustre parfaitement les deux concepts, il est fourni par l'étude réalisée par Connell (1961) sur deux espèces de balanes, *Semibalanus balanoides* (Linnaeus, 1767) et *Chthamalus stellatus* (Poli, 1791). *C. stellatus* est présente dans la partie supérieure de la zone intertidale, *S. balanoides*, beaucoup moins tolérante à la dessiccation, n'occupe que les zones inférieures (Figure 2). En l'absence de *S. balanoides*, *C. stellatus* est aussi capable de coloniser les régions inférieures de la zone intertidale où les conditions environnementales ne lui sont pas défavorables. En présence de *S. balanoides*, il y a compétition pour l'espace et par conséquent la niche réalisée de *C. stellatus* est, par conséquent bien plus étroite que sa niche fondamentale.

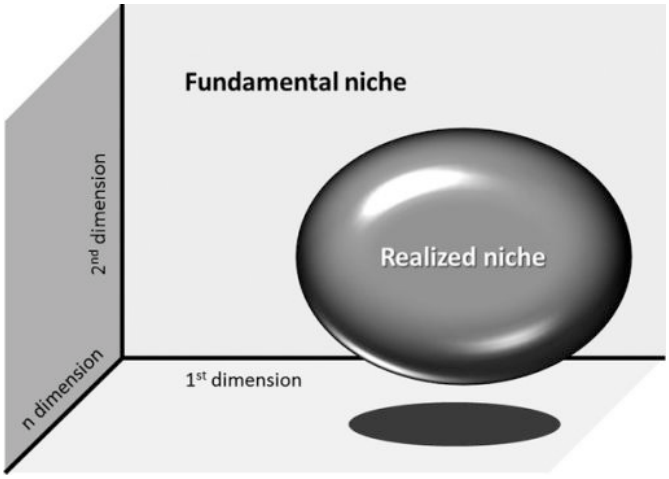


Figure 1 : Représentation schématique de la niche écologique d'une espèce selon Hutchinson réduite à trois dimensions. Chaque dimension ou axe représente une gamme de conditions environnementales requises pour permettre le maintien et la reproduction de l'espèce. C'est la niche fondamentale. La niche réalisée est une portion de la niche fondamentale déterminée par le rôle contraignant des interactions biotiques comme la compétition ou encore la prédation (Morelli & Tryjanowski, 2015)

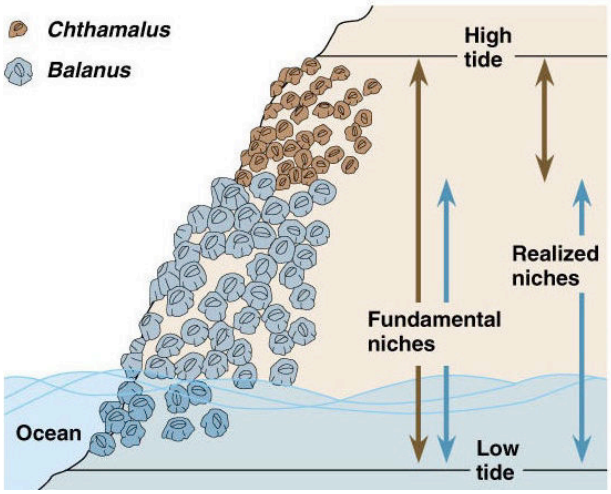


Figure 2 : Rôles respectifs de l'environnement et de la compétition sur la taille de la niche écologique de deux espèces de balanes. La distribution de *S. balanoides* est limitée par l'effet de la dessiccation dans la partie supérieure de la zone intertidale. Au contraire, *C. stellatus* peut s'étendre de la partie inférieure à la partie supérieure de la zone intertidale mais la présence de *S. balanoides*, espèce avec laquelle elle est en compétition, contraint sa distribution dans la partie supérieure. La taille de la niche réalisée de *C. stellatus* est donc plus restreinte que celle de sa niche fondamentale (modifié d'après Connell, 1961).

Cependant, Hutchinson (1957) estime que la niche réalisée n'est limitée que par les interactions biotiques et ne prend pas en compte les facteurs biogéographiques comme les limites physiques ou autécologiques à la dispersion. Soberon et Peterson (2005) introduisent la notion de « niche occupée », selon laquelle la distribution des espèces est limitée par l'environnement physique, les interactions biotiques ainsi que par des facteurs biogéographiques actuels, mais aussi historiques. Ils définissent alors la niche à travers l'utilisation du diagramme « Biotique-Abiotique-Mouvement » ou encore diagramme BAM (Figure 3). La zone abiotique (A) regroupe l'ensemble des conditions environnementales physiques nécessaires à la survie et la reproduction de l'espèce, soit la niche fondamentale. La zone (B) représente l'ensemble des conditions biotiques qui permettent à l'espèce de se développer. Elles peuvent être positives (mutualismes, facilitations) ou négatives (prédation, compétition, parasitisme). Au sein du diagramme, la zone accessible (M-Mouvement) est déterminée par une combinaison de facteurs comme la capacité de dispersion de l'espèce ou encore la présence de barrières biogéographiques (Barve et al., 2011). Elle permet de distinguer les régions auxquelles l'espèce a effectivement accès des régions qu'elle pourrait potentiellement coloniser (intersection de A et B).

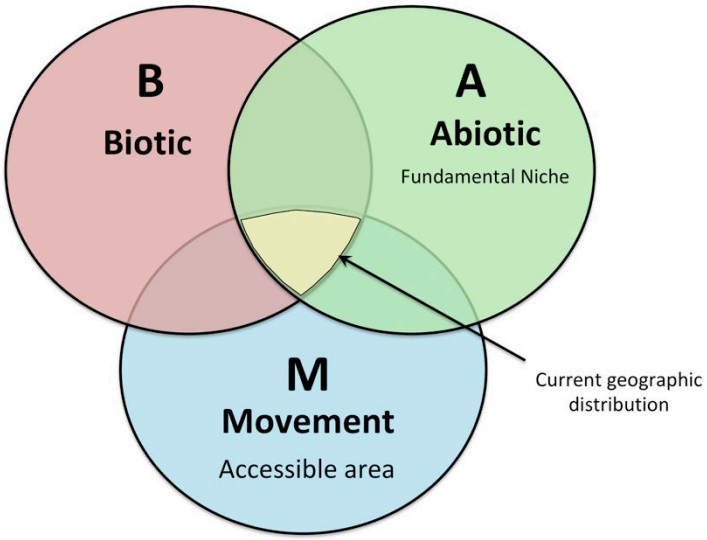


Figure 3 : Le diagramme BAM est une représentation abstraite de l'espace biogéographique. La région A représente la zone géographique où règnent des conditions environnementales correspondant à la niche fondamentale. La région B représente l'ensemble des conditions biotiques favorables au maintien de l'espèce. La région M représente les régions qui sont physiquement accessibles à l'espèce en fonction de sa capacité de dispersion et de l'existence de barrières biogéographiques actuelles ou passées. La région jaune correspond à la distribution réelle actuelle de l'espèce, où les conditions biotiques et abiotiques sont favorables et accessibles. L'intersection entre A et B représente les régions favorables à la distribution de l'espèce et accessibles en l'absence de M ; elles sont donc potentiellement colonisables par l'espèce (modifiée d'après Soberon & Peterson 2005).

II. L'impact du changement climatique

Le régime climatique terrestre est façonné par les rôles respectifs de l'atmosphère, de la Terre, de l'océan, de la biosphère et de la cryosphère et de leurs interactions en termes d'échanges d'énergie mais aussi par l'apport d'énergie exterieures, par le soleil. Plusieurs facteurs peuvent déséquilibrer le bilan énergétique de ce système, et l'on parle alors de forçage radiatif. Le climat a subi de nombreuses modifications au cours de l'histoire de la Terre. Les forçages à l'origine de ces changements agissent à différentes échelles de temps (Figure 4).

- Les forçages externes :

- Les forçages astronomiques permettent d'expliquer le caractère cyclique des variations climatiques survenues au cours des temps géologiques. Il s'agit des cycles de Milankovitch (1920) déterminés par trois paramètres astronomiques : l'excentricité, l'obliquité et la précession des équinoxes. La variation de ces trois paramètres ne modifierait pas la quantité d'énergie totale reçue par la Terre mais sa répartition spatiale et saisonnière, et serait à l'origine, entre autre, des oscillations récentes entre périodes glaciaires et interglaciaires (Berger, 1988).

- L'activité solaire fluctue à court terme selon un cycle de 11 ans (Wolf, 1892). Ces fluctuations se manifestent par l'apparition et la disparition de taches solaires et une variation maximale de 1 W/m^2 de l'irradiance au cours d'un cycle. Des climatologues ont mis en évidence des liens entre les périodes froides et le nombre minimum de taches solaires observées. Par exemple, le minimum de Maunder a coïncidé avec la période la plus froide du petit âge glaciaire. Le rayonnement solaire aurait diminué de 0,24%, ce qui aurait entraîné une baisse de la température globale de 0,5°C (Crowley & Kim, 1996).

Les forçages internes :

- Les forçages géologiques résultant de la tectonique des plaques régissent la position relative des continents entre eux et conditionnent la redistribution de l'énergie à travers les différentes composantes du système climatique. Ils conditionnent la mise en place et le rôle climatique joué par les courants océaniques ou encore la mise en place de chaînes de montagne (Lagabrielle et al., 2009). Les éruptions volcaniques peuvent également influencer le climat en éjectant une grande quantité de dioxyde de souffre, de dioxyde de carbone et de cendre (Hammer et al., 1980).

- Les forçages intrinsèques jouent également un rôle important. Les différents compartiments du système climatique étant dépendant les uns des autres, l'action d'un compartiment comme l'océan sur l'atmosphère pourra être suivie d'une rétroaction de l'atmosphère sur l'océan. Cette rétroaction pourra amplifier l'action de l'océan sur l'atmosphère (rétroaction positive) ou, au contraire, la diminuer (rétroaction négative). Par exemple, si la température de surface de l'eau de mer se réchauffe, la teneur en vapeur d'eau dans l'atmosphère va augmenter et devrait induire une augmentation de l'effet de serre (rétroaction positive). Ce déséquilibre peut également entraîner une couverture nuageuse plus importante, ce qui augmente la réflexion de la lumière solaire et a tendance à refroidir l'océan sous-jacent (rétroaction négative).

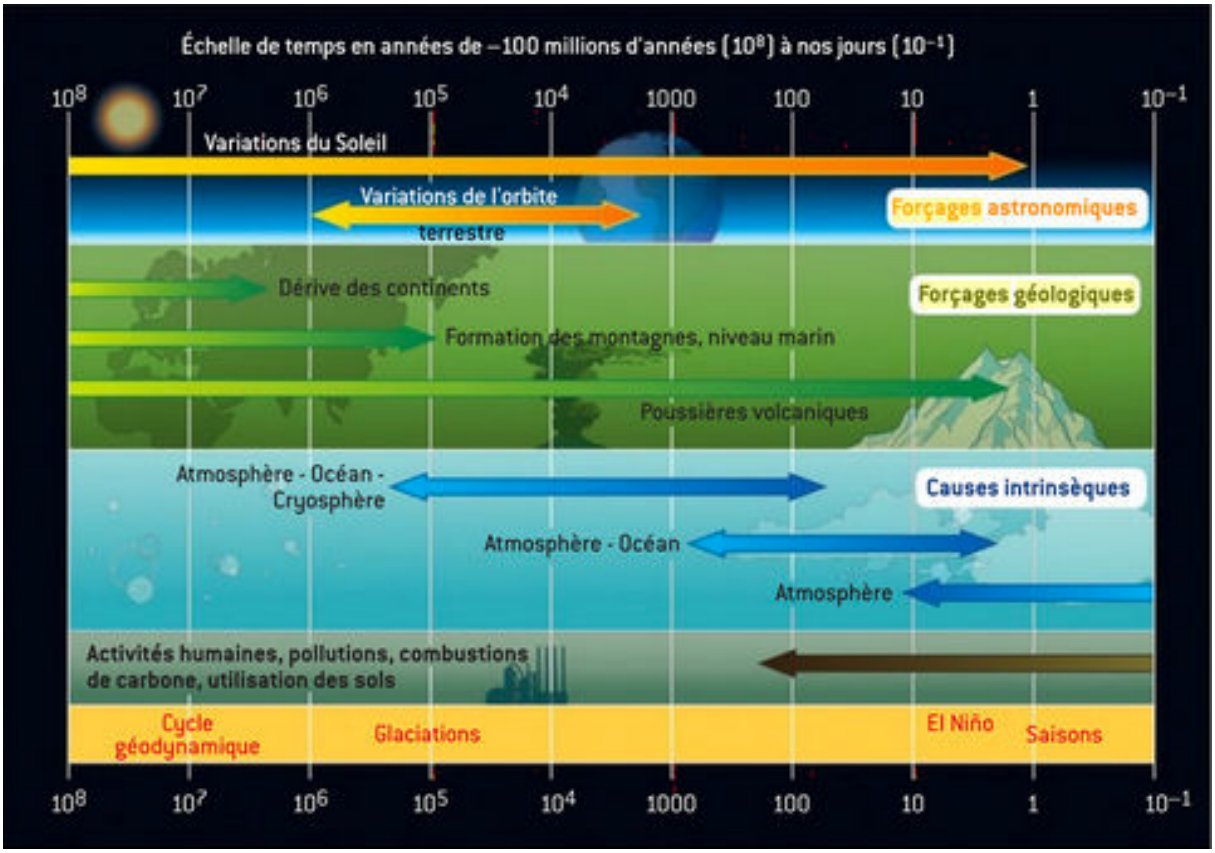


Figure 4 : Causes des variations du climat à différentes échelles de temps (des temps géologiques aux cycles saisonniers). Les flèches soulignent l'échelle de temps sur laquelle chacune se produit. On distingue les forçages externes au système Terre (activité solaire et forçage astronomique) des causes internes (forçages géologiques, intrinsèques et anthropiques) (Delmas et al., 2014)

Les forçages énoncés ci-dessus décrivent les facteurs naturels qui déterminent le climat. Depuis le début de l'ère industrielle, il y a deux siècles environ, un nouveau paramètre est venu modifier le système climatique : le forçage d'origine anthropique. La révolution industrielle a conduit à un accroissement de la teneur en gaz à effet de serre, principalement en dioxyde de carbone, méthane, protoxyde d'azote ou encore CFC, due à l'utilisation de combustibles fossiles et à l'intensification de l'agriculture (Figure 5) (Jain, 1993; Florides & Christodoulides, 2009; Hellmer et al., 2011; Collins et al., 2013; Turner et al., 2014). Il faudra cependant attendre 1988 pour que le changement climatique d'origine anthropique soit reconnu officiellement par les États et que se mette en place le Groupe Intergouvernemental d'Experts sur l'évolution du Climat (GIEC) ou IPCC en anglais, fondé par le Programme des Nations Unies pour l'Environnement et l'Organisation Météorologique Mondiale. Le GIEC est un organe international chargé de fournir une vision claire de l'état actuel des connaissances en matière notamment de changement climatique et de son impact sur l'environnement. Le cinquième rapport d'évaluation du GIEC (IPCC, 2015) a mis en évidence que les taux de gaz à effet de serre actuels étaient les plus élevés (380 ppm) jamais observés au cours des 800 000 dernières années (Figure 6) (Jouzel et al., 2007; Lüthi et al., 2008; IPCC, 2015). Ces émissions de gaz à effet de serre auraient de manière quasi-certaine (~95%)

généré les augmentations de température constatées depuis le début de l'ère industrielle. On estime que la surface de la Terre s'est réchauffée en moyenne de 0,85°C ± 0,2 depuis 1880 (IPCC, 2015).

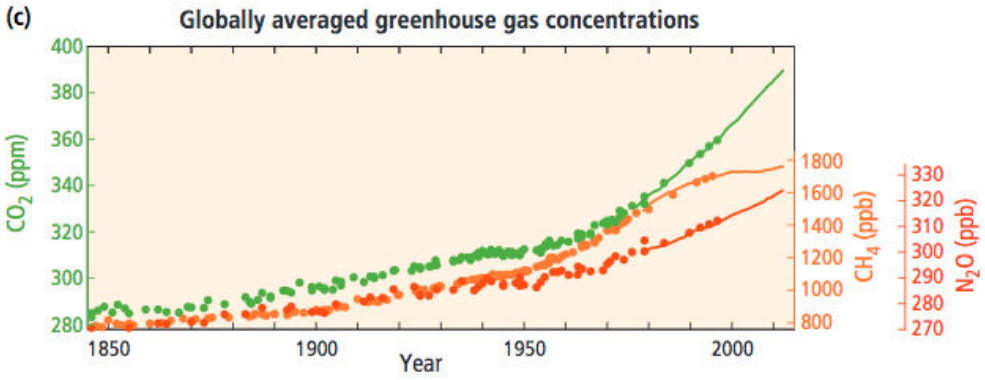


Figure 5 : Émission atmosphérique des concentrations en gaz à effet de serre : dioxyde de carbone (CO_2, en vert), méthane (CH_4, en orange) et oxyde d'hydrogène (N_2O, en rouge), déterminée à partir des données de carottages effectués dans la glace (points) et de mesures atmosphériques (lignes)(IPCC, 2015).

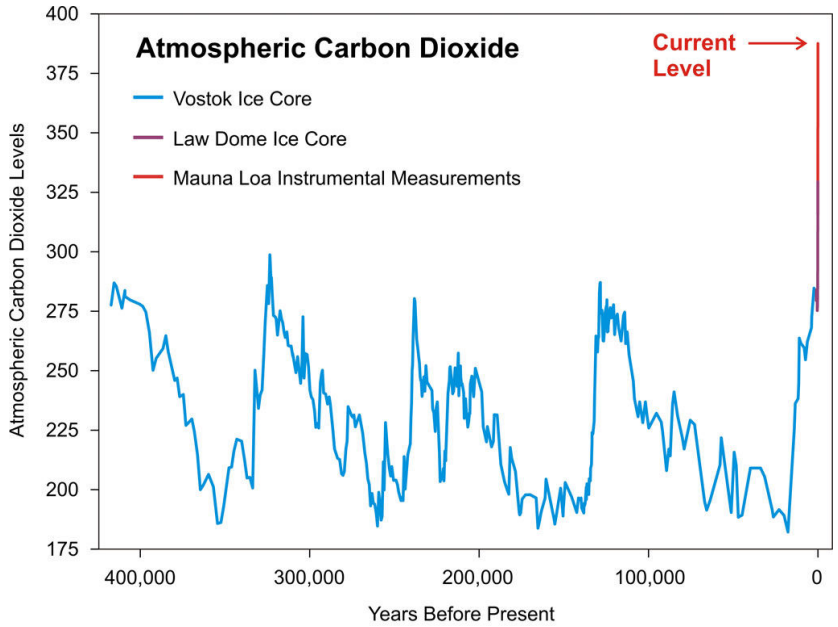


Figure 6 : Évolution des teneurs en dioxyde de carbone atmosphérique au cours des 400 000 dernières années (https://www.co2.earth/21-co2-past).

La poursuite des émissions des gaz à effet de serre au rythme actuel ou à un rythme plus élevé devrait accentuer le réchauffement climatique et modifier profondément le système climatique au cours du 21ème siècle. Pour prévoir des scénarios de changement climatique futur, les experts du GIEC ont défini quatre trajectoires d'émissions et de concentrations de gaz à effet de serre, d'ozone et d'aérosols, ainsi que d'occupation des sols, baptisés RCP 2.6, 4.5, 6 et 8.5, pour Representative Concentration Pathways, ou profils représentatifs d'évolution de concentration en français. Ces quatre profils ont été traduits en termes de forçage radiatif, c'est-à-dire de modification du bilan radiatif de la planète (Figure 7). Le scénario RCP 2.6 implique de fortes réductions des émissions

de gaz à effet de serre, le scénario RCP 8.5 constitue le scénario le plus pessimiste et correspond à la prolongation des émissions actuelles.

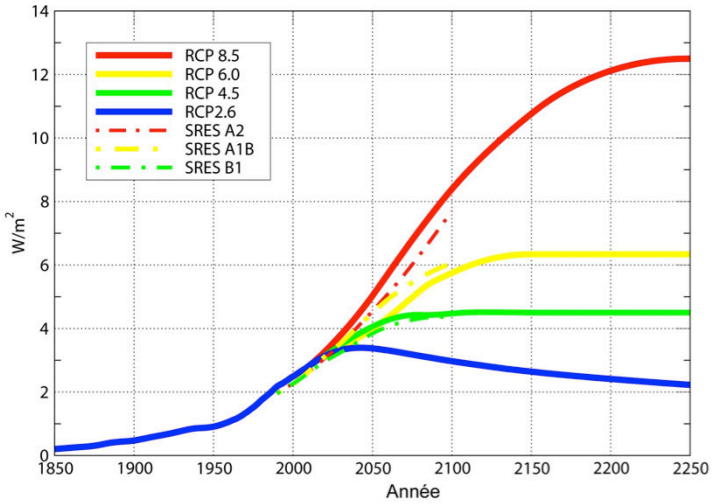


Figure 7 : Scénarios (RCP) d'évolution du bilan radiatif de la terre ou « forçage radiatif », en W/m^2, de 2006 à 2250 (traits continus). Après 2006, les traits pointillés représentent les anciens scénarios utilisés par le GIEC en 2001 et 2007. Avant 2006, le trait bleu représente l'évolution mesurée du bilan radiatif. © CNRM/IPSL/CERFACS.

Les océans couvrent plus de 70% de la surface de la planète et jouent un rôle fondamental dans le fonctionnement du climat mondial du fait de leurs importants échanges radiatifs avec l'atmosphère. Ils ont la capacité de stocker et de transporter de grandes quantités de chaleur. La redistribution de la chaleur est en grande partie déterminée par la circulation thermohaline. La chaleur est acquise principalement au niveau des régions tropicales et redistribuée vers les hautes latitudes où les eaux se refroidissent, se densifient puis plongent en profondeur (Figure 8). L'océan interagit également avec l'atmosphère par des échanges d'eau sous la forme d'évaporation/précipitation et de gaz solubles dans l'eau de mer (oxygène, dioxyde de carbone, ...).

Les observations récentes des océans (au cours des 50 dernières années) ont mis en évidence une évolution de leurs caractéristiques physico-chimiques de ce compartiment. La tendance à la hausse des températures moyennes de 0 à 700 m de profondeur entre 1971 et 2010 est significative sur la majeure partie du globe (Figure 9). Les eaux profondes ne sont pas non plus épargnées par une variabilité de la température constatée (Figure 10). Ainsi, entre 1992 et 2005, une grande partie de la colonne d'eau a commencé à se réchauffer au sud du Front Subantarctique, en particulier au niveau des eaux antarctiques de fond (Purkey & Johnson, 2010). L'augmentation des températures serait à l'origine des profonds changements qu'on observe aujourd'hui sous les hautes latitudes comme la rupture et la fonte des plateformes glaciaires (Vaughan & Doake, 1996; Vaughan et al., 2003; Nghiem et al., 2007; Stroeve et al., 2007; Comiso et al., 2008; Kwock & Rothrock, 2009). L'ensemble de ces modifications pourrait avoir des effets profonds sur la dynamique de la circulation thermohaline et sur la façon dont elle redistribue la chaleur à l'échelle de la planète.

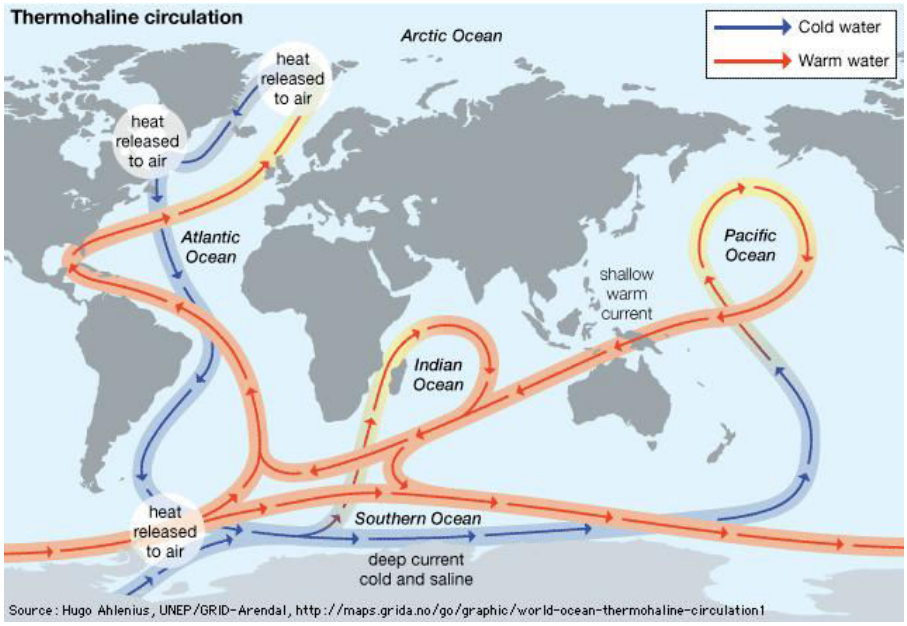


Figure 8 : Schéma de la circulation thermohaline à l'échelle globale. Les flèches bleues représentent les flux d'eau froide et les flèches rouges, les flux d'eau chaude (https://www.britannica.com/science/thermohaline-circulation)

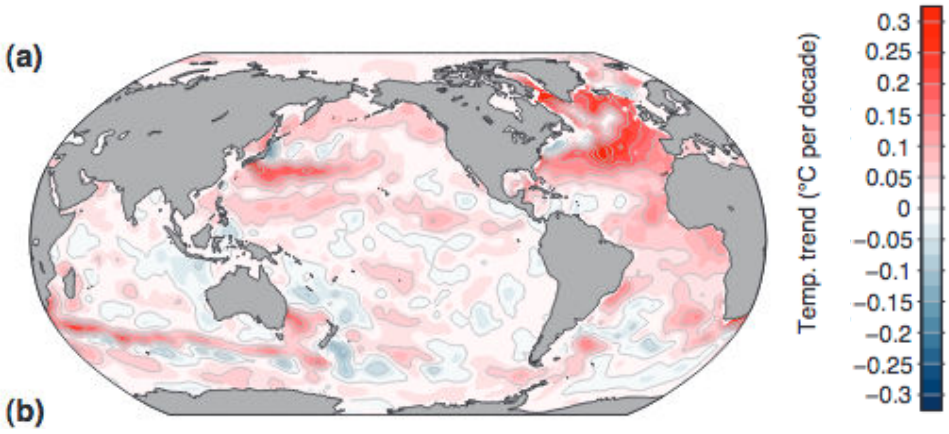


Figure 9 : Évolution de la température de l'eau de mer sur une profondeur de 0 à 700 mètres entre 1971 et 2010 (IPCC, 2015).

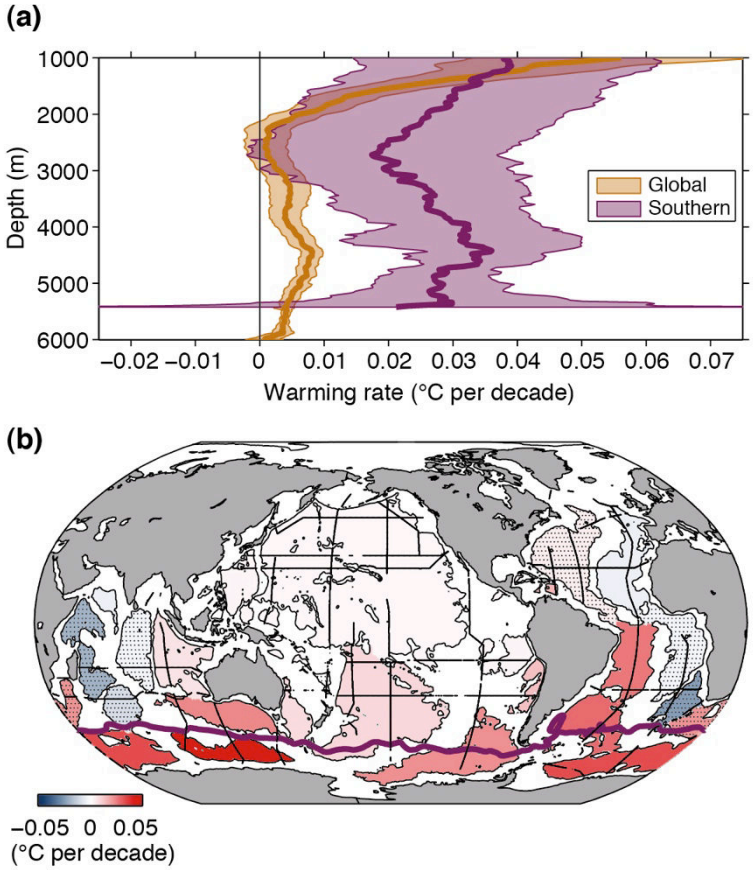


Figure 10 : a) Vitesse moyenne de réchauffement des eaux océaniques pour la période 1992-2005 (en degré Celsius par décennie) en fonction de la profondeur, avec les intervalles de confiance de 5 à 95%, en orange à l'échelle globale et en violet dans les régions situées au sud du Front Subantarctique. b) Variations de la température sur la période 1992-2005 (en degré Celsius par décennie) au-delà de 4000 m de profondeur pour les bassins océaniques profonds. Les taux de réchauffement des bassins en pointillés ne sont pas significativement différents de zéro (niveau de confiance de 95%). La position du Front Subantarctique (ligne violette) est également indiquée (IPCC, 2015).

Les océans jouent également un rôle important dans le cycle du carbone et régulent la teneur en CO_2 atmosphérique. Des échanges de CO_2 ont lieu entre l'océan et l'atmosphère. L'intensité de ces échanges est régie par les propriétés physico-chimiques de l'eau de mer. Elle est particulièrement importante lorsque la température de l'eau est froide ; les échangent se réalisent donc préférentiellement dans les hautes latitudes. Par le biais de la circulation océanique, le CO_2 dissous est transporté vers les latitudes les plus basses (Heinze et al., 2015). L'océan joue donc un rôle très important dans la séquestration du dioxyde de carbone d'origine anthropique en absorbant 30 % de la quantité atmosphérique émise (Fletcher et al., 2006; Quéré et al., 2010). La quantité croissante de CO_2 dans les océans a conduit à une diminution du pH de l'eau de mer, et donc à

son acidification (Figure 11). Depuis 1879, le pH moyen des océans a baissé de 0,1 (IPCC, 2015) et pourrait selon certains scénarios diminuer encore de 0,065 ± 0,1 (RCP 2.6) à 0,31 ± 0,1 (RCP 8.5) d'ici 2100.

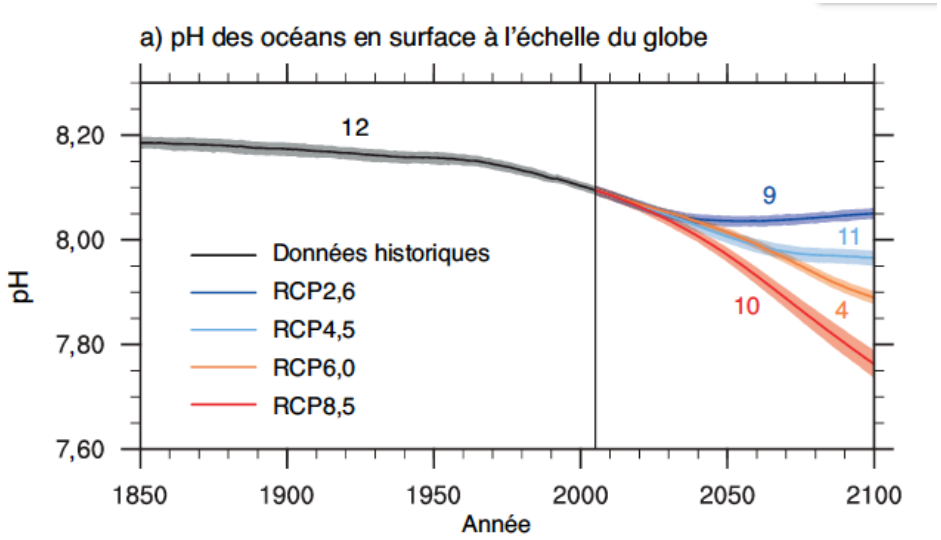


Figure 11 : Évolution du pH des océans de 1850 à 2005 (en gris) et projection jusqu'en 2100 selon les différents scénarios RCP du GIEC (IPCC, 2015).

III. Les réponses biologiques au changement climatique

Le changement climatique d'origine anthropique modifie donc profondément les propriétés physico-chimiques de l'océan et de l'atmosphère qui sont en interaction l'un avec l'autre. Les organismes marins vivent dans une certaine gamme de tolérance environnementale au sein de laquelle peuvent se réaliser de manière optimale les processus physiologiques pour assurer la survie, la croissance, la reproduction et la locomotion de ces organismes. Le changement climatique actuel et futur affecte et devrait affecter l'ensemble des régions de l'océan global. On peut donc s'attendre à ce que de nombreux taxons et processus écologiques soient touchés par ces modifications environnementales.

Les écosystèmes marins fournissent de nombreux services écosystémiques, c'est-à-dire qu'ils procurent des biens et des services aux sociétés humaines à travers les activités de pêche, la séquestration de carbone, le tourisme, ou encore les matériaux de construction. Depuis le début des années 1990, le nombre d'études sur les effets du changement climatique d'origine anthropique sur les écosystèmes marins a augmenté de manière exponentielle (Harley et al., 2006). Les effets des modifications environnementales sont donc aujourd'hui au cœur des problématiques scientifiques et sociétales.

Une vue d'ensemble, mais non exhaustive de ces impacts sur les écosystèmes marins est décrite ci-dessous.

L'acidification des océans est dûe à une augmentation de la teneur en dioxyde de carbone dissous dans les eaux qui pourrait entraîner des modifications profondes de la biologie des organismes marins (Wittmann & Pörtner, 2013). De nombreuses espèces sont en effet calcifiantes et sécrètent

des structures squelettiques notamment en carbonate de calcium $CaCO_3$ (échinodermes, mollusques, coccolithophores, coraux, foraminifères, etc.). La plupart des études s'accordent à montrer que ces organismes sont sensibles au changement de la chimie des eaux et qu'une diminution du pH devrait conduire à une diminution de la calcification (Gattuso, 1998; Langdon et al., 2000; Kurihara & Shirayama, 2004, 2004; Langdon & Atkinson, 2005). L'acidification des océans implique également un coût énergétique non négligeable pour les organismes qui doivent maintenir leur pH interne à des valeurs plus élevées pour permettre aux processus physiologiques de se dérouler de manière optimale. Ces capacités de régulation et de tolérance face à la diminution de pH sont spécifiques à chaque espèce (Melzner et al., 2009).

La phénologie correspond à la relation entre la chronologie des évènements du cycle de vie des espèces et les schémas climatiques saisonniers. Ce processus écologique fondamental constitue un facteur majeur dans la dynamique des populations, dans les interactions entre espèces (prédations, compétitions, …) ou encore pour leurs migrations (Schwartz, 2003). Le changement climatique a entraîné des modifications de la phénologie aussi bien chez des organismes benthiques que pélagiques. En Europe du Nord, l'augmentation des températures hivernales aurait avancé la période de ponte du bivalve *Limecola balthica* (Linnaeus, 1758) de huit jours, entraînant une discordance entre la phase larvaire pélagique et la période de production phytoplanctonique qui constitue sa principale source de nourriture (Philippart et al., 2003). Cette augmentation des températures aurait également avancé l'arrivée de prédateurs comme la crevette grise *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) réduisant considérablement le temps entre la période de reproduction et la pression de prédation. Une vaste étude menée par Edwards et Richardson (2004) a montré que le changement climatique devrait avoir un effet sur la phénologie des organismes planctoniques. Les réponses sont cependant variables selon le groupe fonctionnel et le niveau trophique considérés. Un exemple particulièrement marquant est celui des échinodermes en mer du Nord chez lesquels le pic d'abondance des larves apparaît de plus en plus tôt et serait étroitement corrélé à l'augmentation des températures de surface (Figure 12).

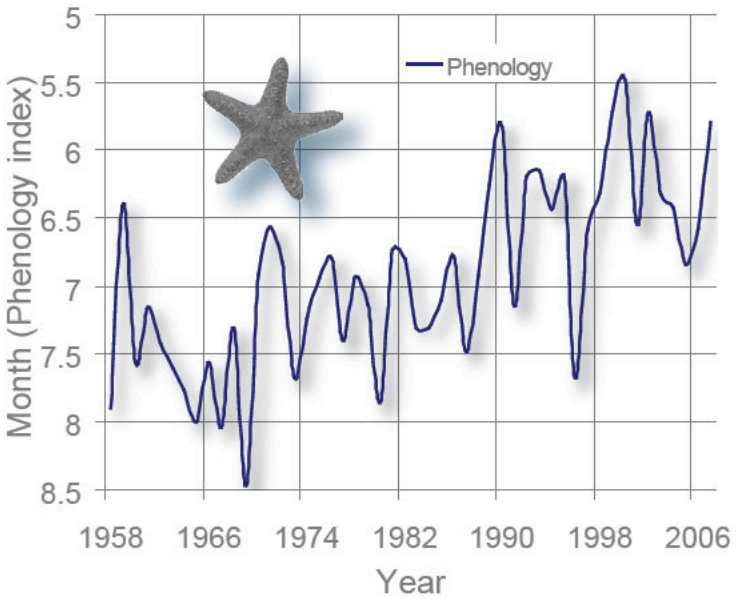


Figure 12 : Évolution de la phénologie des larves d'échinodermes sur la période 1959-2007 en mer du Nord (55-58°N). L'axe des ordonnées correspond à la période de l'année sur trois mois et demi (du 01/05 au 15/08 de haut en bas). Le maximum d'abondance des larves d'échinodermes (oursins, étoiles de mer, …) tend à apparaître de plus en plus précocement dans la communauté planctonique (Edwards et al., 2009).

Les séries à long terme du Continuous Plankton Recorder (CPR), telles qu'elles se sont développées constituent un fabuleux outil pour évaluer les **changements de répartition des espèces** planctoniques. Le CPR est un instrument d'échantillonnage permettant de réaliser des prélèvements de plancton en surface sur des trajets de plusieurs centaines de milles nautiques. Il constitue un outil utile pour faire de la biogéographie et mettre en évidence les changements des communautés planctoniques à mésoéchelle (Reid et al., 2007). Susceptible d'être remorqué par tout type de navires (McLeod et al., 2010), il autorise une stratégie d'échantillonnage qui couvre de grandes zones, ce qui permet de démultiplier aussi l'effort d'échantillonnage. De nombreux laboratoires coordonnent son déploiement à travers le monde, comme en Atlantique et Pacifique Nord, au niveau du Benguela mais également dans l'océan Austral (Hunt & Hosie, 2005; Reid et al., 2007; Chiba et al., 2012; Vezzulli et al., 2015; Meilland et al., 2016).

En Atlantique Nord, l'utilisation du CPR a permis d'étudier les assemblages de copépodes calanoïdes et de montrer de fortes variations dans leur aire de répartition, entre 1960 et 1999, qui seraient dues à l'effet combiné de l'augmentation des températures dans l'Atlantique Nord et à l'oscillation Nord Atlantique (Figure 13) (Beaugrand, 2002). Les espèces d'eau chaude auraient tendance à migrer vers le nord tandis qu'une diminution du nombre d'espèces tempérées froides et subarctiques est observée. Ces changements dans les aires de distribution tendraient à se poursuivre avec les changements environnementaux à venir. Beaugrand et ses collaborateurs (2015) ont cherché à estimer la sensibilité des espèces pélagiques (19 609 espèces) aux changements de température en se basant sur les changements quantitatifs (sommes des différences entre l'abondance théorique de deux périodes pondérées par la richesse spécifique commune aux deux périodes) et qualitatifs (différence entre l'invasion d'espèces locales et leur extirpation) de la

biodiversité. Ils ont mis en évidence que le scénario climatique RCP 2.5 aurait une influence sensiblement équivalente aux changements qui se sont produits entre 1960 et 2013 (Figure 14). En revanche, les résultats sont beaucoup plus préoccupants pour les scénarios RCP 6.0 et RCP 8.5 selon lesquels l'augmentation des températures devrait davantage affecter la biodiversité marine que les changements qui se sont produits depuis le dernier maximum glaciaire. Les régions tropicales devraient observer des changements qualitatifs négatifs, ce qui signifie que la disparition locale d'espèces deviendrait plus importante que l'invasion et conduirait en moyenne à une diminution de la biodiversité. Les régions polaires devraient devenir le centre de nombreuses invasions avec des espèces qui migreront vers des régions moins chaudes. Ces motifs d'extinctions et d'invasions locales à globales ont été confirmés dans de précédentes études s'intéressant exclusivement aux espèces de poissons et d'invertébrés marins exploités (Cheung et al., 2009; Jones & Cheung, 2015).

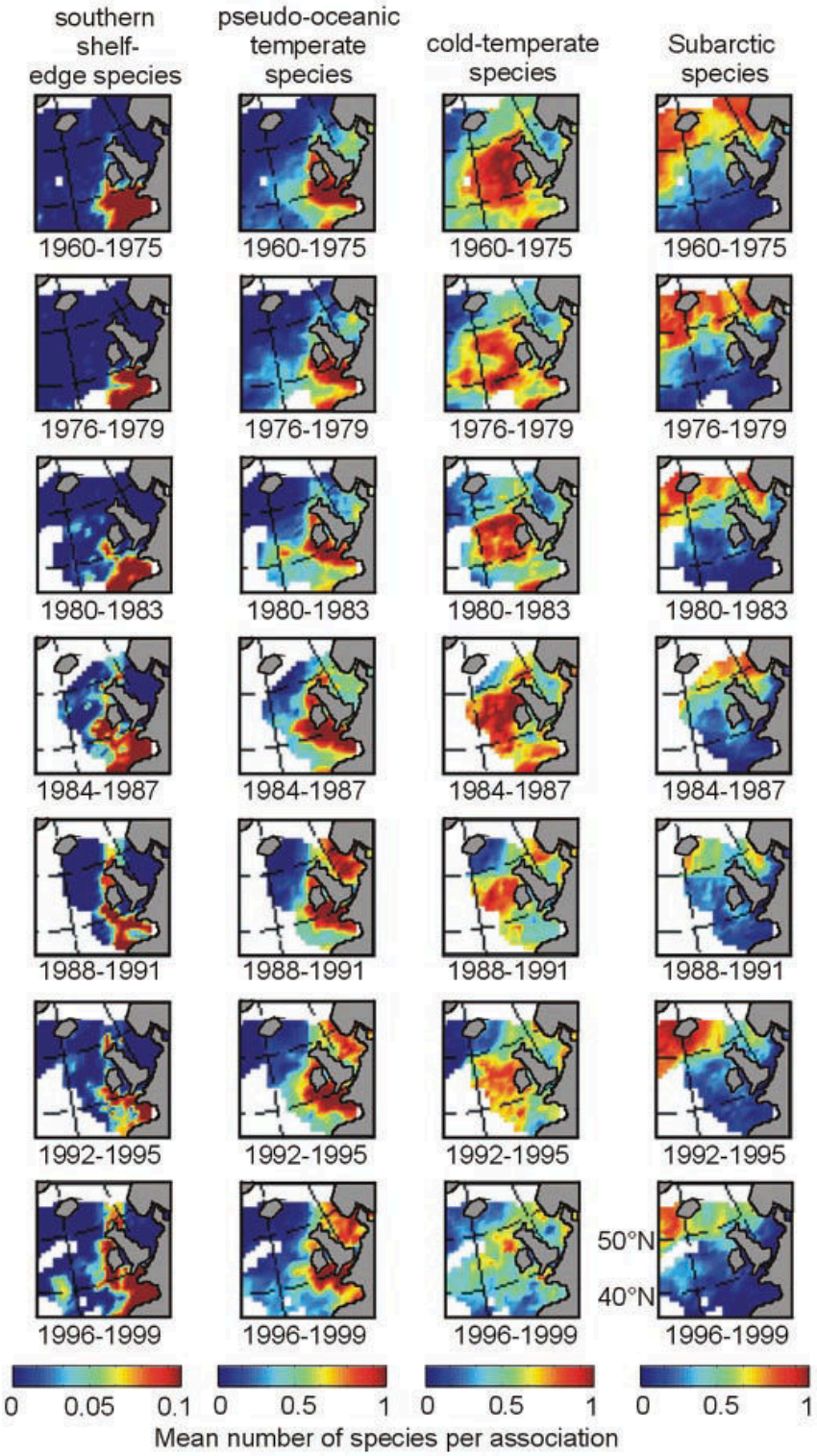


Figure 13 : Variation à long terme du nombre d'espèces de copépodes calanoïdes par assemblage dans l'Atlantique Nord entre 1960 et 1999. Le nombre d'espèces tempérées a augmenté et la diversité des espèces tempérées froides, subarctiques et arctiques, a diminué dans l'Atlantique Nord. L'échelle (0 à 1) indique la proportion de chaque type biogéographique d'espèces dans les assemblages totaux de zooplancton (Beaugrand, 2002).

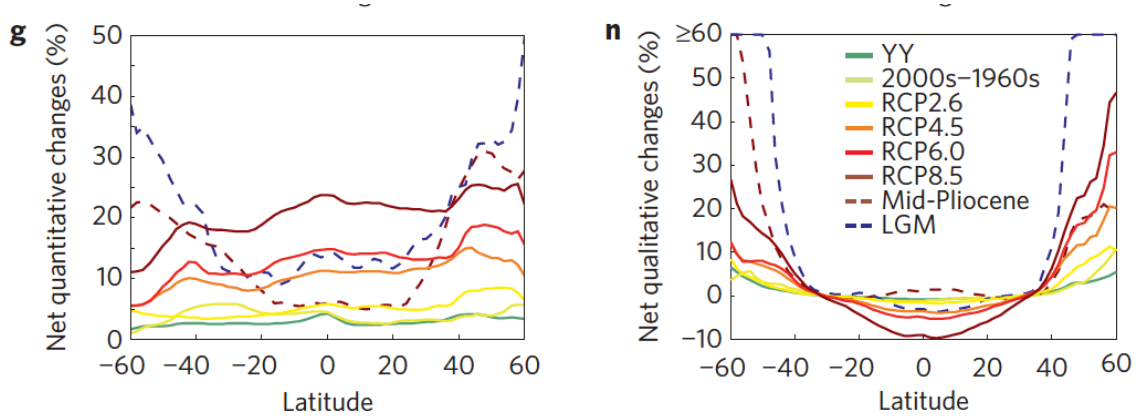


Figure 14 : Changements latitudinaux moyens (en %) quantitatifs et qualitatifs de la biodiversité entre 60°S et 60°N correspondant à une variabilité annuelle de la température de 1960 à 2013 (YY), à des changements moyens de températures entre 2000–2009 et 1960–1969 (2000s-1960s), à des changements moyens entre 2000-2009 et 2100 pour les quatre scénarios du GIEC (RCP 2.5, 4.5, 6, 8.5), à des changements moyens entre 2000-2009 et la période du Mid-Pliocène et à des changements moyens entre 2000-2009 et le dernier maximum glaciaire (LGM) (Beaugrand et al., 2015).

Ces tendances tendent à se confirmer également pour les organismes benthiques. Des simulations réalisées sur les espèces de bivalve *Glycymeris glycimeris* (Linnaeus, 1758) et *Pecten maximus* (Linnaeus, 1758) ou le polychète *Ophelia borealis* (De Quatrefages, 1867) ont mis en évidence que d'ici la fin du 21ème siècle, ces espèces devraient disparaitre de la Manche pour migrer vers des régions plus froides au nord de la Mer du Nord du fait de l'augmentation des températures (Rombouts et al., 2012). Leurs déplacements latitudinaux devraient cependant être limités au nord de leurs distributions actuelles, car peu d'habitats présentent des types de substrats auxquels les espèces sont adaptées. La modélisation de 75 espèces de la Mer du Nord a montré que 64% d'entre elles se déplaceraient vers le nord au cours du 21ème siècle (scénario RCP 6.0) à cause des changements de température. Des expansions d'espèces nordiques vers le sud de la Mer du Nord devraient également être observées à cause des augmentations de température de fond durant la période hivernale (Weinert et al., 2016).

D'autres modifications sont attendues également dans les régions tropicales et subtropicales avec pour conséquences des pertes d'habitats importantes, en particulier pour les espèces de coraux, selon les scénarios climatiques RCP 8.5 (Freeman et al., 2013; Cacciapaglia & van Woesik, 2018; Durante et al., 2018). Dans les régions polaires, la situation est particulièrement critique. Les espèces ne peuvent pas migrer puisque ce sont des régions situées aux extrémités du continuum thermique des océans (Griffiths et al., 2017). D'autre part, les espèces sont fortement adaptées aux températures froides et sont particulièrement sensibles à toute augmentation des températures (Peck & Conway, 2000; Peck et al., 2002, 2004). On peut donc craindre que de nombreuses extinctions se produisent dans ces régions.

Les écosystèmes marins sont également confrontés à de nombreuses pressions d'origine anthropique qui viennent s'ajouter aux effets du changement climatique.

- Les phénomènes d'eutrophisation résultent d'un enrichissement en nutriments des milieux aquatiques et entraînent des modifications en cascade dans les écosystèmes (Duarte, 2009; Rabalais et al., 2009). En milieu côtier, l'eutrophisation s'est accentuée depuis la moitié du 20ème siècle dans un grand nombre de régions (Europe, Amérique du nord, Australie et Asie) (Diaz, 2001; Selman et al., 2008; Rabalais et al., 2010) du fait d'un apport de phosphate et d'azote par l'activité agricole et les défauts de traitement des eaux usées, ce qui a conduit à une prolifération importante de phytoplancton et d'algues. Ces proliférations représentent de fortes biomasses dont la décomposition par des bactéries consomme de l'oxygène et induit son appauvrissement dans le milieu. Cette eutrophisation peut également être associée des blooms d'algues toxiques (Anderson et al., 2002a). L'eutrophisation peut donc avoir des conséquences importantes sur les ressources des écosystèmes marins côtiers et impacter différents secteurs d'activité comme les pêcheries ou le tourisme.
- La surpêche désigne l'activité de pêche excessive pratiquée par l'homme sur des espèces aquatiques. On parle de surpêche quand l'intensité des efforts de captures empêche un renouvellement des populations par reproduction naturelle. De nombreuses espèces ont ainsi vu leur stock diminuer en raison de leur surexploitation depuis le début du 19ème siècle (Worm et al., 2006). La diminution de populations d'espèces exploitées peut conduire à une restructuration de la chaîne alimentaire par cascade trophique (Jackson, 2001; Casini et al., 2008, 2009).
- D'autres facteurs d'origine anthropique sont également des perturbateurs pour la biodiversité marine comme la présence dans l'eau de mer de nombreux polluants tels que les hydrocarbures, les métaux lourds ou autres substances chimiques (Walker, 1990; Porte & Albaigés, 1994; Haynes & Johnson, 2000). Les micro- et nanoplastiques constituent également un enjeu fondamental du 21ème siècle, compte tenu de leur proportion grandissante dans l'ensemble des océans de la planète, touchant l'ensemble des niveaux trophiques (Browne et al., 2011; Cole et al., 2013; Lusher et al., 2013) dont la consommation humaine (Farrell & Nelson, 2013).

Face à l'évolution rapide de leur environnement abiotique, les réponses des espèces sont complexes à quantifier puisque les réarrangements trophiques, les changements d'aires biogéographiques ou de phénologie sont des processus interconnectés. Par ailleurs, les effets des perturbations dépendront également de l'échelle spatio-temporelle considérée, du niveau d'organisation étudiée (des molécules aux écosystèmes) et des rétroactions possibles entre les différentes composantes des écosystèmes. Compte tenu des changements environnementaux, des pressions anthropiques et de leur impact sur la biodiversité, une prise de conscience internationale a amené de nombreux États à adopter, en mai 1992, la Convention sur la Diversité Biologique (CDB) qui fut ouverte à la signature lors de la Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement à Rio en juin de la même année (CBD, 1992). La CDB est un traité international ayant pour objectif d'assurer la conservation de la biodiversité et permettre l'exploitation durable de ses ressources. Elle a permis d'élargir la vision classique de la conservation en incluant la préservation de la diversité

génétique. Par ailleurs, un plan stratégique pour la diversité biologique a été adopté et fixé à l'horizon 2020 lors de la Conférence des Parties (COP 10) de Nagoya en 2010 afin de d'améliorer l'état de la diversité biologique et de réduire les pressions anthropiques exercées sur celle-ci (Buck & Hamilton, 2011).

Dans le domaine marin, la création d'Aires Marines Protégées (AMP) ou de réseaux d'AMP s'est fortement développée et est devenue un outil de gestion pour protéger, maintenir et restaurer les écosystèmes (Roberts et al., 2003, 2005; Lester et al., 2009; Claudet, 2011). Une AMP correspond à une région de l'océan dans laquelle les activités humaines sont plus strictement réglementées que dans les eaux environnantes (Agardy, 2000). Les AMP sont désignées et gérées par des moyens légaux afin d'assurer une conservation à long terme des habitats marins, ou encore de fournir des refuges à différentes espèces. Les AMP sont également un outil de conservation qui permet aux scientifiques d'étudier, par le biais d'un réseau de surveillance, les impacts sur les écosystèmes marins qui peuvent être attribués à la pêche, au changement climatique ou aux deux (Agardy, 1994). Les AMP peuvent prendre différentes formes et dimensions et sont plus ou moins restrictives quant aux activités permises dans leurs limites (Agardy, 2000). Du point de vue de la CDB, les AMP constituent donc une pierre angulaire pour la protection des espaces marins. Cependant, la mise en place de plans de gestion et de stratégies de conservation ne peut être réalisée qu'en s'appuyant sur une connaissance approfondie de la biodiversité et des facteurs et processus à l'origine des motifs de distribution des espèces (Agardy et al., 2003; Roberts et al., 2003; Gladstone, 2007).

Afin d'améliorer les connaissances sur les écosystèmes marins, un consortium international, le Census of Marine Life (CoML), a été mis en place en 2000. Ce projet de dix ans a permis de regrouper un vaste réseau de 2 700 chercheurs et 80 nations différentes. Sa principale mission était d'évaluer et d'expliquer les niveaux de diversité, leur répartition et l'abondance des espèces marines passées, présentes et futures : « scientists worldwide organized what is known and unknown about life in the oceans and broadened our knowledge of the unknown through new research » (http://www.comlsecretariat.org/about/). Ce projet a permis de générer plus de 30 millions de données de distribution d'espèces intégrées à et accessibles via le système d'information biogéographique des océans (OBIS) (Figure 15) et de découvrir près de 1 200 nouvelles espèces. Il apparaît cependant que les régions abyssales et polaires demeurent encore largement sous explorées (Figure 16) comme le montre la distribution de l'effort d'échantillonnage actuel. Or le changement climatique s'opère également dans ces régions, et de manière rapide.

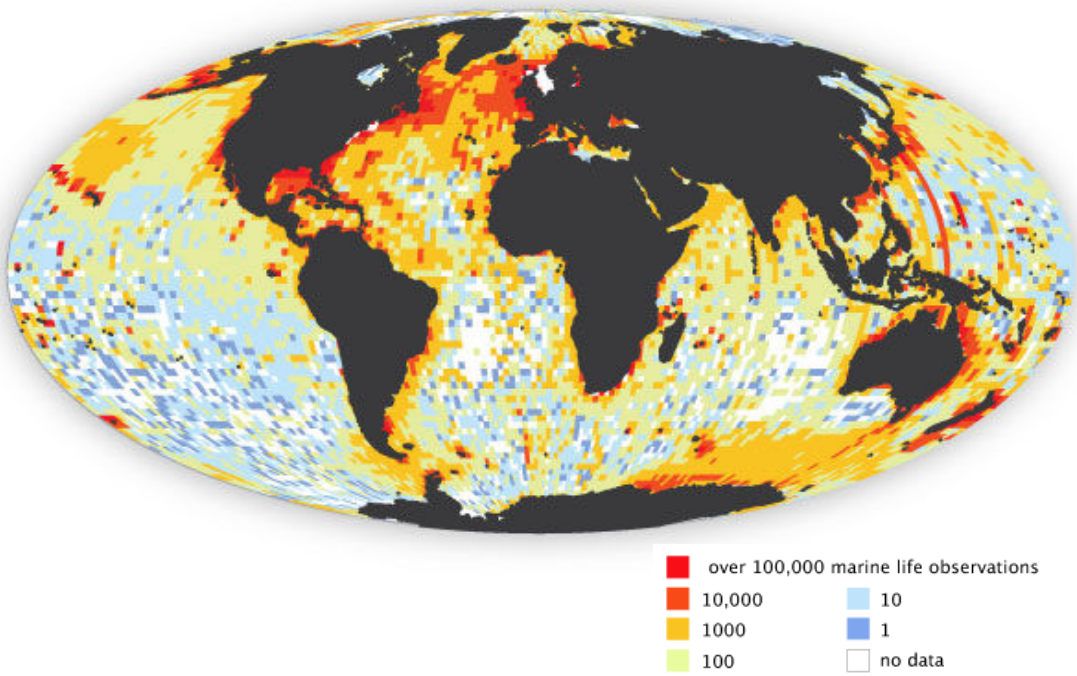


Figure 15 : Effort d'échantillonnage réalisé au cours du Census of Marine Life (http://comlmaps.org/gallery/footprints/) (vu le 19/09/2018).

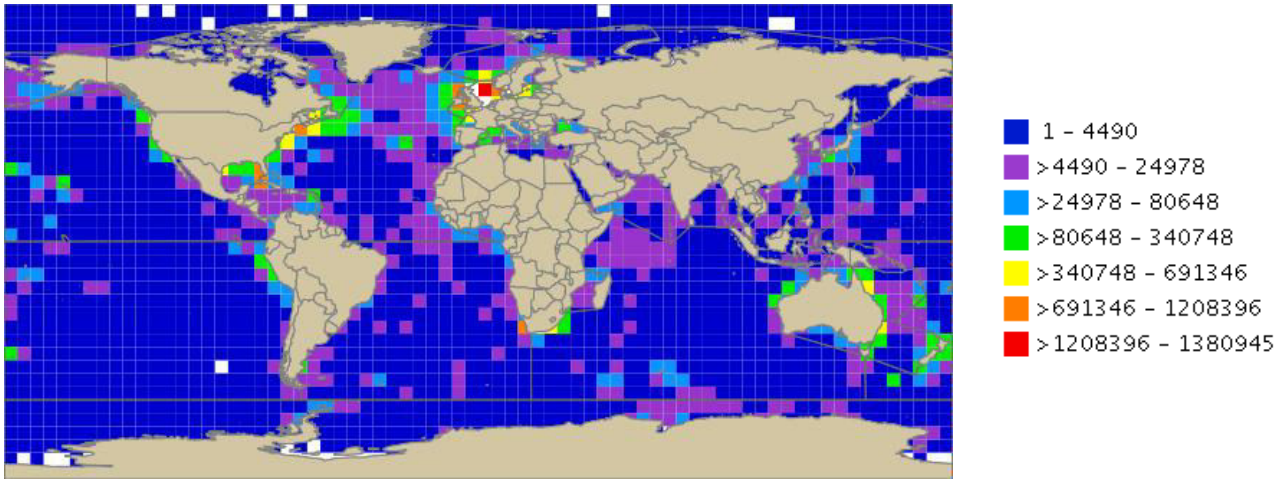


Figure 16 : Nombre d'occurrences enregistré dans le système d'observation biogéographique des océans (OBIS). (http://iobis.org/geoserver/web/;jsessionid=73B957B98E6FD96F4947D56377048266?wicket:bookmarkablePage=:org.geoserver.web.demo.MapPreviewPage (vu le 15/09/2018)).

IV. Objectifs de la thèse

Au vu de la rapidité et de l'importance des changements environnementaux actuels et futurs dans les régions polaires, il est aujourd'hui nécessaire d'améliorer nos connaissances sur la distribution de leur biodiversité mais aussi de prédire les effets des changements globaux sur les écosystèmes marins. L'approche macroécologique s'intéresse aux facteurs responsables des motifs de distribution, d'abondance et de diversité à grande échelle et apparaît donc comme particulièrement pertinente pour étudier les modifications de la distribution d'espèces dans un contexte de changement climatique (Cheung et al., 2009). En région polaire, les impacts sur les écosystèmes marins associés notamment à l'augmentation des températures et au changement de régime de la glace de mer sont déjà visibles (Loeb et al., 1997; Stammerjohn et al., 2008; Schofield et al., 2010; Comiso et al., 2011; Bonsell & Dunton, 2018; Feng et al., 2018; Hauser et al., 2018; Le Guen et al., 2018). Dans ce contexte, je me suis particulièrement intéressée au cas de l'océan Austral où peu d'études macroécologiques ont été entreprises compte tenu de l'hétérogénéité et du faible effort d'échantillonnage relatif réalisé dans cette région (Figure 17). Les zones éloignées des côtes et des stations scientifiques demeurent largement sous explorées et des lacunes persistent dans notre connaissance de la biodiversité de cette région (Griffiths et al., 2011b, 2014).

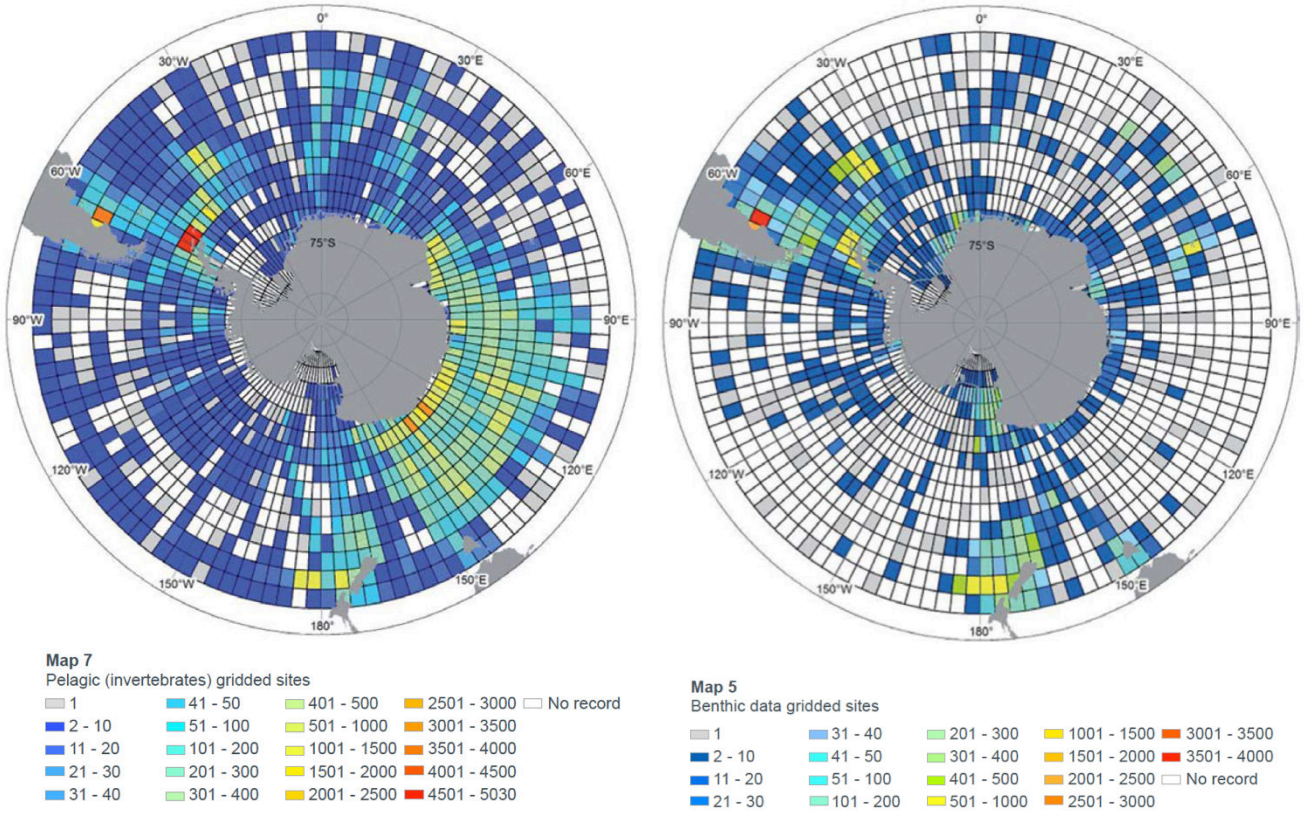


Figure 17 : Effort d'échantillonnage (en nombre de sites échantillonnés) dans l'océan Austral des espèces pélagiques (gauche) et benthiques (droite) (Griffiths et al., 2014).

L'objectif de ma thèse est de réfléchir et d'explorer les modèles qui seraient les plus appropriés pour évaluer la distribution des espèces de l'océan Austral dans un contexte de changement climatique.

Pour cela je me suis particulièrement intéressée aux modèles de niche écologique qui sont aujourd'hui couramment utilisés à cette fin (Guisan & Zimmermann, 2000; Guisan & Thuiller, 2005; Thuiller et al., 2005; Kearney et al., 2008; Elith & Leathwick, 2009; Elith et al., 2010; Robinson et al., 2011; Barbet-Massin & Jetz, 2014; Sánchez-Carnero et al., 2016; Guisan et al., 2017). Dans l'océan Austral, cette approche a été appliquée majoritairement à des organismes pélagiques et relativement peu d'études sont disponibles pour les organismes benthiques. Je me suis donc concentrée sur les échinides, organismes des communautés benthiques de cette région (David et al., 2005b).

Le point de départ de ma recherche est donc de chercher ce qui contraint la distribution des espèces et si celles-ci seraient affectées par le changement climatique. Les modèles de niche écologiques mis en œuvre dans ce travail, ainsi que leurs avantages comparatifs, ont été évalués notamment au regard de cet aspect. Permettent-ils de prédire la sensibilité des espèces face aux changements environnementaux ?

J'ai utilisé plusieurs approches de modèles de niches écologiques non seulement avec l'objectif de mettre en évidence les grands facteurs qui contraignent la distribution des espèces mais aussi, grâce à la comparaison que l'utilisation cumulée des approches sur un même objet permettait, d'évaluer leurs mérites respectifs et d'apprécier leur complémentarité. Je souhaitais, dans la mesure du possible, évaluer si la mise en œuvre de politiques concrètes, comme les aires marines protégées, pouvait se reposer principalement sur une de ces approches ou si, au contraire, elle devait utiliser toutes les données disponibles et toutes les perspectives ainsi mises à disposition, en dépit du travail accru que cela représente.

Je ne prétends pas fournir une réponse définitive à la problématique décrite ci-dessus. La présente thèse offre néanmoins de nombreux éléments de réflexions et de progression non seulement dans l'affinement des modèles de niche écologiques et de leur mise en œuvre mais aussi dans l'appréciation des résultats qu'ils produisent et dans la définition des politiques à mener pour s'adapter aux évolutions futures.

Mon manuscrit de thèse s'organise donc selon sept chapitres. Après ce premier chapitre introductif, le deuxième chapitre permettra de présenter les caractéristiques océanographiques et biologiques de l'océan Austral ainsi que les différentes méthodes de modélisation utilisées lors de la recherche. Le **chapitre III** présente les résultats obtenus pour le premier objectif de mon travail de thèse, générer une base de données d'occurrences des échinides et de paramètres environnementaux qui sont à la fois essentiels pour mener des études à large échelle et pour la construction des modèles de niche écologique. L'effort d'échantillonnage a ainsi pu être quantifié et cartographié. Le **chapitre IV** évalue si des modèles de niche écologique corrélatifs pouvaient être générés à large échelle afin d'identifier les principaux facteurs qui déterminent la distribution de cinq espèces d'échinides. La robustesse des modèles a été testée selon l'effort d'échantillonnage, la taille des niches ainsi que leur biogéographie. Pour cela, je me suis appuyée sur deux jeux de données, un premier incluant les données disponibles jusqu'en 2005 et un deuxième incluant les données du Census of Antarctic Marine Life (CAML), un projet du Census of Marine Life qui a permis d'améliorer l'effort d'échantillonnage dans l'océan Austral. Le **chapitre V** s'intéresse à définir une écorégionalisation

de l'océan Austral basée sur les échinides afin de mettre en évidence les grandes écorégions qui se distinguent à la fois par leurs caractéristiques biotiques (faunes d'échinides) et environnementales (paramètres abiotiques). L'utilisation de paramètres environnementaux futurs a permis de quantifier les changements à la fois dans l'environnement et dans les assemblages d'échinides de l'océan Austral associés au scénario RCP 8.5 du GIEC. Je me suis également intéressée au réseau d'Aires Marines Protégées que les politiques et gestionnaires souhaitent mettre en place dans l'océan Austral et j'ai cherché à savoir s'il constitue un système représentatif des différentes écorégions. Enfin, les modèles de niche de type corrélatif ont souvent été critiqués pour leur incapacité en prendre en compte les processus qui contraignent la distribution des espèces et à fournir des informations sur les autres stades du cycle de vie que le stade adulte. Dans le **chapitre VI**, j'ai cherché à construire des modèles de niche écologique corrélatifs et mécanistiques pour une espèce commune et abondante du plateau Antarctique, *Sterechinus neumayeri,* (Meissner, 1900). Pour la construction des modèles de niche mécanistiques, je me suis appuyée sur la théorie des Dynamic Energy Budget (Kooijman, 2010). Les modèles ont été projetés sous des conditions climatiques actuelles et futures (scénario RCP 8.5 du GIEC). Les concordances et les différences entre les deux approches corrélatives et mécanistiques, ont été mises en évidence et des zones robustes de présences ont ainsi pu être définies. Enfin, le **chapitre VII** permet de résumer l'ensemble des résultats acquis au cours de la thèse et décrits dans ce manuscrit, ainsi que de proposer de nouvelles perspectives de recherche.

Chapitre II : Matériels et Méthodes

Résumé

Ce deuxième chapitre présente la méthodologie mise en œuvre durant mes travaux de thèse. Une première partie de ce chapitre est dédiée à l'océan Austral et à la présentation de ses caractéristiques physiques et océanographiques. Les deuxième et troisième parties focalisent sur la biodiversité unique de l'océan Austral et sur la mise en place de mesures de protection et de conservation de la biodiversité et des écosystèmes marins de cette région. Enfin, la dernière partie expose les différentes méthodes et protocoles de modélisation employées au cours de la thèse.

I. L'océan Austral

1. Contexte géographique

L'océan Austral est un vaste système marin qui représente une étendue d'eau ininterrompue autour du continent Antarctique. L'absence de territorialité du continent Antarctique jusqu'à 60°S (voir partie III) et de limites géomorphologiques clairement discernables font que les frontières en particulier septentrionales de cet océan ne sont pas reconnues de façon identique par toutes les nations. La première délimitation de l'océan Austral apparaît dans la première édition de *Limits of Oceans and Seas* publiée par l'Organisation Hydrographique Internationale (OHI) (International Hydrographic Organization, 1953). Ses frontières sont alors déterminées par des limites terrestres : au sud, le continent Antarctique et au nord, l'Amérique du Sud, l'Afrique, l'Australie et la Nouvelle-Zélande (Figure 18).

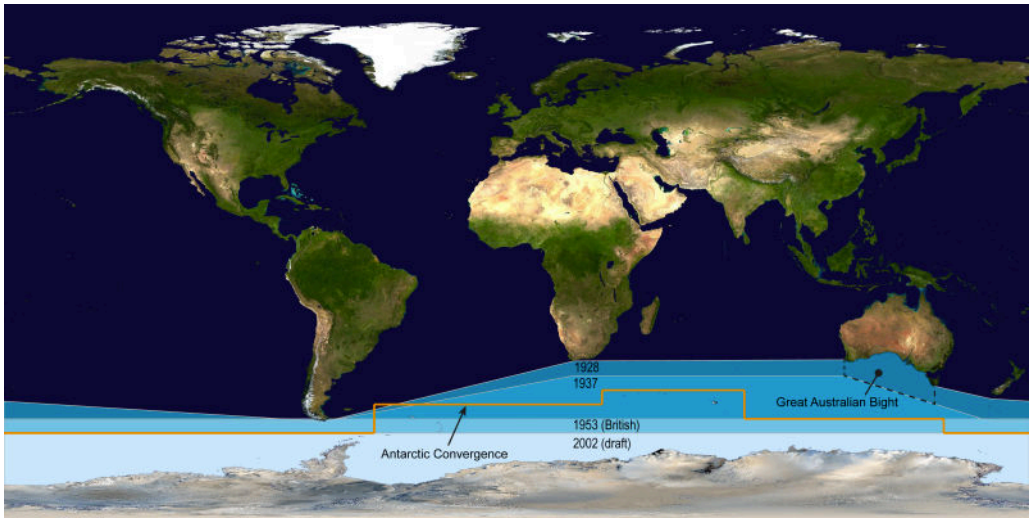


Figure 18 : Les différentes limites géographiques établies par l'Organisation Hydrographique Internationale dans l'océan Austral de 1928 à 2002. La délimitation s'est progressivement déplacée vers le sud depuis l'édition originale de 1928. (https://commons.wikimedia.org/wiki/File:The_shrinking_Southern_Ocean.png)

Il faudra attendre l'an 2000 pour que l'océan Austral soit reconnu comme un océan à part entière, le continent Antarctique formant toujours sa limite sud (International Hydrographic Organization, 2000). Cependant, pour des raisons politiques et économiques mais aussi du fait de l'absence de

limites géographiques clairement identifiables et de la présence de limites hydrographiques mobiles, il n'existe pas de véritable consensus quant à sa limite nord. La limite de 60°S, qui coïncide avec la limite du Traité sur l'Antarctique, a été adoptée par seulement 14 pays. La Convention sur la Conservation de la Faune et la Flore Marines Antarctiques (CCAMLR) reconnait le Front Polaire comme la limite septentrionale de l'environnement marin antarctique (Article I de la Convention) (Park et al., 1993; Sokolov & Rintoul, 2002). Cependant une grande partie de la communauté scientifique opère sur la base de frontières hydrologiques, écologiques et biogéographiques plutôt que politiques, et considère donc une zone plus vaste souvent limitée par le front subtropicale au nord (Sokolov & Rintoul, 2007; Griffiths et al., 2009; Pinkerton et al., 2010; Pierrat et al., 2013; De Broyer et al., 2014; Xavier et al., 2016).

2. Contexte océanographique

2.1.Circulation océanique et principaux fronts marins

L'océan Austral est un vaste système marin s'étendant sur plus de 34,8 millions de km^2, qui représente 8% de la surface totale des océans de la planète et 11% de la surface totale des plateaux continentaux (Clarke & Johnston, 2003). Relié à trois grands bassins océaniques (Pacifique, Indien et Atlantique), il constitue une composante essentielle de la circulation thermohaline (Park et al., 1998; Sloyan & Rintoul, 2001), des cycles biogéochimiques (Lauderdale, ; Marinov et al., 2006 ; Watson et al., 2014) et a donc une influence profonde sur le climat mondial. Cet océan est animé par un fort courant marin, le Courant Circumpolaire Antarctique (CCA), qui circule d'ouest en est autour du continent Antarctique de manière ininterrompue et représente le plus important courant de la planète en terme de débit (Olbers et al., 2004). Il est associé à une série de fronts océaniques distribués latitudinalement (Sokolov & Rintoul, 2002; Roquet et al., 2009) du nord au sud : le Front Subtropical (STF), le Front Subantarctique (SAF), le Front Polaire (FP) et la Divergence Antarctique (Figure 19). Ces fronts sont caractérisés par de forts gradients environnementaux et ils délimitent des masses d'eaux aux propriétés physico-chimiques différentes. La Zone Subantarctique (SAZ) est située entre le STF et le SAF, la Zone Frontale polaire (PFZ) est située entre le SAF et le PF et la Zone Antarctique est au sud du Front Polaire. La forme de ces fronts est fortement influencée par la topographie, comme constaté au niveau du passage de Drake (Cunningham, 2003), du plateau de Crozet et de Kerguelen (Park et al., 1991, 2014) ou encore du plateau de Campbell (Morris et al., 2001). La position de ces fronts est variable dans le temps, notamment celle du Front Polaire qui effectue des mouvements saisonniers de 1 à 2° de latitude (Sokolov & Rintoul, 2002). La circulation du CCA est complexe, interagissant également avec la circulation verticale méridionale. On peut schématiquement décrire cette circulation thermohaline comme formant deux grandes boucles (Figure 20). L'eau profonde nord-Atlantique (NADW) remonte vers la surface pour former l'eau profonde circumpolaire (CDW). La partie supérieure de la CDW (UCDW) remonte par pompage d'Ekman au sud du Front Polaire ; cette masse d'eau devient alors l'eau Antarctique intermédiaire (AAIW), qui repart vers le nord (Orsi et al., 1995 ; Post et al., 2014). La partie inférieure (LCDW) remonte en surface et est transportée au sud au niveau du plateau Antarctique où elle alimente l'eau Antarctique de fond (AABW) par

refroidissement et densification de l'eau de mer. L'interaction complexe entre ces deux grandes circulations isole les eaux stratifiées subtropicales au nord des eaux froides et denses au sud.

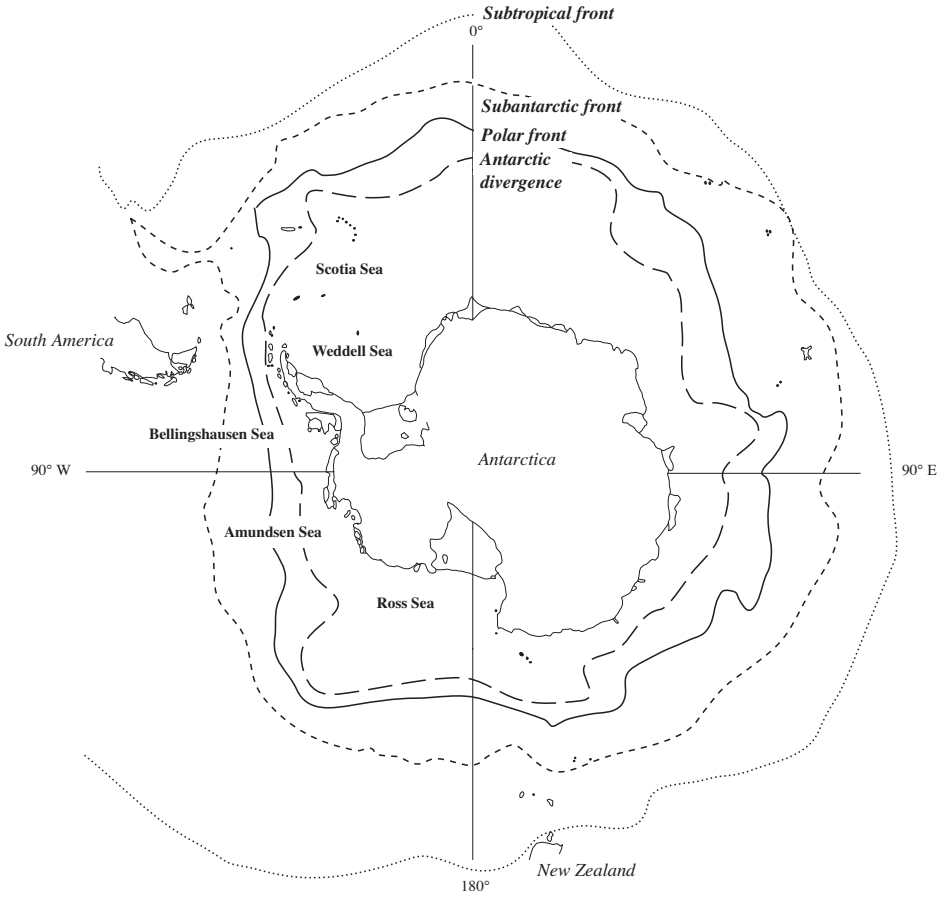


Figure 19 : Distribution des principaux fronts marins de l'océan Austral, du nord au sud : le Front Subtropical, le Front Subantarctique, le Front Polaire et la Divergence Antarctique (David & Saucède, 2015).

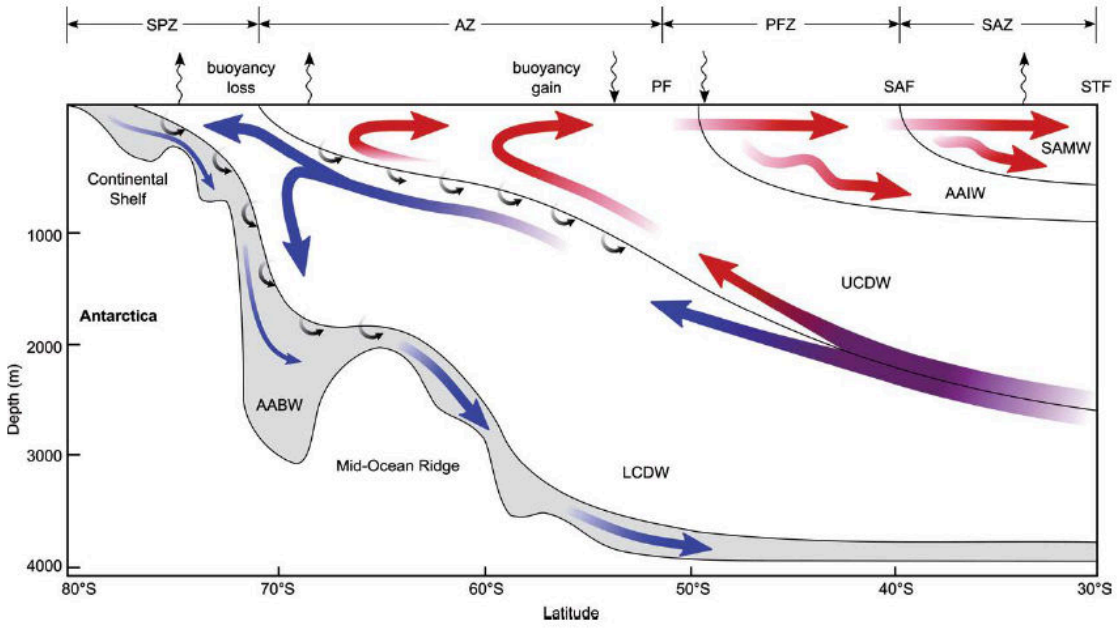


Figure 20 : Schéma de la circulation verticale méridionale dans l'océan Austral (Post et al., 2014). STF : Front subtropical ; SAF : Front subantarctique ; PF : Front Polaire ; SAMW : eaux modales subantarctiques ; AAIW : eaux Antarctiques intermédiaires ; UCDW : eaux profondes circumpolaires supérieures ; LCDW : eaux profondes circumpolaires inférieures ; AABW : eaux Antarctiques de fond ; SAZ : Zone Subantarctique ; PFZ : Zone Frontale Polaire ; AZ : Zone Antarctique ; SPZ, Zone Sub-polaire. Les flèches indiquent la direction des flux moyens.(Post et al., 2014)

2.2.Régionalisation abiotique

Historiquement, l'océan global a d'abord été partitionné verticalement en distinguant les domaines benthique et pélagique, chacun subdivisé en quatre zones. Les zones épipélagique, mésopélagique, bathypélagique et abyssopélagique pour le domaine pélagique, et les zones littorale/sub-littorale, bathyale, abyssale et hadale pour le domaine benthique (Figure 21). Cependant, cette zonation purement verticale ne suffit pas à caractériser l'ensemble des régimes océaniques.

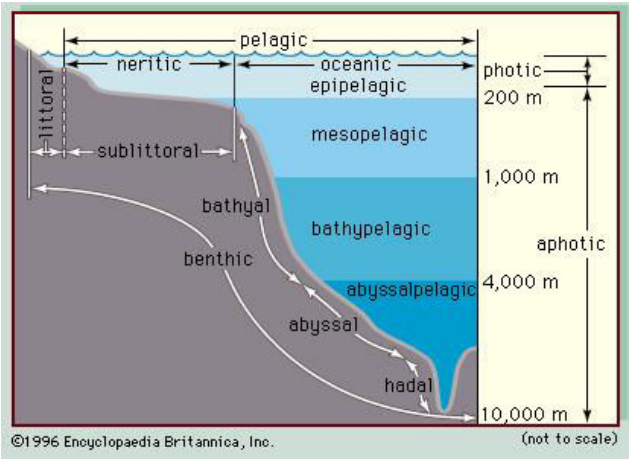


Figure 21 : Étagements benthique et pélagique selon la profondeur, (https://www.britannica.com/science/benthic-division.

Des analyses de régionalisation de l'océan Austral ont ainsi été réalisées sur la base de caractéristiques physiques et chimiques des eaux afin d'obtenir une zonation horizontale des différents environnements abiotiques. Un des partitionnements couramment accepté par la communauté scientifique, basé sur des caractéristiques abiotiques, est celui que Longhurst publie dans *Ecological Geography of the Sea* (2007). Sa régionalisation repose sur des caractéristiques de saisonnalité dans la profondeur des couches de mélange entre les eaux, de température de surface de l'eau de mer, de dynamique des nutriments (mélange vertical épisodique des nutriments, concentration en nutriment, profondeur de la nutricline) et de circulation des eaux océaniques (Figure 22). Longhurst (2007) subdivise ainsi l'océan mondial en quatre grands biomes (le biome polaire, le biome des vents d'ouest, le biome des vents d'est et le biome côtier) au sein desquels il a ensuite identifié 56 provinces biogéochimiques. Seul le biome des vents d'est ne recoupe pas l'océan Austral. La délimitation entre les biomes polaire et des vents d'ouest correspond à la position du Front Polaire. De même, les provinces Austral, Antarctique, Subantarctique et Subtropicale sont délimitées par les grandes zones frontales de l'océan Austral (Figure 23). La zone du plateau Magellanique est divisée en deux provinces qui appartiennent au biome côtier Atlantique tandis que le plateau de Campbell fait partie du biome côtier Pacifique.

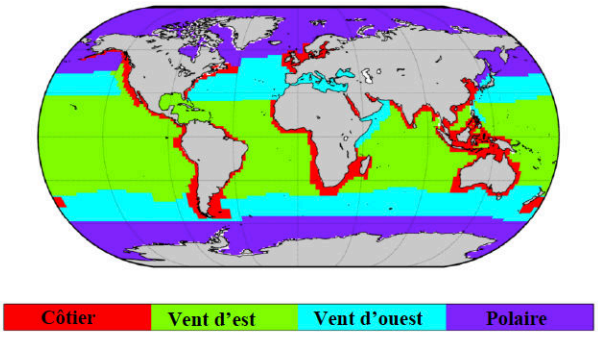


Figure 22 : Régionalisation abiotique proposée par Longhurst (2007) qui identifie quatre biomes : le biome côtier, le biome des vents d'est, le biome des vents d'ouest et le biome polaire.

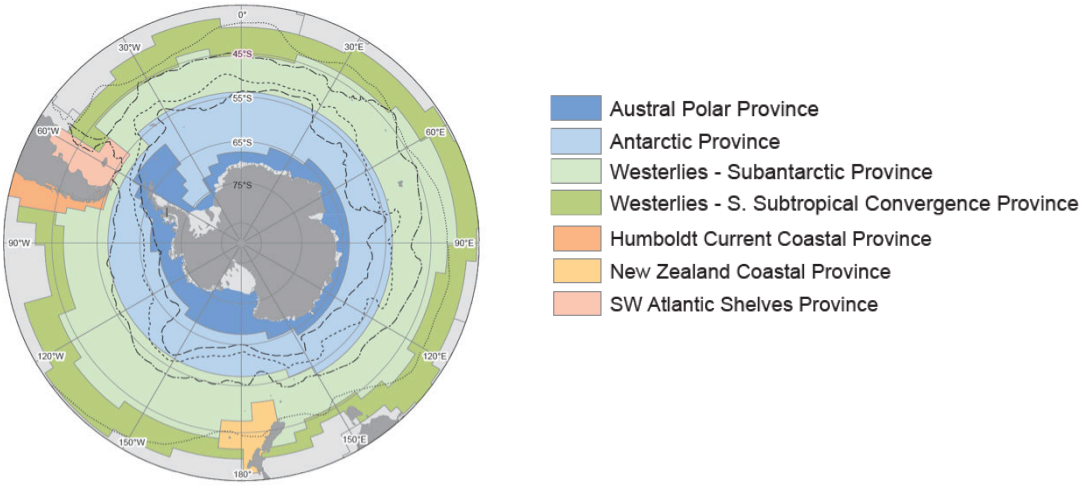


Figure 23 : Provinces biogéochimiques telles que définies par Longhurst (2007) dans l'océan Austral (De Broyer et al., 2014).

Une régionalisation pélagique a également été proposée par Raymond (2014) basée sur la profondeur, la température de surface de l'eau et le temps de couverture par la glace de mer. En s'appuyant sur des classifications hiérarchiques et non hiérarchiques, 20 régions abiotiques ont été définies (Figure 24). La régionalisation obtenue met en évidence l'importance du gradient latitudinal de température des eaux de surface. La température de l'eau de mer n'augmente pas de manière progressive du sud vers le nord mais change de manière abrupte au niveau des fronts océaniques. Le Front Polaire est typiquement caractérisé par une température de 1-2°C à 200 mètres de profondeur et le Front Subantarctique a un gradient de température de 8 à 4°C (Park et al., 1993; Sokolov & Rintoul, 2002). Ainsi, les régions de températures chaudes (supérieures à 5°C) sont représentées par les régions 16 à 20, situées au nord (Figure 25). Ces régions se distinguent ensuite par leur profondeur en régions 19 et 20 pour les zones de plateaux et de pentes profondes, et en régions 16 à 18 pour les régions abyssales et bathyales. La zone de transition du Front Polaire est représentée par les régions 13, 14 et 15 auxquelles correspond une diminution importante de température des eaux de surface et l'absence totale de glace de mer. Les îles subantarctiques sont associées aux régions 13 et 14. Enfin, les régions situées au sud du Front Polaire, régions 1 à 12, se subdivisent en régions profondes (8 à 11) et du plateau Antarctique (1 à 7). Au sein du plateau Antarctique, les régions diffèrent par leurs régimes de glace de mer.

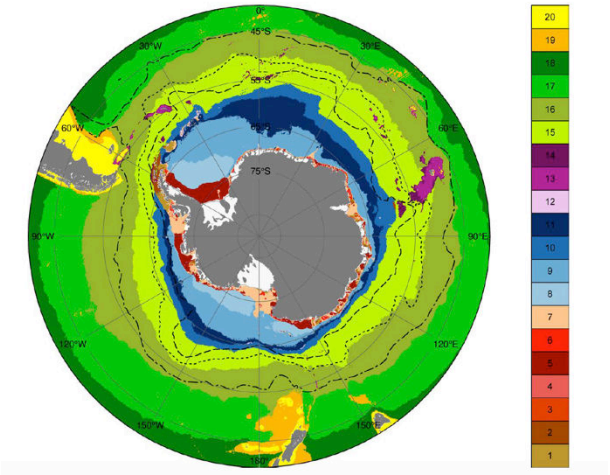


Figure 24 : Régionalisation pélagique proposée par Raymond (2014), identifiant 20 types d'environnements différents.

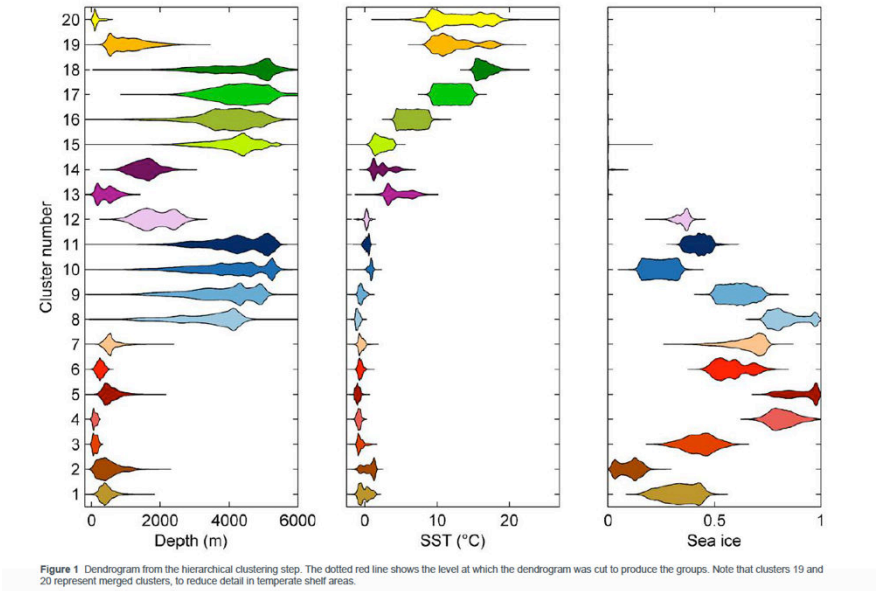


Figure 1 Dendrogram from the hierarchical clustering step. The dotted red line shows the level at which the dendrogram was cut to produce the groups. Note that clusters 19 and 20 represent merged clusters, to reduce detail in temperate shelf areas.

Figure 25 : Caractéristiques environnementales des 20 régions mises en évidence dans la régionalisation abiotique de Raymond (2014) basée sur la profondeur, la température de surface (SST) et la présence de glace de mer.

2.3.Variabilité saisonnière

L'océan Austral est l'environnement marin à la fois le plus stable et le plus variable de la planète, en particulier sur le plateau Antarctique. Dans ces régions, les températures de l'eau de mer varient annuellement de -1,9°C (température de formation de la glace de mer) à 1,5°C en hiver, i.e. la température de gel de l'eau de mer (Clarke & Gaston, 2006). Cependant, cela contraste fortement avec la saisonnalité de la photopériode et a des conséquences sur la formation de la glace de mer et le développement du phytoplancton.

2.3.1. La glace de mer

La présence de glace de mer (banquise) est une caractéristique essentielle pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes de l'océan Austral. La banquise est saisonnière, elle se forme durant l'hiver et n'excède généralement pas deux mètres d'épaisseur. Son étendue varie également fortement, de 2 millions de km^2 en février à 14,6 millions de km^2 en septembre (Parkinson & Cavalieri, 2012) (Figure 26). La formation de glace de mer (banquise) doit être distinguée de celle des plateformes glaciaires qui correspondent au prolongement des glaciers et calottes de glaces continentaux au-delà de la côte et qui persistent tout au long de l'année. Ces plateformes glaciaires jouent un rôle important dans la structuration des communautés benthiques. Des masses de glace peuvent se détacher du bord des plateformes (appelées barrière de glace) pour former des icebergs qui peuvent perturber de façon majeure la faune benthique fixée du plateau Antarctique en détruisant des communautés originales par raclage des fonds marins (Gutt, 2000, 2001), et en favorisant ensuite la colonisation par d'autres organismes (Barnes, 1999, 1999 ; Lee et al., 2001). Cependant, à faible fréquence, le vêlage d'icebergs favoriserait la diversité des habitats benthiques (Gutt, 2000).

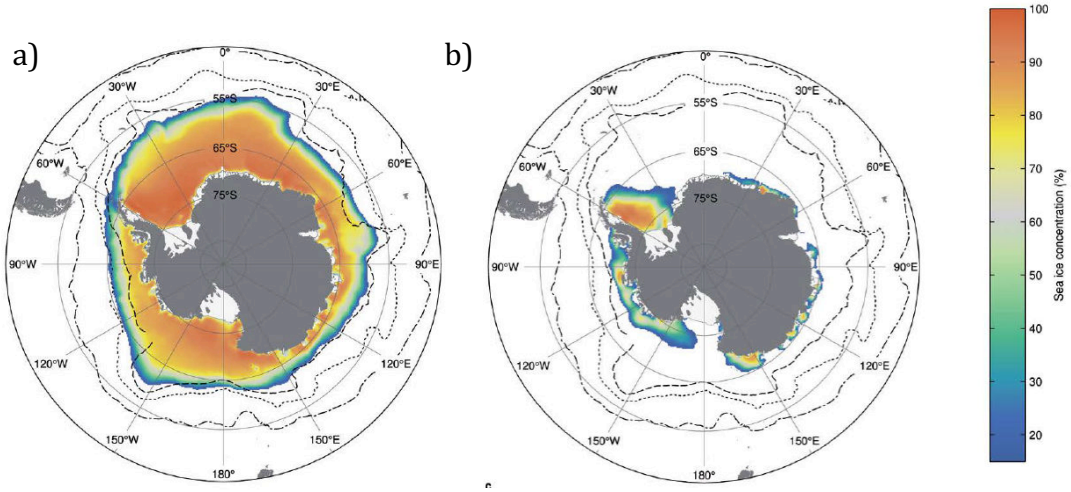


Figure 26 : Variabilité saisonnière de la concentration en glace de mer. Concentration moyennée sur 1979-2010 en a) septembre et b) février (Post et al., 2014).

La formation de glace de mer joue un rôle crucial dans le système climatique de la planète. Son régime est complexe, il est fortement influencé par la latitude, la présence des courants océaniques et la topographie des fonds marins (Barnes, 1999). Elle joue un rôle fondamental dans les cycles biogéochimiques de l'océan Austral (Thomas & Dieckmann, 2008 ; Vancoppenolle et al., 2013) et constitue une force saisonnière dominante pour la structure et la dynamique des écosystèmes marins antarctiques en affectant tous les niveaux trophiques (Loeb et al., 1997; Barbraud & Weimerskirch, 2001; Kato et al., 2002; Arrigo, 2003; Norkko et al., 2007; Gutt et al., 2011). Elle contribue fortement à la variabilité saisonnière de la production primaire en agissant sur la dynamique des nutriments, la stratification et la disponibilité en lumière (Duprat et al., 2016 ; Lannuzel et al., 2016 ; Arrigo, 2017 ; Park et al., 2017).

2.3.2. La chlorophylle a

La croissance du phytoplancton repose sur une série de nutriments présents dans l'eau de mer pour qu'il puisse réaliser un certain nombre de fonctions cellulaires. Dans certaines régions, on observe des concentrations en chlorophylle particulièrement faibles en dépit de fortes concentrations de macronutriments (phosphate et nitrate) dans les eaux de surface (Figure 27) (Moore & Abbott, 2002 ; Blain et al., 2007). Dans ces régions, c'est la faible disponibilité en micronutriment, notamment en fer, qui limite la croissance du phytoplancton. On parle alors de régions à teneur élevée en nutriments et faible teneur en chlorophylle ou encore High-Nitrate, Low Chlorophyll en anglais (HNLC) (Martin, 1990). L'océan Austral est considéré comme une des plus grandes zones HNLC de l'océan mondial où les faibles concentrations en fer, la faible irradiance de surface et la présence de couches de mélange profondes (Moore & Abbott, 2002; Boyd et al., 2007) limitent les taux de croissance du phytoplancton.

Cependant, des blooms phytoplanctoniques sont observés dans des zones où le fer est apporté sous forme de micronutriments disponibles dans les eaux de surface au niveau des fronts marins (Moore & Abbott, 2002), en aval courant des plateaux océaniques et des îles (Blain et al., 2001), dans les zones de fonte de glace saisonnières (Smith, & Nelson, 1986 ; Lannuzel et al., 2007, 2010), dans les polynies et dans les régions influencées par des apports de poussières atmosphériques (Mahowald et al., 2005). L'augmentation de cette productivité primaire est saisonnière et est fortement influencée par la présence de lumière. Le bloom phytoplanctonique commence donc à apparaître au début de l'été Austral (Octobre) dans les régions où les micronutriments comme le fer sont disponibles (décrit ci-dessus). Cette biomasse phytoplanctonique produit par la suite une sédimentation massive et des taux d'exportation élevés qui ont un rôle important dans le couplage bentho-pélagique (Smith et al., 2006). La nature et l'ampleur des apports organiques dans les communautés benthiques sont des facteurs importants qui déterminent la structure des communautés benthiques en Antarctique.

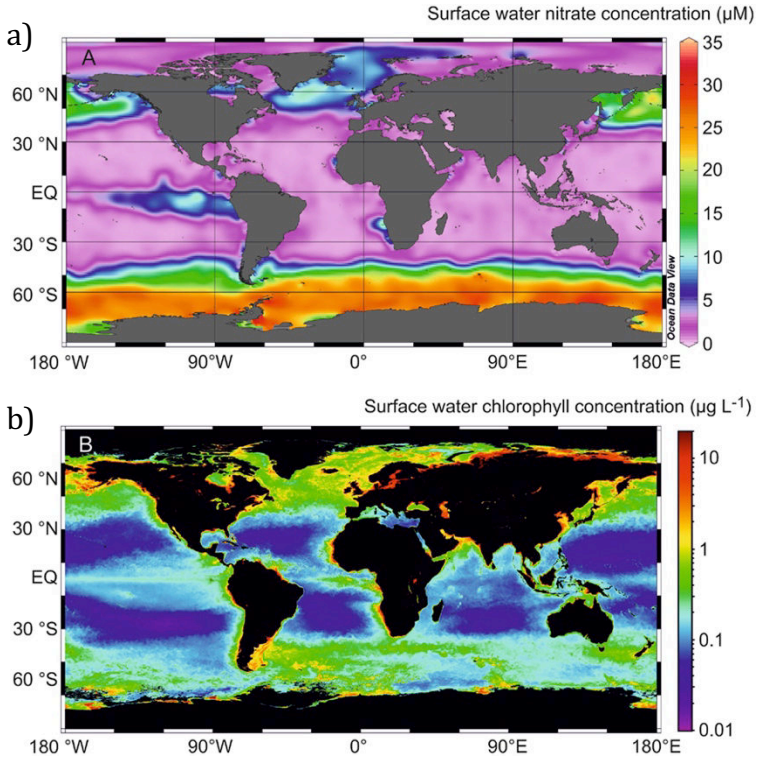


Figure 27 : Distributions moyennes annuelles de concentration en nitrate (a) et en chlorophylle a (b) observées dans les eaux de surface de l'océan mondial. Ces cartes ont été obtenues à partir des données de l'Atlas mondial des océans (2009) pour les nitrates et les données Aqua MODIS (2009) pour la concentration en chlorophylle a (Gledhill & Buck, 2012)

2.4.Les effets du changement climatique actuel

Au cours des 30 dernières années, l'utilisation des données satellitaires a permis de démontrer une tendance à l'augmentation de l'étendue de la glace de mer autour du continent Antarctique (Zwally, 2002; Parkinson & Cavalieri, 2012). Cependant, de forts contrastes régionaux sont observés à plus petite échelle (Figure 28). On trouve des tendances fortement opposées entre les secteurs adjacents des mers d'Amundsen-Bellingshausen et de Ross. La première montre une diminution statistiquement significative de 5,7 ± 1 % de la glace de mer par décennie, tandis qu'une augmentation de 4,2 ± 0,7% par décennie s'est produite en mer de Ross (Comiso et al., 2011 ; Stammerjohn et al., 2012). L'ouest de la péninsule Antarctique est également l'un des secteurs ayant subi parmi les changements les plus rapides (Turner et al., 2014). Dans cette région, la température des eaux de surface a augmenté de 0,56°C par décennie entre 1951 et 2000 (Mayewski et al., 2009) et l'étendue de la glace de mer a fortement diminué (Gille, 2002; Meredith & King, 2005).

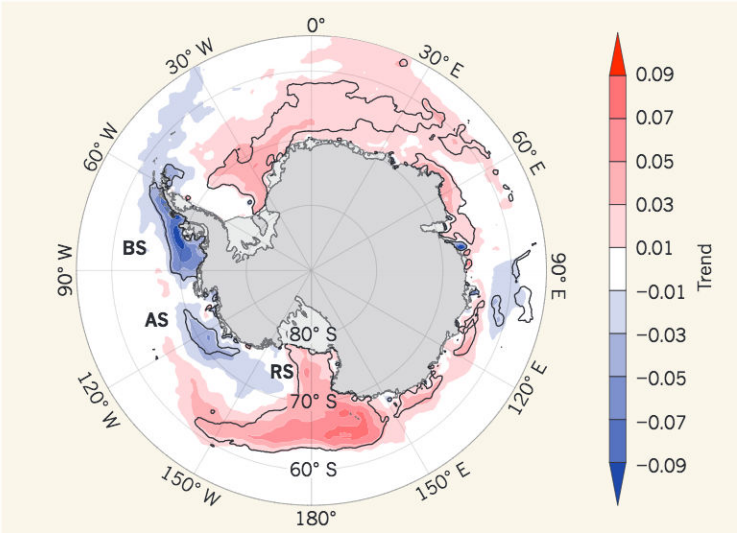


Figure 28 : Variation de la couverture de glace de mer par décennie calculée pour la période 1979-2012. Les lignes noires délimitent les régions où les changements sont significatifs (King, 2014).

L'augmentation du trou de la couche d'ozone au-dessus de la calotte Antarctique et la présence des gaz à effet de serre d'origine anthropique sont considérées comme des facteurs responsables des changements atmosphériques observés depuis une trentaine d'années, et en particulier de l'intensification des vents d'ouest et de leur déplacement vers le sud (Hall & Visbeck, 2002). Ces changements dans les régimes des vents d'ouest seraient à l'origine de la migration du CCA vers le sud (Sokolov & Rintoul, 2009 ; Gille & Martinson, 2016), occasionnant par la même occasion un déplacement des eaux chaudes vers les plus hautes latitudes.

Une diminution de la salinité des eaux de surface a également été observé (Jacobs, 2002; Jacobs & Giulivi, 2010; Hellmer et al., 2011). Ces changements de salinité ont été attribués à l'augmentation des flux d'eau douce provenant de la fonte de la glace de mer ou à une augmentation des précipitations. Ces modifications pourraient avoir des conséquences profondes sur la circulation thermohaline, et en particulier sur la formation de l'eau Antarctique de fond.

Les augmentations de concentration en CO_2 sont sans précédent dans les eaux de l'océan Austral, ce gaz étant plus soluble dans les eaux polaires froides que dans les eaux tempérées. L'absorption de CO_2 d'origine anthropique par l'océan provoque des changements dans l'équilibre chimique des eaux de surface, entraînant leur acidification (Midorikawa et al., 2012 ; Munro et al., 2015).

Les projections futures, qui s'appuient souvent sur des modèles couplés océan/atmosphère, tendent à confirmer les tendances observées au cours des 30 dernières années pour l'océan Austral. Il est généralement admis qu'une diminution de la glace de mer devrait se produire au cours du 21ème siècle (Turner et al., 2014; IPCC, 2015). Bracegirdle et ses collaborateurs (2008) ont montré qu'il devrait y avoir une diminution globale de 33% de l'étendue totale de glace de mer en hiver d'ici 2100. Les secteurs les plus touchés seraient la mer d'Amundsen/Bellingshausen et la péninsule Antarctique, déjà impactées (Figure 29). Des changements sont également attendus sur la partie nord-est de la mer de Weddell. Le déplacement vers le sud des fronts du CCA, l'augmentation des températures et une intensification de la stratification des eaux de surface devraient également se poursuivre, voire s'accentuer (Sen Gupta et al., 2009 ; Meijers et al., 2012 ; Bracegirdle et al., 2013 ; Sallée et al., 2013).

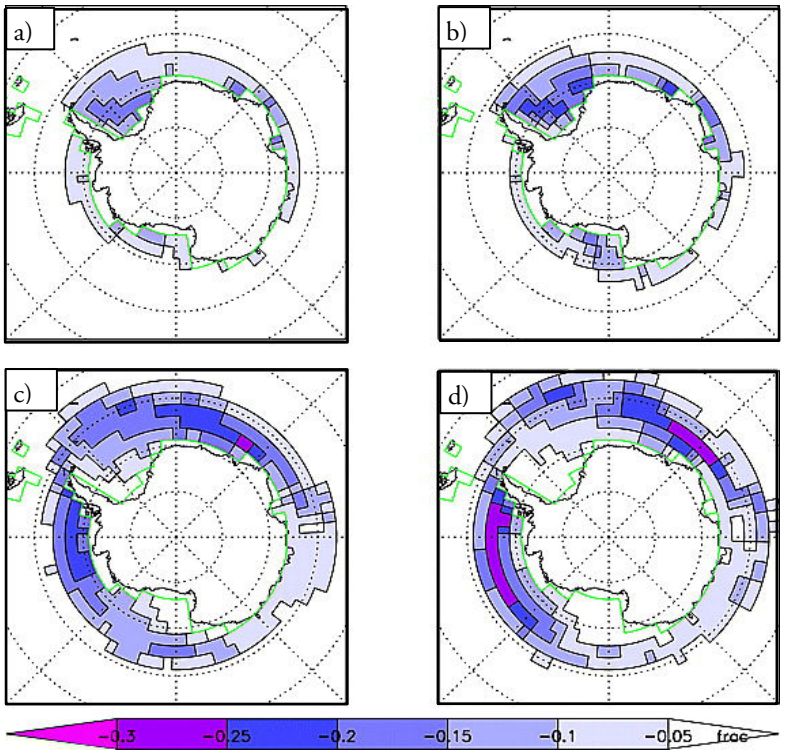


Figure 29 : Évolution de l'étendue de glace de mer projetée pour le 21ème siècle. a) Décembre/Janvier/Février, b) Mars/Avril/Mai, c) Juin/Juillet/Août, d) Septembre/Octobre/Novembre (Bracegirdle et al., 2008).

Durant les 20 dernières années, de nombreuses études ont montré que toutes ces modifications environnementales devraient affecter les communautés benthiques de l'océan Austral (Peck, 2005; Barnes & Peck, 2008b; Ingels et al., 2012; Constable et al., 2014; Griffiths et al., 2017). Cependant, la sensibilité des organismes à ces changements est relativement complexe à quantifier et dépend à la fois du niveau d'organisation étudié (gène, individus, population, communauté ou écosystème), de l'échelle spatiale et de l'échelle de temps considérées (Rogers et al., 2012). Les réponses des organismes aux changements environnementaux sont d'autant plus difficiles à prédire

du fait de la multitude et de la complexité des stress subis (Figure 30) et des conséquences au sein des réseaux trophiques.

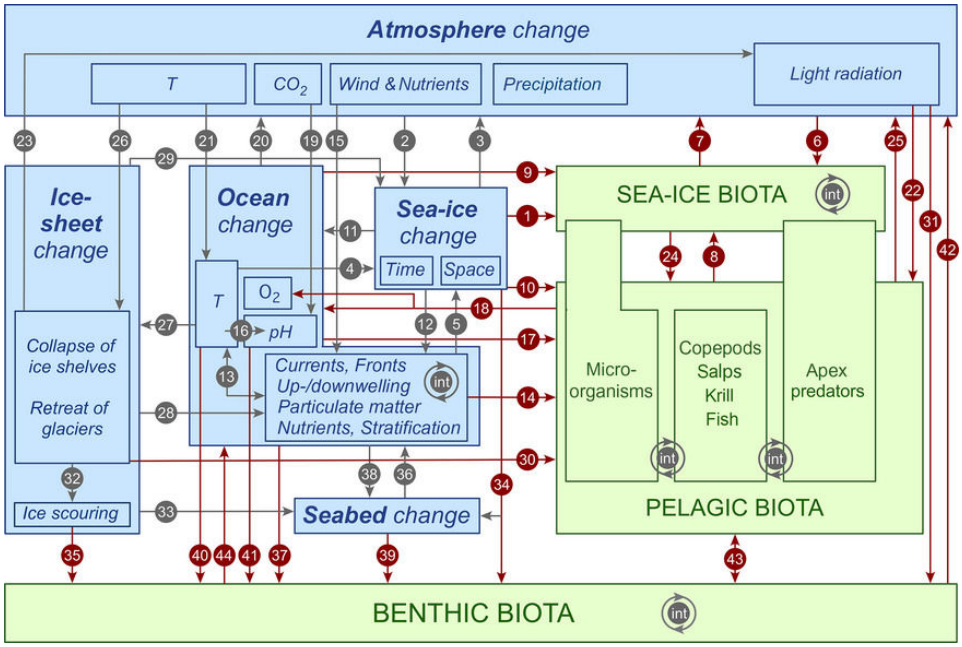


Figure 30 : Représentation schématique et simplifiée des relations entre changements environnementaux et biote de l'océan Austral. Les liens individuels sont décrits dans Gutt et al., 2015 (Appendice S1). Les flèches indiquent un impact dirigé. Les interactions entre le biote et l'environnement sont décrites en rouge, les interactions entre les différentes composantes environnementales en gris.

L'un des principaux impacts attendus sur les communautés benthiques est liée aux modifications de l'étendue et de la saisonnalité de la glace de mer qui pourraient altérer la durée, la magnitude et le début du bloom phytoplanctonique (Ingels et al., 2012; Lohrer et al., 2013) mais aussi la composition des communautés de ce bloom. Autant de modifications qui pourraient influer sur l'export de la matière organique vers le fond de l'océan Austral. Or, celui-ci constitue un élément essentiel de la chaîne alimentaire (Smith et al., 2006), notamment pour les communautés benthiques.

La fonte des glaces devrait avoir de multiples impacts à la fois par la révélation de nouveaux habitats recouverts jusque-là par de la glace mais aussi par une accentuation du vêlage des icebergs. Selon la fréquence et l'intensité de ces vêlages, les processus de recolonisation devraient être grandement accentués (Barnes & Peck, 2008b).

Les études menées sur les invertébrés marins benthiques, organismes sténothermes, ont montré que les fonctions métaboliques vitales étaient affectées lors de faibles augmentations de température (Peck, 1989, 2002; Peck et al., 2004, 2014). Les taux métaboliques des espèces antarctiques augmentent avec la température tout comme la capacité à fixer l'oxygène. Si la température augmente mais que l'apport en oxygène est insuffisant pour pourvoir aux besoins métaboliques de

l'organisme, celui-ci bascule alors vers un métabolisme anaérobie (Peck & Conway, 2000; Peck et al., 2002; Portner & Knust, 2007). La capacité de l'organisme à survivre dépend de sa capacité à maintenir un métabolisme anaérobique dans le temps. De ce fait, l'augmentation des températures pourrait entraîner des modifications de la capacité de survie et de résilience des invertébrés marins antarctiques.

Concernant la salinité, il existe peu de données sur l'effet de sa diminution sur les invertébrés marins. Des expériences ont suggéré qu'une diminution de la salinité pouvait ralentir la vitesse de développement et la viabilité des embryons chez l'oursin *Sterechinus neumayeri* (Cowart et al., 2009), ou encore une mortalité accrue chez la patelle *Nacella concinna* (Davenport, 2001).

L'acidification des eaux de l'océan Austral due à la dissolution du CO_2 dans l'eau de mer devrait conduire à une augmentation de la solubilité du carbonate de calcium. L'effet potentiel de cette acidification est relativement peu connu et l'on observe des résultats contrastés chez les invertébrés benthiques de l'océan Austral. Une étude sur les échinides antarctiques suggère que certaines espèces de Cidaridae antarctiques devraient probablement être peu affectés par une diminution du pH de l'eau de mer (Collard et al., 2015). À l'inverse, d'autres études suggèrent un effet négatif sur le développement des larves de *Sterechinus neumayeri* (Ericson et al., 2012; Byrne et al., 2013) mais de manière moins prononcée que chez les espèces d'échinides des latitudes plus basses (Clark et al., 2009). Des expériences ont également été menées sur le bivalve *Laternula elliptica* montrant un effet négatif de la diminution du pH (Cummings et al., 2011).

Face à ces changements environnementaux, les espèces peuvent répondre de différentes manières. Si les variations environnementales restent suffisamment faibles, un certain nombre d'organismes devrait pouvoir faire face grâce à leur plasticité ou ajustements physiologiques. En revanche, si les changements sont plus importants, trois situations peuvent se produire :

(1) La migration : l'espèce migre, se déplace vers une aire aux conditions environnementales plus favorables. Ce cas de figure dépendra beaucoup des capacités de dispersion des espèces et de leur capacité à coloniser de nouveaux habitats. Typiquement, les espèces planctoniques ou présentant une phase larvaire planctonique, comme c'est le cas chez des espèces d'échinodermes, de brachiopodes ou encore de patelles, devraient présenter une plus grande capacité de dispersion que des espèces benthiques sessiles, ou ne présentant pas de phase larvaire dispersive (développement direct ou incubation). On peut donc supposer qu'elles devraient être avantagées pour coloniser de nouveaux habitats. Dans le cas de l'océan Austral et en particulier des espèces antarctiques, si la température est un paramètre majeur, qui contraint fortement la distribution des espèces, il pourrait être difficile pour un certain nombre d'entre elles de migrer latitudinalement vers des régions moins chaudes, ces espèces se situant aux extrémités du continuum thermique des océans. Néanmoins, une hypothèse qui pourrait être envisagée serait la colonisation d'environnement profond, où les températures pourraient être plus froides. La migration d'espèces est déjà observable aujourd'hui dans l'océan Austral avec par exemple l'apparition d'espèce invasives comme les Lithodidae en péninsule Antarctique (Hall et Thatje, 2011).

(2) L'adaptation : l'espèce évolue pour pouvoir s'adapter à ce nouvel environnement. La capacité à évoluer face à un environnement changeant dépend de nombreux facteurs comme la variation génétique entre les individus, le nombre de descendants à chaque nouvelle génération, le brassage génétique par la reproduction ou encore le taux d'apparition de mutations génétiques (liste non exhaustive). Cependant, la base génétique de l'adaptation évolutive aux conditions stressantes liées au changement climatique est encore mal comprise.

(3) L'extinction : l'espèce ne peut ni s'adapter ni migrer, donc elle s'éteint. L'extinction associée aux variations du climat est un phénomène qui s'est produit de nombreuses fois au cours de l'histoire de l'océan Austral, comme lors des périodes de glaciation ou de réchauffement climatique (Thatje et al., 2005; González-Wevar et al., 2013) On peut donc supposer que, compte tenu des changements environnementaux actuels qui sont particulièrement rapides et qui devraient se poursuivre, cette possibilité n'est pas exclue.

II. Distribution de la biodiversité dans l'océan Austral

1. Biorégionalisation et principaux motifs de distribution

Depuis les premières expéditions scientifiques en Antarctique, avec les voyages de James Cook en 1772-1775, notre connaissance de la biodiversité marine de l'océan Austral s'est considérablement améliorée. Le progrès des connaissances au cours des deux derniers siècles a conduit les biogéographes et les naturalistes à vouloir comprendre les motifs de distribution des espèces et leurs origines. Ils réalisent des études de biorégionalisation pour mettre en évidence les régions qui se distinguent par leurs compositions fauniques et floristiques, sans prendre en compte l'environnement abiotique des espèces. Ces études correspondent souvent à des analyses de similarité faunique entre régions. Dans l'océan Austral, les travaux de biogéographie ont, jusqu'en 1953, conduit à considérer l'Antarctique comme une région unique, déconnectée du reste des écosystèmes marins, bien que certains auteurs comme Allen (1878) et Gill (1885) aient souligné la présence d'affinités fauniques avec les écosystèmes tempérés froids tels que ceux de la Terre de feu, des Îles Falkland, de la Nouvelle-Zélande et du Cap de Bonne Espérance. Les travaux d'Ekman (1953) ont été les premiers à proposer un schéma biogéographique complet de l'océan Austral en s'appuyant principalement sur des données de distribution d'espèces de poissons et d'échinodermes. Il fut également l'un des premiers à tenir compte des conditions hydrographiques pour effectuer ses délimitations. Il a distingué deux grandes régions (Antarctique et Antiboréale) et cinq sous-régions. Il a également reconnu l'existence de connexions entre les îles subantarctiques et l'Antarctique. Knox (1960) a proposé une approche de biorégionalisation basée la présence d'organismes du plateau continental (algues, mollusques, brachyures, ascidies, échinodermes) et composée de sept provinces, mais ce sont les travaux d'Hedgpeth (1969) qui ont longtemps fait référence (Figure 31). Il a défini des régions en s'appuyant la distribution de 17 groupes benthiques et quatre groupes pélagiques. Il distingue deux grandes régions : l'Antarctique, subdivisé en plateau Antarctique, extension du plateau Antarctique, Arc de la Scotia et Géorgie du Sud, et la région

subantarctique composée de trois sous-régions, Kerguelen (incluant les îles Prince Edward, Crozet et les îles du plateau de Campbell), le plateau Magellanique et l'archipel de Tristan da Cunha.

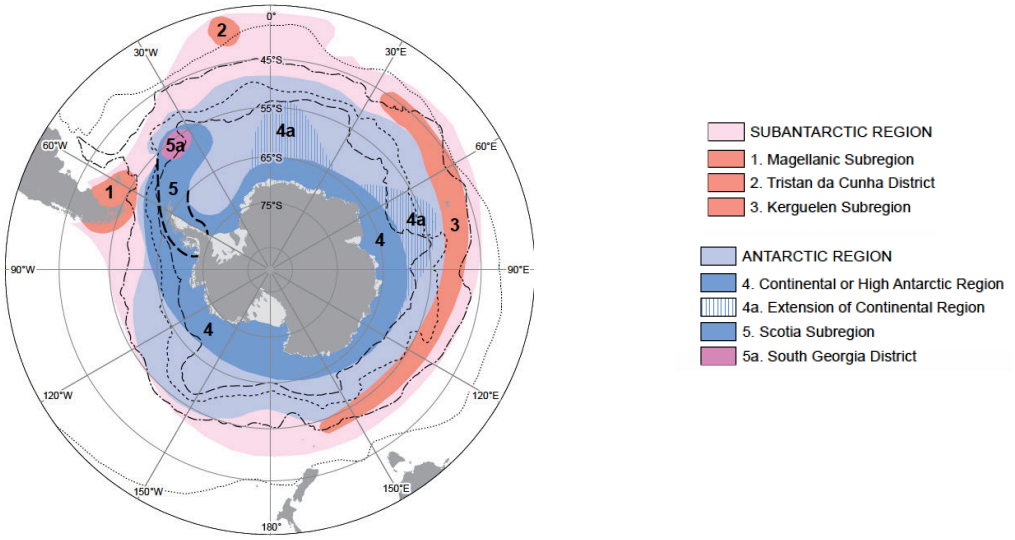


Figure 31 : Divisions biogéographiques de l'océan Austral selon Hedgpeth (1969).

A l'échelle de l'océan Austral, de nombreuses études de biorégionalisation se sont intéressées à décrire les motifs de distribution de divers groupes d'organismes benthiques au cours des dix dernières années: gastéropodes (Clarke et al., 2009; Griffiths et al., 2009), mollusques (Linse et al., 2006), bivalves (Griffiths et al., 2009), pycnogonides (Griffiths et al., 2011b), hydrozoaires (Mercado Casares et al., 2017), échinides (Pierrat et al., 2013), bryozoaires (Barnes & Griffiths, 2007) et astéries (Moreau et al., 2017). La majorité de ces tentatives de biorégionalisation s'est appuyée sur le découpage régional proposé par Clarke et al (2007) et Linse et al (2006a) (Figure 32 : pour décrire les similarités fauniques entre régions de l'océan Austral grâce au développement d'outils statistiques (Brayard et al., 2007; Pierrat et al., 2013; Moreau et al., 2017) mais aussi moléculaires (González-Wevar et al., 2010 ; Poulin et al., 2014).

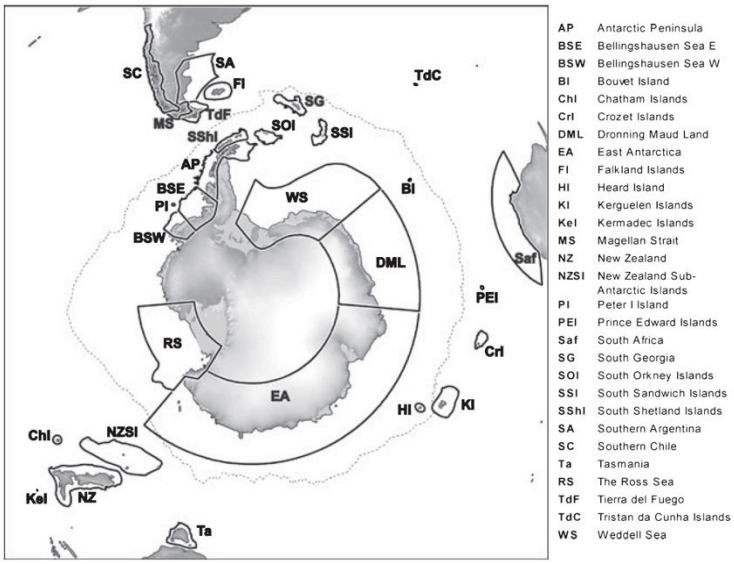


Figure 32 : Découpage des différentes régions de l'océan Austral établi par Clarke et al., 2007 et Linse et al., 2006a sur lequel s'appuie une grande majorité d'études de biorégionalisation.

Ces études montrent qu'il est encore difficile de définir une biorégionalisation applicable à l'ensemble des groupes taxonomiques de l'océan Austral. Certaines considèrent l'Antarctique comme une seule et unique région faunique dans le cas des bryozoaires, des pycnogonides, des éponges ou encore des hydraires (Griffiths et al., 2009, 2011a; Downey et al., 2012). Cependant, le même motif biogéographique ne s'applique pas aux gastéropodes qui présentent des assemblages distincts entre l'Est et l'Ouest Antarctique (Clarke et al., 2007; Griffiths et al., 2011b). Les affinités entre l'Amérique du Sud et les îles subantarctiques (Crozet, Kerguelen, Marion Prince Edward, Heard et McDonald) sont contrastées selon les taxons étudiés. Chez les éponges, les pycnogonides ou encore les gastéropodes, on ne trouve pas d'affinités entre ces régions, à l'inverse des astéries, des échinides ou encore des bivalves, pour lesquels des similarités fauniques sont constatées. Malgré ces différences, les scientifiques s'accordent sur l'existence de connectivités fauniques entre les biorégions. Par exemple, la présence de liens entre l'Amérique du Sud et les îles subantarctiques est aujourd'hui reconnue grâce au rôle joué par le Courant Circumpolaire Antarctique qui serait un vecteur de dispersion entre biorégions de l'océan Austral. De ce fait, le mode de reproduction a également été présenté comme un paramètre important, les espèces étant plus ou moins facilement dispersées par les courants selon qu'elles présentent une phase larvaire planctonique ou non dans leur développement. Cependant, l'ensemble des auteurs cités ci-dessus s'accorde à souligner que le manque de données à l'échelle de l'océan pourrait également être une source d'erreur dans les schémas biogéographiques proposés.

2. Isolement, adaptation et endémisme

A l'échelle des temps géologiques, la fragmentation du Gondwana a entraîné la séparation de l'Antarctique et de l'Amérique du Sud, de l'Australie, de la Nouvelle-Zélande, de l'Inde et de l'Afrique, conduisant à un isolement géographique, puis climatique du continent Antarctique (Barker & Thomas, 2004). En effet, la séparation entre l'Amérique du Sud et l'Antarctique a permis l'ouverture du passage de Drake, il y a environ 25-30 millions d'années (Lagabrielle et al., 2009).

Peu de temps après, la séparation entre l'Est-Antarctique et l'Australie a donné lieu à l'établissement du Courant Circumpolaire Antarctique et à un refroidissement des eaux de surface (Exon et al., 2002 ; Scher et al., 2015).

Associés à l'histoire géodynamique de l'océan Austral, les cycles glaciaires et interglaciaires ont entraîné l'affaissement du plateau continental Antarctique par isostasie lors des maximums glaciaires, en raison du poids de la calotte (Clarke & Johnston, 2003). De ce fait, le plateau Antarctique est particulièrement profond de 450 à 1 000 mètres de profondeur tandis que la profondeur moyenne des plateaux continentaux est estimée à 100-200 mètres. Malgré sa grande étendue, la moitié du plateau Antarctique demeure inaccessible en raison de la présence de glace de mer.

Les zones polaires comme l'océan Austral ont longtemps été considérées comme des zones de faible diversité marine, ce qui semblait raisonnable compte tenu des conditions environnementales extrêmes et du climat. Cependant, des synthèses ultérieures (Arntz et al., 1997; Clarke & Johnston, 2003) ont montré que les communautés d'espèces benthiques de l'océan Austral sont riches et diversifiées. L'histoire tectonique, climatique et glaciaire de l'océan Austral associée à des phénomènes de spéciation, de radiations adaptatives, de dispersion et d'extinctions, ont façonné la biodiversité marine actuelle de l'océan Austral (Clarke & Crame, 1989 ; Clarke et al., 2004 ; Rogers, 2007 ; Pearse et al., 2009).

La biodiversité marine de cette région présente deux grandes caractéristiques que sont :

- La présence d'un fort endémisme certainement favorisé par la présence du CCA qui fait que cette région présente une biodiversité unique au monde (Arntz et al., 1997; Linse et al., 2006; Barnes & Griffiths, 2007; Griffiths et al., 2009). Typiquement, 68% des espèces d'échinides (Saucède et al., 2014b), 74% des gastéropodes (Schiaparelli & Linse, 2014), 57% des bivalves (Linse et al., 2014) sont endémiques de cette région. Les faunes benthiques de l'océan Austral sont dominées par des crustacés, des mollusques, des polychètes et des échinodermes (Clarke & Johnston, 2003). Une proportion importante de ces espèces peut atteindre des tailles relativement importantes, à tel point que l'on parle de gigantisme, caractéristique retrouvée notamment chez les pycnogonides, amphipodes, isopodes ou encore chez les ascidies (Menzies & George, 1968; De Broyer, 1977; Child, 1995; Barnes, 2005; Rosa & Seibel, 2010; Moran & Woods, 2012). En terme de diversité, certains groupes, comme les pycnogonides, sont fortement diversifiés (Clarke & Johnston, 2003; Munilla & Soler Membrives, 2009). En revanche, les téléostéens sont dominés les notothénioïdes (Clarke & Johnston, 1996; Eastman & Clarke, 1998; Eastman, 2013). La diversité des raies est très limitée (Aronson & Blake, 2001) et on note l'absence de prédateurs durophages, crabes, homards et requins.

- Le développement d'une vaste gamme d'adaptations pour résister aux températures extrêmes et à la variabilité saisonnière de la disponibilité en nourriture. On constate de manière générale que les espèces présentent des taux métaboliques et des taux de croissance très ralentis, comparées aux espèces tempérées ou tropicales, comme le montre la Figure

33 sur le taux de développement en fonction de la température pour des espèces d'échinides tempérées, tropicales et antarctiques. Ces activités métaboliques ralenties permettraient de diminuer les coûts énergétiques et seraient liées à la disponibilité saisonnière des ressources apportées par les blooms phytoplanctoniques. Certaines espèces passent plusieurs mois de l'année sans se nourrir (Brockington & Clarke, 2001 ; Brockington et al., 2001). Certains groupes ont développé des adaptations spécifiques pour résister aux températures extrêmement froides comme la présence de protéines antigel chez les poissons notothénioïdes (Eastman, 2000, 2013). Chez les invertébrés marins, on note une forte longévité allant de paire avec des taux métaboliques et de croissance ralentis. Des estimations ont montré que certains échinides pouvaient vivre jusqu'à 50 ans (*Sterechinus diadema* et *Sterechinus neumayeri*) (Brey, 1991; Brey et al., 1995), plus de 55 ans pour des brachiopodes *Liothyrella uva* et *Magellania fragilis* (Peck & Brey, 1996) et plus de 50 ans pour des bivalves (*Yoldia eightsi*) (Nolan & Clarke, 1993 ; Peck & Bullough, 1993). L'étoile de mer *Odontaster vallidus* pouvant être centenaire (Pearse, 1965). La plupart des invertébrés marins présentent également des fluides corporels isosmotiques avec l'eau de mer et ne gèlent donc pas à des températures négatives (Waller et al., 2006).

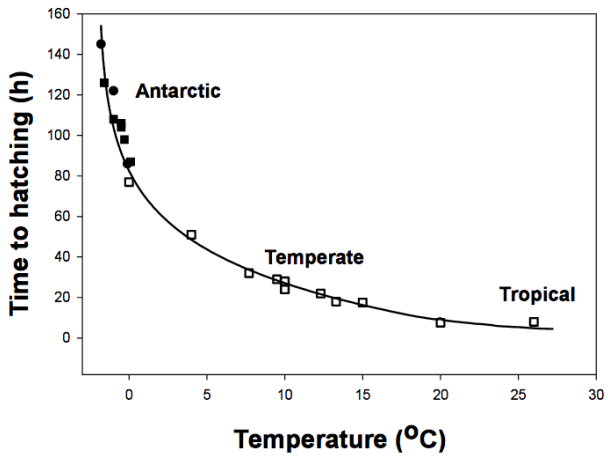


Figure 33 : Taux de développement en fonction de la température pour des embryons d'échinides Antarctiques, tempérés et tropicaux (Peck, 2005).

3. Les Echinides de l'océan Austral

Les échinides sont des organismes communs des communautés benthiques de l'océan Austral (Poulin & Féral, 1997; Barnes & Brockington, 2003; David et al., 2005b; Brandt et al., 2007a; Gutt, 2007; Linse et al., 2008; Saucède et al., 2015b). Environ 200 espèces sont connues au sud de 35°S. On distingue 14 ordres, 29 familles et 94 genres.

Trois familles sont particulièrement bien diversifiées et représentées par des espèces communes et parfois abondantes dans les communautés benthiques.

- Les **Schizasteridae** comprennent 38 espèces. Ce sont des oursins irréguliers détritivores qui vivent enfouis à l'intérieur ou sur le sédiment meuble. Chez toutes les espèces, le développement est direct, sans phase larvaire, les femelles incubant les juvéniles dans des poches marsupiales (Figure 34) (David et al., 2005b).

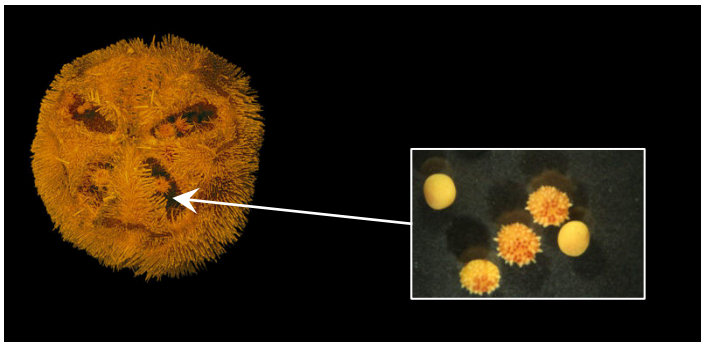


Figure 34 : *Abatus cordatus* femelle (gauche) incubant des juvéniles (droite) dans ses poches marsupiales.

- La famille des **Cidaridae** est la plus diversifiée avec 45 espèces. Ce sont des organismes carnivores à détritivores qui présentent la particularité d'être dotés de piquants dépourvus d'épithélium, permettant la fixation de nombreux épibiontes (Figure 35) (Hétérier et al., 2008 ; Hardy et al., 2011). Cette particularité leur confère un rôle fonctionnel important pour la diversité locale. Certaines espèces sont incubantes tandis que d'autres présentent un développement direct avec une phase larvaire. Les représentants de cette famille sont considérés comme indicateurs d'écosystèmes marins vulnérables dans l'océan Austral par la CCAMLR (CCAMLR, 2009a).

Figure 35 : Deux représentants de la famille des Cidaridae, *Rhynchocidaris triplopora* (gauche) et *Ctenocidaris perrieri* (droite), présentant de nombreux épibiontes sur leurs piquants.

- La famille des **Echinidae** ne compte que 8 espèces nominales, et sans doute que 6 espèces biologiques (Saucède et al., 2015) présentes dans l'océan Austral. Par contre, les représentants du genre *Sterechinus* sont parmi les espèces les plus abondantes et communes du plateau Antarctique (Barnes & Brockington, 2003; Moya et al., 2012). Le développement comprend une phase larvaire planctonique.

La proportion d'espèces d'échinides incubantes est dominante dans l'océan Austral. En revanche, les espèces appartenant au genre *Sterechinus*, qui présentent un développement indirect avec une phase larvaire planctonique, sont majoritaires en termes de biomasse (Poulin & Féral, 1996). La présence de larves planctoniques dans le cycle de vie influe sur la capacité de dispersion des espèces et donc sur leur distribution. En effet, les larves peuvent être transportées par les courants, dont le CCA, à travers l'océan et peuvent coloniser plus rapidement que les espèces incubantes de nouveaux milieux, comme les fonds laissés libres par le retrait des plateformes de glace (Gutt et al., 2012). À l'inverse, l'existence d'un mode de reproduction incubant implique une plus faible capacité de dispersion (Poulin & Féral, 1996; Moreau et al., 2017). Dans le détail, des événements de dispersion stochastiques et des vecteurs particuliers (transport par la macroalgue flottante *Durvillea antarctica*) viennent compliquer ce schéma simpliste (González-Wevar et al., 2017; Fraser et al., 2018).

Les échinides de l'océan Austral présentent des niches écologiques et occupent des habitats variés (Saucède et al., 2014b). Certaines espèces sont exclusivement côtières comme les Schizasteridae *Abatus cordatus* ou *Abatus cavernosus*, d'autres sont profondes et peuvent vivre au-delà de 5000 mètres de profondeur, comme les espèces d'holasteroide *Pourtalesia debilis* et *Pilematechinus vesica*. La structuration spatiale des espèces d'échinides et leurs niveaux d'endémisme sont très contrastés. Certaines espèces sont exclusivement retrouvées au sud du Front Polaire (*Sterechinus neumayeri*, *Rhynchocidaris triplopora*, *Abatus ingens*, *Ctenocidaris rugosa* (liste non exhaustive)). En revanche, certaines espèces présentent des distributions circumpolaires et occupent des environnements diversifiés comme *Sterechinus diadema* ou encore *Ctenocidaris nutrix*. Il existe également une forme d'endémisme associé aux îles subantarctiques, comme retrouvé chez *Abatus cordatus* sur le plateau des îles Kerguelen ou encore *Pseudechinus novaezaelandia* sur le plateau de Campbell. Généralement, le niveau d'endémisme et la structuration biogéographique sont plus marqués chez les espèces incubantes, aux capacités de dispersion plus faibles (Poulin & Féral, 1996; Moreau et al., 2017).

Pierrat et ses collaborateurs (2013) se sont intéressés à décrire les motifs de distribution des espèces et genres d'échinides à l'échelle de l'océan Austral en utilisant une approche de biorégionalisation (Figure 36). Cette étude a notamment permis de révéler la présence de fortes connexions tout autour du plateau Antarctique, sauf entre l'Est Antarctique et la mer de Weddell. Les régions de la péninsule Antarctique, de la Géorgie du sud et de la mer de Bellingshausen et Amundsen présentent des liens forts. Les connectivités existantes entre l'Amérique du Sud et les îles subantarctiques illustrent bien le rôle du Courant Circumpolaire Antarctique comme vecteur de dispersion entre les biorégions. Les fortes connectivités observées entre les mers d'Amundsen et Bellingshausen et la mer de Weddell seraient dues à une ancienne connexion entre les deux régions qui existaient au Pléistocène.

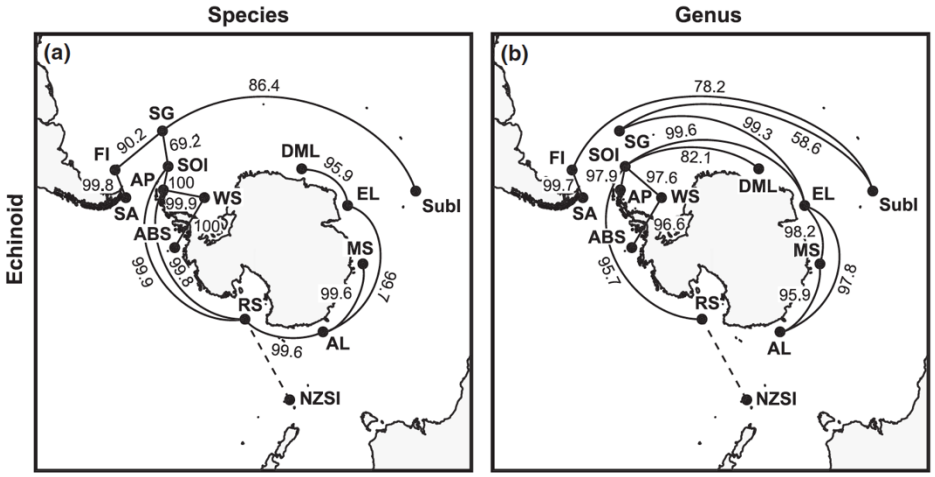


Figure 36 : Similarités fauniques entre régions de l'océan Austral basées sur les faunes d'échinides (espèce et genre). Les connexions robustes sont représentées par des lignes continues avec leurs valeurs de bootstrap associées. Les lignes pointillées correspondent aux connexions faibles (Pierrat et al., 2013).

Le régime alimentaire des échinides est varié (omnivores, dépositivores, carnivores, phytophages) et dépend des groupes. Typiquement, les Schizasteridae se nourrissent principalement de matière organique présente dans le sédiment. Les Cidaridae sont le plus souvent carnivores ou détritivores selon les régions de l'océan Austral (De Ridder, 1982; David et al., 2005b; Michel et al., 2016). Les caractéristiques du sédiment ont donc un rôle important sur la distribution des faunes d'échinides (Moya et al., 2012). Les échinides constituent eux-mêmes les proies de nombreuses espèces benthiques comme les ophiures (Fratt & Dearborn, 1984) ou encore les étoiles de mer (Brey et al., 1995). On peut donc considérer qu'ils constituent un élément central de la chaîne alimentaire et jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes benthiques de l'océan Austral.

III. Vers la création de zones de conservation durables dans l'océan Austral

Au milieu du 20ème siècle, au cours de la guerre froide, des nations ont commencé à revendiquer des territoires en Antarctique. Durant cette période, les États qui réalisent des essais nucléaires voient dans l'Antarctique un terrain idéal pour mener leurs essais. Néanmoins, l'Année Géophysique Internationale (1957-1959) a permis de défendre l'Antarctique comme un terrain dédié à la recherche scientifique internationale et à la paix (Belanger, 2010). Il en est résulté la signature du traité Antarctique en 1959 (Antarctic Treaty Consultative Parties, 1959), qui entérine un gel de l'ensemble des revendications territoriales des États sur ce continent (Article IV), le désigne comme zone démilitarisée (Article I) et interdit l'exploitation minière (Article VII). L'application du traité Antarctique s'étend depuis le continent jusqu'à 60° S.

Les ressources marines vivantes de l'océan Austral sont cependant exploitées depuis 1786 (Kock, 2007). Les manchots et les éléphants de mer étaient chassés à l'époque pour leur graisse, utilisée notamment comme combustible, entraînant un déclin important des différentes populations à

travers l'océan Austral. Au début du 20ème siècle, les baleines ont également fait l'objet d'activités intenses de pêche (Leaper & Miller, 2011). Dans les années 1970 et 1980, la pêche liée au krill a suscité des inquiétudes de la part de la communauté scientifique. Son activité est encore non réglementée et sa surexploitation a des impacts conséquents sur les populations de prédateurs supérieurs (manchots, baleines, éléphants de mer) (Miller, 1991; Trathan & Reid, 2009). En l'absence de réglementation dans l'exploitation des ressources de l'océan Austral, une convention de la Commission pour la Conservation de la Faune et la Flore Marines de l'Antarctique (CCAMLR) a été signée en 1982, la zone couverte s'étendant du continent Antarctique au sud du Front Polaire. Cette organisation internationale gère aujourd'hui la conservation et « l'utilisation rationnelle » des ressources marines au sein de la zone de convention.

En 2005, la CCAMLR s'est engagée à développer un système représentatif d'Aires Marines Protégées (AMP) (Figure 37). L'archipel des Orcades du Sud a été, en 2009, la première AMP mise en place dans l'océan Austral (CCAMLR, 2009b), suivie de celle de la mer de Ross en 2016 (CCAMLR, 2016). La région Est Antarctique a fait, en 2012, l'objet d'une proposition soutenue par l'Union Européenne, l'Australie et la France, constituée de sept AMP couvrant 1,8 million de kilomètres carrés. Cependant, en 2017, les sept zones sont ramenées à trois, en grande partie du fait des intérêts économiques et des préoccupations politiques de certains États membres. Ces AMP sont encore en cours de négociation à l'heure actuelle. En 2015, l'Allemagne a proposé la mise en place d'une AMP en mer de Weddell et, en 2017 (SC-CAMLR, 2013), l'Argentine et le Chili se sont associés pour engager un processus de planification pour la désignation d'une AMP en péninsule Antarctique.

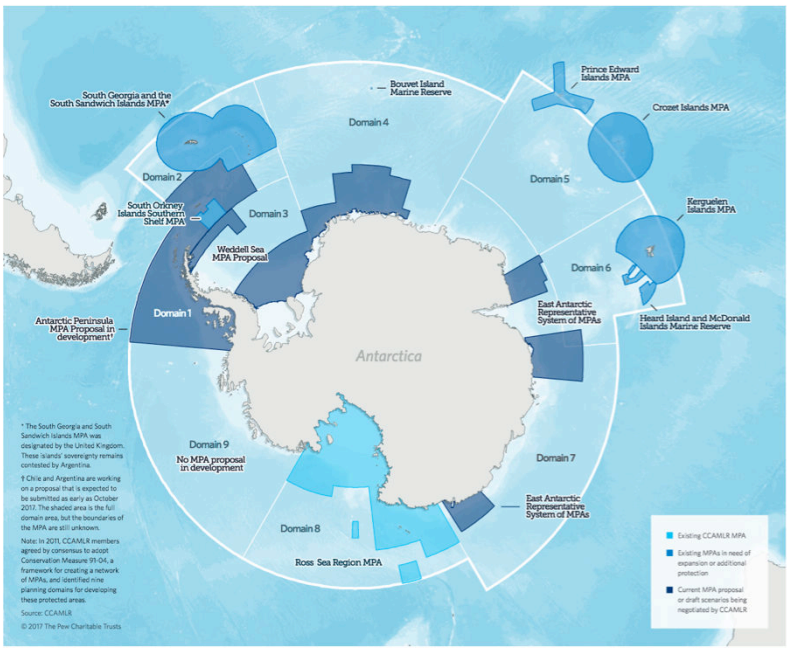


Figure 37 : Zone de la convention CCAMLR (ligne blanche) ainsi que les différentes AMP actuelles et en cours de négociation (https://www.pewtrusts.org/en/research-and-analysis/fact-sheets/2017/04/a-network-of-marine-protected-areas-in-the-southern-ocean)

Les discussions internationales sur l'établissement des AMP dans l'océan Austral n'ont pas empêché la mise en place d'initiatives nationales comme celle de l'Australie qui a créé en 2002 une réserve marine au large des îles Heard et McDonald (Commonwealth of Australia, 2014) ou encore celle de l'Afrique du sud pour les îles Marion et Prince Edward (Lombard et al., 2007). Plus récemment, en 2016, la France a étendu la réserve naturelle des archipels de Crozet et de Kerguelen aux limites de sa zone économique exclusive (Koubbi et al., 2016a, 2016b).

IV. Les modèles de niche écologique

L'emploi de modèles de niche écologique (MNE) est aujourd'hui courant, la modélisation de la distribution des espèces permettant de mieux comprendre leur réponse potentielle face aux changements environnementaux (Pearson & Dawson, 2003; Guisan & Thuiller, 2005; Elith & Leathwick, 2009; Robinson et al., 2011). On peut aujourd'hui citer deux grands types d'approches : mécanistiques et corrélatives. La modélisation de la distribution d'espèces par approche corrélative est certainement la méthode la plus couramment employée (Guisan & Thuiller, 2005; Guisan et al., 2017). Cette approche repose sur le traitement statistique des corrélations spatiales existant entre données d'occurrence des espèces et données environnementales. Les fonctions calculées permettent ensuite d'interpoler la distribution connue des espèces et de proposer des projections pour une aire géographique donnée, contemporaine, passée ou future (Guisan & Zimmermann, 2000; Hirzel & Le Lay, 2008; Basher & Costello, 2016). Les modèles mécanistiques diffèrent des modèles corrélatifs car ils reposent sur des données expérimentales pour définir les relations existant entre les performances physiologiques des espèces et certains paramètres environnementaux (température et ressources nutritives) (Kearney et al., 2008, 2009, 2010). Les caractéristiques et mises en œuvre de ces deux types de modèles sont décrites ci-dessous.

1. Les modèles corrélatifs

Les modèles de niche écologique corrélatifs sont fortement liés au concept de la niche écologique (Austin, 2002; Guisan & Thuiller, 2005; Araújo & Guisan, 2006; Kearney, 2006; Hirzel & Le Lay, 2008; Jiménez-Valverde et al., 2008). Ces modèles ont rencontré un intérêt croissant dans la communauté scientifique au cours des 20 dernières années (Hirzel & Le Lay, 2008) et de nombreuses méthodes sont aujourd'hui disponibles (Guisan & Zimmermann, 2000; Elith & Leathwick, 2009). Ils sont utilisés comme aide à la décision pour la mise en place de stratégies de conservation durable comme celles impliquant la définition d'aires marines protégées (Sánchez-Carnero et al., 2016), la prédiction du potentiel invasif de certaines espèces (Václavík & Meentemeyer, 2012; Byrne et al., 2016) ou encore l'estimation de l'impact du changement climatique sur la distribution des espèces (Elith & Leathwick, 2009). L'application de MNE au domaine marin a longtemps été retardée du fait du manque de données accessibles, comme le reflète l'évolution comparée du nombre d'études portant sur les milieux terrestre et marin (Figure 38). Des MNE ont par la suite été réalisés pour modéliser l'habitat de poissons (Valavanis et al., 2008 ; Lenoir et al., 2011) et de prédateurs supérieurs (Friedlaender et al., 2011 ; Bombosch et al., 2014 ; Torres et al., 2015), mais peu ont porté sur l'étude d'invertébrés marins.

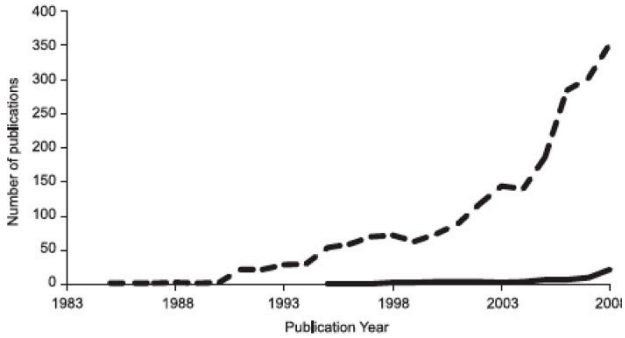


Figure 38 : Évolution du nombre d'études impliquant des modèles de niche réalisés en milieu terrestre (ligne en pointillés) et en milieu marin (ligne continue) (Robinson et al., 2011).

Plusieurs termes différents sont utilisés pour désigner les modèles de niche écologique (modèles d'habitats, modèles de distribution d'espèces, modèles de niche écologique, modèles d'enveloppe climatique, …). Je les considérerai ici comme tous équivalents car ils reposent strictement sur les mêmes données empiriques et méthodes quantitatives : les observations d'espèces sont liées statistiquement à un ensemble de prédicteurs environnementaux pour quantifier la niche et puis en projeter les contours dans l'espace géographique et prédire la distribution des espèces (Guisan & Thuiller, 2005; Pearson, 2007; Elith & Leathwick, 2009; Guisan et al., 2017). Le cadre théorique des modèles de niche écologique est basé sur le concept de niche écologique selon Hutchinson (1957), dans lequel la niche réalisée représente une portion de la niche fondamentale du fait des interactions biotiques. Les différents termes employés pour évoquer les modèles de niche écologique ont été créés à l'origine pour identifier les différentes composantes de la niche de Hutchinson à modéliser mais ils sont souvent utilisés de manière non rigoureuse. Il n'existe pas de véritable consensus et ils font encore l'objet d'un débat dans la littérature. Par exemple, Soberon et Peterson (2005) postulent que les modèles de niche fournissent une approximation de la niche fondamentale de l'espèce puisque la modélisation de la niche se fait à partir de données exclusivement abiotiques. En revanche, d'autres auteurs ont considéré que les modèles fournissaient une représentation spatiale de la niche réalisée (Guisan & Zimmermann, 2000; Pearson & Dawson, 2003) puisque les espèces, dont on a pu récolter les données d'occurrences, ne sont pas limitées que par des facteurs climatiques. De mon point de vue, la partie de la niche qui sera modélisée ne correspond pas exclusivement à la niche fondamentale, ni à la niche réalisée dans le cas des MNE. La composante de la niche qui sera modélisée sera conditionnée par les objectifs de l'étude, par l'échelle à laquelle le modélisateur travaille mais aussi par le type de données utilisées. Typiquement, la disponibilité de données de présences/absences au lieu de présences seules permettra d'avoir une meilleure estimation de la niche réalisée. L'absence peut bien évidemment traduire un environnement non favorable mais aussi la présence d'interactions biotiques comme l'exclusion compétitive.

La construction des modèles corrélatifs suit les étapes suivantes (Guisan & Zimmermann, 2000; Guisan & Thuiller, 2005; Guisan et al., 2017) : 1) la conceptualisation, 2) la préparation des données, 3) la calibration du modèle, 4) les prédictions spatiales, 5) l'évaluation du modèle. Il est important de souligner que, bien que la construction des MNE paraisse relativement simple à

mettre en place, les différentes étapes doivent faire l'objet d'une attention particulière afin de limiter les facteurs qui pourraient biaiser les résultats du modèle ou influencer la performance prédictive. La présence de ces biais sera explicitée au cours des différentes étapes et résumée en Figure 39.

1.1. Conceptualisation

La conceptualisation constitue l'étape préalable à la modélisation. Elle identifie les hypothèses théoriques, les questions scientifiques, mais aussi les prédicteurs environnementaux écologiquement pertinents pour l'espèce modélisée (Guisan et al., 2017).

Une des hypothèses centrales des MNE est de considérer que les relations espèces/environnement sont à l'équilibre (ou pseudo équilibre). A travers cette hypothèse, l'espèce est censée avoir colonisé l'ensemble des habitats qui lui sont favorables.

Toutes les variables environnementales doivent être écologiquement pertinentes et disponibles à une résolution adaptée pour pouvoir capter les caractéristiques d'habitat de l'espèce (Mac Nally, 2000; Elith & Leathwick, 2009). La connaissance de l'écologie des espèces est donc importante pour permettre la sélection de variables pertinentes (Austin, 2002). En effet, le choix non contrôlé de variables peut constituer une source d'incertitude non interprétable dans les prédictions des modèles. Cependant, les effets du choix des variables sur la qualité des modèles sont encore mal connus et relativement peu abordés dans la littérature scientifique (Austin & Van Niel, 2011 ; Barbet-Massin & Jetz, 2014). L'absence de prise en compte de prédicteurs pertinents dans les modèles pourrait biaiser la quantification de la niche et conduire à une augmentation de l'autocorrélation spatiale (voir section infra). Les prédicteurs environnementaux sont de différents types (Guisan & Zimmermann, 2000) et ont différents effets sur la distribution des espèces, soit en ayant une influence directe sur le métabolisme des organismes, soit en tant que proxys de ressources ou encore en étant associés à des perturbations environnementales. Typiquement, la profondeur est le paramètre qui montre souvent une forte corrélation avec la distribution des communautés benthiques (Beaman & Harris, 2005; Post et al., 2010, 2011). Elle est liée à de nombreux autres facteurs comme la luminosité, la disponibilité des ressources nutritives et des nutriments, la force des courants et donc le dépôt et l'accessibilité de la matière organique particulaire, source de nourriture de nombreuses espèces. Elle a également un effet direct sur la physiologie des organismes, la disponibilité de nombreux éléments comme les gaz dissous (oxygène) étant conditionnée par leur pression partielle dans l'eau de mer. Dans ma thèse, j'ai réalisé la sélection des variables environnementales en me basant sur nos connaissances de l'écologie des espèces d'échinides de l'océan Austral et en m'appuyant sur les synthèses déjà établies (David et al., 2005b; Saucède et al., 2014b).

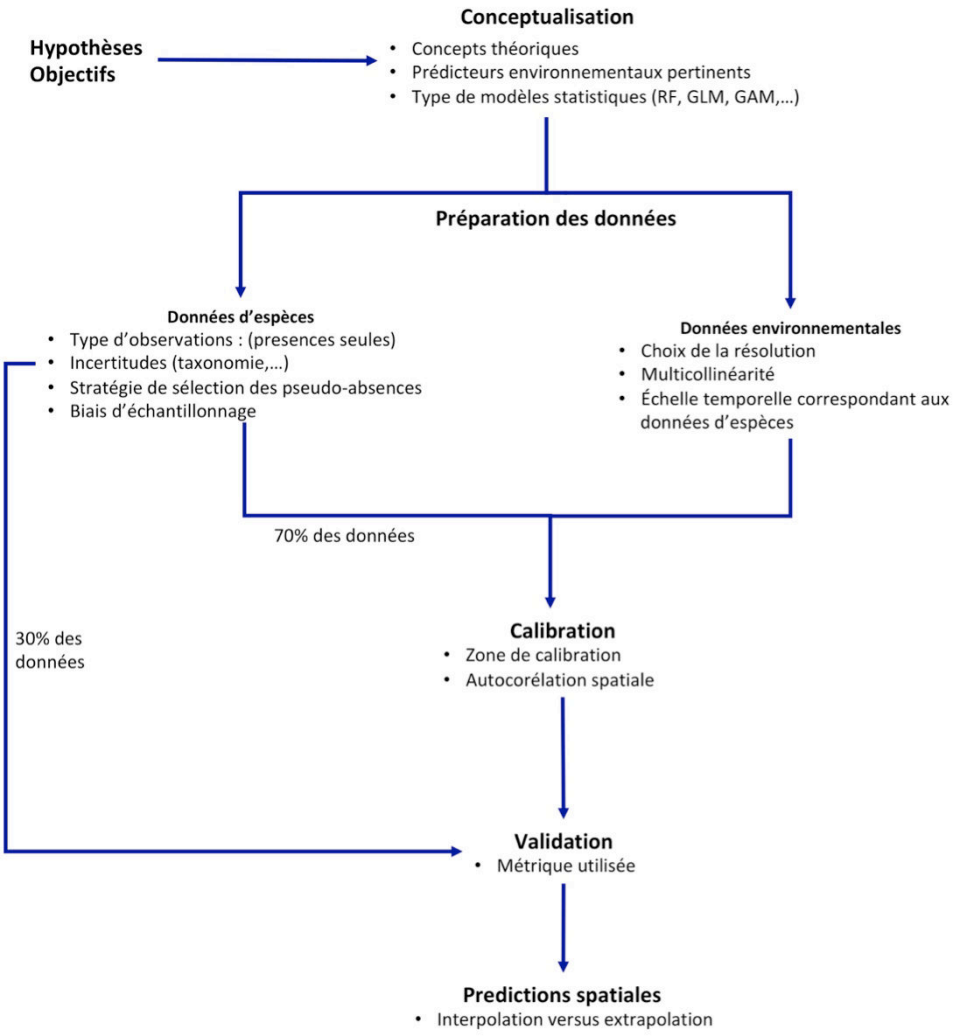


Figure 39 : Schématisation de la construction d'un modèle de niche corrélatif depuis sa conceptualisation jusqu'aux projections spatiales.

C'est également à travers l'étape de conceptualisation que le choix du modèle doit être réalisé. De nombreux modèles sont aujourd'hui disponibles. On peut regrouper les plus couramment utilisés en quatre grandes approches :

Les approches de classification :

- Les CART (Classification And Regression Trees) (Breiman, 2001) sont définis par un partitionnement binaire récursif des données de la variable réponse en sous-groupes qui sont successivement de plus en plus homogènes. A chaque étape de partitionnement, un seul prédicteur est utilisé pour définir le partitionnement binaire. L'arbre croît et est ensuite « taillé » pour réduire sa taille et limiter le surapprentissage.

- Les FDA (Flexible Discriminant Analysis) (Hastie et al., 1994) sont une version évoluée des LDA (Linear Discriminant Analysis). Ces derniers utilisent une combinaison linéaire

de prédicteurs environnementaux pour créer des axes qui permettront de classer les observations en groupes définis. Dans les FDA, au lieu d'utiliser une combinaison linéaire de prédicteurs, il est possible d'utiliser des fonctions plus fléxibles (quadratique, cubique, logarithmique, …).

- Les ANN (Artificial Neural Network) (Ripley, 2007) ou réseaux neuronaux artificiels sont des algorithmes qui modélisent et prédisent en connectant des nœuds d'information (appelés neurones), qui imitent ainsi les connexions entre les neurones biologiques. Les neurones sont organisés en trois couches différentes : entrée, caché et sortie. La couche d'entrée a un neurone pour chaque variable prédictive dans le modèle et la couche de sortie a un neurone, la variable réponse. Les neurones de la couche « cachée » permettent des effets d'interaction entre les variables prédictives.

Les approches de régression :

- Les GLM (Generalized Linear Model) (McCullagh & Nelder, 1989) sont une extension des modèles linéaires mais permettent de modéliser des relations plus complexes. Ils sont constitués de trois composantes : la variable réponse, les variables explicatives et une fonction de lien *g* qui décrit les relations entre la variable réponse et les variables prédictives.

- Les GAM (Generalized Additive Model) (Hastie & Tibshirani, 1990) constituent l'approche non paramétrique des GLM modélisant des relations non linéaires entre la variable réponse et les variables explicatives grâce à l'utilisation de fonctions de lissage.

- Les MARS (Multivariate Adaptative Regression Spline) (Friedman, 1991) constituent une méthode d'ajustement par des régressions non linéaires. Ils sont basés sur un partitionnement des données en sous-groupes sur lesquels un modèle de régression linéaire est effectué.

Les approches de Boosting et de bagging :

- Les BRT (Boosted Regression Tree) (Elith et al., 2008) combinent deux algorithmes : tout d'abord, des arbres de classification relativement simples et petits, calculés sur des sous-ensembles aléatoires des données tout en minimisant les résidus et, par la suite, du boosting qui combine l'ensemble des modèles en une solution unique.

- Les RF (Random Forest) (Breiman, 2001) s'appuient sur un algorithme appelé bagging qui génère une série d'arbres de classification ou de régression à partir de l'échantillonnage aléatoire des observations et d'un certain nombre de prédicteurs. L'ensemble des arbres est ensuite moyenné afin d'obtenir une prédiction.

L'approche de maximum d'entropie :

- Maxent (Maximum entropy) (Phillips et al., 2006) estime la probabilité cible en trouvant la distribution de probabilité d'entropie maximale (c'est-à-dire la distribution la plus étendue ou la plus uniforme) étant donné un ensemble de contraintes imposées par les données (caractéristiques environnementales des sites où l'espèce est détectée et des sites de pseudo-absences).

L'approche d'enveloppe bioclimatique :

- BIOCLIM (ou SRE pour Species Range Enveloppe) (Busby, 1991) décrit l'enveloppe climatique d'une espèce comme une niche multidimensionnelle, en se basant sur les conditions climatiques extrêmes (minimum et maximum) sous lesquelles l'espèce a été observée et ce, pour chaque variable environnementale.

1.2.La préparation des données

1.2.1. Les occurrences géoréférencées

L'existence actuelle de grandes bases de données permet l'accès à des données d'occurrences qui peuvent être utilisées dans le cadre des modèles de niche écologique. Ces bases de données doivent être utilisées avec discernement afin de limiter les erreurs liées aux incertitudes d'identification, de géoréférencement, ou encore de réplica des données. Pour le milieu marin, les données d'absence vraies sont relativement difficiles à vérifier, même *in situ* ; on ne peut donc affirmer qu'une espèce est absente dans une région du simple fait de sa non observation. Dans le cadre de ma thèse, des présences seules ont été utilisées et une base de données robuste et fiable a été constituée et publiée (Fabri-Ruiz et al., 2017). Elle sera présentée dans le chapitre III. La prévalence des données de présences seules implique donc de générer des absences « artificielles », appelées pseudo-absences ou encore background pour faire tourner les modèles. Ces dernières permettent d'établir des contrastes entre les conditions dans lesquelles l'espèce est présente et celles dans lesquelles on suppose qu'elle ne l'est pas. Mon objectif n'est pas de fournir une vue d'ensemble des techniques existantes de sélection des pseudo-absences mais il est important de souligner que la stratégie de sélection des pseudo-absences (nombre, distance aux présences, type d'échantillonnage) adoptée sera conditionnée par des considérations écologiques et statistiques pouvant influencer la performance prédictive du modèle.

L'effort d'échantillonnage est très hétérogène dans l'océan Austral et principalement concentré dans les régions proches des stations scientifiques et dans les zones peu profondes (Griffiths et al., 2011b). La présence d'un tel biais spatial d'échantillonnage des données peut engendrer un biais dans la modélisation de l'espace environnemental et les différences entre les données d'occurrences et les pseudo-absences peut conduire à des modèles inutilisables (Phillips et al., 2009). Afin de corriger ce biais, j'ai construit une carte de Kernel density estimation (KDE) qui a été générée sous R en utilisant l'ensemble de la base de données des échinides que j'avais réalisée. Cette carte de

KDE a été utilisée pour pondérer la sélection des pseudo-absences afin qu'elles soient échantillonnées en tenant compte du même biais spatial que celui des présences seules.

1.2.2. Les données environnementales

L'étendue de la zone d'étude et la résolution spatiale des données environnementales sont des paramètres qui peuvent influencer les résultats et la performance prédictive des modèles (Araújo & Guisan, 2006). Dans la présente étude, je travaille à des échelles spatiales qui couvrent une grande variété de conditions environnementales possibles, réduisant ainsi les biais liés à des gradients environnementaux incomplets et pouvant conduire à des courbes de réponse des espèces incomplètes (Austin, 2002; Guisan & Thuiller, 2005).

Les prédicteurs environnementaux ont également été soumis à des analyses de colinéarité. Il est en effet nécessaire, dans le cadre des modèles de niche écologique, de bénéficier de variables explicatives indépendantes les unes des autres, ou le plus possible, car la présence de colinéarité peut générer des biais dans l'estimation des contributions des variables au modèle, de la performance prédictive des modèles et de l'autocorrélation spatiale.

1.3.Calibration

La calibration constitue l'ajustement du modèle aux données. Lors de cette étape, il est important de définir la zone de calibration du modèle. Cette zone de calibration, aussi appelée zone M dans le diagramme de BAM (Soberon & Peterson, 2005; Barve et al., 2011), représente l'étendue géographique supposée où l'espèce peut potentiellement disperser et coloniser l'espace à long terme. Malgré son importance (Saupe et al., 2012 ; Merow et al., 2013), il n'existe pas à ce jour de justification standard de la définition de la zone de calibration et son étendue est souvent définie en fonction des objectifs de l'étude, des caractéristiques de dispersion, de l'écologie et de l'histoire évolutive de l'espèce (Mammola & Leroy, 2018). Ces dernières années, de nombreux auteurs ont montré que l'étendue de la zone de calibration pouvait avoir une influence significative sur les résultats des MNE (Anderson & Raza, 2010 ; Giovanelli et al., 2010 ; Owens et al., 2013). Par ailleurs, la restreindre de manière appropriée permet de limiter l'extrapolation du modèle dans des régions qui sont en réalité inappropriées pour l'espèce.

Une fois le modèle ajusté, il est important de porter une attention particulière à la présence d'autocorrélation spatiale dans les résidus du modèle.

L'autocorrélation spatiale prend naissance dans la première loi de la géographie énoncé par Tobler (1979) : « *Everything is related to everything else, but near things are more related than distant things* ». Cependant, c'est à partir des travaux de Legendre (1993) qu'elle va être prise en compte dans les études écologiques. L'autocorrélation spatiale ou AS (Legendre, 1993) peut être définie comme le fait que deux points d'observation donnent des résultats plus ou moins similaires selon la distance géographique qui les sépare. Une autocorrélation spatiale positive indique que des valeurs similaires obtenues s'agrègent géographiquement entre elles alors qu'une AS négative indique que les valeurs agrégées sont dissimilaires.

La présence d'AS dans les résidus d'un modèle viole l'hypothèse d'indépendance des résidus et peut augmenter les erreurs de commission, c'est-à-dire de faux positifs : l'espèce est prédite comme présente alors qu'elle est absente en réalité. Cela peut conduire à une sélection de variables explicatives qui ont en réalité peu de poids dans la distribution de l'espèce. Dans ma thèse, l'AS a été mesurée à l'aide de l'indice du *I* de Moran. Cet indice mesure la covariation d'un point et de ses voisins géographiques, en ramenant le résultat à la variance de l'ensemble des points. Le résultat du calcul du *I* de Moran est d'interprétation facile puisqu'il s'interprète comme un coefficient de corrélation classique. Il varie entre -1 (autocorrélation spatiale négative : les valeurs des variables pour les individus voisins sont opposées par rapport à la moyenne) et +1 (autocorrélation spatiale positive : les valeurs des voisins sont similaires). La valeur zéro marque l'absence d'autocorrélation spatiale, négative ou positive.

L'indice de Moran se calcule de la manière suivante :

$$I = \frac{n}{S_0} \frac{\sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} \omega_{ij}(x_i - \bar{x})(x_j - \overline{x})}{\sum_{i=1}^{n}(x_i - \bar{x})^2}$$

avec $$S_0 = \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} \omega_{ij}$$

n : le nombre d'observations,

x_i : la valeur d'une variable en i,

x_j :la valeur de la variable en j,

ω_{ij} : une matrice de poids ; elle correspond à une mesure de la proximité spatiale entre les localisations i et j, c'est un poids qui indique à quel point deux observations sont proches.

La matrice de distance a été calculée sur l'inverse de la distance, c'est-à-dire, quand la distance augmente le poids dans la matrice diminue. Par la suite, un z-score est calculé et comparé à une distribution normale standard, la valeur significative de la statistique de l'AS étant indiquée par une p-value.

$$Z_I = \frac{I - E[I]}{\sqrt{V[I]}}$$

Z_I : z-score

$E[I]$ = Valeur du *I* de Moran, s'il n'y a pas de SAC

$V[I]$ = Variance de *I*

Dans la littérature, plusieurs méthodes ont été élaborées pour corriger la présence d'autocorrélation spatiale dans les modèles de niche écologique (Dormann et al., 2007; Phillips et al., 2009; Syfert et al., 2013; de Oliveira et al., 2014; Jarnevich et al., 2015). Cependant, la plupart des méthodes de correction ne sont pas applicables aux modèles construits à partir de données de présences seules. Afin de limiter la présence d'autocorrélation spatiale, j'ai cherché, dans les modèles que j'ai

contruits, à générer, pour chaque espèce, un grand nombre de réplicas de pseudo-absence que j'ai utilisés pour calibrer le modèle. L'autocorrélation spatiale a ensuite été calculée sur les résidus du modèle de chaque réplica (incluant les présences et les pseudo-absences). Seuls les réplicas qui ne présentaient pas d'autocorrélation spatiale ont été retenus et ceci dans la mesure du possible. Il est important de noter que l'AS n'a pas pu être totalement éliminée pour certaines espèces mais seulement limitée.

1.4.Validation

La validation du modèle consiste à évaluer ses qualités. Cette étape permet de mettre en évidence dans quelle mesure les prédictions du modèle sont proches des observations constatées sur le terrain. Idéalement, les données utilisées pour valider le modèle doivent être collectées indépendamment du jeu de données utilisé pour la calibration. Cependant, dans la pratique, il est souvent difficile d'obtenir des données indépendantes. C'est pour cela que le jeu de données utilisé lors de la calibration est divisé en deux parties (procédé aussi appelé validation croisée) : 70% pour la calibration et 30% pour la validation. Il existe différentes méthodes d'évaluation et la plupart repose sur l'utilisation de la matrice de confusion (Tableau 1). Celle-ci établit les fréquences des quatre types de prédiction possibles à partir de l'analyse du jeux de données utilisé pour la validation : (a) les vrais positifs, aussi appelés sensibilité (le modèle prédit que l'espèce est présente et les données test le confirment), (b) les faux positifs (le modèle prédit la présence mais les données de test indiquent l'absence), (c) les faux négatifs (le modèle prédit l'absence, mais les données de test indiquent la présence), (d) les vrais négatifs, aussi appelés spécificité (le modèle et les données indiquent l'absence).

	Données observées	
Données prédites	Présente	Absente
Présente	VP (a)	FP(b)
Absente	FN(c)	VN(d)

Tableau 1 : Matrice de confusion permettant d'évaluer la qualité des données prédites par rapport aux données observées : VP (Vrai positif), FP (Faux positif), FN (Faux négatif), VN (Vrai négatif).

La performance prédictive peut être calculée à l'aide de plusieurs métriques. La métrique que j'ai utilisée est le TSS (True Skill Statistic), selon les recommandations d'Allouche et ses collaborateurs (2006). Cette métrique est la somme de la sensitivité (proportion de présences correctement prédites) et de la spécificité (proportion d'absences correctement prédites) à laquelle on soustrait 1.

$$Sensitivité = \frac{a}{a+c}$$

$$Specificité = \frac{d}{b+d}$$

$$TSS = Sensitivité + Spécificité - 1$$

1.5. Prédiction spatiale et application

La projection du modèle correspond à la retranscription de l'enveloppe environnementale favorable à l'espèce dans l'espace géographique. Elle correspond souvent à la projection moyenne de l'ensemble des réplicas de pseudo-absences et de validations croisées. Les projections peuvent également être réalisées dans une région ou une période de temps qui n'a pas été considérée lors de la calibration du modèle. Cette démarche est couramment employée pour projeter, et prédire la répartition future des espèces en fonction de scénarios de changements environnementaux ou pour évaluer la propagation d'espèces invasives (Pearson & Dawson, 2003; Thuiller et al., 2005; Jiménez-Valverde et al., 2008), ou encore appliquer des modèles à des périodes passées (Basher & Costello, 2016; Guillaumot et al., 2018a). Ces applications entraînent une extrapolation du modèle à partir des conditions utilisées pour l'estimer (Elith & Graham, 2009a). Une des incertitudes majeures dans cette approche est liée au manque de données d'observation disponibles pour valider les prédictions. Par ailleurs, son application contredit une condition première des modèles corrélatifs, à savoir que les espèces sont considérées à l'équilibre avec leur environnement. Cependant, les modèles de niche écologique corrélatifs demeurent l'une des rares méthodes opérationnelles et facilement applicables permettant d'estimer en première approximation les impacts des changements environnementaux sur la répartition des espèces.

2. Les modèles mécanistiques

2.1.Généralités

Un modèle mécanistique établit un lien entre l'environnement physique et les caractéristiques fonctionnelles de l'organisme pour quantifier sa survie, sa croissance et sa reproduction. La compréhension des motifs de distribution est une des aspirations centrales dans les études macroécologiques et biogéographiques. Connecter les motifs de distribution à la compréhension des processus biologiques est depuis longtemps un thème majeur en écologie (Levin, 1992 ; Brown, 1999). Cependant, ce n'est que récemment que des progrès méthodologiques ont eu lieu.

Un nombre conséquent de modèles a vu le jour, que nous pouvons regrouper sous quatre grandes catégories qui tiennent compte différemment des processus biologiques :

- Les modèles qui permettent d'intégrer des processus physiologiques tels que la respiration, l'assimilation et l'allocation de l'énergie (Brown et al., 2004a; Kearney et al., 2008, 2009; Sousa et al., 2008; Cabral & Kreft, 2012).
- Les modèles qui tiennent compte de la mortalité individuelle et de la reproduction. Ces processus sont modélisés en simulant les abondances et la dynamique des populations à travers des modèles dits individuels (IBM) ou des modèles de populations (Judson, 1994; Travis et al., 2005; Midgley et al., 2010; Pagel & Schurr, 2012; Botta-Dukát & Czúcz, 2016).

- Les modèles qui incluent des processus spatiaux et décrivent la connectivité entre populations ou la propagation des individus (Nathan et al., 2001, 2003 ; Moran & Clark, 2011).
- Les modèles qui tiennent compte des interactions biotiques, et qui sont généralement de deux types, selon que sont ou non intégrées les interactions trophiques. Les modèles ne considérant pas ces interactions trophiques modélisent souvent les processus comme la compétition ou la facilitation d'accès à une ressource (Dislich et al., 2010 ; Kissling et al., 2012 ; Boeye et al., 2014). Les modèles intégrant les interactions trophiques modélisent souvent la dynamique proie-prédateur ou ressource-consommateur (Cheung et al., 2011 ; Binzer et al., 2016).

2.2.Les Dynamic Energy Budget

2.2.1. Conceptualisation du modèle

Dans le cadre de ma thèse, je me suis particulièrement intéressée aux modèles mécanistiques du type Budget d'énergie dynamique ou *Dynamic Energy Budget* (DEB) car ils permettent de réaliser une description mécanistique et quantitative des flux d'énergie à travers un organisme qui assimile et utilise l'énergie pour sa maintenance, sa croissance et sa reproduction tout au long de son cycle de vie. Ils visent à décrire comment ces flux changent en fonction de l'environnement, selon la disponibilité en nourriture et la température. Cette théorie s'appuie sur des hypothèses tirées des principes de la thermodynamique et plus spécifiquement des lois de la conservation de la masse et de l'énergie. Le modèle DEB a été appliqué à de nombreux taxons aussi bien marins que terrestres ainsi qu'à des espèces présentant de vastes distributions géographiques (van der Meer, 2006).

La formalisation du modèle DEB s'appuie sur de nombreux concepts théoriques et assure une certaine cohérence entre ces concepts (Sousa et al., 2010) :

- Les principes de la thermodynamique : le métabolisme dans la théorie DEB est quantifié en utilisant la masse, l'énergie et les flux d'entropie.
- La théorie de l'évolution : les règles métaboliques de base des DEB, qui sont les mêmes pour toutes les espèces, sont telles que le métabolisme résultant de la fusion de deux organismes d'espèces différentes est le même que celui des ancêtres.
- Le rasoir d'Occam : le modèle général doit être aussi simple que possible. Les prédictions doivent pouvoir être testées avec de véritables données.

La théorie des DEB repose sur le fait que les mécanismes responsables de l'organisation métabolique ne sont pas espèce-spécifiques. Dans un modèle DEB standard (Kooijman, 2010), l'organisme est isomorphe, c'est-à-dire qu'il maintient la même forme tout au long de son cycle de vie. Ce cycle de vie est caractérisé par **trois étapes** qui se distinguent par leur flux d'énergie : Embryon, Juvénile et Adulte (Figure 40). L'embryon n'assimile pas de nourriture et s'appuie sur les réserves ($E_H=E^b_H$). La deuxième étape est la phase juvénile qui a lieu après la naissance. La transition entre l'embryon et le stade juvénile se produit une fois que l'individu a atteint un seuil particulier d'énergie investi dans le développement ($E_H=E^j_H$). A ce moment, l'individu est suffisamment complexe pour

commencer à se nourrir et utiliser l'énergie acquise dans les aliments pour continuer son développement, sa croissance et sa maintenance, mais il n'accorde pas d'énergie à la reproduction. Un investissement supplémentaire dans le développement conduit à une deuxième transition qui est la transition entre le stade juvénile et adulte, appelé puberté. Lorsque l'organisme devient adulte, il cesse d'attribuer de l'énergie au développement et redirige l'énergie vers la reproduction et donc la formation de gamètes ($E_H > E^p_H$). Le niveau de maturité contrôle les transitions des phases du cycle de vie complet de l'organisme.

Les correspondances entre les étapes du cycle de vie décrit par le modèle DEB et les stades du cycle de vie d'un échinide au développement indirect avec une phase larvaire planctonique sont fournies dans la Figure 40. La fécondation est externe (les gamètes sont expulsés dans la colonne d'eau), donnant lieu à la formation de l'embryon qui ne se nourrit pas et qui ne reproduit pas. A la naissance apparaît la larve pré-métamorphique, suivie de l'étape de métamorphose qui correspond au recrutement de la larve sur le fond (larve post-métamorphique). Ces deux stades équivalent au stade juvénile dans la théorie des DEB, où les individus se nourrissent mais ne se reproduisent pas. Enfin, le stade adulte est atteint à la maturité sexuelle qui équivaut à l'étape de puberté dans la théorie des DEB.

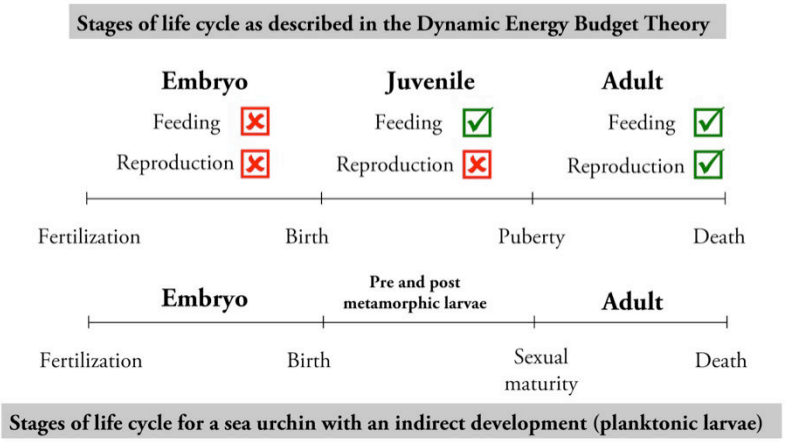


Figure 40 : Représentation des fonctions de reproduction et d'alimentation au cours du cycle de vie d'un individu décrites par la théorie des DEB et équivalences avec le cycle de vie d'un oursin au développement indirect.

Le modèle DEB établit les flux d'énergie entre quatre variables d'état : la réserve (E), la structure (V), la maturation (E_H) et le tampon reproducteur (E_R). E, V et E_R sont les variables d'état qui constituent la biomasse de l'organisme (Figure 41).

La réserve est un tampon interne qui fournit de l'énergie pour tous les processus métaboliques internes de l'organisme. En amortissant les fluctuations de la nourriture de l'environnement, il permet un niveau élevé d'homéostasie.

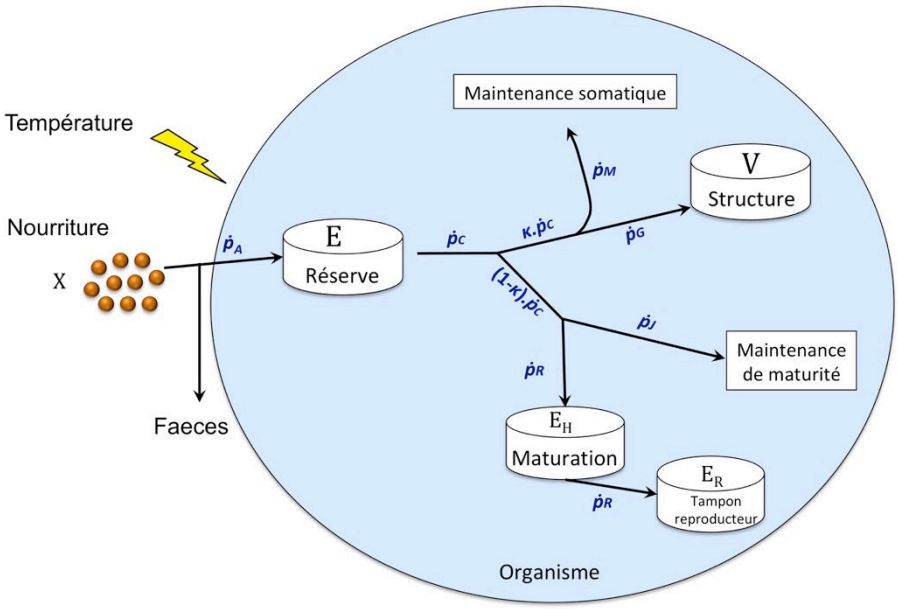


Figure 41 : Représentation schématique du modèle Dynamic Energy Budget standard. Les flèches représentent les flux d'énergie ($J.d^{-1}$) responsables de la dynamique des quatre variables d'état (représentées par les boîtes) que sont la réserve, la structure, la maturation et le tampon reproducteur.

Une précision doit être apportée quant à la nomenclature, ce qui est situé entre des accolades { } est surface dépendant ($.cm^{-2}$), entre crochets, [ ] est volume spécifique ($.cm^{-3}$) et une lettre avec un point au dessus $\dot{}$ correspond à un taux ($.J^{-1}$)

L'énergie pénètre dans l'organisme sous la forme de nourriture (X) par ingestion à un taux $\dot{p}_X$.

$$\dot{p}_X = \{\dot{p}_{Xm}\} f L^2$$

Avec $f = \frac{X}{X+X_K}$ qui correspond à la réponse fonctionnelle. L'ingestion dépend donc de la nourriture (f), de la surface (L^2) et du taux d'ingestion maximale spécifique à la surface ($\{\dot{p}_{Xm}\}$).

L'énergie est ensuite assimilée dans la réserve à un taux ($\dot{p}_A$). Cette transformation entraîne la production de fèces et de minéraux.

$$\dot{p}_A = \kappa_X \dot{p}_X$$

$$\dot{p}_A = \{\dot{p}_{Am}\} f L^2$$

L'efficacité d'assimilation de la nourriture (κ_X) est indépendante du taux de prise de nourriture qui a été assimilée. En revanche, différents types de nourriture peuvent avoir des efficacités d'assimilation différentes.

L'énergie quitte ensuite la réserve ($\dot{p}_C$) pour se répartir entre la maintenance somatique, la croissance, la maintenance de la maturité, la maturation et la reproduction.

La dynamique de la réserve peut donc s'écrire de la manière suivante :

$$\frac{dE}{dt} = \dot{p_A} - \dot{p_C}$$

On peut également exprimer cette dynamique en fonction de la densité de réserve $[E] = \frac{E}{V}$ qui est la quantité de réserve par unité de structure.

$$\frac{d[E]}{dt} = [\dot{p_A}] - [\dot{p_C}] - [E]\dot{r}$$

Où $\dot{r} = \frac{1}{V}\frac{dV}{dt}$

$$\dot{p_c} = \dot{p_s} + \dot{p_J} + \dot{p_G} + \dot{p_R}$$

$\dot{p_c}$: Flux mobilisé depuis la réserve

$\dot{p_s}$: Flux alloué à la maintenance somatique

$\dot{p_j}$: Flux alloué à la maintenance de la maturité

$\dot{p_G}$: Flux alloué à croissance

$\dot{p_R}$: Flux alloué à la reproduction

La règle du « kappa » (κ-rule), caractéristique importante du modèle, représente l'allocation d'énergie au sein de l'organisme. κ est la proportion d'énergie mobilisée depuis la réserve. Une fraction κ est allouée et répartie entre la maintenance somatique ($\dot{p}_M$) et la croissance, tandis qu'une fraction 1–κ est utilisée pour la maintenance de la maturité ($\dot{p}_J$) et la maturation ($\dot{p}_R$). Il n'y a pas de compétition entre les deux branches, c'est-à-dire qu'un organisme peut continuer de grandir et se reproduire en même temps. L'énergie est néanmoins toujours prioritairement allouée à la maintenance (maintenance somatique et maintenance de la maturité) de telle sorte que, si le taux d'utilisation de l'énergie issue des réserves E n'est pas suffisant pour « payer » le coût de la maintenance somatique, l'individu puise alors l'énergie dans son compartiment de reproduction E_R puis dans celle allouée à sa structure V. La **maintenance somatique** permet le maintien de l'ensemble des processus nécessaires à la vie de l'organisme, tels que le maintien des gradients cellulaires de concentration, du turnover des protéines, des enzymes, de la production de mucus, de l'osmorégulation, etc. Elle est donc prioritaire sur la croissance. La **maintenance de la maturité** correspond à la maintenance de la complexité de la structure. Les composés de la réserve n'ont pas besoin de maintenance pour être remplacés car ils sont utilisés en continu. La **croissance** correspond à l'augmentation de la structure. La **maturation** est considérée comme une énergie dissipée ou dépensée par l'organisme dans l'augmentation de la **maturité**. Cette variable d'état ne contribue pas à la masse totale de l'organisme. Une fois que le niveau maximal de maturité (puberté) est atteint, l'énergie allouée à la maturation commence à être utilisée dans la **reproduction**. D'autres variables d'état qui sont habituellement utilisées pour décrire le métabolisme, comme l'âge, ne le sont pas ici car elles n'ont pas de lien direct avec la masse et les flux d'énergie.

La structure et la réserve obéissent à des règles. Leur composition est constante : il s'agit de l'hypothèse **d'homéostasie forte**. L'homéostasie peut se définir comme la capacité d'un organisme à exécuter un métabolisme indépendant de l'environnement dans un environnement fluctuant. La plupart des organismes peuvent maintenir la composition chimique de leur corps malgré les changements dans la composition chimique de l'environnement. L'hypothèse d'homéostasie forte présume que la composition chimique des réserves et des structures sont donc constantes. La quantité de réserves et de structures peut varier mais pas leur composition chimique. Lorsque la densité de nourriture varie, la quantité de réserves et de structures change, le ratio réserve/structure est modifié et la composition chimique totale de l'individu peut varier. Cependant, lorsque les conditions sont constantes, le ratio « réserve sur structure » reste constant ; il s'agit de l'hypothèse **d'homéostasie faible**.

La température contrôle les taux métaboliques pour incorporer cette propriété. La théorie DEB s'appuie pour cela sur la loi d'Arrhenius qui fournit des informations sur la variation des taux métaboliques en fonction de la température et peut être calculée à partir de valeurs observées de taux métaboliques à différentes températures.

$$\dot{k}(T) = \dot{k}(T_1).\, e^{\left\{\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right\}}$$

$\dot{k}(T)$: Valeur du taux physiologique à une température donnée T (K) et

$\dot{k}(T_1)$: Valeur connue du taux à une température de référence (T_1).

T_A : Sensibilité dans les limites de tolérance.

T_1: Température de référence (K).

On peut schématiquement représenter le fonctionnement du modèle de la manière suivante : le monde dit « réel » correspond aux données acquises sur le terrain, par des études expérimentales, ou extraites de la littérature. Le monde abstrait correspond au modèle en tant que tel (Figure 42). La théorie DEB suppose que les variables d'état ne sont pas directement mesurables (empiriquement), mais elle décrit pleinement leur dynamique par un ensemble d'équations qui caractérisent l'état physiologique de l'individu à l'aide des paramètres du modèle.

Les équations principales du modèle peuvent s'écrire comme suit :

$$\frac{dE}{dt} = \dot{p_A} - \dot{p_C}$$

$$\frac{dV}{dt} = \frac{(\kappa \dot{p_C} - \dot{p_M})}{[E_G]}$$

$$\frac{dE_H}{dt} = (1-\kappa)\dot{p_C} - \dot{p_J}, \qquad si\ E_H < E_H^P, \qquad sinon\ \frac{dE_H}{dt} = 0$$

$$\frac{dE_R}{dt} = (1-\kappa)\dot{p_C} - \dot{p_J}, \qquad si\ E_H \geq E_H^P, \qquad sinon\ \frac{dE_R}{dt} = 0$$

Les paramètres dits primaires sont fortement liés à la théorie des DEB et se rapportent directement aux processus contrôlant la dynamique des variables d'état. Les paramètres auxiliaires lient les variables d'état à des quantités mesurables comme la taille, le poids, la respiration, etc. Ces paramètres ne sont pas fournis pas le modèle et doivent donc être estimés grâce aux données « réelles ». C'est ce qu'on appelle l'estimation.

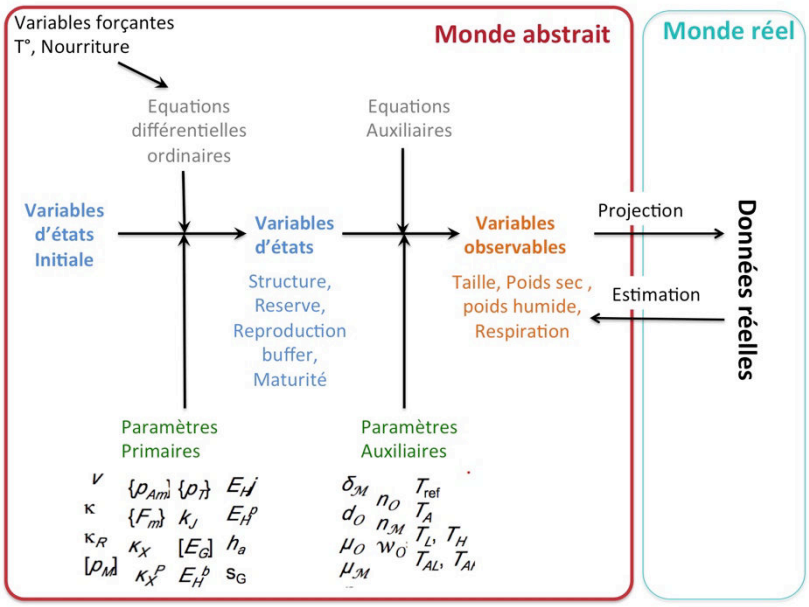


Figure 42 : Schématisation de la relation entre le monde abstrait, c'est-à-dire le modèle DEB, et le monde réel où les données proviennent d'études expérimentales, de la littérature ou de données de terrain (modifié de © L. Pecquerie).

2.2.2. Les données du modèle

L'estimation des paramètres du modèle repose donc sur la qualité et la quantité de données disponibles. Pour ce faire, le modèle requiert deux types de données comprenant les données réelles et les pseudo-données qui sont également des paramètres du modèle.

Les données réelles sont de deux types :

- les données zero variées qui correspondent à une caractéristique de l'organisme à un temps unique *t*.
- les données univariées qui comprennent des données appariées, où une variable est indépendante (par exemple, le temps, la température) et l'autre dépendante (par exemple, la masse, la consommation d'oxygène).

Les pseudo-données sont un ensemble de valeurs de paramètres pour un organisme généralisé obtenu à partir d'une vaste collection de paramètres estimés pour une grande variété d'espèces (Kooijman, 2010 ; Saraiva et al., 2011). Le concept de pseudo-données est utilisé pour éviter une combinaison irréaliste de paramètres.

Les variables forçantes utilisées par le modèle sont donc la température et la disponibilité en nourriture.

2.2.3. L'estimation et la performance du modèle

L'estimation des valeurs des paramètres est réalisée en s'appuyant sur la méthode de covariation (Lika et al., 2011a, 2011b). Cette méthode cherche à estimer les paramètres principaux du modèle à partir de données réelles. La qualité du modèle est évaluée en utilisant deux métriques, le SMSE (Symmetric Mean Squared Error) et le MRE (Mean Relative Error)

SMSE (Symmetric Mean Squared Error)

$$SMSE = \frac{1}{n'} \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n_i} \frac{\omega_{ij}}{\omega_i} \frac{\left(p_{ij} - d_{ij}\right)^2}{d_i^2 + p_i^2}$$

$$\omega_i = \sum_{j=1}^{n_i} \omega_{ij} > 0$$

MRE (Mean Relative Error)

$$MRE = \frac{1}{n'} \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n_i} \frac{\omega_{ij}}{\omega_i} \frac{\left|p_{ij} - d_{ij}\right|}{|d_i|}$$

$$\omega_i = \sum_{j=1}^{n_i} \omega_{ij} > 0$$

i : Jeu de données i

j : Un point dans le jeu de données j

d_{ij} : Données réelles

p_{ij} : Prédiction du modèle

ω_{ij} : Coefficient de pondération (détermine à quel point les observations dans le jeu de données influencent le paramètre final estimé)

d_i et p_i dans le dénominateur représentent, respectivement, la moyenne de tous les points de données (d_{ij}) et prédictions (p_{ij}) dans l'ensemble i.

n' : Nombre de jeux de données avec $\omega_i > 0$

2.2.4. La spatialisation du modèle DEB

Les modèles corrélatifs ont été développés pour pouvoir être projetés dans l'espace géographique à la différence des modèles mécanistiques dont les observations ne constituent pas des présences de l'espèce mais des traits d'histoire de vie, des données de physiologie qui devront ensuite être reliées à l'environnement que sont la température et la disponibilité en nourriture pour pouvoir fournir une projection spatiale des processus comme la survie, la croissance ou la reproduction (Figure 43).

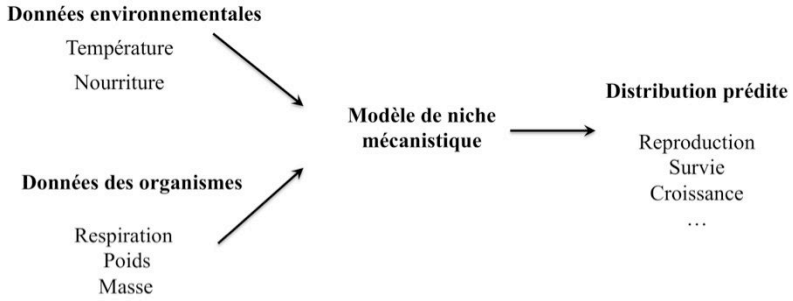


Figure 43 : Schématisation de la spatialisation d'un modèle mécanistique de type Dynamic Energy Budget (modifiée de Kearney, 2006)

La carte de disponibilité en nourriture peut être obtenue par l'établissement de la réponse fonctionnelle. Elle décrit la relation entre la prise de nourriture et la densité de nourriture dans le milieu. Cette relation est décrite par la réponse fonctionnelle de type II de Hollings f qui varie entre 0 et 1. Il est donc important que le proxy de nourriture utilisé ait un sens écologique et puisse être transformé sur la base de la réponse fonctionnelle obtenue.

$$f = \frac{X}{X + X_K}$$

X : Concentration en nourriture

X_K : Coefficient de demi-saturation

En utilisant les variables forçantes (température et disponibilité en nourriture) sous la forme de cartes raster, les sorties du modèle DEB, et les équations du modèle décrits dans la théorie (Kooijman, 2010), pour chaque pixel de la carte il a été possible d'obtenir les caractéristiques sur le développement et la survie des différentes étapes du cycle de vie de l'espèce.

Chapitre III : Biogéographie des échinides de l'océan Austral Actualisation de la base de données des échinides antarctiques, subantarctiques et tempérés froids

Résumé

La création de vastes bases de données est aujourd'hui essentielle pour mener des études à large échelle afin de comprendre l'origine de grands motifs biogéographiques. La mise au point de telles bases de données nécessite une standardisation et une vérification poussées. L'objectif de ce chapitre est de constituer une base de données robuste et fiable d'occurrences géoréférencées des échinides (Echinodermata: Echinoidea) de l'océan Austral et de prédicteurs environnementaux, qui puisse être utilisée dans le cadre de modèles de niche écologique.

La base de données assemblée inclut plus de 7100 occurrences géoréférencées d'échinides, obtenues à partir d'échantillons prélevés dans l'océan Austral (+180°W/+180°E ; -35°S/-78°S) lors de campagnes océanographiques menées depuis plus de 150 ans, de 1872 à 2015. Un total de 201 espèces est dénombré, qui occupent des gammes de profondeur et des patrons de répartition contrastés dans les provinces et les biorégions australes. Des informations sur la taxonomie, les sites d'échantillonnage et les sources d'échantillonnage sont également disponibles. Les descripteurs environnementaux pertinents pour l'écologie des échinides sont également fournis sur l'ensemble de la zone d'étude (-180°W/+180°E ; -45°N/-78°S) et pour les décennies suivantes : [1955-1964], [1965-1974], [1975-1984], [1985-1994] et [1995-2012]. Ils ont été compilés à partir de différentes sources et transformés à la même résolution 0,1° par 0,1° pour chaque pixel de la carte. Des projections futures pour les descripteurs environnementaux établis à partir de la base de données Bio-Oracle sont également disponibles (Tyberghein et al., 2012).

La description de cette base de données a fait l'objet d'une publication dans la revue Zookeys (Appendice 16) :

Fabri-Ruiz S, Saucède T, Danis B, David B. Southern Ocean Echinoids database – An updated version of Antarctic, Sub-Antarctic and cold temperate echinoid database. *ZooKeys*. 2017;(697) : 1-20. doi:10.3897/zookeys.697.14746.

I. Introduction

La réalisation et la curation de vastes bases de données synthétiques, à partir de séries de données compilées sur le long terme et provenant de sources hétérogènes, est aujourd'hui un outil nécessaire pour améliorer les connaissances sur les écosystèmes et la compréhension de leur fonctionnement, mais aussi pour répondre aux problématiques complexes liées à la conservation ou à l'étude des effets des changements climatiques et environnementaux sur les écosystèmes (Sutter et al., 2015).

Depuis le début du 21ème siècle, la quantité de données collectée sur le milieu marin a considérablement augmenté grâce au développement des outils numériques et des nouvelles technologies (données satellitaires, systèmes d'acquisition automatisés, …) (Tenopir et al., 2011). A l'heure du « big data » et de « l'Open-Access », la mise en place de bases de données interopérables entre elles est importante, l'enjeu étant l'accessibilité des données de la recherche par les scientifiques, les gestionnaires et décideurs politiques. Par ailleurs, les bases de données ont souvent une durée de vie bien supérieure à celle des projets de recherche qui en sont à l'origine et le cycle de vie des données doit être considéré au regard des activités de la recherche, car elles en constituent un élément indispensable (Figure 44).

La création de bases de données exhaustives, précises et fiables permet d'accroître l'efficacité de la recherche. À l'inverse, le fait de ne pas en constituer peut générer à la fois de la perte de données, l'absence de sources ou la création de duplicats de données conduisant à devoir multiplier les efforts lors de leur curation. D'autre part, les métadonnées peu renseignées lors de la construction initiale de la base de données peuvent également conduire à l'impossibilité de relocaliser des données, ou encore au manque d'informations sur les méthodes et années d'échantillonnage. Or, celles-ci constituent des indications essentielles à la recherche scientifique.

Les modèles de distribution d'espèces, ou modèles de niche écologique, constituent des outils de plus en plus employés dans les problématiques de conservation, comme la gestion des Aires Marines Protégées (Sánchez-Carnero et al., 2016), pour prédire la distribution d'espèces invasives (Václavík & Meentemeyer, 2012), identifier les points chauds de biodiversité et mettre en évidence les impacts potentiels du changement climatique (Elith & Leathwick, 2009). La construction de ces modèles nécessite souvent l'accès à de larges bases de données pour la compréhension des vastes motifs de distribution des espèces en macroécologie et biogéographie.

En milieu marin, la disponibilité des données environnementales constitue un obstacle fréquent pour la constitution des modèles de niche écologique et, quand celles-ci sont disponibles, elles ne sont pas forcément adaptées aux applications biogéographiques, notamment parce qu'elles sont fréquemment produites dans des formats de fichiers et des résolutions spatiales hétérogènes. Par exemple, les données liées à la température de surface acquises via l'imagerie satellite sont relativement précises et fines, souvent acquises sur le long terme et bénéficiant d'une grande couverture spatiale. À l'inverse, les données de concentration en oxygène de l'eau de mer sont beaucoup plus hétérogènes et sont obtenues via l'utilisation de modèles et non d'observations directes par l'imagerie satellitaire. La disponibilité de bases de données bien documentées et homogènes est essentielle pour les études biogéographiques afin d'explorer les grands motifs de distribution des espèces, comme celles des échinides de l'océan Austral (Saucède et al., 2014b).

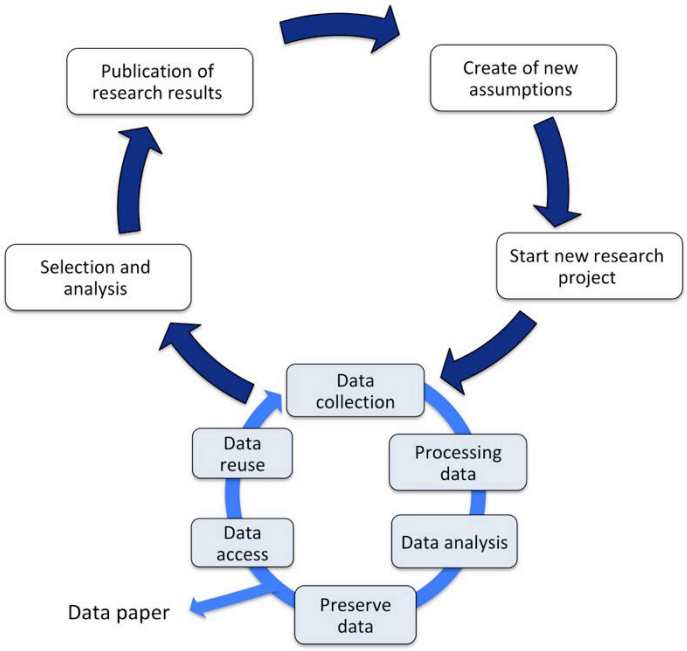


Figure 44 : Étapes du cycle de la recherche (flèches bleu foncé) et de celui des données (flèches bleu clair) adaptées de Joint Information Systems Committee (2010).

La fiabilité et la robustesse des modèles de distribution sont fortement conditionnées par la qualité et l'exactitude des données d'occurrence (Graham et al., 2008; Lobo, 2008; Osborne & Leitão, 2009). En effet, une grande majorité de ces modèles de distribution consistent à relier la présence des espèces à des données environnementales sur la base de leur position géographique (Guisan & Thuiller, 2005; Elith & Leathwick, 2009; Guisan et al., 2017). L'utilisation de ces algorithmes suppose que la position géographique des occurrences d'espèce et des conditions environnementales associées soient mesurées sans erreur de positionnement. De nombreux auteurs ont souligné que la présence de ces erreurs pouvait en effet avoir une influence non négligeable sur les modèles. Elles peuvent agir à la fois sur la performance prédictive des modèles et sur l'interprétation écologique et les prédictions spatiales (Van Niel et al., 2004; Graham et al., 2008). Les conséquences peuvent être importantes notamment quand les modèles de niche sont utilisés dans le cadre de politiques de conservation comme le découpage des Aires Marines Protégées.

Dans cet esprit, la création de SCAR-MarBIN (SCAR-Marine Biodiversity Information Network) en 2005 (Griffiths et al., 2011b) et de RAMS (Register of *Antarctic* Marine Species) en 2010 (De Broyer & Danis, 2011) a permis la première compilation de données homogènes et cohérentes de la distribution d'espèces marines en Antarctique. Leur création fut initiée à l'issue du *Census of Antarctic Marine Life*, un ambitieux projet de cinq ans considéré comme une des principales contributions à l'année polaire internationale (Schiaparelli et al., 2013). Ce programme représente en réalité un vaste consortium regroupant plus de 30 pays et 50 institutions, dont les objectifs étaient d'améliorer les connaissances sur la distribution de la biodiversité marine de l'océan Austral mais aussi de créer un réseau de connaissances au sein de la communauté des chercheurs et de

fournir des outils essentiels pour le partage des données (Gutt et al., 2010; Schiaparelli et al., 2013; Stoddart, 2014). Le SCAR-MarBIN et RAMS sont aujourd'hui librement accessibles sous le portail biodiversity.aq (http://www.biodiversity.aq/) (incluant les données terrestres et marines de l'océan Austral) et ont permis la réalisation d'une synthèse des connaissances biogéographiques des espèces de l'océan Austral (De Broyer et al., 2014).

Dans la continuité de ces travaux, la conférence internationale MEASO (Marine Ecosystem Assesment for the Southern Ocean) qui a eu lieu en avril 2018 à Hobart (Tasmanie) vient d'initier un plan international de mise à jour des travaux et connaissances rendus disponibles dans l'Atlas Biogéographique de l'océan Austral et le Rapport sur le climat et l'environnement antarctique du Scientific Committee on Antarctic research (SCAR) (Turner et al., 2009). MEASO a pour objectif d'actualiser les données environnementales et de biodiversité de l'océan Austral. Ce programme devrait permettre d'établir une meilleure compréhension de l'état et de l'évolution des ecosystèmes, des habitats et des espèces de l'océan Austral dans le contexte de changement climatique actuel, en particulier vis-à-vis de l'acidification des océans, de l'évolution de la glace de mer et des températures. Ce projet devrait également investir un effort considérable dans l'utilisation d'outils statistiques et de modélisation afin d'évaluer les réponses et impacts des changements futurs. L'ensemble de ces analyses et investigations permettront d'alimenter de futurs scenarios du GIEC et serviront également d'outils dans le cadre de la mise en place de stratégies de conservation durables comme les Aires Marines Protégées dans l'océan Austral.

Dans le cadre de mon projet de thèse, un des objectifs est de mieux comprendre les motifs de distributions actuels et futurs des échinides de l'océan Austral, espèces communes des communautés benthiques. L'effort d'échantillonnage est très hétérogène dans cette région du monde et conduit donc à l'utilisation de modèles de distribution afin d'interpoler les données et d'avoir une meilleure estimation de la distribution totale des espèces. Ces modèles seront construits et projetés sur la base de plusieurs scénarios climatiques et nécessitent donc des jeux de données d'occurrences et de prédicteurs environnementaux exhaustifs et importants à l'échelle de l'océan Austral. A cette fin, un long travail préalable a consisté à mettre à jour, compléter, vérifier et uniformiser une base de données d'occurrence des échinides et de paramètres environnementaux.

II. Matériels et méthodes

1. Les données d'occurrence géoréférencées

Les informations taxonomiques ont été mises à jour sur la base de la littérature la plus récente. Par exemple, *Sterechinus bernasconiae* (Larrain, 1975) est maintenant considéré comme un synonyme junior de *Gracilechinus multidentatus* (Clark, 1925) (Saucède et al., 2015a). Nous avons vérifié la précision taxonomique en utilisant la base de données World Echinoidea (Kroh & Mooi, 2013) et les connaissances d'experts. Cependant, les mentions d'identifications anciennes des espèces sont conservées dans la base de données et se distinguent clairement de la taxonomie actualisée. L'exactitude de la position géographique de chaque donnée a également été vérifiée.

L'origine des données d'occurrence provenant de collections académiques (British Antarctic Survey Collection, collection de l'Université de Bourgogne, ...), d'articles publiés, d'anciennes bases de

données (David et al., 2005a; Pierrat et al., 2012a) ou encore de rapports de missions scientifiques, a été mentionnée par la catégorie *DatasetName*.

Afin de quantifier l'effort d'échantillonnage, la méthode de Griffiths et ses collaborateurs (2011) a été employée. Pour cela, une grille de 3° par 3° a été dessinée (Clarke et al., 2007) et chaque occurrence de la base de données a été affectée à une cellule de la grille. Par la suite, les nombres d'échantillons et d'espèces ont été comptabilisés pour chaque cellule de la grille à l'aide d'ArcGIS 10.2 (ESRI 2011) et de Microsoft Access (2013). Le nombre d'espèces recensées dans une région peut donc être lié à l'effort d'échantillonnage. Plus une zone aura été échantillonnée de manière intensive, plus le nombre d'espèces devrait augmenter. Une courbe de raréfaction a donc été construite pour pouvoir estimer la richesse spécifique en fonction de l'effort d'échantillonnage. Cette analyse a été réalisée sous R à l'aide du package *vegan* (Oksanen et al., 2011).

2. Les données environnementales

Les données environnementales nécessaires à la réalisation des modèles de distribution ont été synthétisées sous forme de couches de type raster correspondant à des paramètres océanographiques abiotiques pertinents pour l'écologie des échinides. Les données environnementales proviennent de diverses sources regroupées dans l'Appendice 1. La carte de géomorphologie crée par Post (2012) et n'existant qu'au format shapefile a, elle, été transformée au format raster. Douglas et ses collaborateurs en 2014 ont également utilisé et présenté ces données de géomorphologie, mais la nomenclature a parfois été modifiée. L'Appendice 2 fournit donc les équivalences et les liens entre les données disponibles en ligne (Post, 2012) et la publication de (Douglass et al., 2014).

Dans le cadre du projet de thèse, les distributions potentielles actuelles des espèces seront évaluées à l'aide des modèles de niche écologique. Afin de comprendre également comment le changement climatique pourrait impacter les espèces de l'océan Austral, des projections futures de la distribution des espèces seront établies. Les données environnementales futures doivent être incluses et de même résolution que les données environnementales actuelles. Pour cela, les prédicteurs futurs ont été téléchargés à partir de la base de données Bio-Oracle (Tyberghein et al., 2012) . La résolution de chaque carte environnementale a été fixée à 0,1 degré de latitude par pixel à l'aide du package *raster* sous R 3.3.0.

Les données de profondeur initiales (ETOPO1) ont été comparées à la profondeur d'échantillonnage des échinides quand elles étaient disponibles et de grandes différences, pouvant atteindre plus de 1 000 mètres, ont pu être observées. Un travail de correction de la carte de profondeur a donc été réalisé. Pour cela, les données de profondeur d'ETOPO1 ont été comparées à d'autres données (RTOPO2 (Schaffer et al., 2016), IBCSO (Arndt et al., 2013), données provenant de l'Atlas biogéographique de l'océan Austral (Mormède et al., 2014)). Lorsque des valeurs aberrantes étaient présentes, elles ont été corrigées sous ArcGIS en utilisant l'outil Raster Editor.

Les organismes sur lesquels seront appliqués les modèles de niche écologique vivent sur le fond des océans (à l'exception des larves planctoniques pour certaines espèces d'échinides). Par ailleurs, de nombreuses études ont montré le rôle de la température sur la répartition et la physiologie des

espèces benthiques de l'océan Austral (Peck et al., 2004, 2014), d'où la volonté de privilégier l'utilisation de la température de fond et non la température de surface. Les couche de températures, de salinité et d'oxygène de fond n'étant pas disponibles, elles ont été générées en utilisant les données disponibles pour plusieurs niveaux de profondeur de la colonne d'eau. Néamoins, les couches obtenues présentaient de nombreuses données manquantes. Ces dernières peuvent être problématiques pour utiliser un certain nombre d'outils statistique et de modèles de distribution qui ne tolèrent pas l'absence de données. C'est pour cette raison que les données de fond ont été interpolées en utilisant la méthode du plus proche voisin, compte tenu de la faible variabilité spatiale des valeurs, avec Arctoolbox (ESRI 2011).

III. Résultats et Discussion

1. Base de données d'occurrence

Cette base de données regroupe les données d'occurrence de l'ensemble des espèces d'échinides identifiées dans l'océan Austral, depuis le continent Antarctique jusqu'à une latitude de 35°S. Les espèces présentent des aires de répartition contrastées au sein des provinces et biorégions australes, allant des zones côtières aux zones abyssales. Au total, 201 espèces réparties en 29 familles ont été identifiées, 68% des espèces étant endémiques de l'océan Austral (Saucède et al., 2014b). L'ensemble des données comprend des données historiques échantillonnées dans l'océan Austral sur un siècle et demi, depuis l'expédition du navire océanographique Challenger en 1872 jusqu'aux campagnes océanographiques les plus récentes menées sur le plateau des îles Kerguelen, en Terre Adélie et autour de la péninsule Antarctique (Figure 45). Elle comprend plus de 7 100 enregistrements géoréférencés constituant une mise à jour de l'ancienne « Base de données sur les échinides antarctiques, subantarctiques et tempérés froids » (Pierrat et al., 2012a) et contenant 1 000 enregistrements supplémentaires par rapport à Pierrat et al. (2012). Cette nouvelle version inclut les données des campagnes océanographiques les plus récentes (par exemple POKER II en 2010, PROTEKER (2011-2014), ANT-XXIX / 3 en 2013, REVOLATA (2010, 2011, 2013), et des recensions récentes de collections universitaires (par exemple Smithsonian Institution Museums).

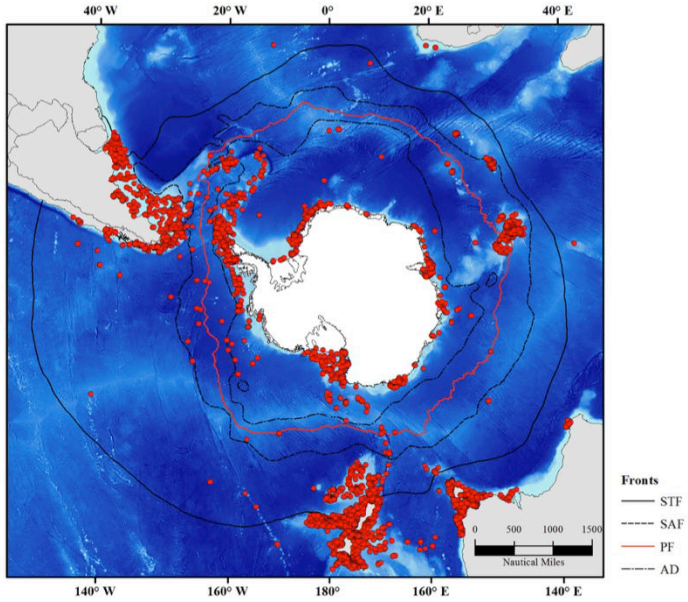


Figure 45 : Données d'occurrence des échinides dans l'océan Austral avec la position des principaux fronts marins.

L'effort d'échantillonnage dans l'océan Austral a toujours été réalisé de façon hétérogène, tant du point de vue spatial que de celui des outils d'échantillonnage utilisés. Concernant les échinides, il a été particulièrement important le long de la péninsule Antarctique et au large de la Nouvelle-Zélande (> 200 échantillons), deux secteurs également caractérisés par un nombre élevé d'espèces (25-30) (Figure 46, Figure 47). En revanche, le nombre d'espèces reste faible (2 à 5 espèces) dans la région du plateau des îles Kerguelen, alors que celui-ci a été échantillonné également à plusieurs reprises et de manière relativement intense (Campagne POKER 2 et PROTEKER).

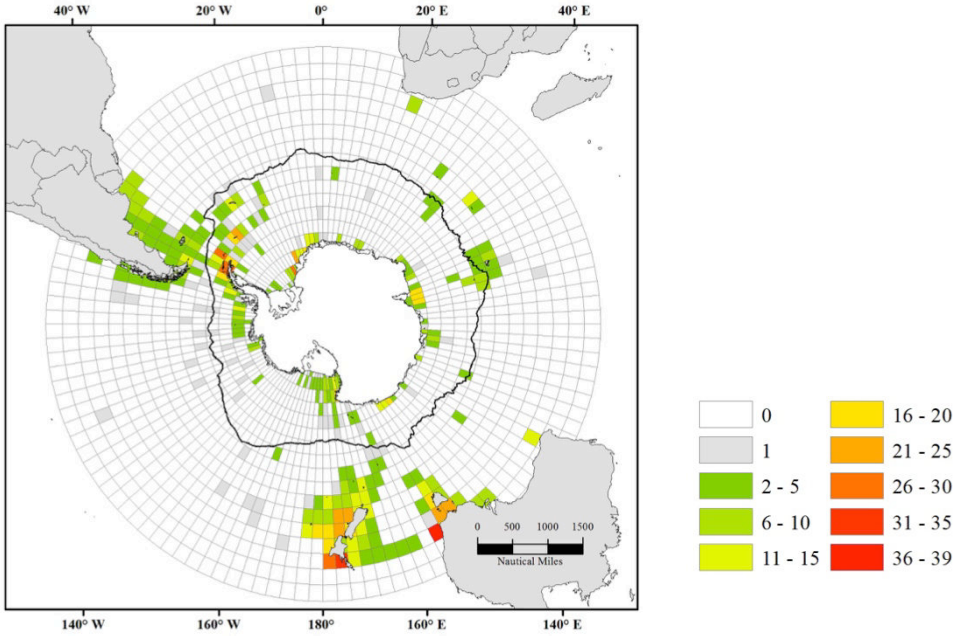


Figure 46 **:** Nombre d'espèces par pixel de 3°x 3°.

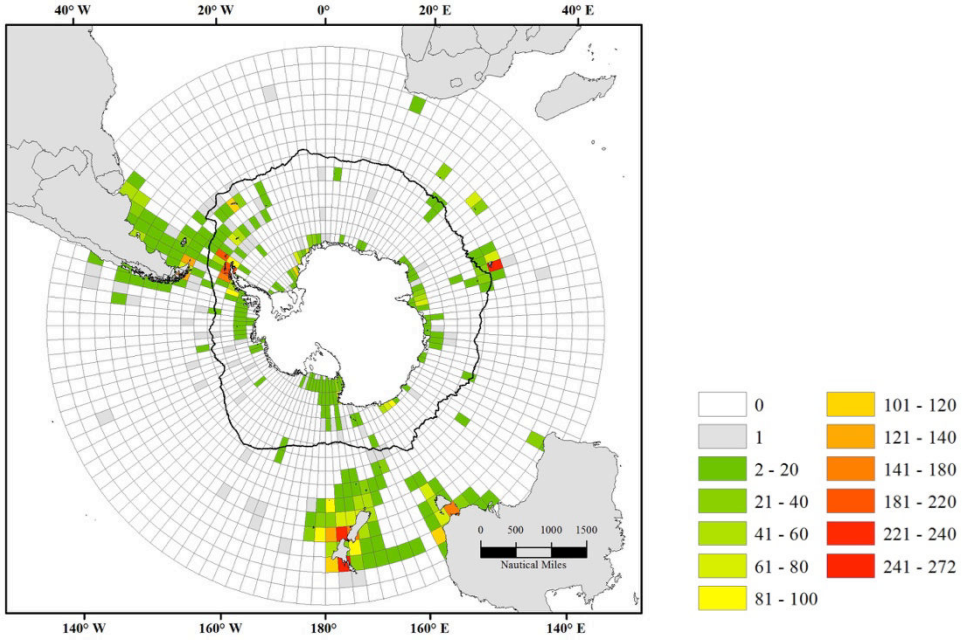


Figure 47 : Nombre d'échantillons par pixel de 3°x3°.

Notre connaissance de la distribution des genres et des espèces d'échinides est fortement biaisée en fonction de la qualité et de l'effort d'échantillonnage, comme le suggère la Figure 48 qui met en évidence la relation entre le nombre d'échantillons disponibles et le nombre d'espèces et de genres enregistrés. Environ 50 échantillons sont nécessaires par pixel pour recenser plus de 10 espèces ou 10 genres. Les coefficients de corrélation de Pearson entre le nombre d'échantillons et le nombre d'espèces et de genres sont respectivements de 0,833 et de 0,7935 et sont significatifs (p-value < 0,05).

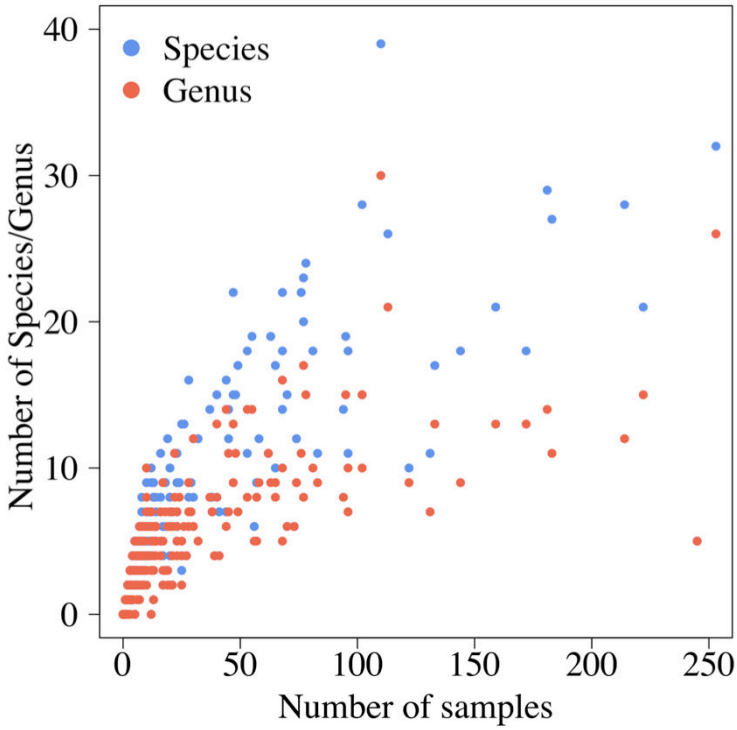


Figure 48 : Nombre de données d'occurrence en fonction du nombre d'espèces (bleu) et du nombre de genres (rouge) par pixel de la grille.

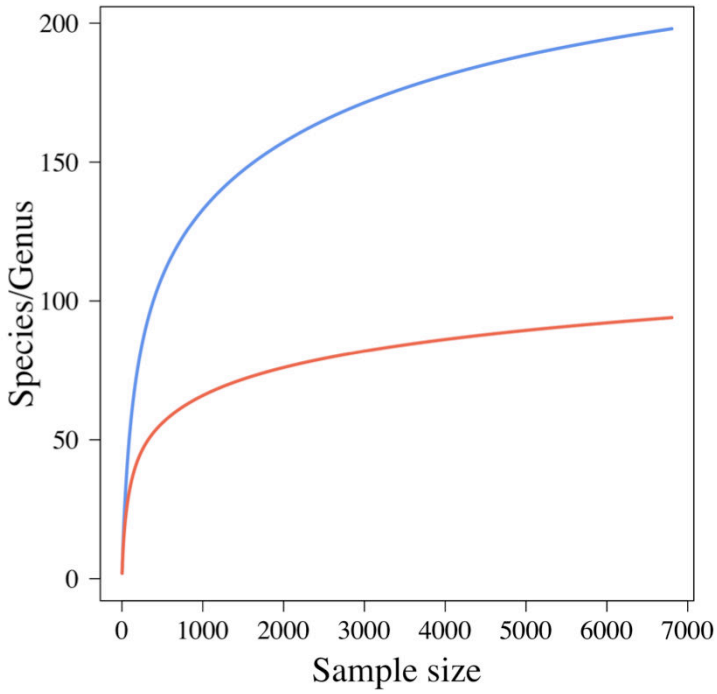


Figure 49 : Courbe de raréfaction montrant le taux d'accumulation des espèces et des genres avec l'augmentation de l'effort d'échantillonnage à l'échelle de l'océan Austral.

La courbe de raréfaction à l'échelle de l'océan Austral montre que l'accumulation de nouvelles espèces et de genres augmente avec l'effort d'échantillonnage (Figure 49). Mille échantillons sont nécessaires pour estimer le nombre d'espèces et de genres à 140 et 60 respectivement. Ce graphique illustre également que l'ensemble des genres et des espèces n'a pas été décrit dans l'océan Austral car ni la courbe des genres, ni la courbe des espèces ne forme une asymptote. Cependant la richesse des genres semble mieux estimée que celles des espèces. Ces résultats doivent être interprétés avec précaution car les courbes de raréfaction ne traduisent pas l'influence de l'effort d'échantillonnage à des échelles régionales. En effet, la méthode de courbe de raréfaction a été appliquée à chaque pixel de la grille de 3° par 3° et montre des résultats contrastés avec de nombreuses localités où l'estimation totale de la richesse en espèces et en genres n'est pas atteinte (Figure 50).

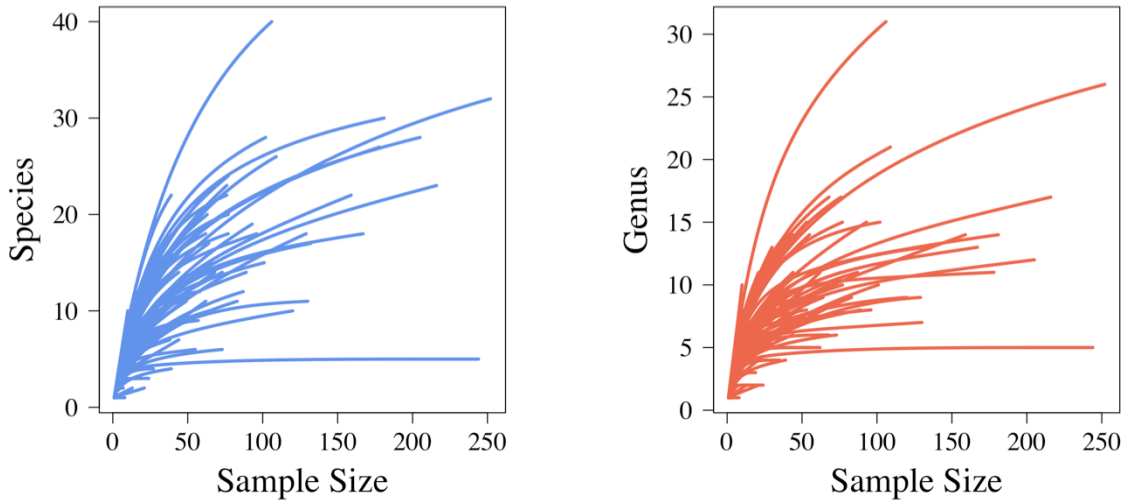


Figure 50 : Courbe de raréfaction pour chaque pixel de la grille montrant le taux d'accumulation des espèces (gauche) et des genres (droite) avec l'augmentation de l'effort d'échantillonnage.

Comme le montrent la Figure 46 et la Figure 47, plusieurs zones ont été peu échantillonnées, notamment les eaux proches de la banquise et les bassins océaniques profonds, la plupart des relevés étant concentrés dans les 400 premiers mètres (Figure 51). Les données sont, de fait, concentrées à proximité de stations scientifiques comme au nord du plateau des îles Kerguelen, en Terre Adélie ou le long de la péninsule Antarctique. À l'inverse, le sud du plateau des îles Kerguelen et l'ouest de la mer de Ross ont été peu explorés. Ces régions sous-échantillonnées de l'océan Austral constituent des zones difficiles d'accès pour les missions scientifiques.

De ce fait, la répartition du nombre d'espèces et du nombre de genres suit un motif similaire (Figure 52a et 52b). On dénombre entre 100 et 160 espèces différentes et entre 40 et 60 genres dans les premiers 400 mètres de profondeur. Le nombre d'espèces et de genres est relativement modéré jusqu'à 1 400 mètres de profondeur (supérieur à 30 pour les espèces et 20 pour les genres). Au-delà, il diminue considérablement, certainement en lien avec la diminution de l'effort d'échantillonnage dans les zones profondes.

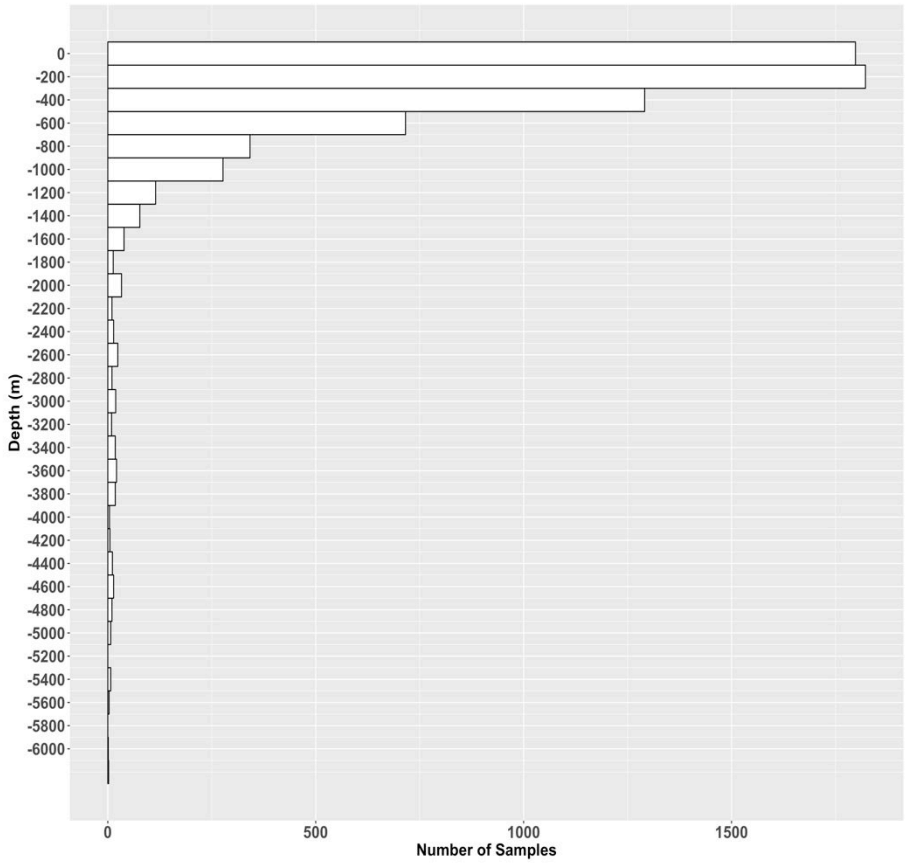


Figure 51 : Nombre d'occurrences en fonction de la profondeur.

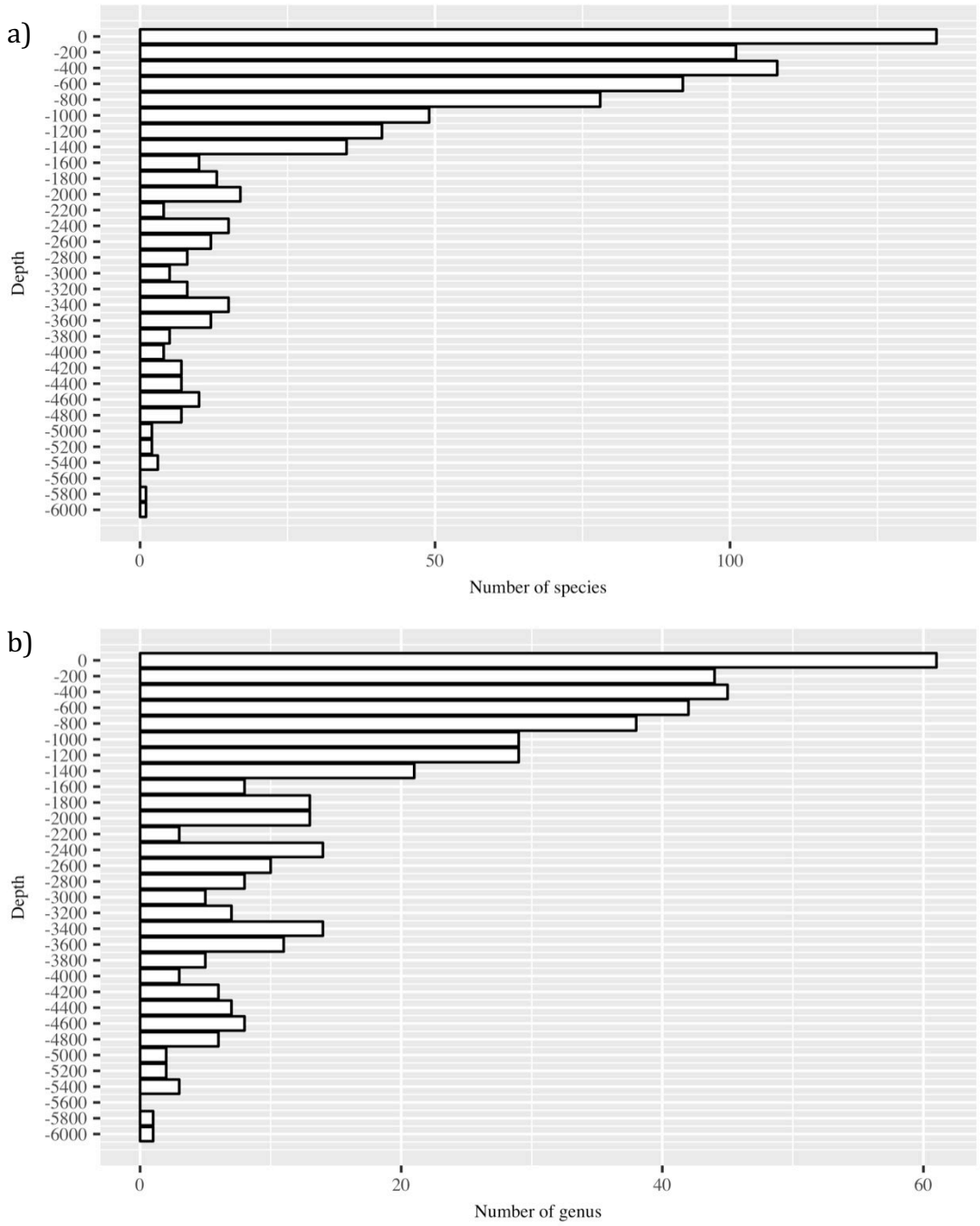


Figure 52 : Nombre d'espèces a) et de genres b) en fonction de la profondeur.

L'un des principaux motifs biogéographiques de diversité des échinides de l'océan Austral présente une diminution constante de la richesse des genres vers le sud alors que la richesse en espèces diminue de 35°S à 60°S, augmente de 60°S à 65°S puis diminue de nouveau jusqu'à 70°S (Figure 53). Un tel schéma a déjà été publié pour les échinides de l'océan Austral (Saucède et al., 2014b) et est cohérent avec les nouvelles données acquises depuis. Le nombre élevé d'espèces recensé entre 60°S et 65°S pourrait être dû à l'effort d'échantillonnage élevé consacré à la région de la péninsule Antarctique (Figure 46 et Figure 47), tandis que l'effort d'échantillonnage diminue vers le sud jusqu'à 70°S. Cependant des investigations supplémentaires sont nécessaires pour mieux comprendre l'augmentation de la richesse spécifique à ces lattitudes.

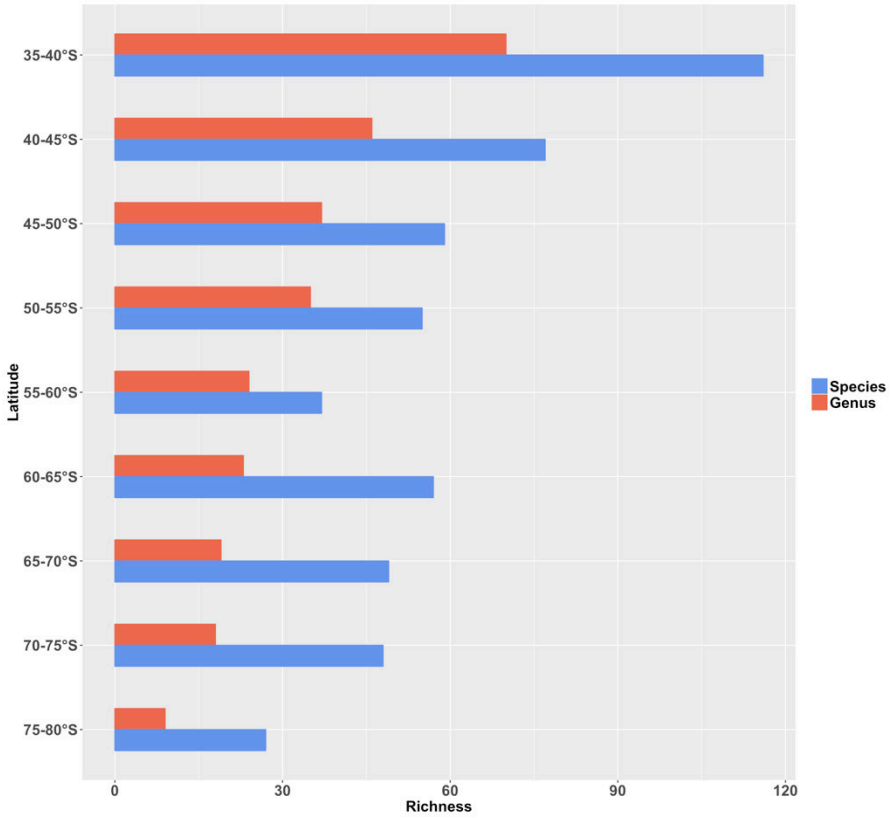


Figure 53 : Richesse en espèces (bleu) et genres (rouge) en fonction de la latitude.

Les nouvelles données d'occurrence intégrées depuis la publication de la première base de données en 2005 par David et collaborateurs (Figure 54a) sont présentées en Figure 54b et Figure 54c. La première base concernait 81 espèces, jusqu'à 35°S de latitude. Pierrat et ses collaborateurs (2012) ont réalisé une mise à jour de cette base de données en y incorporant des occurrences de localités encore non renseignées (Figure 54b). En effet, la collecte des données et l'identification des espèces provenant de nouvelles missions ou encore d'échantillons de différentes collections ont permis d'améliorer considérablement les connaissances sur la systématique et la répartition des échinides en mer de Bellingshausen et d'Amundsen, en Amérique du Sud, en Australie et en Nouvelle-Zélande. On observe également une densification des données en mer de Ross. Les missions récentes dans l'océan Austral ont permis d'explorer de manière très approfondie le plateau des îles Kerguelen avec une forte augmentation du nombre de données dans cette région (Figure 54c). Une base de données centrée sur cette région a d'ailleurs été publiée indépendamment (Guillaumot et al., 2016). Depuis la base de Pierrat (2012), de nouvelles données sont également disponibles pour la mer de Ross, l'Amérique du Sud, la péninsule Antarctique et la mer de Weddell.

La constitution de ces bases de données a contribué à l'élaboration de synthèses (Saucède et al., 2014b; David & Saucède, 2015), à la mise en place de stratégies de conservation dans l'océan Austral (Koubbi et al., 2016a, 2016b) mais aussi à la publication d'études biogéographique sur les échinides de l'océan Austral (Gutt et al., 2012; Pierrat et al., 2012b, 2013; Fabri-Ruiz et al., 2018;

Guillaumot et al., 2018b, 2018a) La présente base de données mise à jour sera intégrée au projet MEASO.

L'ensemble des données d'occurrence d'espèces est accessible via le portail biodiversity.aq. Les données ont également été rendues accessibles sur le portail du *Global Biodiversity Information Facility (GBIF).*

Lien : http://ipt.biodiversity.aq/resource?r=echinoids_occurrences_southern_ocean

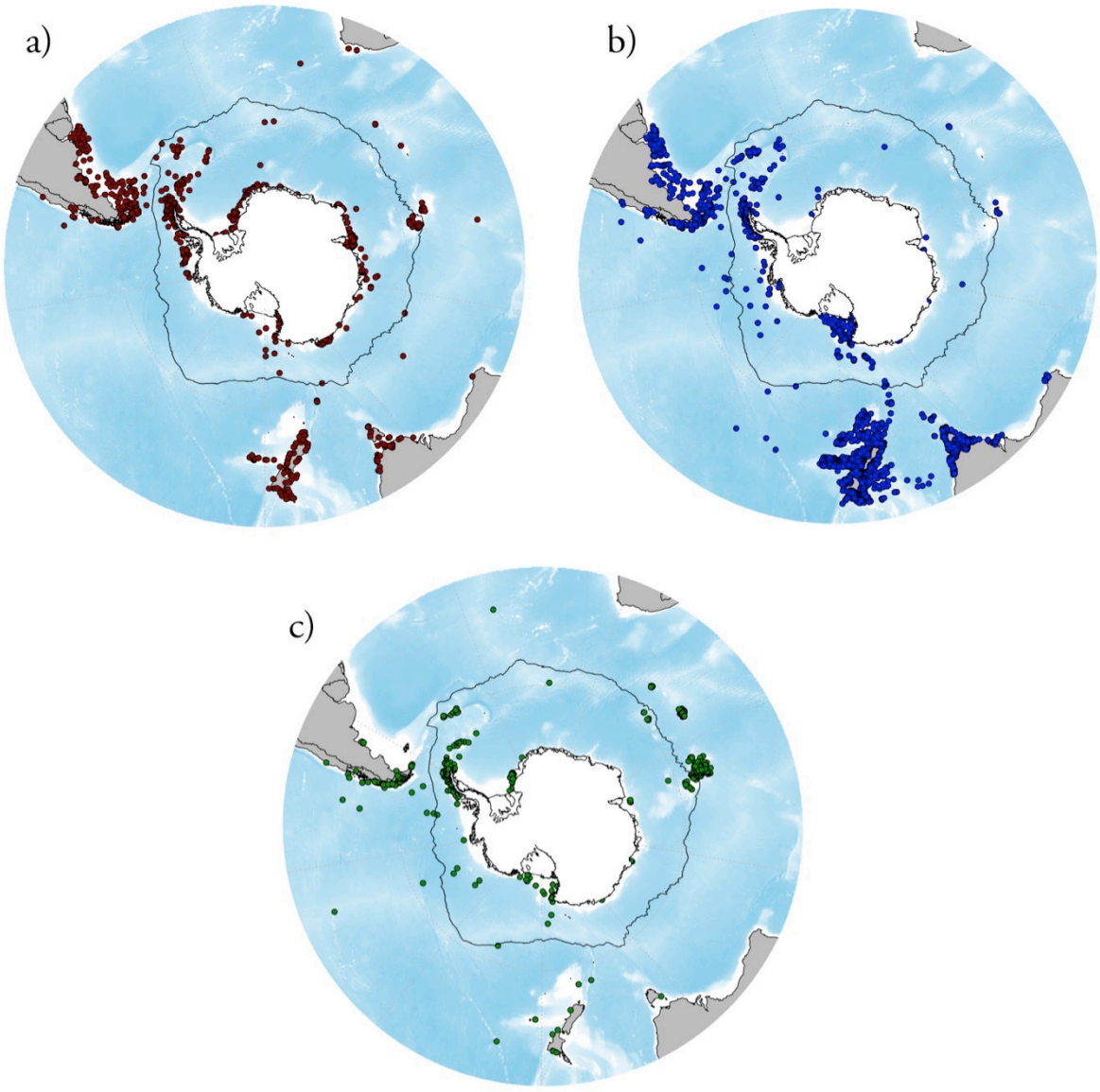


Figure 54 : Cartographie des données d'occurrence d'espèces nouvellement ajoutées pour chaque base de données d'échinides de l'océan Austral publiées. a) David et al., 2005; b) Pierrat et al., 2012a; c) Fabri-Ruiz et al., 2017.

Le nombre total d'espèces de macro-invertébrés benthiques décrit sur le plateau continental antarctique dépasse actuellement 4 100 espèces (Arntz et al., 1997). Gutt et ses collaborateur (2004)

ont cherché à estimer la richesse taxonomique totale du plateau continental par diverses méthodes d'extrapolation et ont conclu qu'elle devrait être estimée à 17 000 espèces. Si ce chiffre s'avère réel, cela indique que nous avons décrit seulement 25% de la faune totale du plateau et confirme que de nombreuses zones restent à explorer et de nouvelles espèces à découvrir. Il est cependant important de souligner que la mise au point de nouvelles techniques d'échantillonnage au cours des dernières années, tels les véhicules sous-marins téléguidés, ont grandement amélioré notre connaissance de la biodiversité de l'océan Austral (Kaiser et al., 2013). Les outils d'interpolation et de modélisation ont également été développés, comme les modèles de niche écologique, afin d'interpoler les enregistrements d'occurrences connus aux zones sous-échantillonnées et de permettre d'améliorer notre connaissance des aires de répartition potentielles des espèces. L'évolution des outils d'analyse moléculaire a également permis de réévaluer la diversité d'un certain nombre d'espèces de l'océan Austral et devrait nous permettre d'améliorer notre connaissance de la biodiversité antarctique, en particulier d'identifier les espèces cryptiques (Held & Wägele, 2005; Raupach & Wägele, 2006; Linse et al., 2007)

2. Les données environnementales

Les données environnementales synthétisées et homogénéisées sont disponibles au format raster dans la base de données de l'Australian and Antarctic Division Centre (Fabri-Ruiz et al., 2017). La température moyenne de surface, la température moyenne de fond, la salinité moyenne de surface et de fond et leurs amplitudes respectives en valeur absolue (moyennes hivernales moins les moyennes estivales) ont été calculées pour les décennies suivantes : [1955 à 1964], [1965 à 1974], [1975 à 1984], [1985 à 1994] et [1995 à 2012]. Des projections futures sont disponibles pour la température et la salinité de surface moyennes et pour différents scénarios du GIEC (A2, A1B, B1) (5ème rapport du GIEC). Les données moyennes de surface et de fond pour la période 1955-2012 sont disponibles pour la concentration en nitrate, oxygène dissous, phosphate et silicate. On dispose également de données de profondeur, de géomorphologie, de type de sédiment, de rugosité, de pente, de glace de mer et de concentration en chlorophylle a d'été (période 2003-2009).

Ces données ont été déposées sur le site de l'Australian and Antarctic Division Centre et sont disponibles au lien suivant :

Lien : data.aad.gov.au/metadata/records/Environmental_data_Southern_Ocean

DOI: 10.4225/15/5949ba54ca33c

IV. Conclusion

Une base de données d'occurrence à la fois précise et fiable ainsi qu'une compilation des données environnementales ont pu être réalisées. L'intégration des données provenant de missions récentes ont permis de renseigner certains secteurs encore relativement peu explorés comme le plateau des îles Kerguelen. Cette mise à jour de la base de données pourra être incluse dans le projet MEASO afin de poursuivre les travaux de l'Atlas Biogéographique de l'océan Austral. Cependant, l'effort d'échantillonnage semble avoir un effet important sur l'estimation de la richesse en genres et espèces de l'océan Austral et des secteurs restent largement sous explorés comme les régions profondes et

les zones éloignées des stations scientifiques. L'exploration et le travail de terrain demeurent donc un aspect fondamental pour améliorer nos connaissances sur la diversité des échinides de l'océan Austral.

L'hétérogénéité des données mises en évidence dans le présent chapitre renforce également l'idée que l'utilisation des modèles de niches écologiques est nécessaire pour mieux comprendre les motifs de distribution des échinides de l'océan Austral. La présence du biais d'échantillonnage est un problème récurrent dans les modèles statistiques et devra donc être pris en compte par la suite.

La mise à jour de cette base de données devra faire l'objet d'un effort continu dans les années à venir pour maintenir et améliorer continuellement nos connaissances de la distribution des espèces d'échinides de l'océan Austral mais également pour pouvoir servir à de futures études biogéographiques et macroécologiques.

Chapitre IV : Peut-on générer des modèles robustes de distribution d'espèces à l'échelle de l'océan Austral ?

Résumé

La compréhension des motifs de distribution d'espèces est aujourd'hui un aspect essentiel dans de nombreuses études à large échelle spatiale. Cependant, dans des zones vastes comme l'océan Austral, l'effort d'échantillonnage est très hétérogène compte tenu de son accès difficile et des conditions climatiques extrêmes. Les modèles de niche écologique (MNE) représentent alors une alternative efficace pour prédire la répartition des espèces et tenter de combler certaines lacunes. Cependant, de nombreux facteurs peuvent générer des biais dans la performance prédictive des modèles et les projections spatiales. Dans le présent chapitre, j'ai donc cherché à tester si des MNE fiables pouvaient être générés pour des organismes marins benthiques à l'échelle de l'océan Austral.

J'ai cherché à identifier les principaux facteurs à grande échelle qui déterminent la distribution des espèces sélectionnées. La robustesse des MNE a donc été testée en fonction de l'effort d'échantillonnage, de la taille des niches des espèces ainsi que de leur biogéographie. Cette approche est particulièrement pertinente dans une démarche qui cherche à évaluer les états des habitats et écosystèmes marins dans un contexte de changement climatique. Elle est notamment adoptée dans le cadre du développement de stratégies de conservation durable. On ne peut en effet s'évertuer à produire des modèles de distribution futurs si les modèles actuels ne sont pas fiables et robustes.

A cette fin, l'impact de l'effort d'échantillonnage a été testé à l'aide de deux ensembles de données : un ensemble contenant toutes les données disponibles jusqu'en 2005 et un second contenant toutes les données disponibles jusqu'en 2015, y compris les données des campagnes menées lors du *Census of Antarctic Marine Life* (CAML) et de l'année polaire internationale (API) (2005-2010). La précision des MNE a ensuite été testée en utilisant une approche de vérification de terrain ou « ground-truthing » en comparant les données récentes de présences/absences collectées pendant la période du CAML et de l'API aux prédictions du modèle pré-CAML.

Nos résultats montrent l'importance de l'approche des MNE et du rôle des facteurs abiotiques en tant que facteurs influençant la distribution des espèces à large échelle spatiale. L'ajout de données récentes aux modèles a considérablement amélioré les prédictions des MNE et modifié les contributions respectives des prédicteurs environnementaux. Cependant, l'intensité des changements entre les modèles, d'une période à une autre, a évolué en fonction des outils d'échantillonnage, de la largeur de la niche écologique des espèces et de la présence de barrières biogéographiques à la dispersion.

Enfin, il faut souligner la nécessité et le besoin d'apport de nouvelles données et l'importance de l'approche de vérification de terrain pour tester la précision des MNE. L'importance des données collectées par le biais d'initiatives internationales, telles que le CAML et l'API, est considérable, comme le démontre le présent travail, si l'on souhaite améliorer la modélisation de la distribution des espèces à de larges échelles spatiales. Enfin, les MNE constituent bien des outils cohérents dans le cadre de mise en place de stratégies de conservation, en particulier dans le contexte du changement climatique actuel et de la mise en place d'un réseau d'Aires Marines Protégées dans l'océan Austral.

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication acceptée dans *Diversity and Distribution* (Appendice 17)*:* Fabri-Ruiz, S., Danis, B., David, B., Saucède, T. (2018) Can we generate robust Species Distribution Models at the scale of the Southern Ocean? *Diversity and Distribution*

I. Introduction

La distribution des espèces est le résultat d'un jeu d'interactions complexes entre facteurs historiques, géologiques et climatiques, et facteurs actuels, océanographiques et écologiques. L'histoire paléogéographique de l'océan Austral a été marquée, au Cénozoïque, par la séparation de l'Australie et de l'Antarctique d'une part, et l'ouverture du passage de Tasmanie, et la séparation entre l'Antarctique et l'Amérique du Sud d'autre part, et l'ouverture du passage de Drake. Cette évolution paléogéographique a permis la mise en place puis le renforcement du Courant Circumpolaire Antarctique (CCA) et l'isolement partiel du biota Antarctique du reste des océans (Eastman, 2000; Clarke et al., 2004; Brandt, 2005). Le refroidissement de l'océan et les oscillations climatiques associées aux cycles glaciaires/interglaciaires ont également fortement influencé l'évolution de la biodiversité marine antarctique au Cénozoïque (Allcock & Strugnell, 2012). La biodiversité antarctique actuelle présente des caractéristiques biogéographiques et des traits d'histoire de vie uniques, comprenant des niveaux d'endémisme élevés (Brandt et al., 2007b; Griffiths et al., 2009; Kaiser et al., 2013; Saucède et al., 2014a), des adaptations aux températures froides proches du point de congélation de l'eau de mer (Eastman, 2000; Cheng & William, 2007; Portner et al., 2007), du gigantisme (Moran & Woods, 2012) et une forte proportion d'espèces incubant leurs juvéniles (David & Mooi, 1990; Hunter & Halanych, 2008; Sewell & Hofmann, 2011). Ces caractéristiques uniques font de l'océan Austral un laboratoire naturel fascinant pour les études écologiques, évolutives et biogéographiques (David & Saucède, 2015). Cependant, son éloignement et des conditions climatiques extrêmes font de l'océan Austral une région difficile d'accès pour mener à bien des missions de terrain qui impliquent de fortes contraintes logistiques et financières (Kaiser et al., 2013; Kennicutt et al., 2014; Gutt et al., 2018).

Au cours des dix dernières années, des efforts importants ont cependant été déployés pour améliorer notre connaissance de la biodiversité marine de l'océan Austral, notamment à travers le développement de collaborations internationales (Schiaparelli et al., 2013), l'amélioration des méthodes d'échantillonnage, le développement des technologies satellitaires, de véhicules téléguidés (ROV) et de véhicules sous-marins autonomes (AUV) (Kaiser et al., 2013; Gutt et al., 2018). Ainsi, dans le cadre du *Census of Antarctic Marine Life* (CAML) et de l'Année Polaire Internationale (API), 18 campagnes océanographiques ont été menées en Antarctique et de nouvelles données de biodiversité ont ainsi été acquises (Schiaparelli et al., 2013). Pendant la même période, plusieurs campagnes océanographiques ont également été menées dans les archipels subantarctiques de Crozet et de Kerguelen (Améziane et al., 2011; Féral et al., 2016). De nouvelles données sur la biodiversité marine ont été compilées et des ensembles de données ont été rendus disponibles via le *SCAR Marine Biodiversity Information Network* (SCAR-MarBIN) (Griffiths et al., 2011b; De Broyer et al., 2017) et l'Atlas Biogéographique de l'océan Austral (De Broyer et al., 2014). Néanmoins, des lacunes importantes persistent dans notre connaissance de la biodiversité marine dans l'océan Austral, car de nombreuses espèces n'ont pas encore été décrites mais aussi parce que les distributions des espèces sont encore mal comprises ou peu renseignées. Les zones sous-échantillonnées, telles que les eaux profondes (Brandt et al., 2014; Fabri-Ruiz et al., 2017), les régions isolées telles que la mer d'Amundsen ou encore l'île Bouvet (Griffiths et al., 2011b, 2014), restent très peu étudiées.

Les modèles de niche écologique (MNE) constituent un outil précieux qui peut contribuer à combler ces lacunes. Souvent utilisés pour la surveillance et la prévision de l'impact des changements environnementaux sur les espèces et leur répartition (Kennicutt et al., 2014; Gutt et al., 2015, 2018), les MNE sont employés dans le cadre du développement de stratégies de conservation et la définition d'Aires Marines Protégées (Rodríguez et al., 2007; Franklin, 2013; Guisan et al., 2013). Un nombre croissant d'études à grande échelle spatiale sur l'océan Austral utilise les MNE (Loots et al., 2007; Thiers et al., 2017). Des MNE ont été générés pour des espèces de plancton, des prédateurs supérieurs (phoque crabier, lion de mer, orque épaulard, rorqual), des poissons ou encore des céphalopodes (Duhamel et al., 2014; Xavier et al., 2016; Nachtsheim et al., 2017; Pinkerton et al., 2010). Les MNE élaborés pour les organismes benthiques antarctiques sont en revanche limités à quelques cas d'études comprenant des crevettes profondes (Basher & Costello, 2016), des cirripèdes (Gallego et al., 2017) ou encore des échinides (Pierrat et al., 2012b).

Une grande variété de méthodes de MNE a été développée (Elith et al., 2006; Elith & Graham, 2009). Chaque méthode présente ses propres limites (Beale & Lennon, 2012), que des solutions techniques permettent de contourner (Barry & Elith, 2006; Dormann et al., 2007, 2008; van Proosdij et al., 2016). Ainsi, l'effort d'échantillonnage (Clarke et al., 2007; Griffiths et al., 2011b), la taille de l'échantillon et l'ajout de nouvelles occurrences peuvent impacter l'exactitude des modèles, la qualité de leurs projections et leur performance prédictive (Wisz et al., 2008; Aguiar et al., 2015). La présence de biais dans les jeux de données spatiales reste également un problème fondamental pour les prédictions des MNE. Les occurrences provenant de bases de données sont souvent biaisées spatialement, les régions proches des stations scientifiques ou les régions faciles d'accès étant souvent plus fortement échantillonnées. Le biais spatial dans les données échantillonnées peut se traduire par un biais dans l'espace environnemental, c'est-à-dire que certaines parties de l'environnement seront mieux échantillonnées que d'autres. Elles pourraient ainsi avoir plus de poids dans le modèle et conduire à des inférences et des prédictions de distribution inexactes (Loiselle et al., 2008; Bystriakova et al., 2012; Fourcade et al., 2014; Stolar & Nielsen, 2015).

Des études récentes (Saupe et al., 2012; Qiao et al., 2015) ont mis en évidence que la performance des MNE était conditionnée par la taille des niches écologiques des espèces et par leur biogéographie. Les MNE réalisés pour des espèces présentant une grande niche écologique et une large aire de répartition ont tendance à être plus sensibles à la quantité de données disponibles que ceux réalisés pour des espèces aux niches étroites et aux aires de distribution restreintes (Hernandez et al., 2006; Tessarolo et al., 2014). Saupe et ses co-auteurs (2012) ont également exploré différentes configurations de facteurs qui limitent la distribution des espèces (facteurs de l'environnement abiotique et facteurs biogéographiques tels que les barrières à la dispersion). Cette étude fournit un cadre conceptuel pour tester si les MNE permettent de réaliser des modèles de distribution réalistes et si les distributions des espèces sont davantage influencées par l'environnement abiotique ou la biogéographie. On peut supposer que les espèces à forte capacité de dispersion devraient être davantage contraintes par l'environnement, comme dans les motifs de distribution de type Hutchinson's Dream (Saupe et al., 2012), tandis que les espèces endémiques devraient être limitées par des barrières à la dispersion, comme dans les motifs de distribution de type Wallace's Dream.

Peut-on générer des MNE fiables et robustes à l'échelle de l'océan Austral dans le cas d'organismes marins benthiques ? Quels sont les effets respectifs de l'effort d'échantillonnage, de l'écologie des espèces et de leur biogéographie sur la robustesse des modèles ? Dans le présent travail, j'ai cherché à évaluer la fiabilité et la robustesse des MNE à grande échelle dans l'océan Austral et testé l'impact de l'effort d'échantillonnage, de la niche écologique des espèces et de la biogéographie sur les résultats des modèles. Les échinides sont des organismes communs dans les communautés benthiques Antarctiques et occupent une large gamme d'habitats. L'impact de l'effort d'échantillonnage a été testé en utilisant les données de présences/absences de campagnes récentes réalisées pendant la période du CAML et de l'API. Pour tester la pertinence des MNE, cinq espèces d'échinides présentant des niches écologiques différentes (côtières ou profondes) et des traits d'histoire de vie contrastés (incubant les juvéniles ou présentant une larve planctonique dispersante) ont été sélectionnées. La biogéographie des espèces a été prise en compte, en particulier l'endémisme et les limites à la dispersion notamment par le Front Polaire. Considérant les données de présences des espèces et les descripteurs abiotiques de l'environnement, j'ai cherché à identifier les principaux facteurs qui expliquent la distribution des espèces sélectionnées à grande échelle en tenant compte des biais potentiels susceptibles d'avoir un impact sur les résultats du modèle.

II. Matériels et Méthodes

1. Données d'occurrence et espèces étudiées

Les données de distribution utilisées sont des occurrences d'espèces d'échinides compilées dans une base de données publiée par Fabri-Ruiz et ses collaborateurs (2017). Elle comprend des données d'échantillonnage de terrain collectées depuis l'expédition du Challenger en 1872 jusqu'aux récentes campagnes océanographiques menées jusqu'en 2015. Seules les données d'occurrence associées à une date d'échantillonnage connue ont été prises en compte.

Pour chaque espèce, les occurrences ont été subdivisées en deux ensembles de données : un premier ensemble incluant les données disponibles avant 2005 (avant la période du CAML), puis un second ensemble de données comportant toutes les occurrences connues jusqu'en 2015. Cinq espèces d'échinides ont été sélectionnées pour leurs caractéristiques autoécologiques et leurs distributions biogéographiques (Tableau 2). Elles se répartissent en deux familles: les Echinidae (*Dermechinus horridus* (Agassiz, 1878), *Sterechinus diadema* (Studer, 1876), et *Sterechinus neumayeri* (Meissner, 1900)), et les Cidaridae (*Ctenocidaris nutrix* (Thomson, 1876) et *Rhynchocidaris triplopora* (Mortensen, 1909)). La systématique des cinq espèces étudiées est confortée par des données moléculaires. Les espèces *Sterechinus neumayeri* et *Sterechinus diadema* ont été récemment identifiées comme des unités génétiques distinctes (Díaz et al., 2011); *Ctenocidaris nutrix*, *Rhynchocidaris triplopora* (Lockhart, 2006) et *Dermechinus horridus* (Saucède pers. comm.) font l'objet de travaux moléculaires en cours. *S. neumayeri* et *R. triplopora* sont distribués exclusivement dans les eaux antarctiques, au sud du Front Polaire, tandis que *C. nutrix* et *S. diadema* se trouvent de part et d'autre de celui-ci. *D. horridus* est une espèce subantarctique distribuée au nord du Front Polaire. Les espèces de Cidaridae sélectionnées sont incubantes alors que celles d'Echinidae sont dispersantes. La plupart des Cidaridae antarctiques incubent les juvéniles et ne présentent aucun

stade planctonique dans leur cycle de vie. Inversement, les Echinidae libèrent des larves planctotrophes. Ces traits d'histoire de vie contrastés suggèrent différentes capacités de dispersion et des distributions spatiales distinctes entre les espèces des deux familles.

	Cidaridae		Echinidae		
	Ctenocidaris nutrix	*Rynchocidaris triplopora*	*Dermechinus horridus*	*Sterechinus diadema*	*Sterechinus neumayeri*
Mode de reproduction	Incubant	Incubant	Disperseur	Disperseur	Disperseur
Distribution	Antarctique / Subantarctique	Antarcticque	Subantarctique	Antarctique / Subantarctique	Antarctique

Tableau 2 : Mode de reproduction et distribution des espèces étudiées

Ces espèces occupent des environnements contrastés. *C. nutrix*, *R. triplopora* et *S. neumayeri* sont essentiellement présentes dans les 500 premiers mètres de profondeur (Figure 55). *S. diadema* peut occasionnellement être trouvée plus profondément, au-delà de 1 000 mètres. L'espèce *D. horridus* affectionne particulièrement les zones de plateau océanique et de pente profonde. *R. triplopora* et *S. neumayeri* occupent des environnements avec de fortes salinités et de faibles températures, entre -1,8°C et 2°C (Figure 56). À l'inverse, *C. nutrix* et *S. diadema* sont présentes dans des gammes de température et de salinité de fond beaucoup plus larges, de -2 à 5°C pour la température de fond. *D. horridus* occupe, quant à elle, des environnements avec des températures supérieures à 2°C et des valeurs de salinité qui oscillent entre 34 et 34,5 psu.

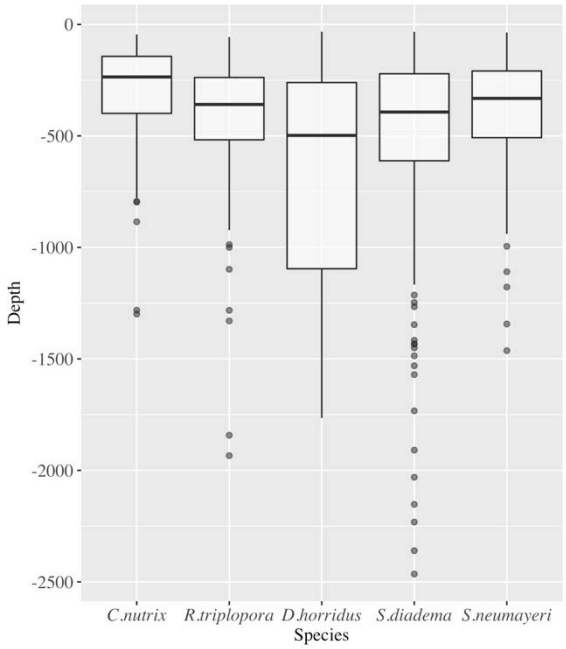


Figure 55 : Gamme de profondeurs (mètres) occupée par les espèces sélectionnées.

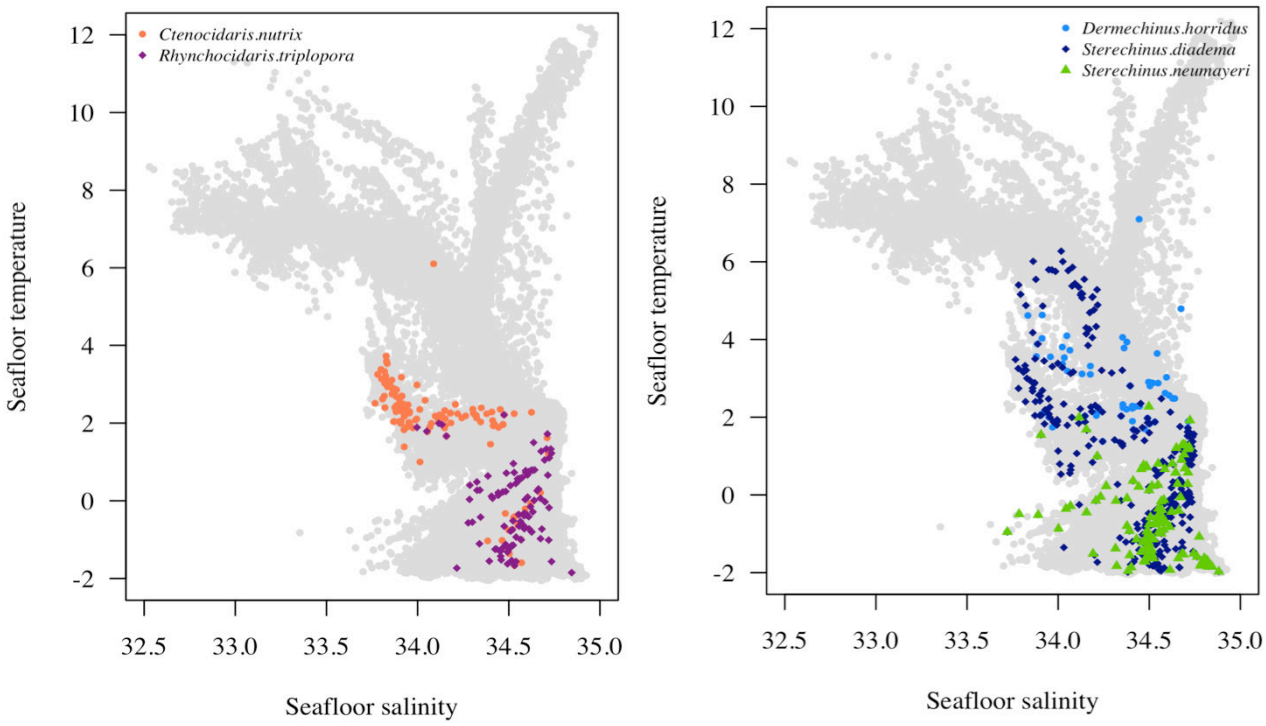


Figure 56 : Gamme de températures (°Celsius) et de salinité de fond (psu) occupée par les espèces sélectionnées. Les points gris représentent l'ensemble des valeurs de température et de salinité de fond de la zone de projection du modèle.

2. Les descripteurs environnementaux

Les descripteurs environnementaux ont été sélectionnés pour leur pertinence écologique vis à vis des échinides, telle qu'établie dans des synthèses antérieures (David et al., 2005b). Ces descripteurs ont été compilés à partir de différentes sources (Fabri-Ruiz et al., 2017) et ajustés à la même taille de pixel (0,1°) en utilisant R 3.4 (R Core Team, 2017) et le package *raster* (Hijmans & van Etten, 2012). Préalablement à la modélisation, la colinéarité entre les variables a été vérifiée et supprimée en fonction des valeurs de coefficient de corrélation de Pearson calculées entre les paires de variables ($r > 0.7$) (Appendice 4). Une matrice de distance a été construite avec les coefficients de corrélation et une classification ascendante hiérarchique (la distance entre deux groupes correspond à la valeur maximale de toutes les paires de distances entre les éléments des deux groupes) a été réalisée en utilisant le package *virtual species* (Leroy et al., 2016).

Treize (pour les espèces antarctiques) ou douze (pour les espèces subantarctiques) prédicteurs environnementaux ont été sélectionnés : l'amplitude de la salinité de fond, l'amplitude de la salinité de surface, l'amplitude de température de surface, l'amplitude de température de fond, la concentration en chlorophylle a d'été, la géomorphologie, la profondeur, la concentration moyenne en oxygène de fond, la salinité de fond moyenne, la salinité de surface, la pente, la température de fond, et, pour les espèces présentes en Antarctique, la concentration en glace de mer. Les valeurs ont été moyennées sur [1955-2012] pour les données de températures, de salinité de fond et de surface et pour l'oxygène de fond. Les données d'amplitude ont été calculées en ôtant les moyennes d'été à celles d'hiver.

3. La modélisation

Plusieurs procédures de modélisation ont été testées avant de sélectionner l'approche la plus stable et présentant les performances prédictives les plus élevées (Appendice 3, Appendice 4). Les Random Forest (RF), une méthode d'apprentissage automatique, s'est avérée être la plus appropriée à notre étude (Breiman, 2001). Les modèles ont été réalisés en utilisant le package *biomod2* (Thuiller et al., 2009) avec R 3.4 (R Core Team, 2017). Les paramètres utilisés pour calculer les RF sont : mtry = la racine carrée du nombre de variables, ntree = 500 et nodesize = 5. Pour chaque espèce, des modèles distincts ont été générés sur la base des jeux de données pré- et post-CAML.

Comme les données d'absences réelles n'étaient pas disponibles, des pseudo-absences ont été générées pour construire les modèles. Différentes stratégies de sélection des pseudo-absences sont disponibles dans la littérature en fonction du nombre de pseudo-absences, du nombre de réplicas et de la stratégie d'échantillonnage. Compte tenu de notre choix de modèle (RF), Barbet-Massin et al (2012) recommandent de sélectionner des pseudo-absences (pour les deux périodes) à 2° des enregistrements d'occurrence. Mille pseudo-absences ont été générées pour les deux périodes. Chaque ensemble de données a été subdivisé en deux sous-ensembles : un premier sous-ensemble de données comprenant 70% des données a été utilisé pour calibrer le modèle et un second sous-ensemble comprenant 30% des données a été utilisé pour tester et évaluer la robustesse du modèle. Les modèles ont finalement été projetés sur la zone d'étude définie. L'étendue de la zone d'étude peut être considérée comme un facteur critique pour les MNE (Anderson & Raza, 2010; Giovanelli

et al., 2010; Barve et al., 2011). Pour limiter l'extrapolation, les occurrences à plus de 2 500 mètres ont été retirées de l'analyse.

Depuis les premières expéditions en 1872, une grande variété de méthodes d'échantillonnage a été utilisée pour collecter des spécimens (Fabri-Ruiz et al., 2017). L'utilisation de méthodes d'échantillonnage différentes ne permet pas de travailler sur des données de présences/absences car tous les types d'instruments n'ont pas forcément été conçus pour échantillonner les espèces sélectionnées (Ghiglione et al., 2017). De ce fait, l'absence d'une espèce dans un échantillon ne peut être traduite comme une véritable absence. Les échantillons obtenus par capture accessoire peuvent être inclus dans les MNE utilisant des présences seules. Il n'a pas été possible de tester l'effet du type d'échantillonneur sur les modèles car cela aurait trop limité le nombre de données disponibles pour la construction de MNE robustes.

Un problème courant des MNE est de prédire des composantes inappropriées de l'espace environnemental qui sont sous-échantillonnées et qui peuvent correspondre à des zones géographiques spécifiques et restreintes. Pour corriger les biais d'échantillonnage, les données incluses dans le modèle ont été pondérées sur la base d'une carte de *Kernel Density Estimation* (Elith et al., 2010). Cette carte a été construite sur la base de toutes les occurrences d'échinides et générée à l'aide de *Spatial Analyst* dans ArcGIS. v10.2 (ESRI 2011).

L'autocorrélation spatiale (AS) constitue un problème critique des analyses spatiales en écologie lorsque les valeurs des variables géographiquement proches ne sont pas indépendantes (Legendre, 1993). L'AS présente dans les résidus des MNE viole l'hypothèse « d'erreurs indépendantes » et peut augmenter artificiellement les erreurs commission, c'est à dire le nombre de faux positifs. L'espèce est prédite présente alors qu'elle est absente. Pour corriger l'AS dans nos modèles, plusieurs réplicas de pseudo-absence ont été générés lors de la calibration. Par la suite, l'AS a été quantifiée sur les résidus à l'aide de l'indice du I de Moran en utilisant les outils de statistiques spatiales dans ArcGIS. Les réplicas présentant une AS significative ont été retirés. La projection du modèle a été réalisée avec 11 réplicas sans AS pour toutes les espèces, ce qui correspond au nombre minimum de réplicas sans AS obtenu pour toutes les espèces.

4. L'évaluation de la performance du modèle

L'évaluation quantitative de la performance du modèle permet de déterminer l'adéquation entre les modèles obtenus et les données d'occurrence observées. Dans les MNE, les modèles sont rarement testés *a posteriori* en effectuant une vérification directement sur le terrain (Costa et al., 2010), car cela implique des problèmes logistiques et financiers majeurs. D'anciennes études ont souligné comment la taille de l'échantillon pouvait affecter les modèles de distribution (Hernandez et al., 2006; Wisz et al., 2008). Une solution à ce problème réside dans la dégradation du jeu de données initial en supprimant aléatoirement les occurrences et en testant l'impact sur la performance du modèle et les projections spatiales. La validation du modèle s'appuie généralement sur des métriques telles que le TSS (*True Skill Statistic*) (Allouche et al., 2006). Le TSS est basé sur une matrice de confusion qui met en évidence la bonne correspondance et la non-concordance entre les occurrences observées et prédites. Cependant, une limite à cette méthode est de ne pas pouvoir

spécifier la position de l'erreur de modélisation dans l'espace environnemental ou géographique (Barry & Elith, 2006). De plus, des paramètres tels que le TSS peuvent évaluer la capacité prédictive des modèles basés sur des données de présences uniquement, mais ils ne prennent pas en compte tous les sites échantillonnés (y compris les données d'absences) sur l'ensemble de la zone d'étude. Ici, le TSS a été calculé en utilisant le jeu de données pour la calibration (70% des données) et la validation (30% des données).

La performance prédictive des modèles a été évaluée en utilisant le TSS mais une approche de vérification de terrain ou « ground-truthing » a également était suivie pour vérifier la précision des modèles (Appendice 4), en utilisant un test du Chi^2 pour observer les différences entre les occurrences prédites basées sur des modèles réalisés avec l'ensemble des données Pré-CAML et les occurrences collectées après 2005 (y compris les données de présences et d'absences). L'analyse vise à évaluer dans quelle mesure la méthode des MNE générée avec l'ensemble des données de 2005 permet de prédire les nouvelles occurrences collectées après 2005. Les nouvelles observations ont été classées en fonction des prédictions modélisées à partir du jeu de données 2005. Les données constituant de vrais positifs (True Positive en anglais : TP) et de vrais négatifs (True Negative en anglais : TN) présentent une bonne correspondance des observations de présences (TP) et d'absences (TN) avec les projections du modèle. Au contraire, les faux positifs (False Positive en anglais : FP) et les faux négatifs (False Negative en anglais FN) correspondent à une inadéquation entre les nouvelles données et les prédictions : une absence prédite comme présente est un faux positif et une présence prédite comme absente est un faux négatif. La proportion respective de chaque classe a été établie (Tableau 3) et cartographiée (Appendice 5). Les projections des modèles ont été réalisés en maximisant le TSS.

Afin d'évaluer l'amélioration du modèle avec l'augmentation de l'effort d'échantillonnage et en démêlant les facteurs de confusion possibles, j'ai cherché à comparer les environnements échantillonnés entre les deux périodes (pré- et post-CAML) en utilisant l'approche de « l'hypervolume environnemental » (Blonder et al., 2014, 2018). Cette méthode est basée sur une procédure d'estimation de densité de noyau multidimensionnelle et permet de délimiter les frontières et la densité de probabilité dans les hypervolumes à n dimensions. La fraction unique de l'hypervolume post-CAML a été déterminée par rapport à l'hypervolume pré-CAML. Le nombre d'occurrences du jeu de données post-CAML non inclus dans l'hypervolume de la période pré-CAML a pu ainsi être fourni.

III. Résultats

1. Evolution dans le temps de l'effort d'échantillonnage

L'effort d'échantillonnage (nombre de données d'occurrences) a sensiblement progressé en un siècle et demi (Figure 57). Deux événements significatifs ont été associés à une forte augmentation du nombre d'occurrences. Dans les années 1970, les campagnes des navires océanographiques *Marion Dufresne* sur le plateau des îles Kerguelen et *Hero* le long de la péninsule Antarctique ont fortement contribué à augmenter le nombre total d'occurrences, en particulier pour deux espèces, *S. diadema* et *S. neumayeri*. Une deuxième phase d'augmentation importante a eu lieu au cours des années

2000, principalement à la suite des campagnes menées dans le cadre du CAML et de l'API, ainsi que de campagnes anciennes (*R. triplopora* et *D. horridus*) ou secondaires (*C. nutrix* sur le Plateau Kerguelen) au cours de la même période. Pour *C. nutrix* et *S. diadema* en particulier, 60 et 106 nouvelles occurrences ont respectivement été rapportées au cours de la période. En revanche, les observations de *S. neumayeri* ont régulièrement augmenté depuis 1970. *S. neumayeri* est présent dans les eaux peu profondes du plateau Antarctique, et les nouveaux échantillons proviennent principalement de programmes de recherche effectués le long du littoral Antarctique, de nombreux spécimens étant prélevés par des plongeurs à faible profondeur. Malgré des motifs spécifiques d'évolution de l'effort d'échantillonnage, le nombre global d'occurrences a augmenté à la suite des expéditions entreprises dans les années 2000 sous l'impulsion du CAML et de l'API.

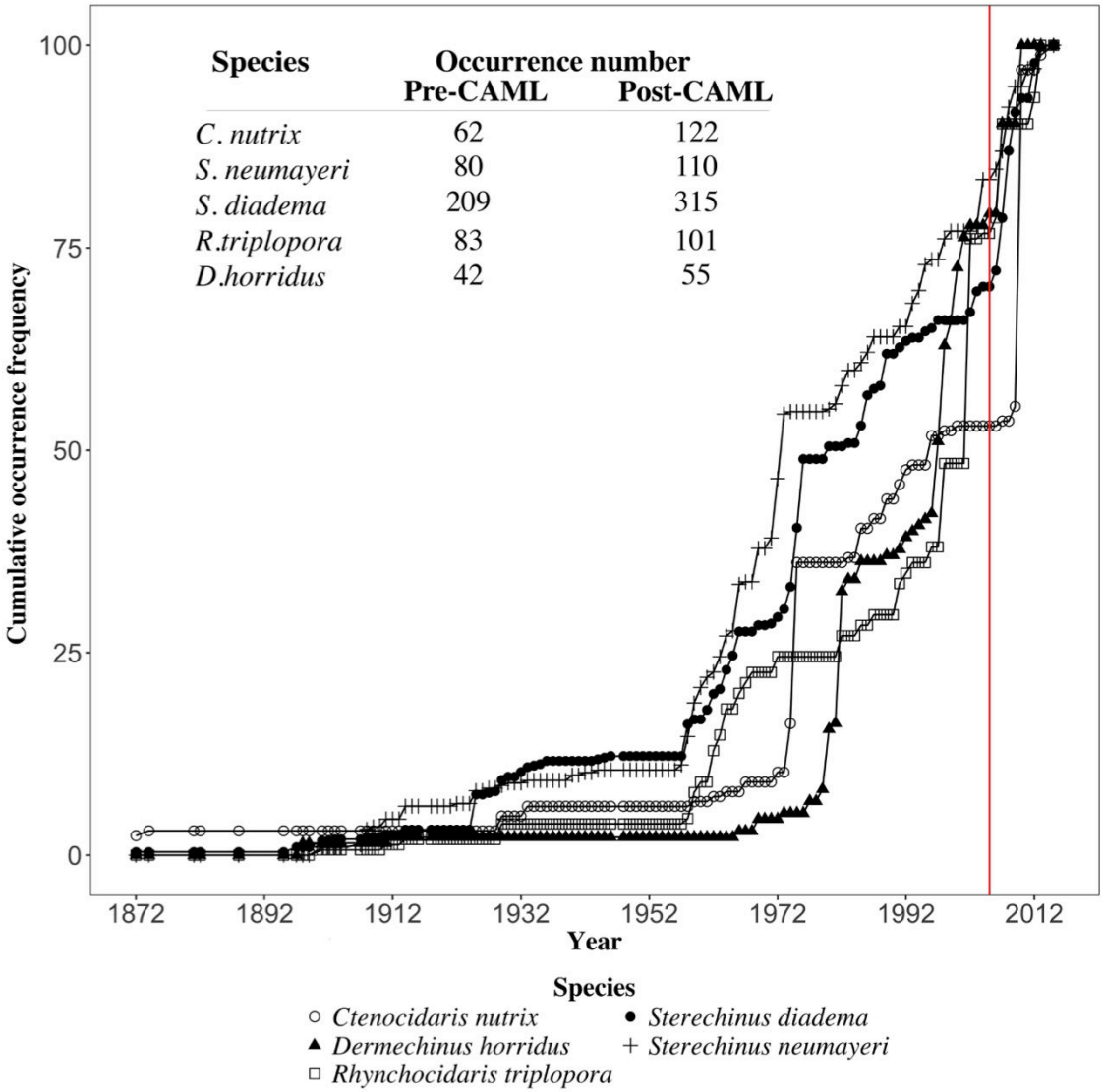


Figure 57 : Évolution de l'effort d'échantillonnage (nombre d'occurrences) au fil du temps pour les cinq espèces d'échinides considérées dans notre étude (la ligne rouge indique le début de la période du CAML). Le Tableau montre le nombre d'occurrences avant et après les campagnes liées au CAML et à l'API.

2. Comparaison des performances prédictives des MNE

Globalement, pour chaque espèce, les MNE sont construits à la fois avec toutes les données disponibles jusqu'en 2005 (Pré-CAML) et toutes les données jusqu'en 2015 (incluant les données du CAML). Les modèles montrent des performances prédictives élevées avec des valeurs de TSS supérieures à 0,8 (Figure 58), ce qui indique une bonne correspondance entre les occurrences prédites et celles observées. C'est particulièrement le cas pour *D. horridus*, avec des valeurs de TSS supérieures à 0,9, tandis que, pour les quatre autres espèces, les valeurs de TSS sont comprises entre 0,8 et 0,9. Il existe des différences significatives dans les valeurs de TSS entre les deux MNE, avec l'ajout de nouvelles données chez toutes les espèces, en particulier pour *D. horridus* et *C. nutrix*, sans chevauchement entre les valeurs de TSS. Les gammes de valeurs du TSS des modèles exécutés avec de nouvelles données sont plus petites que celles des modèles exécutés sans données du CAML. En résumé, l'ajout de nouvelles données a augmenté les performances prédictives et la stabilité des MNE.

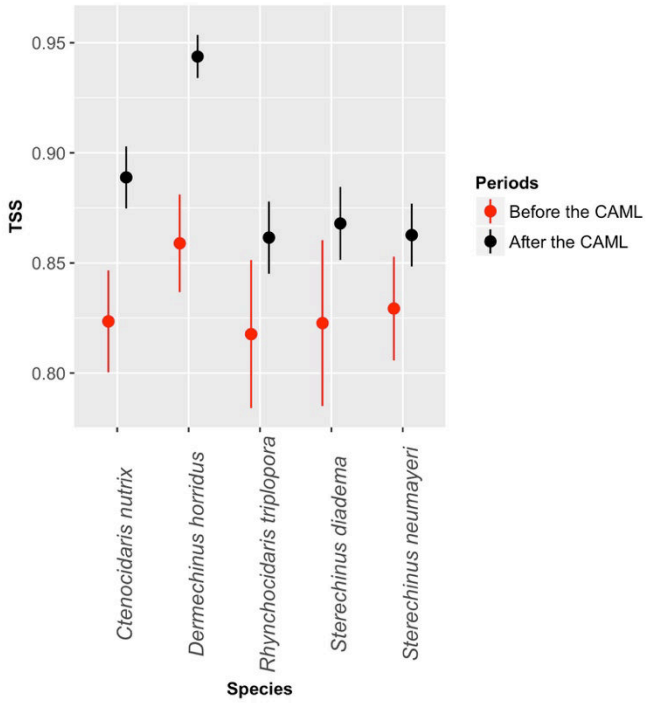


Figure 58 : Performance prédictive (moyenne et écart-type) obtenue par la métrique du *True Skill Statistics* (TSS) pour les MNE réalisés avec et sans les données des campagnes du CAML (jusqu'en 2005) pour les cinq espèces d'échinides.

3. Vérification terrain et nouvelles données

La vérification terrain des MNE a été effectuée à l'aide de nouvelles occurrences collectées pendant la période du CAML. Pour toutes les espèces, le test du Chi² révèle une disparité significative entre les données observées et celles modélisées ($p < 0,05$). Cependant, les résultats sont divergents entre

les espèces (Tableau 3). Chez toutes les espèces, en dehors de *S. diadema*, la non correspondance entre les données observées et modélisées est principalement due à la proportion de FP, qui n'est pas compensée par les TP et les TN. Les FP ont été principalement identifiés sur le plateau des îles Kerguelen pour *C. nutrix* et *D. horridus* (Appendice 5a, c), le long de la péninsule Antarctique et en Terre Adélie pour *R. triplopora* et *S. neumayeri* (Appendice 5b, e). Les proportions de TN sont élevées par rapport à celles de TP, ce qui signifie que les MNE sont principalement soutenus par des relevés d'absences collectées en dehors des zones favorables de l'espèce. Les TN ont été principalement identifiés sur le plateau continental Antarctique pour *D. horridus* et *C. nutrix* et au nord du Front Polaire pour *S. neumayeri* et *R. triplopora*, où les espèces sont respectivement absentes ou peu présentes. Chez *S. diadema*, la non-correspondance entre les données observées et modélisées est principalement due à de fausses prédictions (FP et FN). Les vraies prédictions (TP et TN) sont présentes dans des proportions égales mais limitées par rapport aux fausses prédictions. La proportion de FP est particulièrement élevée sur le plateau des îles Kerguelen où la plupart des FP ont été trouvés. La proportion de FN est également élevée chez *S. diadema* par rapport à d'autres espèces, ce qui signifie que, dans certaines zones, la distribution modélisée était sous-estimée par rapport aux nouvelles données. C'est particulièrement vrai en Terre Adélie et en mer de Ross et de Weddell où de nombreuses nouvelles données ont été rapportées (Appendice 5d).

	p-value	True Negative (TN)	True Positive (TP)	True prediction	False Positive (FP)	False Negative (FN)	False prediction
C. nutrix	< 0.05 *	64.81	18.89	83.7	12.96	3.33	16.29
D. horridus	< 0.05 *	85.93	4.07	90	9.26	0.74	10
R. triplopora	< 0.05 *	75.19	7.41	82.6	16.30	1.11	17,4
S. neumayeri	< 0.05 *	57.04	10.74	67.78	31.48	0.74	32.22
S. diadema	< 0.05 *	17.41	17.78	35.19	42.96	21.85	64.81

Tableau 3 : Test du Chi² évaluant la bonne correspondance entre données obtenues pendant la période du CAML et les MNE réalisés avec les données pré-CAML uniquement. * Les valeurs significatives (p <0,05) indiquent une non-correspondance entre la distribution prédite et les nouvelles occurrences observées. Les proportions de concordance (TN et TP) et de non-concordance (FP et FN) sont données en pourcentage par rapport au nombre total d'occurrences pour les nouvelles données.

Dans l'ensemble, les fausses prédictions ne se sont pas agrégées dans la même zone mais sont en réalité dispersées dans différents secteurs en fonction des espèces. Elles sont principalement dues à la forte proportion de FP identifiés sur le plateau des îles Kerguelen, le long de la péninsule Antarctique, en terre Adélie ou en mer de Ross et de Weddell où la plupart des campagnes ont été

menées durant la période du CAML. Par conséquent, les distributions modélisées étaient toutes surestimées dans les zones où des campagnes ont été menées pendant la période du CAML, ce qui permet d'affiner l'étendue des zones modélisées. Une forte proportion de FP a été identifiée lors de la campagne POKER II sur l'archipel des Kerguelen pour les espèces subantarctiques (Appendice 6). Pour les espèces antarctiques, les FP sont principalement associés aux campagnes Antarktis XXIII, Antarktis XXIX-3 et JR144 le long de la péninsule Antarctique et à la campagne CEAMARC en Antarctique orientale. La proportion globale de FN est faible (Appendice 6) et associée aux campagnes menées en mer de Ross et de Weddell.

4. Evolution des projections des MNE

L'ajout de nouvelles occurrences obtenues au cours de la période du CAML entraîne des modifications des projections par rapport aux MNE construits uniquement à l'aide de données pré-CAML (Figure 59). Ce résultat est confirmé pour toutes les espèces avec généralement une expansion des zones favorables vers différents secteurs du plateau des îles Kerguelen et du plateau continental Antarctique. Les évolutions des projections dépendent cependant des espèces. Les zones favorables de *C. nutrix* et *D. horridus* s'étendent jusqu'au plateau des îles Kerguelen lorsque de nouvelles données sont prises en compte dans les modèles (Figure 59a, c). La répartition de *C. nutrix* est modélisée sur l'ensemble du plateau des îles Kerguelen et le long de la péninsule Antarctique de manière morcelée. *D. horridus* est principalement modélisé autour des îles subantarctiques. Pour *R. triplopora* et *S. neumayeri*, les résultats des MNE varient peu avec l'ajout de nouvelles données (Figure 59b , e) Les nouvelles projections confirment l'affinité antarctique des deux espèces et montrent une extension des zones propices le long de la péninsule Antarctique et en mer de Ross. *S. diadema* est l'échinide avec la distribution circumpolaire la plus large (Figure 59d). La nouvelle projection des MNE montre une extension des zones appropriées en mer de Ross et de Weddell et le long de la péninsule Antarctique, alors que l'espèce n'était pas prédite dans ces zones avant l'ajout de nouvelles occurrences au modèle. De façon concomitante, la nouvelle projection présente une contraction substantielle de la distribution potentielle de l'espèce dans la région de Magellan, sur le plateau continental argentin.

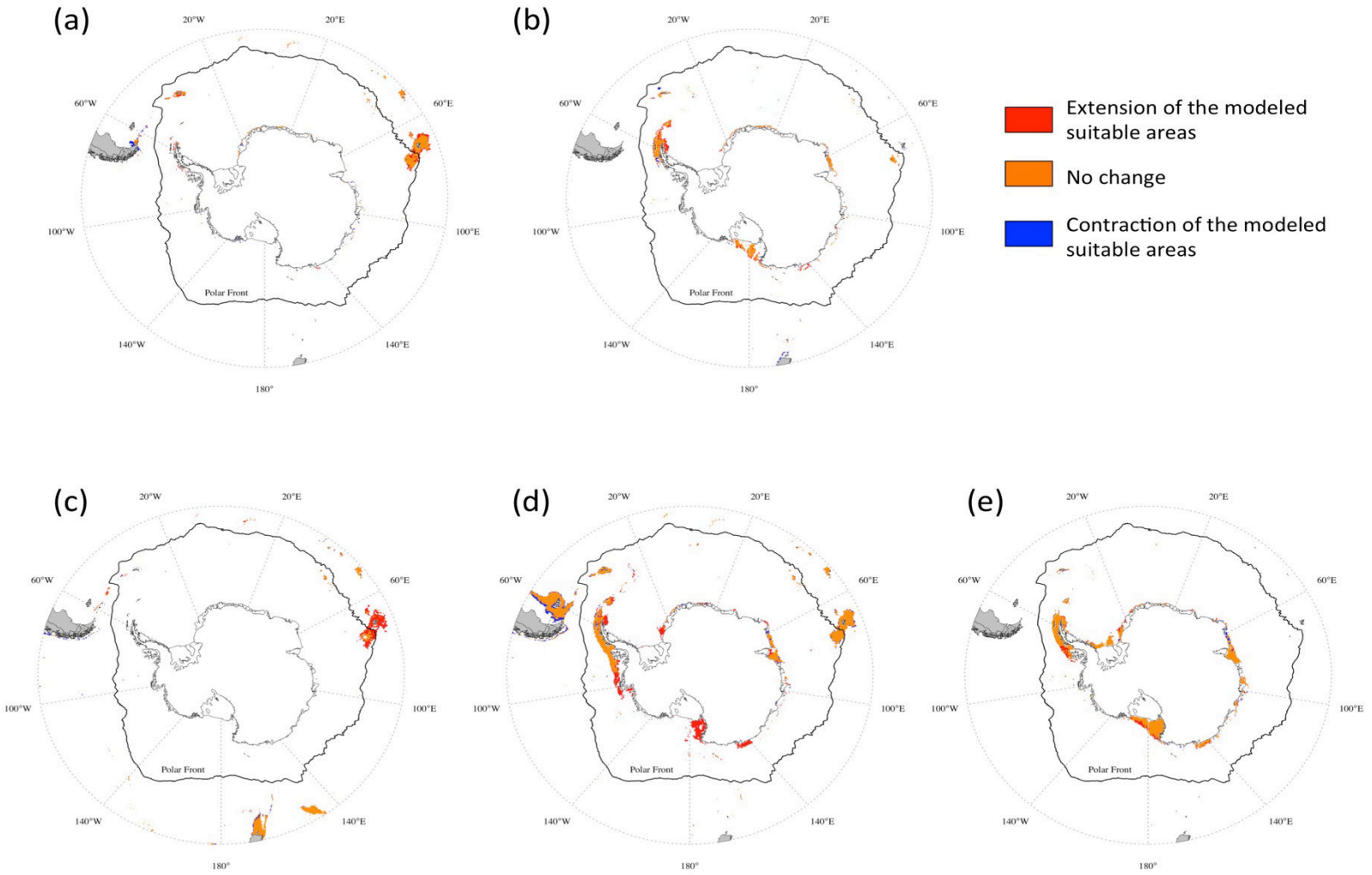


Figure 59 : Evolution des projections spatiales entre les MNE construits initialement sans les données du CAML et les MNE incluant les données de campagnes récentes pour a) *Ctenocidaris nutrix*, b) *Rhynchocidaris triplopora*, c) *Dermechinus horridus*, d) *Sterechinus diadema* et e) *Sterechinus neumayeri*. Les zones colorées en orange indiquent les zones modélisées appropriées qui restent inchangées entre les deux MNE ; en rouge, une extension des zones favorables ; en bleu une contraction des zones favorables.

5. Contribution des prédicteurs environnementaux

La contribution relative des prédicteurs environnementaux au MNE indique les paramètres environnementaux qui décrivent le mieux la niche de l'espèce (Figure 60) et déterminent l'étendue des zones de distribution préférentielles. La glace de mer est un paramètre important pour les quatre espèces présentes sur le plateau Antarctique (*R. triplopora*, *S. diadema*, *S. neumayeri* et *C. nutrix*). Pour *D. horridus*, une espèce exclusivement subantarctique, la pente et la salinité de surface jouent un rôle prépondérant dans la répartition de l'espèce (Figure 60c). La profondeur contribue principalement à expliquer les distributions de *S. diadema* et *S. neumayeri* (Figure 60d, Figure 60e). Pour *R. triplopora*, de nombreux paramètres contribuent aux modèles : la géomorphologie, l'amplitude de salinité de surface, la profondeur, la salinité de surface et la température de fond (Figure 60b). En revanche, chez *C. nutrix*, la salinité de fond et la glace de mer sont les principaux paramètres. (Figure 60a).

L'ajout de nouvelles données collectées pendant la période du CAML a affecté la contribution respective ou le classement des paramètres environnementaux (Figure 60, Appendice 7). Pour toutes les variables, tout changement dans le classement de la variable n'est pas nécessairement associé à un changement de la valeur de la contribution de la variable dans le modèle, mais pourrait être dû à une variation de la contribution d'une autre variable. La plupart des changements se produisent pour *C. nutrix*, *S. diadema* et *D. horridus*, tandis que les contributions des paramètres aux MNE construits pour *R. triplopora* et *S. neumayeri* n'ont presque pas varié. Globalement, pour les cinq espèces, le classement des paramètres les plus contributifs reste stable (changement de rang 1 ou pas de changement) entre les deux MNE, à l'exception de l'oxygène de fond, de l'amplitude de la température de surface et de la salinité de fond. La profondeur, la glace de mer et la température de fond sont trois paramètres qui figurent parmi les descripteurs les plus courants des MNE, sur les deux périodes, réalisés pour toutes les espèces.

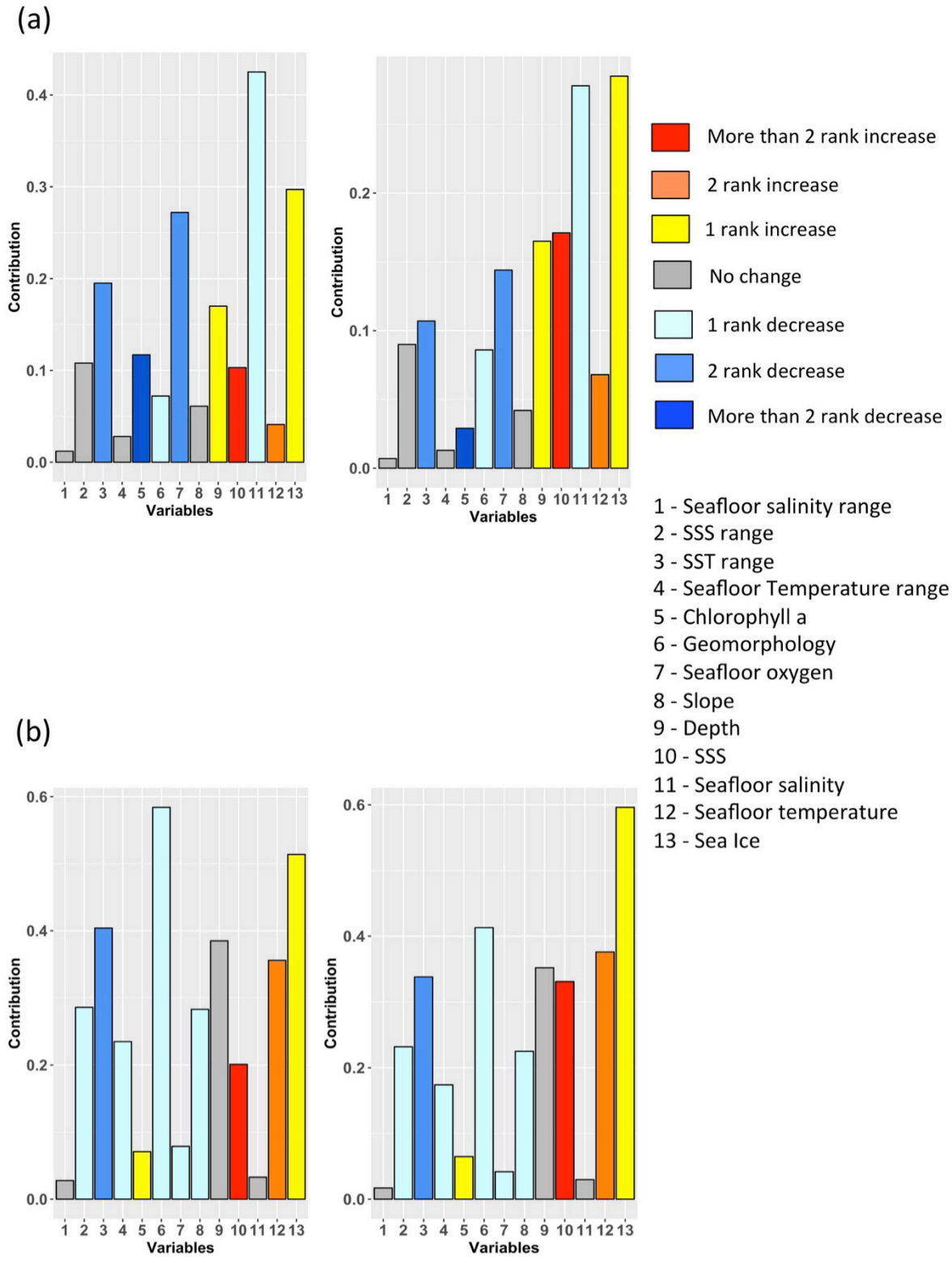


Figure 60 : Contributions relatives des prédicteurs environnementaux aux modèles exécutés sans (histogrammes à gauche) et avec les données du CAML (histogrammes à droite). Les couleurs indiquent l'augmentation ou la diminution du rang de chaque prédicteur environnemental dans le classement entre les deux MNE réalisées avec et sans les nouvelles données liées au CAML, a) *Ctenocidaris nutrix*, b) *Rhynchocidaris triplopora*, c) *Dermechinus horridus*, d) *Sterechinus diadema*, e) *Sterechinus neumayeri* (page suivante)

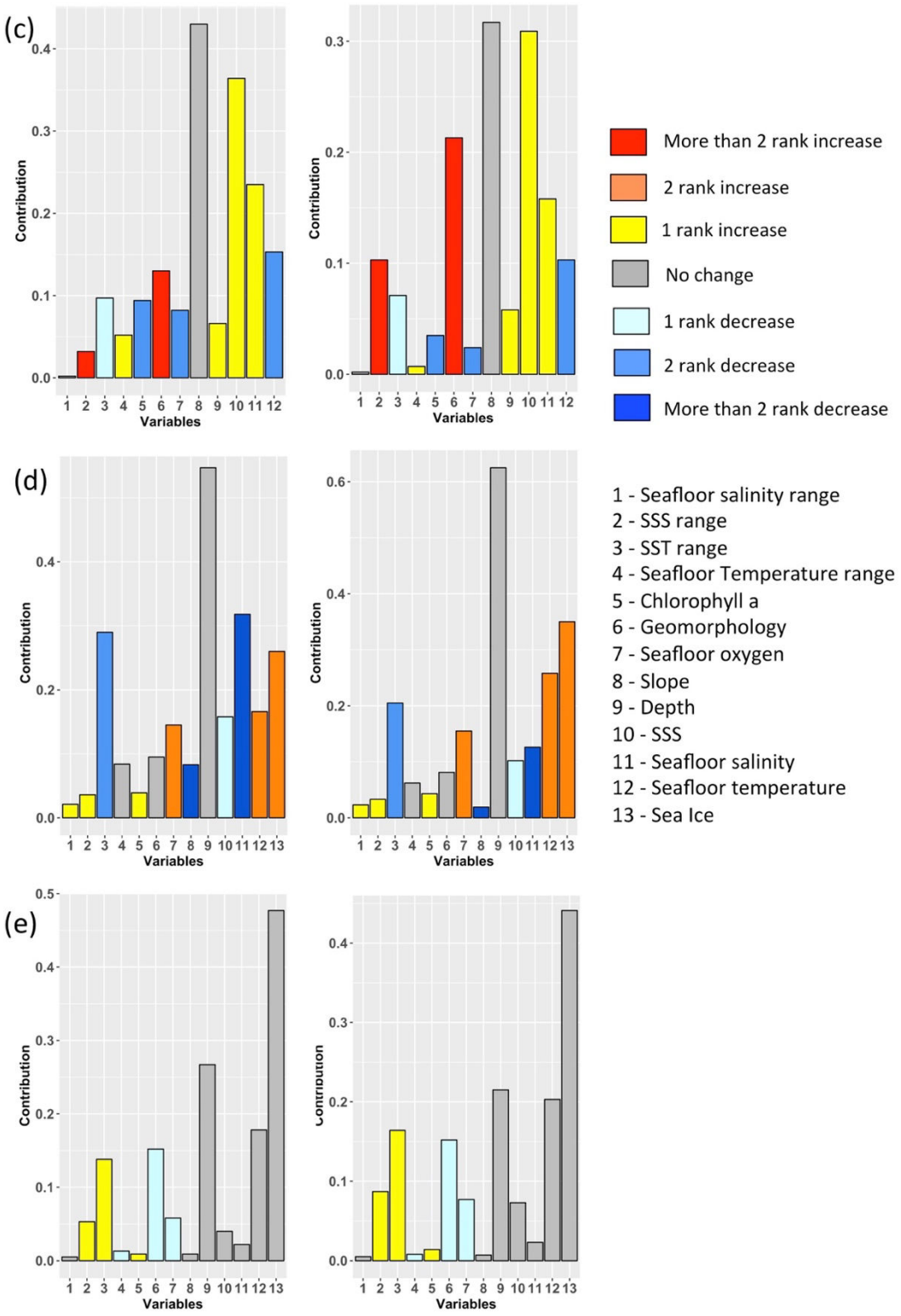


Figure 60 : Contributions relatives des prédicteurs environnementaux aux modèles exécutés sans (histogrammes à gauche) et avec les données du CAML (histogrammes à droite). Les couleurs indiquent l'augmentation ou la diminution du rang de chaque prédicteur environnemental dans le classement entre les deux MNE réalisés avec et sans les nouvelles données liées au CAML, a) *Ctenocidaris nutrix*, b) *Rhynchocidaris triplopora*, c) *Dermechinus horridus,* d) *Sterechinus diadema*, e) *Sterechinus neumayeri.*

6. Comparaison des régions échantillonnées

Pour chaque espèce, les occurrences disponibles pour les deux périodes ont été cartographiées afin d'identifier les zones nouvellement échantillonnées au cours de la période post-CAML (Appendice 8). Pour *C. nutrix*, de nouvelles données d'occurrence sont situées en péninsule Antarctique, tandis que, pour *R. triplopora* et *S. neumayeri*, elles ont été collectées dans des zones déjà échantillonnées le long de la péninsule Antarctique et en mer de Ross. De nouvelles données de *D. horridus* sont situées dans le nord du plateau des îles Kerguelen. *S. diadema* a été échantillonnée tout autour de l'océan Austral pendant la période du CAML et de nouvelles occurrences ont été collectées en Terre Adélie et dans des secteurs de la mer de Ross. *C. nutrix* et *S. diadema* présentent un grand nombre de nouvelles données non incluses dans l'hypervolume pré-CAML (respectivement 49 et 26 points) (Tableau 4). Ces espèces présentent le plus grand nombre de nouveaux échantillons collectés au cours de la période du CAML. À l'inverse, *D. horridus*, *R. triplopora* et *S. neumayeri* ont un faible nombre de nouveaux échantillons (<10).

Species	Ratio of new points not included in pre CAML hypervolume
Ctenocidaris nutrix	49/60
Dermechinus horridus	3/13
Rhynchocidaris triplopora	8/18
Sterechinus diadema	26/106
Sterechinus neumayeri	9/30

Tableau 4 : Rapport entre les données post-CAML non incluses dans l'hypervolume environnemental pré-CAML par rapport au nombre total d'occurrences. L'hypervolume pré-CAML a été construit avec les données d'occurrences disponibles jusqu'en 2005. L'environnement échantillonné par les données post-CAML exclusivement a été comparé à l'hypervolume pré-CAML pour quantifier la proportion d'occurrences qui échantillonnent de nouvelles régions de l'espace environnemental.

IV. Discussion

1. La précision du modèle

Dans l'ensemble, l'ajout de nouvelles données a considérablement modifié les résultats des modèles (Tableau 3) et a permis de mieux cerner l'espace environnemental occupé par les cinq espèces (Tableau 4). Ces changements ont pour effet d'accroître les performances des modèles et de modifier les aires de distribution potentielles des espèces, ainsi que la contribution des prédicteurs environnementaux. La performance prédictive des modèles a été évaluée à l'aide de deux méthodes, la métrique du TSS et l'analyse de « vérification terrain ». La valeur du TSS a augmenté avec l'ajout de nouvelles données, mais les différences sont significatives pour seulement deux espèces (*C. nutrix* et *D. horridus*) et les valeurs sont généralement élevées (> 0,9) pour tous les modèles (Figure 58). *C. nutrix* est l'espèce avec le plus grand nombre de nouvelles données en dehors de l'hypervolume

environnemental défini par les données pré-CAML (Tableau 4). En revanche, *D. horridus* affiche le plus petit nombre de nouvelles occurrences mais, compte tenu du faible nombre total de données, cela peut également conduire à augmenter la valeur du TSS. Ces résultats sont en accord avec de précédentes études qui ont montré que la précision des MNE tendaient à augmenter avec le nombre de données (Hernandez et al., 2006; Wisz et al., 2008). En revanche, les valeurs de TSS ne diffèrent pas de manière significative entre les deux périodes pour *S. neumayeri* et *R. triplopora*, car la plupart des nouvelles occurrences appartiennent à l'hypervolume environnemental défini par les données pré-CAML. Concernant *S. diadema*, les nouvelles données ne sont pas incluses dans l'hypervolume pré-CAML mais, compte tenu de la distribution à l'échelle de l'espèce, les espaces géographiques et environnementaux ne sont pas significativement modifiés (Wisz et al., 2008)

L'approche de « vérification terrain » est une méthode qui compare les prédictions du modèle avec des données indépendantes. Dans cette étude, cet ensemble de données a été obtenu à partir de campagnes effectuées pendant la période du CAML. L'approche a généré de nouveaux résultats ainsi que des informations plus précises que celles obtenues avec l'approche du TSS. En outre, l'approche de « vérification terrain » permet d'identifier les petites zones échantillonnées qui nécessitent de nouvelles investigations. Par conséquent, les deux approches génèrent des informations complémentaires pour évaluer la performance prédictive des modèles.

2. Les outils d'échantillonnage

La méthode de « vérification terrain » des MNE montre des différences entre projections du modèle et données de présences/absences collectées ultérieurement sur le terrain. Cependant, la plupart des fausses prédictions des modèles sont dues aux FP, principalement en raison du faible nombre de campagnes. Par exemple, dans la région du plateau des îles Kerguelen, les FP des modèles générés pour les trois espèces *C. nutrix*, *S. diadema* et *D. horridus* sont associés à la campagne POKER II. Cette campagne était une mission pour évaluer la biomasse de poissons dans le nord du plateau de Kerguelen (Duhamel & Hautecoeur, 2009). La forte proportion de FP obtenue pendant la campagne peut s'expliquer par le type d'instrument utilisé, un chalut à panneaux démersaux, conçu pour capturer des poissons mais peu adapté à l'échantillonnage des espèces benthiques telles que les échinides.

La sélection des outils d'échantillonnage est déterminée par l'étendue de la zone à étudier pendant les campagnes et par les organismes cibles à capturer. Cependant, chaque type d'instrument présente des avantages et des limites spécifiques. Plusieurs études ont souligné la pertinence d'utiliser différents outils complémentaires en un même lieu pour obtenir une évaluation plus complète de la distribution de la biodiversité (Bouchet et al., 2002; Flannery & Przeslawski, 2015; Ghiglione et al., 2017). Cette stratégie d'échantillonnage a été adoptée dans plusieurs campagnes telles que la campagne CEAMARC menée en Antarctique orientale (Dettai et al., 2011; Hosie et al., 2011), les campagnes ANT XXIX et ANT XXIII et la campagne JR 144 le long de la péninsule Antarctique (Linse, 2006; Gutt, 2008, 2013).

3. La robustesse des MNE et la taille de la niche écologique

L'ajout de nouvelles données aux MNE a modifié de manière significative la prédiction de la distribution des espèces, mais l'intensité de ces changements varie d'une espèce à l'autre en fonction de la largeur de la niche écologique (Figure 61). Les MNE générés pour des espèces possédant une niche large, avec une tolérance élevée aux variations environnementales, sont moins robustes que ceux produits pour des espèces caractérisées par une niche étroite avec une faible tolérance aux variations environnementales (Hernandez et al., 2006; Mateo et al., 2010; Lobo & Tognelli, 2011; Tessarolo et al., 2014). En effet, la modélisation de toutes les conditions abiotiques favorables à des espèces possédant une large niche est plus difficile et conduit à une sous-estimation de la distribution potentielle des espèces. Par conséquent, l'ajout de nouvelles données tend à affiner les projections du modèle. Ici, ceci est illustré pour *S. diadema* qui est l'espèce étudiée avec la distribution la plus étendue et la niche écologique la plus large (Figure 61d). Auparavant, la distribution de l'espèce était sous-estimée, mais l'espace environnemental de l'espèce a mieux été capturé grâce à la période d'échantillonnage du CAML, ce qui se reflète dans les résultats du modèle. En revanche, pour les espèces possédant une niche étroite, la tolérance à l'environnement abiotique est faible et la modélisation des niches écologiques est moins difficile. Dans cette étude, *R. triplopora* et *S. neumayeri* sont deux espèces avec des niches relativement étroites. Par conséquent, l'ajout de nouvelles données a induit peu de changements dans les distributions prédites ainsi que dans la contribution des prédicteurs environnementaux.

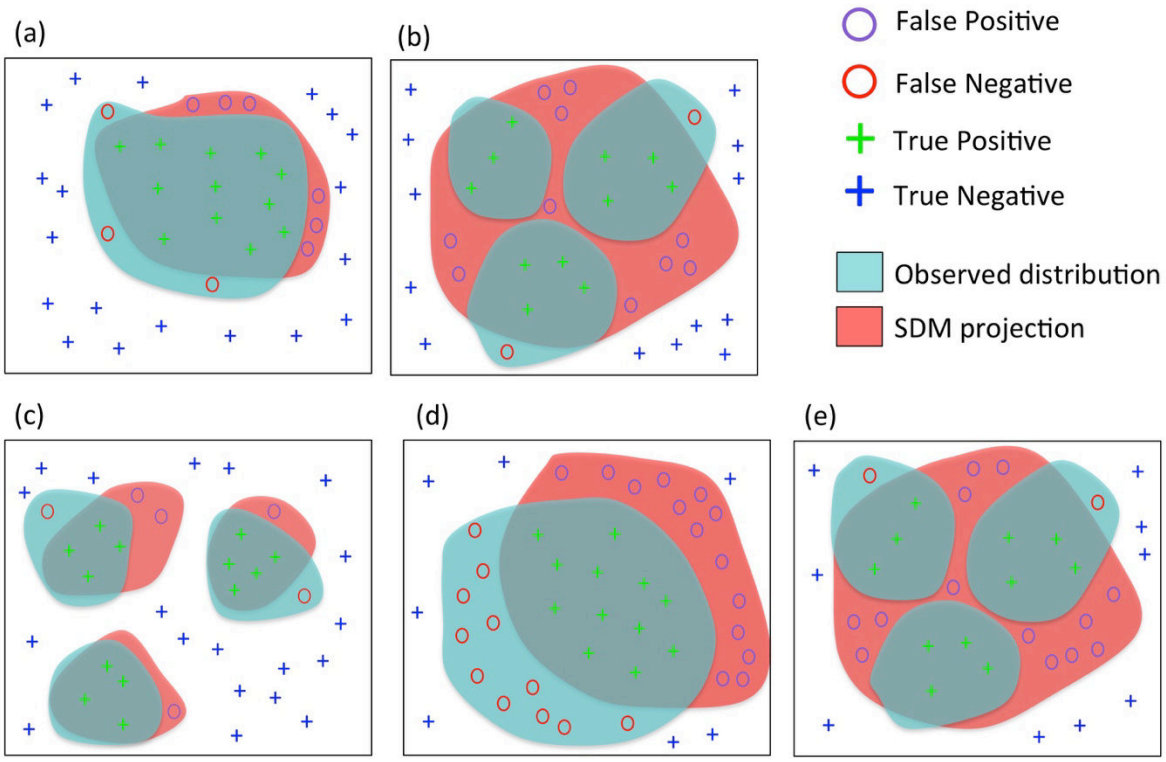


Figure 61 : Représentation théorique et schématique de la concordance entre MNE et données de distribution connues pour les différentes espèces étudiées. a) *Ctenocidaris nutrix*, b)

Rhynchocidaris triplopora, c) *Dermechinus horridus*, d) *Sterechinus diadema* et e) *Sterechinus neumayeri*.

4. L'importance des barrières biogéographiques

Les facteurs abiotiques et la capacité de dispersion sont les deux principaux facteurs limitant la distribution des espèces. Comprendre l'importance relative des deux facteurs est une condition nécessaire pour mener à bien des MNE pertinents et interpréter les projections des distributions (Saupe et al., 2012). Dans l'océan Austral, la principale barrière biogéographique à la dispersion des espèces est représentée par le Front Polaire. Cependant, cette barrière peut être perméable à de nombreux organismes (Clarke et al., 2005) en fonction de leur écologie et de leurs capacités de dispersion. Chez les organismes marins, les capacités de dispersion sont étroitement, mais pas exclusivement, liées à l'existence et à la durée du stade larvaire au cours du développement. Dans l'océan Austral, les larves planctoniques peuvent être transportées sur de longues distances par le CCA et le courant côtier Antarctique, deux vecteurs de dispersion importants assurant la connectivité entre populations (Díaz et al., 2011; González-Wevar et al., 2017; Moreau et al., 2017).

Parmi les cinq espèces étudiées, *D. horridus*, *S. neumayeri* et *S. diadema* sont trois disperseurs dont les larves planctoniques ont une longue durée de vie (115 jours) et ont des capacités de dispersion relativement élevées (Bosch et al., 1987). *S. diadema* est l'espèce étudiée avec l'aire de répartition la plus large dont la projection s'étend de part et d'autre du Front Polaire. Les barrières biogéographiques et les gradients environnementaux associés n'influencent pas la distribution de l'espèce et correspondent à la configuration de type « Hutchinson's Dream » de Saupe et co-auteurs (2012). Cela signifie que les facteurs abiotiques (la profondeur, la glace de mer et la température de fond) sont les principaux facteurs déterminant la répartition de l'espèce dans la zone d'étude. De plus, l'ajout de nouvelles données dans les modèles a entraîné une extension de son aire de répartition, confirmant ainsi l'absence de limites à la dispersion de l'espèce.

C. nutrix est une espèce incubante dont l'aire de répartition est beaucoup plus limitée que celle de *S. diadema.* Principalement limitée aux eaux subantarctiques et à la zone du Front Polaire, elle n'est presque pas prédite sur le plateau continental. Malgré une aire de répartition limitée et de faibles capacités de dispersion, le CCA ne semble pas agir comme une barrière biogéographique car l'espèce se trouve de part et d'autre. Par conséquent, de faibles capacités de dispersion *a priori* n'impliquent pas nécessairement une limite à la dispersion par des obstacles biogéographiques et rendent les MNE pertinents pour toute la gamme de distribution des espèces (Figure 61a).

Les deux espèces *S. neumayeri* et *R. triplopora* ont une aire de distribution discontinue autour du continent Antarctique et les résultats de l'analyse de vérification terrain ont montré, par conséquent, une grande proportion de FP (Figure 61b et Figure 61e) sur le plateau Antarctique. Cependant, les deux espèces sont des échinides antarctiques limités par le Front Polaire au plateau continental antarctique et à la partie sud du plateau de Kerguelen. Les deux espèces illustrent la configuration *Full overlap* (Saupe et al., 2012) avec une bonne adéquation entre le Front Polaire agissant comme barrière à la dispersion et les facteurs environnementaux limitant la distribution (glace de mer,

profondeur, température du fond marin et géomorphologie). Fait intéressant, les MNE des deux espèces sont restés pratiquement inchangés lorsque de nouvelles données de présence ont été ajoutées aux modèles, améliorant leur robustesse et leur précision, car les descripteurs environnementaux expliquent pleinement la distribution des espèces.

D. horridus est exclusivement présente autour des îles subantarctiques et se caractérise par une répartition fragmentée (Figure 61c) sur les versants profonds des plateaux océaniques. C'est une espèce dispersante, ce qui suggère de bonnes capacités de dispersion, mais le Front Polaire agit comme une barrière biogéographique totale à la distribution de l'espèce. La distribution est également limitée par des facteurs abiotiques (profondeur, salinité de fond, pente, géomorphologie) aux pentes des plateaux subantarctiques, à la zone du Front Polaire et aux eaux subantarctiques. La distribution de l'espèce est déterminée à la fois par des facteurs abiotiques et une barrière biogéographique, ce qui correspond à la configuration classique de type BAM (Saupe et al., 2012), dans laquelle l'environnement et les limites de dispersion déterminent la répartition des espèces. La présence d'une barrière biogéographique (Front Polaire) à la dispersion des espèces peut altérer la pertinence et la robustesse des MNE (Saupe et al., 2012). Cela pourrait expliquer l'instabilité relative du MNE lorsque de nouvelles données sont incluses dans le modèle. (Figure 58).

5. La pertinence de l'approche des MNE

Dans la théorie de la niche écologique, les facteurs abiotiques déterminent la niche fondamentale de l'espèce (absence d'interactions biotiques), utilisée comme approximation de la niche réalisée (facteurs biotiques et abiotiques pris en compte) pour prédire la distribution potentielle des espèces (Guisan & Thuiller, 2005; Elith & Leathwick, 2009; Peterson, 2011). L'approche est particulièrement pertinente à grande échelle spatiale (c'est-à-dire l'échelle d'une région ou de l'océan entier), lorsque la répartition des espèces est fortement contrôlée par quelques facteurs abiotiques majeurs, avec un impact limité des interactions biotiques et des barrières biogéographiques (Soberón, 2007; Soberón & Nakamura, 2009; Peterson, 2011; Saupe et al., 2012). Dans les biomes marins, la température, la salinité et la profondeur sont trois facteurs abiotiques qui déterminent souvent les principaux motifs de répartition des espèces (Gogina et al., 2010; Reiss et al., 2011; Pierrat et al., 2012b). Dans la présente étude, cet ensemble restreint de facteurs abiotiques a montré à plusieurs reprises être les principales contributions aux MNE. Cet ensemble comprend la concentration de glace de mer, la salinité de fond, la température de fond, la salinité de surface et la profondeur. Ces facteurs semblent être les facteurs importants de la distribution des espèces à grande échelle spatiale, ce qui permet de soutenir que l'utilisation des MNE constitue une approche pertinente pour prédire la distribution des espèces marines à l'échelle de l'océan Austral.

6. MNE et changement climatique

L'identification des principaux paramètres qui contrôlent la répartition des espèces est centrale dans le contexte actuel du changement climatique. L'océan Austral et les régions polaires font face à l'un des taux de changement environnemental les plus rapides de la planète (Jacobs, 2002; Meredith & King, 2005; Helm et al., 2010; Turner et al., 2014; Gutt et al., 2015). C'est particulièrement le cas

pour la région Ouest de la péninsule Antarctique et en mer de Bellingshausen-Amundsen où des augmentations significatives des températures et un déclin de l'étendue de la glace de mer ont été mis en évidence. La salinité devrait également diminuer dans ces régions en raison de la fonte de la glace de mer et de l'augmentation des précipitations, entraînant des apports d'eau douce le long du plateau Antarctique (Jacobs, 2002; Helm et al., 2010). De tels changements affecteront les communautés benthiques parmi lesquelles les échinides. Les cas de plus en plus nombreux d'effondrement de la banquise dans l'Antarctique de l'Ouest devraient être accompagnés d'une augmentation du vélage des icebergs. Il s'agit d'un phénomène courant dans l'océan Austral, qui perturbe mais aussi structure les communautés benthiques, en initiant différentes étapes dans le processus de recolonisation (Gutt, 2001; Gutt & Starmans, 2001; Gutt & Piepenburg, 2003). Cependant, une augmentation de la fréquence et de l'ampleur de ces événements pourrait entraîner des changements importants dans ces différentes étapes et une diminution de l'hétérogénéité de l'habitat et de la biodiversité locale (Brown et al., 2004b; Smale et al., 2008).

De nombreuses études ont montré la sensibilité des espèces antarctiques aux changements de température (Peck et al., 2004, 2010; Peck, 2005; Barnes & Peck, 2008b; Ingels et al., 2012). Typiquement, l'espèce antarctique *S. neumayeri*, l'échinide le plus étudié dans l'océan Austral, montre une grande sensibilité de ses larves planctoniques au réchauffement et à une diminution de la salinité, ce qui pourrait entraîner une diminution du succès reproducteur et du développement de l'espèce (Cowart et al., 2009; Ericson et al., 2012). On peut s'attendre à ce que les échinides subantarctiques tels que *D. horridus* migrent vers le sud si les conditions environnementales devenaient plus chaudes au sud. Au contraire, les espèces présentant une niche étroite qui sont endémiques du plateau antarctique et strictement adaptées aux conditions de cette région, telles que *S. neumayeri* et *R. triplopora*, pourraient être davantage touchées, en particulier le long de la péninsule Antarctique sujette à un réchauffement rapide (Meredith & King, 2005; Turner et al., 2014).

Si la répartition des espèces reflète en partie les contraintes environnementales abiotiques, les caractéristiques du cycle de vie des espèces et leur plasticité conditionneront la capacité des espèces à rester dans leurs limites de tolérance. Dans notre étude, les deux espèces incubantes, *R. triplopora* et *C. nutrix*, ont des aires de répartition plus petites que les trois espèces dispersantes. Nos résultats montrent que la distribution de l'espèce antarctique *R. triplopora* est limitée au plateau Antarctique comme *S. neumayeri*, mais moins étendue. De même, *C. nutrix* est principalement située sur la partie nord du plateau des îles Kerguelen et est relativement rare sur le plateau Antarctique. Inversement, *S. diadema* et *S. neumayeri* sont des espèces dispersantes qui ne sont pas limitées par des barrières biogéographiques mais sont principalement contraintes par des conditions abiotiques.

7. MNE, Aires Marines Protégées (AMP) et stratégie de conservation

Depuis 2004, la CCAMLR (Commission pour la conservation de la faune et la flore marines de l'Antarctique) travaille sur l'établissement d'un vaste réseau d'aires marines protégées (AMP) dans l'océan Austral. Des AMP ont été établies en mer de Ross (CCAMLR, 2016) et sur le plateau des îles Orcades du Sud (CCAMLR, 2009b). Des initiatives nationales ont également conduit à la création d'AMP autour des îles Kerguelen et Crozet (Koubbi et al., 2016a, 2016b), des îles Heard

et McDonald (Commonwealth of Australia, 2014), de la Géorgie du Sud, des îles Sandwich du Sud (Trathan et al., 2014), et des îles du Prince Edward (Lombard et al., 2007). En outre, des propositions d'AMP ont été soumises pour l'Est Antarctique (CCAMLR, 2013a) et la mer de Weddell (Teschke et al., 2013). Dans ce contexte, les MNE ont prouvé leur utilité pour améliorer notre compréhension des motifs de répartition des espèces et pour aider à la désignation potentielle d'AMP (Hibberd, 2016; Koubbi et al., 2016b).

Cependant, nos résultats montrent l'importance de la quantité et de la qualité des données pour assurer la pertinence et la fiabilité des MNE. Les ensembles de données de présences seules doivent être utilisés avec prudence. Le biais d'échantillonnage peut affecter l'espace environnemental (Loiselle et al., 2008; Bystriakova et al., 2012) et avoir un impact sur les prédictions et la robustesse des MNE. Au cours des dix dernières années, de nouvelles méthodes ont été développées pour prendre en compte ces biais d'échantillonnage (Phillips et al., 2009; Fourcade et al., 2014; Fithian et al., 2015; Stolar & Nielsen, 2015).

Les MNE peuvent fournir une prédiction de la distribution potentielle des espèces, mais nécessitent des études de terrain pour collecter des données complémentaires, identifier les lacunes potentielles et tester la précision de ces modèles. Dans l'océan Austral, les méthodes d'échantillonnage pertinentes demeurent également un problème important pour limiter les biais liés aux prédictions de faux positifs. Plusieurs recommandations doivent être suivies, notamment celles édictées par le CAML (Schiaparelli et al., 2013). Plusieurs types d'instruments doivent être déployés avec différentes tailles de mailles sur une même localisation pour obtenir une bonne évaluation de la biodiversité marine. Les résultats actuels montrent également la nécessité de mieux prospecter certaines zones de l'océan Austral qui restent sous-échantillonnées. Par exemple, la partie sud du plateau des îles Kerguelen a été peu étudiée (De Broyer et al., 2014) alors qu'elle constitue une zone importante pour la connectivité entre les îles subantarctiques (Kerguelen, Crozet, Heard) et le plateau Antarctique.

La plus grande partie de l'échantillonnage biologique de l'océan Austral s'est concentrée sur les 400 premiers mètres de profondeur (Fabri-Ruiz et al., 2017). L'exploration des zones profondes demeure une priorité, car de nombreuses espèces du plateau Antarctique étendent leurs aires de répartition au-delà de 1 000 m de profondeur, voire plus bas, comme les espèces *D. horridus* ou *S. diadema* (Saucède et al., 2014b). Ce n'est réalisable que dans le cadre d'efforts concertés, des programmes internationaux tels que les initiatives du CAML et de l'API. Le présent travail devrait encourager les décideurs politiques et les gestionnaires de l'environnement à considérer l'utilisation des modèles de distribution d'espèces comme un outil supplémentaire pour répondre à des problématiques de conservation. Par ailleurs, les MNE peuvent facilement aider les scientifiques à planifier de futures campagnes de terrain et compléter ainsi nos connaissances sur la biodiversité marine de l'océan Austral dans des zones peu explorées de cette vaste région.

Chapitre V : Une Ecorégionalisation de l'océan Austral

Résumé

La compréhension des motifs de distribution des espèces est aujourd'hui essentielle dans le contexte de changement climatique et de la volonté d'établir des zones de conservation durables dans l'océan Austral. Ces motifs ont fait l'objet de nombreuses études mais dont la grande majorité se focalisent à l'échelle du taxon. Relativement peu d'investigations ont été réalisées à l'échelle des communautés. Cette dernière approche est essentielle pour mettre en évidence des régions aux associations fauniques similaires mais aussi pour comprendre comment celles-ci pourraient évoluer compte tenu des changements environnementaux à venir. Dans ce contexte, je propose dans ce chapitre une écorégionalisation de l'océan Austral, afin de mettre en évidence les grandes écorégions qui se distinguent à la fois par leurs caractéristiques biotiques (faunes d'échinides) et environnementales (paramètres abiotiques). Elle nécessite une connaissance exhaustive des distributions d'espèces alors que les conditions climatiques extrêmes et le coût financier des missions scientifiques dans cette région du monde ont conduit à un effort d'échantillonnage très hétérogène. Les modèles sont dès lors un outil couramment utilisé. La modélisation de ces écorégions a été effectuée à l'aide de modèles de mélange gaussien (GMM) qui cherchent à modéliser de manière individuelle les espèces en fonction de l'environnement et dont les projections ont ensuite été combinées. Afin de tester la pertinence de ces écorégions sur la base des GMM, une seconde approche a été utilisée, les generalized dissimilarity model (GDM) qui modélisent et assemblent les distributions d'espèces au sein d'un processus intégratif. Nous avons pu ainsi définir les grands assemblages d'espèces tout en mettant en évidence les types d'environnements associés.

L'approche des GMM a par la suite été utilisée afin de caractériser la distribution des espèces et leur l'évolution liée aux changements environnementaux en s'appuyant sur l'utilisation de projections futures basées sur le scénario RCP 8.5 du GIEC. La comparaison des distributions actuelles et futures a permis de mettre en évidence les modifications dans la structure des communautés d'échinides de l'océan Austral et de déterminer les zones instables. Les résultats de ces analyses ont reçu une attention particulière sur les régions où se situent des Aires Marines Protégées mises en place au sein de la zone CCAMLR mais aussi celles qui font l'objet de négociations, afin de déterminer leur pertinence concernant les communautés d'échinides.

Les écorégions obtenues sur la base des deux méthodes utilisées présentent des similarités qui traduisent une bonne capture de la variabilité biologique et environnementale des écorégions. Concernant les GMM plus spécifiquement, les régions Antarctiques se distinguent des écorégions subantarctiques. Le plateau des îles Kerguelen présente de fortes affinités avec la Géorgie du Sud et la Nouvelle-Zélande tandis que le plateau Magellanique est bien individualisé. La profondeur, la glace de mer et la température de fond jouent un rôle prépondérant pour expliquer la composition des assemblages d'espèces d'échinides. Ces écorégions aux caractéristiques environnementales distinctes montrent également des assemblages d'espèces différents. La composition en espèces de ces écorégions confirme que certaines espèces sont endémiques de certaines régions de l'océan Austral tandis que d'autres espèces peuvent présenter des distributions beaucoup plus larges et sont retrouvées dans de nombreuses écorégions. Les résultats des GMM sont cohérents avec les résultats de précédentes études menées sur les échinides de l'océan Austral, mais mon approche permet d'apporter davantage de précisions sur le découpage des régions fauniques basées sur les échinides

de l'océan Austral. Les modifications des communautés d'espèces associés aux changements environnementaux ont montré que certaines régions devraient être particulièrement sensibles à ces modifications incluant des zones des Aires Marines Protégées nouvellement mises en place, démontrant la pertinence et la nécessité de leur présence au sein de l'océan Austral.

I. Introduction

Les grands motifs écologiques sont le reflet de l'interaction entre les organismes et leur environnement (Hutchinson, 1953). Au delà de la simple description des écosystèmes à large échelle de temps et d'espace, ces motifs reflètent, en macroécologie, de véritables propriétés des grands systèmes écologiques (Blackburn & Gaston, 1999, 2001; Colwell & Lees, 2000; Gaston, 2000; Willig et al., 2003; Brown et al., 2004a; Gaston & Blackburn, 2008; Gotelli et al., 2009) et ne sont pas nécessairement la simple expression à large échelle de processus qui pourraient être mis en évidence à plus petite échelle (Brown, 1999; Blackburn & Gaston, 2003; Gaston & Blackburn, 2008). Au 18ème siècle, des naturalistes ont commencé à décrire de larges motifs de distribution géographique des espèces et à mettre en relation associations de faunes et de flores et climat (Buffon, 1761; von Humboldt, 1806; de Candolle, 1855). En milieu terrestre, la classification du paysage en grandes unités (forêt boréale, savane, désert, toundra, etc.), caractérisée par des régimes climatiques et des populations d'espèces distinctes est généralement reconnue (Olson et al., 2001).

En milieu marin, l'absence de jeux de données de distribution d'espèces suffisamment exhaustifs a longtemps retardé les travaux de régionalisation biogéographique. Cependant, les premiers modèles émergent comme les travaux de Forbes en 1856, qui en s'appuyant sur les distributions de mollusques, établissent neufs « zones homozoïques » et identifient leurs limites comme les principaux isotherme marins. Petersen en 1918 et Thorson en 1957 ont montré que pour des conditions environnementales et des types de substrats similaires les communautés correspondantes étaient composées de différentes espèces, identifiant ainsi plusieurs types de communautés à l'échelle de l'océan mondial. Ekman (1953) déclina le plateau continental en quatre zones climatiques (chaude, chaude tempérée, tempérée froide et froide) qu'il subdivisa ensuite en régions et sous-régions notamment sur la base de l'endémisme. Ces dernières années, la régionalisation en milieu marin a reçu un regain d'intérêt et de nombreuses avancées proviennent essentiellement de notre capacité technique à explorer les zones profondes au-delà des plateaux continentaux (zones bathyales, abyssales et hadales), du développement des technologies d'observation à distance (satellites) et des outils d'analyse de larges jeux de données (Longhurst et al., 1995; Spalding et al., 2007; Briggs & Bowen, 2012; Reygondeau et al., 2012; Costello et al., 2017)

On peut définir la régionalisation comme la recherche de zones géographiques caractérisées par un même ensemble de données biologiques et environnementales. L'approche permet d'identifier des régions distinctes, chacune étant caractérisée par un assemblage d'espèces et/ou de caractéristiques environnementales qui lui sont spécifiques et suffisamment distinctes des régions voisines.

Plusieurs régionalisations de l'océan mondial ont été proposées :

- Large Marine Ecosystems (LME) (Sherman, 2005)

Les LME sont des zones océaniques de plus de 200 000 km^2 délimitées en fonction du régime hydrographique, de la topographie, de la productivité primaire et des relations trophiques entre espèces (Sherman, 1991, 1994). Elles sont également fondées sur les états des écosystèmes marins côtiers quantifiés selon : l'influence des pêcheries sur la biodiversité des poissons et leur abondance, des indices de pollution, des indicateurs qui prennent en compte les activités économiques marines et la mise en place d'une gouvernance pour la gestion des ressources des écosystèmes marins. 66 LME ont été définis. Les frontières entre LME transcendent les frontières nationales mais ne concernent que les zones de plateau continental. Leur création a pour objectif de répondre aux problématiques environnementales telles que la gestion des pêcheries (Figure 62).

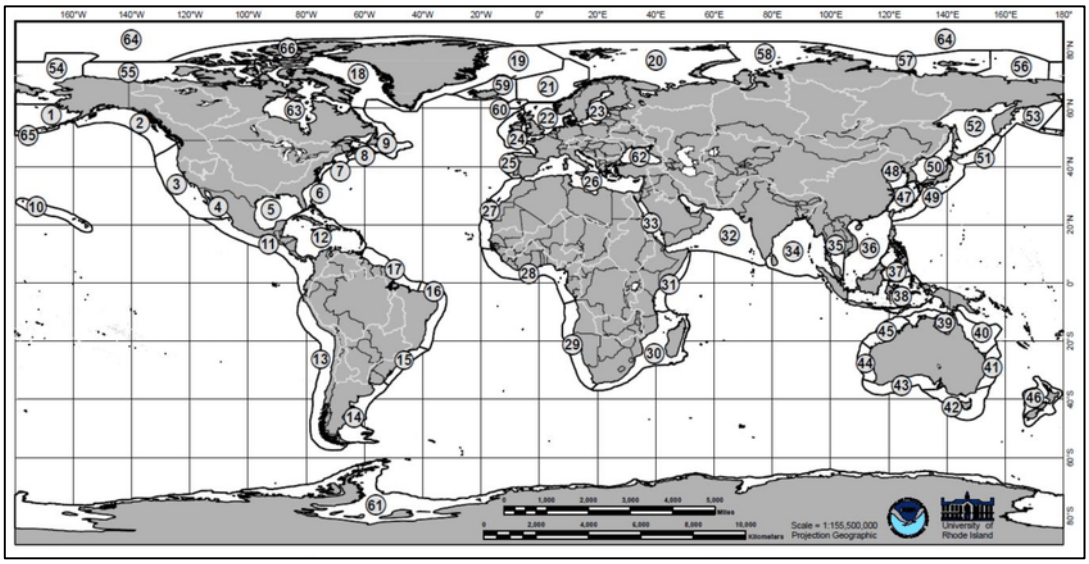


Figure 62 : Large Marine Ecosystems (Sherman, 2005)

- Marine Ecoregions of the World (MEOW) (Spalding et al., 2007)

Considérant que les LME sont principalement basés sur des avis qualitatifs d'experts sans définition quantitative, ne répondant pas au critère de reproductibilité et s'appuyant principalement sur des espèces marines exploitées, Spalding et ses collaborateurs (2007) proposent une nouvelle classification biogéographique qui s'appuie sur un système hiérarchique basé sur la composition taxonomique, les motifs de dispersion des espèces et les motifs évolutifs. Elle est également limitée aux zones de plateau continental. Trois unités hiérarchiques sont définies : les royaumes, les provinces et les écorégions.

- Global Open Oceans and Deep Seabed (GOODS) (Vierros et al., 2008).

Les régions GOODS couvrent l'ensemble des aires océaniques à la différence des MEOW. Ces régions divisent l'océan au-delà du plateau continental en provinces biogéographiques, en fonction de variables environnementales et d'informations biologiques. La zone pélagique est divisée en 30 provinces biogéographiques, en grande partie sur la base des propriétés des masses d'eau et des

courants. La zone benthique est quant à elle divisée en 37 provinces biogéographiques réparties en trois grandes zones de profondeur. Dix provinces hydrothermales ont également été délimitées.

- Les provinces biogéochimiques de (Longhurst, 2007)

Dans son ouvrage « *Geography of the sea* » Longurst (2007) propose une classification de l'océan en provinces biogéochimiques, en s'appuyant sur un ensemble de variables environnementales (température de surface, profondeur de la couche de mélange, dynamique des nutriments et circulation océanique) et sur l'écologie du phytoplancton. En intégrant ces données, il définit quatre biomes (le biome polaire, le biome des vents d'ouest, les plateaux continentaux et les régions équatoriales) principalement fondés sur les grandes caractéristiques océanographiques. Ces travaux ont par la suite été repris par Gabriel Reygondeau (2013) afin de formaliser une régionalisation abiotique dynamique réalisée sur 5 périodes temporelles (1850, 1950, 1990, 2050 et 2100) et permettre de détecter des changements dans les conditions environnementales (Reygondeau et al., 2013).

Trois approches de régionalisation biogéographique différentes peuvent être identifiées :

- La régionalisation abiotique basée sur des données environnementales physiques et chimiques. Ces dernières fournissent une description des différents types d'habitats qui caractérisent chaque région. Les données environnementales sont souvent utilisées comme proxy des données de biodiversité notamment dans les cas où les données biologiques sont peu disponibles (Dalleau et al., 2010 ; McArthur et al., 2010 ; Rees et al., 2014 ; Hogg et al., 2018). Dans cette approche, il est essentiel de comprendre en quoi les paramètres abiotiques utilisés reflètent des processus écologiques importants et s'ils constituent des proxy appropriés.

- La biorégionalisation, qui est mise en œuvre dans une grande majorité des études de biogéographie. Elle est basée sur l'étude de similarité des assemblages de taxons (espèces et genres généralement) et de leur richesse. La plupart de ces études n'établissent pas de relations avec l'environnement abiotique et s'appuient sur un pré-découpage à plus fine échelle de la zone d'étude. C'est sur la base de ce découpage que sont quantifiées les dissimilarités fauniques entre régions (Linse et al., 2006; Barnes & Griffiths, 2007; Clarke et al., 2007).

- L'écorégionalisation est une approche mixte qui cherche à identifier des écorégions qui se différencient par leurs caractéristiques biotiques et abiotiques (Koubbi et al., 2011; Leathwick et al., 2011; Foster et al., 2017; Hill et al., 2017; Pennifold et al., 2017).

La régionalisation biogéographique est aujourd'hui un outil essentiel en biologie de la conservation. Elle permet par exemple d'identifier des zones prioritaires pour la désignation potentielle d'aires marines protégées (AMP) (Rubidge et al., 2016). L'approche est particulièrement appropriée au contexte de changement climatique puisque l'un des impératifs en biologie de la conservation est

de développer des stratégies qui maximisent la résilience de systèmes naturels face aux changements environnementaux. L'approche de régionalisation permet donc d'identifier des sites de conservation prioritaires, qui peuvent répondre de manière similaire à ces changements. Elle peut également servir d'outil pour tester la pertinence du découpage des AMP afin de savoir si la diversité des espèces et des habitats est bien représenté au sein de chacune des AMP.

Des ateliers de régionalisation de l'océan Austral ont rassemblé, en 2006 (Grant, 2006) et en 2007 (SC-CAMLR-XXVI / 11), de nombreuses analyses à l'échelle circumpolaire. La démarche d'écorégionalisation est aujourd'hui encouragée par la CCAMLR pour le développement des AMP au sein de l'océan Austral.

L'océan Austral a déjà été divisé en larges régions. Dans le système des LME, l'océan Austral regroupe deux LME : la 61 située au sein de la zone CCAMLR et la 14 située en Amérique du Sud (Figure 62). Dans le système des MEOW, 21 écorégions ont été définies (Figure 63). Sur la base de données environnementales et grâce aux données satellites, Longhurst (2007) identifie des provinces biogéochimiques distinguant la convergence sud subtropicale, les eaux subantarctiques, l'Antarctique et la province polaire sud. Ce travail repris par Reygondeau et Huettmann (2014) propose des provinces biogéochimiques dynamiques pour différentes périodes allant de 1850 à 2100. Raymond (2014) propose une approche différente en appliquant une méthode de classification appliquée exclusivement à des données environnementales. Cette méthode inclut également des données de prédiction futures (Reygondeau & Huettmann, 2014).

Pour le domaine benthique, Douglass et ses collaborateurs (2014) ont réalisé une régionalisation s'appuyant sur la classification de données environnementales abiotiques et de données biologiques comme l'endémisme, les limites de répartition des espèces en profondeur ou encore les barrières biogéographiques à la dispersion. Il existe encore aujourd'hui beaucoup de lacunes dans notre connaissance de la distribution actuelle des organismes benthiques et des proxys d'habitat comme la profondeur ou la nature des sédiments sont encore largement utilisés dans la définition des AMP (Dalleau et al., 2010; McArthur et al., 2010; Sutcliffe et al., 2015). Il est donc difficile de quantifier les changements qui pourraient s'opérer dans le futur sur les communautés benthiques sur la base de ces proxys seuls.

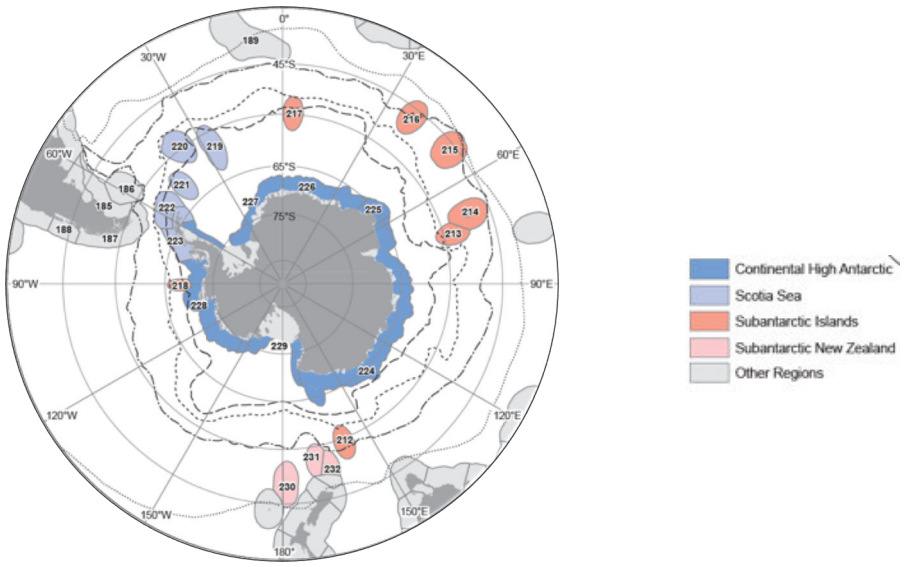


Figure 63 : Marine Ecosystems of the World (MEOW)(De Broyer et al., 2014)

Afin d'évaluer la sensibilité des espèces de l'océan Austral aux changements environnementaux, de nombreuses études ont été réalisées sur les limites physiologiques des espèces sur la base d'approches expérimentales (Ingels et al., 2012; Lohrer et al., 2013). Des modèles de distribution individuels ont également commencé à être développés (Guillaumot et al., 2018a). Cependant, la grande majorité de ces études qui s'intéressent soit aux modifications physiologiques soit à la répartition des espèces ne sont opérées qu'à l'échelle du taxon. Dans cette continuité, l'écorégionalisation apparaît donc comme une approche cohérente tout en reflétant une réalité écologique. A des échelles régionales, l'approche d'écorégionalisation a été appliquée à des assemblages de poissons (Koubbi et al., 2011; Hill et al., 2017). Elle a également été déjà utilisée à des fins de conservation dans l'océan Austral (Koubbi et al., 2016a, 2016b). Douglas et collaborateurs (2014) ont également inclus des données biologiques dans leur approche d'écorégionalisation mais exclusivement sur la base de connaissances d'experts. L'écorégionalisation est relativement difficile à mettre en place puisqu'elle requiert une quantité de données importantes. Dans l'océan Austral la distribution des données est très hétérogène principalement concentrée sur les zones peu profondes proches des stations scientifiques. Compte tenu de cette limite, la modélisation est alors couramment utilisée.

Dans ce contexte, l'objectif du présent chapitre est de proposer une écorégionalisation de l'océan Austral basée sur la distribution des faunes d'échinides qui comprennent de nombreuses espèces dans les communautés benthiques. Pour cela, l'approche, correspondant à la stratégie « prédire puis assembler », définie, selon Ferrier et Guisan (2006) a été privilégiée. Dans cette méthode, la distribution des espèces est modélisée de manière individuelle en fonction de prédicteurs environnementaux et les modèles individuels sont par la suite combinés (ici par la méthode des mélanges gaussiens ou GMM) pour identifier les différentes écorégions (Dubuis et al., 2011; Calabrese et al., 2014). Cette approche présente l'avantage d'intégrer des données de présences seules, propriété courante de la plupart des grandes bases de données et de pouvoir fournir des informations sur la composition en espèce. Cependant certaines limites doivent être notées comme

celle de ne pas modéliser les espèces rares ou encore de ne pas pouvoir assurer la transférabilité des incertitudes liées aux modèles de niche écologique MNE dans les modèles de mélange gaussien. Afin de tester la pertinence des écorégions GMM, une seconde approche a été utilisée, correspondant à la stratégie « prédire et assembler » (Ferrier & Guisan, 2006) basée sur une modélisation intégrée (méthode des GDM). Les GDM permettent d'intégrer les espèces rares au sein du processus de modélisation. Ils ne fournissent, en revanche pas d'informations sur la composition en espèce de chaque écorégion actuelle et future. Par ailleurs, cette méthode ne considère que des données de présence-absence alors que les données utilisées sont des données de présences seules, le non échantillonnage d'une espèce a donc du être considéré comme une absence.

Dans un second temps, les modèles individuels par l'approche de mélange gaussien seront projetés dans le futur afin d'estimer comment les communautés d'espèces au sein des écorégions pourraient évoluer avec les changements environnementaux futurs. Ces informations constituent un aspect fondamental pour identifier des zones de risque mais aussi pour les confronter aux politiques de conservation comme les AMP ou réserves naturelles et d'évaluer leur pertinence concernant les communautés d'échinides de l'océan Austral.

II. Matériels et Méthodes

1. Les données d'occurrence

Les données d'occurrence des espèces d'échinides utilisées proviennent de la base de données publiée par Fabri-Ruiz et ses collaborateurs (2017). Les observations pour chaque espèce ont été agrégées sur des pixels de 0.1°x 0.1°. La méthode des GMM nécessite de construire en premier lieu des modèles de distributions individuels. La méthodologie employée est schématisée en Figure 64. Les espèces dont le nombre d'occurrences agrégées était inférieur à 15 n'ont pas été retenues car inférieur à ce nombre l'ajustement du modèle n'était pas possible. Les espèces sélectionnées pour cette approche ainsi que le nombre d'occurrences associées sont présentées dans l'Appendice 9. Les données regroupent des espèces appartenant à 9 familles différentes, le nombre d'occurrences variant de 15 à 351. Pour les GDM, l'ensemble des données a été considéré (Appendice 10), seuls les sites contenant moins de 4 espèces n'ont pas été retenus pour les analyses compte tenu des faibles valeurs de déviance (Appendice 11). L'approche GMM inclut donc 40 espèces et l'approche GDM, 85. Ces espèces à l'écologie contrastée occupent des habitats et des environnements variés (David et al., 2005; Saucède et al., 2014 pour synthèse).

2. Les données environnementales

Les données environnementales utilisées ont été sélectionnées sur la base de leur pertinence écologique pour les échinides établie par de précédents travaux (David et al., 2005b). Pour les prédicteurs actuels, les variables environnementales moyennes sur la période 2005-2012 ont été extraites de la base de données de Fabri-Ruiz et collaborateurs (2017). Les projections futures basées sur le scenario RCP 8.5 du GIEC (période 2050-2099) ont été extraites de la base de données de la NOAA (https://www.esrl.noaa.gov/psd/ipcc/ocn/). Treize variables environnementales ont été sélectionnées pour les modèles individuels : la concentration en chlorophylle a, la profondeur, la

géomorphologie, l'oxygène de fond, l'amplitude de salinité de fond, la salinité de fond, l'amplitude de température de fond, l'amplitude de salinité de surface, la salinité de surface, l'amplitude de température de surface, la pente et la concentration en glace de mer (pour les espèces antarctiques exclusivement). Concernant les GDM, les variables utilisées sont : la concentration en chlorophylle a, la profondeur, la concentration en oxygène de fond, l'amplitude de salinité de fond, la salinité de fond, l'amplitude de température de fond, l'amplitude de salinité de surface, la salinité de surface, la pente, la concentration en glace de mer. Dans les deux approches, la colinéarité des données a été au préalable mesurée via le package *virtualspecies* (Leroy et al., 2016) par une corrélation de Pearson. Lorsque deux variables présentaient une valeur de corrélation supérieure à 0,7, l'un des deux prédicteurs a été retiré de la modélisation. La présence de colinéarité entre deux variables environnementales peut conduire à une identification erronée des prédicteurs les plus importants, produisant ainsi des prédictions inexactes mais aussi à de l'autocorrélation spatiale dans le modèle (Dormann et al., 2013; Guisan et al., 2017). La sélection de la variable environnementale conservée a été effectuée en fonction de la pertinence écologique du prédicteur vis à vis des échinides de l'océan Austral. Les prédicteurs pouvant traduire différent processus (perturbations, ressources, influence sur le métabolisme), cette sélection a également été réalisée afin de conserver une diversité de ces processus.

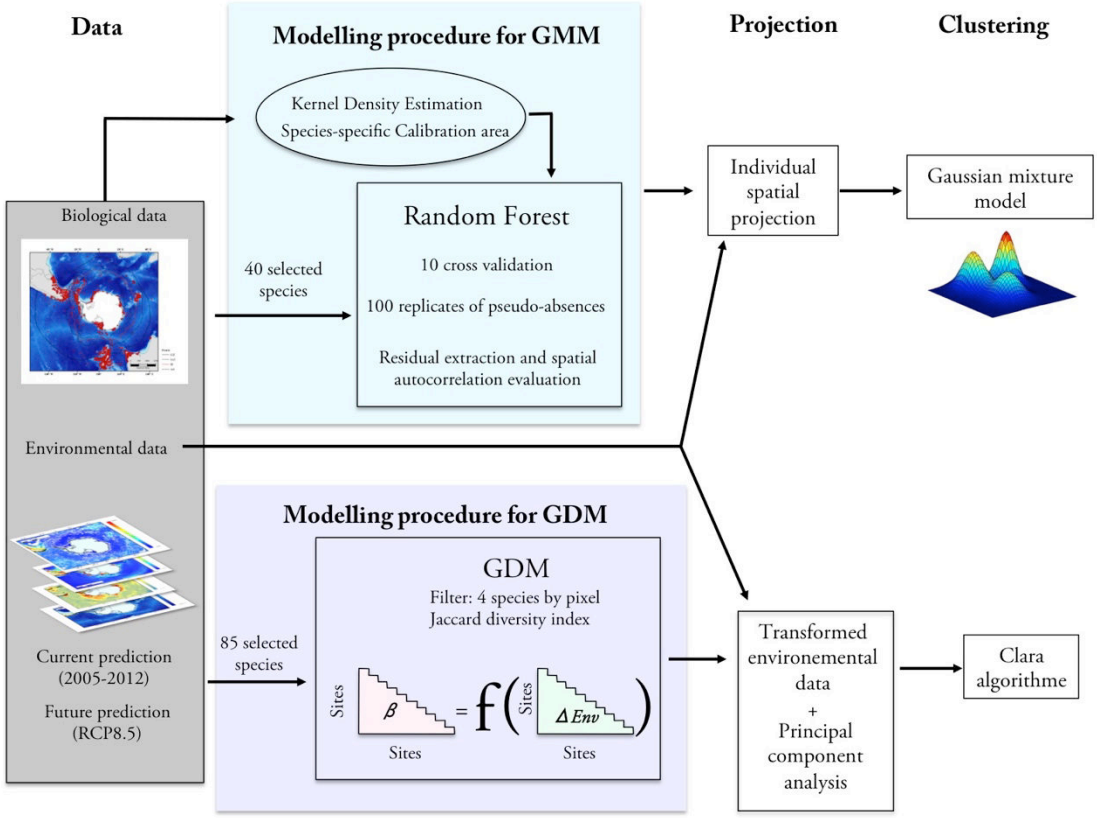


Figure 64: Détail du protocole employé pour construire l'écorégionalisation de l'océan Austral selon deux approches : L'approche de modèle de mélange gaussien (GMM) et les Generalized Dissimilarity Models GDM.

3. Modéliser puis assembler, l'approche MNE-GMM

3.1.Les modèles individuels

Dans cette étude, la méthode des Random Forest (RF) a été utilisée pour modéliser la distribution des espèces (Breiman, 2001). Les RF sont une méthode d'apprentissage automatique qui construit un ensemble d'arbres de régression. En utilisant une approche de bagging (ou bootstrap aggregation), ils forment ensuite un modèle d'ensemble. Les modèles ont été réalisés en utilisant le package *biomod 2* (Thuiller et al., 2009) sous R.3.4 (R Core Team, 2017). Les paramètres importants des RF sont mtry et ntree. « mtry » représente le nombre de variables sélectionnées de manière aléatoire à chaque séparation de l'arbre au fur et à mesure que l'arbre grandit. Il a été estimé en utilisant la fonction tuneRF du package *caret* (Kuhn, 2010). « ntree » correspond au nombre d'arbres réalisés. Le nombre d'arbres a été sélectionné en testant différentes valeurs de ntree et comparé à la performance prédictive du modèle (50, 100, 500 et 1000). La valeur par défaut de 500 a été conservée du fait du peu de différence entre les performances prédictives des modèles. L'utilisation de présences seules implique de générer un ensemble de pseudo-absences. Le nombre de pseudo-absences était égal aux nombres d'occurrences de chaque espèce (Barbet-Massin et al., 2012). Par ailleurs, les données d'occurrence pouvant être spatialement agrégées dans l'océan Austral, cela peut générer de l'autocorrélation spatiale et aussi biaiser la performance prédictive des modèles. Afin de corriger ce biais d'échantillonnage, la sélection des pseudo-absences a été pondérée grâce à une carte de Kernel Density Estimation créée à partir des occurrences de la base de données des échinides. Afin de limiter l'extrapolation, la zone de calibration a été déterminée et restreinte individuellement par la profondeur et la géographie. Les données d'occurrences et les connaissances de l'écologie des espèces ont été utilisées pour réaliser cette délimitation.

Pour chaque espèce, 70% des données ont été utilisé pour calibrer le modèle et 30% pour évaluer la performance du modèle. La performance des modèles a été évaluée à l'aide de la métrique du TSS (True Skill Statistic) (Allouche et al., 2006). Les modèles ont par la suite été projetés dans l'espace pour les conditions actuelles et les scénarios futurs. L'autocorrélation spatiale (AS) constitue un problème majeur dans les analyses spatiales en écologie (Legendre, 1993). Pour corriger l'AS dans nos modèles, plusieurs répétitions de pseudo-absences ont été générées lors de la calibration. L'AS a été par la suite quantifiée avec l'indice Moran I. Trente réplicats de pseudo-absences ont été sélectionnés avec les plus grandes valeurs du I de Moran et avec une p-value supérieure à 0,5 dans la mesure du possible.

3.2. Les Modèles de mélange gaussien (GMM)

L'utilisation de modèles de mélange a été étudiée par de nombreux auteurs (McLachlan & Peel, 2004 pour synthèse). Plusieurs lois de probabilités ont été proposées pour modéliser la distribution des composantes d'un mélange. Une des plus fréquemment utilisées pour classer des données continues demeure la loi gaussienne. Le modèle de mélange suppose que les données sont issues d'un ensemble fini de classes et que les données au sein de chaque classe peuvent être modélisées à l'aide d'une loi de probabilité, dans notre cas une distribution gaussienne. Le GMM est donc un

modèle de loi de probabilité qui consiste à supposer que les données récoltées proviennent de K sous-groupes homogènes G_1, …, G_K, la population étant considérée comme un mélange.

On suppose alors que :

Dans la population, G_i a pour données $(X_1, X_2, \dots, X_N)$, suit une loi de densité f_i.

La proportion des G_i est telle que $\pi_i (0 \leq \pi_i \leq 1;\ \sum_{i=1}^{K} \pi_i = 1)$

Alors sur l'univers complet, la variable $X_1, X_2, \dots, X_N$ suit une loi à densité de densité

$$f(x_1, \dots, x_N) = \sum_{i=1}^{K} \pi_i f_i(x)$$

Les paramètres du modèle sont :

$$\Phi = (\pi_1, \dots, \pi_N;\ \Sigma_1, \dots, \Sigma_N;\ \mu_1, \dots, \mu_N)$$

$\Sigma_1, \dots, \Sigma_N$: Les matrices de variances-covariances

$\mu_1, \dots, \mu_N$: Les moyennes

$\pi_1, \dots, \pi_N$: Les proportions de chaque gaussienne

Le GMM est un modèle à « données manquantes ». En effet, si on échantillonne dans une population formée de K sous-populations, le résultat d'un tirage i est (X_i, Z_i) où :

$X_i = x_i$ veut dire que la mesure faite vaut x_i

$Z_i = k$ indique que i appartient au k^{ième} groupe.

On a donc : $P(X_i = x_i | Z_i = k) = P_{f_k}(x_i, \alpha_k)$ où α_k est l'ensemble des paramètres de la loi de probabilité propre à la k^{ième} population, ces paramètres étant en général inconnu.

Il va donc falloir estimer les paramètres du modèle et déterminer par la suite dans le GMM, les données manquantes.

Les paramètres du modèle sont estimés par la méthode du maximum de vraisemblance. Définissons tout d'abord ce qu'est la vraisemblance. Si X suit une loi à densité, de densité $f_\theta(x)$, où θ est le paramètre inconnu de la loi, on définit la vraisemblance comme :

$$\ln(L(\theta)) = \sum_{i=1}^{n} \ln(f_\theta(x_i))$$

Maximiser la vraisemblance consiste donc à chercher les valeurs des paramètres qui maximisent la fonction L. On utilise le plus souvent le logarithme de la vraisemblance plus simple à calculer. Les valeurs des paramètres sont alors calculées en annulant la dérivée de la log-vraisemblance par rapport à tous les paramètres.

$$\frac{\partial \ln(L)}{\partial \theta}(\hat{\theta}) = 0$$

Dans le cas des mélanges gaussiens, le nombre de paramètres à estimer est particulièrement important (puisqu'à chaque gaussienne sont associées une espérance, une matrice de variance-covariance et la proportion du mélange) et la vraisemblance difficile à maximiser. Pour pouvoir ce faire, on utilise l'algorithme itératif d'Expectation-Minimization ou encore EM. Chaque itération consiste en une étape E et une étape M.

Soit les observations $X = X_1, \dots, X_n$ indépendantes identiquement distribuées (i.i.d), on note les données manquantes, aussi appelées cachées, $Z = Z_1, \dots, Z_n$, en rappelant que $\mathrm{P}(X_i = x_i | Z_i = k)$ est la probabilité que $X_i = x_i$ appartienne à la k$^{\text{ième}}$ gaussienne. La connaissance de ces données manquantes rendrait donc possible la maximisation de la vraisemblance des données complètes. L'étape d'espérance (E) se sert alors initialement d'une valeur de θ_0, une valeur arbitraire de θ potentiellement très éloignée de la réalité, pour estimer Z. On estime Z en calculant l'espérance de la vraisemblance $E_{Z|X,\theta_0}(\log(X, Z|\theta_0)$. Les valeurs de $\hat{Z}$ sont alors utilisées pour maximiser la vraisemblance (Etape de maximisation, M) pour estimer les nouvelles valeurs de paramètres θ_1. Les paramètres trouvés en M sont alors de nouveau utilisés comme point de départ pour estimer de nouvelles données manquantes.

L'algorithme des GMM a été appliqué à l'ensemble des projections actuelles et futures obtenues à l'aide des MNE individuels. Les données générées par GMM sont caractérisées par des clusters centrés sur leur moyenne. Les caractéristiques géométriques (forme, volume, orientation) des clusters sont donc déterminées par les matrices de variances-covariances $\boldsymbol{\Sigma}$, qui peuvent également être paramétrées pour imposer des contraintes entre les composants. Le type de modèle utilisé a été déterminé par les valeurs de BIC (critère d'information bayésien) les plus élevées obtenues (Appendice 12). Le modèle VII (volume des clusters égaux, forme et orientation des clusters identiques) a été retenu. Lorsqu'on réalise un modèle de mélange gaussien, le nombre de composantes du mélange peut ne pas être égal au nombre de clusters, c'est-à-dire qu'un cluster sera parfois mieux représenté par un mélange de mixtures que par une seule distribution normale (Baudry et al., 2010). Le nombre optimal de clusters a donc été déterminé en fusionnant successivement les clusters. A chaque étape, les deux composantes du mélange à fusionner sont choisies afin de minimiser l'entropie du regroupement résultant (Appendice 13). L'ensemble de ces analyses a été réalisé à l'aide du package *mclust* (Fraley & Raftery, 2006)

4. Modéliser et assembler, l'approche des Generalized Dissimilarity Model (GDM)

Les GDM permettent de modéliser la dissimilarité compositionnelle en fonction de la dissimilarité environnementale (Figure 64) (Ferrier et al., 2007). Pour cela, les GDM réalisent une régression d'une matrice de dissimilarité compositionnelle qui représente les dissimilarités en espèces entre les sites *i* et *j* en fonction d'une matrice contenant les dissemblances environnementales entre les sites correspondants. Cette régression peut s'écrire sous la forme :

$$d_{ij} = a_0 + \sum_{p=1}^{n} a_p |x_{pi} - x_{pj}|$$

n : Les variables environnementales de x_1 à x_n

Les GDM permettent de prendre en compte deux types de non linéarité. Premièrement, la plupart des mesures de dissimilarité sont bornées entre 0 et 1. Par conséquent, la relation entre la dissimilarité et la distance environnementale par paires de sites est nécessairement curviligne lorsque les valeurs de dissimilarité sont élevées. Deuxièmement, le taux de renouvellement des espèces le long d'un gradient environnemental est supposé constant dans une approche linéaire, bien qu'en réalité il puisse varier le long du gradient. On utilise pour cela une fonction de lien pour définir la relation entre la réponse prédite μ (ici la dissimilarité compositionelle entre les paires de sites) et une combinaison de prédicteurs η.

On a ainsi :$\mu = 1 - e^{-\eta}$

Concernant le renouvellement non constant le long du gradient environnemental, les GDM transforment chaque variable prédictive par l'estimation itérative du maximum de vraisemblance et l'utilisation des I-splines qui sont flexibles et positivement monotones (Ferrier et al., 2007). Les I-splines sont des fonctions de régression partielle qui montrent l'importance de l'effet de chaque variable prédictive sur la dissemblance lorsque toutes les autres variables sont maintenues constantes. Les GDM ont été exécutés sous R en utilisant le package *gdm* (Manion et al., 2016).

Les données environnementales ont été transformées en utilisant les fonctions ajustées par le modèle et une analyse en composante principale leur a été appliquée pour réduire la dimensionnalité. Le découpage des écorégions a ensuite été réalisé par une approche de clustering à l'aide de l'algorithme Clara, qui applique l'algorithme pam de manière répétée à un grand nombre d'échantillons prélevés aléatoirement dans le jeu de données (Kaufman & Rousseeuw, 1990). Il peut ainsi s'accommoder d'un grand jeu de données. Dans cette approche, le centre du cluster est défini par un des objets du groupe pour lequel la dissimilarité moyenne avec tous les autres membres du groupe est minimale. Il correspond au point le plus central du cluster. Cette approche est moins sensible aux valeurs aberrantes comparées au k-means. Afin de déterminer le nombre de clusters, l'approche de la statistique du gap a été utilisée (Appendice 14). Elle compare la variation totale intra-cluster pour un nombre différent de clusters avec leurs valeurs attendues sous la distribution de l'hypothèse nulle des données (Tibshirani et al., 2001). La détermination du nombre de clusters a été réalisée grâce au package *factoextra* (Kassambara & Mundt, 2016) et appliquée avec le package *cluster* (Maechler et al., 2012)

III. Résultats

1. Les écorégions

Le nombre d'écorégions retenu avec la méthode des GMM et des GDM est respectivement de dix et de sept (Figure 65). Avec les GMM, 3 écorégions antarctiques sont identifiées, #1, #3 et #8 et bien individualisées des 5 écorégions subantarctiques, #2, #5, #6, #7 et #10. La partie nord du plateau des Kerguelen, les îles Marion Prince Edward, la Géorgie du Sud et les zones peu profondes du plateau de Campbell forment une seule et même écorégion (#7). Les zones profondes (500 à 2 500 m) forment trois écorégions distinctes, #4, #5 et #9. Le nord du plateau de Campbell et le plateau argentin forment deux écorégions distinctes, les #10 et #6 respectivement. Enfin,

l'écorégion #2 correspond aux zones de pente subantarctique que l'on retrouve notamment en Amérique du Sud, sur la zone sud du plateau des Kerguelen et sur le plateau de Campbell. La méthode des GDM présente des résultats similaires avec trois écorégions antarctiques (#4, #6 et #7) bien individualisées de trois écorégions subantarctiques (#1, #2, #3). Les plateaux argentin et de Campbell font partie de la même écorégion (#3). Les zones de plateau et de pentes profondes subantarctiques forment l'écorégion #2. La Géorgie du Sud appartient à l'écorégion #4 et la partie sud du plateau des Kerguelen à l'écorégion #5 qui montrent toutes deux des affinités avec l'Antarctique.

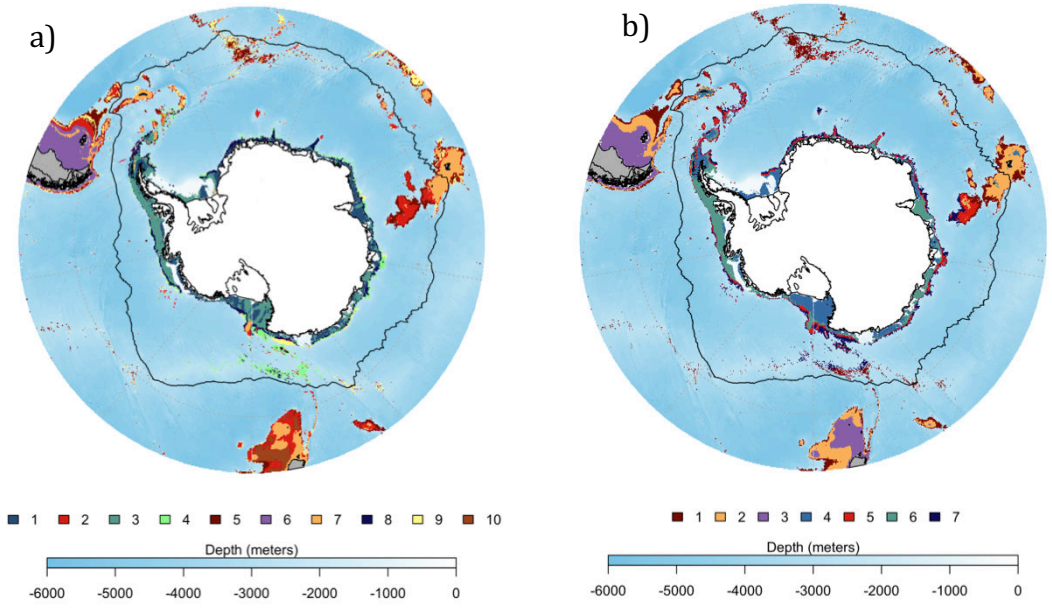


Figure 65 : Ecorégions actuelles des échinides calculées par l'approche GMM (a) et GDM (b).

2. Caractéristiques environnementales

Les écorégions #1 et #3 calculées par les GMM sont principalement caractérisées par des profondeurs allant de 0 à 1 000 mètres, la présence de fortes concentrations de glace de mer et de faibles températures de fond (Figure 66), ainsi que par leurs caractéristiques géomorphologiques (Figure 67). L'écorégion #1 est principalement constituée de bancs tandis que l'écorégion #3 présente des caractéristiques géomorphologiques variées (bancs, canyons, bassins profonds de plateau et haut de pente). L'écorégion #8 présente des caractéristiques similaires aux écorégions #1 et #3 à l'exception de la profondeur, plus importante (entre 1 000 et 2 500 m). Les écorégions #2, #4, #5 et #9 correspondent à des zones profondes de pente (inférieures à 1 500 mètres), mais se différencient par leurs caractéristiques géomorphologiques. L'écorégion #2 comprend principalement des zones de plateau et de talus, l'écorégion #4 des fonds à forte rugosité et de haut de pente, l'écorégion #5 des fonds à forte rugosité de talus, et l'écorégion #9 une grande variété de caractéristiques géomorphologiques (>4) mais principalement les zones de pente. Le plateau argentin (écorégion #6) est une zone peu profonde avec de faibles valeurs de salinité de fond et de

fortes valeurs de température de surface (SST= Sea surface temperature en anglais) et d'amplitude de SST. Enfin, l'écorégion #7 subantarctique correspond principalement à une zone peu profonde de plateau océanique.

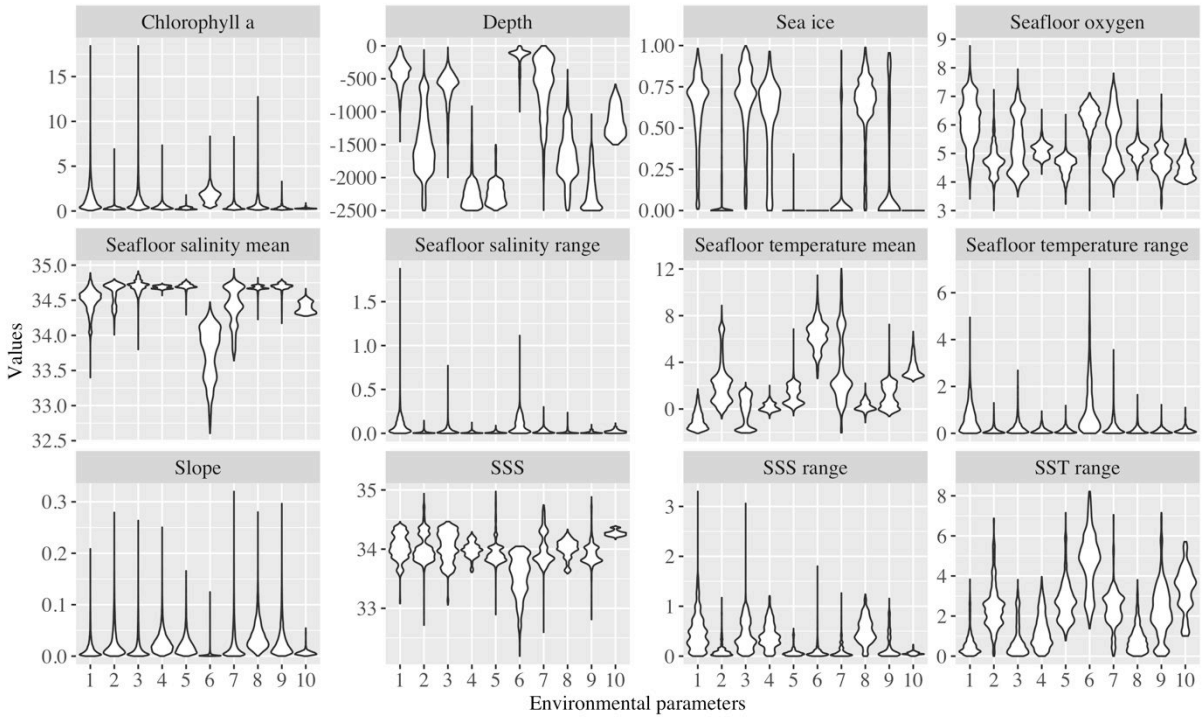


Figure 66 : Caractéristiques environnementales des écorégions calculées par la méthode des GMM.

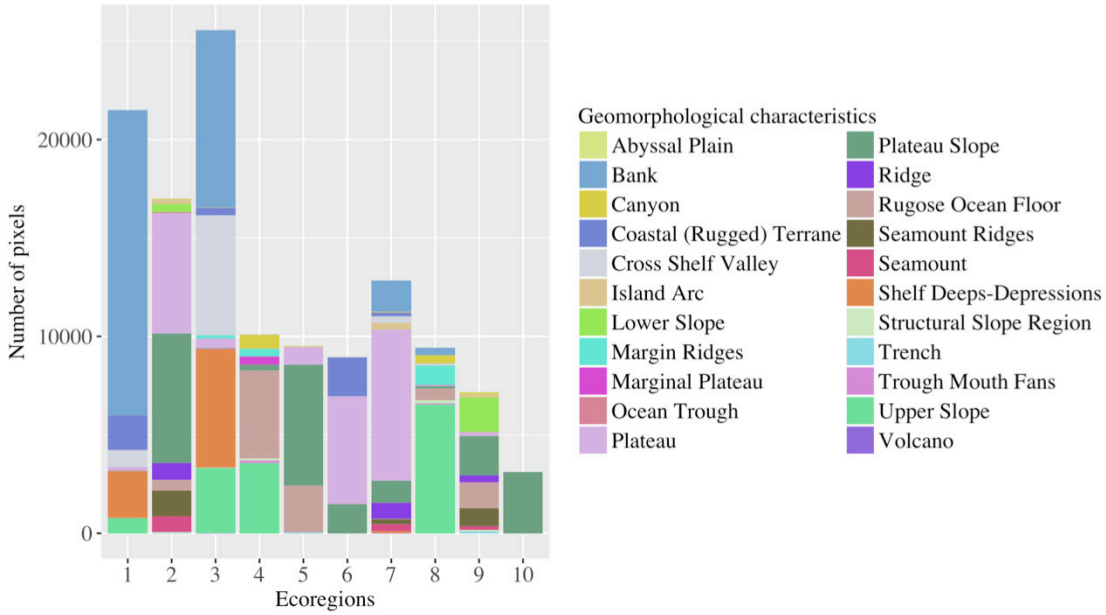


Figure 67 : Proportion en nombre de pixels des caractéristiques géomorphologiques de chaque écorégion.

A titre de comparaison, pour évaluer les caractéristiques environnementales contribuant le plus aux écorégions calculées par la méthode des GDM, de nouveaux modèles ont été exécutés en

supprimant à chaque fois un prédicteur différent. Chacun de ces modèles partiels a été comparé à la variance du modèle GDM complet.

Les variables environnementales qui expliquent le mieux la composition en espèces d'échinides sont la température de fond avec plus de 30% de contribution, suivie de la profondeur, de l'amplitude de salinité de surface, de la glace de mer et de la pente (Figure 68). La chlorophylle a, la salinité de fond, l'amplitude de température de fond, l'amplitude de salinité de fond et l'oxygène de fond contribuent de manière négligeable. L'impact de la profondeur sur la composition des communautés d'échinides augmente avec de faibles profondeurs (Figure 69). La température de fond a un effet important pour des températures supérieures à 0°C. L'amplitude de salinité de surface et la salinité de surface influencent la composition des communautés sur des fortes valeurs, supérieures à 1 et 34,5 psu respectivement. Les fortes valeurs de pente sont également associées à des changements dans les communautés d'espèces. L'amplitude de salinité de fond et la concentration en oxygène de fond n'ont pas été retenues par le modèle du fait d'une contribution très faible.

Les écorégions exclusivement antarctiques (#4, #6) sont caractérisées par une forte concentration de glace de mer et des profondeurs comprises entre 0 et 1 000 mètres (Figure 70). L'écorégion #1 correspond principalement aux zones subantarctiques s'étendant au-delà de 1 500 mètres de profondeur où les données de chlorophylle, d'amplitude de température et de salinité sont relativement faibles. L'écorégion #3, comme pour les GMM, est caractérisée par de fortes profondeurs (>1 000m) et de fortes températures de fond. L'amplitude de profondeur de l'écorégion #2 est relativement importante (de 0 à 1 500 mètres). Les écorégion #5 et #7 situées au sud du Front Polaire montrent des profondeurs relativement importantes (>1 000 m) et de fortes concentrations en glace de mer.

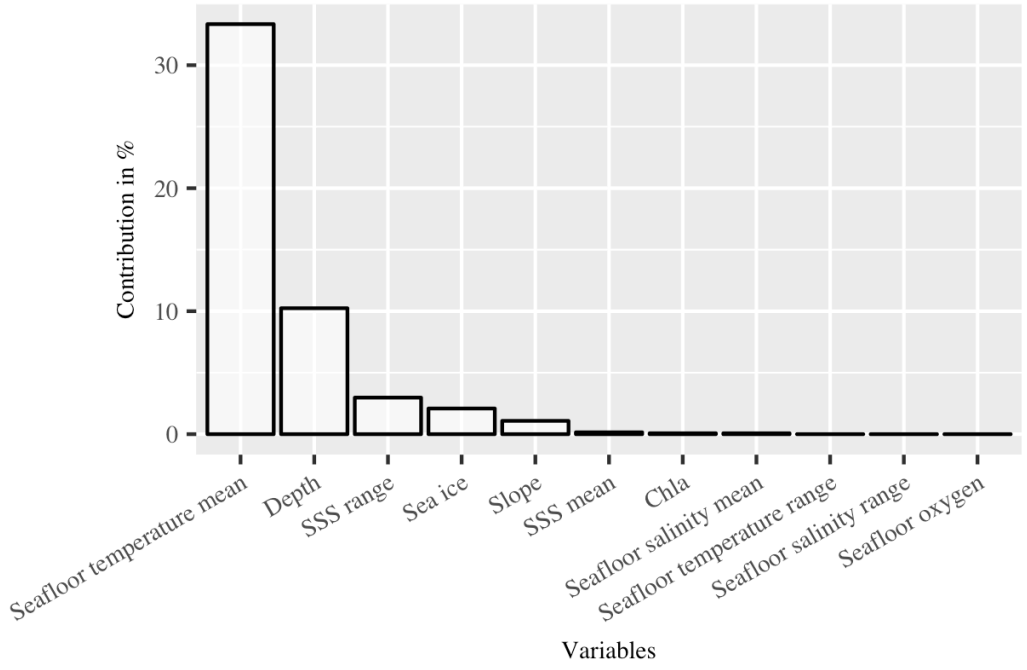


Figure 68 : Contribution des variables environnementales aux modèles GDM

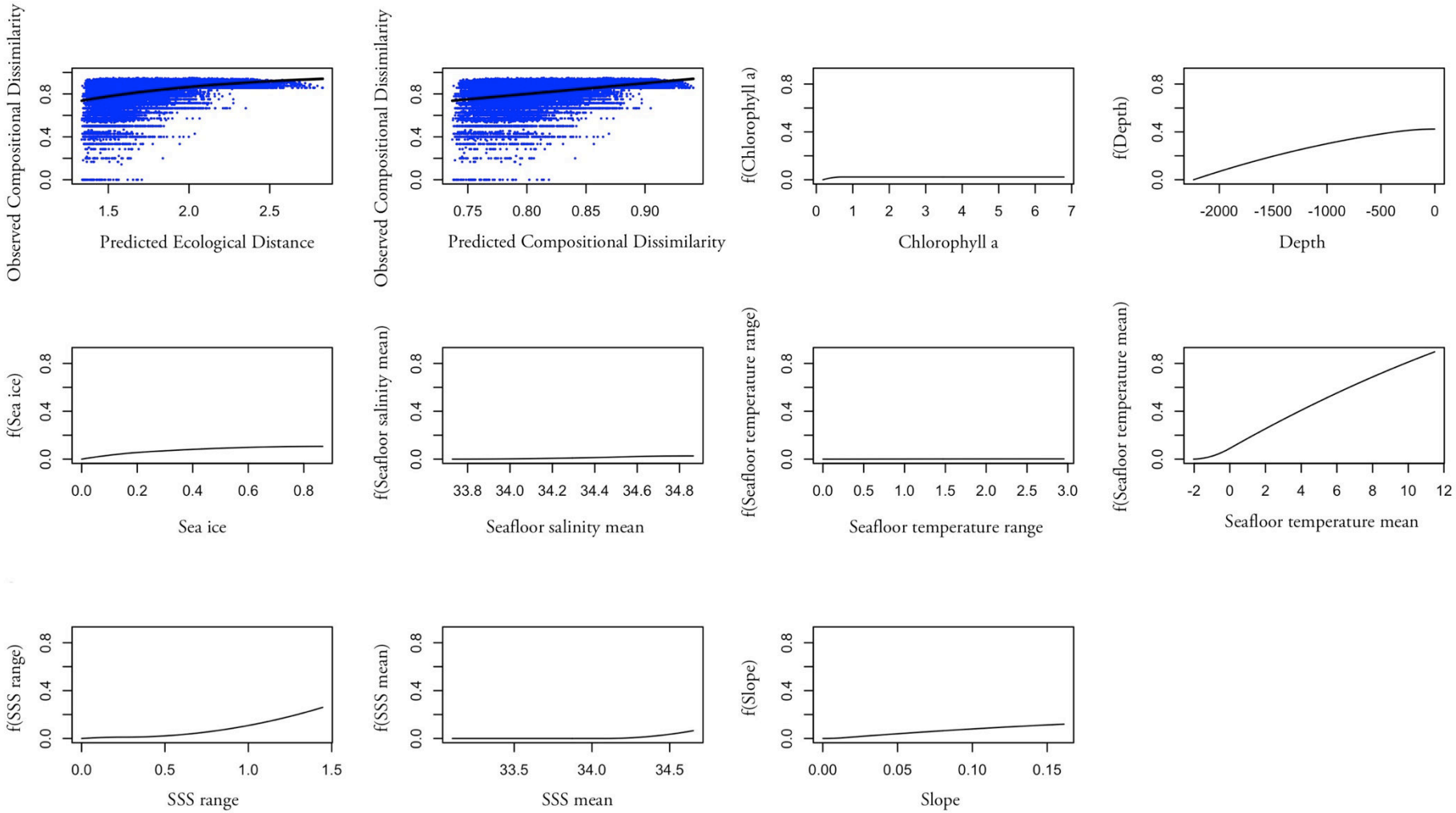


Figure 69 : Ajustement des splines possédant un coefficient non nul. La hauteur maximale de chaque spline indique l'amplitude du turnover des espèces le long de ce gradient et correspond ainsi à l'importance relative de ce prédicteur au changement de composition d'espèces. La forme indique comment le turnover des espèces varie le long de ce gradient.

3. La composition faunique des écorégions

La composition des communautés d'échinides de chaque écorégion est détaillée en Figure 71. Les écorégions #1 et #3 sont caractérisées par des communautés d'échinides similaires, composées d'espèces exclusivement antarctiques ainsi que d'espèces ayant une large distribution latitudinale (antarctique à tempéré froid). Parmi celles-ci, les espèces antarctiques *Abatus nimrodi*, *Abatus shackeltoni*, *Abatus curvidens, Abatus ingens, Abatus elongatus*, *Amphineustes similis* et *Tripylus abatoides* sont distribuées de façon similaire dans les écorégions #1 et #3. En revanche, les espèces antarctiques *Notocidaris platyacantha*, *Ctenocidaris gigantea*, *Brachysternaster chesheri*, *Amphipneustes lorioli*, *Amphipneustes rostratus*, *Ctenocidaris perrieri, Notocidaris gaussensis*, *Ctenocidaris speciosa*, *Sterechinus neumayeri*, *Rhynchocidaris triplopora* et *Ctenocidaris spinosa* sont préférentiellement distribuées dans l'écorégion #1, pourtant moins vaste. Les espèces ayant des affinités pour des profondeurs plus importantes sont également trouvées dans l'écorégion #8 comme *Ctenocidaris, speciosa*, *Rhynchocidaris triplopora* ou encore *Ctenocidaris gigantea*. L'écorégion #10 est principalement caractérisée par *Abatus Philipii* et *Hygrosoma luculentum*. Les écorégions #5 et #9 présentent exclusivement des probabilités presque nulles et semblent non favorables à l'ensemble des espèces considérées. Des espèces comme *Sterechinus diadema*, *Ctenocidaris rugosa* ou encore *Abatus philipii* sont trouvées dans de multiples écorégions. L'écorégion #7 est caractérisée par la présence à la fois d'espèces tempérées froides notamment *Dermechinus horridus* et d'espèces ayant une distribution plus large comme *Ctenocidaris speciosa* et *Ctenocidaris nutrix*. Enfin, l'écorégion #4 est principalement occupée par *Sterechinus dentifer* et plus faiblement par *Ctenocidaris speciosa*, *Sterechinus diadema*, *Notocidaris mortenseni*, *Ctenocidaris gigantea* et *Brachysternaster chesheri*.

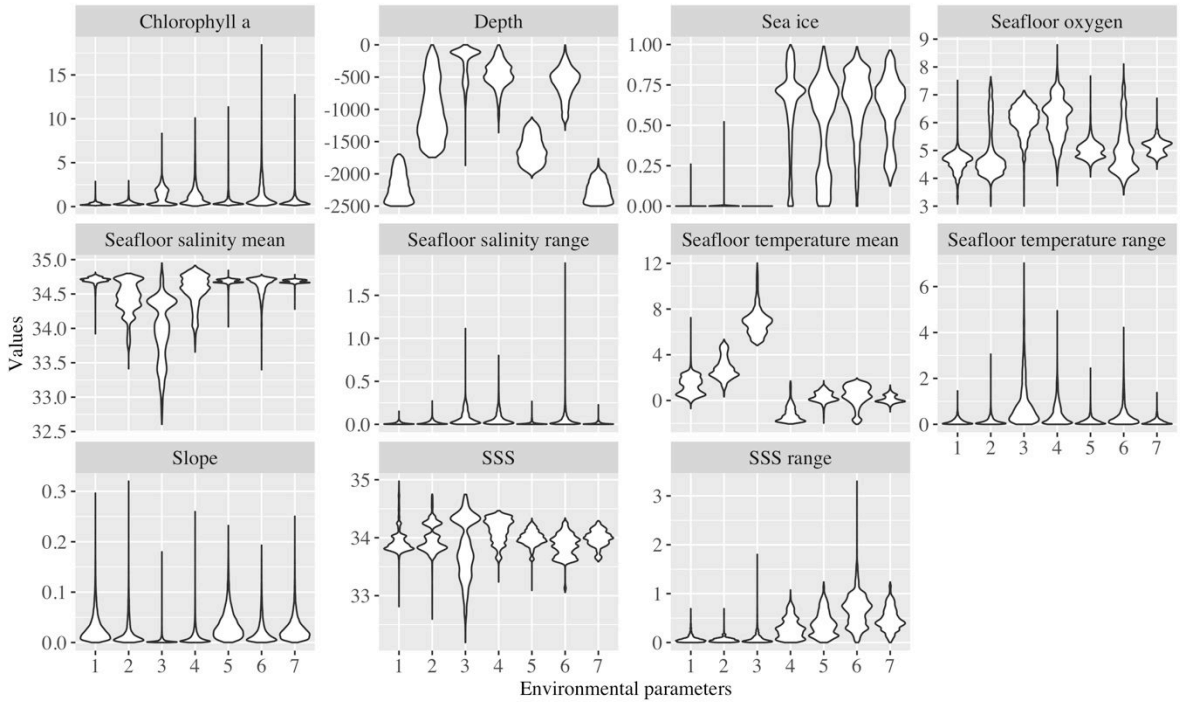


Figure 70 : Caractéristiques environnementales des écorégions calculées par les GDM.

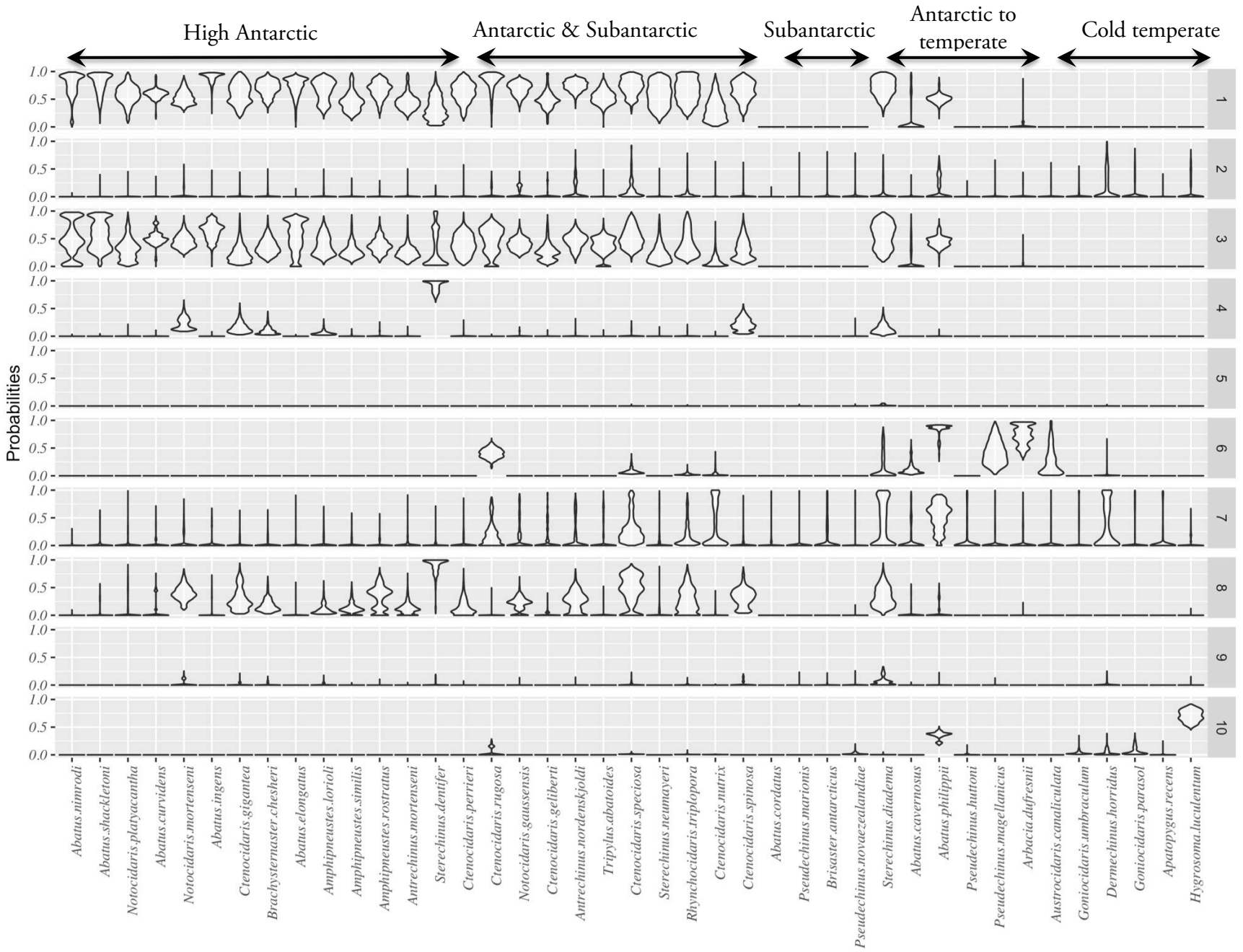


Figure 71 : Distribution des probabilités de présence de chaque espèce au sein de chaque écorégion modélisée par la méthode des GMM. Les échinides ont été regroupés selon leur distribution latitudinale indiquée dans la partie supérieure de la figure.

4. Impact des changements environnementaux futurs sur les écorégions

Le pourcentage de changement des communautés entre les modèles actuels et futurs a été calculé en mesurant la distance euclidienne entre les probabilités de présence actuelles et futures de toutes les espèces pour chacun des pixels. Elle a ensuite été divisée par la racine carré du nombre total d'espèces.

$$Pourcentage\ de\ changements = \frac{\sqrt{(A_1 - F_1)^2 + (A_2 - F_2)^2 + \cdots + (A_n - F_n)^2}}{\sqrt{N}} \times 100$$

A_n : Probabilité de présence actuelle de l'espèce n

F_n : Probabilité de présence future de l'espèce n

N : Nombre total d'espèces

La Figure 72 met en évidence le pourcentage de changements dans les communautés au sein de chaque écorégion. Des modifications sont attendues pour l'ensemble des écorégions, les plus impactées étant les écorégions #6 et #7 avec plus de 50% de changements. Les écorégions #2, #5 et #9 ont des valeurs qui oscillent entre 30 et 50% et les écorégions #1, #3, #4, #8 et #10 entre 20 et 40% en moyenne. La Figure 73 montre que l'ensemble des écorégions de l'océan Austral devrait subir des modifications dans sa composition en espèces. Ces modifications pourraient être supérieures à 50% pour la zone Magellanique, la partie nord du plateau des îles Kerguelen et une partie du plateau de Campbell (#6, #7). Des modifications de 20 à 50% pourraient se produire pour une grande majorité de la zone Antarctique (Ecorégions #1, #3, #8), la zone sud des îles Kerguelen et le plateau de Campbell (#2) et les zones de pentes profondes (#4, #9). Seules quelques régions Antarctiques semblent stables avec moins de 20% de changements.

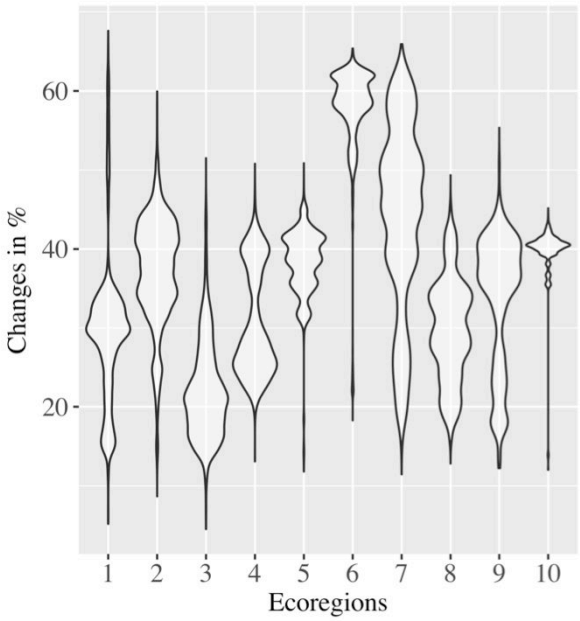


Figure 72 : Proportion de changements des communautés au sein de chaque écorégion

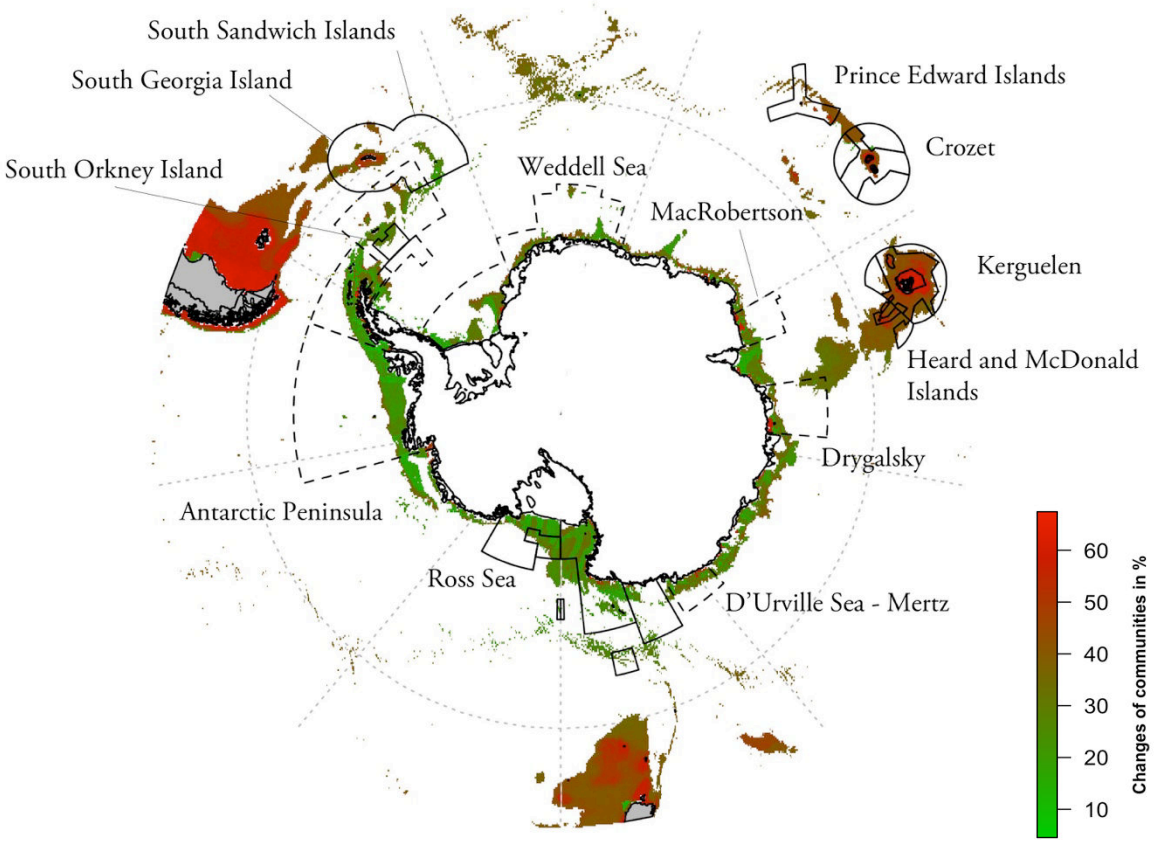


Figure 73 : Stabilité des écorégions face aux changements environnementaux prédits (scénario RCP 8.5) calculée à partir de la distance euclidienne entre probabilités de présence de toutes les espèces de chaque pixel, entre projections actuelles et futures. Les lignes en pointillées correspondent aux AMP en cours de négociations et les lignes pleines celles qui sont actuellement reconnues au sein de la zone CCAMLR

5. Ecorégions et AMP

Une grande majorité des AMP actuelles et en négociations recoupent la zone de projection des écorégions (Appendice 15). Kerguelen, Heard, MacDonald et D'Urville-Mertz recoupent à plus de 40% la zone de projection. En moyenne, le pourcentage de recoupement se situe entre 20 et 30% pour la Mer de Ross, les Îles Orcades du Sud, les îles Prince Edward, la Péninsule Antarctique, Drygalski et MacRobertson. Les valeurs les plus faibles sont observées pour Crozet, la Géorgie du Sud et les îles Sandwich du Sud (< 20%). Sur ce pourcentage de recoupement deux aspects peuvent être mis en évidence. Tout d'abord, la représentativité des écorégions sur l'ensemble du réseau d'AMP de l'océan Austral (Figure 74). Les écorégions #6 et #10 ne recoupent aucune AMP, étant en dehors de la zone de la convention CCAMLR. Les autres écorégions sont en revanche présentes de manière relativement équivalente sur l'ensemble des AMP. Par ailleurs, la Figure 75 montre la proportion de chaque écorégion au sein de chaque AMP. Les AMP subantarctiques, Kerguelen, Heard et MacDonald, Crozet, la Géorgie du Sud et les îles Sandwich du Sud sont caractérisées par les écorégions #2, #5, #7 et #9. La mer de Ross et la Péninsule Antarctique sont composées à plus de 75% des écorégions antarctiques (#1, #3 et #8). Les AMP MacRobertson et d'Urville-Mertz

montrent des compositions fauniques et environnementales similaires principalement antarctiques également. En revanche, l'AMP Est Antarctique Drygalski recoupe à la fois des écorégions antarctiques (#1, #3 et #8) et des écorégions associées à la partie sud du plateau des îles Kerguelen (#2 et #5).

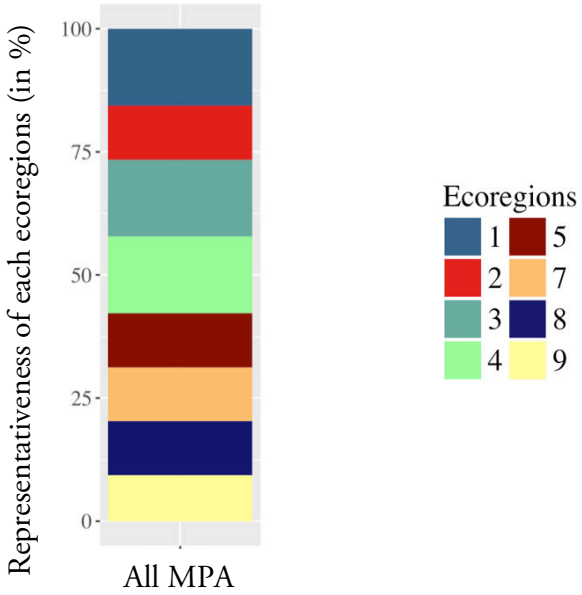


Figure 74 : Représentativité des écorégions (en %) sur l'ensemble du réseau d'Aires Marines Protégées de l'océan Austral.

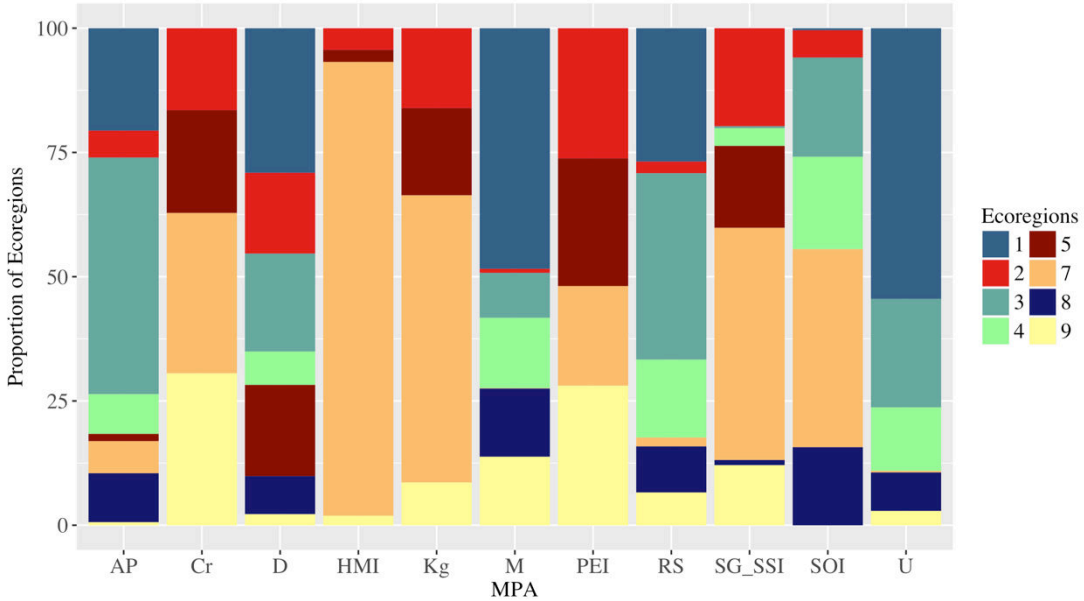


Figure 75 : Proportion de chaque écorégion au sein de chaque AMP de la zone CCAMLR (en %) (PEI = îles Prince Edward, HMI = îles Heard et MacDonald, Cr = Crozet, Kg = Kerguelen, RS = Mer de Ross, SOI = Îles Orcades du Sud, SG_SSI = Géorgie du Sud et les îles Sandwich du Sud) et en cours de négociation (AP = Péninsule Antarctique, U = Urville, D = Drygalski, M = MacRobertson.

Les changements dans les communautés au sein des AMP actuelles apparaissent relativement importants (Figure 73 et Figure 76). Les îles subantarctiques Prince Edward, Crozet, Kerguelen, Heard et MacDonald recoupent l'écorégion #7 où de forts changements devraient être observés avec des pourcentages supérieurs à 40%. La mer de Ross nouvellement mise en place devrait observer des modifications de 20 à 40% des communautés ce qui correspond aux valeurs moyennes observées pour les écorégions #1 et #3. On retrouve des valeurs moyennes identiques en Géorgie du Sud, dans les îles Sandwich ou encore les îles Orcades du Sud. Quant aux AMP qui font actuellement l'objet de négociations, elles devraient, de manière identique aux précédentes AMP, subir des changements en moyenne de 40% mais pouvant atteindre 60%, comme dans le cas de MacRobertson en Est Antarctique qui est certainement lié aux fortes valeurs observées au niveau de l'écorégion #1.

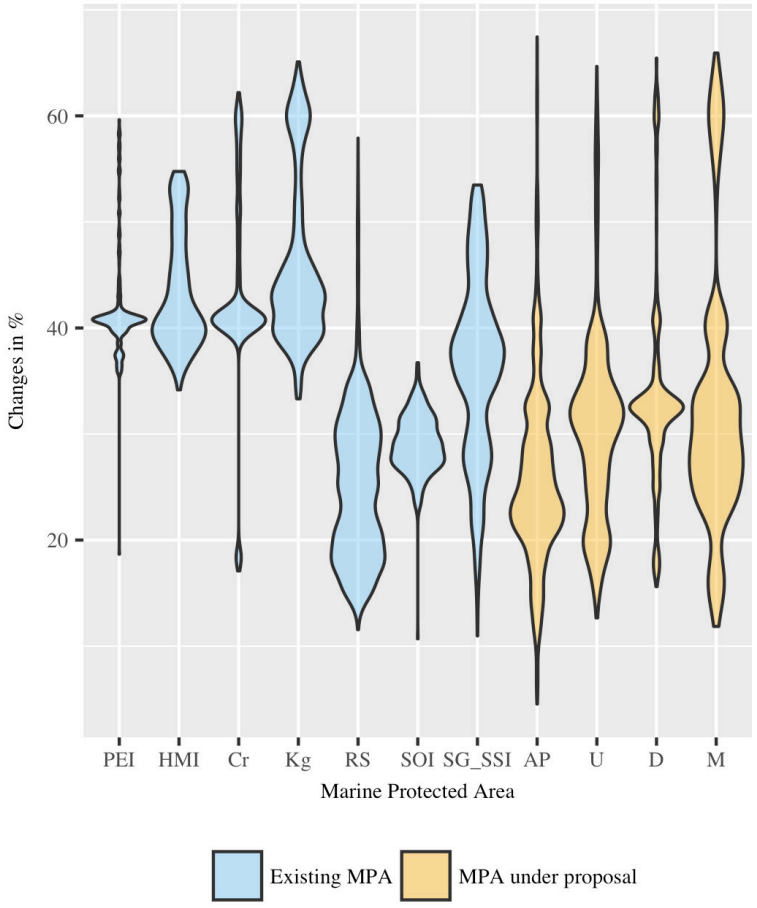


Figure 76 : Pourcentage de changements des communautés au sein des Aires Marines Protégées actuelles (PEI = îles Prince Edward, HMI = îles Heard et MacDonald, Cr = Crozet, Kg = Kerguelen, RS = Mer de Ross, SOI = Îles Orcades du Sud, SG_SSI = Géorgie du Sud et les îles Sandwich du Sud) et en cours de négociation (AP = Péninsule Antarctique, U = Urville, D = Drygalski, M = MacRobertson).

IV. Discussion

1. Pertinence des écorégions et comparaison entre méthodes (GMM et GDM)

La définition des assemblages d'espèces constitue un aspect fondamental pour mieux comprendre la composition des communautés et des facteurs environnementaux associés mais aussi pour révéler les grands motifs de distribution biogéographiques (Hill et al., 2017). Nous avons pu, dans cette étude, fournir pour la première fois une régionalisation de l'océan Austral basée sur des organismes benthiques à la distribution souvent fragmentée et aux données de distribution hétérogènes, tout en prenant en compte les facteurs environnementaux associés.

L'écorégionalisation par la méthode des GMM est globalement bien confortée par la méthode des GDM comme le démontrent les fortes similitudes observées. En effet, les écorégions Antarctiques (GMM : #1 et #3 ; GDM : #4 et #6) sont bien individualisées des écorégions Subantarctiques (GMM : #2, #6, #7 et #10 ; GDM : #2 et #3). Sur la zone Subantarctique, le plateau des Kerguelen montre un chevauchement important entre les deux approches (GMM : #7 ; GDM : #2) composés, d'après l'approche GMM, d'espèces exclusivement subantarctiques comme *D. horridus*, ou encore endémiques de cette région telle que *A. cordatus* (Figure 71). Des espèces occupant de plus grandes gammes latitudinales sont également présentes comme *S. diadema* ou *C. nutrix*. Ces deux régions sont caractérisées par des températures positives (0 à 5°C), des profondeurs allant de 0 à 1 000 mètres et l'absence de glace de mer. Les écorégions #6 et #3 pour les GMM et GDM respectivement représentent l'écorégion du plateau Magellanique. Les profondeurs sont faibles (< 1 000 mètres) et les températures relativement fortes, supérieures à 5°C et pouvant atteindre 12°C. Les faunes d'échinides associées à cette écorégion sont *P. magellanicus*, *A. dufresnii*, *A. philippi* et *A. canaliculata*. Enfin, la zone Antarctique est bien individualisée sous la forme de deux écorégions avec, dans les deux cas, de forts recoupements notamment au niveau de la mer de Bellingshausen-Amundsen et caractérisé par des profondeurs n'excédant pas 1 000 mètres, la présence de glace de mer et de faibles températures. On trouve dans ces deux écorégions des espèces hautes antarctiques (par exemple *A. elongatus*, *C. perrieri* ou encore *C. rugosa*) mais aussi des espèces à la distribution plus large comme *S. diadema*, *C. nutrix* et *A. philippii*. Ces similitudes montrent que les deux approches arrivent à capturer de manière en partie identique les variations environnementales et les compositions d'espèces. Les différences obtenues entre les deux régions peuvent avoir des origines multiples qui sont difficiles à identifier en raison des approches de modélisation, de classification et de statistiques sous-jacentes très différentes. Malgré tout, deux facteurs principaux peuvent être identifiés. Premièrement, les deux analyses ne permettent pas de travailler avec le même nombre d'espèces. En effet, les GMM ne considèrent que les espèces les mieux échantillonnées tandis que les GDM permettent de prendre en compte des espèces plus rares ou moins bien renseignées. En revanche, avec les GDM, il est difficile d'avoir des informations détaillées sur la composition en espèces de chaque écorégion pour comparaison (Marsh et al., 2010; Johnston et al., 2017; Guerin et al., 2018). Deuxièmement, les variables environnementales utilisées diffèrent légèrement entre les deux approches puisque les GDM ne permettent pas d'intégrer des variables catégorielles comme la géomorphologie, ce qui peut expliquer les différences obtenues.

Du fait de l'accessibilité à la composition en espèces de chaque écorégion, les GMM ont été privilégiés pour évaluer les modifications liées aux changements environnementaux. Plus spécifiquement aux GMM, le découpage semble montrer que les changements dans les communautés d'espèces et dans les conditions environnementales entre les écorégions sont moins contraints par la présence du Front Polaire mais davantage par la présence du Front Sud du CCA. Il semble exister des affinités fauniques entre l'Arc de la Scotia et l'Amérique du Sud ainsi qu'avec les îles subantarctiques. De précédentes études ont non seulement relevé que les fronts marins ne faisaient pas forcément preuve d'une perméabilité totale (Clarke et al., 2005; Fraser et al., 2017) mais aussi que la présence de connexions fauniques via l'Arc de la Scotia existait bel et bien (de Moura Barboza et al., 2011; Àngel & Cantero, 2017). L'analyse des variables environnementales a révélé une forte contribution de la profondeur à la délimitation des écorégions, ce qui tend à confirmer aussi l'importance de la profondeur pour la distribution des espèces d'échinides (Brey & Gutt, 1991; Jacob et al., 2003; David et al., 2005b; Pierrat et al., 2012b). La température de fond apparait également comme un facteur structurant des communautés de l'océan Austral. Les espèces associées aux écorégions Antarctiques sont capables de tolérer de très faibles températures tandis que les faunes du plateau Magellanique sont confrontées à des températures pouvant atteindre jusqu'à 12°C. La glace de mer semble jouer un rôle important, agissant comme perturbation notamment par vêlage des icebergs (Gutt, 2001). Lorsque la couverture de glace de mer est suffisamment importante, elle peut aussi jouer le rôle de filtre protecteur réduisant considérablement de potentiels dommages induits par les UV-B sur les organismes, notamment sur les larves planctoniques (Lister et al., 2010).

2. Comparaison avec les régionalisations déjà existantes pour l'océan Austral

Les écorégions apparaissent comme relativement cohérentes avec les résultats d'un précédent travail mené par Pierrat et ses collaborateurs (2013) sur les échinides de l'océan Austral (Figure 77). Cette étude s'est intéressée aux similarités fauniques des échinides entre les grandes régions de l'océan Austral. Ses auteurs ont mis en évidence que les communautés des îles Kerguelen présentaient des affinités fauniques avec la Géorgie du Sud, affinités retrouvées à travers l'écorégion #7 et qui renforcent l'idée d'une connectivité entre ces régions via le rôle du Courant Circumpolaire Antarctique qui agirait comme vecteur de dispersion entre les îles subantarctiques (Pearse et al., 2009; Moon et al., 2017; González-Wevar et al., 2018). La Géorgie du sud montre de plus faibles liens avec les îles Orcades du sud et la Péninsule Antarctique qui sont associées aux écorégions Antarctiques (#3). Il semble bel et bien exister une connexion entre le plateau de Campbell et la mer de Ross. Les écorégions #2 et #7 sur le plateau de Campbell sont retrouvées au nord de la mer de Ross. La zone Magellanique reste également bien individualisée par rapport au plateau de Campbell. Notre étude tend donc à confirmer les liens entre grandes régions de Pierrat et al., (2013), mais des précisions sont apportées sur le découpage de ces régions, comme il a été constaté à propos de la distinction de la zone sud du plateau des îles Kerguelen de la zone nord, ou encore des subdivisions observées sur le plateau de Campbell

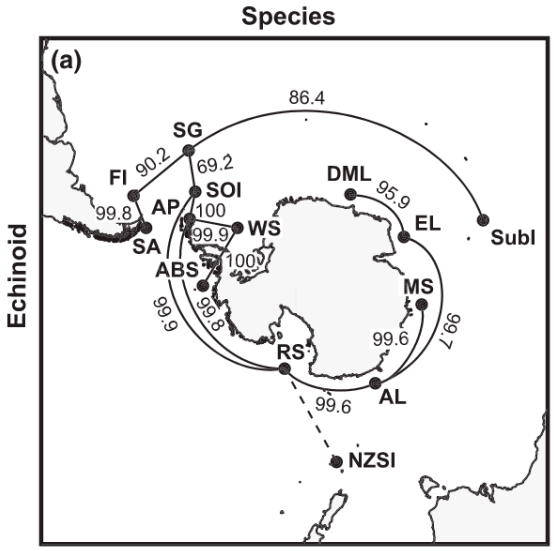


Figure 77 : Figure issue de Pierrat et al., 2013: Connexions entre régions de l'océan Austral basées sur les faunes d'échinides réalisées à l'aide de Réseaux Traversant Bootstrap. Les connexions robustes sont représentées par des lignes continues avec leurs valeurs de bootstrap associées. Les lignes pointillées correspondent aux connexions faibles.

Une grande majorité des études biogéographiques de la biodiversité benthique proposées dans l'océan Austral s'accordent à distinguer les régions antarctiques des régions subantarctiques (Linse et al., 2006; Barnes & Griffiths, 2007; Griffiths et al., 2009; Downey et al., 2012; Pierrat et al., 2013). De manière similaire aux écorégions modélisées, des connexions entre la mer de Ross et le plateau de Campbell ont été identifiées chez les bivalves et les gastéropodes à l'échelle du genre et de l'espèce (Pierrat et al., 2013) ainsi que chez les étoiles de mer pour les espèces au développement direct (Moreau et al., 2017). Les affinités entre les îles subantarctiques (Kerguelen, Crozet, PEI), l'Amérique du Sud et la Géorgie du sud ont été confirmées chez les bivalves à l'échelle du genre (Pierrat et al., 2013), les cheilostomes à l'échelle de l'espèce (Griffiths et al., 2009) ainsi que chez les étoiles de mer (Moreau et al., 2017). Les faibles liens entre la Géorgie du sud et les régions Antarctiques sont retrouvées chez les bivalves et les gastéropodes à l'échelle de l'espèce (Pierrat et al., 2013). Les motifs biogéographiques observés chez les échinides via l'approche des écorégions apparaissent donc cohérents avec ceux observés chez d'autres taxons benthiques de l'océan Austral.

Les travaux d'écorégionalisation à large échelle demeurent relativement rares. A l'échelle de l'océan Austral, les précédents travaux de (Raymond, 2014) (Figure 78) ont permis de mettre en évidence une régionalisation abiotique de l'océan Austral identifiant 20 régions différentes. Cette régionalisation a été, à l'origine, créée pour caractériser l'environnement pélagique puisque la CCAMLR recommande de traiter les environnements benthiques et pélagiques de manière séparée. Cependant, il existe des interactions avec le fond des océans via le couplage bentho-pélagique, qui peuvent être affectées par la variabilité de l'environnement de surface (Gili et al., 2006; Smith et al., 2006). Lorsque j'exclue les zones profondes de mes modèles, mes régions et celles de Raymond montrent des similarités telles que la région Antarctique bien individualisée des régions subantarctiques. Il existe un fort recoupement des régions 13 et 10 de Raymond avec les écorégions

respectives #7 et #10 des GMM qui correspondent respectivement à la partie nord et sud du plateau des îles Kerguelen. En revanche, le découpage des régions Antarctiques (1 à 7 pour Raymond) ne s'opère pas de la même manière que les écorégions #1, #3 et #8. Les caractéristiques environnementales semblent homogènes entre le plateau de Campbell et l'Amérique du Sud (régions 19 et 20 de Raymond) tandis qu'elles s'individualisent sur nos écorégions. Raymond s'appuie exclusivement sur trois variables environnementales : la température de surface en été, la profondeur et la proportion de temps de couverture par de la glace de mer. Ces variables environnementales traduisent de grandes variations latitudinales, bien que la glace de mer traduise en partie l'hétérogénéité des habitats sur la zone Antarctique. Cependant, de nombreuses régions de Raymond ne se superposent pas au découpage des écorégions. De nombreux paramètres environnementaux inclus dans la construction de nos écorégions (13 variables au total) ne le sont pas dans celles de Raymond, ce qui explique certainement en grande partie les différences observées. Il est important de noter que l'utilisation de variables abiotiques comme proxy de la distribution de la biodiversité peut conduire à deux types d'erreurs : (1) une fausse homogénéité, où les sites aux conditions abiotiques similaires présentent des compositions biologiques différentes et (2) une fausse hétérogénéité, où les sites avec différentes conditions abiotiques supportent des distributions biologiques très similaires (Williams et al., 2018). Des couches abiotiques supplémentaires et pertinentes pour la caractérisation des fonds marins de l'océan Austral devraient donc être incorporées dans de futures études de régionalisation abiotique.

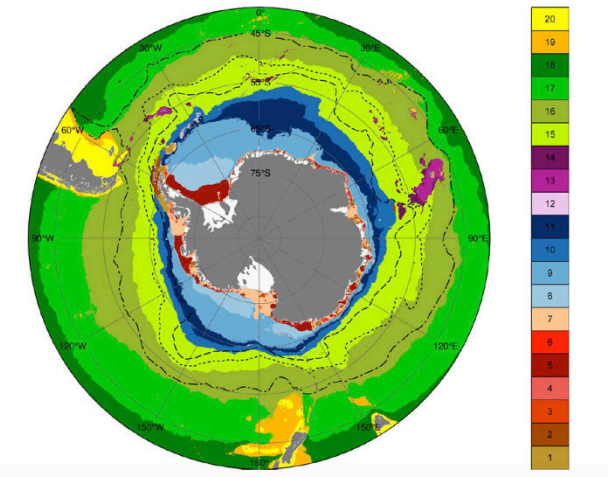


Figure 78 : Régionalisation pélagique proposée par Raymond (2014), identifiant 20 types d'environnements différents.

Douglass et ses collaborateurs (2014) ont développé une écorégionalisation de l'océan Austral focalisée sur la zone de la convention CCAMLR, donc n'incluant ni l'Amérique du Sud, ni la Nouvelle–Zélande (Figure 79). Cette écorégionalisation a été réalisée sur la base d'une classification hiérarchique de l'environnement benthique considérant à la fois des données abiotiques, les barrières à la dispersion, le découpage de régions préexistantes et l'endémisme. De manière similaire à nos écorégions, les régions Antarctiques se séparent des régions subantarctiques. Les parties nord et sud du plateau des îles Kerguelen se recoupent relativement bien entre les deux

écorégionalisations. En revanche, la Géorgie du Sud est bien individualisée pour Douglas et le découpage des régions aux très hautes latitudes est circum-Antarctique. L'intégration de régions biogéographiques préexistantes principalement basée sur l'endémisme dans la construction des écorégions est certainement à l'origine de ces différences.

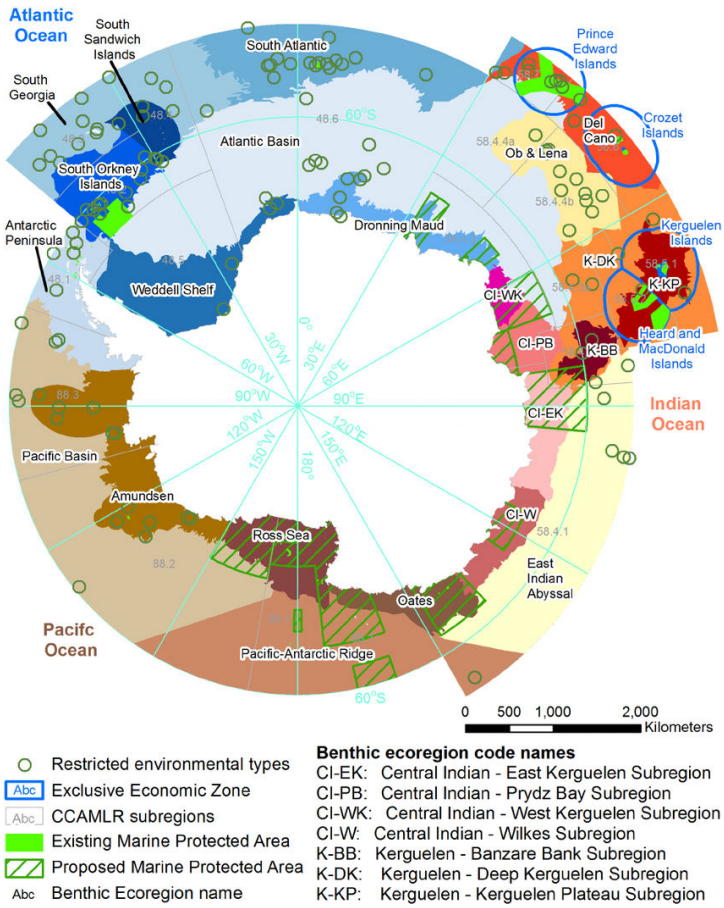


Figure 79 : Ecorégionalisation proposée par Douglass et ses collaborateurs (2014) basée sur l'environnement abiotique et des données d'endémisme

3. Impact des changements environnementaux et zones de risque

L'océan Austral constitue une des régions de la planète qui subit des changements environnementaux parmi les plus rapides, dont le réchauffement des eaux océaniques. Les réponses des espèces face au réchauffement peuvent être multiples : la migration vers des zones plus profondes donc plus froides, des migrations vers le sud (non envisageable pour les espèces du plateau Antarctique), la résilience et le maintien des distributions actuelles ou l'extinction (Peck, 2005; Barnes & Peck, 2008a; Constable et al., 2014; Griffiths et al., 2017).

Nos résultats ont permis de quantifier les changements qui pourraient se produire dans les communautés d'échinides de l'océan Austral. Les modifications exclusivement environnementales situées au sud du Front Polaire avaient été intégrées sous la forme de cartes de risques par Gutt et ses collaborateurs (2015). Ces cartes ont permis de souligner les régions qui devraient être affectées

par de multiples changements dans les variables environnementales (Figure 80). Il est intéressant de constater que les régions proches de l'Antarctique notamment concentrée sur le plateau devraient, pour une grande partie, être impactées et correspondent à des zones où il devrait se produire en moyenne 20 à 40% de changement dans les communautés d'échinides. Il semble également que les changements environnementaux en Mer de Ross devraient être moins importants que dans d'autres régions Antarctiques ce qui concorde avec la présence de zones stables via l'approche d'écorégionalisation dans cette région. Cependant, il est difficile de conclure de manière plus précise sur la concordance entre la stabilité des écorégions et le nombre de facteurs impactés par les changements environnementaux. Ces différences sont certainement liées (1) aux résolutions employées, 1° x 2° pour les cartes de risques de Gutt contre 0,1°x 0,1° pour les MNE, (2) aux nombres de facteurs environnementaux considérés, (3) aux données utilisées par (Gutt et ses collaborateurs (2015) provenant de multiples sources (Table 1,Gutt et al., 2015).

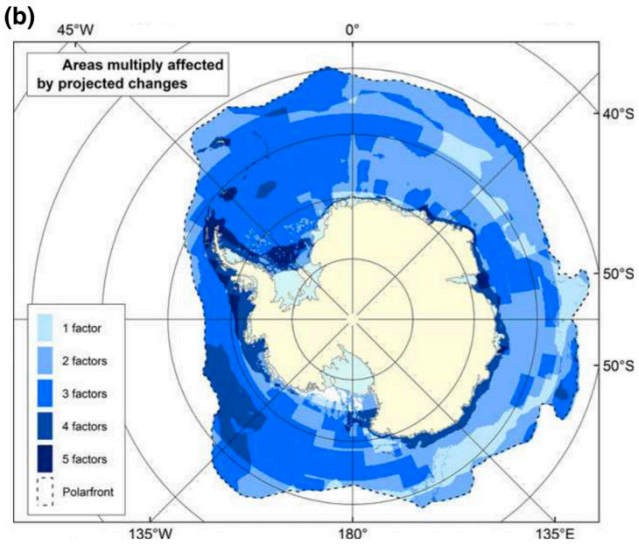


Figure 80 : Carte des régions affectées par de multiples changements dans les facteurs environnementaux sur la base de scénarios futurs (Gutt et al., 2015).

En Antarctique, on devrait s'attendre à des modifications dans l'étendue et la saisonnalité de la glace de mer qui pourraient altérer la durée, le début et la magnitude du bloom phytoplanctonique (Ingels et al., 2012; Lohrer et al., 2013). Ce dernier joue un rôle fondamental dans l'export de la matière organique vers le fond de l'océan et constitue un apport essentiel de nourriture aux communautés benthiques (Smith et al., 2006; Jansen et al., 2018) et plus particulièrement aux échinides. De nombreuses espèces, comme celles appartenant à la famille des Schizasteridae, se nourrissent de la matière organique associée au sédiment (De Ridder, 1982; Michel et al., 2016). *Sterechinus neumayeri* et *Sterechinus diadema* semblent également dépendre en partie de cet apport de nourriture via le couplage bentho-pélagique (Jacob et al., 2003; Michel et al., 2016). La diminution de la concentration en glace de mer devrait également dévoiler de nouveaux habitats mais aussi affecter les processus de recolonisation et de succession benthiques (Barnes & Conlan, 2007). En zone subantarctique, de nombreuses régions seraient potentiellement impactées. Les changements dans les communautés en Amérique du Sud, en Nouvelle-Zélande ou sur le plateau

des îles Kerguelen sont cohérents avec de récentes études (Griffiths et al., 2017; Guillaumot et al., 2018a). Au niveau des îles Crozet ou encore Kerguelen, les modifications des assemblages pourraient être liées à un déplacement vers le sud du Courant Circumpolaire Antarctique (CCA), en particulier du front subantarctique et du Front Polaire entre lesquels se situent ces îles (Allan et al., 2013). Les modifications observées au niveau des écorégions plus profondes (#4, #5 et #9) pourraient produire une migration des espèces vers ces régions aux températures plus froides.

4. Ecorégionalisation et Aires Marines Protégées

La mise en évidence des changements environnementaux futurs pouvant affecter les écorégions, et donc la composition des communautés d'espèces confirme la nécessité de la mise en place d'un réseau d'AMP dans l'océan Austral, démarche appuyée depuis 2004 par la CCAMLR (Commission pour la conservation de la faune et la flore marines de l'Antarctique). Le rôle de ces AMP comme point de référence, comme outils de conservation ou encore de protection d'espèces menacées, est aujourd'hui largement reconnu (Hilborn et al., 2004; McLeod et al., 2009; Edgar et al., 2014). La grande majorité des études menées sur les habitats benthiques dans un aspect de conservation représente un véritable défi car il existe de nombreuses lacunes dans les connaissances sur la distribution des espèces. En réponse à ces lacunes, des descripteurs environnementaux comme la profondeur ou le type de sédiment sont encore largement utilisés pour caractériser les habitats benthiques. Bien que l'utilisation de variables abiotiques puissent refléter des modèles biologiques, le type de régionalisation comme celle de Raymond n'est pas aussi efficace que l'écorégionalisation intégrant des informations biologiques (Sutcliffe et al., ; Lombard et al., 2003). La régionalisation abiotique utilisée à des fins de conservation pourrait être intégrée dans le cadre d'un plan de gestion initial lorsque les données biologiques sont insuffisantes. Intégrer les données biologiques et environnementales produira des AMP plus représentatives de la diversité des communautés et des facteurs environnementaux. La mise en place d'un réseau d'AMP requiert des informations sur la distribution des espèces, des habitats mais aussi des communautés d'espèces et de leur résilience face aux changements environnementaux.

Cette étude a permis de mettre en évidence que les AMP actuelles et en cours de négociation recouvraient au maximum 40% de la zone de projection et que les AMP recoupaient 8 des 10 écorégions modélisées. Par ailleurs, les écorégions recoupant les AMP de la zone de la convention CCAMLR sont représentées de manière relativement équivalente, démontrant ainsi que ce réseau assure une bonne représentativité des différents assemblages et habitats des échinides de l'océan Austral. Chaque AMP est caractérisée par la présence d'au minimum 4 écorégions ce qui traduit donc la présence d'assemblages fauniques et de conditions environnementales diversifiés. De plus, la plupart de ces AMP, qu'elles soient actuelles ou faisant l'objet de négociations, correspondent à des écorégions impactées par les changements environnementaux avec des zones d'instabilité pouvant atteindre jusqu'à 60% de changement dans les communautés d'espèces comme on a pu le constater avec les AMP des Kerguelen et MacRobertson. L'établissement de ces zones de conservation ne doit pas se baser seulement sur les faunes benthiques peu profondes et doivent prendre en compte les espèces profondes, les organismes pélagiques comme le plancton, la présence de ressources pêchées, la présence d'espèces indicatrices d'écosystèmes marins vulnérables ou encore

les prédateurs supérieurs dont les aires d'alimentation sont éloignées des côtes (Lombard et al., 2007; Grant et al., 2013; Delord et al., 2014; Koubbi et al., 2016b, 2016a).

Notre étude fournit donc des informations essentielles sur la distribution des communautés benthiques de l'océan Austral dans une zone à l'effort d'échantillonnage très hétérogène. De plus, notre approche inclut des projections futures. L'approche développée par Douglass et ses collaborateurs (2014) ne pourra typiquement pas faire l'objet de projections futures. En effet, l'écorégionalisation qu'ils proposent ne repose pas sur des relations statistiques entre les données environnementales et les données biologiques et ne peut pas donc être projetée dans le futur. Notre étude nous permet de souligner la pertinence et la nécessité des AMP actuellement établies mais aussi de celles qui font actuellement l'objet de négociations, comme en Péninsule Antarctique ou en Est Antarctique. Le présent travail devrait donc encourager les gestionnaires et les scientifiques à poursuivre les efforts sur l'utilisation de l'écorégionalisation comme outil d'aide à la décision dans le cadre de projet d'AMP. Il est important de souligner que notre étude se focalise exclusivement sur un groupe d'organismes et que l'application de cette approche à plusieurs taxons et à différents niveaux trophiques devrait permettre de mieux comprendre les effets des changements environnementaux sur la structure et la dynamique des communautés de l'océan Austral.

Chapitre VI : Combiner les modèles de niche écologique corrélatifs et dynamiques, une approche intégrée

Résumé

La compréhension des motifs de distribution à large échelle est aujourd'hui principalement menée par l'utilisation d'approche dites corrélatives qui permettent d'établir une relation statistique entre des d'occurrences géoréférencées et des données environnementales. Ce type d'approche est aujourd'hui fortement critiqué dans la littérature pour son incapacité à prendre en compte les processus qui contraignent la distribution des espèces. Par ailleurs, le contexte de changement climatique pousse aujourd'hui, scientifiques et gestionnaires à utiliser les modèles de niche écologique corrélatifs pour scénariser les distributions futures des espèces compte tenu des changements environnementaux. Or, l'absence de validation de ce type de modèles projetés dans des conditions abiotiques encore inconnues peut conduire à de l'extrapolation et une vision biaisée de l'évolution des distributions d'espèces. Les modèles mécanistiques qui permettent d'établir des relations causales entre les données environnementales et les données d'espèces sont aujourd'hui de plus en plus utilisés pour quantifier les impacts du changement climatique. Dans ce contexte, à travers ce chapitre de thèse, j'ai cherché à comparer ces deux approches de modélisation aux philosophies très différentes. Les MNE corrélatif et mécanistique ont été construits à partir de données disponibles sur l'espèce *Sterechinus neumayeri*, une espèce d'échinide abondante du plateau Antarctique. Le modèle mécanistique choisit s'appuie sur les modèles de type *Dynamic Energy Budget* qui permettent de décrire les flux d'énergie à travers un organisme qui assimile et utilise l'énergie pour sa maintenance, sa croissance et sa reproduction tout au long de son cycle de vie en fonction de la température et de la disponibilité en nourriture. L'ensemble des modèles ont ainsi pu être projetés selon un scénario actuel et un scénario futur (RCP 8.5 du GIEC).

Selon l'approche corrélative la distribution contemporaine de l'espèce devrait être principalement concentrée au sud du Front Polaire et est fortement contraint par la géomorphologie, la température de fond et la profondeur. Cette espèce privilégie des régions aux températures froides et peu profondes. Les modèles mécanistiques ont permis de fournir des informations sur la taille et le temps de développement nécessaire pour atteindre différentes étapes du cycle de vie de *S. neumayeri*. La larve pré-métamorphique présente des temps de développement long associés aux températures froides et des tailles importantes pour une forte disponibilité en nourriture. Les individus post-métamorphiques de petite taille semblent pouvoir se développer dans une grande partie de l'océan Austral. À l'inverse les individus de grandes tailles, eux, ne devraient pouvoir survivre que sur le plateau Antarctique. La comparaison entre le modèle corrélatif et mécanistique des individus post-métamorphique pour la période contemporaine a mis en évidence des zones de discordances entre les deux approches au niveau de l'Amérique du Sud, du plateau de Campbell et de la Nouvelle Zélande. En revanche, l'utilisation de contraintes successives sur les projections du modèle mécanistique en utilisant tout d'abord la géomorphologie, puis les cartes binaires du modèle corrélatif ont conduit à caractériser des zones robustes de présence de l'espèce.

Les projections futures montrent de réelles différences entre les deux types de modèles. Le modèle corrélatif confirme la présence de l'espèce sur le plateau Antarctique, bien que sa distribution observe des modifications notamment en mer de Bellingshausen et Amundsen où elle tendrait à

disparaître. À l'inverse, le modèle mécanistique souligne que les conditions de température et de disponibilité en nourriture selon le scénario RCP 8.5 ne devraient pas permettre à l'espèce d'atteindre la maturité sexuelle, l'absence de reproduction devrait conduire à une extinction de l'espèce. L'utilisation d'approches combinées corrélatives et mécanistiques demeurent donc aujourd'hui nécessaire pour mieux comprendre les motifs de distribution à large échelle, pour démêler les facteurs qui contraignent les distributions des espèces mais aussi pour mieux évaluer la façon dont les changements environnementaux pourraient affecter la distribution des espèces dans le futur.

I. Introduction

L'océan Austral recouvre des environnements où prévalent des conditions qui sont parmi les plus extrêmes de la planète. A la fois stables du point de vue de la température de l'eau de mer, qui peut atteindre le point de congélation aux abords du plateau Antarctique (Clarke & Gaston, 2006), ces conditions sont aussi extrêmement variables en raison de la forte saisonnalité dans la photopériode, l'étendue de la glace de mer et la disponibilité en nourriture qui prend la forme de blooms phytoplanctoniques durant l'été austral (Parkinson & Cavalieri, 2012; Duprat et al., 2016; Lannuzel et al., 2016; Arrigo, 2017; Park et al., 2017). L'océan Austral est en partie isolé des autres océans du point de vue océanographique par le Courant Circumpolaire Antarctique (CCA), courant le plus fort de la planète en terme de débit. Le CCA est associé à une série de fronts marins successifs distribués latitudinalement et qui séparent les eaux subtropicales plus chaudes au nord, des eaux antarctiques plus froides et denses au sud (Sokolov & Rintoul, 2002). Le CCA s'est progressivement mis en place à l'issue de la fragmentation de l'ancien supercontinent Gondwana, lors de la séparation finale entre Amérique du Sud et Antarctique il y a environ 25 millions d'années (Barker & Thomas, 2004; Lagabrielle et al., 2009). L'isolement des faunes antarctiques et la succession des cycles glaciaires et interglaciaires ont conduit à l'évolution d'une biodiversité originale (Clarke & Crame, 1989; Clarke et al., 2004; Rogers, 2007; Pearse et al., 2009), les organismes ayant développé des adaptations qui leur permettent de survivre aux températures proches du point de congélation (Eastman, 2000, 2013; Waller et al., 2006) et de faire face à de longues périodes de faible disponibilité en nourriture. Son histoire géodynamique, océanographique et climatique fait donc de l'océan Austral un laboratoire naturel fascinant pour étudier les processus adaptatifs, évolutifs et écologiques.

Aujourd'hui, l'océan Austral est confronté à des changements environnementaux particulièrement rapides, l'augmentation des températures et les changements dans l'étendue et la saisonnalité de la glace de mer pouvant avoir des effets profonds sur la structure et le fonctionnement de ses écosystèmes (Stammerjohn et al., 2008; Barnes & Souster, 2011; Turner et al., 2014). Une majorité d'invertébrés marins benthique, en particulier sur le plateau Antarctique, sont sténothermes et ne tolèrent généralement que de faibles variations de température (Peck, 2002, 2005). On peut donc s'attendre à ce que les faunes benthiques soient particulièrement impactées par l'augmentation des températures puisqu'elles se trouvent à l'extrémité du gradient de température des environnements marins et sont limitées dans leurs possibilités de migration (Peck & Conway, 2000). Ces caractéristiques suggèrent une faible capacité des faunes de l'océan Austral à faire face aux changements climatiques actuel et futur.

Par ailleurs, de récentes synthèses ont souligné l'importance de nos lacunes dans la connaissance des espèces marines australes et de leur distribution, notamment à cause d'un accès difficile au terrain et des coûts financiers élevés des missions scientifiques (Kaiser et al., 2013; Kennicutt et al., 2014; Gutt et al., 2017). Ces lacunes constituent à la fois un frein pour l'étude et le suivi des modifications de distribution des espèces en lien avec les changements environnementaux, et un facteur limitant pour la mise en place de stratégies de conservation adéquates. Pourtant, depuis

2004, existe une véritable volonté de mettre en place un réseau d'aires marines protégées dans l'océan Austral (CCAMLR, 2009b, 2013b, 2016; Koubbi et al., 2016a, 2016b).

Compte tenu de nos lacunes dans la connaissance des espèces de l'océan Austral et de leur distribution, et des difficultés à recueillir de nouvelles données, les méthodes mathématiques d'interpolation et de prédiction représentent un bon compromis pour mieux cerner les motifs de distribution des espèces et le rôle des facteurs intrinsèques et extrinsèques qui les contrôlent. Ainsi, les modèles de niche écologique (MNE) permettent d'obtenir une estimation de la distribution des espèces sur l'ensemble de l'océan en intégrant l'impact des facteurs de l'environnement abiotique et physiologique des espèces. Les MNE sont aujourd'hui couramment utilisés pour évaluer aussi l'impact des changements environnementaux et se sont fortement développés au cours des 20 dernières années (Hirzel & Le Lay, 2008; Robinson et al., 2011). Il en existe deux grands types :

- Les modèles de type corrélatifs qui reposent sur une description statistique des relations entre données d'occurrence d'espèces et données environnementales et qui capturent de manière implicite les processus et les interactions biotiques (Guisan & Thuiller, 2005; Pearson, 2007; Elith & Leathwick, 2009; Guisan et al., 2017). Ils modélisent une partie de la niche écologique réalisée des espèces (Guisan & Zimmermann, 2000; Pearson & Dawson, 2003).

- Les modèles de type mécanistiques, qui mettent en équation les phénomènes de survie, de reproduction, et de croissance et permettent donc de tenir compte des processus physiologiques conditionnant les possibilités de distribution des espèces (Brown et al., 2004a; Kearney et al., 2008, 2009; Sousa et al., 2008; Cabral & Kreft, 2012). A la différence des MNE corrélatifs, les données implémentées dans les modèles mécanistiques ne sont pas des occurrences géoréférencées mais des traits comportementaux, morphologiques et physiologiques à des données de type géographique puisque l'espèce n'entre pas dans le modèle comme un point mais comme un ensemble de traits (Kearney, 2006). Cette approche permet de modéliser exclusivement la niche fondamentale des espèces (Kearney & Porter, 2004).

Ces modèles présentent l'avantage de pouvoir fournir des projections spatialisées, et l'utilisation de prédicteurs environnementaux établis à partir de différents scénarios climatiques, actuels et futurs, permet d'évaluer et de quantifier l'évolution des distributions comme fonction des modifications environnementales.

Les modèles de niche écologique de type corrélatif ont largement été employés en biologie de la conservation pour des problématiques de changements environnementaux (Araujo et al., 2005; Guisan & Thuiller, 2005; Hijmans & Graham, 2006; Pearson, 2007; Rodríguez et al., 2007; Sánchez-Carnero et al., 2016). Cependant, ces modèles sont souvent critiqués pour leur incapacité à prendre en compte l'ensemble des processus qui conditionnent la distribution des espèces (Pearson & Dawson, 2003; Hampe, 2014). Ils reposent sur l'hypothèse du parfait équilibre entre espèces et leur environnement (Guisan & Zimmermann, 2000; Guisan & Thuiller, 2005; Elith & Leathwick, 2009), mais cette hypothèse n'est que rarement vérifiable et non vérifiée lorsque ces

modèles sont utilisés dans un contexte de changement climatique. Les prédictions environnementales futures peuvent présenter des conditions nouvelles, qui ne sont pas incluses dans la calibration du modèle et conduisent à extrapoler (Elith & Graham, 2009). Les MNE corrélatifs reposent majoritairement sur des données de présence d'individus adultes. Les données de distribution des stades de développement précoces, par exemple larvaire, sont aujourd'hui très peu disponibles. Or, la distribution et le maintien des populations repose également sur les processus de survie, de reproduction et de croissance. Les différentes étapes du cycle de vie d'un individu peuvent également être affectées par le changement climatique. Cet aspect doit donc être considéré si l'on souhaite obtenir une estimation robuste de l'impact des modifications environnementales.

Combiner deux approches de MNE différentes n'est pas une démarche nouvelle (Kearney & Porter, 2009; Kearney et al., 2010; Buckley et al., 2011; Ceia-Hasse et al., 2014; Meineri et al., 2015), cela est néanmoins encore peu exploré, en particulier dans le cas des faunes de l'océan Austral (Byrne et al., 2016). Plusieurs auteurs ont souligné que l'utilisation de différents types de modèles à la fois corrélatifs et mécanistiques était particulièrement pertinente car elle permettait de fournir des prédictions issues de source de données indépendantes, pouvant conférer une précision plus grande aux projections convergentes (Kearney et al., 2009; Morin & Thuiller, 2009).

Dans le cadre de mon étude, je me suis intéressée plus particulièrement à l'oursin régulier *Sterechinus neumayeri* (Figure 81), l'une des espèces les plus communes des communautés benthiques du plateau Antarctique et l'une des mieux connues (Brey et al., 1995; Barnes & Brockington, 2003; Bowden, 2005).

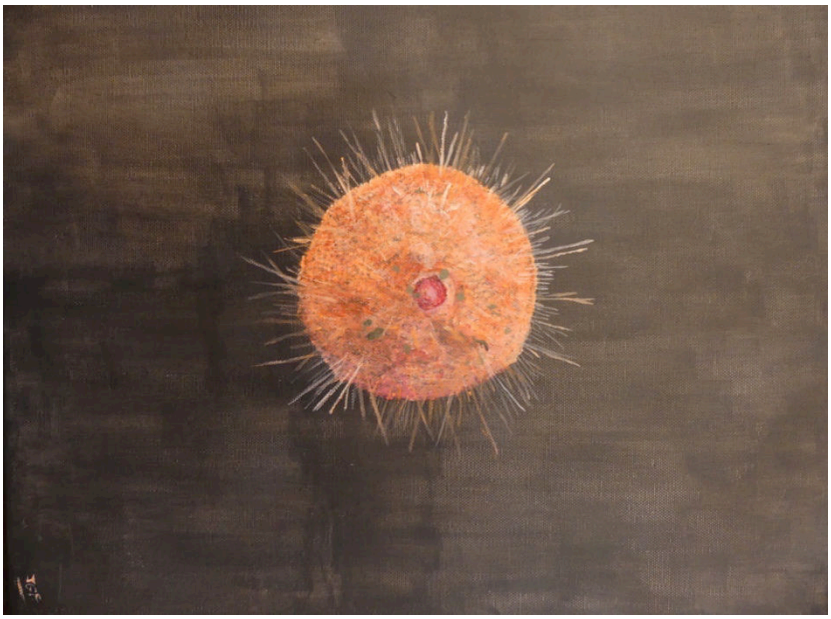


Figure 81 : Illustration de l'oursin *Sterechinus neumayeri* © Jean-Guy Fabri, 2018

Du fait de son abondance, de sa large distribution et de sa facilité d'échantillonnage en plongée sous-marine, *S. neumayeri* est certainement l'une des espèces les plus étudiées en Antarctique (du point de vue de sa reproduction, de son embryologie, de son écologie, de sa physiologie et de sa toxicologie) (Bosch et al., 1987; Stanwell-Smith & Peck, 1998; Marsh et al., 1999, 2001; Tyler et

al., 2000; Brockington & Peck, 2001; Pace & Manahan, 2007; Moya et al., 2012; Yu et al., 2013; Lister et al., 2015; Alexander et al., 2017). Sa distribution circumpolaire s'étend de la zone subtidale jusqu'à 800 mètres de profondeur (David et al., 2005b). Des études récentes de la structure génétique de l'espèce ont montré qu'il s'agissait d'une entité génétique unique autour du continent Antarctique (Díaz et al., 2011, 2018). Du point de vue écologique, elle joue un rôle important dans la structure des communautés benthiques contrôlant le taux de développement des espèces vivant sur des substrats durs (Bowden, 2005). La pression de « pacage » exercée par cette espèce contrôlerait complètement la présence de bryozoaires ou encore d'annélides spirorbidés et pourrait donc avoir un effet négatif sur le recrutement de certaines espèces sessiles. *S. neumayeri* est également connu comme un facteur clé dans le contrôle de la diversité algale (Amsler et al., 1999).

Comme beaucoup d'espèces antarctiques, *S. neumayeri* présente une durée de développement relativement longue (Bosch et al., 1987), une longévité pouvant atteindre 40 ans (Brey, 1991) et une saisonnalité dans la période d'alimentation (Brockington & Peck, 2001). *S. neumayeri* est une espèce au développement indirect comprenant une phase larvaire planctonique et une phase juvénile et adulte benthiques (Pearse & Giese, 1966) (Figure 82). Les individus matures sexuellement peuvent initier la gamétogénèse (production de gamètes), qui présente une durée de 18 à 24 mois. Les gamètes sont ensuite expulsées dans la colonne d'eau, la fécondation étant externe, et l'apparition du stade embryonnaire se produit entre mi-novembre et décembre (Bosch et al., 1987; Pearse & Giese, 1966). Les larves pré-métamorphiques apparaissent entre fin décembre et début mars, stade où elles vont commencer à se nourrir (naissance) en profitant du pic estival d'abondance phytoplanctonique (Chiantore et al., 2002). En conséquence, la phase de recrutement des larves sur le benthos, correspondant à l'étape de métamorphose, se produit principalement entre fin février et mars.

Le régime alimentaire des individus adultes est varié. Il repose principalement sur la consommation de bryozoaires, de foraminifères, de polychètes, de diatomées ou encore d'algues (McClintock, 1994; Jacob et al., 2003; Michel et al., 2016). Des analyses menées par Brockington & Peck (2001) ont montré que l'alimentation cessait durant la période hivernale.

Une majorité d'études ayant cherché à quantifier les effets du changement climatique sur cette espèce a été réalisée par le biais d'analyses expérimentales. Les chercheurs se sont principalement intéressés à l'impact de l'augmentation de la température et/ou de la diminution du pH de l'eau de mer sur les différentes étapes du cycle de vie. Les études suggèrent que la température aurait peu d'effets délétères sur la croissance des larves et la fécondation (Byrne, 2010; Ericson et al., 2012; Kapsenberg & Hofmann, 2014), mais permettrait au contraire de les stimuler. Cependant, l'action combinée de l'augmentation de la température et de la diminution du pH serait extrêmement préjudiciable. Collard et ses collaborateurs (2015) se sont intéressés à la résilience des individus adultes face à une diminution du pH. *S. neumayeri* aurait des capacités à réguler son pH interne et pourrait résister à une acidification des océans. Cela dépendrait cependant de l'état nutritionnel des individus, qui auraient des difficultés à résister en l'absence de ressources alimentaires.

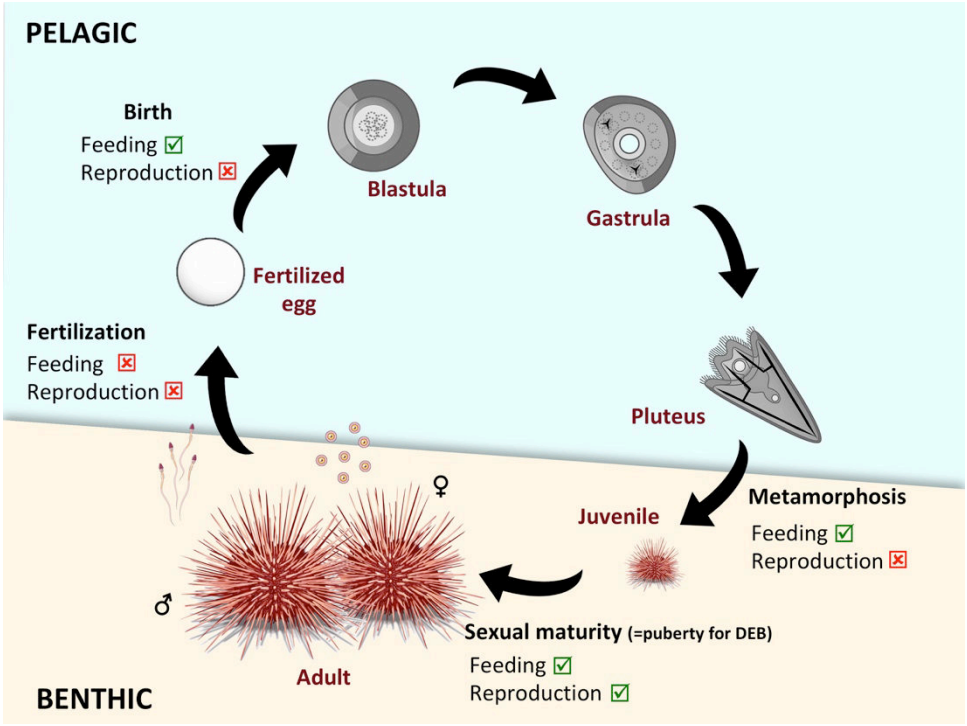


Figure 82 : Cycle de vie de *Sterechinus neumayeri*.

Malgré la somme de connaissances accumulées sur *S. neumayeri*, de nombreuses incertitudes persistent. La plupart des études menées via des analyses expérimentales ont été réalisées à des échelles très locales, aux abords des stations scientifiques, et ne permettent pas d'estimer les habitats favorables actuels et futurs de l'espèce à l'échelle de l'océan Austral, en particulier en ce qui concerne le stade larvaire pélagique. Très peu d'informations sont en outre disponibles sur la période de recrutement et la maturité sexuelle. Les temps de développement particulièrement longs pour cette espèce rendent très difficile la mise en élevage au sein des stations scientifiques Antarctiques. Or, la survie de l'espèce est liée à la survie des stades les plus précoces de développement.

L'objectif du présent chapitre est de présenter les principaux résultats de mes travaux de thèse qui ont consisté à construire des modèles de niche écologique à la fois de types corrélatif et mécanistique, et à les combiner pour pouvoir mieux estimer la distribution de l'espèce à l'échelle de l'océan Austral. Dans le cas du modèle mécanistique, je me suis intéressée plus particulièrement à la théorie des Dynamic Energy Budget (DEB) qui présente l'avantage de pouvoir quantifier et suivre l'utilisation de l'énergie acquise par l'organisme tout au long de son cycle de vie (Kooijman, 2010). Les modèles sont projetés selon deux scénarios climatiques : actuel et futur (scénario RCP 8.5 du GIEC (IPCC, 2015)), et sont comparés afin de mettre en évidence des zones de convergence, et en particulier la présence d'habitats favorables à l'espèce.

II. Matériels et méthodes

1. Le modèle corrélatif

Les données d'occurrence de *S. neumayeri* utilisées pour la construction des MNE corrélatifs proviennent de la base de données de distribution des échinides de l'océan Australe que j'ai mise à jour et publiée (Fabri-Ruiz et al., 2017) (Figure 83). La sélection des variables environnementales utilisées dans les modèles s'est opérée sur la base de nos connaissances de l'écologie de l'espèce. Les prédicteurs retenus sont : l'amplitude de la salinité de fond, l'amplitude de la salinité de surface, l'amplitude de la température de surface, l'amplitude de la température de fond, la concentration en chlorophylle a d'été, la géomorphologie, la profondeur, la concentration moyenne en oxygène au fond, la salinité moyenne de fond, la salinité de surface, la pente, la température de fond et la concentration en glace de mer. Les données d'amplitude correspondent aux moyennes d'hiver moins celles d'été. Les prédicteurs actuels ont été extraits de la base de données également publiée (Fabri-Ruiz et al., 2017) et correspondent à des valeurs moyennes pour la période 2005-2012. Les projections futures basées sur le scenario RCP 8.5 du GIEC (IPCC, 2015) ont été extraites de la base de données de la NOAA (https://www.esrl.noaa.gov/psd/ipcc/ocn/). Préalablement à la modélisation, la colinéarité entre variables a été vérifiée et corrigée en fonction des valeurs du coefficient de corrélation de Pearson calculées entre les paires de variables ($r > 0,7$). Les Random Forest (RF) (Breiman, 2001) ont été utilisés pour modéliser la distribution des individus et construits en utilisant le package *biomod 2* (Thuiller et al., 2009) sous R.3.4 (R Core Team, 2017).

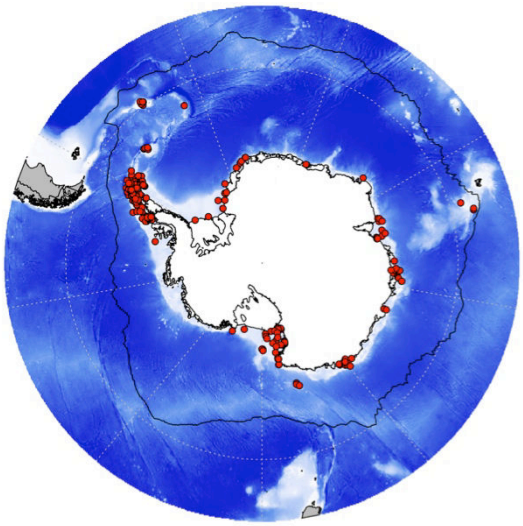


Figure 83 : Distribution des données d'occurrence de *Sterechinus neumayeri* provenant de la base de données (Fabri-Ruiz et al., 2017) utilisée pour le modèle corrélatif

Le nombre de pseudo-absences sélectionnées est égal aux nombres d'occurrences de l'espèce selon les recommandations de Barbet-Massin & Jetz (2014). Les données d'occurrence pouvant être agrégées spatialement, l'effet de l'autocorrélation spatiale peut biaiser la performance prédictive des modèles. Afin de corriger ce biais, la sélection des pseudo-absences a été pondérée grâce à une carte de Kernel Density Estimation créée à partir des occurrences de la base de données des échinides.

Préalablement à la calibration, le jeu de données a été divisé en deux parties, 70% des données a été utilisé pour calibrer le modèle et 30% pour évaluer la performance du modèle. Cette dernière a été mesurée à l'aide de la métrique du TSS (True Skill Statistic) (Allouche et al., 2006). Les modèles ont par la suite été projetés spatialement pour les conditions actuelles et futures. De même qu'énoncé dans les précédents chapitres, la présence d'autocorrélation spatiale dans le modèle a été quantifiée en utilisant la métrique du I de Moran (Legendre, 1993) et trente réplicats de pseudo-absences avec des valeurs non significatives ont été sélectionnés dans la mesure du possible.

2. Le modèle DEB

2.1. Paramétrisation du modèle

Le modèle des Dynamic Energy Budget repose sur une description mécanistique et quantitative des flux d'énergie à travers un organisme qui assimile et utilise de l'énergie pour sa maintenance, sa croissance et sa reproduction au long de l'ensemble de son cycle de vie. Le modèle permet aussi de tenir compte du changement de ces flux en fonction des conditions de l'environnement (disponibilité en nourriture et température).

L'estimation des paramètres repose sur deux types de données : zéro-variées et univariées (Tableau 5). Les données zéro-variées correspondent à une mesure unique à un temps t et les données univariées proviennent d'une série de données comportant une variable dépendante (masse, consommation d'oxygène, …) et une variable indépendante (durée, température, …). Les données utilisées dans le cadre de cette étude proviennent essentiellement de la littérature et de données fournies par le British Antarctic Survey (non publiée) (Tableau 5). Elles sont issues d'expériences menées dans les stations antarctiques de McMurdo et de Rothera. Les données de Rothera de diamètres et poids humides ont pu être collectées dans le cadre d'une collaboration avec Rose Stainthorp et Simon Morley du British Antarctic Survey, les autres données sont issues de la littérature. Les données de la station McMurdo ont donc été utilisées pour paramétrer le modèle.

De la naissance à la métamorphose, la larve de *S. neumayeri* croît de manière exponentielle, ce qui est lié à l'accélération de son métabolisme, c'est à dire à une modification de l'assimilation $\dot{p}_A$ (flux d'énergie issue de la nourriture assimilée dans la réserve) et de la mobilisation $\dot{p}_C$ (flux sortant de la réserve) (Kooijman, 2014). Par ailleurs, lors du recrutement (passage de la phase larvaire planctonique à la phase juvénile benthique), les individus vont subir une métamorphose, une modification de la forme du corps va donc être observée. Ces différentes évolutions au cours du cycle de vie sont incorporées dans le modèle DEB. La relation entre la taille mesurée (L) et le volume de la structure (V) est fournit par la relation suivante :

$$V = (\delta_M . L)^3 \text{ (Eq 1)}$$

Le coefficient de forme δ_M permet donc de convertir la taille mesurée en volume structurel. Plusieurs coefficients de formes sont utilisés, $\delta_{M.larv}$ pour la larve pré-métamorphique et δ_M pour la larve post-métamorphique et l'adulte. Le facteur d'accélération sM permet de tenir compte des

changements dans les paramètres liés à la période de croissance exponentielle entre le moment où la larve est capable de se nourrir (naissance) et la métamorphose.

Zero-Variate data	**Source**
Age at birth at -1.35°C	Bosch et al., 1987
Age at birth at at 0°C	Bosch et al., 1987
Time since birth at metamorphosis	Bosch et al., 1987
Life span	Bosch et al., 1987
Length from aboral apex to tips of postoral arms of echinoplutei	Bosch et al., 1987
Length of the pluteus before metamorphosis	Bosch et al., 1987
Diameter of test at puberty	Guess based on same relative length compared to *Echinus affinis*
Ultimate diameter of test	Brey et al., 1995
C :N mass of fertilised egg	Marsh et al., 1999
C :N mass of pluteus larva	Marsh et al., 1999
Wet weight adult including gonads	Pearse & Giese, 1966
Gonadal somatic index	Pearse & Giese, 1966
Univariate data	**Sources**
Time since fertilization vs. length of echinoplutei	Marsh et al., 1999
Age since metamorphosis vs. test diameter	Pearse & Giese, 1966
Test diameter vs. wet weight	British Antarctic Survey data (unpublished
Ash Free Dry Mass (g) vs. O_2 consumption in µmol/h in winter	Souster et al., 2018
Ash Free Dry Mass (g) vs. O_2 consumption in µmol/h in summer	Souster et al., 2018

Tableau 5 : Données zéro-variées et univariées utilisées dans le cadre de la paramétrisation du modèle DEB

Dans la théorie DEB, l'ensemble des taux physiologiques dépend de la température et sont décrits par la loi d'Arrhenius selon la relation suivante :

$$\dot{k}(T) = \dot{k}(T_1).\, e^{\left\{\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right\}} \quad \text{(Eq 2)}$$

$\dot{k}(T)$: Valeur du taux physiologique à une température donnée T (K) et

$\dot{k}(T_1)$: Valeur connue du taux à une température de référence (T_1).

T_A : Température d'Arrhenius.

T_1: Température de référence (K).

La température d'Arrhenius (T_A) fournit des informations sur la variation des taux métaboliques en fonction de la température et peut être calculée à partir des valeurs observées du taux métabolique mesuré à différentes températures. Dans cette étude, T_A a été estimée en utilisant les données de temps de développement embryonnaire à différentes températures (Bosch et al., 1987). Les valeurs

ont été standardisées pour une valeur de 1 pour une température de référence de 273 K (0°C). La température d'Arrhenius a ensuite été obtenue en ajustant la fonction d'Arrhenius (Eq 1) aux valeurs mises à l'échelle au moyen d'une régression linéaire des moindres carrés (Agüera et al., 2015, 2017) en utilisant le package minpack.lm (Elzhov et al., 2013).

La méthode de covariation a été utilisée pour estimer les valeurs des paramètres (Lika et al., 2011a, 2011b). Elle permet d'estimer l'ensemble des paramètres de manière simultanée tout en minimisant la somme pondérée des différences au carré entre les valeurs réelles observées et les estimations. L'ensemble des analyses a été mené sous Matlab 2016 en utilisant le package DEBtools (https://github.com/add-my-pet/DEBtool_M/). La performance du modèle a été fournie via deux métriques le SMSE (Symmetric Mean Squared Error) et le MRE (Mean Relative Error).

2.2. Projection du modèle

La procédure employée spécifiquement pour la projection spatiale du modèle DEB est schématisée en Figure 84. La projection du modèle DEB suppose d'avoir établi la réponse fonctionnelle qui décrit la relation entre la prise de nourriture et la densité de nourriture dans le milieu. La concentration en chlorophylle a été considérée comme un proxy cohérent du régime alimentaire de *S. neumayeri* (McClintock, 1994; Jacob et al., 2003; Michel et al., 2016). Les données provenant de Brockington et Peck (2001) ont été utilisées pour établir cette réponse fonctionnelle, la masse des contenus stomacaux a été corrigée par la température au préalable. Une *régression non linéaire des moindres carrés* a ensuite été appliquée pour ajuster la réponse fonctionnelle. La couche de concentration en chlorophylle a d'été a ensuite été transformée sur la base de la réponse fonctionnelle établie pour obtenir la disponibilité en nourriture.

Les variables forçantes utilisées pour projeter le modèle DEB sont donc la température de surface (période 2005-2012) pour le stade pré-métamorphique, la larve étant planctonique, la température de fond (période 2005-2012) pour le stade le stade post-métamorphique et adulte, les individus étant benthiques, et la disponibilité en nourriture (obtenue à partir de la concentration en chlorophylle a d'été). Les données environnementales actuelles ont été extraites de la base de données Fabri-Ruiz et al 2017, les projections futures RCP8.5 (période 2050-2099° ont été extraites de la base de données de la NOAA (https://www.esrl.noaa.gov/psd/ipcc/ocn/). L'ensemble de la procédure de spatialisation a été réalisé en utilisant le package DEB_output mis au point par Antonio Agüera (https://rdrr.io/github/Echinophoria/DEB_output/).

La projection spatiale des tailles des individus pré-métamorphique correspondra à la taille entre le bras post-oral et l'apex dorsal. Pour les individus post-métamorphiques, les projections des tailles correspondront au diamètre du test.

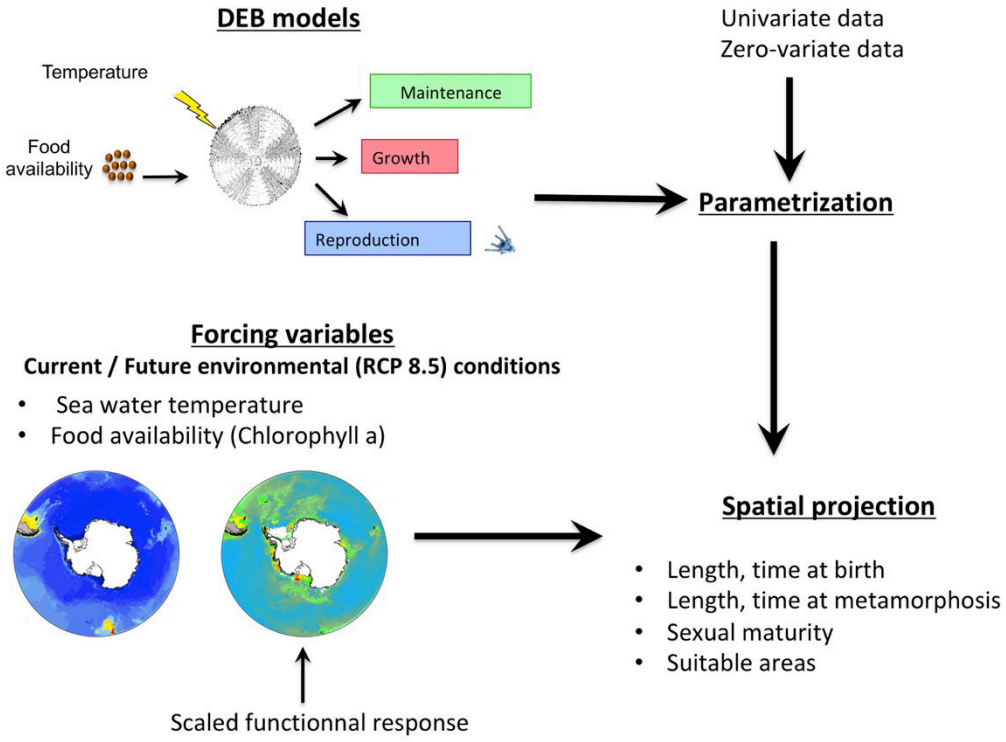


Figure 84 : Description de la méthode employée pour projeter le modèle DEB spatialement en utilisant la température et la disponibilité en nourriture dérivée de la concentration en chlorophylle a comme prédicteurs.

2.3.Estimation des zones favorables

Selon le modèle DEB, la maintenance somatique est prioritaire sur la reproduction et la croissance pour assurer la survie de l'organisme. Afin d'identifier les régions où les individus sont capables de survivre d'un point de vue énergétique, les valeurs de $\dot{p}_M$ qui correspondent au flux de la maintenance somatique ont été calculées et comparées aux valeurs de $\dot{p}_c$, le flux sortant de la réserve. Lorsque les valeurs de maintenance somatique sont supérieures aux flux d'énergie sortant de la réserve, l'organisme ne dispose pas de suffisamment d'énergie pour survivre et meurt. Les valeurs de $\dot{p}_M$ ont également été comparées au flux $\kappa.\dot{p}_c$, ce dernier correspond au flux d'énergie mobilisée de la réserve, investi dans la croissance et la maintenance somatique. Si les valeurs de $\dot{p}_M$ sont inférieures à $\kappa.\dot{p}_c$, l'organisme survit. En revanche, si les valeurs de $\dot{p}_M$ sont inférieures à $\dot{p}_c$ et les valeurs de $\dot{p}_M$ supérieures $\kappa.\dot{p}_c$, l'organisme aura des difficultés à survivre et une partie de l'énergie allouée à la branche $(1-\kappa).\dot{p}_c$ et à la croissance sera redirigée vers la maintenance somatique.

2.4.Estimation des zones favorables à la maturité sexuelle

Dans la théorie et le modèle DEB, l'organisme ne peut se reproduire que lorsqu'il a investi suffisamment d'énergie dans la maturité ($E_H > E_H^p$). Il passe alors du stade juvénile au stade adulte à travers l'étape dite de la puberté. Afin d'identifier si les individus peuvent investir de l'énergie

dans la reproduction, nous avons calculé la taille à laquelle les individus atteignent la puberté (Eq 3) pour chaque pixel de la carte.

$$\mathrm{Lp} = \frac{\mathrm{Lm.lp}}{\delta_{\mathrm{M}}} \text{ (Eq 3)}$$

Lm : Taille structuelle maximale

lp: Taille standardisée à la maturité sexuelle (=puberté)

δ_{M} : Coefficient de forme des individus post-métamorphiques

Pour chaque taille et donc chaque pixel, nous avons identifié si la maintenance somatique pouvait être assurée ($\dot{p}_C > \dot{p}_M$ et $\kappa . \dot{p}_C > \dot{p}_M$).

Le coût total de la maintenance ($\dot{p}_M + \dot{p}_J$) a également été comparé au flux sortant de la réserve $\dot{p}_C$. Si $\dot{p}_C$ est supérieur au coût total de la maintenance, cela signifie que l'organisme peut investir de l'énergie dans la reproduction.

2.5.Vérification terrain

Les projections du modèle DEB ont été comparées à des mesures de diamètre réalisées sur des individus de *S. neumayeri* qui avait été collectés tout autour du continent Antarctique. Pour cela, les valeurs maximales de taille observées ont été confrontées aux valeurs de taille maximales prédites par le modèle. Un test de Wilcoxon (n<30) apparié unilatéral a été réalisé avec pour hypothèse alternative que les données observées présentent des tailles supérieures aux données prédites par le modèle DEB.

III. Résultats

1. Les modèles de niche corrélatifs (MNE)

La performance prédictive du modèle est relativement élevée avec une valeur de TSS supérieure à 0,7 indiquant une bonne concordance entre les occurrences observées et les valeurs prédites par le modèle (Figure 85b). La projection spatiale du modèle corrélatif montre que, sous les conditions environnementales actuelles, les probabilités de présence de l'espèce sont particulièrement fortes au sud du Front Polaire (Figure 85a). Des valeurs élevées sont retrouvées en mer de Ross, en mer de Bellingshausen et Amundsen, en péninsule Antarctique, en Est Antarctique ainsi qu'au niveau de l'Arc de la Scotia. En revanche, la partie sud du plateau des Kerguelen et l'ensemble des régions situées au nord de 55° S semblent être défavorables.

La contribution des variables environnementales au modèle indique les paramètres qui expliquent le mieux la distribution de l'espèce (Figure 86). La géomorphologie (3) est un paramètre important pour cette espèce du plateau Antarctique, suivie de la température de fond (9), de la profondeur (2), de la glace de mer (4), de la pente (13) et de la chlorophylle (1). L'oxygène de fond (5), l'amplitude de salinité de fond (6), la salinité de fond (7), l'amplitude de température de fond (8), l'amplitude de la salinité de surface (10), la salinité de surface (11) et l'amplitude de température (12) de surface jouent un rôle mineur et par conséquent contraignent peu la distribution de l'espèce.

Les courbes de réponse du modèle indiquent que l'espèce apprécie les faibles profondeurs (<500 mètres) (Figure 87). Elle est préférentiellement associée à des températures inférieures à +1°C et des valeurs de pente supérieures à 0,5°. Les caractéristiques géomorphologiques qui correspondent aux plus fortes probabilités de présence sont les suivantes: Zones côtières, débouchés de canyons, fonds océaniques accidentés, monts sous-marins et cônes volcaniques profonds du plateau Antarctique (Figure 88).

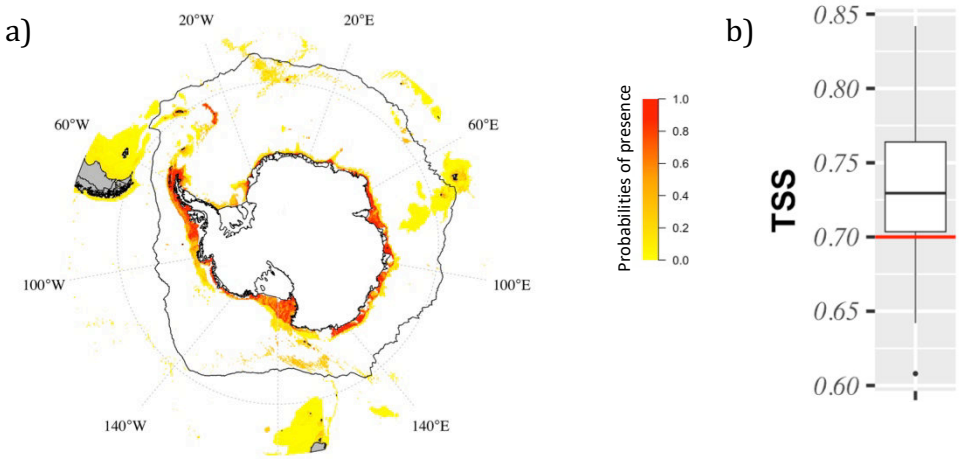


Figure 85 : a) Projection spatiale du modèle corrélatif sous des conditions climatiques actuelles (gauche). b) Performance prédictive du modèle exprimée par la métrique du TSS.

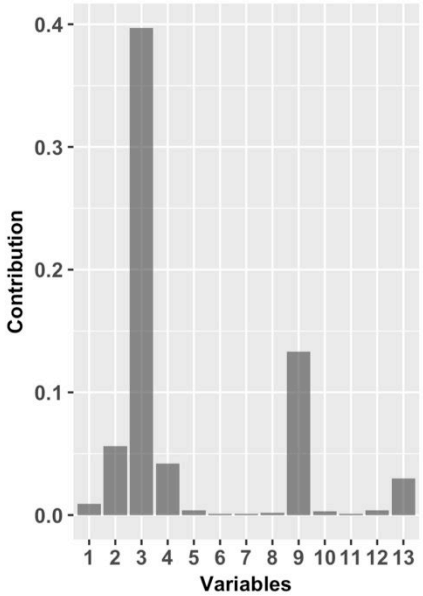


Figure 86 : Contribution des variables environnementales au modèle : 1 = Concentration en Chlorophylle a d'été, 2 = Profondeur, 3 = Géomorphologie, 4 = Concentration en glace de mer, 5 = Concentration en oxygène de fond, 6 = Amplitude de salinité de fond, 7 = Salinité de fond, 8 = Amplitude de température de fond, 9 = Température de fond, 10 = Amplitude de salinité de surface, 11 = Salinité de surface, 12 = Amplitude de température de surface, 13 = Pente.

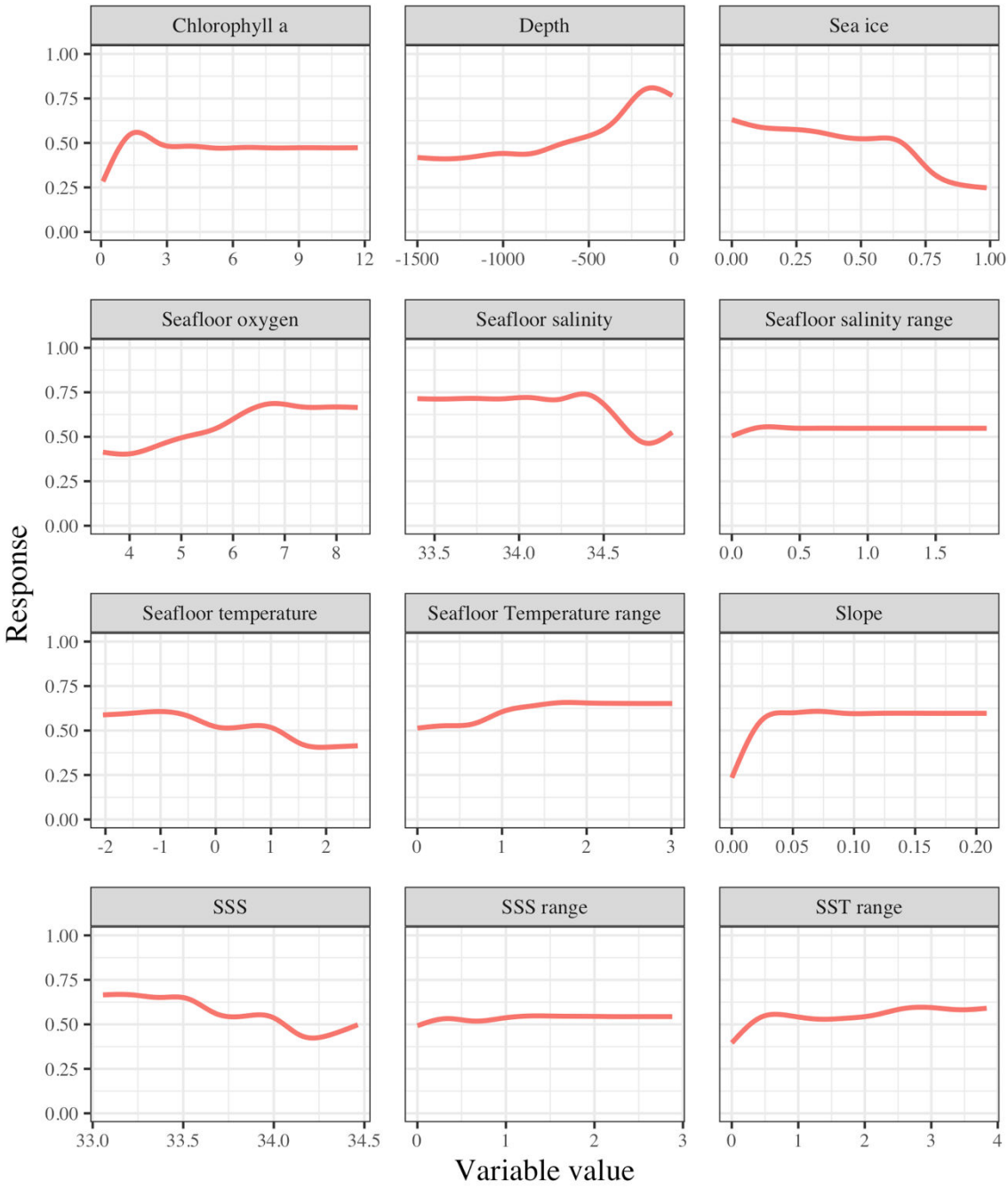


Figure 87 : Courbes de réponse des différents prédicteurs environnementaux estimées par le modèle de niche corrélatif pour *Sterechinus neumayeri*

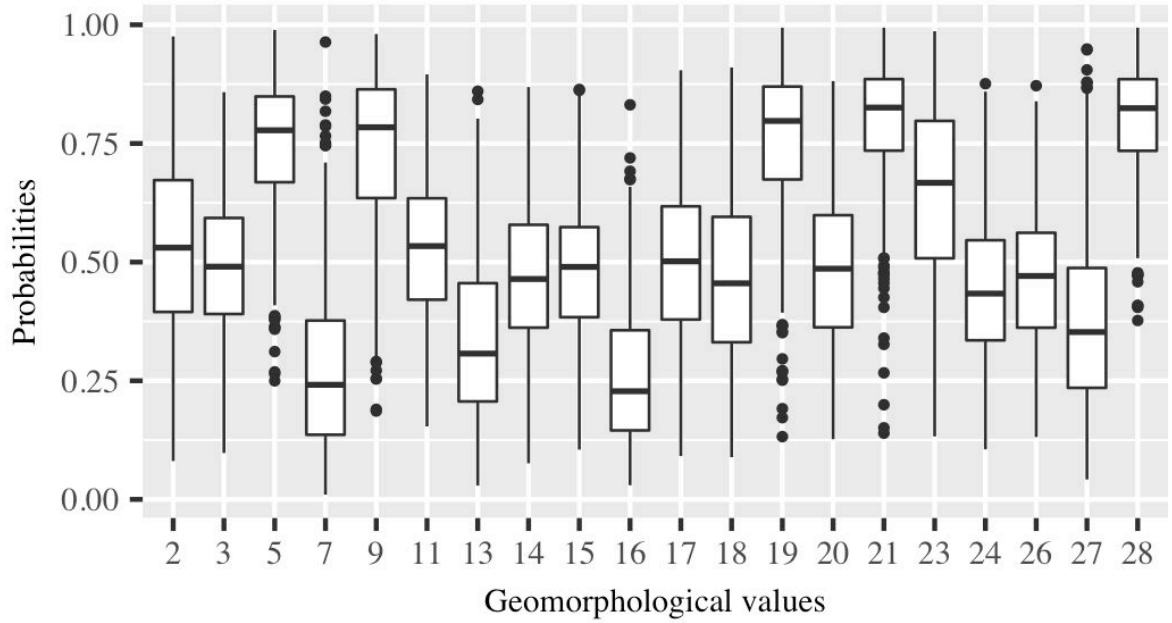


Figure 88 : Valeurs de probabilité de présence associées aux caractéristiques géomorphologiques. Les données utilisées sont issues de la calibration du modèle de niche corrélatif (Appendice 2).

2. Le modèle Dynamic Energy Budget

2.1. La paramétrisation du modèle DEB et sa performance prédictive

La combinaison des données disponibles à différents stades de développement de *S. neumayeri* a permis d'obtenir une prédiction robuste des paramètres du modèle DEB (Tableau 6).

La performance prédictive du modèle DEB a été mesurée à l'aide de deux métriques le MRE (Erreur relative moyenne) et le SMSE (Symmetric Mean Squared Error). Ces métriques permettent d'estimer s'il y a une bonne concordance entre les prédictions du modèle et les données observées. Un bon ajustement du modèle aux données se traduira par des valeurs de SMSE et MRE faible (Tableau 7). Dans le cas du présent modèle, l'estimation des paramètres montre une bonne performance prédictive avec un MRE de 0,095 et un SMSE de 0,119 traduisant donc une bonne concordance entre les prédictions du modèle et les observations (Tableau 7, Figure 89). L'ajustement du modèle peut être également quantifié pour chaque donnée observée de manière indépendante (« erreur » dans le Tableau 7). De même, plus les valeurs d'erreur seront faibles plus cela traduira une bonne performance prédictive du modèle. Les données prédites par le modèle lors de la paramétrisation (courbe bleue) montrent une sous-estimation des données de taille-âge de la larve pré-métamorphique (Figure 89a), cependant l'erreur demeure relativement faible (0,09316). Les données taille-âge de l'adulte présentent une valeur d'erreur de 0,1286 certainement liée à la dispersion relativement importante autour des données (Figure 89b). L'erreur est faible pour les données de poids–taille (0,05) (Figure 89c). On observe que la consommation d'oxygène en fonction du poids présente des motifs similaires en hiver et en été (Figure 89d, e), avec une diminution de la consommation d'oxygène autour de 0,2, qui correspond à la phase de transition entre le stade embryon et la larve pré-métamorphique.

DEB parameters	Unit	Value
z, zoom factor	–	1.364
$\delta_{M.emb}$, shape coefficient embryos	–	0.4873
$\delta_{M.lrv}$, shape coefficient larvae	–	0.5054
δ_M, shape coefficient	–	0.612
$\{F_m\}$, max spec searching rate	l d^{-1} cm^{-2}	6.5
kapX, digestion efficiency of food to reserve	–	0.83
v, energy conductance	cm d^{-1}	0.03301
kap, allocation fraction to soma	–	0.7221
kap_R, reproduction efficiency	–	0.95
$[p_M]$, vol-specific somatic maintenance	J d^{-1} cm^{-3}	24.42
$\{p_T\}$, surface-specific som maintenance	J d^{-1} cm^{-2}	0
k_J, maturity maint rate coefficient	d^{-1}	0.0025
$[E_G]$, spec cost for structure	J cm^{-3}	2350
E_{Hb}, energy maturity at birth	J	0.004515
E_{Hj}, energy maturity at metamorphosis	J	0.3
E_{Hp}, energy maturity at puberty	J	2266
h_a, Weibull aging acceleration	d^{-2}	2,00E-08
s_G, Gompertz stress coefficient	–	0.0001

Tableau 6 : Estimation des paramètres du modèle, obtenue par la méthode de covariation.

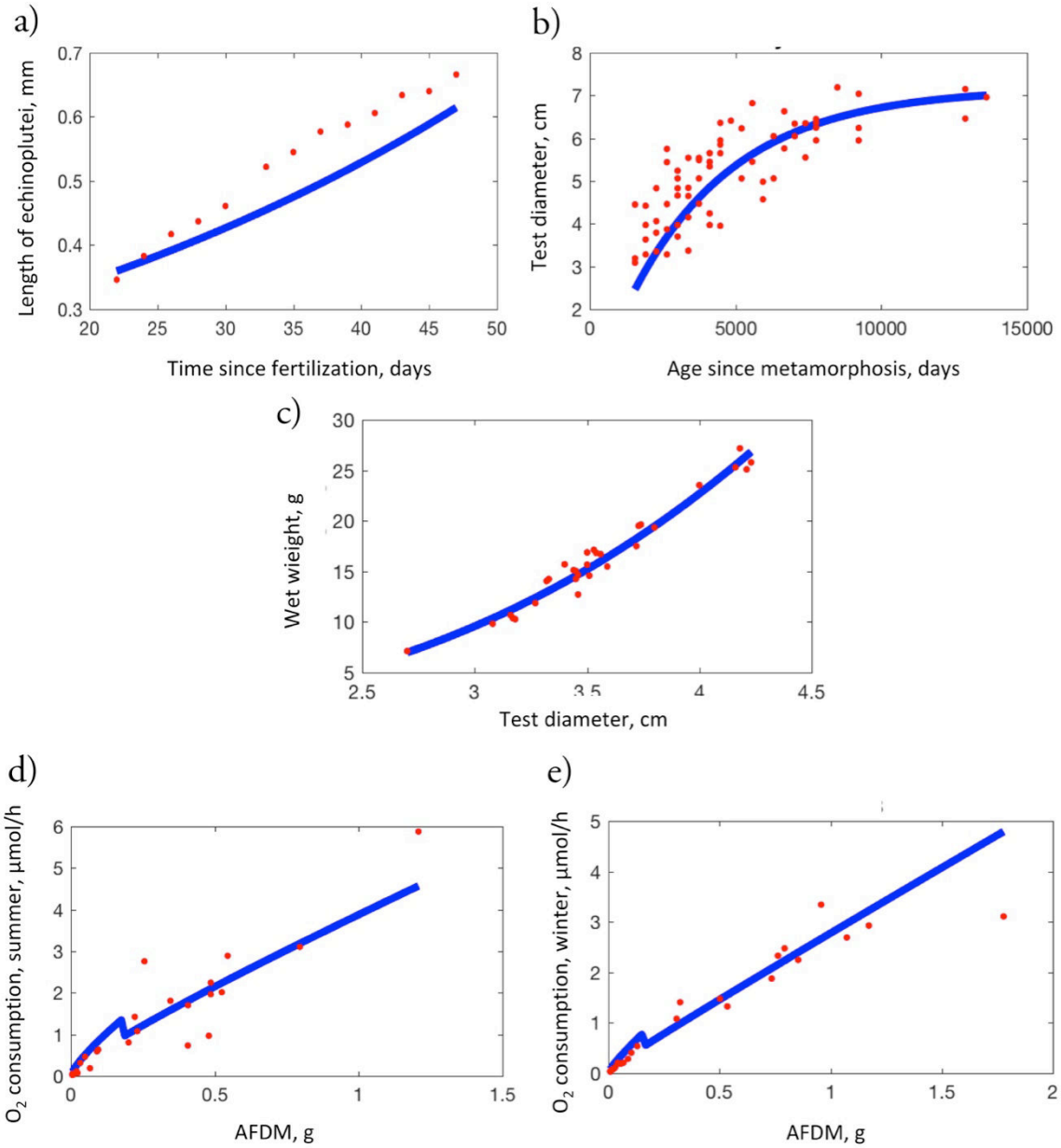


Figure 89 : Ajustement du modèle DEB (courbe bleue) pour les données univariées : a) taille de la larve en fonction du temps écoulé depuis la fécondation (Marsh et al., 1999), b) diamètre en fonction de l'âge depuis la métamorphoses (Brey et al., 1995), c) poids humide en fonction du diamètre d'individus adultes (S. Morley, comm pers), d) consommation d'oxygène en été en fonction de la masse (AFDM : masse sèche sans cendre) pour des individus post-métamorphiques (Souster et al., 2018), e) consommation d'oxygène en hiver en fonction de la masse (AFDM) pour des individus post-métamorphiques (Souster et al., 2018).

Zero Variate data	Real Data	Prediction	Error	Units
Age at birth at -1.35°C	21	20.53	0.02257	day
Age at birth at at 0°C	17	17.66	0.03904	day
Time since birth at metamorphosis	103	92.64	0.1006	day
Life span	1.46E+04	1.46E+04	8.64E-09	day
Length from aboral apex to tips of postoral arms of echinoplutei	0.035	0.035	7.59E-09	cm
Length of the pluteus before metamorphosis	0.12	0.1328	0.1064	cm
Diameter of test at puberty	2.04	2.058	0.008698	cm
Ultimate diameter of test	7.023	7.17	0.02089	cm
C :N mass of fertilised egg	4.49E-07	5.78E-07	0.2881	g
C :N mass of pluteus larva	5.21E-07	4.05E-07	0.2221	g
Wet weight adult including gonads	129	130.6	0.01275	g
Gonadal somatic index	0.1	0.09582	0.0418	

Univariate data	Real Data	Prediction	Error
Time since fertilization vs. length of echinoplutei	See Figure		0.09316
Age since metamorphosis vs. test diameter	See Figure		0.1286
Test diameter vs. wet weight	See Figure		0.05325
Ash Free Dry Mass (g) vs. O_2 consumption in mol/h in winter	See Figure		0.2109
Ash Free Dry Mass (g) vs. O_2 consumption in mol/h in summer	See Figure		0.2718

Pseudo data	Generalized animal	Our animal	Error	Units
Energy conductance	0.02	0.02979	0.4897	cm/d
Allocation fraction to soma	0.8	0.7169	0.1039	-
Reproduction efficiency	0.95	0.95	0	-
Volume-specific somatic maintenance	18	25.58	0.4213	J/d.cm^3
Maturity maint rate coefficient	0.002	0.0025	0.25	1/d
Growth efficiency	0.8	0.8034	0.004223	-

Tableau 7 : Données observées et données prédites par le modèle DEB fournies avec l'erreur relative

2.2. Modélisation de la physiologie de *S. neumayeri*

2.2.1. La naissance

La naissance correspond à la phase de transition entre le stade embryon et l'apparition de la larve pré-métamorphique. À cette étape du cycle de vie, les individus commencent à se nourrir mais n'investissent pas d'énergie dans la reproduction. Le temps de développement nécessaire à l'apparition de la larve montre des résultats contrastés de part et d'autre du Front Polaire (Figure 90a). Les individus situés au sud du Front Polaire montrent un temps de développement relativement long, de 20 à 35 jours. À l'inverse, des individus situés au nord de celui-ci sont associés à des temps beaucoup plus courts, de 5 à 15 jours. Les régions du plateau Antarctique présentent généralement des temps d'apparition de la larve plus courts que les régions des bassins profonds. Au niveau de la zone de transition du Front Polaire, le temps de développement diminue de nouveau et ce continuellement jusqu'à 45°S. La taille des larves montre des valeurs élevées dans les zones côtières, avec un diamètre moyen supérieur à 0,03458 cm. À l'inverse, l'éloignement des côtes se traduit par une diminution de la taille (diamètre moyen inférieur à 0 ,03448) (Figure 90b). Il n'y a pas de véritable relation entre le temps de développement et la taille de la larve bien qu'il y ait une légère tendance à la diminution de la période de développement lorsque la taille de la larve augmente (Figure 91). Le temps mis pour l'apparition de la larve semble principalement influencé par la température (Figure 91a). Plus les températures seront froides, plus le temps de développement sera long. Il faudra en moyenne 25 à 30 jours pour des températures proches de 0°C. À l'inverse, plus les températures seront chaudes, plus la durée pour atteindre le stade larvaire sera court. La disponibilité en nourriture est exprimée entre à 0 et 1, 0 correspond à l'absence de disponibilité en nourriture et 1 une disponibilité *ad libitum.* La taille semble fortement influencée par la disponibilité en nourriture. Lorsque la disponibilité en nourriture sera supérieure à 0,75, la taille à la naissance devrait atteindre 0,03458 cm (Figure 91b).

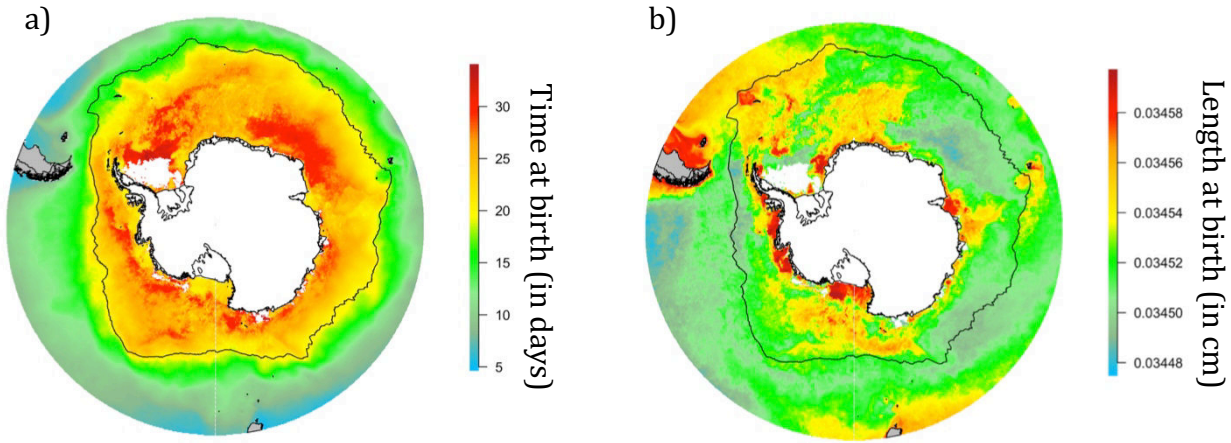


Figure 90 : a) Temps de développement nécessaire pour atteindre le stade larvaire. b) Taille de la larve à la naissance.

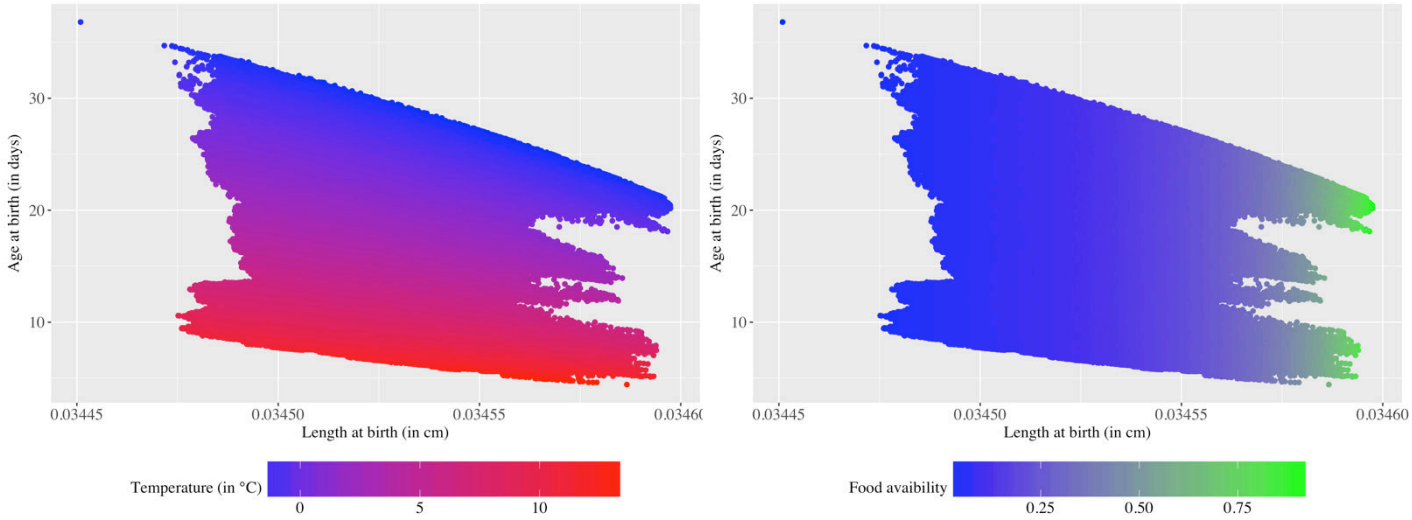


Figure 91 : Relation entre le temps nécessaire au développement de la larve et sa taille, combinée aux données de température de surface et de disponibilité en nourriture.

2.2.2. La métamorphose

La métamorphose coïncide au recrutement de la larve sur le fond marin. Elle semble avoir lieu rapidement (< 200 jours) dans les régions d'Amérique du Sud, de la Nouvelle-Zélande, de la partie nord du plateau des Kerguelen et sur le plateau Antarctique (Figure 92a). Les valeurs plus élevées sont principalement concentrées sur les zones de pentes profondes comme le plateau des îles Kerguelen. La taille des individus à la métamorphose présente des valeurs supérieures à 0,105 cm dans une grande partie de l'océan Austral. Les régions où la taille des individus est la plus faible correspondent généralement aux zones où le temps mis pour atteindre la métamorphose est le plus long.

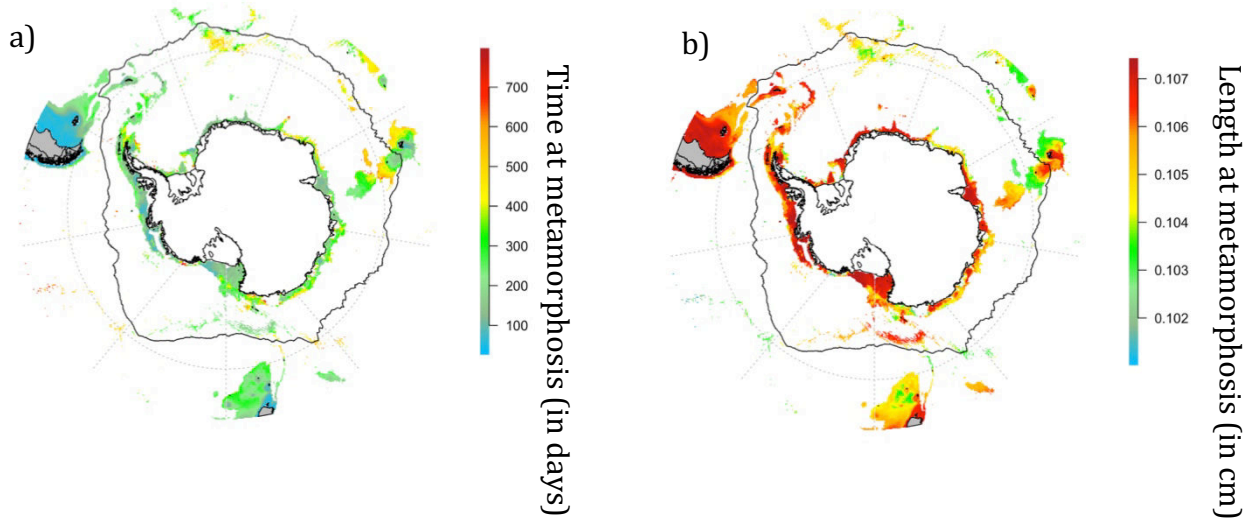


Figure 92 : a) Temps de développement nécessaire pour atteindre la métamorphose. b) Taille de la larve à la métamorphose.

Un temps de développement rapide devrait correspondre à des tailles des individus post-métamorphiques relativement grandes, tandis que des individus de petites tailles devraient avoir un

temps de développement beaucoup plus long comme le montrent les Figures 92a et 92b. Un temps de développement supérieur à 500 jours est associé à des tailles inférieures à 0,104 cm. À l'inverse, pour un temps de développement inférieur à 100 jours, les tailles de larves sont supérieures à 0,106 cm.

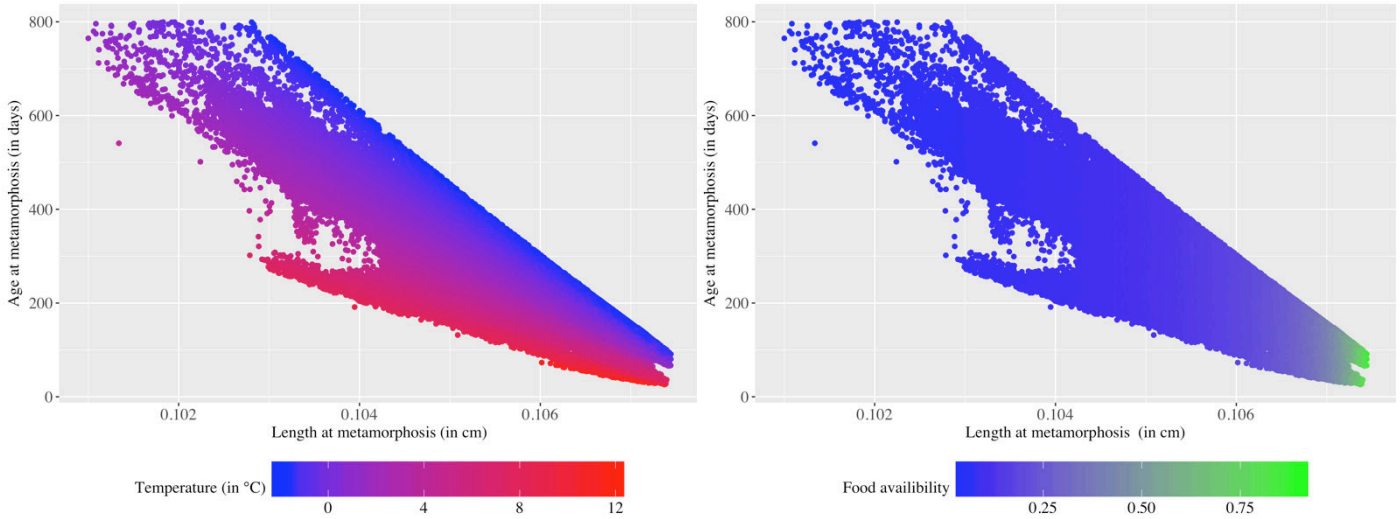


Figure 93 : Relation entre le temps nécessaire pour atteindre la métamorphose et la taille des individus, combinée aux données de températures de fond et de disponibilité en nourriture.

Le temps mis pour atteindre la métamorphose semble contrôlé à la fois par la température et par la disponibilité en nourriture. La tendance générale montre que, plus la température est élevée, plus le temps mis pour atteindre la métamorphose sera rapide. À l'inverse, des températures froides devraient conduire à des temps de développement plus longs. Cependant, la disponibilité en nourriture joue un rôle important : le temps mis pour atteindre la métamorphose est rapide pour des valeurs supérieures à 0,75 et ce, quelle que soit la température. La taille de la larve, qui semble peu affectée par la température de fond, est en revanche fortement contrainte par la disponibilité en nourriture. Pour des valeurs supérieures à 0,25 de disponibilité en nourriture, la taille de la larve est supérieure à 0,106 cm.

2.2.3. La maturité sexuelle

a. Les zones favorables à la maturité sexuelle

La maturité sexuelle correspond à la période où les individus ont investi suffisamment d'énergie dans la maturité et vont pouvoir commencer à produire des gamètes et à se reproduire. Dans le cas de *S.neumayeri*, l'Amérique du Sud, la mer de Ross, la mer de Weddell, Prydz Bay, les mers d'Amundsen et Bellingshausen constituent des régions où les individus peuvent atteindre la maturité sexuelle (Figure 94). En revanche, le plateau des îles Kerguelen, le plateau de Campbell et l'Est Antarctique sont des régions où les individus ne peuvent pas atteindre la maturité sexuelle.

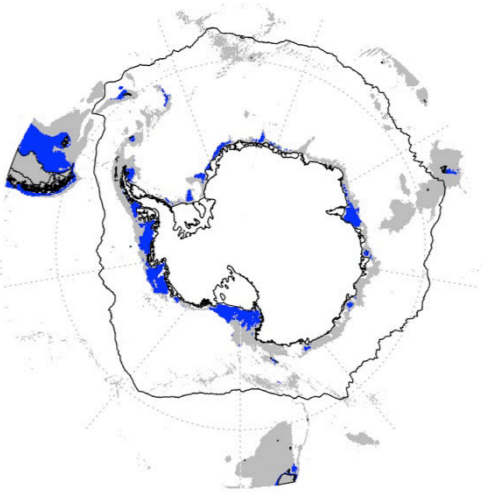


Figure 94 : Zones favorables (en bleu) ou non favorables (en gris) à la reproduction

b. Taille et âge à la maturité sexuelle

On peut identifier le temps nécessaire pour atteindre la maturité sexuelle ainsi que la taille des individus dans les régions où la reproduction est possible (Figure 95a et 94b). Les résultats sont contrastés selon les régions de l'océan Austral. Les individus au nord du Front Polaire pourraient atteindre la maturité sexuelle relativement rapidement (< trois ans). À l'inverse, le temps de développement augmente au sud du Front Polaire, en Antarctique avec des valeurs d'environ quatre ans à l'ouest de la mer de Ross, en mer de Bellingshausen et d'Amundsen. Des valeurs particulièrement élevées sont retrouvées à l'est de la mer de Ross, en mer de Weddell et à Prydz Bay (supérieures à six ans). Concernant la taille des individus, il faudra qu'ils aient atteint au moins deux cm en mer d'Amundsen et Bellingshausen pour pouvoir se reproduire. En revanche, des individus plus petits pourront se reproduire en mer de Ross (environ 1,95 cm). En Amérique du Sud, les tailles des individus oscillent entre 1,95 et 2 cm. Les individus inférieurs à 1,85 cm ne pourront pas se reproduire.

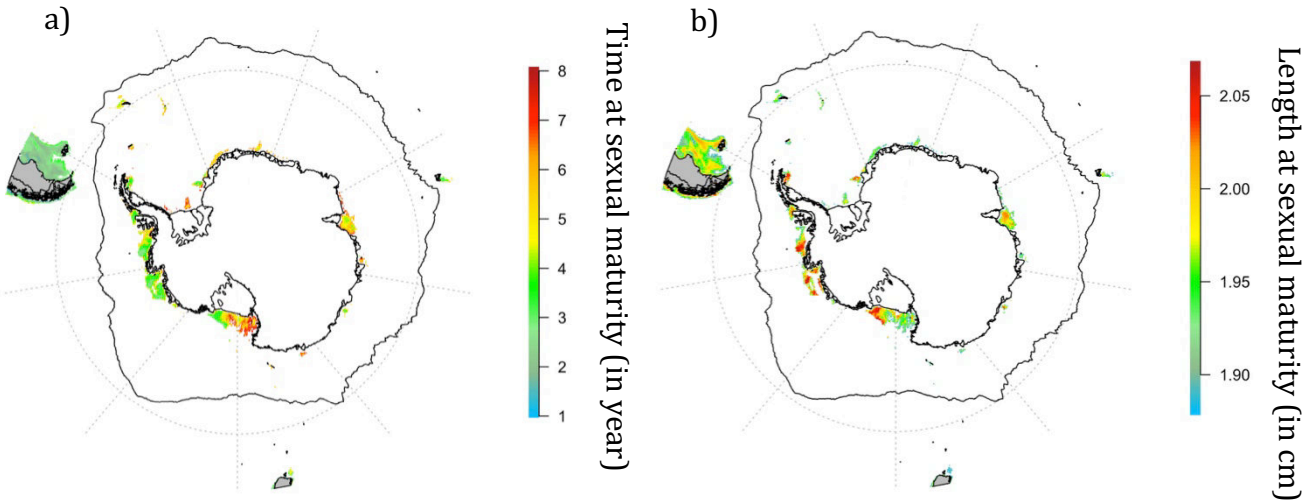


Figure 95 : a) Temps de développement nécessaire pour atteindre la maturité sexuelle. b) Taille de l'individu à la maturité sexuelle.

La relation entre le temps nécessaire pour atteindre la maturité sexuelle et la taille de l'individu semble suivre des motifs similaires à ceux de la métamorphose (Figure 96), où une diminution du temps pour atteindre la maturité sexuelle est associée à une augmentation de la taille des individus. On observe une véritable séparation sur les temps de développement entre les températures chaudes et froides (Figure 96a). Des environnements présentant des températures supérieures à cinq degrés correspondent à des temps de développement inférieurs à quatre ans. À l'inverse, des températures inférieures à trois degrés présentent des temps de développement plus longs (supérieurs à cinq ans). De même, la taille demeure fortement influencée par la disponibilité en nourriture puisque les grands individus (supérieurs à deux cm) sont associés à une forte disponibilité en nourriture (Figure 96b).

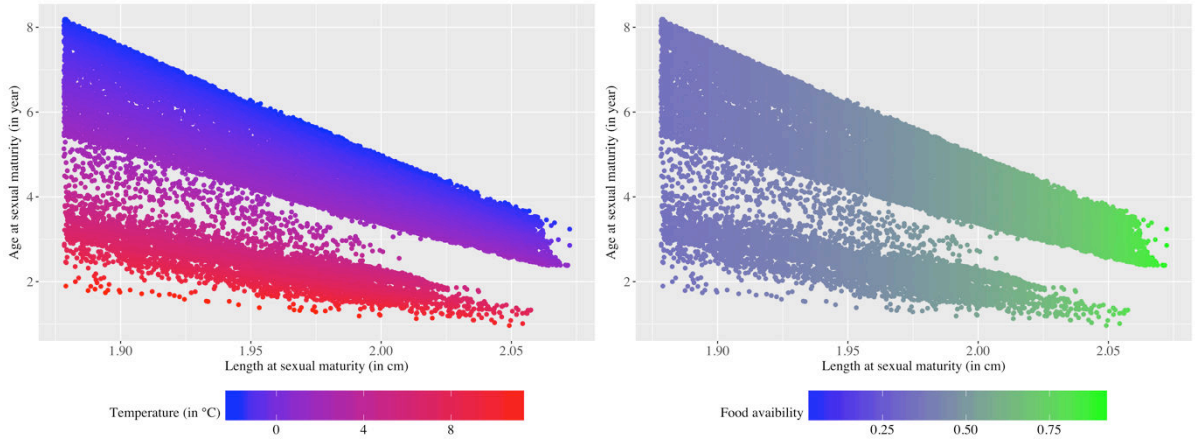


Figure 96 : Relation entre le temps nécessaire pour atteindre la maturité sexuelle et la taille des individus, combinée aux données de températures de fond et de disponibilité en nourriture.

2.3.Détermination des zones favorables

2.3.1. Survie des individus post-métamorphiques selon la taille.

Les cartes de zones favorables à la survie des individus pour différentes classes de taille (Figure 97) montrent que d'une manière générale, plus la taille de l'organisme augmente, plus la taille de l'aire favorable au maintien des individus diminue. La région sud du plateau de Campbell ne constitue pas une zone adéquate pour que les individus puissent survivre, de même que les zones de pentes profondes du plateau des Kerguelen. Les petits individus (inférieurs à un cm) devraient pouvoir survivre dans une grande majorité de l'océan Austral. À l'inverse plus la taille augmente, plus les zones favorables seront restreintes au plateau Antarctique. L'Amérique du Sud semble propice aux individus pouvant atteindre quatre cm ; en revanche, la survie est compromise pour des oursins de cinq et six cm et quasiment impossible au-delà. En Antarctique, plus la taille augmente, plus les zones adaptées apparaissent morcelées. Prydz Bay et les mers d'Amundsen et Bellingshausen semblent être les régions les plus appropriées pour que les individus de grande taille puissent se développer. En mer de Ross, les individus ne devraient pas excéder trois à quatre cm. L'Est Antarctique semble relativement peu favorable au développement d'individus de grande taille.

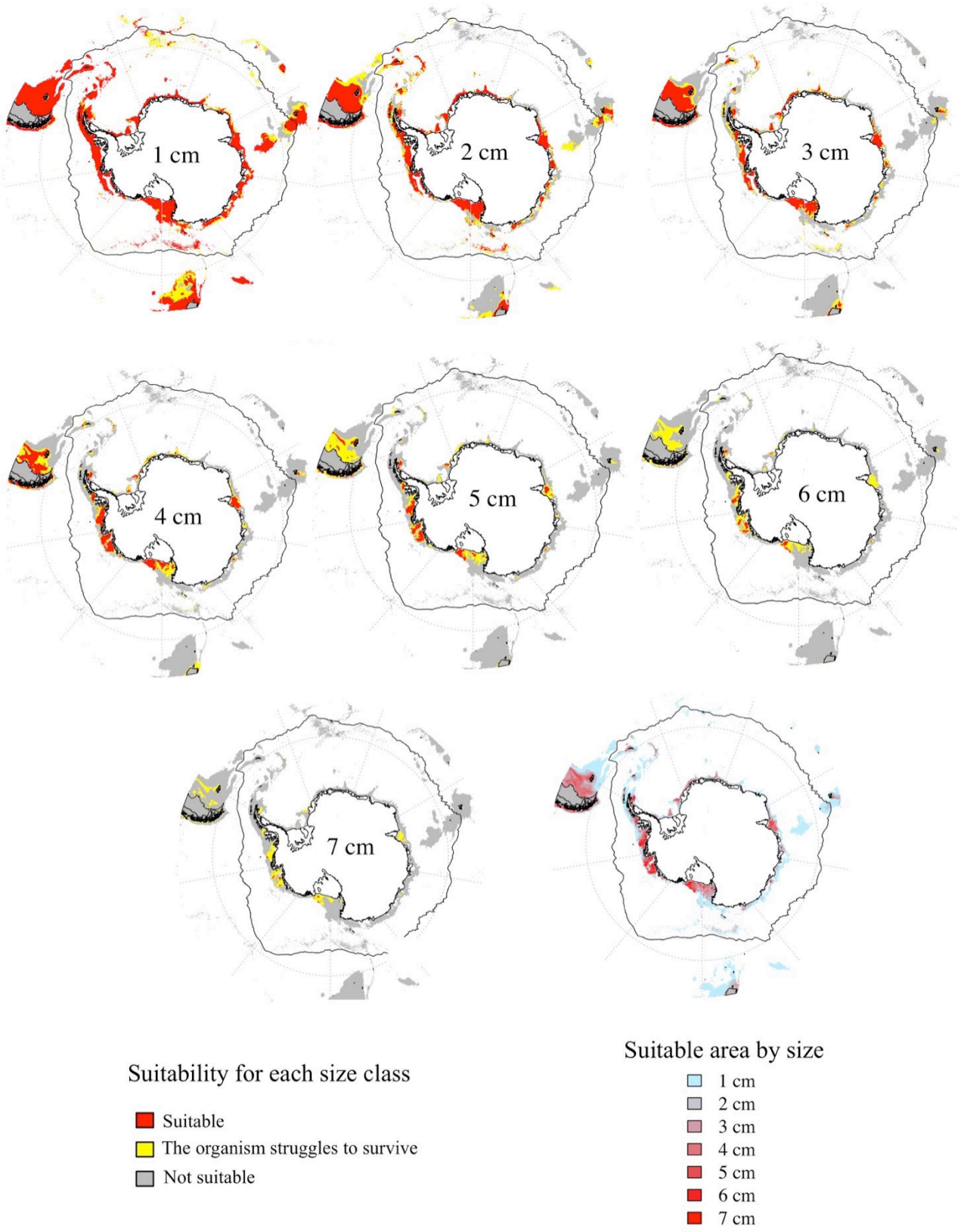


Figure 97 : Cartes d'habitats favorables pour différentes classes de taille. Les zones rouges traduisent une aire où l'espèce peut survivre ($\dot{p}_M$<pC et $\dot{p}_M < \kappa.\dot{p}_c$), les zones jaunes où l'espèce aura des difficultés à survivre ($\dot{p}_M<\dot{p}_c$ et $\dot{p}_M > \kappa.\dot{p}_c$) et les zones grises où l'espèce ne pourra survivre ($\dot{p}_M>\dot{p}_c$). La dernière carte représente la synthèse des zones exclusivement favorables ($\dot{p}_M<\dot{p}_c$ et $\dot{p}_M < \kappa.\dot{p}_c$) par classe de taille maximale.

2.3.2. Vérification terrain

Des données de mesure de diamètres d'échinides provenant de plusieurs missions de collecte (Figure 98) autour de l'océan Austral ont été utilisées pour être confrontées aux valeurs de diamètre maximal prédites par le modèle DEB (Figure 99). Le modèle tend à sous-estimer les tailles maximales atteintes, sauf pour les missions du British Antarctic Survey pour lesquelles il les surestime, mais peu de données sont disponibles pour ces missions. Les prédictions de McMurdo, Revolta et King George Island sont très inférieures aux données que l'on retrouve sur le terrain avec une valeur prédite de un cm sur King George Island tandis que la taille maximale mesurée est supérieure à six cm. Les écarts entre les prédictions et le modèle sont en revanche beaucoup moins prononcés pour Rothera et la mission Antarktis XIII. Le résultat du test de Wilcoxon indique que les données observées ont des tailles significativement supérieures aux données prédites par le modèle (p-value <0,05).

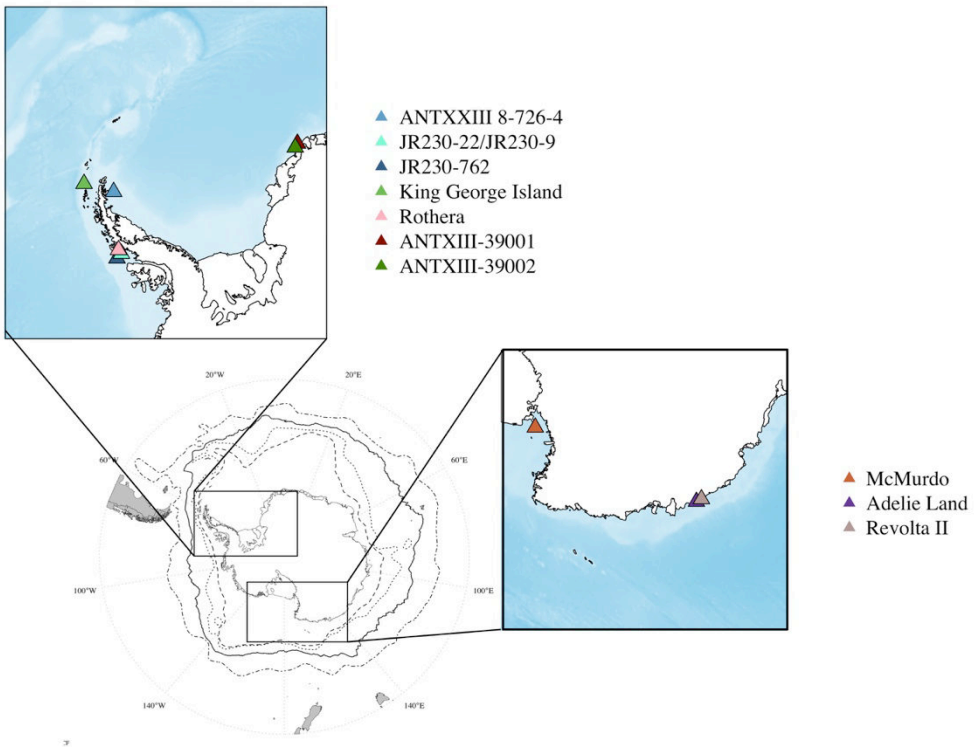


Figure 98 : Stations Antarctiques où des mesures du test de *S. neumayeri* ont pu être réalisées pour être comparées aux données prédites par le modèle.

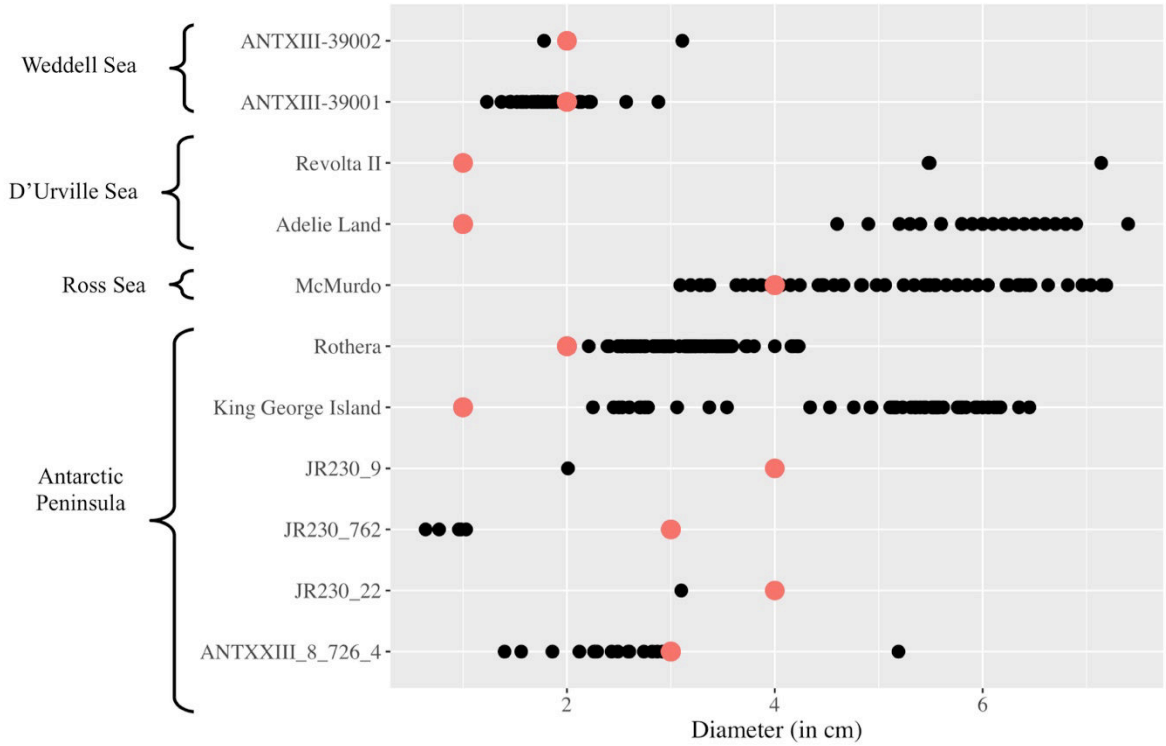


Figure 99 : Comparaison des données de taille (diamètres) mesurées sur le terrain et les résultats du modèle DEB. Les points rouges représentent la taille maximale atteinte pour chacune des populations selon le modèle DEB.

3. Impact du changement climatique

L'impact du changement climatique sur la distribution de *S. neumayeri* a été projeté selon le scénario RCP8.5 du GIEC selon les deux approches de modélisation (Figure 100).

Avec le modèle corrélatif, la probabilité de trouver l'espèce en Antarctique devrait diminuer en mers de Bellingshausen et d'Amundsen comparé à la période actuelle (2005-2012) mais aussi sur l'ensemble des zones situées au-delà de 55°S (Figure 100a). En revanche, des augmentations de probabilités sont observées en mer de Ross, en mer de Weddell et en Est Antarctique. Les résultats du modèle DEB montrent que sous des conditions climatiques futures, la maturité sexuelle pourra plus être atteinte et ce, quelle que soit la région de l'océan Austral considérée (Figure 100b). Cela signifie que les populations de l'espèce ne pourront pas survivre d'un point de vue énergétique dans l'océan Austral, selon le scénario RCP 8.5 du GIEC.

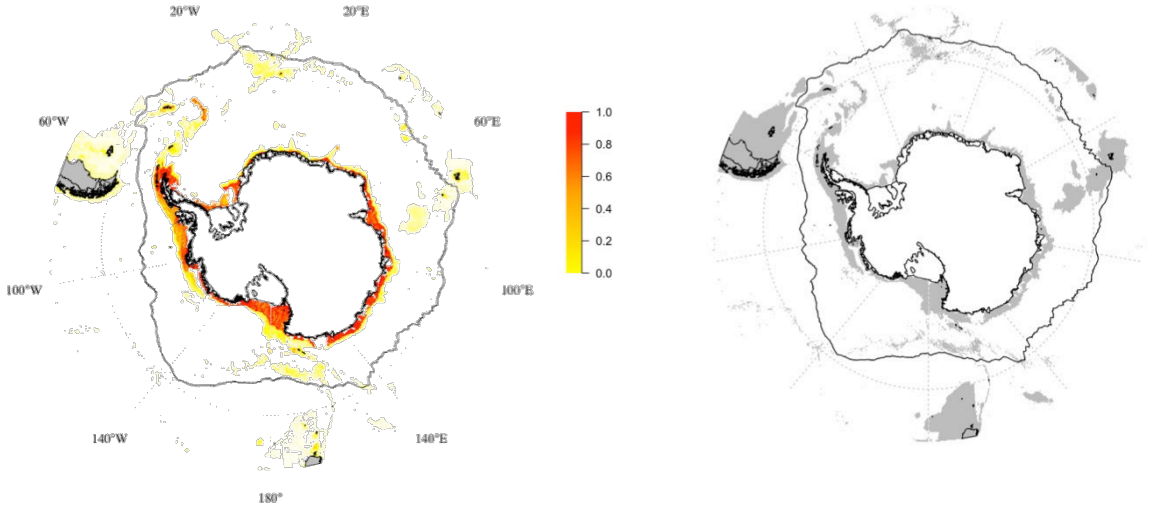


Figure 100 : Projections spatiales a) du modèle corrélatif et du modèle DEB sous des conditions climatiques futures (scénario RCP 8.5). Le modèle corrélatif est exprimé en probabilité de présence, la projection du modèle DEB correspond à la maturité sexuelle. Les zones en gris signifient que les individus ne peuvent atteindre la maturité sexuelle.

IV. Discussion

1. Le modèle corrélatif

L'approche corrélative montre bien que l'espèce présente de fortes affinités pour les régions situées au sud du Front Polaire, ce qui demeure cohérent avec les résultats de Fabri-Ruiz et ses collaborateurs (2018). La performance prédictive du modèle ainsi que la contribution des variables environnementales ont changé par rapport à l'étude précédente ; cela peut être lié au nombre de données supplémentaires incorporées dans le modèle puisque seules les occurrences ayant une date d'échantillonnage connue avaient été conservées précédemment. Par ailleurs, la stratégie d'échantillonnage des pseudo-absences a également été modifiée pour limiter encore davantage la présence d'autocorrélation spatiale dans le modèle.

2. Le développement larvaire

Le modèle DEB construit pour *S. neumayeri* fournit des informations sur les individus pré et post-métamorphiques. Les résultats montrent bien que le temps de développement est influencé à la fois par la température et la disponibilité en nourriture. En revanche, la taille est majoritairement liée à la disponibilité en nourriture, ce qui est cohérent puisque l'assimilation $\dot{p}_A$ est régie par des phénomènes de surface et donc liée à la taille L.

$$\dot{p}_A = \{\dot{p}_{Am}\} f L^2$$

f : Réponse fonctionnelle
L^2 : Surface de l'organisme
$\{\dot{p}_{Xm}\}$: Taux d'assimilation maximale spécifique à la surface

Les temps de développement larvaires relativement longs observés au sud du Front Polaire montrent bien que la température joue un rôle important sur les taux métaboliques. Plus la température augmente, plus le temps nécessaire au développement de la larve est court. Les temps de développement et les tailles de larves sont particulièrement surprenants en Amérique du Sud, Nouvelle-Zélande et sur la région nord du plateau des Kerguelen, les tailles étant maximales pour des temps de développement d'environ cinq jours. Relativement peu d'études sont disponibles sur le développement larvaire de *S. neumayeri*. Bosch et al. (1987) et Pauline et al. (2013) s'accordent pour dire que l'apparition de la larve doit avoir lieu au bout de 17 jours pour des températures comprises entre -0,8°C et 0,5°C, et 21 jours pour des températures entre -1,8 et -0,9°C. Kapsenberg et Hofmann (2014) ont montré qu'elle devrait se produire au-delà de 21 jours pour une température de -0,7°C. Les fortes valeurs retrouvées au nord du Front Polaire peuvent être liées au fait que le modèle DEB ne possède pas de mécanisme pour déterminer la température à laquelle la mortalité se produit. Dans le cadre de la présente étude, seule la température d'Arrhenius a été fournie, alors qu'aucune information n'était disponible pour les températures létales inférieures et supérieures ni dans la littérature, ni possibles à déterminer du fait du peu de données de physiologie disponibles.

Par ailleurs, la température d'Arrhenius a été estimée à partir de seulement trois points de mesure. On peut donc considérer que son estimation est fortement biaisée. De ce fait, le modèle ne peut déterminer la gamme de température optimale. Comme les taux métaboliques augmentent avec la température, et que le modèle DEB ne peut les limiter car la gamme de température optimale n'est pas connue, les performances physiologiques dans les eaux chaudes s'améliorent, sont non limitées et probablement au-delà de leur optimum.

Concernant le stade post-métamorphique qui correspond à la période de recrutement, la tendance n'est pas la même que pour la larve puisqu'on a pu observer des temps de développement relativement courts associés à des tailles importantes de part et d'autre du Front Polaire, qui sont certainement liés aux fortes disponibilités en nourriture dans ces régions.

Très peu d'études sont disponibles à l'heure actuelle sur le recrutement larvaire des organismes benthiques antarctiques. La connaissance du cycle de vie de *S. neumayeri* suggère qu'il y aurait synchronisme entre recrutement et sédimentation du phytoplancton à la suite du bloom en région côtière Antarctique. Cependant, le succès du recrutement larvaire dépend de multiples facteurs (force des courants, structures sédimentaires, prédation, compétition pour l'espace et la ressource, facilitation, etc.) (Erlandsson & McQuaid, 2004; Alfaro, 2005, 2006; Erlandsson et al., 2005; Olivier & Retière, 2006). On peut donc difficilement conclure sur ce qui stimule réellement le recrutement pour cette espèce.

Il est également important de souligner que l'ensemble des projections réalisées pour les individus pré et post-métamorphiques doivent être considérées d'un point de vue statique spatialement car l'influence des courants n'a pas été prise en compte dans le modèle, notamment celle du Courant Circumpolaire Antarctique. Or, celui-ci est connu pour jouer un rôle important comme vecteur de dispersion (Pearse et al., 2009; Moon et al., 2017; González-Wevar et al., 2018).

3. Jeune post-métamorphique et adulte

3.1.Vérification terrain

La vérification terrain du modèle révèle que les observations sont sous-estimées de manière significative par le modèle (Figure 99). Cette sous-estimation pourrait être due à l'échelle spatiale à laquelle le modèle est projeté. En effet, les couches de température et de chlorophylle a sont obtenues à des résolutions de 0,1° par 0,1°. Or, le modèle DEB est construit avec des données qui sont obtenues à des échelles beaucoup plus locales. Les conditions environnementales des données raster ne retranscrivent peut-être pas de manière optimale les conditions environnementales à petite échelle. Un autre paramètre pouvant impliquer cette sous-estimation pourrait être l'utilisation de données de température annuelles moyennées sur une grande période 2005-2012. Or, les données récoltées sur le terrain proviennent d'années différentes, ce qui pourrait avoir pour conséquence de lisser le signal annuel de la température et, par conséquent, de sous-estimer la taille maximale atteinte. Des incertitudes demeurent concernant la validation du modèle DEB qui n'a pas encore été réalisée avec des données indépendantes. Les résultats d'études expérimentales menées à la station scientifique de Rothera pourront être utilisées afin de savoir si le modèle DEB paramétré avec des données provenant de McMurdo peut s'appliquer à des individus provenant d'autres populations (Pouvreau et al., 2006; Saraiva et al., 2012).

Enfin, les surestimations du modèle sont à considérer avec précaution au vu du faible nombre de données disponibles mais aussi parce que l'absence de grands individus dans les échantillons pourrait être liée au fait que ces individus n'ont tout simplement pas été échantillonnés.

3.2.Les habitats favorables d'un point de vue énergétique

L'Amérique du Sud et le plateau de Campbell sont des régions certainement situées au-delà de l'optimum de température pour cette espèce. Compte tenu de cette limite, on peut tout de même distinguer deux types d'habitats favorables chez les individus post-métamorphiques (juvénile et adulte) :

- Les habitats où pourront avoir lieu la croissance et la reproduction,
- Les habitats où les individus pourront seulement croître et ne pourront pas se reproduire.

Les régions comme le sud du plateau des îles Kerguelen et l'Est Antarctique sont typiquement des régions où seuls des oursins de petite taille devraient être représentés. Mais ces individus n'atteindront pas la maturité sexuelle dans ces régions car leur taille est pour la plupart inférieure à deux cm. Ces zones constituent donc des populations puits où la présence d'individus n'est rendue possible que par l'apport de propagules de populations sources. Bien entendu, la persistance d'une population ne sera possible que si le taux de migration est supérieur au taux d'extinction (Pulliam, 1988). À l'inverse, des régions comme la mer d'Amundsen-Bellingshausen, la mer de Ross ou encore Prydz Bay, sont des régions où les individus pourront à la fois croître et se reproduire et devraient d'un point vue énergétique constituer des populations sources.

4. Comparaison des approches corrélative et mécanistique

4.1.Projection actuelle

Un des objectifs de l'utilisation des deux approches de modélisation est de pouvoir définir de façon indépendante et robuste des régions favorables à la prospération de l'espèce.

La comparaison des deux approches est possible entre valeurs de probabilités de présence du modèle corrélatif et classification du modèle DEB (habitat favorable, difficile à la survie, non favorable) (Figure 101). La forme des diagrammes en violon (donc la taille de l'aire sous la courbe) peut être influencée par le nombre de données, pour pouvoir comparer l'ensemble des diagrammes quelque soit le type d'habitat, la forme n'a pas été pondérée par le nombre d'observations mais la proportion de chaque classe a tout même été quantifiée en nombre de pixels. La proportion de pixels favorables diminue avec l'augmentation de la taille ce qui se traduit par une augmentation du nombre de pixels défavorables. En revanche, la quantité de pixels difficiles à la survie reste relativement constante quelle que soit la taille.

Les zones favorables tendent à être associées à une gamme étendue de valeurs de probabilités de présence et ce, quelle que soit la taille, bien que l'on puisse souligner que, pour de grands individus (> six cm), les probabilités les plus faibles n'apparaissent plus, de même que les probabilités les plus fortes. Les zones difficiles à la survie montrent que la gamme de valeurs de probabilités n'est pas la même selon la taille des individus. De petits individus ont tendance à être associés à de faibles probabilités de présence (inférieures à deux cm), tandis que les individus supérieurs à deux cm occupent toute la gamme des valeurs de probabilités. Enfin, malgré la forte augmentation du nombre de pixels non favorables, ceux-ci tendent à être associés à des régions où il y a de faibles valeurs de probabilités de présence (< à 0,25).

Les prédictions du modèle DEB ont démontré que l'Amérique du Sud, le nord du plateau des Kerguelen et de Campbell présentaient des conditions favorables pour des individus adultes inférieurs à quatre cm. Or, les modèles corrélatifs ne prédisent pas cette espèce sur le plateau Magellanique ou le plateau de Campbell. Les discordances entre les deux modèles sont très certainement concentrées dans ces régions. De précédentes synthèses et études attestent que *S. neumayeri* est exclusivement antarctique. Les divergences observées entre les deux modèles peuvent être liées à une mauvaise estimation de la température d'Arrhenius, comme souligné ci-dessus, mais aussi au fait que ces deux approches ne considèrent pas les mêmes variables prédictives pour projeter spatialement le modèle. Le modèle DEB utilise exclusivement la température et la disponibilité en nourriture dérivée de la concentration en chlorophylle a, tandis que le modèle corrélatif s'appuie sur 13 variables environnementales. Le modèle corrélatif inclut implicitement une variété de contraintes abiotiques et biotiques tandis que le modèle DEB intègre exclusivement les contraintes abiotiques. On peut donc tester des contraintes successives sur le modèle DEB pour estimer si l'on obtient une meilleure concordance entre les deux modèles. Typiquement, des aspects de l'environnement physique ne sont pas pris en compte par le modèle DEB comme la géomorphologie. Cette variable est fortement liée aux principales caractéristiques de l'habitat telles que le type de substrat (roche, vase, …), les dépôts de sédiment, le régime des courants, l'intensité du vêlage des icebergs. Les caractéristiques géomorphologiques sont donc considérées comme ayant

un rôle prépondérant sur la structure et la composition des communautés benthiques (O'Brien et al., 2009; Kaiser et al., 2011; Post et al., 2011).

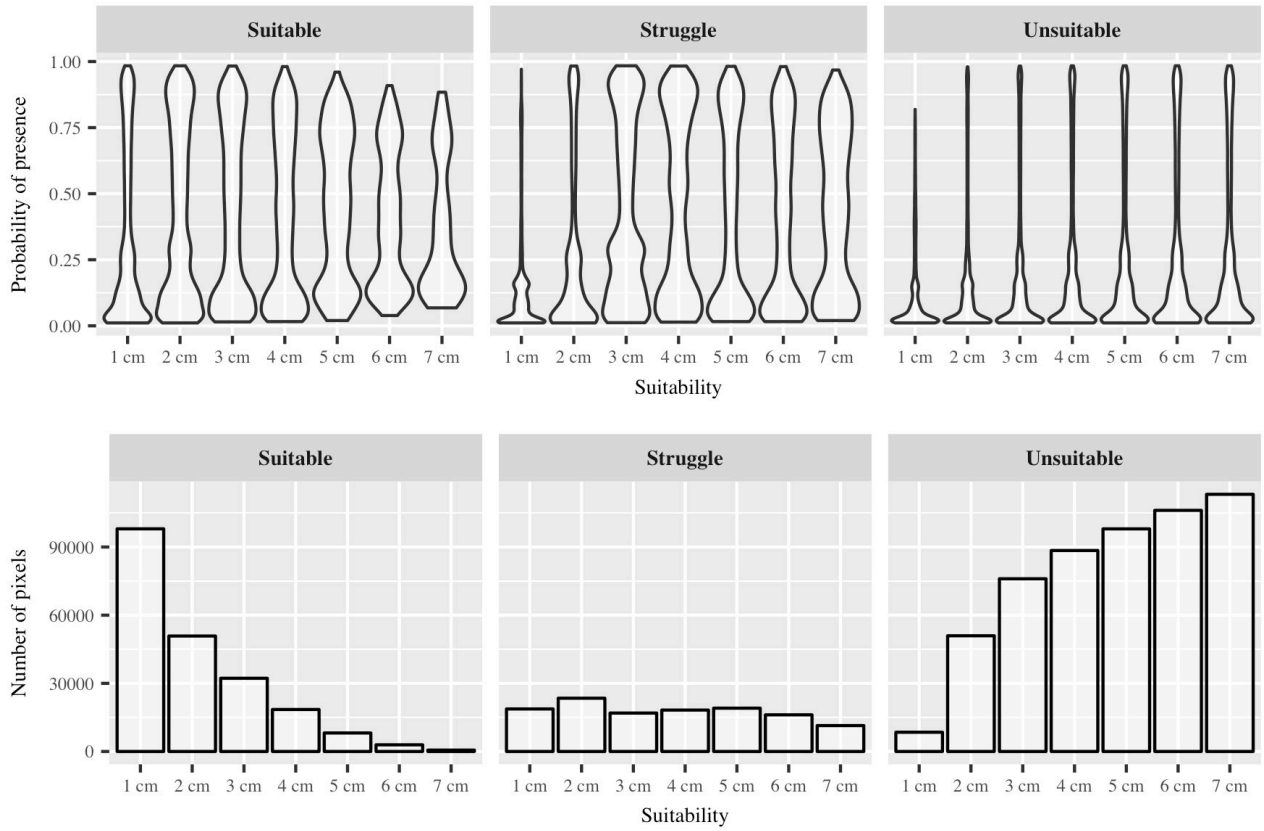


Figure 101 : Concordance entre la classification du modèle DEB et les valeurs de probabilités de présence du modèle corrélatif pour les différentes classes de tailles.

La zone de projection du modèle DEB a donc été redimensionnée sur la base de caractéristiques géomorphologiques associées à de fortes probabilités de présence du modèle corrélatif (Figure 88). Les caractéristiques retenues sont les suivantes : zones côtières, débouchés de canyons, fonds océaniques accidentés, monts sous-marins et cônes volcaniques profonds du plateau Antarctique (Figure 88). De manière similaire aux résultats sans application de contraintes sur la zone de projection, on observe qu'une diminution de la proportion d'habitat favorable est associée à une augmentation du nombre de pixels d'habitat défavorable (Figure 102). L'application de cette contrainte génère une meilleure association entre les habitats propices et les valeurs de probabilités de présence plus élevées. La classification des habitats non favorables connaît la tendance inverse. Les valeurs de probabilités de présence pour les régions « difficiles à la survie » sont associées à de faibles probabilités de présence pour des individus inférieurs à un cm, tandis que cette tendance s'inverse pour des individus de deux cm et plus. Cette meilleure coïncidence entre les deux modèles est certainement liée au retrait des régions d'Amérique du Sud et du plateau de Campbell de la zone de projection, les caractéristiques géomorphologiques de ces régions étant principalement constituées de pentes de plateau et de zones de plateau.

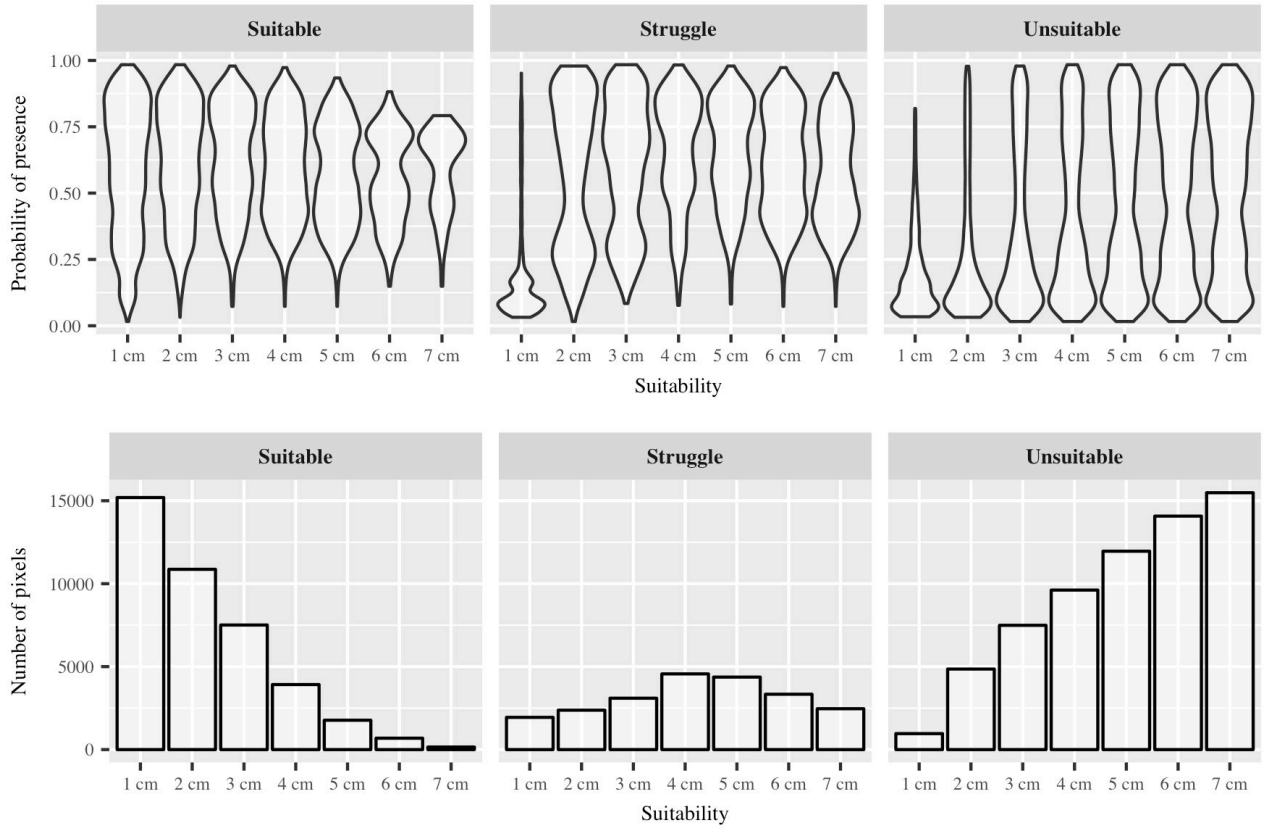


Figure 102 : Concordance entre la classification du modèle DEB et les valeurs de probabilités de présence du modèle corrélatif pour les différentes classes de taille sous la contrainte de la géomorphologie.

Les modèles de type corrélatif peuvent également produire une carte d'habitat dit favorable en utilisant les cartes de probabilités de présence sur laquelle le TSS est maximisé. Cette carte peut donc être comparée aux différents types d'habitat du modèle DEB au sein de l'aire favorable du MNE corrélatif (Figure 103). La tendance est la même que celle observée pour la projection du modèle DEB contraint par la géomorphologie. Les prédictions d'habitat approprié pour l'espèce diminuent fortement avec la taille tandis que celle d'habitat défavorable augmente. Pour les régions « difficiles à la survie », la proportion est faible pour des individus inférieurs à un cm, elle augmente à deux cm mais demeure stable par la suite. La classification des zones adaptées à la survie des individus est majoritaire pour des individus inférieurs à trois cm, mais la tendance s'inverse par la suite quand les zones défavorables deviennent majoritaires.

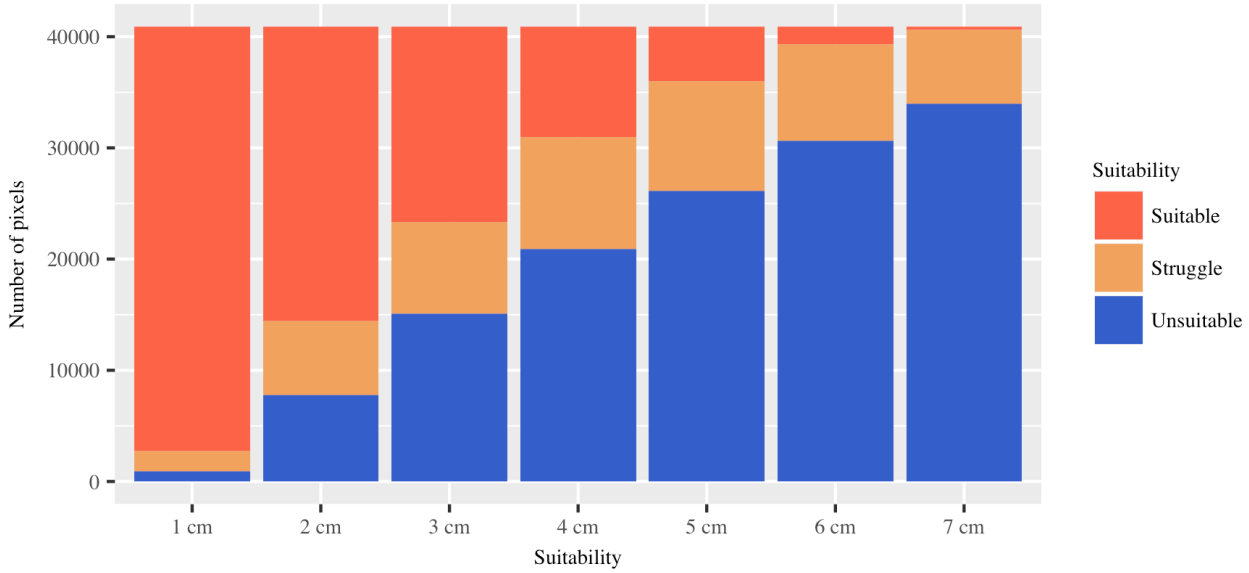


Figure 103 : Concordance entre la classification du modèle DEB et les valeurs de probabilités de présence du modèle corrélatif pour les différentes classes de taille sous la contrainte de la carte binaire du modèle corrélatif.

Les zones favorables ne peuvent pas être définies exclusivement sur la base de la capacité de croissance et de survie des individus, il faut également que la maturité sexuelle puisse se produire pour permettre la viabilité des populations de l'espèce dans l'océan Austral. Les contraintes citées précédemment ont donc été appliquées aux projections de la maturité sexuelle (Figure 104). De manière générale, avec et sans la présence de contraintes, la proportion de zones où les individus ne devraient pas pouvoir atteindre la maturité sexuelle est plus importante que celle où ils pourraient se reproduire. Sans contraintes, un grand nombre de pixels ayant des probabilités de présence inférieures à 0,25 sont considérés comme des régions où la maturité sexuelle est possible (Figure 104a). Les prédictions défavorables à l'apparition de la maturité sexuelle présentent en grande majorité des probabilités de présence inférieures à 0,5.

En appliquant les caractéristiques géomorphologiques comme contrainte, on observe une meilleure concordance entre les zones favorables à la maturité sexuelle, qui sont majoritairement supérieures à 0,5 (Figure 104b). Les zones où la maturité sexuelle est impossible tendent vers des valeurs plus fortes que sans contrainte mais cela peut être dû à un effet du nombre de données. La contrainte de la carte binaire du MNE corrélatif ne permet pas d'inverser la tendance entre la proportion des zones favorables et défavorables à la maturité sexuelle, mais l'écart entre les deux tend à diminuer (Figure 104c).

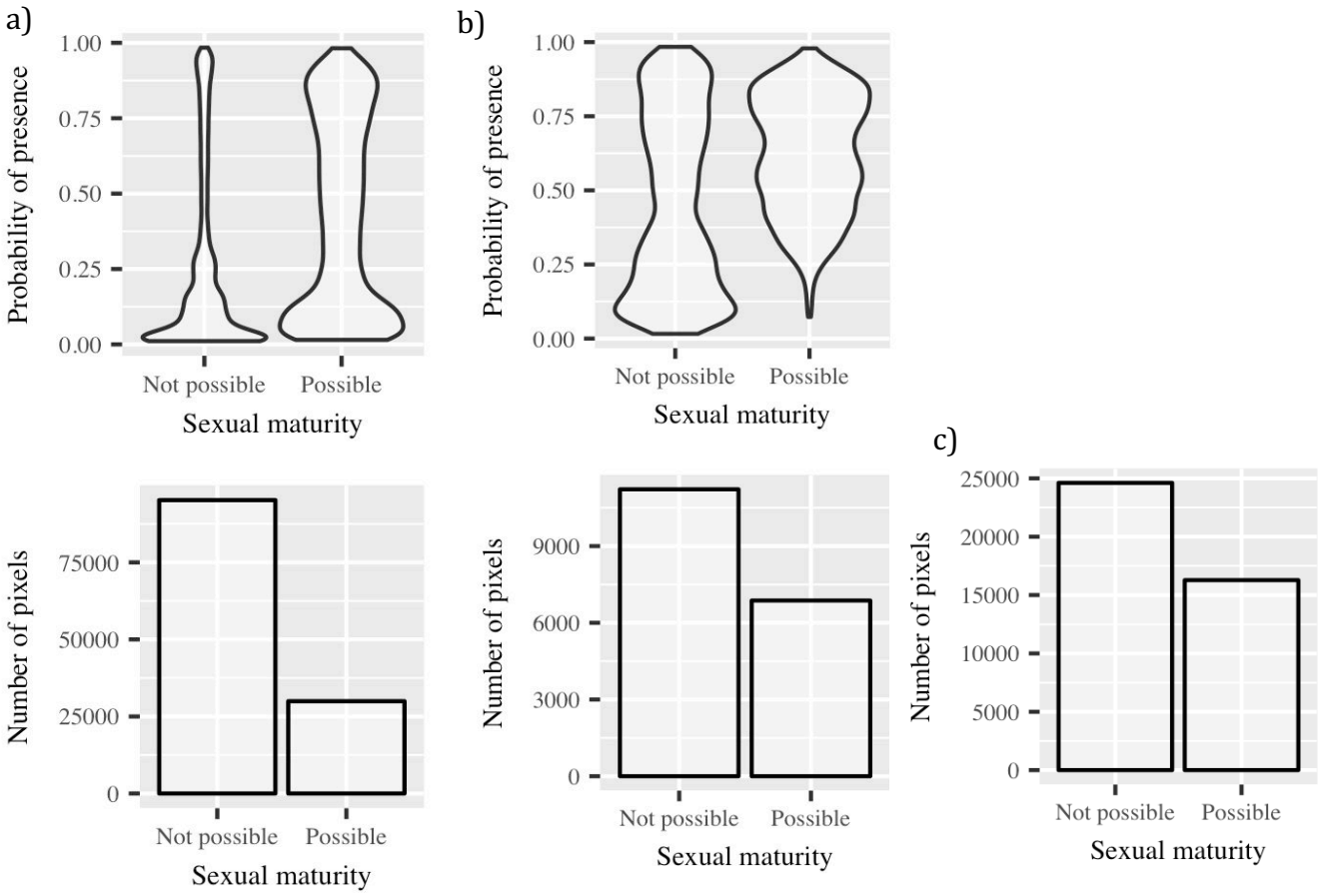


Figure 104 : Comparaison entre la projection des MNE corrélatifs et la projection des DEB a) sans contraintes, b) contrainte par la géomorphologie, c) contrainte par la carte binaire du MNE corrélatif

Les contraintes appliquées aux zones de projection, que ce soit par la géomorphologie ou par la carte binaire du modèle corrélatif, permettent de mieux contraindre le modèle pour les individus de petite taille. En revanche, au-delà de trois cm, la proportion de pixels non correctement prédite demeure importante. Ces observations sont similaires pour les régions favorables à la maturité sexuelle, les contraintes appliquées à la zone de projection ne permettant pas d'éliminer les prédictions qui ne concordent pas, seulement de les limiter. Les discordances entre les deux approches ont des origines multiples, comme nous avons pu le souligner précédemment concernant le modèle DEB. Par ailleurs, l'effet saisonnier n'a pas été considéré. Or, il est généralement admis que les individus post-métamorphiques ne se nourrissent pas durant l'hiver (Brockington & Peck, 2001). Nous n'avons cependant pas d'informations sur l'allocation de l'énergie au cours de cette période. Agüera et ses collaborateurs (2017) ont montré en utilisant un modèle DEB chez *Laternula elliptica* (King, 1832), un mollusque bivalve antarctique, que le niveau de la réserve était saisonnier et qu'une très faible disponibilité en nourriture générait jusqu'à 25 % de perte de la masse corporelle pouvant retarder le développement des gonades. Les variables prédictives utilisées sont la température moyenne annuelle et la concentration en chlorophylle a d'été. Ces dernières ne retranscrivent peut-être pas de manière adéquate les conditions hivernales, alors qu'à cette période, il y a une diminution conséquente de la concentration en chlorophylle a. Cet effet saisonnier n'a

pas pu être pris en compte dans la présente étude car la couverture nuageuse en hiver rend l'accessibilité aux données satellite impossible.

A ceci peut s'ajouter l'incertitude du proxy de nourriture utilisée. En effet, la concentration en chlorophylle a a été retenue pour établir la réponse fonctionnelle de l'espèce, mais il est communément admis que *S. neumayeri* ne se nourrit pas directement à partir de chlorophylle a (McClintock, 1994; Jacob et al., 2003; Michel et al., 2016). Néanmoins, il n'existe pas encore de données disponibles qui permettraient d'établir une réponse fonctionnelle intégrant de multiples sources de nourriture. L'utilisation de la projection d'habitat favorable du modèle corrélatif comme contrainte du modèle DEB permet cependant d'extraire des régions cohérentes qui sont définies comme favorables pour les différentes classes de taille (Figure 105a) et pour la maturité sexuelle (Figure 105b) et peuvent être donc considérées comme robustes. La carte de taille est établie en partant du postulat que, si des individus de grande taille peuvent survivre, alors des individus plus petits le pourront aussi. La mer d'Amundsen-Bellingshausen, l'ouest de la mer de Ross et Prydz Bay constituent des régions favorables pour que des individus de grande taille puissent survivre. L'Est Antarctique et une partie de la péninsule Antarctique devraient correspondre majoritairement la présence d'individus de petite taille. Enfin, sur la région Est de la péninsule ou encore l'Arc de la Scotia, la taille maximale atteinte devrait être de quatre cm. Les régions où les individus devraient pouvoir atteindre la maturité sexuelle correspondent à celles où les individus devraient pouvoir atteindre une taille supérieure à environ deux cm, à savoir la mer d'Amundsen-Bellingshausen, la mer des Ross ou encore Prydz Bay.

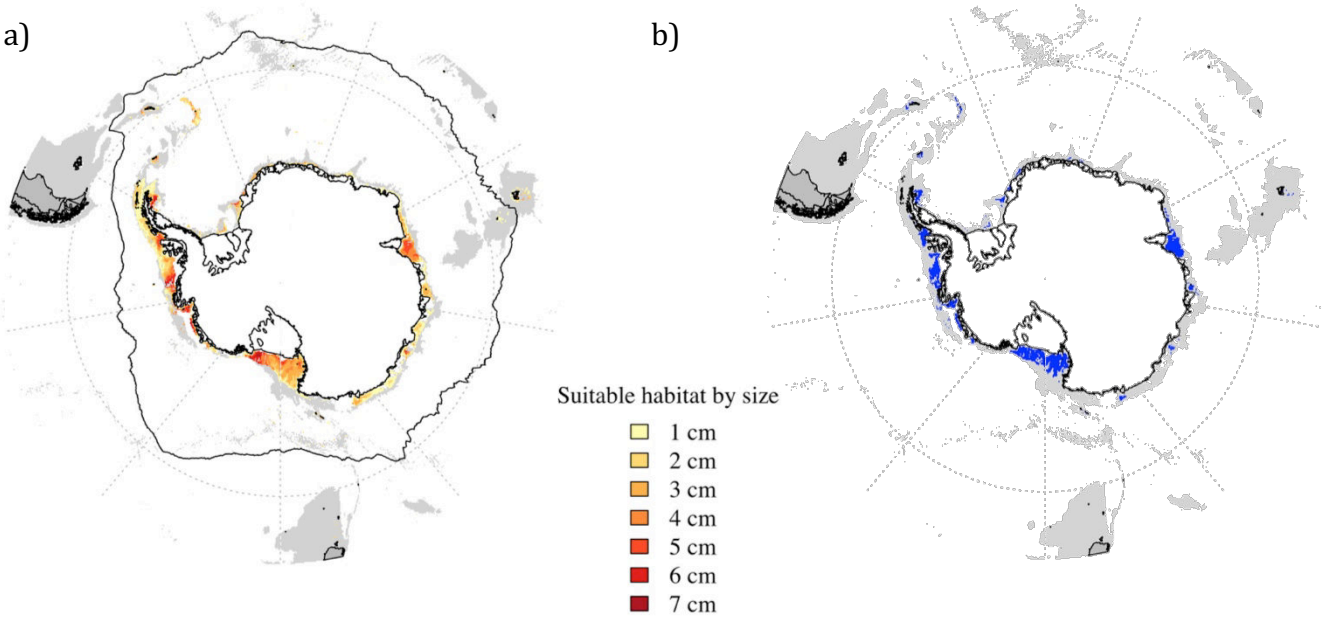


Figure 105 : Projection cohérente entre le modèle DEB et le modèle corrélatif. a) Habitat favorable par classe de taille, b) Habitat favorable à la maturité sexuelle (zones en bleu). La zone grise représente la zone de projection.

L'ensemble du modèle DEB a été construit avec les données provenant d'une seule population étudiée à la station de McMurdo (Est Antarctique). Il se pourrait que les populations antarctiques présentent des plasticités phénotypiques variées autour du continent Antarctique, la transférabilité du modèle pourrait alors être sérieusement remise en cause.

4.2.Projection future

Les deux types de modèles diffèrent très fortement pour les projections futures. L'approche mécanistique indique que les populations ne devraient pas être viables dans le contexte des changements environnementaux du scénario RCP 8.5 car les individus ne devraient pas être capables d'atteindre la maturité sexuelle. À l'inverse, le modèle corrélatif prédit un maintien de l'espèce dans l'océan Austral. Cette divergence entre les deux modèles démontre bien une des limites liées à l'utilisation des modèles corrélatifs dans un contexte de changement climatique. Les projections futures impliquent certainement la présence de combinaisons de conditions environnementales autres que celles que connait actuellement l'espèce *S. neumayeri* et impliquent que le modèle corrélatif extrapole pour prédire. Or, cette extrapolation est sujette à de nombreuses erreurs (Fitzpatrick & Hargrove, 2009; Elith et al., 2010; Jiménez-Valverde et al., 2011; Dormann et al., 2012).

Les divergences entre les projections des deux approches dans un contexte de changement environnemental ont déjà été soulignées dans la littérature. Une étude sur des papillons (Buckley et al., 2011) a montré que les modèles mécanistiques prédisaient des migrations beaucoup plus importantes avec le changement climatique que le modèle corrélatif. Kearney et ses collaborateurs (2008) ont mis en évidence grâce à un modèle mécanistiques que la survie d'une espèce de crapaud, le crapaud des cannes au sud de l'Australie ne serait plus possible à cause du réchauffement climatique, tandis que le modèle corrélatif le prédisait comme adapté au climat (Kearney et al., 2008).

Par ailleurs, la contribution des variables environnementales montre que dans le cas de *S. neumayeri*, la géomorphologie joue un rôle prépondérant, suivi de la température, de la profondeur, de la concentration en glace de mer, de la pente et de la concentration en chlorophylle a. Les seules variables environnementales pour lesquelles des prédictions futures sont disponibles (pour les variables contribuant majoritairement) sont la glace de mer, la température et la concentration en chlorophylle a. La projection du modèle corrélatif de *S. neumayeri* dans un contexte de changement climatique pourrait avoir peu évolué par rapport au modèle mécanistique, compte tenu de la contribution de la géomorphologie et de la profondeur qui sont des paramètres qui ne vont pas évoluer dans le siècle à venir.

Le modèle mécanistique, bien qu'il suggère des prédictions non réalistes en Amérique du Sud et sur le plateau de Campbell pour les projections actuelles, montre en revanche des résultats pour les projections futures qui appuient des conclusions antérieures selon lesquelles le changement climatique serait préjudiciable aux ectothermes marins antarctiques (Peck, 1989; Peck et al., 2004, 2014). Les projections futures du modèle mécanistique mettent aussi en évidence que l'océan Austral constitue bien un continuum thermique pour les espèces antarctiques et que la capacité de

migration des espèces y est donc relativement limitée. Il est important de noter que les projections du modèle proviennent du scénario climatique le plus pessimiste du GIEC actuellement disponible (RCP 8.5) et qu'il serait donc intéressant de quantifier les changements pour les autres scénarios du GIEC afin de pouvoir évaluer l'incertitude des prédictions futures fournies pour les deux approches.

5. Pertinence d'une approche combinée entre modèles corrélatif et mécanistique

Combiner deux approches de modélisation a permis de mettre en évidence des zones cohérentes d'habitat favorable et robuste mais aussi de fournir des informations fondamentales sur les stades de développement pré et post-métamorphiques de l'espèce étudiée, *S. neumayeri*.

Les zones cohérentes d'habitat favorable soulignent bien que les MNE corrélatifs peuvent être utiles et performants quand il s'agit de prédire la distribution actuelle des espèces. Les modèles de niche de type corrélatif sont relativement simples à mettre en œuvre et requièrent relativement peu de connaissances sur les relations dynamiques existant entre les organismes et leur environnement. Du fait de leur mise en œuvre relativement « simple » et du faible nombre relatif de données nécessaires, ils peuvent être appliqués à un grand nombre de taxons (Guisan & Thuiller, 2005; Elith & Leathwick, 2009; Kearney & Porter, 2009; Pacifici et al., 2015). C'est d'ailleurs une des raisons pour lesquelles ces modèles sont si souvent employés en amont de la mise en œuvre de stratégies de conservation (Evans et al., 2015). Cependant, comme je l'ai souligné dans l'introduction et la discussion de ce chapitre, ils présentent de nombreuses limites comme de ne pouvoir établir si la réponse des espèces représente une relation causale directe avec une variable environnementale du modèle ou si elle est le reflet d'une réponse indirecte à une variable colinéaire absente du modèle, ou encore sujette à extrapolation dans un contexte de changements environnementaux. Par conséquent, leur pouvoir explicatif est limité, de même que leur transférabilité dans l'espace géographique et dans le temps.

Les discordances observées entre les projections du modèle mécanistique et du modèle corrélatif de *S. neumayeri* soulignent bien ces limites et démontrent la pertinence de l'utilisation des modèles mécanistiques quand il s'agit de scénariser la distribution des espèces dans des conditions climatiques futures. Cependant, très peu d'espèces ont fait l'objet de mesures physiologiques détaillées et encore moins concernant des applications de modèles mécanistiques. Une des raisons pour lesquelles les modèles mécanistiques sont encore peu développés est fortement liée aux masses de données importantes qu'ils requièrent. Celles-ci doivent être très spécifiques et nécessitent beaucoup plus d'effort, de temps et de ressources pour pouvoir être acquises. Les modèles mécanistiques sont donc généralement appliqués à des espèces pour lesquelles la physiologie a relativement été bien étudiée (Buckley, 2010; Pacifici et al., 2015; Peterson et al., 2015). Un autre frein à l'expansion de ces modèles mécanistiques provient de la faible présence de logiciels gratuits et « Open-Access » (Peterson et al., 2015), ce qui n'est pas le cas des modèles corrélatifs qui se sont énormément développés sous R au cours de ces dix dernières années, avec la création de nombreux packages (biomod2, dismo, sdm, virtualspecies, ENMval, SSDM, SDMPlay, usdm, iSDM, SDMTools, …).

Compte tenu de ces limites, et bien que de nombreux auteurs aient souligné l'importance de tenir compte d'approches mécanistiques dans la mise en place de stratégies de conservation, les modèles mécanistiques sont encore relativement peu utilisés dans le cadre de plans de gestion comme la mise en place des aires marines protégées. L'acquisition des données est souvent trop longue par rapport aux échéances de la mise en place d'un plan de gestion (Evans et al., 2015). Cependant, ces modèles demeurent les seules approches qui permettent de fournir des informations sur les différentes étapes du cycle de vie, qui sont encore aujourd'hui difficiles à quantifier sur le terrain, en raison de la faible accessibilité et du coût financier des missions scientifiques dans l'océan Austral (Kennicutt et al., 2014; Gutt et al., 2018).

Les avantages et limites respectifs des différents types de modèle impliquent qu'aucune approche ne peut être considérée comme la meilleure. La combinaison d'approches complémentaires demeure donc actuellement la meilleure voie de recherche (Hijmans & Graham, 2006; Kearney & Porter, 2009; Morin & Thuiller, 2009; Buckley et al., 2010).

Chapitre VII : Conclusion et Perspectives

I. Conclusion

L'océan Austral et sa biodiversité sont longtemps restés méconnus du fait de leur isolement géographique et des conditions climatiques extrêmes rendant difficiles la navigation et l'accès aux régions australes. Il faudra attendre le début du 17ème siècle pour voir les premières incursions des explorateurs au sud du Front Subtropical avec les expéditions de James Cook (1772-1775) (De Broyer et al., 2014) tandis que les premières expéditions à caractère scientifique voient le jour avec celle du *Challenger* en 1872. Depuis lors, notre connaissance de la biodiversité australe s'est fortement améliorée comme en atteste le travail de synthèse compilé dans l'Atlas Biogéographique de l'Océan Austral (De Broyer et al., 2014). Cependant, les explorations tardives, les conditions climatiques extrêmes et l'isolement géographique constituent aujourd'hui encore une limite à notre compréhension des motifs de distribution des espèces à large échelle et des facteurs qui en sont à l'origine. Les réponses des espèces aux changements environnementaux en sont d'autant plus difficiles à estimer, détecter et comprendre.

Mon travail de thèse se termine à la veille de la « Décennie des Nations Unies pour les sciences océaniques au service du développement durable » (2021-2030). Cette initiative a pour objectif de faire évoluer et renforcer les actions des différents acteurs pour « conserver et exploiter de manière durable les océans, les mers et les ressources à des fins de développement durable » (objectif 14 du Programme de développement durable des Nations Unies). La « décennie des océans » devrait donc permettre de combler un certain nombre de lacunes dans notre connaissance des océans et, notamment, de leur biodiversité. Réalisée au cours de ces trois dernières années, ma thèse permet d'aborder un certain nombre des problématiques décrites ci-dessus en prenant pour exemple et modèle biologique les échinides de l'océan Austral. Mon travail de recherche trouve son originalité dans les différents types de modèles utilisés pour comprendre les motifs de distribution à large échelle spatiale. Il s'inscrit dans une dynamique générale visant à combler nos lacunes et dans la vision du Census of Antarctic Marine Life et de l'Année Polaire Internationale.

Les différents aspects que j'ai pu explorer au cours de cette thèse sont résumés ci-dessous. Il est cependant important de souligner avant toute chose que les modèles de niche développés dans le présent manuscrit sont tous dédiés soit à comprendre, soit à prédire, mais ne sont en aucune façon des modèles de décision, même si certains permettent de suggérer des priorités pour les gestionnaires au sein de leur plan de conservation ou pour les scientifiques pour de futurs travaux plus fondamentaux.

1. De l'acquisition des données à la modélisation de la niche écologique, l'intérêt de programmes et consortiums internationaux.

L'obtention de données fiables et robustes demeure une étape-clé pour établir et comprendre les motifs de distribution des espèces et ces données sont aujourd'hui très utilisées dans le cadre des modèles de niche écologiques corrélatifs (Graham et al., 2008; Lobo, 2008; Osborne & Leitão, 2009; Saucède et al., 2014b). Dans le **chapitre III** est présentée la base de données environnementales et d'occurrences d'espèces d'échinides géoréférencées que j'ai générée. Les données environnementales ont pu être compilées à partir de différentes sources disponibles et

ajustées à la même résolution spatiale sous la forme de cartes raster. Une autre partie de mon travail a permis de mettre à jour les occurrences de la base de données des échinides de l'océan Austral vérifiant la taxonomie pour chaque entrée, ainsi que les informations associées (coordonnées, date d'échantillonnage, instrument utilisé, etc), en supprimant la présence de duplicats et en y ajoutant les données obtenues lors de campagnes récentes. L'analyse et l'exploration de cette base de données ont mis en évidence l'existence d'un fort biais d'échantillonnage, les données étant principalement récoltées dans les 400 premiers mètres de profondeur et aux abords des stations scientifiques implantées tout autour du continent Antarctique. Une telle hétérogénéité dans l'échantillonnage est un motif largement répandu, notamment pour les espèces benthiques (Griffiths et al., 2011, 2014).

Deux grandes problématiques liées à l'effort d'échantillonnage peuvent être soulevées : la masse de données et leur nature. De récentes études m'ont donc amenée à m'intéresser à l'importance de l'effort d'échantillonnage en termes de nombre d'occurrences disponibles dans la construction des Modèles de Niche Écologique (MNE) corrélatifs. Dans le **chapitre IV,** j'ai ainsi évalué l'impact de l'effort d'échantillonnage sur la performance prédictive, les projections spatiales et la contribution des variables environnementale aux MNE corrélatifs pour cinq espèces d'échinides. Pour ce faire, je me suis appuyée sur les données acquises avant et à l'issue de la période du Census of Antarctic Marine Life et de l'Année Polaire Internationale. Malgré l'obtention d'une base de données robuste et fiable, le contexte de la thèse et l'utilisation des MNE corrélatifs ont imposé de tenir compte d'un certain nombre de biais et d'incertitudes pour la production des modèles, qui ont été explicités dans les **chapitres II** et **IV (**autocorrélation spatiale, stratégie de sélection des pseudo-absences, multicolinéarité, …). Il est apparu que les sorties des modèles étaient bien influencées par l'effort d'échantillonnage mais que son impact pouvait dépendre de la largeur de la niche écologique des espèces. Typiquement, il serait plus difficile de capturer l'ensemble des conditions favorables à une espèce possédant une large niche écologique. Une deuxième limite liée à la quantité de données que j'ai pu rencontrer réside dans le fait que les MNE corrélatifs ne peuvent être utilisés que si un nombre minimal d'occurrences est disponible pour calibrer le modèle. Dans le **chapitre V**, seules les espèces pour lesquelles un nombre d'occurrences suffisant était disponible ont pu être intégrées dans la construction des écorégions. Plusieurs raisons peuvent être invoquées pour expliquer ces lacunes :

- L'acquisition des données d'occurrences repose sur des plans d'échantillonnage hétérogènes, pré-établis ou opportunistes et, d'autre part, les instruments de prélèvement ne sont pas forcément adaptés pour échantillonner les espèces sélectionnées, comme nous avons pu le voir pour les campagnes POKER II sur le plateau des îles Kerguelen (**chapitre IV**). L'utilisation de différents outils d'échantillonnage doit donc aujourd'hui être une méthodologie employée pour mieux estimer la biodiversité en une localité comme cela a été recommandé par le CAML (Schiaparelli et al., 2013).
- Les problèmes d'accessibilité à certaines zones comme les régions océaniques profondes montrent bien que les connaissances sur la biodiversité qui peuple ces régions sont encore largement insuffisantes et ne permettent pas à ce stade l'utilisation des MNE.

- Des facteurs intrinsèques à l'espèce peuvent rendre son échantillonnage plus ardu, comme c'est le cas des espèces rares ou des espèces à distribution fragmentée.

À la quantité de données disponibles, s'ajoute la problématique de la nature des données qui constitue un aspect important lorsque l'on s'intéresse à des approches à large échelle, puisque de nombreuses méthodes statistiques reposent sur l'utilisation de données de présence/absence et d'abondance comme les Generalized Dissimilarity Models (Ferrier & Guisan, 2006; Ferrier et al., 2007) ou encore les Regions of Common Profile (Foster et al., 2013, 2017). Ces méthodes tendent à se développer et constituent une approche intéressante pour définir des écorégions. Malheureusement, la grande majorité des bases de données biogéographiques marines sont constituées de présences seules et sont donc inadaptées à ce type d'approche.

Ces problématiques de quantité et nature de données disponibles ne sont pas propres aux modèles corrélatifs seuls. Elles constituent également une limite pour la mise en œuvre des MNE mécanistiques. Les estimations de performance physiologique doivent être dérivées de données expérimentales très précises et souvent coûteuses ou longues à mettre en place (Buckley et al., 2010; Kearney, 2012). En conséquence, les applications mécanistiques se limitent généralement aux espèces pour lesquelles la physiologie est étudiée depuis longtemps (Morin & Thuiller, 2009; Evans et al., 2015). La récolte de données physiologiques supplémentaires est une nécessité pour élargir l'utilisation de tels modèles.

Le travail réalisé au cours de ma thèse a permis de montrer l'intérêt et la pertinence de la mise en place de vastes efforts à travers des consensus internationaux comme le Census of Marine Life. Mes résultats démontrent que l'exploration de nouvelles régions et l'acquisition de nouvelles données ont permis :

- De compiler de façon rigoureuse les informations sur la biodiversité marine de l'océan Austral dans des bases de données.
- D'améliorer nos connaissances sur les motifs de distribution des espèces et les facteurs qui les contrôlent de manière significative.
- De réaliser et montrer l'utilité des MNE pour identifier les régions et éventuellement les taxons qui nécessiteraient davantage d'investigations. J'ai précédemment cité les bassins profonds mais l'exploration sous la glace ou encore la connectivité entre le plateau des îles Kerguelen et le plateau Antarctique apporteraient des informations qui pourraient être utilisées au sein du plan de gestion et de protection de la biodiversité dans la zone de la convention CCAMLR.
- De souligner l'importance des recommandations édictées par le CAML comme le déploiement de plusieurs types d'instruments avec différentes tailles de mailles sur une même localisation pour obtenir une bonne évaluation de la biodiversité marine

2. Quels facteurs pour expliquer les motifs de distribution des échinides de l'océan Austral ?

Les contributions des variables environnementales aux modèles présentées dans les **chapitre IV et VI** mais aussi le découpage des écorégions proposé dans le **chapitre V,** soulignent que les caractéristiques du fond marin comme la profondeur, la température de l'eau de fond ou encore la géomorphologie demeurent des paramètres majeurs pour expliquer les motifs de distribution des organismes benthiques à large échelle, en accord avec de précédents travaux (Brey, 1991; Jacob et al., 2003; David et al., 2005b; Kaiser et al., 2011; Post et al., 2011). La combinaison des approches corrélatives et mécanistiques a également permis de tester de manière indépendante la réponse des espèces aux prédictions de changements environnementaux (**Chapitre VI**). La comparaison des résultats obtenus par les deux approches renforce leur pouvoir prédictif lorsqu'ils convergent (Hijmans & Graham, 2006; Kearney & Porter, 2009; Morin & Thuiller, 2009; Buckley et al., 2010). L'utilisation du modèle DEB a permis de souligner le rôle de la température et de la disponibilité en nourriture sur la croissance, le développement et la reproduction des organismes. Ces facteurs ne permettent cependant pas d'expliquer à eux seuls les motifs de distribution de l'espèce étudiée, *Sterechinus neumayeri*. L'évaluation de contraintes successives sur le modèle DEB a permis de souligner que la géomorphologie, non prise en compte dans l'approche mécanistique, est un paramètre qui peut fortement expliquer la distribution de l'espèce.

L'environnement abiotique ne permet pas d'expliquer à lui seul la distribution des espèces. D'autres paramètres sont impliqués (diagramme BAM). La capacité de dispersion et la présence de barrières biogéographiques comme le Front Polaire constituent des éléments clés pour expliquer les motifs de distribution. Dans le **chapitre IV,** j'ai pu montrer que le poids de ces deux facteurs n'était pas le même chez toutes les espèces. Des espèces comme *Sterechinus diadema* ou *Ctenocidaris nutrix* ne sont pas limitées par la présence de barrières biogéographiques. Or ces deux espèces ont des stratégies de reproduction différentes, *Sterechinus diadema* présentant une phase larvaire planctonique et *Ctenocidaris nutrix* étant une espèce incubante. De faibles capacités de dispersion n'impliquent donc pas nécessairement l'existence de barrières biogéographiques à la dispersion. Cette observation est d'ailleurs étayée par la littérature, qui a souligné que le Front Polaire n'était pas une barrière biogéographique totalement imperméable (Clarke et al., 2005; Waters et al., 2018). À l'inverse, la distribution d'autres espèces comme *Sterechinus neumayeri* et *Dermechinus horridus* peut être limitée à la fois par les conditions de l'environnement mais aussi par la présence de barrières comme le Front Polaire.

Comprendre les motifs de distribution à large échelle nécessite également de s'intéresser aux différents stades du cycle de vie d'une espèce puisque le maintien des populations repose aussi sur des processus de survie, de reproduction et de croissance des individus. Une grande majorité des MNE corrélatifs ne s'intéresse à modéliser que les distributions des stades adulte, voire juvénile du cycle de vie des organismes puisque très souvent les données sur les stades plus précoces ne sont pas disponibles. De ce point de vue, l'utilisation des modèles mécanistiques de type Dynamic Energy Budget (**chapitre VI**) s'est averée particulièrement pertinente pour projeter spatialement les conditions favorables aux organismes en fonction de leurs différents stades de cycle de vie.

3. Modèles de niche écologique et changement climatique

L'océan Austral couvre une large gamme de conditions climatiques et environnementales et inclut un grand nombre d'écosystèmes marins à la fois antarctiques et subantarctiques. La distribution latitudinale des zones frontales associée au Courant Circumpolaire Antarctique est un aspect central des études des effets du changement climatique sur la distribution des espèces. Comme je l'ai souligné à travers ce manuscrit, la longue histoire océanographique et climatique de cette région a conduit à un isolement et à la présence de faunes adaptées à des températures froides et une forte variabilité saisonnière qui devrait être particulièrement sensible à des modifications environnementales.

L'impact des changements environnementaux sur la distribution des espèces a été discuté dans le **chapitre IV** puis véritablement exploré dans les **chapitres V** et **VI**. Ces deux chapitres m'ont permis d'étudier les effets du changement climatique à différentes échelles, celles des assemblages d'espèces et celle individuelle. Les travaux d'écorégionalisation entrepris dans le **chapitre V** m'ont permis de quantifier les changements qui pourraient s'opérer dans l'environnement et dans les assemblages d'échinides à l'échelle de l'océan Austral et ainsi de mettre ainsi en évidence les régions qui seraient particulièrement sensibles. Les régions subantarctiques sont apparues comme particulièrement vulnérables aux multiples changements qui devraient se produire. Les modifications observées dans ces régions ne sont pas nouvelles et ont déjà été soulignées par Guillaumot et ses collaborateurs (2018). Les changements dans les aires de distribution des espèces seraient fortement liés à l'augmentation des températures et à un déplacement vers le sud des différentes zones frontales. Sur le plateau Antarctique, les modifications de la saisonnalité et de l'étendue de la glace de mer associées aux augmentations de température devraient avoir des effets sur le bloom phytoplanctonique. L'apport de matière organique sur le fond et le couplage bentho-pélagique pourraient être grandement modifiés. Or, comme j'ai déjà pu le souligner, un certain nombre espèces d'échinides dépendent de cet apport saisonnier de nourriture pour vivre (Brockington & Peck, 2001; Jacob et al., 2003; David et al., 2005b; Michel et al., 2016).

Des auteurs ont fait valoir que la validation des MNE corrélatifs utilisés dans un contexte de changement environnemental n'avait pas été suffisamment explorée, ce qui aurait contribué à créer une perception optimiste de leur performance réelle pour évaluer l'impact des changements climatiques (Araujo et al., 2005; Heikkinen et al., 2006). Dans ce contexte, les MNE mécanistiques ont prouvé leur utilité puisqu'ils permettent d'intégrer les processus physiologiques et d'établir des liens de causalité entre les données de distribution et les paramètres environnementaux. Ils permettent ainsi de limiter les phénomènes d'extrapolation rencontrés dans le cas des MNE corrélatifs. Typiquement, l'utilisation du modèle DEB (**chapitre VI)** a montré des motifs complètement différents du MNE corrélatif dans le cas de la scénarisation de la distribution de *S.neumayeri* selon le RCP8.5 du GIEC. Le MNE corrélatif prédit le maintien de l'espèce malgré les modifications environnementales alors que le modèle DEB fait état d'une incapacité de l'espèce

à survivre d'un point de vue énergétique compte tenu des changements de température et de disponibilité en nourriture. Il apparaît donc que la combinaison de différentes approches de modélisation demeure une voie de recherche intéressante pour prévoir, tester et évaluer la réponse des espèces aux changements environnementaux. À ce stade, cette approche combinée demeure toutefois exploratoire.

4. Modèles de niche écologique et Aires Marines Protégées

Le manque de données et l'existence d'informations spatiales hétérogènes ralenti le déploiement de plans de gestion pertinents et de stratégies de conservation durables comme cela est souhaité au sein de la zone de la convention CCAMLR. En terme de conservation, les MNE corrélatifs sont employés pour estimer la distribution des espèces dans des régions non échantillonnées, identifier des aires potentielles de réintroduction, prédire les potentielles invasions biologiques ou encore évaluer l'impact du changement climatique sur la distribution des espèces (Elith & Leathwick, 2009; Václavík & Meentemeyer, 2012; Sánchez-Carnero et al., 2016). Cependant, la nature des données et les méthodes utilisées nécessitent de prendre en compte les incertitudes et les biais pouvant intervenir dans les MNE (**chapitre IV**). Cette démarche doit devenir un standard dans les bonnes pratiques dans le domaine de la conservation.

L'approche d'écorégionalisation développée dans le **chapitre V** est encore relativement peu utilisée dans l'océan Austral alors qu'elle pourrait servir d'outils pour évaluer si le réseau d'Aires Marines Protégées tels qu'il est envisagé aujourd'hui représente suffisamment la diversité des écorégions. Au cœur des enjeux associés au changement climatique, il est important de souligner que les AMP ne permettent pas d'empêcher les écosystèmes marins d'être impactées par des modifications environnementales. Elles permettent néanmoins de limiter les effets d'activités anthropiques comme la pêche et le tourisme qui peuvent s'ajouter aux impacts du changement climatique. L'approche d'écorégionalisation peut en ce sens produire des informations fondamentales sur les régions à risque et alimenter les plans de gestion. Cependant, comme je l'ai souligné dans le **chapitre VI**, il est aujourd'hui important d'utiliser un bouquet d'approches complémentaires pour caractériser les réponses des espèces aux changements environnementaux de manière appropriée. Par ailleurs, les connaissances sur les différents stades du cycle de vie sont des informations essentielles pour les gestionnaires. La principale raison pour laquelle ces modèles sont encore trop peu utilisés en conservation est liée à la durée de l'acquisition des données qui est souvent trop longue par rapport aux échéances de la mise en place d'un plan de gestion et à l'expertise nécessaire pour bien en maitriser les subtilités (Evans et al., 2015).

II. Perpectives

A l'issue de cette thèse, plusieurs pistes de travail semblent intéressantes à explorer.

1. Vers une amélioration continue de la connaissance des motifs de distribution à large échelle.

L'existence de biais taxonomique dans les bases de données utilisées a pu impacter la pertinence des modèles puisque la congruence entre taxonomie morphologique et taxonomie moléculaire n'a pu être établie de façon certaine pour l'ensemble des espèces d'échinides de l'océan Austral. Cependant, le développement des analyses moléculaires a tout de même permis des progrès notables dans notre connaissance de la biodiversité de l'océan Austral, y compris dans celle des échinides (Díaz et al., 2011, 2018; Saucède et al., 2015; David et al., 2016). La mise à jour de la base de données devra donc faire l'objet d'un effort continu, non seulement pour implémenter les occurrences issues de nouvelles campagnes de terrain mais aussi pour mettre à jour la taxonomie à la lumière des nouvelles connaissances acquises.

Les modèles de niche écologique corrélatifs et mécanistiques ont permis de mettre en évidence les facteurs responsables des motifs de distribution à large échelle. Ils permettent également d'explorer différentes composantes du diagramme de BAM décrit dans l'introduction. Le MNE corrélatif modélise une partie de la niche réalisée tandis que le modèle DEB se focalise principalement sur la niche fondamentale (cf. Chapitre II et VI).

Certains aspects doivent cependant être explorés en détail pour affirmer (ou infirmer) les motifs et facteurs responsables sous-jacents mis en évidence dans le présent manuscrit. La dispersion semble jouer un rôle prépondérant pour expliquer les motifs de distribution qui sont observés (Chapitre IV et VI). Dans le chapitre VI, le MNE mécanistique a permis de fournir des indications sur les différents stades du cycle de vie de *S.neumayeri*, notamment sur la phase larvaire planctonique. Cependant, nous ne disposons pas encore d'information sur l'influence de vecteurs de dispersion tels que les courants océaniques, sur le transport et la dispersion des larves planctoniques. Or, ils permettraient de fournir des connaissances sur la connectivité entre les différentes populations à travers l'océan Austral. Pour répondre à ces questions, plusieurs pistes de recherche peuvent être envisagées. Des outils comme le Continuous Plankton Recorder (CPR) tel qu'il est aujourd'hui utilisé dans l'océan Austral pourraient s'avérer intéressants puisque des études ont révélé la présence de larves d'échinodermes dans les soies du CPR (Lindley et al., 1995; Hosie et al., 2003; Kirby & Lindley, 2005). Cet outil ne permet pas d'évaluer le transport ou la connectivité des larves à proprement parler mais permettrait éventuellement de quantifier les régions où les larves sont davantage concentrées. Une seconde approche consiste à utiliser des modèles de transport numériques pour simuler la dispersion larvaire (Siegel et al., 2003; Pineda et al., 2007). Ces informations sont fondamentales car les scientifiques et gestionnaires de l'environnement marin ont reconnu l'importance d'intégrer des connaissances sur la connectivité entre les population dans la conception des AMP (Salm & Coles, 2001; Planes et al., 2009; Christie et al., 2010).

Les interactions biotiques et leur dynamique influencent les motifs de distribution. A large échelle, l'intégration et le rôle de processus biotiques dans les MNE corrélatifs sont encore peu examinés, au motif que ces interactions jouent un rôle mineures sur la distribution des espèces à de telles échelles (Soberon & Nakamura,2009 ; Soberon, 2010 ; Saupe et al, 2012). Ne pas prendre en considération ces interactions tient surtout à la multitude de mécanismes dont il faut tenir compte et à la complexité qu'ils induisent (prédation, compétition, facilitation, etc.). Des auteurs ont cherché à tenir compte de la compétition dans les MNE corrélatifs tout simplement en additionnant une variable explicative supplémentaire représentant, par exemple, la présence-absence d'un compétiteur (Leathwick & Austin, 2001; Anderson et al., 2002b). Cette approche permettait d'augmenter le pouvoir prédictif des modèles. Cependant, le sens écologique de ce type de variable reste encore relativement flou. Intégrer une autre espèce comme prédicteur pourrait simplement permettre de fournir des informations sur des conditions environnementales qui n'étaient pas encore décrites par les autres variables incluses dans le modèle. L'utilisation combinée de ces deux approches pourrait constituer un outil pour aider à démêler les contributions respectives des facteurs biotiques et abiotiques sur la distribution des espèces en particulier en ce qui concerne la compétition. Les échinides *Sterechinus diadema* et *Sterechinus neumayeri* sont des espèces phylogénétiquement proches. *Sterechinus neumayeri*, pour qui les MNE sont déjà disponibles et *Sterechinus diadema* constituent donc de bons candidats pour tester le rôle de la compétition interspécifique. La distribution des deux espèces tend à se chevaucher sur le plateau continental Antarctique mais *Sterechinus diadema* semble pouvoir vivre plus profondément que *S.neumayeri* (Jacob et al., 2003; David et al., 2005b). Ces indications suggèrent l'existence d'une compétition entre les deux espèces (Saucède et al., 2015)

Le diagramme BAM semble donc être un outil particulièrement intéressant pour poser un cadre théorique quant à l'exploration des motifs de distribution à large échelle.

2. Améliorer les connaissances des réponses possibles des espèces face au changement climatique

Les modèles climatiques sont aujourd'hui un des meilleurs outils pour simuler les conditions environnementales futures. Les travaux entrepris dans les **chapitres V** et **VI** ont permis d'apporter des informations fondamentales sur les réponses des échinides aux changements climatiques. Cependant, la scénarisation des distributions futures repose exclusivement sur le scénario RCP 8.5 du GIEC (IPCC, 2015). Ce dernier constitue le scénario le plus pessimiste et prévoit des émissions de gaz à effet de serre identiques à celles observées aujourd'hui. Or les experts du GIEC ont défini trois autres scénarios (RCP 2 .5, 4 .5 et 6). Il est bien entendu à prévoir que la variabilité des distributions d'espèces devrait changer selon le scénario climatique choisi (Thuiller, 2004). Il serait donc important de fournir des indications sur la variabilité des réponses, tant dans l'approche corrélative que mécanistique, en fonction des différents scénarios. Cette approche doit être intégrée dans les perspectives de travail proposées dans le présent chapitre notamment sur l'intégration de la dispersion dans l'étude des motifs de distribution puisque les modifications environnementales peuvent profondément modifier la présence de barrières biogéographiques et affecter ainsi la connectivité entre différentes populations d'espèces (Thuiller et al., 2008).

3. Développer l'approche d'écorégionalisation à des fins de conservation

Le chapitre V souligne l'intérêt de l'approche d'écorégionalisation pour évaluer la pertinence d'un réseau d'aires marines protégées dans l'océan Austral. Il serait intéressant d'explorer deux aspects supplémentaires. Tout d'abord, comparer la représentativité des écorégions entre le réseau d'AMP déjà établi et le réseau d'AMP complet tel qu'il est proposé aujourd'hui (incluant les AMP actuelles et celles en cours de négociation) afin d'évaluer si ces nouvelles AMP permettraient effectivement une meilleure représentativité des écorégions. Par ailleurs, la définition de ces AMP ne repose bien évidemment pas que sur la distribution des échinides mais bien sur l'ensemble des informations disponibles sur la biodiversité marine. Il serait donc intéressant d'envisager l'application d'une telle approche à d'autres taxons de l'océan Austral, bien qu'il soit difficile de tenir compte de l'ensemble des espèces. Une telle approche pourrait néanmoins être réalisée sur la base d'une bonne représentation de la diversité fonctionnelle dans les écorégions, c'est-à-dire en intégrant des taxons représentatifs des organismes benthiques et pélagiques à l'écologie contrastée et aux différents traits d'histoire de vie différents. En amont, une réflexion est donc à mener pour déterminer ces taxons représentatifs de la diversité fonctionnelle de l'océan Austral mais aussi quels traits fonctionnels (morphologiques, physiologiques phénologiques, comportementaux, …) devraient être considérés et privilégiés.

Appendices

Environmental data	Unit	Source
Amplitude winter seafloor salinity over 1955-1964	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter seafloor salinity over 1965-1974	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter seafloor salinity over 1975-1984	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter seafloor salinity over 1985-1994	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter seafloor salinity over 1995-2004	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter seafloor salinity over 2005-2012	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter seafloor salinity over 1955-2012	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface salinity over 1955-1964	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface salinity over 1965-1974	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface salinity over 1975-1984	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface salinity over 1985-1994	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface salinity over 1995-2004	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface salinity over 2005-2012	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface salinity over 1955-2012	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface temperature. Scenario A1B	°Celsius degrees	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Amplitude winter sea surface temperature. Scenario A2	°Celsius degrees	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Amplitude winter sea surface temperature. Scenario B1	°Celsius degrees	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Amplitude winter sea surface temperature. Scenario A1B	°Celsius degrees	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Amplitude winter sea surface temperature. Scenario B1	°Celsius degrees	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Amplitude winter seafloor temperature over 1955-1964	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter seafloor temperature over 1965-1974	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter seafloor temperature over 1975-1984	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter seafloor temperature over 1985-1994	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter seafloor temperature over 1995-2004	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter seafloor temperature over 2005-2012	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter seafloor temperature over 1955-2012	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface temperature over 1955-1964	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface temperature over 1965-1974	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface temperature over 1975-1984	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface temperature over 1985-1994	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013

Appendice 1 **:** Compilation de l'ensemble des prédicteurs environnementaux disponibles dans la base de données Fabri-Ruiz et al, 2016

Environmental data	Unit	Source
Amplitude winter sea surface temperature over 1995-2004	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface temperature over 2005-2012	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Amplitude winter sea surface temperature over 1955-2012	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Near-surface chl-a summer mean over 2002-2009	mg/m3	MODIS AQUA (NASA) 2010
Geomorphologic features	categorial	ATLAS ETOPO2 2014 (Douglass et al. 2014)
Bathymetric grid around the Southern Ocean	meter	This study. Derived from Smith & Sandwell 1997
Mean seafloor nitrate concentration over 1955-2012	µmol/L	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface nitrate concentration over 1955-2012	µmol/L	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor oxygen concentration over 1955-2012	mL/L	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface oxygen concentration over 1955-2012	mL/L	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor phosphate concentration over 1955-2012	µmol/L	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface phosphate concentration over 1955-2012	µmol/L	World Ocean Circulation Experiment 2013
Rugosity	meter	This study. Derived from bathymetric layer
Mean seafloor salinity over 1955-1964	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor salinity over 1965-1974	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor salinity over 1975-1984	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor salinity over 1985-1994	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor salinity over 1995-2004	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor salinity over 2005-2012	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor salinity over 1955-2012	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface salinity over 1955-1964	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface salinity over 1965-1974	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface salinity over 1975-1984	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface salinity over 1985-1994	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface salinity over 1995-2004	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface salinity over 2005-2012	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface salinity over 1955-2012	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface salinity interpolation over 2087-2096, A1B scenario	PSS	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Mean sea surface salinity interpolation over 2087-2096, A2 scenario	PSS	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Mean sea surface salinity interpolation over 2087-2096, B1 scenario	PSS	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Mean sea surface salinity over 2187-2196, A1B scenario	PSS	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)

Appendice 1: Compilation de l'ensemble des prédicteurs environnementaux disponibles dans la base de données Fabri-Ruiz et al, 2016

Environmental data	Unit	Source
Mean sea surface salinity over 2187-2196, B1 scenario	PSS	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Sediment features	categorial	McCoy (1991), updated by Griffiths 2014 (unpublished)
Mean seafloor silicate concentration over 1955-2012	µmol/L	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface silicate concentration over 1955-2012	µmol/L	World Ocean Circulation Experiment 2013
Bathymetric slope	unitless	Smith & Sandwell 1997
Mean seafloor temperature over 1955-1964	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor temperature over 1965-1974	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor temperature over 1975-1984	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor temperature over 1985-1994	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor temperature over 1995-2004	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor temperature over 2005-2012	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean seafloor temperature over 1955-2012	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface temperature over 1955-1964	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface temperature over 1965-1974	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface temperature over 1975-1984	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface temperature over 1985-1994	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface temperature over 1995-2004	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface temperature over 2005-2012	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface temperature over 1955-2012	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean sea surface temperature interpolation over 2087-2096, A1B scenario	°Celsius degrees	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Mean sea surface temperature interpolation over 2087-2096, A2 scenario	°Celsius degrees	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Mean sea surface temperature interpolation over 2087-2096, B1 scenario	°Celsius degrees	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Mean sea surface temperature over 2187-2196, A1B scenario	°Celsius degrees	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Mean sea surface temperature over 2187-2196, B1 scenario	°Celsius degrees	BIO-ORACLE (Tyberghein et al. 2012)
Fraction of time each pixel was covered by sea ice of at least 85% concentration		(Spreen et al. 2008)
Mean summer seafloor salinity over 1955-1964	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer seafloor salinity over 1965-1974	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer seafloor salinity over 1975-1984	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer seafloor salinity over 1985-1994	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer seafloor salinity over 1995-2004	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013

Appendice 1 : Compilation de l'ensemble des prédicteurs environnementaux disponibles dans la base de données Fabri-Ruiz et al, 2016

Environmental data	Unit	Source
Mean summer seafloor salinity over 2005-2012	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer seafloor salinity over 1955-2012	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor salinity over 1955-1964	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor salinity over 1965-1974	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor salinity over 1975-1984	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor salinity over 1985-1994	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor salinity over 1995-2004	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor salinity over 2005-2012	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor salinity over 1955-2012	PSS	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer seafloor temperature over 1955-1964	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer seafloor temperature over 1965-1974	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer seafloor temperature over 1975-1984	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer seafloor temperature over 1985-1994	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer seafloor temperature over 1995-2004	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer seafloor temperature over 2005-2012	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer seafloor temperature over 1955-2012	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor temperature over 1955-1964	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor temperature over 1965-1974	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor temperature over 1975-1984	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor temperature over 1985-1994	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor temperature over 1995-2004	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor temperature over 2005-2012	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter seafloor temperature over 1955-2012	°Celsius degrees	This study. Derived from World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface salinity over 1955-1964	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface salinity over 1965-1974	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface salinity over 1975-1984	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface salinity over 1985-1994	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface salinity over 1995-2004	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface salinity over 2005-2012	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface salinity over 1955-2012	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013

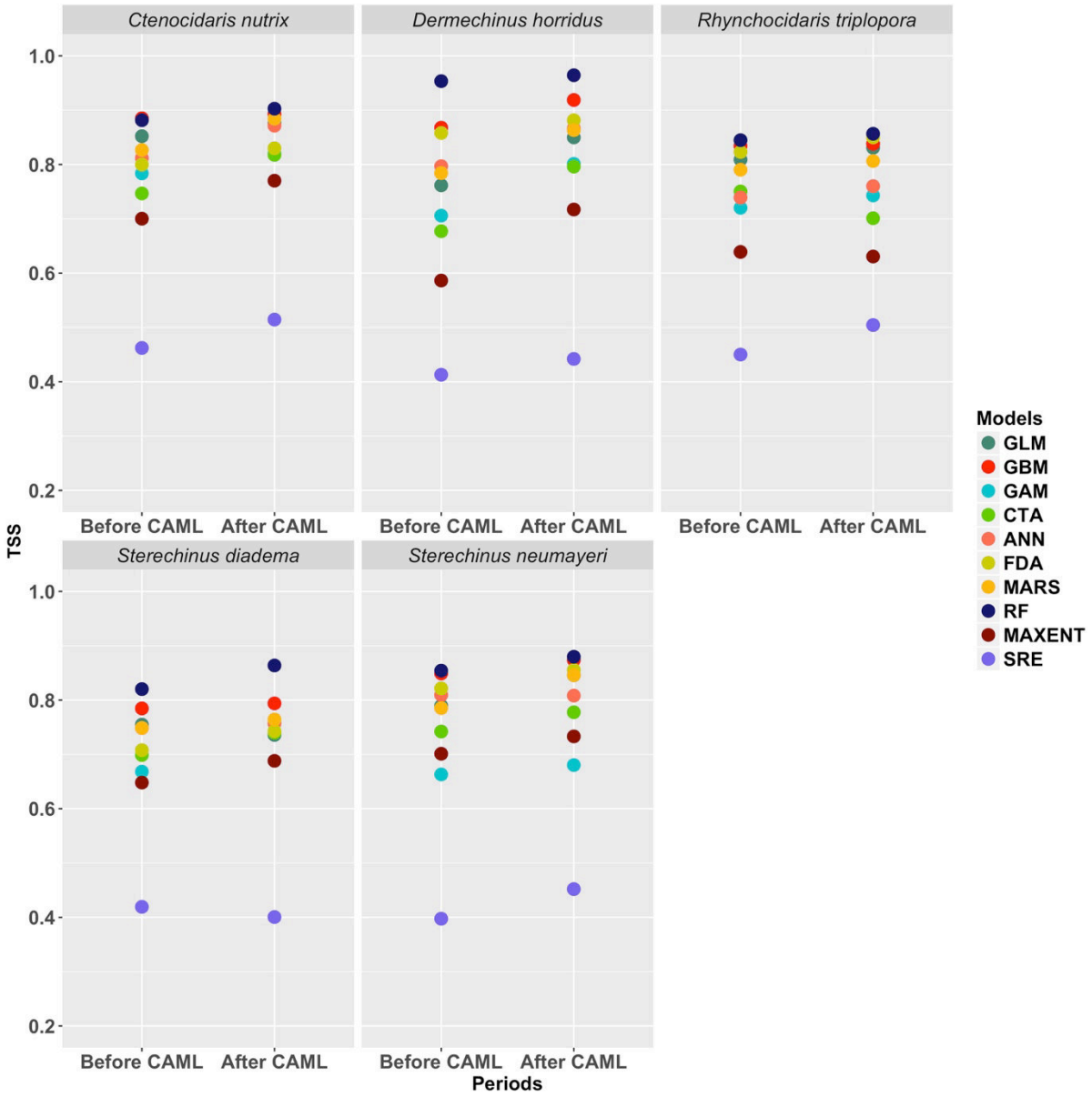
Appendice 1 : Compilation de l'ensemble des prédicteurs environnementaux disponibles dans la base de données Fabri-Ruiz et al, 2016

Environmental data	Unit	Source
Mean winter sea surface salinity over 1955-1964	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface salinity over 1965-1974	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface salinity over 1975-1984	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface salinity over 1985-1994	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface salinity over 1995-2004	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface salinity over 2005-2012	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface salinity over 1955-2012	PSS	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface temperature over 1955-1964	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface temperature over 1965-1974	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface temperature over 1975-1984	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface temperature over 1985-1994	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface temperature over 1995-2004	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface temperature over 2005-2012	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean summer sea surface temperature over 1955-2012	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface temperature over 1955-1964	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface temperature over 1965-1974	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface temperature over 1975-1984	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface temperature over 1985-1994	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface temperature over 1995-2004	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface temperature over 2005-2012	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013
Mean winter sea surface temperature over 1955-2012	°Celsius degrees	World Ocean Circulation Experiment 2013

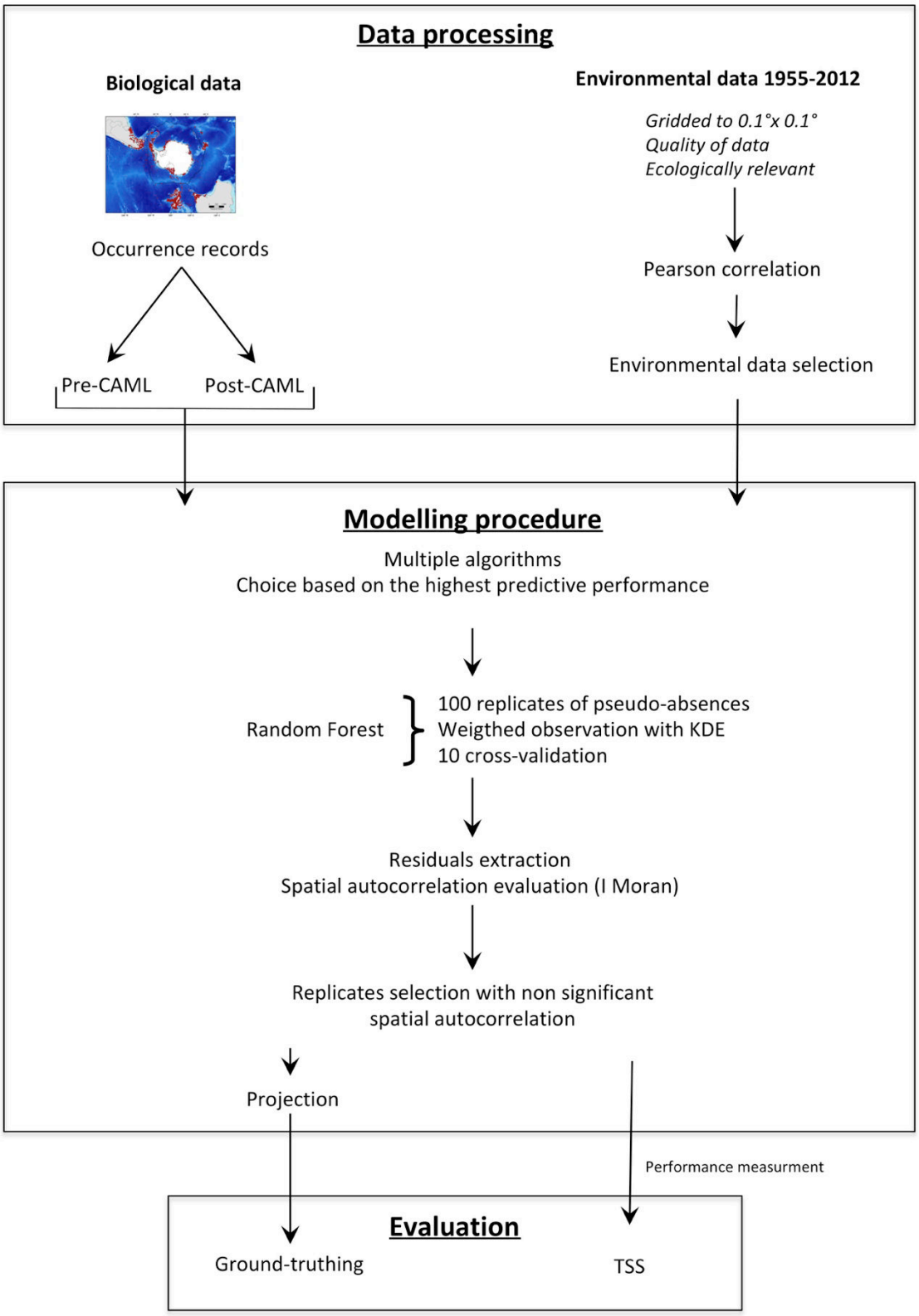
Appendice 1 : Compilation de l'ensemble des prédicteurs environnementaux disponibles dans la base de données Fabri-Ruiz et al, 2016

Post (2012, updated 2016) Name	Douglas et al, 2014 Number	Douglas et al, 2014 Name
Canyon	3	Canyon
Trough Mouth Fan	26	Trough Mouth Fans
Island Arc	9	Island Arc
Marginal Plateau	14	Marginal Plateau
Upper Slope	27	Upper Slope
Coastal ice feature	NA	Continent
Contourite Feature	6	Contourite drift
Fracture Zone Scarp	8	Fracture Zone
Abyssal Plain - smooth	1	Abyssal Plain
Plateau Slope	17	Plateau Slope
Structural Slope	24	Structural Slope Region
Lower Slope	11	Lower Slope
Margin Ridges	13	Margin Ridges
Abyssal Plain - rough	19	Rugose Ocean Floor
Plateau	16	Plateau
Trench	25	trench
Volcano	28	Volcano
Trough	15	Ocean Trough
Seamount	21	Seamount
Seamount Ridges	20	Seamount Ridges
Shelf Deep	23	Shelf Deeps-Depressions
Bank	2	Bank
Ridge	18	Ridge
No data	NA	
Mid Ocean Ridge Valley	12	Mid-Ocean Ridge Rift Valley
Coastal/Shelf Terrane	5	Coastal (Rugged) Terrane
Cross Shelf Valley	7	Cross Shelf Valley

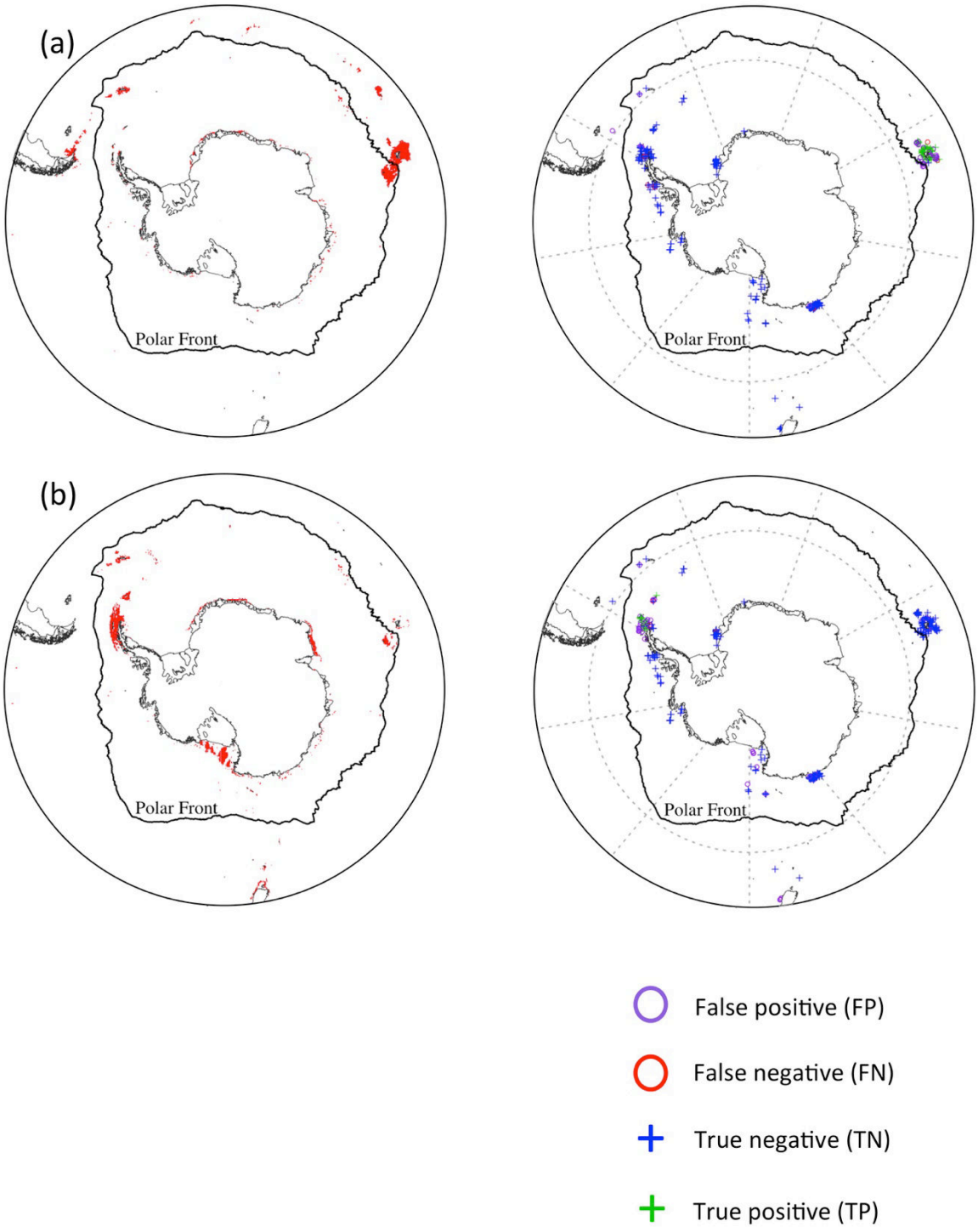
Appendice 2 : Equivalence des caractéristiques géomorphologiques entre Post (2012, mis à jour, 2016) et Douglas et al 2014.



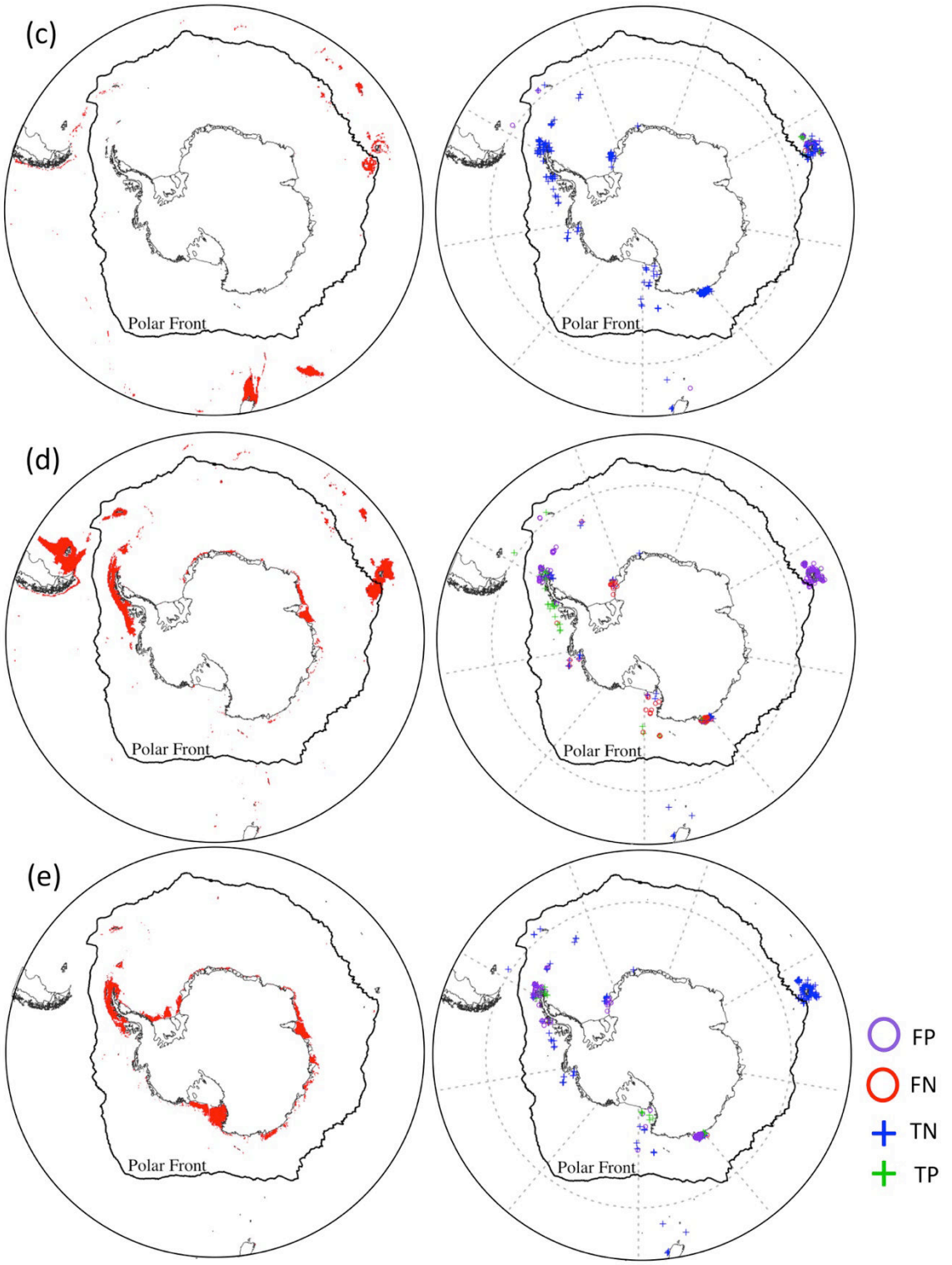
Appendice 3 : Performance prédictive des modèles pour les deux jeux de données (incluant les données pré-CAML ou non). *Generalized Linear Models* (GLM), *Generalized Boosted Models* (GBM), *Generalized Additive Models* (GAM), *Classification Tree Analysis* (CTA), *Artificial Neural Networks* (ANN), *Flexible Discriminant Analysis* (FDA), *Multivariate Adaptive Regression Spines* (MARS), *Random Forests* (RF), *Maximum Entropy modelling* (Maxent) et *Surface Response Envelop* (SRE)



Appendice 4 : Description de la méthode employée pour projeter et évaluer l'impact de l'effort d'échantillonnage sur la performance des modèles de niche écologique.



Appendice 5 : A gauche : Projection des modèles construits sans les données collectées durant la période du CAML. L'habitat favorable est indiqué en rouge. A droite : Position des nouvelles données obtenues durant la période du CAML, les cercles violets et rouges pour les faux positifs (FP) et les faux négatifs ; les croix bleues et vertes pour les vrais négatifs (TN) et les vrais positifs (TP) respectivement. Carte de distribution de : a) *Ctenocidaris nutrix*, b) *Rhynchocidaris triplopora*, c) *Dermechinus horridus*, d) *Sterechinus diadema*, e) *Sterechinus neumayeri.*



Appendice 5 (suite) : A gauche : Projection des modèles construits sans les données collectées durant la période du CAML. L'habitat favorable est indiqué en rouge.
A droite : Position des nouvelles données obtenues durant la période du CAML, les cercles violets et rouges pour les faux positifs (FP) et les faux négatifs ; les croix bleues et vertes pour les vrais négatifs (TN) et les vrais positifs (TP) respectivement. Carte de distribution de : a) *Ctenocidaris nutrix*, b) *Rhynchocidaris triplopora*, c) *Dermechinus horridus*, d) *Sterechinus diadema*, e) *Sterechinus neumayeri.*

C. nutrix

FP		FN	
Mission	Proportion	Mission	Proportion
Antarktis XXIII	5.71	ANT-XXIX-3	33.33
POKER II	80.00	POKER II	22.22
CEAMARC V3	2.86	CEAMARC	11.11
JR 144 BIOPEARL I	8.57	JR 230	33.33
PROTEKER	2.86		

R. triplopora

FP		FN	
Mission	Proportion	Mission	Proportion
Antarktis XXIII	13.64	Antarktis XXIII	33.33
ANT-XXIX-3	27.27	JR 144 BIOPEARL I	33.33
CEAMARC V3	9.09	Nodata	33.33
JR 144 BIOPEARL I	15.91		
NIWA Database	22.73		
BENTART 06	2.27		
POKER II	9.09		

D. horridus

FP		FN	
Mission	Proportion	Mission	Proportion
JR 144 BIOPEARL I	8.00	POKER II	100.00
PROTEKER	4.00		
NIWA Database	4.00		
POKER II	84.00		

S. diadema

FP		FN	
Mission	Proportion	Mission	Proportion
Antarktis XXIII	10.34	BENTART 06	1.69
ANT-XXIX-3	9.48	ChEsSo	1.69
CEAMARC V3	1.72	CEAMARC	49.15
JR 144 BIOPEARL I	9.48	JR 179 BIOPEARL II	5.08
PROTEKER	0.86	NIWA Database	23.73
JR 230	2.59	Nodata	18.64
Nodata	1.72	POKER II	0.00
POKER II	64.66		

Appendice 6 : Proportion (%) de faux positifs (FP) et de faux négatifs (FN) pour chaque espèce et mission récente. L'absence de données est indiquée par No data, lorsqu'il n'y avait pas d'information sur les missions. Si les données provenaient de la base de données du NIWA sans information sur les missions, Niwa database a été indiquée.

S. neumayeri

FP		FN	
Mission	Proportion	Mission	Proportion
Antarktis XXIII	17.65	CEAMARC	50.00
ANT-XXIX-3	16.47	JR 230	50.00
CEAMARC	37.65		
JR 144 BIOPEARL I	7.06		
NIWA Database	4.71		
JR 230	7.06		
BENTART 06	3.53		
Nodata	7.06		

Appendice 6 (Suite) : Proportion (%) de faux positifs (FP) et de faux négatifs (FN) pour chaque espèce et mission récente. L'absence de données est indiquée par No data, lorsqu'il n'y avait pas d'information sur les missions. Si les données provenaient de la base de données du NIWA sans information sur les missions, Niwa database a été indiquée.

C. nutrix

Variables	Before CAML	After CAML
Seafloor salinity	0.425 (1)	0.278 (2)
Sea Ice	0.297 (2)	0.285 (1)
Seafloor oxygen	0.272 (3)	0.144 (5)
SST range	0.195 (4)	0.107 (6)
Depth	0.17 (5)	0.165 (4)
Chlorophyll a	0.117 (6)	0.029 (11)
SSS range	0.108 (7)	0.09 (7)
SSS	0.103 (8)	0.171 (3)
Geomorphology	0.072 (9)	0.086 (8)
Slope	0.061 (10)	0.042 (10)
Seafloor temperature	0.041 (11)	0.068 (9)
Seafloor Temperature range	0.028 (12)	0.013 (12)
Seafloor salinity range	0.012 (13)	0.007 (13)

R. tripoplora

Variables	Before CAML	After CAML
Geomorphology	0.584 (1)	0.413 (2)
Sea Ice	0.514 (2)	0.596 (1)
SST range	0.404 (3)	0.338 (5)
Depth	0.385 (4)	0.352 (4)
Seafloor temperature	0.356 (5)	0.376 (3)
SSS range	0.286 (6)	0.232 (7)
Slope	0.283 (7)	0.225 (8)
Seafloor Temperature range	0.235 (8)	0.174 (9)
SSS	0.201 (9)	0.331 (6)
Seafloor oxygen	0.079 (10)	0.042 (11)
Chlorophyll a	0.071 (11)	0.065 (10)
Seafloor salinity	0.033 (12)	0.03 (12)
Seafloor salinity range	0.028 (13)	0.017 (13)

1 rank increase
2 rank increase
More than 2 rank increase
1 rank decrease
2 rank decrease
More than 2 rank decrease

Appendice 7 : Contribution respective des prédicteurs environnementaux aux différents modèles réalisée avec et sans les données du CAML pour les cinq espèces. L'ordre du classement des prédicteurs suit l'importance des contributions. Les couleurs indiquent l'augmentation ou la diminution du rang de chaque prédicteur dans le classement entre les MNE construits avec et sans les données du CAML.

D. horridus

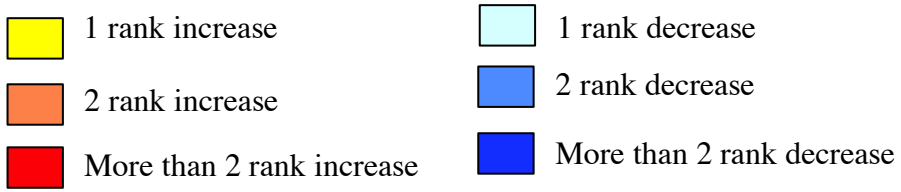
Variables	Before CAML	After CAML
Slope	0.43 (1)	0.317 (1)
SSS	0.364 (2)	0.309 (2)
Seafloor salinity	0.235 (3)	0.158 (4)
Seafloor temperature	0.153 (4)	0.103 (6)
Geomorphology	0.13 (5)	0.213 (3)
SST range	0.097 (6)	0.071 (7)
Chlorophyll a	0.094 (7)	0.035 (9)
Seafloor oxygen	0.082 (8)	0.024 (10)
Depth	0.065 (9)	0.058 (8)
Seafloor Temperature range	0.052 (10)	0.007 (11)
SSS range	0.032 (11)	0.103 (5)
Seafloor salinity range	0.002 (12)	0.002 (12)

S. diadema

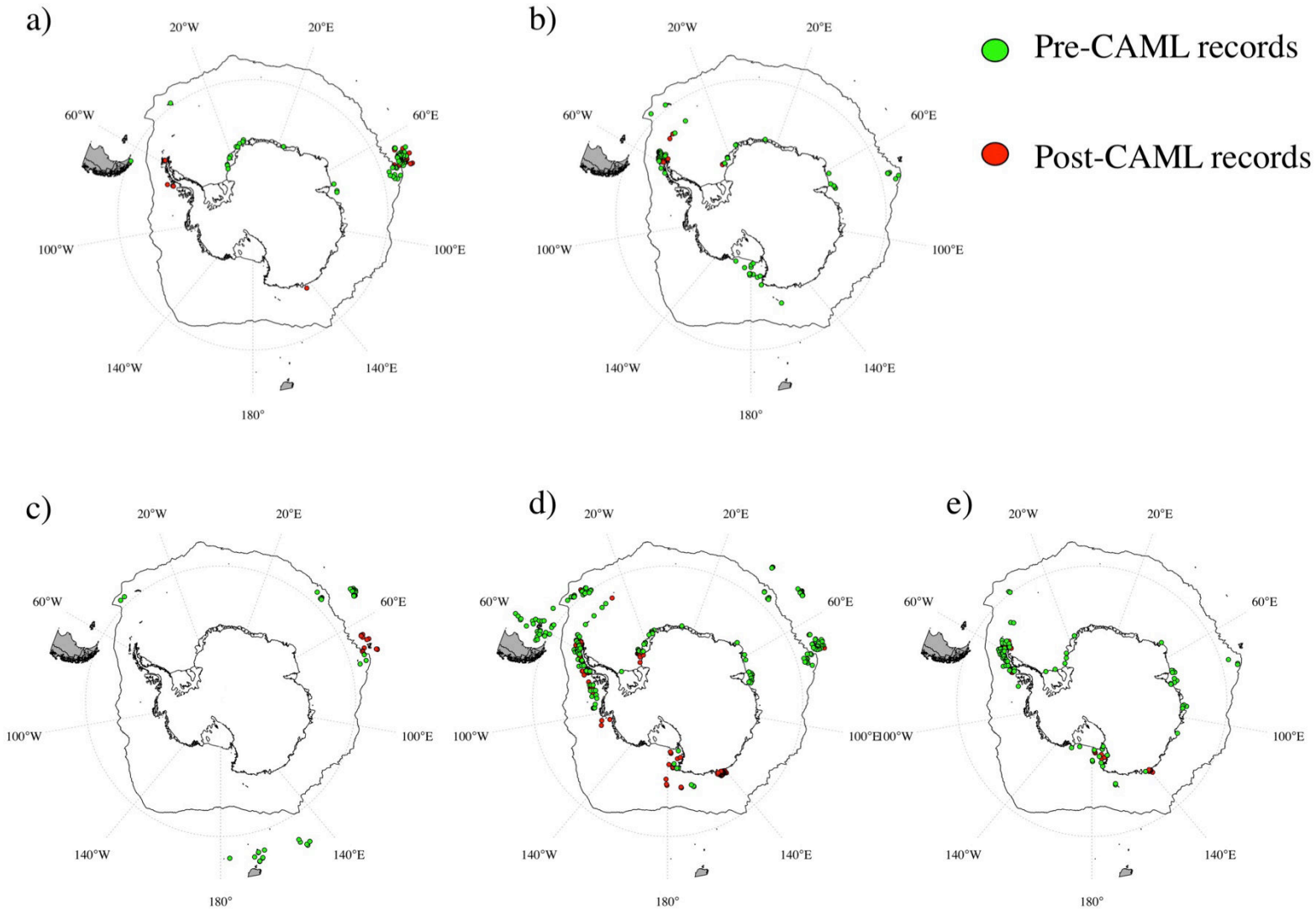
Variables	Before CAML	After CAML
Depth	0.547 (1)	0.625 (1)
Seafloor salinity	0.318 (2)	0.126 (6)
SST range	0.29 (3)	0.205 (4)
Sea Ice	0.26 (4)	0.35 (2)
Seafloor temperature	0.166 (5)	0.258 (3)
SSS	0.158 (6)	0.102 (7)
Seafloor oxygen	0.145 (7)	0.155 (5)
Geomorphology	0.095 (8)	0.081 (8)
Seafloor Temperature range	0.084 (9)	0.062 (9)
Slope	0.083 (10)	0.019 (13)
Chlorophyll a	0.039 (11)	0.043 (10)
SSS range	0.036 (12)	0.033 (11)
Seafloor salinity range	0.021 (13)	0.023 (12)

S. neumayeri

Variables	Before CAML	After CAML
Sea Ice	0.477 (1)	0.441 (1)
Depth	0.267 (2)	0.215 (2)
Seafloor temperature	0.178 (3)	0.203 (3)
Geomorphology	0.152 (4)	0.152 (5)
SST range	0.138 (5)	0.164 (4)
Seafloor oxygen	0.058 (6)	0.077 (7)
SSS range	0.053 (7)	0.087 (6)
SSS	0.04 (8)	0.073 (8)
Seafloor salinity	0.022 (9)	0.023 (9)
Seafloor Temperature range	0.013 (10)	0.008 (11)
Chlorophyll a	0.009 (11)	0.014 (10)
Slope	0.009 (12)	0.007 (12)
Seafloor salinity range	0.005 (13)	0.005 (13)



Appendice 7 : Contribution respective des prédicteurs environnementaux aux différents modèles construits avec et sans les données du CAML pour les cinq espèces. L'ordre du classement des prédicteurs suit l'importance des contributions. Les couleurs indiquent l'augmentation ou la diminution du rang de chaque prédicteur dans le classement entre les MNE construits avec et sans les données du CAML.



Appendice 8 : Distribution des occurrences disponibles avant les campagnes du CAML (points verts) et des occurrences obtenues à l'issue du CAML (points rouges) pour : a) *Ctenocidaris nutrix*, b) *Rhynchocidaris triplopora*, c) *Dermechinus horridus*, d) *Sterechinus diadema*, e) *Sterechinus neumayeri*

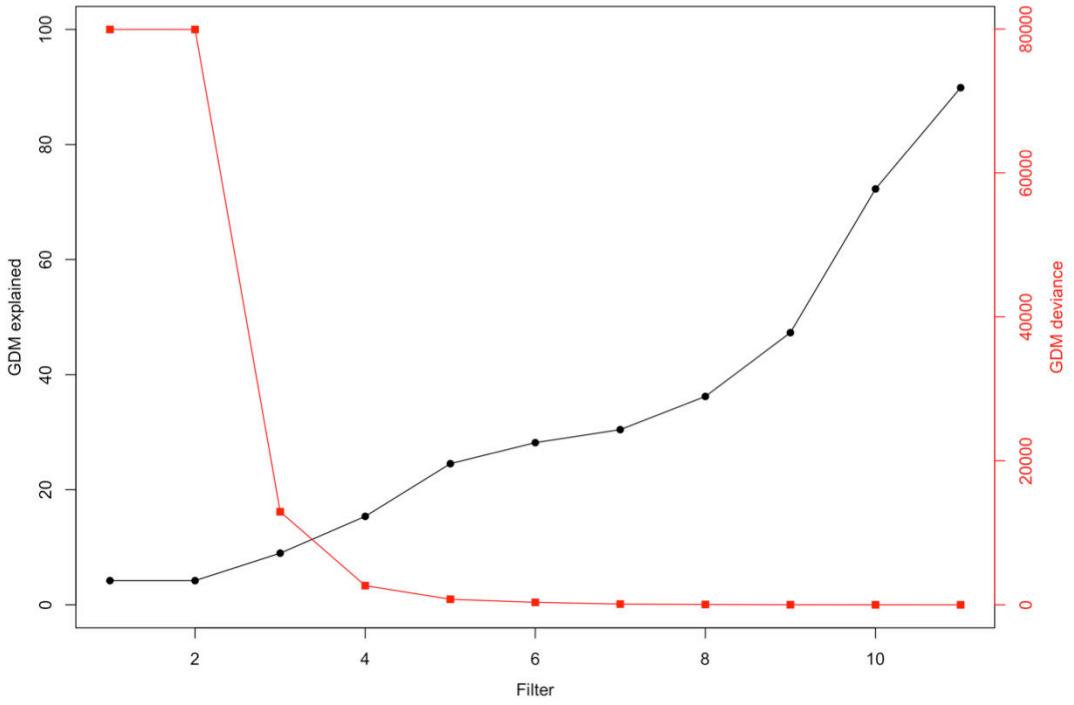
Espèces	Famille	Nombre d'occurrences
Sterechinus dentifer	Echinidae	15
Arbacia dufresnii	Arbaciidae	17
Abatus ingens	Schizasteridae	17
Hygrosoma luculentum	Echinothuriidae	19
Abatus elongatus	Schizasteridae	19
Abatus shackletoni	Schizasteridae	19
Pseudechinus marionis	Temnopleuridae	19
Abatus nimrodi	Schizasteridae	20
Abatus cordatus	Schizasteridae	21
Abatus curvidens	Schizasteridae	23
Abatus philippii	Schizasteridae	25
Apatopygus recens	Apatopygidae	26
Ctenocidaris rugosa	Cidaridae	28
Pseudechinus huttoni	Temnopleuridae	29
Antrechinus nordenskjoldi	Plexechinidae	31
Goniocidaris umbraculum	Cidaridae	32
Tripylus abatoides	Schizasteridae	33
Antrechinus mortenseni	Urechinidae	33
Notocidaris gaussensis	Cidaridae	34
Ctenocidaris geliberti	Cidaridae	35
Abatus cavernosus	Schizasteridae	37

Espèces	Famille	Nombre d'occurrences
Brachysternaster chesheri	Schizasteridae	41
Ctenocidaris spinosa	Cidaridae	42
Goniocidaris parasol	Cidaridae	44
Amphipneustes rostratus	Schizasteridae	45
Notocidaris platyacantha	Cidaridae	48
Notocidaris mortenseni	Cidaridae	51
Pseudechinus novaezealandiae	Temnopleuridae	51
Austrocidaris canaliculata	Cidaridae	56
Dermechinus horridus	Echinidae	56
Pseudechinus magellanicus	Temnopleuridae	56
Brisaster antarcticus	Schizasteridae	57
Ctenocidaris speciosa	Cidaridae	60
Ctenocidaris gigantea	Cidaridae	61
Amphipneustes similis	Schizasteridae	79
Rhynchocidaris triplopora	Cidaridae	101
Ctenocidaris perrieri	Cidaridae	104
Amphipneustes lorioli	Schizasteridae	104
Sterechinus neumayeri	Echinidae	117
Ctenocidaris nutrix	Cidaridae	125
Sterechinus diadema	Echinidae	321

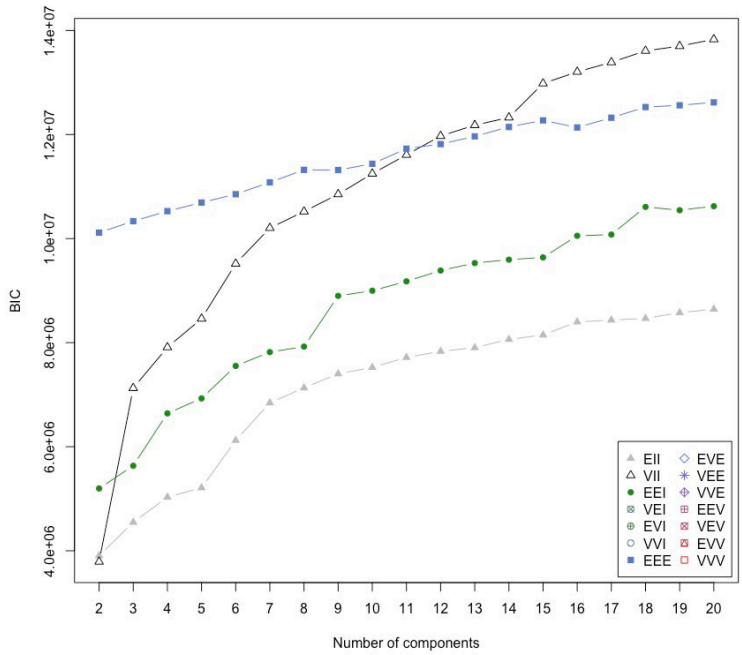
Appendice 9 : Espèces sélectionnées pour la construction des MNE individuels et nombre d'occurrences associées

Espèces	Familles	Espèces	Familles	Espèces	Familles
Abatus agassizii	Schizasteridae	*Caenopedina porphyrogigas*	Pedinidae	*Paramaretia peloria*	Spatangidae
Abatus beatriceae	Schizasteridae	*Ceratophysa ceratopyga*	Pourtalesiidae	*Plexechinus planus*	Plexechinidae
Abatus bidens	Schizasteridae	*Ctenocidaris geliberti*	Cidaridae	*Pourtalesia aurorae*	Pourtalesiidae
Abatus cavernosus	Schizasteridae	*Ctenocidaris nutrix*	Cidaridae	*Pourtalesia debilis*	Pourtalesiidae
Abatus cordatus	Schizasteridae	*Ctenocidaris perrieri*	Cidaridae	*Pourtalesia hispida*	Pourtalesiidae
Abatus elongatus	Schizasteridae	*Ctenocidaris rugosa*	Cidaridae	*Pourtalesia laguncula*	Pourtalesiidae
Abatus ingens	Schizasteridae	*Ctenocidaris speciosa*	Cidaridae	*Pseudechinus albocinctus*	Temnopleuridae
Abatus nimrodi	Schizasteridae	*Ctenocidaris spinosa*	Cidaridae	*Pseudechinus flemingi*	Temnopleuridae
Abatus philippii	Schizasteridae	*Cystechinus wyvillii*	Urechinidae	*Pseudechinus huttoni*	Temnopleuridae
Abatus shackletoni	Schizasteridae	*Delopatagus brucei*	Schizasteridae	*Pseudechinus magellanicus*	Temnopleuridae
Amphipneustes brevisternalis	Schizasteridae	*Dermechinus horridus*	Echinidae	*Pseudechinus marionis*	Temnopleuridae
Amphipneustes koehleri	Schizasteridae	*Echinocardium cordatum*	Loveniidae	*Pseudechinus novaezealandiae*	Temnopleuridae
Amphipneustes lorioli	Schizasteridae	*Echinocrepis cuneata*	Pourtalesiidae	*Rhynchocidaris triplopora*	Cidaridae
Amphipneustes marsupialis	Schizasteridae	*Echinosigra amphora*	Pourtalesiidae	*Solenocystis imitans*	Pourtalesiidae
Amphipneustes mironovi	Schizasteridae	*Evechinus chloroticus*	Echinometridae	*Spatagocystis challengeri*	Spatangidae
Amphipneustes rostratus	Schizasteridae	*Genicopatagus affinis*	Brissidae	*Spatangus luetkeni*	Spatangidae
Antrechinus mortenseni	Plexechinidae	*Goniocidaris parasol*	Ctenocidarinae	*Spatangus thor*	Spatangidae
Antrechinus nordenskjoldi	Plexechinidae	*Goniocidaris umbraculum*	Ctenocidarinae	*Sterechinus dentifer*	Echinidae
Apatopygus recens	Apatopygidae	*Gracilechinus multidentatus*	Echinidae	*Sterechinus diadema*	Echinidae
Aporocidaris eltaniana	Ctenocidarinae	*Helgocystis carinata*	Pourtalesiidae	*Sterechinus neumayeri*	Echinidae
Aporocidaris incerta	Ctenocidarinae	*Hygrosoma luculentum*	Echinothuriidae	*Tripylaster philippii*	Schizasteridae
Aporocidaris milleri	Ctenocidarinae	*Loxechinus albus*	Echinidae	*Tripylus abatoides*	Schizasteridae
Arbacia dufresnii	Arbaciidae	*Notocidaris gaussensis*	Ctenocidarinae	*Tripylus cordatus*	Schizasteridae
Austrocidaris canaliculata	Cidaridae	*Paramaretia tuberculata*	Spatangidae	*Tripylus reductus*	Schizasteridae
Brachysternaster chesheri	Schizasteridae	*Phormosoma bursarium*	Phormosomatidae	*Urechinus antipodeanus*	Urechinidae
Brisaster antarcticus	Schizasteridae	*Notocidaris hastata*	Ctenocidarinae	*Urechinus naresianus*	Urechinidae
Brisaster moseleyi	Schizasteridae	*Notocidaris lanceolata*	Ctenocidarinae		
Brisaster tasmanicus	Schizasteridae	*Notocidaris mortenseni*	Ctenocidarinae		
Caenopedina otagoensis	Pedinidae	*Notocidaris platyacantha*	Ctenocidarinae		

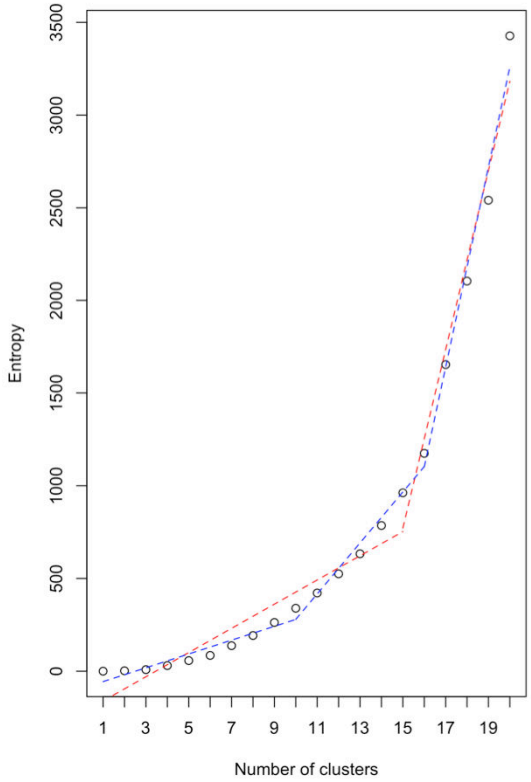
Appendice 10 : Espèces sélectionnées pour la construction des GDM



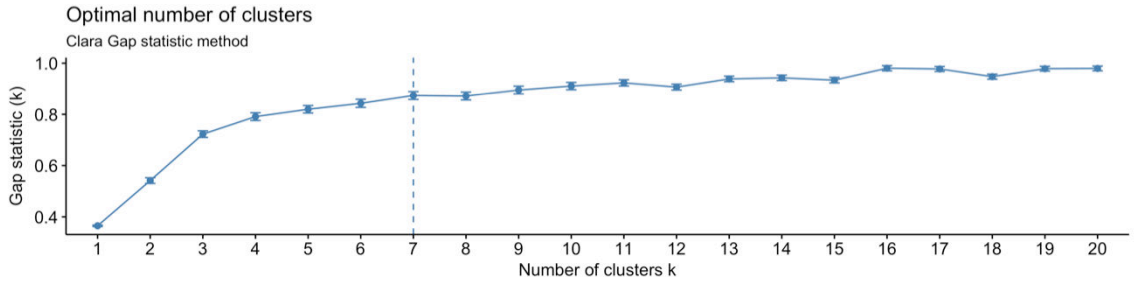
Appendice 11 : Graphique de la déviance des GDM et de la variance expliquée par le modèle en fonction du nombre minimal d'espèce retenu par pixel.



Appendice 12 : Valeurs de Bayesian Information Cirterion (BIC) pour chaque modèle en fonction du nombre de clusters.



Appendice 13 : Valeurs d'entropie pour le modèle VII en fonction du nombre clusters. La courbe rouge identifie un seul point de changement, la courbe bleue identifie deux points de changement (paramètre reg de la fonction enplot du package mclust).



Appendice 14 : Graphique de la valeur de la statistique du gap en fonction du nombre de cluster déterminé par l'algorithme CLARA

MPA	Pourcentage of surface of each MPA overlapped by the ecoregions projection area
Heard McDonalds Island	59,86
SG and SSI	16,12
Crozet	13,64
Kerguelen	64,33
Ross Sea	29,70
South Orkney Islands	28,81
Prince Edward Islands	21,91
AP proposal	20,59
D'Urville	40,21
Drygalski	19,94
MacRobertson	24,52

Appendice 15 : Pourcentage de surface de chaque AMP occupé par la zone de projection des écorégions. AMP actuelles en vert et AMP en négociation en orange

Appendice 16 : Article publiée dans Zookeys : Fabri-Ruiz S, Saucède T, Danis B, David B. Southern Ocean Echinoids database – An updated version of Antarctic, Sub-Antarctic and cold temperate echinoid database. *ZooKeys*. 2017;(697):1-20. doi:10.3897/zookeys.697.14746.

doi: 10.3897/zookeys.697.14746
http://zookeys.pensoft.net

DATA PAPER

ZooKeys
Launched to accelerate biodiversity research

Southern Ocean Echinoids database – An updated version of Antarctic, Sub-Antarctic and cold temperate echinoid database

Salomé Fabri-Ruiz[1], Thomas Saucède[1], Bruno Danis[2], Bruno David[1,3]

1 *UMR 6282 Biogéosciences, Univ. Bourgogne Franche-Comté, CNRS, 6 bd Gabriel F-21000 Dijon, France*

2 *Marine Biology Lab, CP160/15 Université Libre de Bruxelles, 50 avenue FD Roosevelt B-1050 Brussels, Belgium* **3** *Muséum national d'Histoire naturelle, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France*

Corresponding author: *Salomé Fabri-Ruiz* (salome.fabriruiz@gmail.com)

Academic editor: *Yves Samyn* | Received 28 June 2017 | Accepted 14 August 2017 | Published 14 September 2017

http://zoobank.org/5EBC1777-FBF3-42A5-B9BB-6BF992A26CC2

Citation: Fabri-Ruiz S, Saucède T, Danis B, David B (2017) Southern Ocean Echinoids database – An updated version of Antarctic, Sub-Antarctic and cold temperate echinoid database. ZooKeys 697: 1–20. https://doi.org/10.3897/zookeys.697.14746

Abstrat

This database includes over 7,100 georeferenced occurrence records of sea urchins (*Echinodermata*: *Echinoidea*) obtained from samples collected in the Southern Ocean (+180°W/+180°E; -35°/-78°S) during oceanographic cruises led over 150 years, from 1872 to 2015. Echinoids are common organisms of Southern Ocean benthic communities. A total of 201 species is recorded, which display contrasting depth ranges and distribution patterns across austral provinces and bioregions. Echinoid species show various ecological traits including different nutrition and reproductive strategies. Information on taxonomy, sampling sites, and sampling sources are also made available.

Environmental descriptors that are relevant to echinoid ecology are also made available for the study area (-180°W/+180°E; -45°/-78°S) and for the following decades: 1955–1964, 1965–1974,1975–1984, 1985–1994 and 1995–2012. They were compiled from different sources and trans- formed to the same grid cell resolution of 0.1° per pixel. We also provide future projections for environmental descriptors established based on the Bio-Oracle database (Tyberghein et al. 2012).

Keywors

Echinoidea, oceanographic features, Southern Ocean, Antarctic, Sub-Antarctic

Copyright *Salomé Fabri-Ruiz et al.* This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY 4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited

Project description

Project title: Species distribution modelling of Echinoids in the Southern Ocean
Personnel: Salomé Fabri-Ruiz, Thomas Saucède, Bruno Danis, Bruno David

Funding

SF-R's work is supported by a PhD grant from French Ministry of Higher Education and Research. The project is a contribution to Biogeosciences laboratory (CNRS UMR6292) and contribution #15 to the vERSO project (www.versoproject.be) funded by the Belgian Science Policy Office (BELSPO, contract n°BR/132/A1/vERSO).

Study area descriptions/ descriptors

The study area extends from the Antarctic continent in the south to 35° S latitude to the north; it comprises the sub-Polar, Antarctic, Polar Frontal, and sub-Antarctic zones. The Southern Ocean is characterized by unique oceanographic features mainly including an unusually deep continental shelf ranging from 450 m to 1000 m depth (Clarke and Johnston 2003), and the Antarctic Circumpolar Current (ACC), the strongest and largest current of the planet that flows clockwise from west to east around Antarctica (Barker and Thomas 2004) and conditions marine species dispersal (Griffiths et al. 2009). Four major marine fronts are distributed from north to south : Subtropical Front (STF), Sub-Antarctic Front (SAF), Polar Front (PF), Antarctic Divergence (AD), and separate water masses of different physical and biotic properties (Sokolov and Rintoul 2002, Roquet et al. 2009).

One of these major fronts is the Polar Front that acts as a biogeographic barrier to the dispersal of many invertebrates between sub-Antarctic and Antarctic waters (Koubbi 1993, Clarke et al. 2005).

Design description

Nowadays, ecological niche modelling is commonly used in macroecological and biogeographic studies to enhance mapping and understanding of species distribution patterns. Models also constitute useful tools for marine area management purposes (Sánchez-Carnero et al. 2016), predicting invasive species distribution (Václavík and Meentemeyer 2012), identifying biodiversity hot spots and highlighting potential impacts of climate change on species distribution (Elith and Leathwick 2009). Extensive and consistent databases are essential to biogeographic studies to explore species distribution patterns in the Southern Ocean (De Broyer and Koubbi 2014). Reliability and robustness of distribution models are mainly conditioned by the quality and accuracy of occurrence data (Graham et al. 2007, Lobo 2008, Osborne and Leitão 2009). With this in mind, the

creation of SCAR-Marbin in 2005 (Griffiths et al. 2011) and RAMS in 2010 (De Broyer and Danis 2011) allowed the first Antarctic marine biodiversity data compilation.

Objectives of our project are to produce robust and reliable species distribution models at the scale of the Southern Ocean, an area where distribution data are very heterogeneous and sampling gaps frequent.

This requires consistent and comprehensive datasets. For this purpose, an extensive echinoid occurrence dataset was compiled, updated, and checked for accuracy. This dataset is presented here.

Taxonomic information was updated according to the most recent literature. For example, *Sterechinus bernasconiae* Larrain, 1975 is now considered a junior synonym of *Gracilechinus multidentatus* (Clark, 1925) (Saucède et al. 2015). We checked for taxonomic accuracy using the World Echinoidea database (Kroh and Mooi 2017) and experts knowledge. However, mentions of former species identifications are kept in the dataset and clearly distinguished from updated taxonomy.

The dataset includes historical data sampled in the Southern Ocean over a century and a half from the Challenger expedition to the most recent oceanographic campaigns led on the Kerguelen Plateau, in Adelie Land and around the Antarctic Peninsula (Figure 1). All compiled georeferenced locations were scanned and checked for accuracy.

DatasetName links the origins of occurrence records which are from academic collections (British Antarctic Survey Collection, Burgundy University collection, …), published articles, former databases (David et al. 2005, Pierrat et al. 2012) or cruise reports.

In order to quantify sampling effort, a 3° by 3° cell grid was shaped (Clarke et al. 2007) and each record of the database was assigned to a grid cell. Following Griffiths et al. (2011) sample and species numbers were both counted for each grid cell using ArcGIS v10.2 (ESRI 2011) and Microsoft Access (2013).

We also provide oceanographic features as environmental maps for physical and abiotic parameters that are relevant to echinoid ecology. Environmental data come from the World Ocean Circulation Experiment 2013 database and depth data come from ETOPO1 (Amante and Eakins 2009). Cell resolution was set up at 0.1 degree with the R 3.3.0 software. These data needed to be corrected for precise depth accuracy, which was performed using ArcGIS and following the protocol proposed by Guillaumot et al. (2016). A seafloor temperature layer was generated based on available temperatures for multiple depth layers of the water column. However, due to missing data, some values were interpolated using the nearest neighbour method with Arctoolbox (ESRI 2011).

Sampling effort and data description

The database includes more than 7,100 georeferenced records (Figure 1). It is an updated version of the former database "Antarctic, Sub-Antarctic and cold temperate echinoid database" (Pierrat et al. 2012) that contains 1,000 additionnal records compared to Pierrat et al. 2012. This new version includes new records from the most recent oceanographic campaigns led in the Southern Ocean (e.g. POKER II, PRO-

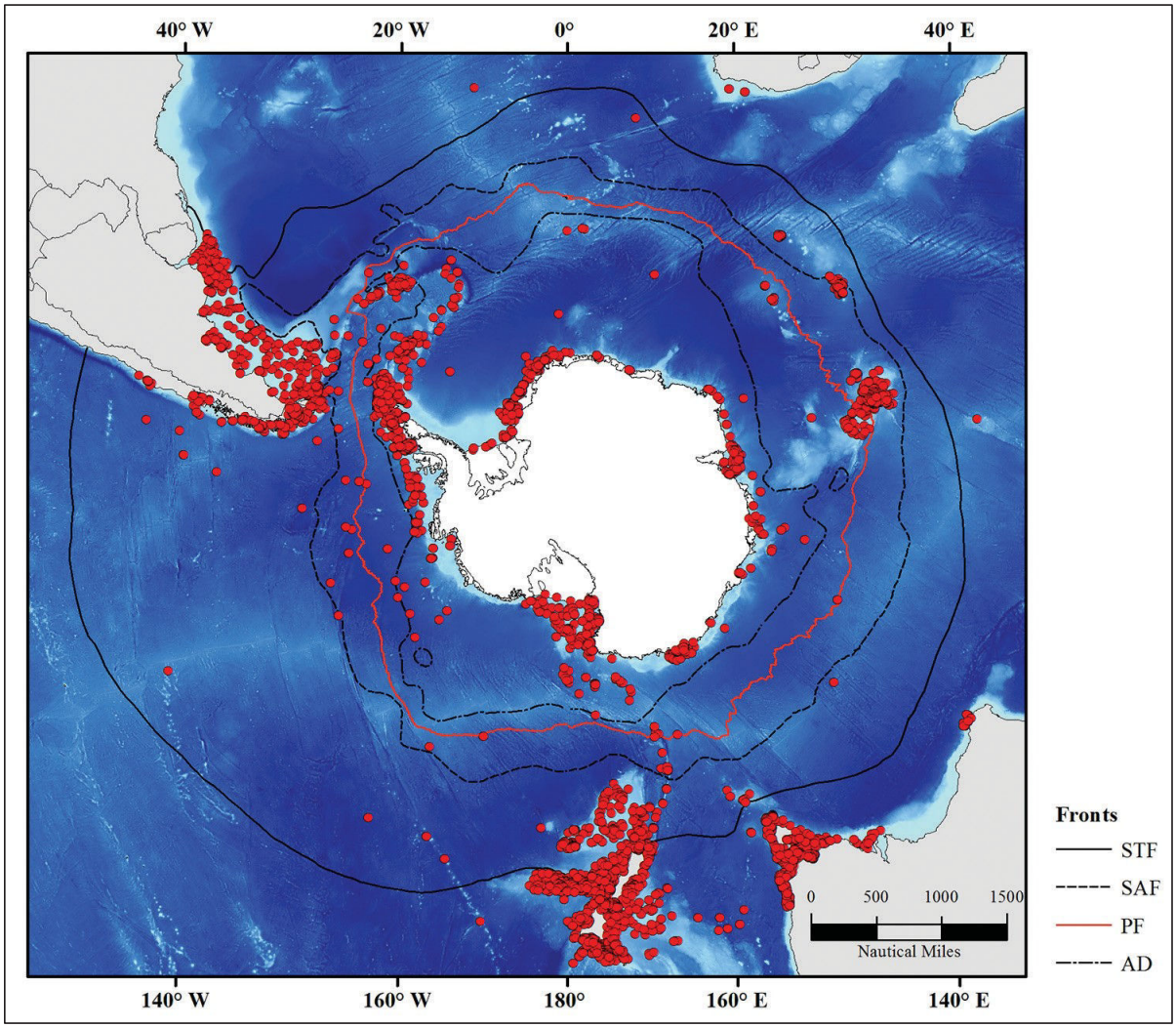


Figure 1. Echinoid occurrence records in the Southern Ocean with major marine fronts

TEKER, ANT-XXIX/3) and recent reviews of academic collections (e.g. Smithsonian Institution Museums). In addition, taxonomy and georeferenced positions were updated and checked for accuracy. records.

Sampling effort has long been heterogeneous in the Southern Ocean. It has been the highest along the Antarctic Peninsula and off New Zealand (>200 samples), two areas characterized by a high species number (25–30) (Figure 2a, 2b). In contrast, the number of species remains low (2–5 species) in the region of the Kerguelen Plateau while it has been intensively sampled as well (POKER 2 and PROTEKER cruises).

Our knowledge of genus and species distributions is strongly biased by the quality of sampling effort. Figure 3 highlights the link between the number of samples available and the recorded number of species and genera per grid cell.

Several areas have been little sampled including the waters close to the sea ice margin and deep oceanic basins, most records being concentrated in the first 400 meters (Figure 4) and in the vicinity of scientific stations like in the north of the Kerguelen Plateau, in Adelie Land or along the Antarctic Peninsula. Conversely, the South Kerguelen Plateau and the west of the Ross Sea have been little explored. These under-sampled parts of the Southern Ocean constitute challenging areas for future

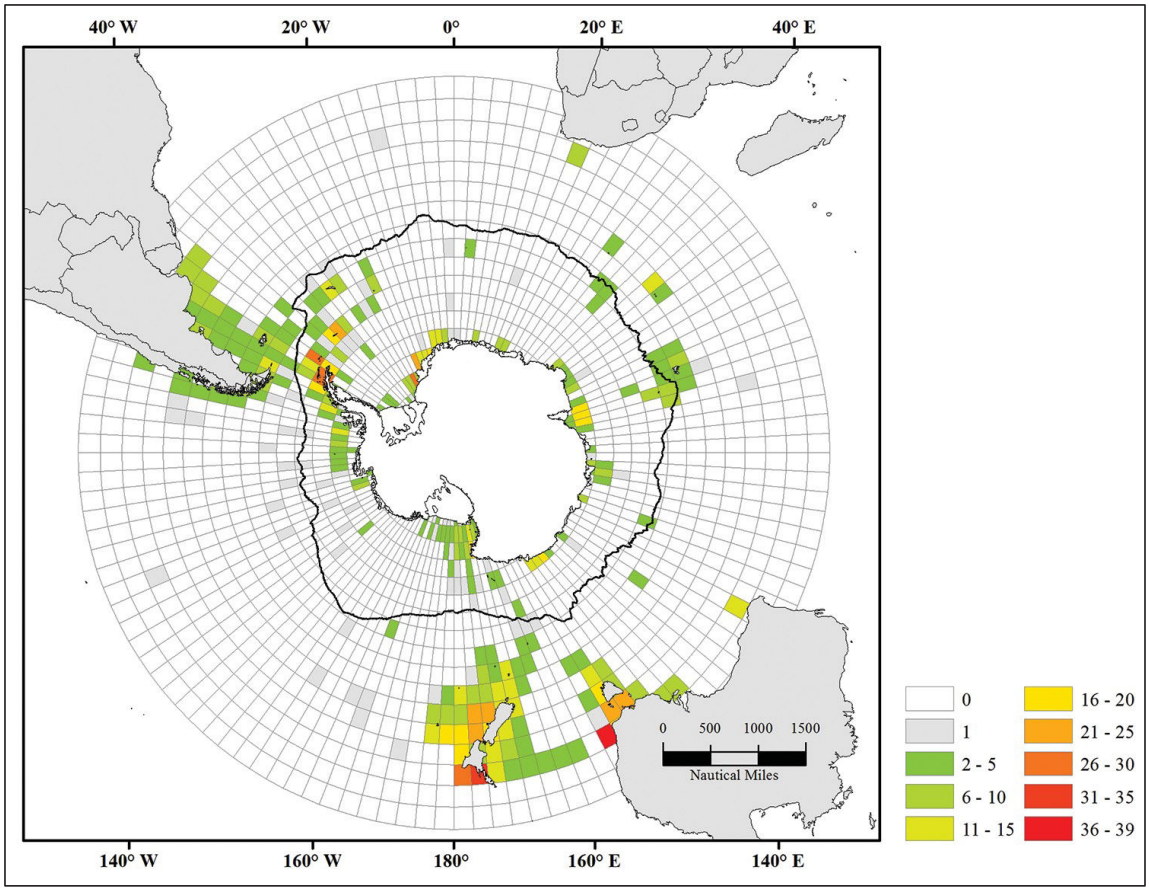


Figure 2a. Number of species recorded per grid cell

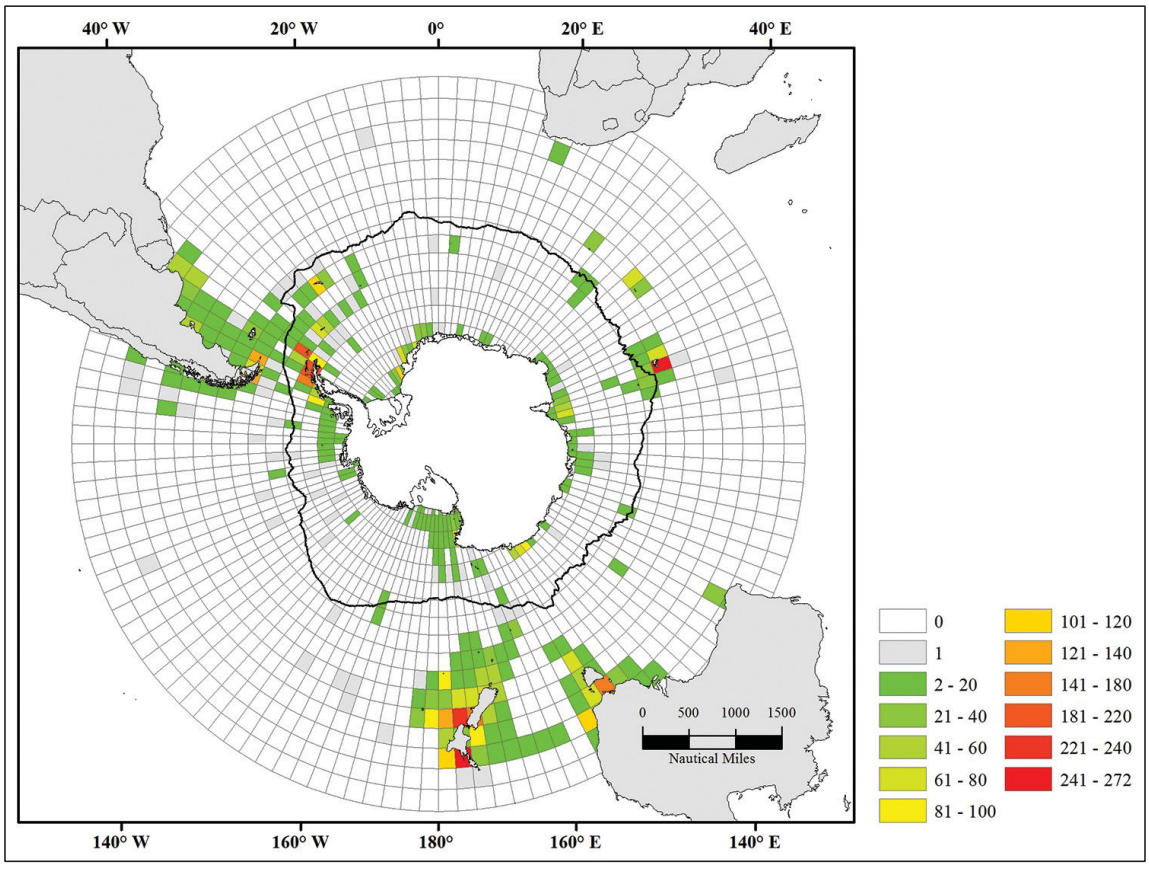


Figure 2b. Number of samples recorded per grid cell

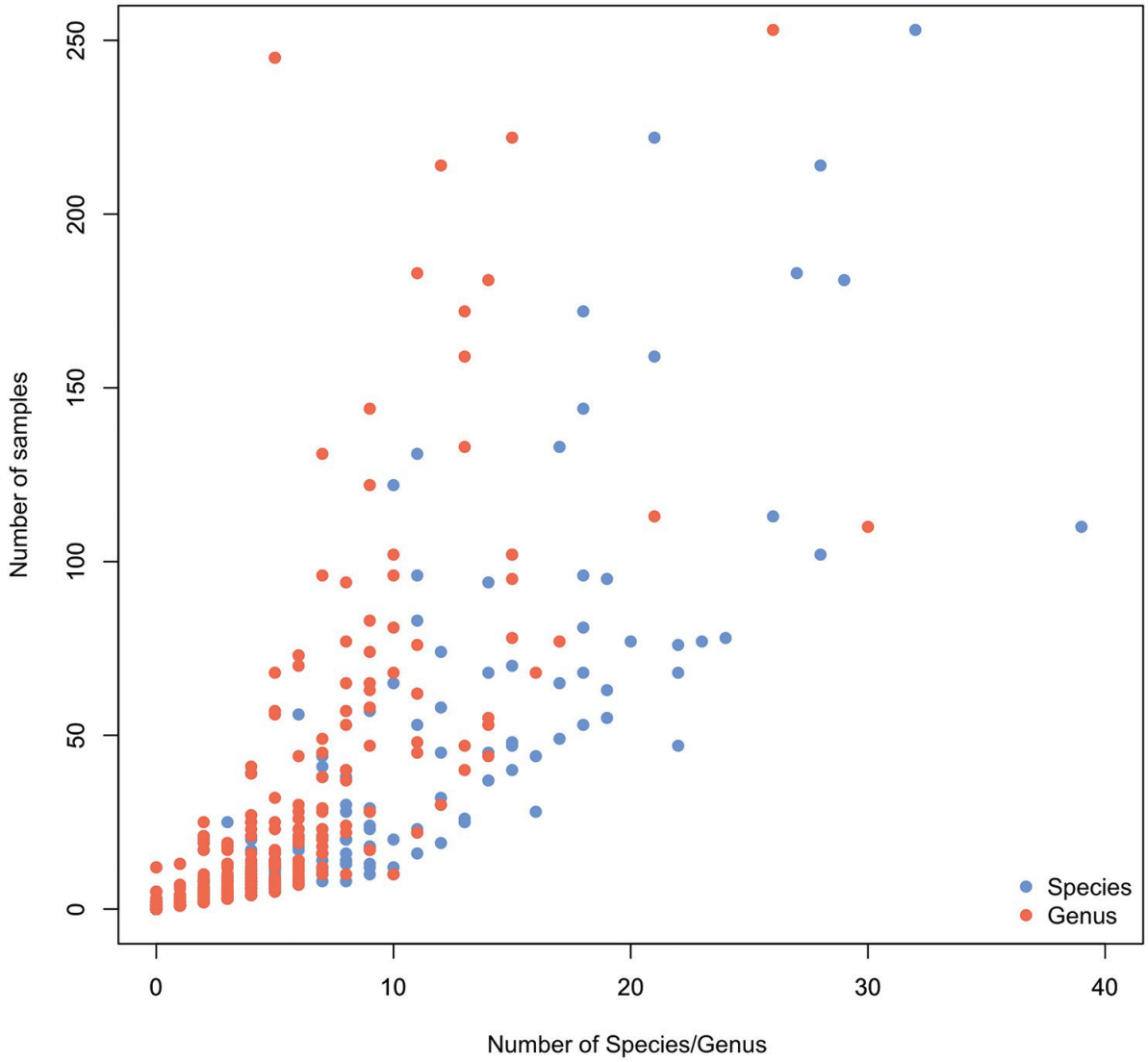


Figure 3. Number of recorded samples against species (blue dots) and genus (red dots) richness per grid cell in the Southern Ocean.

scientific cruises. However, new sampling technics and standardizations over the last few years improved our knowledge of the Southern Ocean biodiversity (Kaiser et al. 2013). Common tools have been developed like ecological niche modelling in order to interpolate occurrence records to under-sampled areas and allow improving our knowledge of species potential distribution areas.

Latitudinal gradient

Main biogeographic features of Southern Ocean echinoids is a constant decrease of genus richness southward whereas species richness decreases from 35°S to 60°S, increases from 60°s to 65°S, then decreases again southward until 70°S (Figure 5). Such a pattern has already been published for Southern Ocean echinoids (Saucède et al. 2014) and herein supported by new data addition. The high number of species recorded between

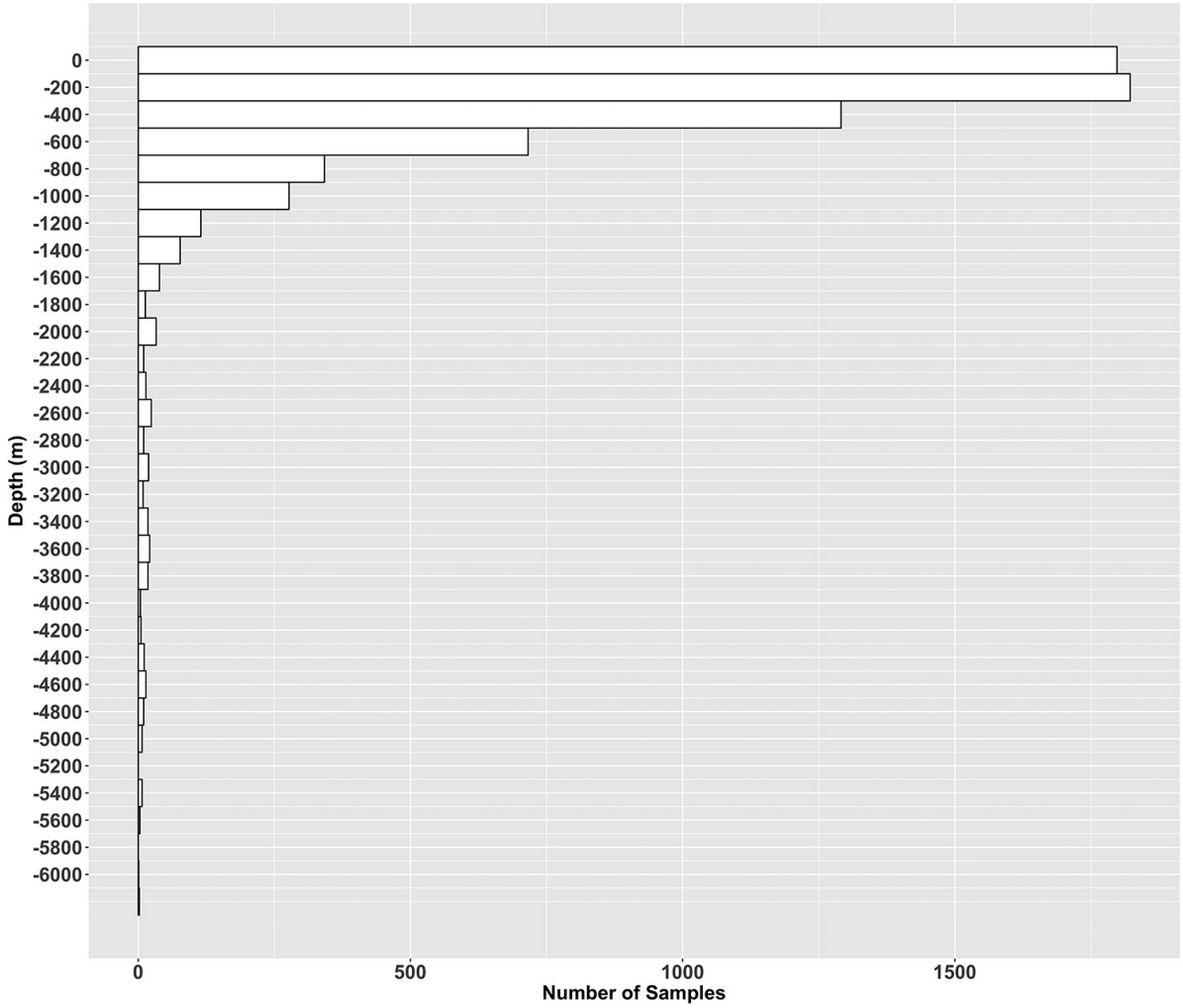


Figure 4. Number of occurrences according to depth (m)

60°S and 65°S could be due to the high sampling effort devoted to the region of the Antarctic Peninsula (Figure 2a–b) while conversely, sampling effort decreases southward until 70°S.

Environmental data

Environmental data were compiled from the following sources: Smith and Sandwell 1997, Boyer et al. 2013, Douglass et al. 2014. Environmental data are provided in raster format (Fabri-Ruiz et al, 2017). Mean surface temperature, mean seafloor temperature, mean surface salinity, and their respective amplitudes (winter minus summer averages) were calculated for the following decades: [1955 to 1964], [1965 to 1974], [1975 to 1984], [1985 to 1994] and [1995 to 2012]. Future projections are provided for mean surface temperature and salinity and for different IPCC scenarios (A2, A1B, B1) (IPCC, 5th) they were downloaded from the Bio-Oracle database (Tyberghein et al. 2012).

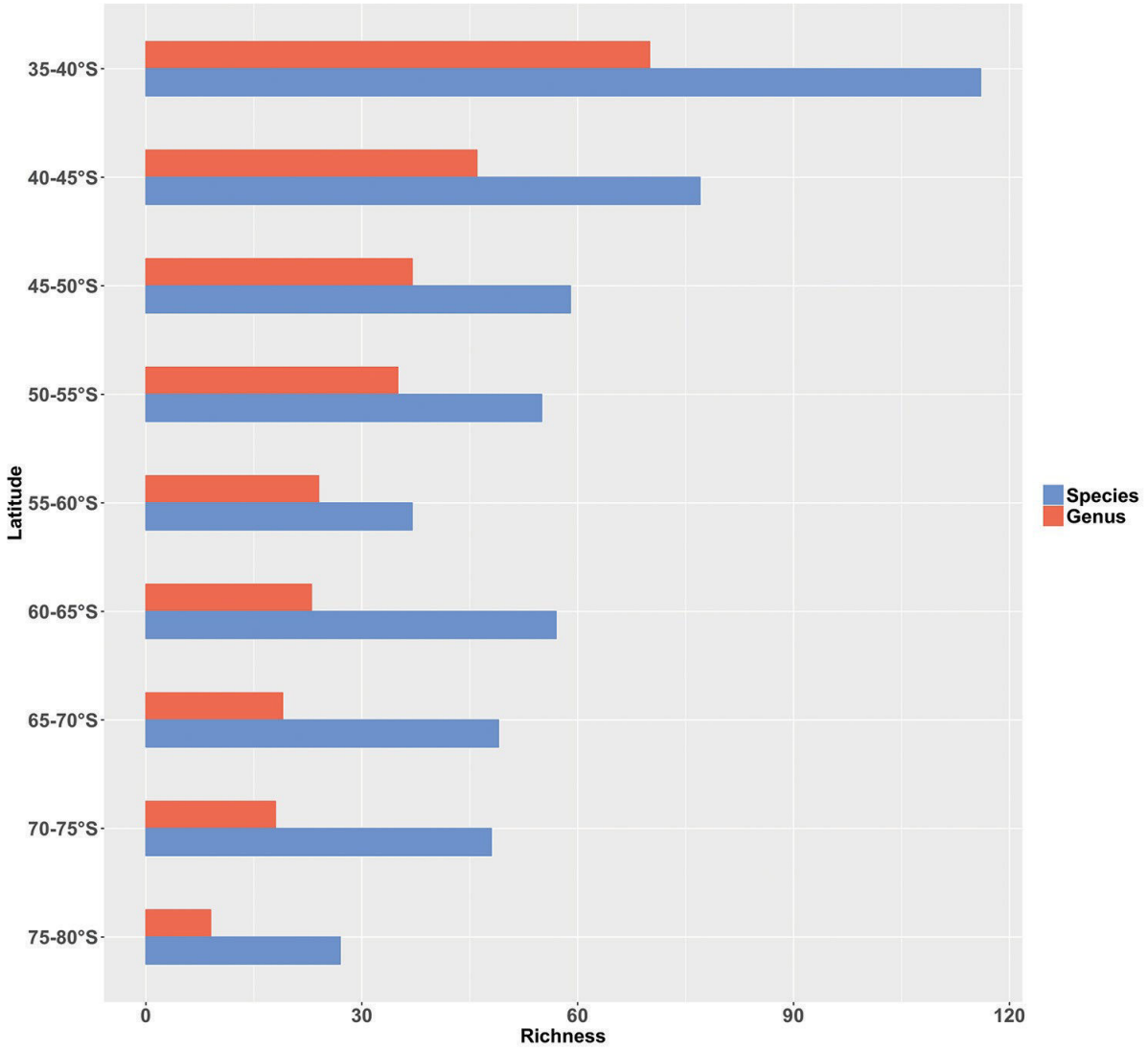


Figure 5. Species (blue) and genus (red) richness against latitude

Taxonomic coverage

General taxonomic coverage

The database includes occurrence records of all echinoid species reported in the Southern Ocean from the Antarctic continent to 35°S latitude. Echinoids are common organisms of Southern Ocean benthic communities. They have contrasting depth ranges and distribution patterns across austral provinces and bioregions, ranging from coastal areas to the abyssal zone. Echinoid species show various ecological traits including different nutrition and reproductive strategies. In total, 201 species belonging to 31 families were recorded. Many of them are endemic to the Southern Ocean.

Taxonomic ranks

Kingdom: Animalia

Phylum: Echinodermata

Class: Echinoidea

Order: Arbacioida, Camarodonta, Cassiduloida, Cidaroida, Clypeasteroida, Diadematoida, Echinoida, Echinothurioida, Holasteroida, Neognathostomata, Pedinoida, Salenioida, Spatangoida, Temnopleuroida.

Family: Arbaciidae, Arachnoididae, Arbaciidae, Aspidodiadematidae, Asterostomatidae, Brissidae, Clypeasteridae, Ctenocidarinae, Cyclasterinae, Diadematidae, Echinidae, Echinolampadidae, Echinometridae, Echinothuriidae, Fibulariidae, Hemiasteridae, Kamptosomatidae, Laganidae, Loveniidae, Mellitidae, Palaeotropidae, Pedinidae, Phormosomatidae, Plexechinidae, Pourtalesiidae, Saleniidae, Schizasteridae, Spatangidae, Temnopleuridae, Toxopneustidae, Urechinidae.

Genus: *Abatus*, *Aceste*, *Amblypneustes*, *Ammotrophus*, *Amphipneustes*, *Anametalia*, *Antrechinus*, *Apatopygus*, *Aporocidaris*, *Araeosoma*, *Arbacia*, *Aspidodiadema*, *Austro- cidaris*, *Brachysternaster*, *Brisaster*, *Brissopsis*, *Brissus*, *Caenocentrotus*, *Caenopedina*, *Calveriosoma*, *Centrostephanus*, *Ceratophysa*, *Clypeaster*, *Coelopleurus*, *Ctenocidaris*, *Cyclaster*, *Cystechinus*, *Cystocrepis*, *Delopatagus*, *Dermechinus*, *Diadema*, *Echinocar- dium*, *Echinocrepis*, *Echinocyamus*, *Echinolampas*, *Echinosigra*, *Echinus*, *Encope*, *Eu- patagus*, *Evechinus*, *Fellaster*, *Fibularia*, *Genicopatagus*, *Goniocidaris*, *Gracilechinus*, *Gymnopatagus*, *Helgocystis*, *Heliocidaris*, *Hemiaster*, *Heterobrissus*, *Histocidaris*, *Hol- opneustes*, *Hygrosoma*, *Kamptosoma*, *Linopneustes*, *Loxechinus*, *Mellita*, *Microcyphus*, *Moira*, *Notocidaris*, *Ogmocidaris*, *Orechinus*, *Pachycentrotus*, *Paleotrema*, *Paramare- tia*, *Peronella*, *Phormosoma*, *Phyllacanthus*, *Pilematechinus*, *Plexechinus*, *Polyechinus*, *Poriocidaris*, *Pourtalesia*, *Prionocidaris*, *Protenaster*, *Pseudechinus*, *Pseudoboletia*, *Rho- palocidaris*, *Rhynchocidaris*, *Salenia*, *Salenocidaris*, *Salmaciella*, *Solenocystis*, *Spatago- cystis*, *Spatangus*, *Sperosoma*, *Sterechinus* , *Stereocidaris*, *Stylocidaris*, *Temnopleurus*, *Tetrapygus*, *Toxopneustes*, *Tripneustes*, *Tripylaster*, *Tripylus*, *Tromikosoma*, *Urechinus*.

Spatial coverage

General spatial coverage: Southern Ocean

Coordinates: 79°0'0"S and 35°0'0"S Latitude; 180°0'0"W and 180°0'0"E Longitude

Temporal coverage

Temporal coverage: 1872–2015

Datasets

Dataset occurrence description

Occurrence of echinoids in the Southern Ocean from 1872 to 2015.
Object name: Echinoids_occurrences_Southern_Ocean
Character encoding: x-MacRoman
Format name: Darwin Core Archive Format
Distribution: http://ipt.biodiversity.aq/resource?r=echinoids_occurrences_southern_ocean
Publication of data: 2017-06-22
Language: English
Metadata language: English
Date of metadata creation: 2017-06-22
Hierarchy level: Dataset

Environmental parameters description

Environmental descriptors for the Southern Ocean were compiled from various sources but most of them come from the World Ocean Atlas (Boyer et al. 2013) for current parameters. Available data are mean surface temperature, mean seafloor tem- perature, mean surface salinity and their respective amplitudes (winter minus summer averages) were calculated for the following decades: [1955 to 1964], [1965 to 1974], [1975 to 1984], [1985 to 1994] and [1995 to 2012]. Future projections are provided for mean surface temperature and salinity and for different IPCC scenarios (A2, A1B, B1) (IPCC 5th); they were downloaded from the Bio-Oracle database (Tyberghein et al. 2012).

Object name: Environmental_data_Southern_Ocean
Format name: Raster
Distribution: data.aad.gov.au/metadata/records/Environmental_data_Southern_Ocean
doi:10.4225/15/5949ba54ca33c
Publication date of data: 2017-05-18
Language: English
Metadata language: English
Date of metadata creation: 2017-05-18
Hierarchy level: Dataset

References

Referred to in the data paper

Amante C, Eakins BW (2009) ETOPO1 1 Arc-minute global relief model: Procedures, data sources and analysis. National Geophysical Data Center, National Oceanic and Atmos- pheric Administration (NOAA), Boulder, Colorado

Barker PF, Thomas E (2004) Origin, signature and palaeoclimatic influence of the Antarctic Circumpolar Current. Earth-Science Reviews 66: 143–162. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2003.10.003

Boyer TP, Antonov JI, Baranova OK, Coleman C, Garcia HE, Grodsky A, Johnson DR, Locarnini RA, Mishonov AV, O'Brien TD, Paver CR, Reagan JR, Seidov D, Smolyar IV, Zweng MM, et al. (2013) World Ocean Database 2013. NOAA Atlas NESDIS 72, National Oceanographic Data Center (US), Ocean Climate Laboratory, 209 pp. https://doi.org/10.7289/V5NZ85MT

Clark HLK (1925) A catalogue of the recent sea-urchins (Echinoidea) in the collection of the British Museum (Natural History). Oxford Univ. Press, London, 250 pp.

Clarke A, Barnes DK, Hodgson DA (2005) How isolated is Antarctica? Trends in Ecology & Evolution 20: 1–3. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.10.004

Clarke A, Griffiths HJ, Linse K, Barnes DKA, Crame JA (2007) How well do we know the Antarctic marine fauna? A preliminary study of macroecological and biogeographical patterns in Southern Ocean gastropod and bivalve molluscs: How well do we know the Antarctic marine fauna? Diversity and Distributions 13: 620–632. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00380.x

Clarke A, Johnston NM (2003) Antarctic marine benthic diversity. Oceanography and marine biology 41: 47–114.

David B, Choné T, Mooi R, De Ridder C (2005) Antarctic Echinoidea. Synopses of the Antarctic benthos, edn. Koeltz Scientific Books, Königstein, 274pp.

David B, Choné T, Festeau A, Mooi R, De Ridder C (2005) Biodiversity of Antarctic echinoids: a comprehensive and interactive database. Scientia Marina 69: 201–203. https://doi.org/10.3989/scimar.2005.69s2201

De Broyer C, Danis B (2011) How many species in the Southern Ocean? Towards a dynamic inventory of the Antarctic marine species. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 58: 5–17. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.10.007

De Broyer C, Koubbi P (2014) The biogeography of the Southern Ocean. In: De Broyer C, Koubbi P (Eds) Biogeographic atlas of the Southern Ocean. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, 2–9.

Douglass LL, Turner J, Grantham HS, Kaiser S, Constable A, Nicoll R, Raymond B, Post A, Brandt A, Beaver D (2014) A hierarchical classification of benthic biodiversity and assessment of protected areas in the Southern Ocean. PloS one 9: e100551. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100551

Elith J, Leathwick JR (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 40: 677–697. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159

Fabri-Ruiz S, Danis B, David B, Saucede T (2017) Environmental data of the Southern Ocean, 1955–2012 *Australian Antarctic Data Centre - CAASM Metadata* (https://data.aad.gov.au/metadata/records/Environmental_data_Southern_Ocean)

Graham CH, Elith J, Hijmans RJ, Guisan A, Townsend Peterson A, Loiselle BA, The Nceas Predicting Species Distributions Working Group (2007) The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models: Spatial error in occurrence data for predictive modelling. Journal of Applied Ecology 45: 239–247. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01408.x

Griffiths HJ, Barnes DKA, Linse K (2009) Towards a generalized biogeography of the Southern Ocean benthos. Journal of Biogeography 36: 162–177. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01979.x

Griffiths HJ, Danis B, Clarke A (2011) Quantifying Antarctic marine biodiversity: The SCAR-MarBIN data portal. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 58: 18–29. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.10.008

Guillaumot C, Martin A, Fabri-Ruiz S, Eléaume M, Saucède T (2016) Echinoids of the Kerguelen Plateau – occurrence data and environmental setting for past, present, and future species distribution modelling. ZooKeys 630: 1–17. https://doi.org/10.3897/ zookeys.630.9856

Kaiser S, Brandão SN, Brix S, Barnes DKA, Bowden DA, Ingels J, Leese F, Schiaparelli S, Arango CP, Badhe R, Bax N, Blazewicz-Paszkowycz M, Brandt A, Brenke N, Catarino AI, David B, De Ridder C, Dubois P, Ellingsen KE, Glover AG, Griffiths HJ, Gutt J, Halanych KM, Havermans C, Held C, Janussen D, Lörz A-N, Pearce DA, Pierrat B, Riehl T, Rose A, Sands CJ, Soler-Membrives A, Schüller M, Strugnell JM, Vanreusel A, Veit-Köhler G, Wilson NG, Yasuhara M (2013) Patterns, processes and vulnerability of Southern Ocean benthos: a decadal leap in knowledge and understanding. Marine Biology 160: 2295–2317. https://doi.org/10.1007/s00227-013-2232-6

Koubbi P (1993) Influence of the frontal zones on ichthyoplankton and mesopelagic fish assemblages in the Crozet Basin (Indian sector of the Southern Ocean). Polar Biology 13:557–564. https://doi.org/10.1007/BF00236398

Kroh A, Mooi R (2017) World Echinoidea Database. http://www.marinespecies.org/echinoidea [accessed on 2017-07-25]

Lobo JM (2008) More complex distribution models or more representative data? Biodiversity informatics 5: 14–19. https://doi.org/10.17161/bi.v5i0.40

Osborne PE, Leitão PJ (2009) Effects of species and habitat positional errors on the performance and interpretation of species distribution models. Diversity and Distributions 15: 671–681. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00572.x

Pierrat B, Saucède T, Festeau A, David B (2012) Antarctic, Sub-Antarctic and cold temperate echinoid database. ZooKeys 204: 47–52. https://doi.org/10.3897/zookeys.204.3134

Roquet F, Park Y-H, Guinet C, Bailleul F, Charrassin J-B (2009) Observations of the Fawn Trough Current over the Kerguelen Plateau from instrumented elephant seals. Journal of Marine Systems 78: 377–393. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.11.017

Sánchez-Carnero N, Rodríguez-Pérez D, Couñago E, Le Barzik F, Freire J (2016) Species distribution models and local ecological knowledge in marine protected areas: The case of Os Miñarzos (Spain). Ocean & Coastal Management 124: 66–77. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2016.02.008

Saucède T, Díaz A, Pierrat B, Sellanes J, David B, Féral J-P, Poulin E (2015) The phylogenetic position and taxonomic status of Sterechinus bernasconiae Larrain, 1975 (Echinodermata, Echinoidea), an enigmatic Chilean sea urchin. Polar Biology 38: 1223–1237. https://doi.org/10.1007/s00300-015-1689-9

Saucède T, Pierrat B, David B (2014) Echinoids. In: De Broyer C, Koubbi P (Eds) Biogeographic atlas of the Southern Ocean. The Scientific Committee on Antarctic Research, Scott Polar reseach Institute, Cambridge, 213–220.

Smith WH, Sandwell DT (1997) Global sea floor topography from satellite altimetry and ship depth soundings. Science 277: 1956–1962. https://doi.org/10.1126/science.277.5334.1956

Sokolov S, Rintoul SR (2002) Structure of Southern Ocean fronts at 140 E. Journal of Marine Systems 37: 151–184. https://doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00200-2

Tyberghein L, Verbruggen H, Pauly K, Troupin C, Mineur F, De Clerck O (2012) Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling: Bio-ORACLE marine environmental data rasters. Global Ecology and Biogeography 21: 272–281. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00656.x

Václavík T, Meentemeyer RK (2012) Equilibrium or not? Modelling potential distribution of invasive species in different stages of invasion: Equilibrium and invasive species distri- bution models. Diversity and Distributions 18: 73–83. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00854.x

WoRMS Editorial Board (2016) World Register of Marine Species. Available from http://www.marinespecies.org at VLIZ. https://doi.org/10.14284/170 [Accessed: 2017-07-20]

Referred to in the datasets

Agassiz A (1863) List of the echinoderms sent to different institutions in exchange for other specimens, with annotations. Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College 1: 17–28.

Agassiz A (1864) Synopsis of the echinoids collected by Dr. W. Stimpson on the North Pacific Exploring Expedition under the command of Captains Ringgold and Rodgers. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 15: 352–361.

Agassiz A (1869) Preliminary report on the echini and star-fishes dredged in deep water between Cuba and the Florida Reef, by L. F. de Pourtalès, Assist. U.S. Coast Survey. Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College 1: 253–308.

Agassiz A (1872a) Preliminary notice of a few species of Echini. Bulletin of the Museum of

Comparative Zoölogy at Harvard College 3: 55–58.
Agassiz A (1872b) 7 Revision of the Echini. Illustrated Catalogue of the Museum of Compara- tive Zoölogy at Harvard College, 378 pp.
Agassiz A (1878) Report on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico, by the U.S. Coast Survey Steamer "Blake", Lieutenant-Commander C. D. Sigsbee, U.S.N., Commanding. Report on the Echini. Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College 5: 181–195.
Agassiz A (1879) Preliminary Report on the Echini of the Exploring Expedition of H. M. S. "Challenger," Sir C. Wyville Thomson Chief of Civilian Staff. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 6: 190–212.
Agassiz A (1881) Report on the Echinoidea dredged by HMS "Challenger" 1873-76. HMS Challenger 3: 1–321.
Agassiz A (1898) Reports on the dredging operations off the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico and in the Gulf of California, in charge of Alex- ander Agassiz, carried on by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross" during 1891, Lieut. Commander Z.L. Tanner, U.S.N., Commanding. XXIII. Preliminary report on the Echini. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 32: 71–86.
Agassiz A, Clark HLK (1907a) Preliminary report on the echini collected, in 1902, among the Hawaiian Islands, by the U.S. Fish Comussion steamer "Albatross", in charge of Com- mander Chauncey Thomas, U.S.N., commanding. Bulletin of the Museum of Compara- tive Zoölogy at Harvard College 50: 231–259.
Agassiz A, Clark HLK (1907b) Preliminary report on the Echini collected in 1906, from May to December, among the Aleutian Islands, in Bering Sea, and along the coasts of Com- mission steamer "Albatross", in charge of Lieut.-Commander. Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College 51: 107–139.
Agassiz L (1835) Podrome d'une monographie des radiaires ou échinodermes. Mémoires de la Société des Sciences Naturelles de Neuchâtel 1: 168–199.
Agassiz L (1838) Monographies d'Échinodermes vivants et fossiles. Première monographie: Des Salénies. Petitpierre, Neuchâtel, 32 pp. https://doi.org/10.5962/bhl.title.1833
Agassiz L (1840) Catalogus systematicus Ectyporum Echinodermatum fossilium Musei Neo- comiensis, secundum ordinem zoologicum dispositus; adjectis synonymis recentioribus, nec non stratis et locis in quibus reperiuntur. Sequuntur characteres diagnostici generum novorum vel minus cognitorum. Petitpierre, Neuchâtel, 20 pp.
Agassiz L (1841) Monographies d'Echinodermes vivans et fossiles. Echinites. Famille des Clypéaster- oides. Seconde Monographie. Des Scutelles, 149 pp. https://doi.org/10.5962/bhl.title.126954
Agassiz L (1846) Catalogue raisonné des familles, des genres, et des espèces de la classe des échi- nodermes. Annales des Sciences Naturelles, Troisième Série, Zoologie 6: 305–374.
Agassiz L (1847) Catalogue raisonné des espèces, des genres, et des familles d'échinides. Annales des Sciences Naturelles, Troisième Série, Zoologie 8: 355–380.

Alcock A (1893) Natural history notes from H.M. Indian Marine Survey steamer Investigator, Commander C.F. Oldham, R.N., commanding. Series 2, No 9. An account of the deep-sea collection made during the season of 1892–93. Journal of the Asiatic Society of Bengal 62: 169–184.

Anderson OF (2009) The giant purple pedinid—a new species of *Caenopedina* (Echinodermata: Echinoidea: Pedinidae) from New Zealand and Australia. Zootaxa 2007: 43–57.

Baker AN (1967) Two New Echinoids from Northern New Zealand, including a New Species of *Diadema*. Transactions of the Royal Society of New Zealand, Zoology 8: 239–245.

Baker AN (1968) A New Cidarid Echinoid from Northern New Zealand. Transactions of the Royal Society of New Zealand, Zoology 10: 199–203.

Baker AN (1969) Two new heart-urchins, including a new species of Cyclaster, from New Zealand waters (Echinoidea) Spatangoida. Records of the Dominion Museum 6: 265–273.

Baker AN, Rowe FWE (1990) Atelostomatid sea urchins from Australian and New Zealand waters (Echinoidea. Cassiduloida, Holasteroida, Spatangoida, Neolampadoida). Inverte- brate Taxonomy 4: 281–316. https://doi.org/10.1071/IT9900281

Bell FJ (1880) On Palaeolampas, a new genus of the Echinoidea. Proceedings of the Zoological Society 4: 43–49.

Bell FJ (1884) Echinodermata: Report on the zoological collections made in the Indo-Pacific Ocean during the voyage of HMS «Alert» 1881–82. : 509–512.

Bell FJ (1904) On the Echinodermata found off the coast of South Africa. Part 1 *Echinoidea*. Marine Invest. S. Africa 3: 167–176.

Benham WB (1908) An Erroneous Echinodermal Identification. Journal of Natural History 1: 104–108. https://doi.org/10.1080/00222930808692363

Bernasconi I (1947) Una nueva especie de “Mellita” en la Republica Argentina. Physis 20: 117–118.

Blainville HMD (1825) Oursin, Echinus (Actinozoaires). In: Levrault FG (Ed.) Dictionnaire des Sciences Naturelles. Strasbourg & Paris, 59–98.

Blount C, Worthington D (2002) Identifying individuals of the sea urchin Centrostephanus rodgersii with high-quality roe in New South Wales, Australia. Fisheries Research 58: 341–348. https://doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00399-X

Clark HLK (1909) Scientific results of the trawling expedition of H.M.C.S. “Thetis” off the coast of New South Wales, in February and March, 1898, Echinodermata. Australian Museum Memoir 4: 519–564. https://doi.org/10.3853/j.0067-1967.4.1909.1507

Clark HLK (1912) Hawaiian and other Pacific Echini. The Pedinidae, Phymosomatidae, Stomopneustidae, and Echinometridae. Memoirs of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College 34: 205–383.

Clark HLK (1914) Hawaiian and other Pacific Echini. The Clypeasteridae, Arachnoididae, Laganidae, Fibulariidae, and Scutellidae. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College 46: 1–80.

Clark HLK (1916) Report on the sea-lilies, starfishes, brittle-stars and sea-urchins obtained by the F.I.S. “Endeavour” on the coasts of Queensland, New South Wales, Tasmania, Victoria, South

Australia, and Western Australia. Biological Results of the Fishing experiments car- ried on by the F.I.S. Endeavour 1909–1914 4: 1–123.

Clark HLK (1925) A catalogue of the recent sea-urchins (Echinoidea) in the collection of the British Museum (Natural History). Oxford Univ. Press, London, 250 pp.

Clark HLK (1928) The sea-lilies, sea-stars, brittle-stars and sea-urchins of the South Australian Museum. Records of the South Australian Museum 3: 361–482.

Clark HLK, Agassiz A (1907) Hawaiian and other Pacific Echini. The Cidaridae. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College 34: 1–42.

Claus K (1880) 1 Grundzüge der Zoologie. N.G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung, Marburg, 821 pp.

Dartnall AJ (1972) A brooding echinoid from Tasmania. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, 30–34.

David B, Mooi R (1990) An echinoid that "gives birth": morphology and systematics of a new Antarctic species, *Urechinus mortenseni* (Echinodermata, Holasteroida). Zoomorphology 110: 75–89. https://doi.org/10.1007/BF01632814

Deheyn DD, Gendreau P, Baldwin RJ, Latz MI (2005) Evidence for enhanced bioavailability of trace elements in the marine ecosystem of Deception Island, a volcano in Antarctica. Marine Environmental Research 60: 1–33. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2004.08.001

Delage Y, Hérouard E (1903) 3 Traité de zoologie concrète. Schleicher. Beinwald, Paris, 496 pp.

Desor E (1855) 1 Synopsis des échinides fossiles. Reinwald, Paris, 490 pp.

Döderlein LHP (1885) Seeigel von Japan und den Liu-Kiu Inseln. Archiv für Naturgeschichte 51: 73–112. https://doi.org/10.5962/bhl.part.1569

Döderlein LHP (1887) 1 Die japanischen Seeigel. I: Familien Cidaridae und Saleniidae. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung. Stuttgart, 59 pp.

Döderlein LHP (1905) Ueber Seeigel der deutschen Tiefsee-Expedition. Zoologischer Anzeiger 282: 621–624.

Döderlein LHP (1906) Die Echinoiden der Deutschen Tiefsee-Expedition. In: Chun C (Eds) Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Val- divia" 1898–1899. Fischer, Jena. , 61–290. https://doi.org/10.5962/bhl.title.46999

Döderlein LHP (1914) Echinoidea. In: Michaelsen W, Hartmeyer R (Eds) Die Fauna Südwest-Australiens. Gustav Fischer, Jena, 443–492.

Dollfus RP (1936) Sur un *Pseudechinus* recolte par Charles Velain à I'Ile Saint Paul: Observations morphologiques et biogeographiques. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle 22: 160–178.

Duncan PM (1889) A Revision of the Genera and great Groups of the Echinoidea. Zoological Journal of the Linnean Society 23: 1–311. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1889.tb01431.x

Durham JW, Melville RV (1957) A classification of echinoids. Journal of Paleontology 31: 242–272.

Fell HB (1958) Deep-sea echinoderms of New Zealand. Zoology Publications from Victoria University of Wellington 24: 1–40.

Fell HB (1963) The spatangid echinoids of New Zealand. Zoology Publications from Victoria

University of Wellington 32: 1–8.
Forbes E (1841) A history of British Starfishes and other animals of the class Echinodermata. John Van Voorst, London, 267 pp. https://doi.org/10.5962/bhl.title.2129
Gray JE (1825) An attempt to divide the Echinida, or sea eggs, into natural families. Annals of Philosophy 10: 423–431.
Gray JE (1851) Description of two new genera and some new species of Scutellide and Echinolampide in the collection of the British Museum. Proceedings of the Zoological Society of London, 34–38. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1851.tb01127.x
Gray JE (1855) An arrangement of the families of Echinida, with descriptions of some new genera and species. Proceedings of the Zoological Society. London, 35–39.
Gray JE (1855) Catalogue of the recent Echinida, or sea eggs: in the collection of the British museum. Part I. Echinida irregularia. Woodfall & Kinder, London, 69 pp.
Gregory JW (1900) The Echinoidea. In: Lankester ER (Ed.) A Treatise on Zoology. Part III. The Echinoderma, 282–332.
Grua P (1963) Etude de biotopes marins infralittoraux (Kerguelen 1962–63). TAAF, Paris, 69–73.
Hutton FW (1872) Catalogue of the echinodermata of New Zealand, with diagnoses of the species. Colonial Museum and Geological Department, 1–18.
Hutton FW (1878) Notes on some New Zealand Echinodermata, with descriptions of new species. Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute 11: 305–308.
Kier PM (1962) Revision of the cassiduloid echinoids. Smithsonian Miscellaneous Collections 144: 1–262.
Kier PM (1984) The fossil spatangoid echinoids of Cuba. Smithsonian Contributions to Paleobiology 55: 1–134. https://doi.org/10.5479/si.00810266.55.1
Koehler (1914) 258 Échinides du Musée Indien à Calcutta. I. Spatangidés. Echinoderma of the Indian Museum Part 8, Echinoidea (1), 258 pp.
Koehler R (1897) *Sperosoma Grimaldii*, nouveau genre d'Echinothuride. Zoologischer Anzeiger20: 302–307.
Koehler R (1900) Note préliminaire sur les Echinides et les Ophiures de l'Expédition Antarctique Belge. Bulletin Academie Royale Belgique 11: 814–820.
Koehler R (1901) Expédition Antarctique Belge. Résultats du voyage de SY Belgica en 1897–1898–1899, sous le commandement de A. de Gerlache de Gomery. Zoologie. Echinides et Ophiures. Buschmann, Anvers, 42 pp.
Koehler R (1907) Astéries, Ophiures et Echinides recueillis dans les mers australes par la» Scotia»(1902–1904). Zoologischer Anzeiger 32: 140–147.
Koehler R (1911) Astéries, Ophiures, et Échinides de l'Expédition Antarctique Anglaise de 1907–1909. British Antarctic Expedition 1907–1909, Reports on the Scientific Investigations 2 (Biology) 4: 25–66.
Koehler R (1912) Echinodermes (Asteries, Ophiures et Echinides). Deuxième Expédition Antarctique Française 1908–1910, 277 pp.

Koehler R (1912) Échinodermes nouveaux recueillis dans les mers antarctiques par le "Pourquoi Pas?" (Astéries, Ophiures et Échinides). Zoologischer Anzeiger 39: 151–163.

Koehler R (1926) Echinodermata Echinoidea. In: Harrison L (Ed.) Scientific Reports, series C, Zoology and Botany, Australasian Antarctic Expedition, 1911–1914, Under the Leadership of Sir Douglas Mawson, D. Sc., B.E., F.R.S Alfred J. Kent, Gove., 1–134.

Lamarck JBM de (1816) Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres, présentant les car- actères géneraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leur classes, leurs familles, leurs generes, et le citation des principales espèces qui s'y rapportent; précédée d'une In- troduction offrant la Détermination des caractères essentiells de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie. Tome Troisième. Verdière, 586 pp.

Lambert J (1905) Notes sur quelques Échinides éocéniques de l'Aude et de l'Hérault. In: Doncieux L (Ed.) Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault. Annales de l'Université de Lyon, Nouvelle Série, I. Sciences, Médecine, 129–164.

Larrain AP (1985a) A new species of subantarctic echinoid (Echinoidea: Schizasteridae). Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción 56: 115–119.

Larrain AP (1985b) Brachysternaster, new genus, and *Brachysternaster chesheri*, new species of Antarctic echinoid (Spatangoida, Schizasteridae). Polar Biol 4: 121–124. https://doi.org/10.1007/BF00263874

Leske NG (1778) Jacobi Theodori Klein naturalis dispositio echinodermatum, edita et descriptionibus novisque inventis et synonomis auctorem aucta. G.E.Beer, Leipzig, 278 pp.

Ling SD (2008) Range expansion of a habitat-modifying species leads to loss of taxonom- ic diversity: a new and impoverished reef state. Oecologia 156: 883–894. https://doi.org/10.1007/s00442-008-1043-9

Linnaeus C (1758) Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.

Lockhart SJ (2006) Molecular evolution, phylogenetics, and parasitism in Antarctic cidaroid echinoids. University of California, Santa Cruz.

Lovén SL (1871) 28 Om echinoideernas byggnad. Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar, 1065–1111 pp.

Madon-Senez C (2002) A new species of marsupiate Antarctic echinoid: *Amphipneustes davidi* (Echinodermata: Spatangoida: Schizasteridae). Proceedings of the Biological Society of Washington 115: 51–56.

Markov AV (1991) The most deep-sea representative of the family Schizasteridae (Echinoidea. Zoologicheskii Zhurnal 70: 153–155.

McKnight DG (1968) Additions to the echinoid fauna of New Zealand. New Zealand. Journal of marine and freshwater Research 2: 90–110. https://doi.org/10.1080/00288330.1968.9515229

McKnight DG (1969) An Outline Distribution of the New Zealand Shelf Fauna. Benthos Survey, Station List, and Distribution of the Echinoidea. New Zealand Oceanographic Institute Memoir 47: 9–89.

McKnight DG (1974) Some echinoids new to New Zealand waters. New Zealand Oceanographic Institution Records 2: 25–44.

Meijere JCH de (1904) Die Echinoidea der Siboga-Expedition. Siboga Expeditie 43: 1–252.

Meissner M (1900) Echinoideen. L. Friedrichsen & Company.

Michelin H (1862) Annex A. Echinides et Stellerides. In: Maillard L (Ed.) Notes sur l'Île de la Réunion (Bourbon). Palais Royal, Galerie D'Orléans, Paris.

Milne Edwards G (1836) Les Zoophytes. In: Cuvier G (Ed.) Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée.

Mironov AN (1974) Pourtalesiid sea urchins of the Antarctic and Subantarctic (Echinoidea: Pourtalesiidae). Trudy Instituta Okeanologii Akademii Nauk SSSR 98: 240–252.

Mironov AN (1978) [Meridosternous echinoids (Echinoidea: Meridosternina) collected dur- ing the 16th cruise of the R/V 'Dm. Mendeleev']. Trudy Instituta Okeanologii, Akademii Nauk SSSR 113: 208–226.

Mironov AN (2008) Pourtalesiid sea urchins (Echinodermata: Echinoidea) of the northern Mid-Atlantic Ridge. Marine Biology Research 4: 3–24. https://doi.org/10.1080/1745100-0701847863

Molina GI (1782) Saggito sulla storia naturale del Chili. 4, Animali del Chili. 367 pp. https://doi.org/10.5962/bhl.title.62689

Mooi R, David B (1996) Phylogenetic analysis of extreme morphologies: deep-sea holasteroid echinoids. Journal of Natural History 30: 913–953. https://doi.org/10.1080/002229396-00770501

Mooi R, David B, Fell FJ, Chone T (2000) Three new species of bathyal cidaroids (Echinodermata: Echinoidea) from the Antarctic region. Proceedings of the Biological Society Washington 113: 224–237.

Mortensen T (1904) On some Echinothurids from Japan and the Indian Ocean. Journal of Natural History 14: 81–93. https://doi.org/10.1080/03745480409442975

Mortensen T (1904) The Danish Expedition to Siam 1899–1900. III. Echinoidea (1). Kongelige Danske Videnskabelige Selskabs. Skrifter, Serie 7: 1124.

Mortensen T (1905) Some new species of Echinoidea. Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjøbenhavn 6: 241–243.

Mortensen T (1909) Die Echinoiden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. In: Drygalski EV (Ed.) Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903 im Auftrage des Reich- samtes des Innern, XI. Band, Zoologie III. Band, Heft I. Georg Reimer, Berlin, 1–114.

Mortensen T (1910) The Echinoidea of the Swedish South polar expedition. In: Nordenskjöld O (Eds) Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar Expedition. Lithographisches Institut, Stockholm, 1–105. https://doi.org/10.5962/bhl.title.82333

Mortensen T (1921) Echinoderms of New Zealand and the Auckland-Campbell Islands 1. Echinoidea. In: Mortensen T (Ed.) Papers from Dr Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914–16. Videnskabelige Meddelesser Dansk Naturhistorisk Forening i Kobenhaven, 139–197.

Mortensen T (1925) Echinoderms of New Zealand and the Auckland-Campbell Islands. III-V. Asteroidea, Holothuroidea and Crinoidea. In: Mortensen T (Ed.) Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914 1916. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København, 261–420.

Mortensen T (1928) A Monograph of the Echinoidea. I. Cidaroidea. C. A. Reitzel & Oxford University Press, Copenhagen & London, 551 pp.

Mortensen T (1930) Some new Japanese echinoids. Annotationes Zoologicae Japonenses 12: 387-402.

Mortensen T (1936) Echinoidea and Ophiuroidea. Discovery Reports 12: 199–348. https://doi.org/10.5962/bhl.part.801

Mortensen T (1939) New Echinoida (Aulodonta). Preliminary Notice. Videnskabelige Meddelelsar Dansk Naturhistoriske Forening i København 103: 547–550.

Mortensen T (1943) A monograph of the Echinoidea Part III.2, Camarodonta 1 Orthopsidæ, Glyphocyphidæ, Temnopleuridæ and Toxopneustidæ. C. A. Reitzel, Copenhagen, 553 pp.

Mortensen T (1950a) British Australian New Zealand Antarctic Research Expedition, 1929–1931, Echinoidea. BANZAR Expedition Reports, Series B (Zoology and Botany)4: 287-310.

Mortensen T (1950b) New Echinoidea (Spatangoida). Preliminary notice. Videnskabelige Meddelelsar Dansk Naturhistoriske Forening i København 112: 157–163.

Oyarzún ST, Marín SL, Valladares C, Iriarte JL (1999) Reproductive cycle of *Loxechinus albus* (Echinodermata: Echinoidea) in two areas of the Magellan Region (53°S, 70–72°W), Chile. Scientia Marina 63: 439–449. https://doi.org/10.3989/scimar.1999.63s1439

Pawson DL (1964) The echinoid genus Caenopedina in New Zealand. Transactions of the Royal Society of New Zealand, Zoology 5: 63-66.

Pawson DL (1968) Echinoderms. Australian Natural History 16: 129–133.

Pennant T (1777) British Zoology. London 1777 36: 1–154.

Philippi RA (1845) Beschreibung einiger neuer Echinodermen nebst kritischen Bemerckungen über einige weniger bekannte Arten. Archiv für Naturgeschichte 11: 344–359.

Philippi RA (1857) Vier neue Echinodermen des Chilenischen Meeres. Archiv für Naturgeschichte 23: 130–34.

Pomel A (1883) Classification méthodique et Genera des Echinides vivants et fossiles. Adolphe Jourdan, Alger, 131pp. https://doi.org/10.5962/bhl.title.11272

Poulin É, Féral J-P (1995) Pattern of spatial distribution of a brood-protecting schizasterid echinoid, *Abatus cordatus*, endemic to the Kerguelen Islands. Marine Ecology Progress Series: 179–186. https://doi.org/10.3354/meps118179

Ríos C, Mutschke E (1999) Community structure of intertidal boulder-cobble fields in the Straits of Magellan, Chile. Scientia Marina 63: 193–201. https://doi.org/10.3989/scimar.1999.63s1193

Rowe FWE (1989) Nine New Deep-Water Species of Echinodermata from Norfolk Island and Wanganella Bank, northeastern Tasman Sea, with a Checklist of the Echinoderm Fauna. Proceedings of The Linnean Society of New South Wales 111: 257–291.

Rowe FWE, Hoggett AK (1986) The cidarid echinoids (Echinodermata) of New South Wales. Proceedings of the Linnean Society of NSW 108: 225–261.

Stefanini G (1912) Osservazioni sulla distribuzione geografica sulle origini e sulla filogenesi degli Scutellidae. Bolletino della Società Geologica Italiana 30: 739–754.

Studer T (1876) Echinodermen aus dem antarktischen Meere und zwei neue Seeigel von den Papua-Inseln, gesammelt auf der Reise S.M.S. Gazelle um die Erde. Monatsbericht der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin: 452–465.

Tenison-Woods JE (1879) On some new Australian Echini. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales: 282–291.

Thomson CW (1871) On the Echinidea of the "Porcupine" Deep-Sea Dredging-Expeditions. Proceedings of the Royal Society of London 20: 491–497. https://doi.org/10.1098/rspl.1871.0095

Thomson CW (1872) Notice of a New Family of the Echinodermata. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh 7: 615–617. https://doi.org/10.1017/S0370164600042759

Thomson CW (1876) Notice of some Peculiarities in the Mode of Propagation of certain Echinoderms of the Southern Sea. Zoological Journal of the Linnean Society 13: 55–79. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1876.tb00209.x

Thomson CW (1878) 1 The Voyage of the» Challenger»: The Atlantic; a Preliminary Account of the General Results of the Exploring Voyage of HMS» Challenger» During the Year 1873 and the Early Part of the Year 1876. Macmillan and Company, 424 pp. Troschel FH (1851) Ueber die Gattung Tripylus. Archiv für Naturgeschichte 17: 67–74. Troschel FH (1872) Die Familie der Echinocidariden (1). Archiv für Naturgeschichte 38: 293–356.

Tyberghein L, Verbruggen H, Pauly K, Troupin C, Mineur F, De Clerck O. (2012) Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. Global Ecology and Biogeography 21(2): 272–281. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00656.x

Valenciennes A (1846) Zoophytes. In: du Petit-Thouars A (Ed.)Voyage autour de monde sur la frégate La Vénus, pendant les années 1836–1839. Atlas de Zoologie. Gide et Cie, Paris.

Verrill AE (1876) Contribution to the natural history of Kerguelen Island. Annelids and Echinoderms. Bulletin United States National Museum 3: 64–75.

Yoshiwara S (1898) Preliminary notice of new Japanese Echinoids. Annotationes Zoologicae Japonenses 2: 57–61.

Appendice 17 : **Fabri-Ruiz**, S., Danis, B., Saucède, T. (2018) Can we generate robust Species Distribution Models at the scale of the Southern Ocean? Diversity and Distribution. 10.1111/ddi.12835

Received: 5 February 2018 | Revised: 17 July 2018 | Accepted: 28 July 2018

DOI: 10.1111/ddi.12835

BIODIVERSITY RESEARCH

WILEY Diversity and Distributions

Can we generate robust species distribution models at the scale of the Southern Ocean?

Salomé Fabri-Ruiz[1] | **Bruno Danis**[2] | **Bruno David**[1,3] | **Thomas Saucède**[1]

[1]Biogéosciences, UMR 6282 CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France

[2]Laboratoire de Biologie Marine, Université Libre de Bruxelles (ULB), Brussels, Belgium

[3]Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France

Correspondence
Salomé Fabri-Ruiz, Biogéosciences, UMR 6282 CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France.
Email: salome.fabriruiz@gmail.com

Funding information
Ecole Doctorale n° 554 "Environnements-Santé"; vERSO project funded by the Belgian Science Policy Office (BELSPO, contract n°BR/132/A1/vERSO).

Editor: Eric Treml

Abstract

Aim: Species distribution modelling (SDM) represents a valuable alternative to predict species distribution over vast and remote areas of the ocean. We tested whether reliable SDMs can be generated for benthic marine organisms at the scale of the Southern Ocean. We aimed at identifying the main large-scale factors that determine the distribution of the selected species. The robustness of SDMs was tested with regards to sampling effort, species niche width and biogeography.

Location: Southern Ocean.

Methods: The impact of sampling effort was tested using two sets of data: one set with all presence-only data available until 2005, and a second set using all data available until 2015 including recent records from campaigns carried out during the Census of Antarctic Marine Life (CAML) and the International Polar Year (IPY) period (2005–2010). The accuracy of SDMs was tested using a ground-truthing approach by comparing recent presence/absence data collected during the CAML and IPY period to pre-CAML model predictions.

Results: Our results show the significance of the SDM approach and the role of abiotic factors as important drivers of species distribution at broad spatial scale. The addition of recent data to the models significantly improved the prediction of SDM and changed the respective contributions of environmental predictors. However, the intensity of change varied between models depending on sampling tools, species ecological niche width and biogeographic barriers to dispersal.

Main conclusions: We highlight the need for new data and the significance of the ground-truthing approach to test the accuracy of SDMs. We show the importance of data collected through international initiatives, such as the CAML and IPY to the improvement of species distribution modelling at broad spatial scales. Finally, we discussed the relevance of SDM as a relevant marine conservation tool particularly in the context of climate change and the definition of Marine Protected Areas.

KEYWORDS

Antarctic, biogeography, conservation, Echinoidea, ecological niche, random forest, sampling effort, sub-Antarctic

 © 2018 John Wiley & Sons Ltd

1 | INTRODUCTION

Species distribution patterns in the Southern Ocean (SO) are the result of a complex interplay between geological, oceanographic, and ecological factors. During the Cenozoic, Australia separated from Antarctica and drifted northward, which opened the Tasmanian gateway and allowed the Antarctic Circumpolar Current (ACC) to develop. Subsequent ocean cooling led to a partial isolation of Antarctic biota from the rest of the world's oceans (Brandt, 2005; Clarke, Aronson, Crame, Gili, & Blake, 2004; Eastman, 2000). Climatic oscillations associated with glacial/interglacial cycles also strongly influenced the evolution of marine life (Allcock & Strugnell, 2012). As a consequence, modern Antarctic biodiversity displays unique biogeographic features and life history traits including high levels of endemism (Brandt et al., 2007; Griffiths, Barnes, & Linse, 2009; Kaiser et al., 2013; Saucède, Pierrat, Bruno, & Bruno, 2014), adaptations to freezing water temperatures (Cheng & William, 2007; Eastman, 2000; Portner, Peck, & Somero, 2007), and brooding (David & Mooi, 1990; Hunter & Halanych, 2008; Sewell & Hofmann, 2011). These unique features make the SO a fascinating, natural laboratory for eco-evolutionary and biogeographic studies (David & Saucède, 2015).

However, remoteness and extreme environmental conditions also make the SO a challenging region to carry out field work because of limited access and strong logistical and financial constraints (Gutt et al., 2017; Kaiser et al., 2013; Kennicutt et al., 2014). Over the last 10 years, significant efforts have been devoted to improve our knowledge of the SO biodiversity (Gutt et al., 2017; Kaiser et al., 2013; Schiaparelli, Danis, Wadley, & Michael Stoddart, 2013). Hence, in the framework of the Census of Antarctic Marine Life (CAML) and of the International Polar Year (IPY), 18 concurrent oceanographic campaigns were led to the Antarctic and new biodiversity data were aggregated (Schiaparelli et al., 2013). During the same time period, several oceanographic campaigns were also undertaken in the sub-Antarctic Crozet and Kerguelen archipelagos (Améziane et al., 2011; Féral et al., 2016). New marine biodiversity data were compiled and datasets made openly available through the SCAR Marine Biodiversity Information Network (De Broyer et al., 2017; Griffiths, Danis, & Clarke, 2011) and the Biogeographic Atlas of the SO (De Broyer et al., 2014). Nevertheless, major Linnean and Wallacean gaps still persist in our knowledge of Antarctic marine life. Under-sampled areas such as the deep sea (Brandt, Van de Putte, & Griffiths, 2014; Fabri-Ruiz, Saucède, Danis, & David, 2017), remote parts of the ocean such as the Amundsen Sea, and isolated islands such as Bouvet island (De Broyer et al., 2014; Griffiths et al., 2011) remain underinvestigated.

Species distribution modelling (SDM) represents a valuable tool to fill in these gaps. Offering a baseline for detecting, monitoring and predicting the impact of climate change on species and biota distribution (Gutt et al., 2015, 2017; Kennicutt et al., 2015). SDM are often applied to conservation issues and in Marine Protected Area designation processes (Franklin, 2013; Guisan et al., 2013; Rodríguez, Brotons, Bustamante, & Seoane, 2007). A growing number of large-scale SDM-based studies have recently been published for the SO (plankton, top predators, fish, and cephalopods) (Duhamel et al., 2014; Loots, Koubbi, & Duhamel, 2007; Nachtsheim, Jerosch, Hagen, Plötz, & Bornemann, 2017; Pinkerton et al., 2010; Thiers, Delord, Bost, Guinet, & Weimerskirch, 2017; Xavier, Raymond, Jones, & Griffiths, 2016). SDM developed for Antarctic benthic organisms are restricted to few case studies including deep-sea shrimps (Basher & Costello, 2016), cirripeds (Gallego, Dennis, Basher, Lavery, & Sewell, 2017) and echinoids (Pierrat et al., 2012).

A wide variety of SDM methods have been proposed (Elith & Graham, 2009; Elith et al., 2006), but several of their limitations have also been identified (Beale & Lennon, 2012) for which relevant techniques have been developed (Barry & Elith, 2006; Dormann, Purschke, Márquez, Lautenbach, & Schröder, 2008; Dormann et al., 2007; van Proosdij, Sosef, Wieringa, & Raes, 2016). Examples of such limitations are the effect of sampling effort (Clarke, Griffiths, Linse, Barnes, & Crame, 2007; Griffiths et al., 2009), sample size, and the addition of new records on model accuracy with the potential to impact model predictions and performance (Aguiar, da Rosa, Jones, & Machado, 2015; Wisz et al., 2008). Bias in spatial datasets also remains a critical issue for SDM predictions. Spatial bias in sampling records can translate into a bias in the environmental space and lead to inaccurate inferences and predicted distributions (Bystriakova, Peregrym, Erkens, Bezsmertna, & Schneider, 2012; Fourcade, Engler, Rödder, & Secondi, 2014; Loiselle et al., 2007; Stolar & Nielsen, 2015).

Recent studies (Qiao, Soberón, & Peterson, 2015; Saupe et al., 2012) have highlighted the effect of species niche width and biogeography on the performance levels of SDMs. SDMs carried out on broad-niche species with wide distribution range tend to be more sensitive to the quantity of data available than for narrow niche species with restricted distribution range (Hernandez, Graham, Master, & Albert, 2006; Tessarolo, Rangel, Araújo, & Hortal, 2014). Saupe et al. (2012) have also explored different configuration of major factors that constrain species distributions (abiotic factor and dispersal limitation). This study gives a framework to test whether SDM provide unrealistic modelled distribution and whether species distributions are more driven by the environment or by constraints to their dispersal. We can assume species with high dispersal capacity should be more constrained by the environment as in Hutchinson's Dream distribution pattern (Saupe et al., 2012), while endemic species should be more constrained by dispersal limitation as in the Wallace's Dream distribution model.

Can reliable and meaningful SDMs be generated for marine organisms at the scale of the SO? What is the effect of sampling effort, of species ecology and biogeography on model robustness? In the present work, we assessed the reliability and robustness of large-scale SDMs in the SO and tested the impact of sampling effort, species niche and biogeography on model outputs. Echinoids are common organisms in Antarctic benthic communities and occur in a large range of habitats. The impact of sampling effort was tested using presence/absence data from recent campaigns performed during the CAML and IPY period. To test for

the relevance of SDMs, five echinoid species were selected with different ecological niches (coastal or deep sea) and with contrasting life traits (brooders or broadcasters). Species biogeography has been taken into account, endemism and dispersal limitations by the Polar Front in particular. Considering species presence data and abiotic environmental descriptors together, we aimed at identifying the main large-scale factors that explain the distribution of the selected species taking into account potential bias that might impact model outputs.

2 | METHODS

2.1 | Study area

The study area extends from 45°S latitude to the Antarctic coastline and includes the entire SO (SO) from south of the Subtropical front to the Antarctic continent to the south. The northern part of the SO is limited by the ACC which is the strongest marine current on Earth (Barker & Thomas, 2004). It flows eastwards and is associated to several marine fronts that form narrow boundaries and partly isolate warmer Subtropical waters in the north from colder Subantarctic and Antarctic waters in the south (Roquet, Park, Guinet, Bailleul, & Charrassin, 2009; Sokolov & Rintoul, 2002). These marine fronts are distributed along a latitudinal gradient, including (from North to South): the Subtropical front (STF), the Subantarctic Front (SAF), the Polar Front (PF), the Southern ACC Front (SSACF) and the Southern Boundary (SACCB) (Figure 1). The PF plays an important role as a biogeographic barrier to species latitudinal dispersal.

2.2 | Occurrence records and studied species

Biological data used in our study are species occurrence records taken from an extensive echinoid database (Fabri-Ruiz et al., 2017) that includes field collections ranging from 1874 to recent oceanographic campaigns undertaken until 2015. Only occurrence records associated to sampling dates were considered in the study. Flow chart showing the protocol followed to assess the effect of sampling effort on SDM outputs (Supporting Information Figure S1.2).

For each species, occurrence records were subdivided into two datasets: a first dataset with records sampled prior to 2005 that is, with data available before the CAML period, then, a second dataset with all occurrences sampled until 2015. Five echinoid species were selected based on their contrasting auto-ecological traits, dispersal capabilities and biogeographic patterns (Table 1). They belong to two families: the Echinidae (*Dermechinus horridus* (Agassiz, 1878), *Sterechinus diadema* (Studer, 1876), and *Sterechinus neumayeri* (Meissner, 1900)), and the Cidaridae (*Ctenocidaris nutrix* (Thomson, 1876) and *Rhynchocidaris triplopora* (Mortensen, 1909). *S. neumayeri* and *R. triplopora* are exclusively distributed in Antarctic waters, south of the PF, whereas *C. nutrix* and *S. diadema* occur on both sides of the PF. *D. horridus* is a Subantarctic species distributed in the north of the PF. The selected species of Cidaridae are brooders and the Echinidae are broadcasters. Most of the Antarctic Cidaridae brood their young and have no planktonic stage in their life cycle. Conversely, Echinidae release planktotrophic larvae. These contrasting life traits suggest different dispersal capabilities and contrasting spatial distributions between species of the two families. The taxonomy of the five studied species is supported by molecular data.

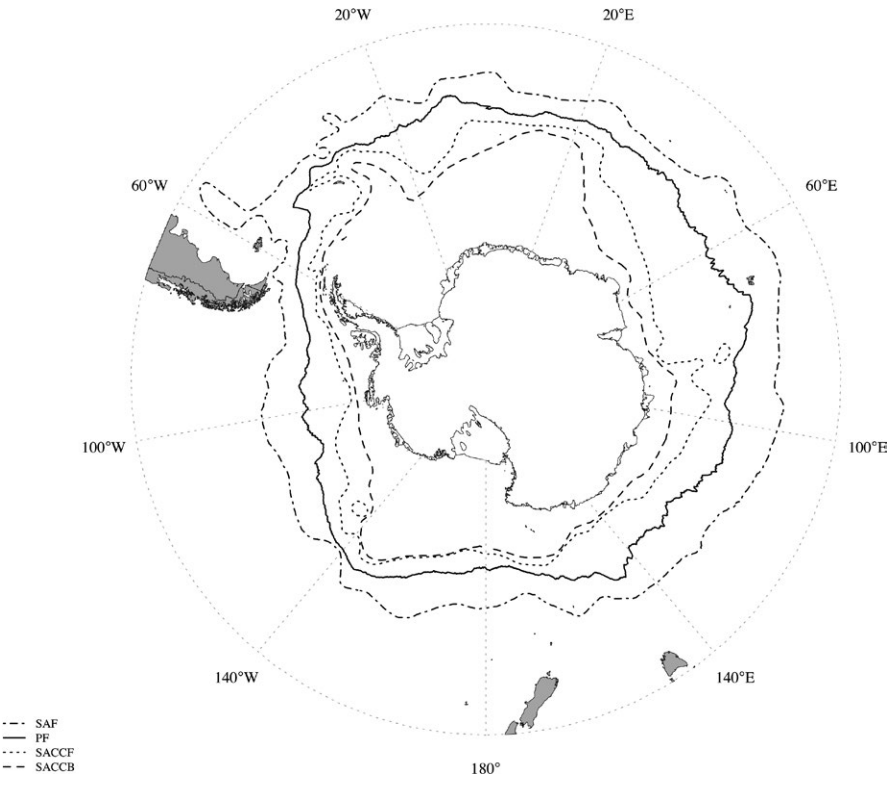


FIGURE 1 Map of the Southern Ocean with major oceanic fronts. Subtropical front (STF), the Subantarctic Front (SAF), the Polar Front (PF), the Southern ACC Front (SSACF) and the Southern Boundary (SACCB)

TABLE 1 Studied species dispersal mode and distribution

	Cidaridae		Echinidae		
	Ctenocidaris nutrix	*Rhynchocidaris triplopora*	*Dermechinus horridus*	*Sterechinus diadema*	*Sterechinus neumayeri*
Dispersal mode	Brooder	Brooder	Broadcaster	Broadcaster	Broadcaster
Distribution	Antarctic/Subantarctic	Antarctic	Subantarctic	Antarctic/Subantarctic	Antarctic

Sterechinus neumayeri and *Sterechinus diadema* have been recently identified as distinct genetic units (Díaz, Féral, David, Saucède, & Poulin, 2011); *Ctenocidaris nutrix*, *Rhynchocidaris triplopora* (Lockhart, 2006) and *Dermechinus horridus* (Saucède pers. comm.) have been confirmed by ongoing molecular works.

2.3 | Environmental descriptors

Environmental descriptors averaged over (1955–2012) were selected based on their ecological relevance for echinoids as established in previous studies works (David, Choné, Mooi, & De Ridder, 2005). These descriptors were compiled from different sources (Fabri-Ruiz et al., 2017) and adjusted to the same grid cell size (0.1°) using r 3.4 (R Core Team, 2017) and the *raster* package (Hijmans & van Etten, 2012). Prior to modelling, colinearity between variables was checked for and removed based on pairwise Pearson's correlation coefficient values computed between variables ($r > 0.7$) (Supporting Information Figure S1.2). Either thirteen (Antarctic species) or twelve (Subantarctic species), environmental predictors were selected (sea ice concentration was kept for Antarctic species): Seafloor salinity amplitude, Sea surface salinity amplitude, Seafloor temperature amplitude, Sea surface temperature amplitude, Chlorophyll a summer, Geomorphology, Depth, Seafloor oxygen mean, Seafloor salinity mean, Sea surface salinity mean, Slope, Seafloor temperature mean, Sea ice concentration (for Antarctic species only). Amplitude data correspond to winter minus summer averages.

2.4 | Modelling procedure

Several modelling procedures were carried out prior to selecting the most stable approach and showing the highest predictive performance (Supporting Information Figures S1.1 and S1.2). The Random Forest (RF) proved to be the most appropriate machine-learning method in our case study (Breiman, 2001). Models were performed using the *biomod2* package (Thuiller, Lafourcade, Engler, & Araújo, 2009) with r 3.4 (R Core Team, 2017). The parameter used to compute RF are: mtry = the square root of the number of variables, ntree = 500, nodesize = 5. For each species, distinct models were generated based on the pre and post – CAML datasets.

Because true absence data were not available, pseudo-absences were generated to build the models. Different strategies for selecting pseudo-absences are available in the literature based on the number of pseudo-absences, number of replicates and sampling design. The selection strategy can impact the predictive accuracy depending on models and occurrence data (Barbet-Massin, Jiguet, Albert, & Thuiller, 2012). Considering our model choice (RF), Barbet-Massin et al. (2012) recommend to select pseudo-absences (for both periods) 2° apart from occurrence records. 1,000 pseudo-absences were generated for both periods. Each dataset was subdivided in two subsets: a first data subset including 70% of data was used as training data to calibrate the models, and a second subset (30% of data) was used to test the models.

Models were finally projected on the defined study area. The extent of the study area can be considered a critical factor for SDM (Anderson & Raza, 2010; Barve et al., 2011; Giovanelli, de Siqueira, Haddad, & Alexandrino, 2010). To limit extrapolation, occurrence records deeper than 2,500 me were removed from our analysis.

Since the first expedition in 1874, a variety of sampling gear has been used to collect specimens (Fabri-Ruiz et al., 2017). Using different sampling methods can generate sampling bias and particularly false absences because all gear types were not designed for the selected species (Ghiglione et al., 2017). However, samples obtained by catch can be included in presence-only SDM. It was not possible to test the effect of the sampling gear used on models because it would have restricted the dataset too much for building robust SDM.

A common issue in SDM is to predict as unsuitable parts of the environmental space that are undersampled and may correspond to specific and restricted geographic areas. To correct for sampling biases, occurrence records were weighted based on a map of Kernel Density Estimation (Elith, Kearney, & Phillips, 2010). The weighting layer was built based on all echinoid records and generated using Spatial Analyst in ArcGIS v10.2 (ESRI 2011).

Spatial autocorrelation (SAC) constitutes a critical issue of spatial analyses in ecology when variable values sampled at close locations are not independent (Legendre, 1993). SAC in SDM residuals infringes the «independent errors» assumption and can artificially inflate type I errors in models. To correct for SAC in our models, several replicates of pseudo absence selection were generated for calibration. Then SAC was quantified on residuals with the Moran I index using the Spatial Statistic Tools in ArcGIS. Replicates with significant SAC were removed. Model projection was done with 11 replicates without SAC for all species, which corresponds to the minimum number of replicates without SAC obtained for all species.

2.5 | Assessment of model performance

The quantitative evaluation of model performance helps determine the adequacy between SDM and occurrence data. In SDM studies, models are rarely tested a posteriori by carrying out field-based ground truthing (Costa, Nogueira, Machado, & Colli, 2010), as it involves major logistic and financial issues. Former studies highlighted how sample size can affect distribution models (Hernandez et al., 2006; Wisz et al.,

2008). A solution to this issue lies in the degradation of the initial dataset by randomly removing occurrences and testing the impact on model performance and spatial projections. Model validation is usually based on metrics like the TSS (True Skill Statistic) (Allouche, Tsoar, & Kadmon, 2006). The TSS is based on a confusion matrix that highlights the good match and mismatch between observed and predicted occurrences. However, one limit to the method is that location of the modelling error cannot be specified in the environmental space nor in geography (Barry & Elith, 2006). In addition, metrics like the TSS can assess the predictive ability of models based on presence-data only, but they do not take into account all sampled sites (including absence data) over the entire study area. Here, the TSS was calculated using the training (70% of data) and the validation data set (30% of data).

We assessed the predictive performance of models using TSS, but we also followed a ground-truthing approach to test for the accuracy of models (Supporting Information Figure S1.2) using a Chi-square test of the difference between the predicted occurrences based on models performed with the 2005 dataset and occurrence records collected after 2005 (including presence and absence data). The analysis aims to evaluate how well SDM generated with the 2005 dataset predict new occurrences collected after 2005. New observations were classified according to the predictions computed based on the 2005 dataset. True positives (TP) and True negatives (TN) observations correspond to a good match of presence (TP) and absence (TN) observations with predictions respectively. On the contrary, False positives (FP) and False negatives (FN) correspond to a mismatch between new records and predictions: absence predicted as presence is a False positive and a presence predicted as an absence is a False negative. The respective proportion of each class was summarized (Supporting Information Table S1.1) and mapped (Supporting Information Figure S1.3).

To better assess model improvement with increased sampling effort and disentangle the possible confounding factors, we compared the environments explored between the two periods (Pre and Post CAML) using the environmental hypervolume approach (Blonder, Lamanna, Violle, & Enquist, 2014; Blonder et al., 2018). This method is based on a multidimensional kernel density estimation procedure and allows delineating the boarders and probability density within n-dimensional hypervolumes. We determined the unique fraction of post-CAML hypervolume compared to pre-CAML hypervolume. This unique fraction is the environment not sampled during the pre-CAML period. We also provide the number of records of the post-CAML dataset not included in the hypervolume as based on the pre-CAML period.

3 | RESULTS

3.1 | Evolution of sampling effort through time

The sampling effort (in terms of occurrence records) has markedly changed over one and a half centuries (Figure 2). There were two significant events associated with a sharp increase in the number of occurrence records. In the 1970s, oceanographic campaigns of the

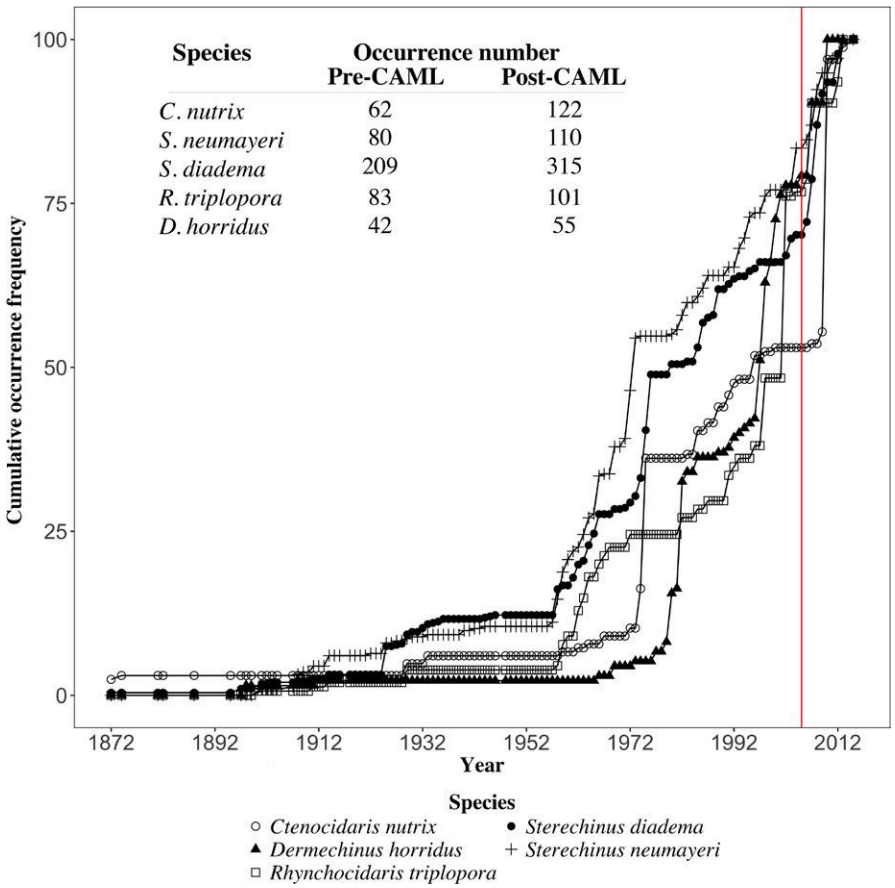


FIGURE 2 Evolution of sampling effort (occurrence number) over time for the five echinoid species considered in our study (the red line shows the start of the CAML period). The table shows the number of occurrence records before and after CAML and IPY-related campaigns

RV *Marion Dufresne* on the Kerguelen Plateau and of the RV *Hero* along the Antarctic Peninsula strongly contributed to increasing the overall number of occurrence records after the campaigns, especially for two species, *S. diadema* and *S. neumayeri*. A second phase of important increase was reached in years 2000, mainly triggered by the campaigns carried out under the umbrella of CAML and the IPY along with some former (*R. triplopora* and *D. horridus*) and side campaigns (*C. nutrix* on the Kerguelen Plateau) during the same period. For *C. nutrix* and *S. diadema* in particular, 60 and 106 new occurrences were reported respectively during the period. In contrast, *S. neumayeri* occurrence records have regularly increased since 1970. *S. neumayeri* is a relative shallow-water echinoid with new samples being mainly reported during research programs carried out along the Antarctic shoreline, many specimens being sampled by scuba diving. Despite specific patterns of the evolution of sampling effort, the overall number of occurrence records has markedly increased following expeditions undertaken in years 2000 under the impulse of CAML and the IPY.

3.2 | Compared SDM performances

Overall, for each species, SDMs run both with all data available until 2005 (before CAML) and all data until 2015 (including CAML data) show high predictive performances with TSS values >0.8 (Figure 3), which indicate a relatively good match between obser ved and predicted occurrences. This is particularly the case for *D. horridus*, with TSS values above 0.90, while for the other four species TSS values are between 0.8 and 0.90. There are significant differences in TSS values between the two SDMs with the addition of new data in all species, and for *D. horridus* and *C. nutrix* in particular, with no overlap between TSS range values. TSS range values of models run with new data are smaller than those of models run without CAML data.

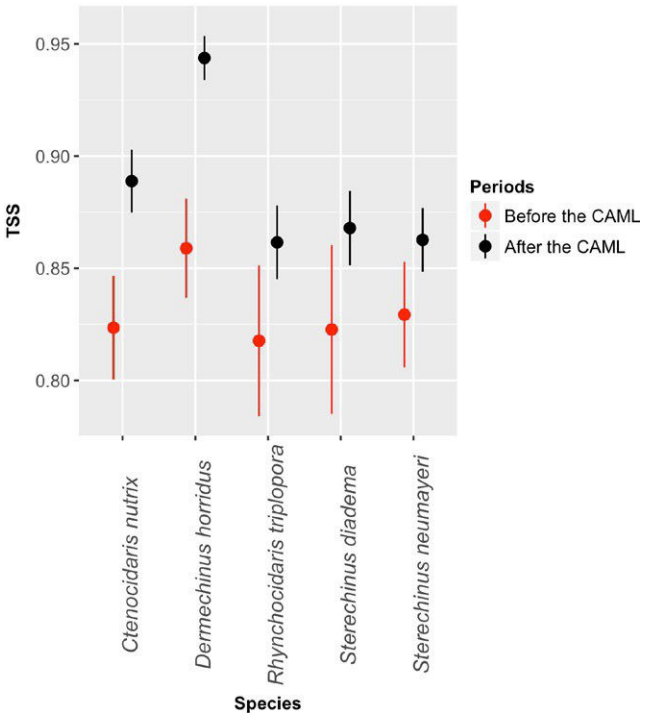


FIGURE 3 Compared predictive performance (mean and standard deviation) using the True Skill Statistics (TSS) for SDMs performed with and without (until 2005) recent data for the five echinoid species

3.3 | SDM ground-truthing using new field data

SDM ground-truthing was carried out using new field records collected during the CAML period. Overall, the Chi-square tests reveal a significant mismatch between obser ved and modelled data ($p < 0.05$) for all species. However, results are divergent between species (Table 2). In all species but *S. diadema*, the mismatch between obser ved and modelled data is mainly due to the proportion of FP, which is not counterbalanced by TP and TN. FP were mainly identified on the Kerguelen Plateau for *C. nutrix* and *D. horridus* (Supporting Information Figure S1.3a,c), along the Antarctic Peninsula and in Adelie Land for *R. triplopora and S. neumayeri* (Supporting Information Figure S1.3b,e). TN proportions are high compared to TP, meaning that SDMs are mainly supported by absence records collected outside of the species areas. TN were mostly identified on the Antarctic continental shelf for *D. horridus* and *C. nutrix*, and north of the polar front for *S. neumayeri* and *R. triplopora*, where the species are respectively absent or present in low numbers. In *S. diadema*, the mismatch between obser ved and modelled data is mainly due to false predictions (FP and FN). True predictions (TP and TN) are present in equal proportion but are limited compared to false predictions. The proportion of FP is particularly high on the Kerguelen Plateau where most FP were found. The proportion of FN is also high in *S. diadema* compared to other species meaning that in certain areas the modelled distribution was underestimated compared to new records. This is particularly true in Adélie Land, and in the Ross and Weddell seas were many new records were reported (Supporting Information Figure S1.3d).

Overall, false predictions were not aggregated in the same area but scattered in different sectors depending on species. They are mainly due to the high proportion of FP identified on the Kerguelen Plateau, along the Antarctic Peninsula, in Adelie Land or in the Ross and Weddell seas where most campaigns were carried out during the CAML period. Therefore, modelled distributions were all overpredicted in the areas where campaigns were undertaken during the CAML period, which allows refining the extent of modelled areas. A high proportion of FP was identified during the POKER II campaign on the Kerguelen archipelago for Subantarctic species (Supporting Information Table S1.1). For Antarctic species, FP are mainly associated with campaigns Antarktis XXIII, Antarktis XXIX-3, and JR144 along the Antarctic Peninsula and the campaign CEAMARC in East Antarctica. The overall proportion of FN is low (Supporting Information Table S1.1) and associated to campaigns undertaken in the Ross and Weddell seas.

TABLE 2 Chi-square test assessing the good match between records obtained during the CAML period and SDM performed with pre-CAML data only

	p-Value	True negative (TN)	True positive (TP)	True prediction	False positive (FP)	False negative (FN)	False prediction
C. nutrix	<0.05*	64.81	18.89	83.7	12.96	3.33	16.29
D. horridus	<0.05*	85.93	4.07	90	9.26	0.74	10
R. triplopora	<0.05*	75.19	7.41	82.6	16.30	1.11	17.4
S. neumayeri	<0.05*	57.04	10.74	67.78	31.48	0.74	32.22
S. diadema	<0.05*	17.41	17.78	35.19	42.96	21.85	64.81

Notes. Match (TN and TP) and mismatch (FP and FN) proportions are given in percentage of the total number of records for new data.
*Significant values ($p < 0.05$) indicate a mismatch between the predicted distribution and new observed occurrences.

3.4 | SDM projection shifts

The addition of the records obtained during the CAML period causes projection shifts compared to SDM carried out using pre-CAML data only (Figure 4). This holds true for all species with a general expansion of suitable areas to different sectors of the Kerguelen Plateau and Antarctic continental shelf. Projection shifts are species dependent. The suitable areas of *C. nutrix* and *D. horridus* extend to the Kerguelen Plateau when new data are taken into account in the models (Figure 4a,c). The distribution of *C. nutrix* is modelled over the entire Kerguelen Plateau and along the Antarctic Peninsula following a patchy pattern. *D. horridus* is mainly modelled around the sub-Antarctic islands. For *R. triplopora* and *S. neumayeri*, SDM outputs did not vary much with the addition of new records (Figure 4b,e). New projections confirm the Antarctic affinity of the two species and show an extension of the species suitable areas along the Antarctic Peninsula and in the Ross Sea. *S. diadema* is the echinoid with the widest circumpolar distribution (Figure 4d). The new SDM projection shows an extension of suitable areas in the Ross and Weddell seas and

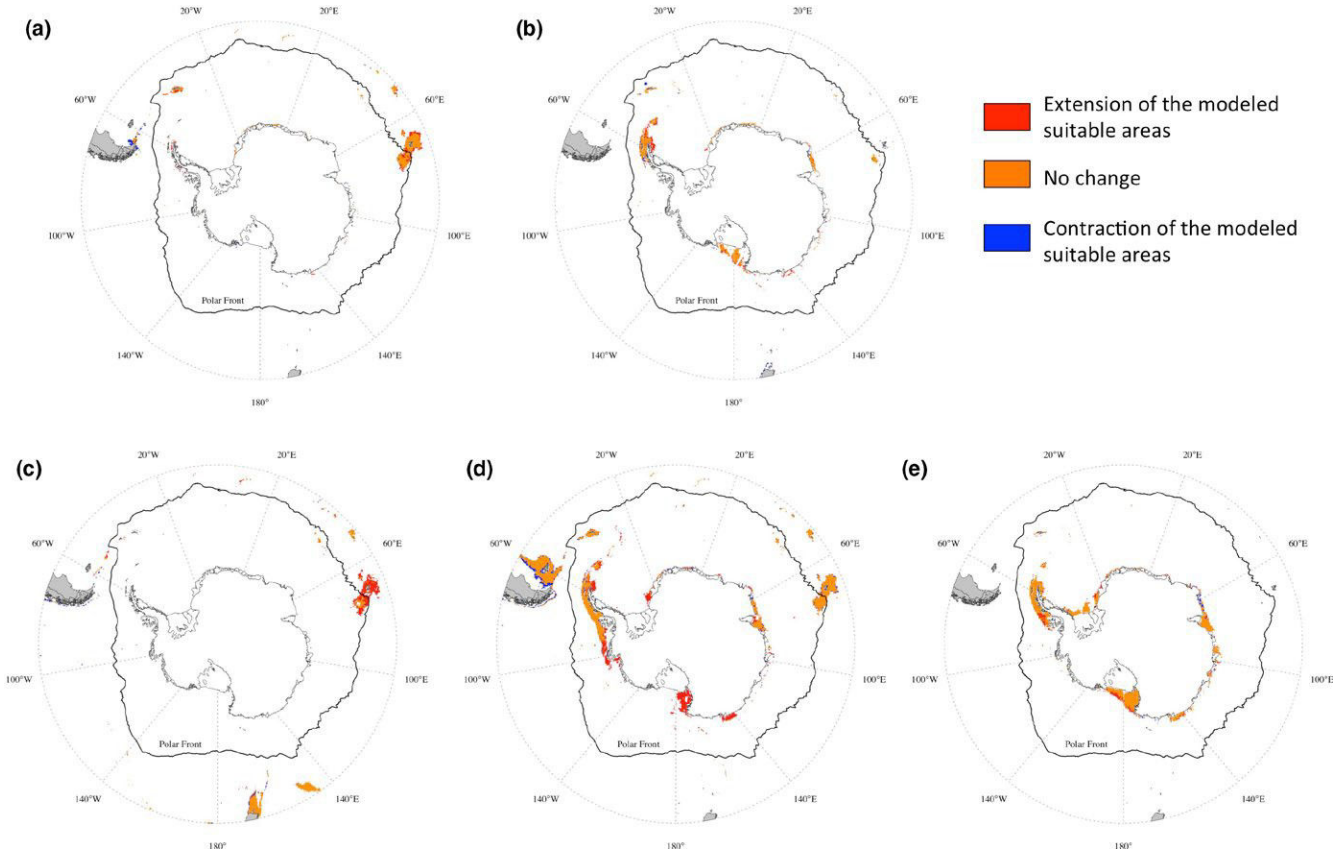


FIGURE 4 Projection shifts between SDMs carried out using recent CAML data or not for (a) *Ctenocidaris nutrix*, (b) *Rhynchocidaris triplopora*, (c) *Dermechinus horridus*, (d) *Sterechinus diadema* and (e) *Sterechinus neumayeri*. Orange areas indicate modelled suitable areas that remain unchanged between the two SDMs; in red the extension of suitable areas in the new projection; in blue the contraction of suitable areas

along the Antarctic Peninsula, while the species was not predicted in these areas before new records were added to the model. Concomitantly, the new projection presents a substantial contraction of the species potential distribution in the Magellanic region, over the Argentinian continental shelf.

3.5 | Contribution of environmental predictors

The relative contribution of environmental predictors to SDM indicates the environmental parameters that best explain the species niche (Figure 5) and determine the extent of suitable areas.

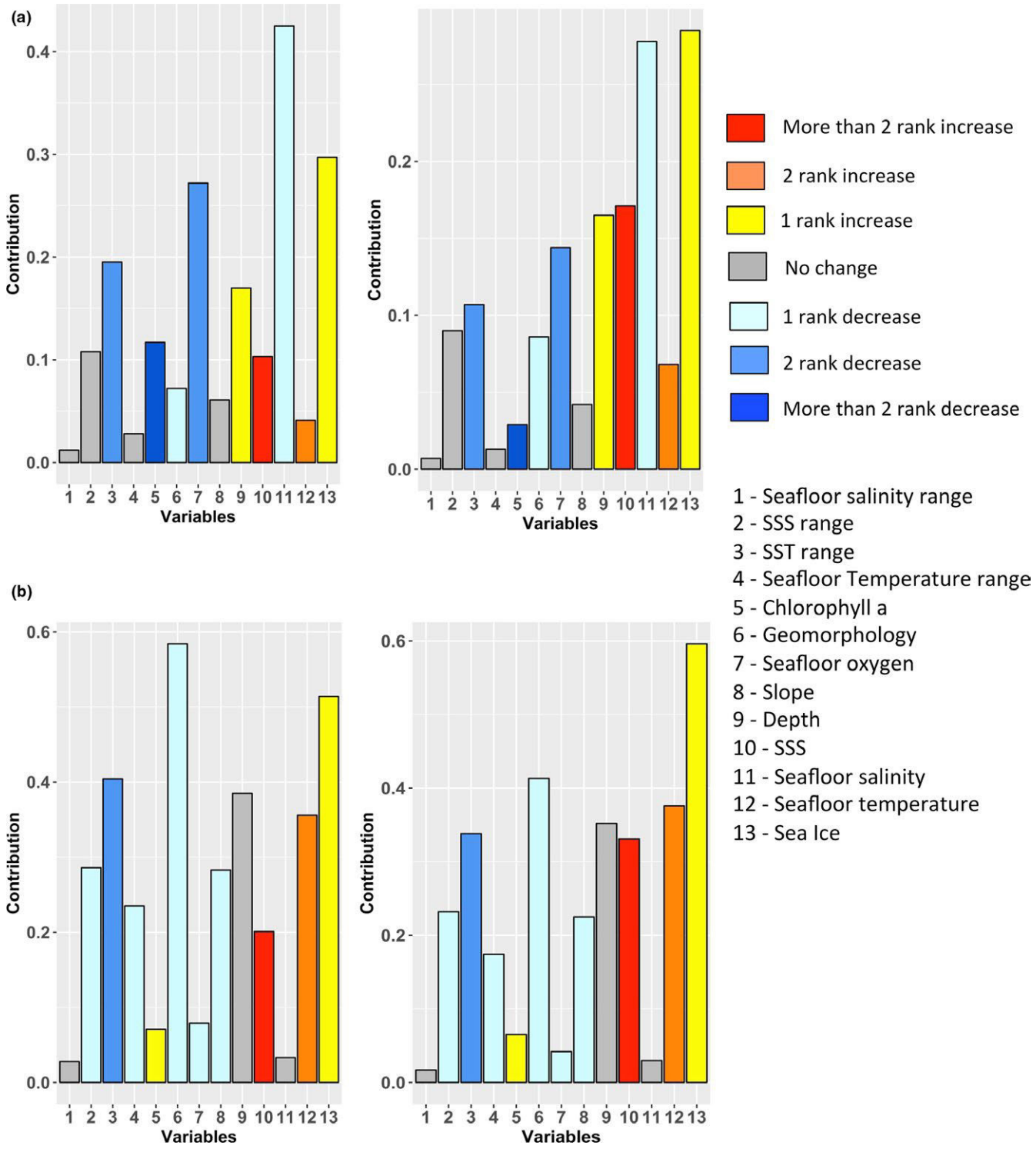


FIGURE 5 Relative contributions of environmental predictors to the models performed without (left barplots) and with CAML data (right barplots). Colours indicate the increase or decrease in the ranked order of each predictor between the two SDMs performed with and without new records for (a) *Ctenocidaris nutrix,* (b) *Rhynchocidaris triplopora,* (c) *Dermechinus horridus*, (d) *Sterechinus diadema*, (e) *Sterechinus neumayeri*

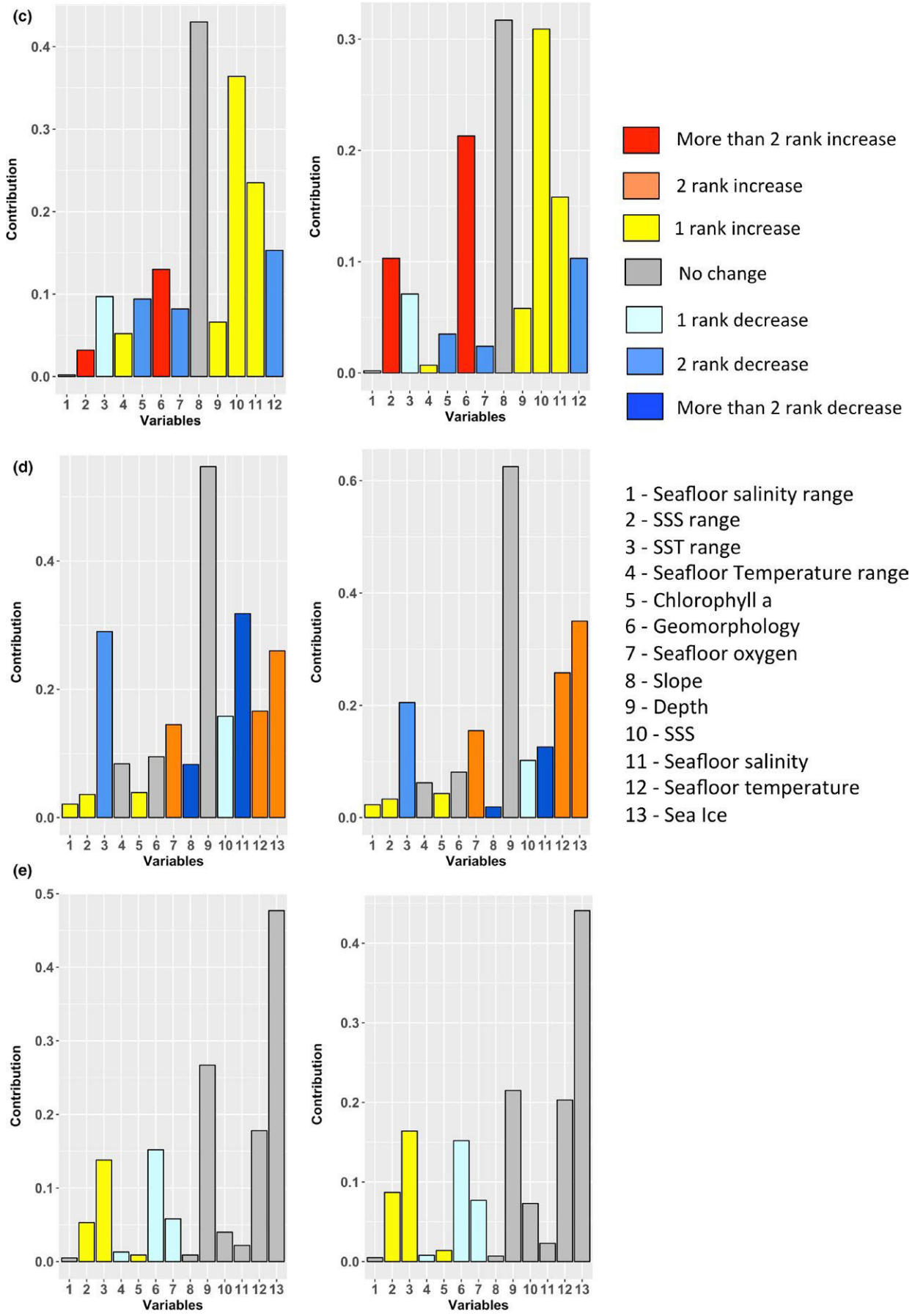


FIGURE 5B Continued

Sea ice is an important parameter for the four species present on the Antarctic shelf (*R. triplopora*, *S. diadema*, *S. neumayeri* and *C. nutrix*). For *D. horridus*, the fully Subantarctic species, slope and SSS play a preponderant role in species distribution (Figure 5c).

Depth mainly contributes to explaining the distributions of *S. diadema* and *S. neumayeri* only (Figure 5d,e). In *R. triplopora*, many parameters contribute to the models: geomorphology, SST range, depth, SSS range and seafloor temperature (Figure 5b). In contrast, in *C. nutrix*, seafloor salinity and sea ice are the main contributors (Figure 5a).

The addition of data collected during the CAML period affected the respective contribution or the rank order of environmental parameters (Supporting Information Table S1.2, Figure 5). For all variables, any change in the ranking of the variable is not necessarily associated to a change in contribution value of the variable to the model but could be due to a variation of the contribution of another variable. Most changes occur for *C. nutrix*, *S. diadema* and *D. horridus*, while parameter contributions to SDMs performed for *R. triplopora* and *S. neumayeri* almost did not vary. Overall, for the five species, the rank order of the most contributing parameters remain stable (1 rank change or no change) between the two SDMs, except for seafloor oxygen, SST range and seafloor salinity. Depth, sea ice and seafloor temperature are three parameters that are among the most common descriptors to both SDMs performed for all species.

3.6 | Compared sampled areas and environments

For each species, we mapped occurrence records available for the two periods to identify new sampled areas during the post-CAML period (Supporting Information Figure S1.4). For *C. nutrix*, new occurrence data are located in the Antarctic Peninsula, while for *R. triplopora* and *S. neumayeri*, they were collected in areas already sampled along the Antarctic Peninsula and in the Ross sea. New records of *D. horridus* are located in the northern Kerguelen Plateau. *S. diadema* was sampled all around the SO during the CAML period and new records were collected in Adélie Land and in sectors of the Ross sea. *C. nutrix* and *S. diadema* shows a large number of new records not included in the pre-CAML hypervolume (49 and 26 points respectively) (Table 3). These species show the highest number of new records collected during the CAML period. Conversely, *D. horridus*, *R. triplopora* and *S. neumayeri* have a low number of new records (<10).

TABLE 3 Ratio of post-CAML records not included in the pre-CAML based environmental hypervolume over the total number of occurrence records

Species	Ratio of new points not included in pre CAML hypervolume
Ctenocidaris nutrix	49/60
Dermechinus horridus	3/13
Rhynchocidaris triplopora	8/18
Sterechinus diadema	26/106
Sterechinus neumayeri	9/30

4 | DISCUSSION

4.1 | Model accuracy

Overall, the addition of new data significantly changed model outputs (Table 1) and led to better capture the environmental space occupied by the five species (Table 3). These changes lead to increase model performance and affect the patterns and extensions of species potential distributions as well as the contribution of environmental predictors. The predictive performance of models was assessed using two methods, the TSS metric and the ground-truthing analysis. The TSS value increased with the addition of new data, but differences are significant for two species only (*C. nutrix* and *D. horridus*) and values are usually high (>0.9) for all models (Figure 3). *C. nutrix* is the species with the highest number of new records that fall of the environmental hypervolume defined by pre-CAML data (Table 3). In contrast, *D. horridus* shows the lowest number of new records but considering the low number of records in total, this also leads to increase the TSS value. These results are in line with previous studies that showed that SDM accuracy tend to increase with the size of datasets (Hernandez et al., 2006; Wisz et al., 2008). In contrast, TSS values are not significantly different between the two periods for *S. neumayeri* and *R. triplopora* because most new records fall into the environmental hypervolume defined by pre-CAML data. Regarding *S. diadema*, new records are not included in the pre-CAML hypervolume but considering the species wide distribution, geographic and environmental spaces are not significantly modified (Wisz et al., 2008).

The ground-truthing approach is a field-based method that compares model predictions with independent field data. In our study, an independent dataset was obtained from cruises carried out during the CAML period. The approach generated new results as well as more detailed information than the one obtained using the TSS approach. In addition, the ground-truthing approach allows to identify little sampled areas that are in need of new investigations. Therefore, the two approaches generate complementary information to evaluate the predictive performance of models.

4.2 | Sampling tools

The SDM ground-truthing highlights key differences between model projections and presence/absence data subsequently collected in the field. However, most model false predictions are due to FP that are mainly due to the low number of campaigns. For instance, in the Kerguelen Plateau area, FP of models generated for the three species *C. nutrix*, *S. diadema* and *D. horridus* are associated to the POKER II campaign. This campaign was a fish biomass survey in the northern Kerguelen Plateau (Duhamel & Hautecoeur, 2009). The high proportion of FP obtained during the campaign can be explained by the type of sampling gear deployed, a demersal otter trawl, which is designed to catch fish but is not well suited to sampling benthic species such as echinoids.

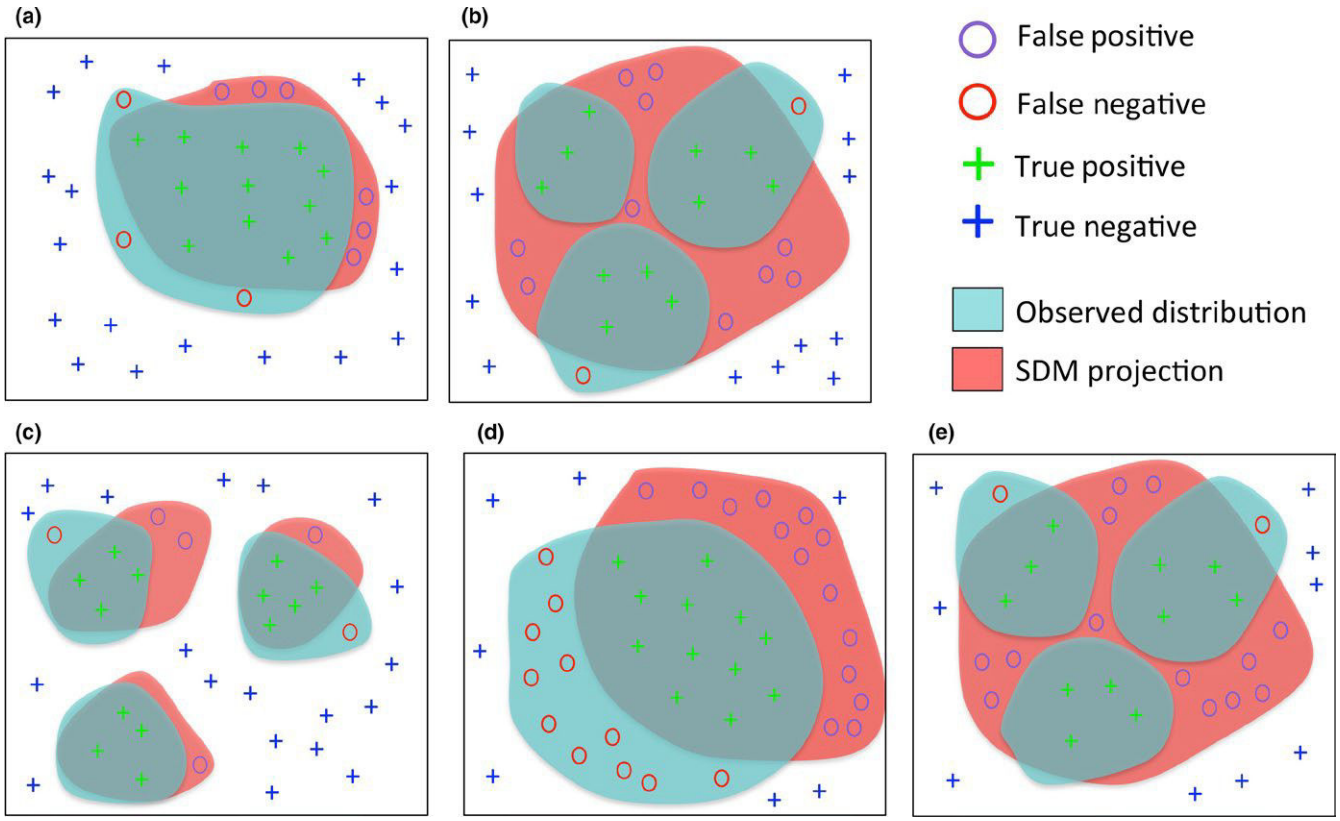


FIGURE 6 Theoretical representation of matching patterns between SDM and observed distribution data for the different species under study. (a) *C. nutrix*, (b) *R. triplopora*, (c) *D. horridus*, (d) *S. diadema,* (e) *S. neumayeri*

Sampling gear selection is determined by the extent of the area to be investigated during campaigns and by the target organisms to be caught. However, each type of sampling gear presents specific benefits and limitations. Several studies have emphasized the relevance of using different, complementary gears at a same location to obtain a more comprehensive assessment of biodiversity distribution (Bouchet, Lozouet, Maestrati, & Heros, 2002; Flanner y & Przeslawski, 2015; Ghiglione et al., 2017). This sampling strategy was adopted in several campaigns such as the CEAMARC campaign led in East Antarctica (Dettai et al., 2011; Hosie et al., 2011), campaigns ANT XXIX and ANT XXIII and campaign JR 144 along the Antarctic Peninsula (Gutt, 2008, 2013; Linse, 2006).

4.3 | SDM robustness and the ecological niche

The addition of new data to SDMs significantly changed the prediction of species distributions but the intensity of these changes vary between species as a function of ecological niche width (Figure 6). SDMs generated for broad-niche species with high tolerance to environmental variations are less robust than those produced for narrow niche species with low tolerance to environmental variations (Hernandez et al., 2006; Lobo & Tognelli, 2011; Mateo, Felicísimo, & Muñoz, 2010; Tessarolo et al., 2014) because modelling all abiotic conditions suitable to wide niche species is more challenging and leads to underestimating species potential distribution. Consequently, the addition of new data tends to refine model projections. Here, this is exemplified for *S. diadema* that is the studied species with the most extensive distribution and the widest ecological niche (Figure 6d). Formerly, the species distribution was underestimated but the species environmental space was better captured during the CAML sampling period, which is reflected in model outputs. In contrast, in narrow niche species, species tolerance to the abiotic environment is low and modelling species ecological niches is less difficult. In our study, *R. triplopora* and *S. neumayeri* are two species with relative narrow niches. Accordingly, the addition of new data induced few changes in the predicted distributions as well as in the contribution of environmental predictors.

4.4 | The significance of biogeographic barriers

Abiotic factors and dispersal capacity are the two main factors constraining species distribution. Understanding the relative importance of both factors is a necessary condition to carry out relevant SDMs and interpret distribution projections (Saupe et al., 2012). In the SO the major biogeographic barrier to species dispersal is represented by the Polar Front (PF). However, this barrier can be permeable to many organisms (Clarke, Barnes, & Hodgson, 2005) depending on their ecology and dispersal capabilities. In marine organisms, dispersal capabilities are closely, although not exclusively linked to the existence and duration of a larval stage in the development. In the

SO, planktonic larvae can be transported over long distances by the ACC and the Antarctic Costal Current, which are two important dispersal vectors and connectivity mechanisms between populations (Díaz et al., 2011; González-Wevar et al., 2017; Moreau et al., 2017).

Among the five studied species, *D. horridus*, *S. neumayeri* and *S. diadema* are three broadcast spawners with planktonic larvae of long duration (115 days) and have relative high dispersal capabilities (Bosch, Beauchamp, Steele, & Pearse, 1987). *S. diadema* is the studied species with the widest distribution range that was modelled on both sides of the PF. Biogeographic barriers and the associated environmental gradients do not impact the species distribution that corresponds to the Hutchinson's Dream-style configuration of Saupe et al. (2012). This means that abiotic factors (i.e., depth, sea ice and sea floor temperature) are the main drivers of species distribution over the study area.

C. nutrix is a brooding species with a much more limited distribution range than *S. diadema*. Mainly limited to the sub-Antarctic waters and the PF zone, it is almost not predicted on the continental shelf. Despite a limited distribution range and low dispersal capabilities, the PF does not seem to act as a biogeographic barrier as the species is found on both sides of this marine barrier. Therefore, a priori poor dispersal capabilities do not necessarily imply dispersal–limitation by biogeographic barriers and make SDM over the entire species distribution range relevant (Figure 6a).

The two species *S. neumayeri* and *R. triplopora* have a discontinuous distribution range around the Antarctic continent and consequently, results of the ground-truthing analysis showed a large proportion of FP (Figure 6b,e) observed on the Antarctic shelf. However, both species are Antarctic echinoids limited by the PF to the Antarctic continental shelf and southern part of the Kerguelen Plateau. The two species illustrate the Full Overlap-style configuration (Saupe et al., 2012) with a good match between the PF acting as a barrier to dispersal and the limiting environmental factors (i.e., sea ice, depth, seafloor temperature and geomorphology). Interestingly, SDMs of the two species remained almost unchanged when new presence data were added to the models, stressing model robustness and accuracy, as environmental descriptors can fully explain the species distribution.

D. horridus is exclusively present around sub-Antarctic islands and is characterized by a fragmented distribution (Figure 6c) on deep-sea slopes of oceanic plateaus. It is a broadcaster, which suggests good dispersal capabilities, but the PF acts as a total biogeographic barrier to the species distribution that is also limited by abiotic factors to the slopes of the sub-Antarctic plateaus and to the PF zone and sub-Antarctic waters. The species distribution is determined both by abiotic factors and a biogeographic barrier, which corresponds to the classic BAM-style configuration (Saupe et al., 2012), in which both the environment and dispersal–limitations determine species distribution. The presence of a biogeographic barrier (PF) to the species dispersal can alter SDM relevance and robustness (Saupe et al., 2012). This could account for the relative SDM instability when new data are included in the model (Figure 3).

4.5 | The relevance of the SDM approach to SO biological studies

4.5.1 | The relevance of the SDM approach

According to the ecological niche theory, abiotic factors determine the species fundamental niche (no biotic interactions), which is used as an approximation of the realized niche (both abiotic and biotic factors taken into account) to predict the species potential distribution (Elith & Leathwick, 2009; Guisan & Thuiller, 2005; Peterson, 2011). The approach is particularly relevant at broad spatial scale, when species distribution is strongly controlled by several, major abiotic factors with limited impact of biotic interactions and biogeographic barriers (Peterson, 2011; Saupe et al., 2012; Soberón, 2007; Soberón & Nakamura, 2009). In marine biomes, water temperature, salinity and depth are three abiotic factors that often determine the main patterns of species distribution (Gogina, Glockzin, & Zettler, 2010; Pierrat et al., 2012; Reiss, Cunze, König, Neumann, & Kröncke, 2011). In the present study, a restricted set of abiotic factors repeatedly represents the main contributors to SDMs. This set includes sea ice concentration, seafloor and sea surface salinity, depth, and seafloor temperature. These factors seem to be important drivers of species distribution at broad spatial scale, thereby supporting the use of SDMs to predict marine species distribution at the scale of the SO.

4.5.2 | SDM and climate change

Identifying the main parameters that control species distribution is central in the current context of climate change. The SO and the polar regions are facing some of the fastest rates of environmental change on the planet (Gutt et al., 2015; Helm, Bindoff, & Church, 2010; Jacobs, 2002; Meredith & King, 2005; Turner et al., 2014). Such changes will affect benthic communities among which echinoid fauna (Brown, Fraser, Barnes, & Peck, 2004; Gutt, 2001; Gutt & Piepenburg, 2003; Gutt & Starmans, 2001; Smale, Brown, Barnes, Fraser, & Clarke, 2008).

Numerous studies have shown the sensitivity of Antarctic species to temperature change (Barnes & Peck, 2008; Ingels et al., 2012; Peck, 2005; Peck, Morley, & Clark, 2010; Peck, Webb, & Bailey, 2004). Typically, the high Antarctic species *S. neumayeri*, the most studied echinoid in the SO, shows a high sensitivity of its planktonic larvae to water warming and freshening, which could lead to a decrease in the reproductive and development success of the species (Cowart, Ulrich, Miller, & Marsh, 2009; Ericson et al., 2012). Sub-Antarctic echinoids such as *D. horridus* could be expected to migrate southward if environmental conditions became warmer to the south. On the contrary, narrow niche species that are endemic to the Antarctic shelf and strictly adapted to freezing conditions such as *S. neumayeri* and *R. triplopora* might be more impacted, especially along the Antarctic Peninsula that is subject to fast warming (Meredith & King, 2005; Turner et al., 2014).

If species distribution partly reflects abiotic environmental constraints, species life history traits and plasticity will also condition dispersal limitations and the capacity of organisms to survive. In our study, the two brooding species *R. triplopora* and *C. nutrix* have smaller distribution areas than the three broadcasting species. Our results show that the distribution of the Antarctic species *R. triplopora* is restricted to the Antarctic shelf like *S. neumayeri* but has a less extensive distribution. Similarly, *C. nutrix* is mainly located on the northern Kerguelen Plateau and is rare on the Antarctic shelf. Conversely, *S. diadema* and *S. neumayeri* are broadcasters that are not limited by biogeographic barriers but are mainly constrained by abiotic conditions.

4.5.3 | SDM, marine protected areas and conservation issues

Since 2004, the CCAMLR (Commission of the Conservation of Antarctic Marine Living Resources) has worked on the establishment of an extended network of marine protected areas (MPAs) for the SO. MPAs have been established in the Ross Sea (CCAMLR, 2016) and the South Orkney Islands southern shelf (CCAMLR, 2009). National initiatives also led to the creation of MPAs around the Kerguelen and Crozet Islands (Koubbi, Guinet, et al., 2016; Koubbi, Mignard, et al., 2016), Heard and McDonald Islands (Commonwealth of Australia, 2014), the South Georgia and the South Sandwich Islands (Trathan et al., 2014), and the Prince Edward Islands (Lombard et al., 2007). Moreover, MPA proposals were submitted for the East Antarctic (CCAMLR, 2013) and the Weddell Sea (Teschke et al., 2013). In this context, SDMs have proved their value in improving our understanding of species distribution patterns and in designating potential MPAs (Hibberd, 2016; Koubbi, Guinet, et al., 2016).

However, our results show the importance of data quantity and quality control to ensure the relevance and reliability of the SDM approach. Presence-only datasets have to be used with caution. Sampling bias can affect the environmental space (Bystriakova et al., 2012; Loiselle et al., 2007) and impact SDM predictions and robustness. During the last 10 years, new methods have been developed to take into account sampling bias (Fithian, Elith, Hastie, & Keith, 2015; Phillips et al., 2009; Saucède, Pierrat, & David, 2014; Stolar & Nielsen, 2015). SDMs can provide a prediction of species potential distribution but need fieldwork studies to collect complementary data, identify potential gaps and test for SDM accuracy. In the SO, relevant sampling methods remain an important issue to limit biases related to False Positive predictions. We recommend to follow the framework provided by the CAML (Schiaparelli et al., 2013). Several gear types should be deployed with different mesh sizes at the same location for a good biodiversity assessment. The present results also show the need to better prospect certain areas of the SO that remain under-sampled. For example, the southern part of the Kerguelen Plateau has been poorly investigated (De Broyer et al., 2014) while it is a significant area for the connectivity between the sub-Antarctic islands (Kerguelen, Crozet, Heard Islands) and the Antarctic shelf.

Most of the biological sampling effort in the SO has been concentrated to the first 400 m in depth (Fabri-Ruiz et al., 2017). Exploring deeper areas remain a priority as many Antarctic shelf species extend their distribution range to 1,000 m depth and below such as the studied species *D. horridus* or *S. diadema* (Saucède, Pierrat, & David, 2014). Such an endeavour is only feasible in the framework of concerted efforts through international programs such as the CAML and IPY initiatives. In the present work, we wish to encourage conservationists and environmental managers to consider using species distribution modelling as a supplementary tool for conservation issues in the SO. We also think that SDM can conveniently assist scientists for planning future fieldwork programs and complement our knowledge of the SO marine life in little explored areas of this vast region.

ACKNOWLEDGEMENTS

This paper is a contribution to team SAMBA of UMR CNRS 6282 Biogéosciences. The authors thank B. Leroy and R. Laffont for their help during modelling with R, and J. Pergaud for his help with python and ArcGIS. This is contribution no 22 to the vERSO project (www.versoproject.be), funded by the Belgian Science Policy Office (BELSPO, contract n°BR/132/A1/vERSO).

ORCID

Salomé Fabri-Ruiz http://orcid.org/0000-0003-1861-8215

REFERENCES

Agassiz, A. (1878). Preliminary report on the echini of the exploring expedition of H. M. S. "Challenger", Sir C. Wyville Thomson Chief of Civilian Staff. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, *14*, 190–212. https://doi.org/10.2307/25138537

Aguiar, L. M. S., da Rosa, R. O. L., Jones, G., & Machado, R. B. (2015). Effect of chronological addition of records to species distribution maps: The case of *Tonatia saurophila maresi* (Chiroptera, Phyllostomidae) in South America: Evolution of a Species Distribution. *Austral Ecology*, *40*, 836–844. https://doi.org/10.1111/aec.12261

Allcock, A. L., & Strugnell, J. M. (2012). Southern Ocean diversity: New paradigms from molecular ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, *27*, 520–528. https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.009

Allouche, O., Tsoar, A., & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, *43*, 1223–1232. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x

Améziane, N., Eléaume, M., Hemery, L., Monniot, F., Hemery, A., Hautecoeur, M., & Dettai, A. (2011). Biodiversity of the benthos off Kerguelen Islands: Overview and perspectives. In G. Duhamel, & D. Welsford (Eds.), *The Kerguelen Plateau, marine ecosystem and fisheries* (pp. 157–167). Paris, France: Société Française d'Ichyologie.

Anderson, R. P., & Raza, A. (2010). The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: Preliminary tests with montane rodents (genus Nephelomys) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, *37*, 1378–1393. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02290.x

Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C. H., & Thuiller, W. (2012). Selecting pseudo-absences for species distribution models: How, where and how many?: How to use pseudo-absences in niche

modelling? *Methods in Ecology and Evolution*, *3*, 327–338. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x

Barker, P. F., & Thomas, E. (2004). Origin, signature and palaeoclimatic influence of the Antarctic Circumpolar Current. *Earth-Science Reviews*, *66*, 143–162. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2003.10.003

Barnes, D., & Peck, L. (2008). Vulnerability of Antarctic shelf biodiversity to predicted regional warming. *Climate Research*, *37*, 149–163. https://doi.org/10.3354/cr00760

Barry, S., & Elith, J. (2006). Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*, *43*, 413–423. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01136.x

Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., … Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, *222*, 1810–1819. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011

Basher, Z., & Costello, M. J. (2016). The past, present and future distribution of a deep-sea shrimp in the Southern Ocean. *PeerJ*, *4*, e1713. https://doi.org/10.7717/peerj.1713

Beale, C. M., & Lennon, J. J. (2012). Incorporating uncertainty in predictive species distribution modelling. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*, 247–258. https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0178

Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C., & Enquist, B. J. (2014). The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography*, *23*, 595–609. https://doi.org/10.1111/geb.12146

Blonder, B., Morrow, C. B., Maitner, B., Harris, D. J., Lamanna, C., Violle, C., … Kerkhoff, A. J. (2018). New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution*, *9*, 305–319. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12865

Bosch, I., Beauchamp, K. A., Steele, M. E., & Pearse, J. S. (1987). Development, metamorphosis, and seasonal abundance of embryos and larvae of the Antarctic sea urchin *Sterechinus neumayeri*. *The Biological Bulletin*, *173*, 126–135. https://doi.org/10.2307/1541867

Bouchet, P., Lozouet, P., Maestrati, P., & Heros, V. (2002). Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: Exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biological Journal of the Linnean Society*, *75*, 421–436. https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00052.x

Brandt, A. (2005). Evolution of Antarctic biodiversity in the context of the past: The importance of the Southern Ocean deep sea. *Antarctic Science*, *17*, 509. https://doi.org/10.1017/S0954102005002932

Brandt, A., Gooday, A. J., Brandão, S. N., Brix, S., Brökeland, W., Cedhagen, T., … Vanreusel, A. (2007). First insights into the biodiversity and biogeography of the Southern Ocean deep sea. *Nature*, *447*, 307–311. https://doi.org/10.1038/nature05827

Brandt, A., Van de Putte, A. P., & Griffiths, H. J. (2014). Southern Ocean benthic deep-sea biodiversity and biogeography. In C. De Broyer, P. Koubbi, H. J. Griffiths, B. Raymond, C. d'Udekem d'Acoz, Van de Putte A. P., … Y. Roper t-Coudert (Eds.). *Biogeographic atlas of the Southern Ocean* (pp. 233–239). Cambridge, UK: The Scientific Committee on Antarctic Research, Scott Polar research Institute

Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine Learning*, *45*, 5–32. https://doi.org/10.1023/A:1010933404324

Brown, K. M., Fraser, K. P. P., Barnes, D. K. A., & Peck, L. S. (2004). Links between the structure of an Antarctic shallow-water community and ice-scour frequency. *Oecologia*, *141*, 121–129. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1648-6

Bystriakova, N., Peregrym, M., Erkens, R. H. J., Bezsmertna, O., & Schneider, H. (2012). Sampling bias in geographic and environmental space and its effect on the predictive power of species distribution models. *Systematics and Biodiversity*, *10*, 305–315. https://doi.org/10.1080/14772000.2012.705357

CCAMLR (2009). Conservation measure 91 - 03. 2.

CCAMLR (2013). Proposal for a conservation measure establishing an East Antarctic Representative System of Marine Protected Areas. Paper submitted by Australia, France and the European Union. CCAMLR-II/34 Rev 1.

CCAMLR (2016). Conservation measure 91-05 (2016) Ross Sea region marine protected area. 17.

Cheng, C. H., & William, H. W. (2007). Molecular ecophysiology of Antarctic notothenioid fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*, 2215–2232. https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1946

Clarke, A., Aronson, R. B., Crame, J. A., Gili, J.-M., & Blake, D. B. (2004). Evolution and diversity of the benthic fauna of the Southern Ocean continental shelf. *Antarctic Science*, *16*, 559–568. https://doi.org/10.1017/S0954102004002329

Clarke, A., Barnes, D. K., & Hodgson, D. A. (2005). How isolated is Antarctica? *Trends in Ecology & Evolution*, *20*, 1–3. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.10.004

Clarke, A., Griffiths, H. J., Linse, K., Barnes, D. K. A., & Crame, J. A. (2007). How well do we know the Antarctic marine fauna? A preliminary study of macroecological and biogeographical patterns in Southern Ocean gastropod and bivalve molluscs. *Diversity and Distributions*, *13*, 620–632. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00380.x

Commonwealth of Australia (2014). Heard Island and McDonald Islands Marine Reserve Management Plan 2014-2024. 99. Costa, G. C.,

Nogueira, C., Machado, R. B., & Colli, G. R. (2010). Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: A field evaluation in a biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*, *19*, 883–899. https://doi.org/10.1007/s10531-009-9746-8

Cowart, D. A., Ulrich, P. N., Miller, D. C., & Marsh, A. G. (2009). Salinity sensitivity of early embryos of the Antarctic sea urchin, *Sterechinus neumayeri*. *Polar Biology*, *32*, 435–441. https://doi.org/10.1007/s00300-008-0536-7

David, B., Choné, T., Mooi, R., & De Ridder, C. (2005). *Antarctic Echinoidea, synopses of the Antarctic benthos*. Lichtenstein: A.R.G. Gantner.

David, B., & Mooi, R. (1990). An echinoid that "gives birth": Morphology and systematics of a new Antarctic species, *Urechinus mortenseni* (Echinodermata, Holasteroida). *Zoomorphology*, *110*, 75–89. https://doi.org/10.1007/BF01632814

David, B., & Saucède, T. (2015). *Biodiversity of the Southern Ocean*. New York, NY: Elsevier.

De Broyer, C., Clarke, A., Koubbi, P., Pakhomov, E., Scott, F., Vanden Berghe, E., & Danis, B. (2017). Register of Antarctic Marine Species. Retrieved from http://www.marinespecies.org/rams/

De Broyer, C., Koubbi, P., Griffiths, H. J., Raymond, B., d'Udekem d'Acoz, C., Van de Putte, A. P., … Ropert-Coudert, Y. (2014). *Biogeographic atlas of the Southern Ocean*. Cambridge, UK: Scientific Committee on Antarctic Research.

Dettai, A., Adamowizc, S. J., Allcock, L., Arango, C. P., Barnes, D. K. A., Barratt, I., … Ameziane, N. (2011). DNA barcoding and molecular systematics of the benthic and demersal organisms of the CEAMARC survey. *Polar Science*, *5*, 298–312. https://doi.org/10.1016/j.polar.2011.02.002

Díaz, A., Féral, J.-P., David, B., Saucède, T., & Poulin, E. (2011). Evolutionary pathways among shallow and deep-sea echinoids of the genus Sterechinus in the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *58*, 205–211. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.10.012

Dormann, C. F., McPherson, J. M., Araújo, M. B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., … Wilson, R. (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. *Ecography*, *30*, 609–628. https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x

Dormann, C. F., Purschke, O., Márquez, J. R. G., Lautenbach, S., & Schröder, B. (2008). Components of uncertainty in species distribution analysis: A case study of the great grey shrike. *Ecology*, *89*, 3371–3386. https://doi.org/10.1890/07-1772.1

Duhamel, G., & Hautecoeur, M. (2009). Biomass, abundance and distribution of fish in the Kerguelen Islands EEZ (CCAMLR statistical division 58.5. 1). *CCAMLR Science*, *16*, 1–32.

Duhamel, G., Hulley, P.-A., Causse, R., Koubbi, P., Vacchi, M., Pruvost, P., ... Ropert-Coudert, Y. (Eds.) (2014). *Biogeographic atlas of the Southern Ocean*. Cambridge, UK: The Scientific Committee on Antarctic Research, Scott Polar Research Institute.

Eastman, J. (2000). Fishes on the Antarctic continental shelf: Evolution of a marine species flock? *Journal of Fish Biology*, *57*, 84–102.

Elith, J., & Graham, C. H. (2009). Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, *32*, 66–77. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05505.x

Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., ... Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, *29*, 129–151. https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x

Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, *1*, 330–342. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x

Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *40*, 677–697. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159

Ericson, J. A., Ho, M. A., Miskelly, A., King, C. K., Virtue, P., Tilbrook, B., & Byrne, M. (2012). Combined effects of two ocean change stressors, warming and acidification, on fertilization and early development of the Antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri*. *Polar Biology*, *35*, 1027–1034. https://doi.org/10.1007/s00300-011-1150-7

Fabri-Ruiz, S., Saucède, T., Danis, B., & David, B. (2017). Southern Ocean Echinoids database – An updated version of Antarctic, Sub-Antarctic and cold temperate echinoid database. *ZooKeys*, *697*, 1–20. https://doi.org/10.3897/zookeys.697.14746

Féral, J.-P., Saucède, T., Poulin, E., Marschal, C., Marty, G., Roca, J.-C., ... Beurier, J.-P. (2016). PROTEKER: Implementation of a submarine observatory at the Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Underwater Technology*, *34*, 3–10. https://doi.org/10.3723/ut.34.003

Fithian, W., Elith, J., Hastie, T., & Keith, D. A. (2015). Bias correction in species distribution models: Pooling survey and collection data for multiple species. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*, 424–438. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12242

Flannery, E., & Przeslawski, R. (2015). Comparison of sampling methods to assess benthic marine biodiversity: Are spatial and ecological relationships consistent among sampling gear? Geoscience Australia, Canberra. http://dx.doi.org/10.11636/Record.2015.007.

Fourcade, Y., Engler, J. O., Rödder, D., & Secondi, J. (2014). Mapping species distributions with MAXENT using a geographically biased sample of presence data: A performance assessment of methods for correcting sampling bias. *PLoS ONE*, *9*, e97122. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097122

Franklin, J. (2013). Species distribution models in conservation biogeography: Developments and challenges. *Diversity and Distributions*, *19*, 1217–1223. https://doi.org/10.1111/ddi.12125

Gallego, R., Dennis, T. E., Basher, Z., Lavery, S., & Sewell, M. A. (2017). On the need to consider multiphasic sensitivity of marine organisms to climate change: A case study of the Antarctic acorn barnacle. *Journal of Biogeography*, *44*, 2165–2175. https://doi.org/10.1111/jbi.13023

Ghiglione, C., Alvaro, M. C., Piazza, P., Bowden, D., Griffiths, H. J., Carota, C., ... Schiaparelli, S. (2017). Mollusc species richness and abundance from shelf to abyssal depths in the Ross Sea (Antarctica): The importance of fine-mesh-towed gears and implications for future sampling. *Polar Biology*, *40*, 1989–2000. https://doi.org/10.1007/s00300-017-2117-0

Giovanelli, J. G. R., de Siqueira, M. F., Haddad, C. F. B., & Alexandrino, J. (2010). Modeling a spatially restricted distribution in the Neotropics: How the size of calibration area affects the performance of five presence-only methods. *Ecological Modelling*, *221*, 215–224. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.10.009

Gogina, M., Glockzin, M., & Zettler, M. L. (2010). Distribution of benthic macrofaunal communities in the western Baltic Sea with regard to near-bottom environmental parameters. Causal analysis. *Journal of Marine Systems*, *79*, 112–123. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2009.07.006

González-Wevar, C. A., Hüne, M., Segovia, N. I., Nakano, T., Spencer, H. G., Chown, S. L., ... Poulin, E. (2017). Following the Antarctic Circumpolar Current: Patterns and processes in the biogeography of the limpet Nacella (Mollusca: Patellogastropoda) across the Southern Ocean. *Journal of Biogeography*, *44*, 861–874. https://doi.org/10.1111/jbi.12908

Griffiths, H. J., Barnes, D. K. A., & Linse, K. (2009). Towards a generalized biogeography of the Southern Ocean benthos. *Journal of Biogeography*, *36*, 162–177. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01979.x

Griffiths, H. J., Danis, B., & Clarke, A. (2011). Quantifying Antarctic marine biodiversity: The SCAR-MarBIN data portal. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *58*, 18–29. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.10.008

Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, *8*, 993–1009. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x

Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R., Tulloch, A. I., ... Buckley, Y. M. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, *16*, 1424–1435. https://doi.org/10.1111/ele.12189

Gutt, J. (2001). On the direct impact of ice on marine benthic communities, a review. *Polar Biology*, *24*, 553–564. https://doi.org/10.1007/s003000100262

Gutt, J. (2008). The expedition ANTARKTIS-XXIII/8 of the research vessel" Polarstern" in 2006/2007.

Gutt, J. (2013). The expedition of the research vessel" Polarstern" to the Antarctic in 2013 (ANT-XXIX/3).

Gutt, J., Bertler, N., Bracegirdle, T. J., Buschmann, A., Comiso, J., Hosie, G., ... Xavier, J. C. (2015). The Southern Ocean ecosystem under multiple climate change stresses - an integrated circumpolar assessment. *Global Change Biology*, *21*, 1434–1453. https://doi.org/10.1111/gcb.12794

Gutt, J., Isla, E., Bertler, A. N., Bodeker, G. E., Bracegirdle, T., Cavanagh, R. D., ... Xavier, J. C. (2017). Cross-disciplinarity in the advance of Antarctic ecosystem research. *Marine Genomics*, *37*, 1–17.

Gutt, J., & Piepenburg, D. (2003). Scale-dependent impact on diversity of Antarctic benthos caused by grounding of icebergs. *Marine Ecology Progress Series*, *253*, 77–83. https://doi.org/10.3354/meps253077

Gutt, J., & Starmans, A. (2001). Quantification of iceberg impact and benthic recolonisation patterns in the Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biology*, *24*, 615–619. https://doi.org/10.1007/s003000100263

Helm, K. P., Bindoff, N. L., & Church, J. A. (2010). Changes in the global hydrological-cycle inferred from ocean salinity: Hydrological cycle and ocean salinity. *Geophysical Research Letters*, *37*, 1–5.

Hernandez, P. A., Graham, C. H., Master, L. L., & Albert, D. L. (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, *29*, 773–785. https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x

Hibberd, T. (2016). *Describing and predicting the spatial distribution of benthic biodiversity in the sub-Antarctic and Antarctic*. University of Tasmania.

Hijmans, R. J., & van Etten, J. (2012). raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0-12.

Hosie, G., Koubbi, P., Riddle, M., Ozouf-Costaz, C., Moteki, M., Fukuchi, M., ... Goffart, A. (2011). CEAMARC, the Collaborative East Antarctic Marine Census for the Census of Antarctic Marine Life (IPY # 53): An overview. *Polar Science*, *5*, 75–87. https://doi.org/10.1016/j.polar.2011.04.009

Hunter, R. L., & Halanych, K. M. (2008). Evaluating connectivity in the brooding brittle star *Astrotoma agassizii* across the drake passage in the Southern Ocean. *Journal of Heredity*, *99*, 137–148. https://doi.org/10.1093/jhered/esm119

Ingels, J., Vanreusel, A., Brandt, A., Catarino, A. I., David, B., De Ridder, C., ... Robert, H. (2012). Possible effects of global environmental changes on Antarctic benthos: A synthesis across five major taxa: Possible Effects of Global Environmental Changes on Antarctic Benthos. *Ecology and Evolution*, *2*, 453–485. https://doi.org/10.1002/ece3.96

Jacobs, S. S. (2002). Freshening of the Ross Sea during the Late 20th Century. *Science*, *297*, 386–389. https://doi.org/10.1126/science.1069574

Kaiser, S., Brandão, S. N., Brix, S., Barnes, D. K. A., Bowden, D. A., Ingels, J., ... Yasuhara, M. (2013). Patterns, processes and vulnerability of Southern Ocean benthos: A decadal leap in knowledge and understanding. *Marine Biology*, *160*, 2295–2317. https://doi.org/10.1007/s00227-013-2232-6

Kennicutt, M. C., Chown, S. L., Cassano, J. J., Liggett, D., Massom, R., Peck, L. S., ... Sutherland, W. J. (2014). Six priorities for Antarctic science. *Nature*, *512*, 23–25. https://doi.org/10.1038/512023a

Kennicutt, M. C., Chown, S. L., Cassano, J. J., Liggett, D., Peck, L. S., Massom, R., ... Sutherland, W. J. (2015). A roadmap for Antarctic and Southern Ocean science for the next two decades and beyond. *Antarctic Science*, *27*, 3–18. https://doi.org/10.1017/S0954102014000674

Koubbi, P., Guinet, C., Alloncle, N., Améziane, N., Azam, C.-S., Baudena, A., & Weimerskirch, H. (2016). Ecoregionalisation of the Kerguelen and Crozet islands oceanic zone. Part I: Introduction and Kerguelen oceanic zone (p. 32).

Koubbi, P., Mignard, C., Causse, R., Da Silva, O., Baudena, A., Bost, C., ... Weimerskirch, H. (2016). Ecoregionalisation of the Kerguelen and Crozet islands oceanic zone. Part II: The Crozet oceanic zone (p. 50).

Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology*, *74*, 1659–1673. https://doi.org/10.2307/1939924

Linse, K. (2006). Cruise Report; JR144, JR145, JR146, JR147 and JR149.

Lobo, J. M., & Tognelli, M. F. (2011). Exploring the effects of quantity and location of pseudo-absences and sampling biases on the performance of distribution models with limited point occurrence data. *Journal for Nature Conservation*, *19*, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2010.03.002

Lockhart, S. J. (2006). *Molecular evolution, phylogenetics, and parasitism in Antarctic cidaroid echinoids*. Santa Cruz, CA: University of California.

Loiselle, B. A., Jørgensen, P. M., Consiglio, T., Jiménez, I., Blake, J. G., Lohmann, L. G., & Montiel, O. M. (2007). Predicting species distributions from herbarium collections: Does climate bias in collection sampling influence model outcomes? *Journal of Biogeography*, *35*, 105–116.

Lombard, A. T., Reyers, B., Schonegevel, L. Y., Cooper, J., Smith-Adao, L. B., Nel, D. C., ... Chown, S. L. (2007). Conserving pattern and process in the Southern Ocean: Designing a Marine Protected Area for the Prince Edward Islands. *Antarctic Science*, *19*, 39–54. Loots, C., Koubbi, P., & Duhamel, G. (2007). Habitat modelling of *Electrona antarctica* (Myctophidae, Pisces) in Kerguelen by generalized additive models and geographic information systems. *Polar Biology*, *30*, 951–959. https://doi.org/10.1007/s00300-007-0253-7

Mateo, R. G., Felicísimo, Á. M., & Muñoz, J. (2010). Effects of the number of presences on reliability and stability of MARS species distribution models: The importance of regional niche variation and ecological heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, *21*, 908–922. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01198.x

Meissner, M. (1900). *Echinoideen*. Hamburg: L. Friedrichsen & Company.

Meredith, M. P., & King, J. C. (2005). Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20th century. *Geophysical Research Letters*, *32*, L19604.

Moreau, C., Saucède, T., Jossart, Q., Agüera, A., Brayard, A., & Danis, B. (2017). Reproductive strategy as a piece of the biogeographic puzzle: A case study using Antarctic sea stars (Echinodermata, Asteroidea). *Journal of Biogeography*, *44*, 848–860. https://doi.org/10.1111/jbi.12965

Mortensen, T. (1909). *Die Echinoiden der Deutschen Südpolar Expedition 1901–1903*. *Deutsche Südpolar Expedition*. Berlin, Germany: G. Reimer.

Nachtsheim, D. A., Jerosch, K., Hagen, W., Plötz, J., & Bornemann, H. (2017). Habitat modelling of crabeater seals (*Lobodon carcinophaga*) in the Weddell Sea using the multivariate approach Maxent. *Polar Biology*, *40*, 961–976. https://doi.org/10.1007/s00300-016-2020-0

Peck, L. S. (2005). Prospects for survival in the Southern Ocean: Vulnerability of benthic species to temperature change. *Antarctic Science*, *17*, 497. https://doi.org/10.1017/S0954102005002920

Peck, L. S., Morley, S. A., & Clark, M. S. (2010). Poor acclimation capacities in Antarctic marine ectotherms. *Marine Biology*, *157*, 2051–2059. https://doi.org/10.1007/s00227-010-1473-x

Peck, L. S., Webb, K. E., & Bailey, D. M. (2004). Extreme sensitivity of biological function to temperature in Antarctic marine species. *Functional Ecology*, *18*, 625–630. https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00903.x

Peterson, A. T. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Phillips, S. J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J., & Ferrier, S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, *19*, 181–197. https://doi.org/10.1890/07-2153.1

Pierrat, B., Saucède, T., Laffont, R., De Ridder, C., Festeau, A., & David, B. (2012). Large-scale distribution analysis of Antarctic echinoids using ecological niche modelling. *Marine Ecology Progress Series*, *463*, 215–230. https://doi.org/10.3354/meps09842

Pinkerton, M. H., Smith, A. N. H., Raymond, B., Hosie, G. W., Sharp, B., Leathwick, J. R., & Bradford-Grieve, J. M. (2010). Spatial and seasonal distribution of adult *Oithona similis* in the Southern Ocean: Predictions using boosted regression trees. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *57*, 469–485. https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.12.010

Portner, H. O., Peck, L., & Somero, G. (2007). Thermal limits and adaptation in marine Antarctic ectotherms: An integrative view. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*, 2233–2258. https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1947

Qiao, H., Soberón, J., & Peterson, A. T. (2015). No silver bullets in correlative ecological niche modelling: Insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*, 1126–1136. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12397

R Core Team (2017). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

Reiss, H., Cunze, S., König, K., Neumann, H., & Kröncke, I. (2011). Species distribution modelling of marine benthos: A North Sea case study. *Marine Ecology Progress Series*, *442*, 71–86. https://doi.org/10.3354/meps09391

Rodríguez, J. P., Brotons, L., Bustamante, J., & Seoane, J. (2007). The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, *13*, 243–251. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00356.x

Roquet, F., Park, Y.-H., Guinet, C., Bailleul, F., & Charrassin, J.-B. (2009). Observations of the Fawn Trough Current over the Kerguelen Plateau from instrumented elephant seals. *Journal of Marine Systems*, *78*, 377–393. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.11.017

Saucède, T., Pierrat, B., Bruno, D., & Bruno, D. (2014). Biogeographic processes in the Southern Ocean. In C. De Broyer, P. Koubbi, H. J. Griffiths, B. Raymond, C. d'Udekem d'Acoz, A. P. Van de Putte, ... Y. Ropert-Coudert (Eds.), *Biogeographic atlas of the Southern Ocean*. Cambridge, UK: The Scientific Committee on Antarctic Research, Scott Polar Research Institute

Saucède, T., Pierrat, B., & David, B. (2014). Echinoids. In C. De Broyer, P. Koubbi, H. J. Griffiths, B. Raymond, C. d'Udekem d'Acoz, A. P. Van de Putte, ... Y. Ropert-Coudert (Eds.), *Biogeographic atlas of the Southern Ocean*. Cambridge, UK: The Scientific Committee on Antarctic Research, Scott Polar Research Institute

aupe, E. E., Barve, V., Myers, C. E., Soberón, J., Barve, N., Hensz, C. M., ... Lira-Noriega, A. (2012). Variation in niche and distribution model performance: The need for a priori assessment of key causal factors.

Ecological Modelling, *237–238*, 11–22. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.04.001

Schiaparelli, S., Danis, B., Wadley, V., & Michael Stoddart, D. (2013). The census of Antarctic Marine Life: The first available baseline for Antarctic marine biodiversity. In C. Verde, & G. di Prisco (Eds.), *Adaptation and evolution in marine environments* (pp. 3–19). Berlin, Heidelberg: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-27349-0

Sewell, M. A., & Hofmann, G. E. (2011). Antarctic echinoids and climate change: A major impact on the brooding forms: Antarctic Echinoids and climate change. *Global Change Biology*, *17*, 734–744. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02288.x

Smale, D. A., Brown, K. M., Barnes, D. K. A., Fraser, K. P. P., & Clarke, A. (2008). Ice scour disturbance in Antarctic waters. *Science*, *321*, 371. https://doi.org/10.1126/science.1158647

Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, *10*, 1115–1123. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x

Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*, 19644–19650. https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106

Sokolov, S., & Rintoul, S. R. (2002). Structure of Southern Ocean fronts at 140 E. *Journal of Marine Systems*, *37*, 151–184. https://doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00200-2

Stolar, J., & Nielsen, S. E. (2015). Accounting for spatially biased sampling effort in presence-only species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, *21*, 595–608. https://doi.org/10.1111/ddi.12279

Studer, T. (1876). Echinodermen aus dem antarktischen Meere und zwei neue Seeigel von den Papua-Inseln, gesammelt auf der Reise S.M.S. Gazelle um die Erde. *Monatsbericht der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 452–465.

Teschke, K., Bornemann, H., Bombosch, A., Brey, T., Brtnik, P., Burkhardt, E., … Gutt, J. (2013). Progress report on the scientific data compilation and analyses in support of the development of a CCAMLR MPA in the Weddell Sea (Antarctica). 1–29.

Tessarolo, G., Rangel, T. F., Araújo, M. B., & Hortal, J. (2014). Uncertainty associated with survey design in species distribution models. *Diversity and Distributions*, *20*, 1258–1269. https://doi.org/10.1111/ddi.12236

Thiers, L., Delord, K., Bost, C.-A., Guinet, C., & Weimerskirch, H. (2017). Important marine sectors for the top predator community around Kerguelen Archipelago. *Polar Biology*, *40*, 365–378. https://doi.org/10.1007/s00300-016-1964-4

Thomson, C. (1876). Notice of some peculiarities in the mode of propagation of certain echinoderms of the Southern Sea. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *13*, 55–79. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1876.tb00209.x

Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., & Araújo, M. B. (2009). BIOMOD – A platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, *32*, 369–373. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x

Trathan, P. N., Collins, M. A., Grant, S. M., Belchier, M., Barnes, D. K. A., Brown, J., & Staniland, I. J. (2014). Chapter Two – The South Georgia and the South Sandwich Islands MPA: Protecting a biodiverse oceanic Island Chain situated in the flow of the Antarctic Circumpolar Current. In M. L. Johnson, & J. Sandell (Eds.), *Advances in marine biology* (pp. 15–78). Cambridge, MA: Academic Press.

Turner, J., Barrand, N. E., Bracegirdle, T. J., Convey, Peter, Hodgson, Dominic A., Jarvis, M., … Klepikov, A. (2014). Antarctic climate change and the environment: An update. *Polar Record*, *50*, 237–259. https://doi.org/10.1017/S0032247413000296

van Proosdij, A. S. J., Sosef, M. S. M., Wieringa, J. J., & Raes, N. (2016). Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography*, *39*, 542–552. https://doi.org/10.1111/ecog.01509

Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H., Guisan, A., & NCEAS Predicting Species Distributions Working Group (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, *14*, 763–773. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00482.x

Xavier, J. C., Raymond, B., Jones, D. C., & Griffiths, H. (2016). Biogeography of Cephalopods in the Southern Ocean using habitat suitability prediction models. *Ecosystems*, *19*, 220–247. https://doi.org/10.1007/s10021-015-9926-1

BIOSKETCH

Salomé Fabri-Ruiz is a PhD student. She is interested in species distribution modelling and spatial ecology applied to large scale area. Her current research focus on quantifying and mapping benthic marine biodiversity in the Southern Ocean using several statistical and mathematical methods.

Author contributions: S.F.R., T.S., and B.D. conceived the idea and designed the manuscript; S.F.R. provided and analyses the data; all authors equally contributed to the interpretation of analyses; S.F.R. and T.S. wrote the manuscript with contributions and input from all authors.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

How to cite this article: Fabri-Ruiz S, Danis B, David B, Saucède T. Can we generate robust species distribution models at the scale of the Southern Ocean? . *Divers Distrib*. 2018;00:1–17. https://doi.org/10.1111/ddi.12835

Bibliographie

Agardy, M.T. (1994) Advances in marine conservation: the role of marine protected areas. *Trends in ecology & evolution*, **9**, 267–270.

Agardy, T. (2000) Information needs for marine protected areas: scientific and societal. *Bulletin of Marine Science*, **66**, 875–888.

Agardy, T., Bridgewater, P., Crosby, M.P., Day, J., Dayton, P.K., Kenchington, R., Laffoley, D., McConney, P., Murray, P.A., Parks, J.E., & Peau, L. (2003) Dangerous targets? Unresolved issues and ideological clashes around marine protected areas. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**, 353–367.

Agassiz, A. (1878) Preliminary Report on the Echini of the Exploring Expedition of H. M. S. "Challenger," Sir C. Wyville Thomson Chief of Civilian Staff. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, **14**, 190–212.

Agüera, A., Ahn, I.-Y., Guillaumot, C., & Danis, B. (2017) A Dynamic Energy Budget (DEB) model to describe *Laternula elliptica* (King, 1832) seasonal feeding and metabolism. *PloS one*, **12**, e0183848.

Agüera, A., Collard, M., Jossart, Q., Moreau, C., & Danis, B. (2015) Parameter estimations of dynamic energy budget (DEB) model over the life history of a key Antarctic species: the Antarctic sea star *Odontaster validus* Koehler, 1906. *PloS one*, **10**, e0140078.

Aguiar, L.M. de S., da Rosa, R.O.L., Jones, G., & Machado, R.B. (2015) Effect of chronological addition of records to species distribution maps: The case of *Tonatia saurophila maresi* (Chiroptera, Phyllostomidae) in South America: Evolution of a Species Distribution. *Austral Ecology*, **40**, 836–844.

Alexander, F.J., King, C.K., Reichelt-Brushett, A.J., & Harrison, P.L. (2017) Fuel oil and dispersant toxicity to the Antarctic sea urchin (*Sterechinus neumayeri*). *Environmental toxicology and chemistry*, **36**, 1563–1571.

Alfaro, A.C. (2005) Effect of water flow and oxygen concentration on early settlement of the New Zealand green-lipped mussel, *Perna canaliculus*. *Aquaculture*, **246**, 285–294.

Alfaro, A.C. (2006) Byssal attachment of juvenile mussels, *Perna canaliculus*, affected by water motion and air bubbles. *Aquaculture*, **255**, 357–361.

Allan, E., William Froneman, P., Durgadoo, J.V., McQuaid, C.D., Ansorge, I.J., & Richoux, N.B. (2013) Critical indirect effects of climate change on sub-Antarctic ecosystem functioning. *Ecology and Evolution*, **3**, 2994–3004.

Allcock, A.L. & Strugnell, J.M. (2012) Southern Ocean diversity: new paradigms from molecular ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 520–528.

Allen, J.A. (1878) The Geographical Distribution of the Mammalia: Considered in Relation to the Principal Ontological Regions of the Earth, and the Laws that Govern the Distribution of Animal Life. *Bulletin of the US Geological Survey*, **4**, 1–376.

Allouche, O., Tsoar, A., & Kadmon, R. (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS): Assessing the accuracy of distribution models. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1223–1232.

Améziane, N., Eléaume, M., Hemery, L., Monniot, F., Hemery, A., Hautecoeur, M., & Dettai, A. (2011) Biodiversity of the benthos off Kerguelen Islands: overview and perspectives. *The Kerguelen Plateau, Marine Ecosystem and Fisheries* pp. 157–167. Duhamel G. & Welsford D, Société Française d'Ichyologie, Paris.

Amsler, C., McClintock, J., & Baker, B. (1999) An antarctic feeding triangle:defensive interactions between macroalgae, sea urchins, and sea anemones. *Marine Ecology Progress Series*, **183**, 105–114.

Anderson, D.M., Glibert, P.M., & Burkholder, J.M. (2002a) Harmful algal blooms and eutrophication: Nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries*, **25**, 704–726.

Anderson, R.P., Peterson, A.T., & Gomez-Laverde, M. (2002b) Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, **98**, 3–16.

Anderson, R.P. & Raza, A. (2010) The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus Nephelomys) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, **37**, 1378–1393.

Àngel, J.J.S. & Cantero, Á.L.. (2017) A new piece in the puzzle of the Antarctic Biogeography: What do benthic hydroids tell us about the Scotia Arc affinities? *Polar Biology*, **40**, 863–872.

Antarctic Treaty Consultative Parties (1959) The Antarctic Treaty.

Araújo, M.B. & Guisan, A. (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, **33**, 1677–1688.

Araujo, M.B., Pearson, R.G., Thuiller, W., & Erhard, M. (2005) Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, **11**, 1504–1513.

Arndt, J.E., Schenke, H.W., Jakobsson, M., Nitsche, F.O., Buys, G., Goleby, B., Rebesco, M., Bohoyo, F., Hong, J., & Black, J. (2013) The International Bathymetric Chart of the Southern Ocean (IBCSO) Version 1.0—A new bathymetric compilation covering circum-Antarctic waters. *Geophysical Research Letters*, **40**, 3111–3117.

Arntz, W.E., Gutt, J., & Klages, M. (1997) Antarctic marine biodiversity: an overview. *Antarctic communities: species, structure and survival.* pp. 3–14. Cambridge University Press, UK.

Aronson, R.B. & Blake, D.B. (2001) Global Climate Change and the Origin of Modern Benthic Communities in Antarctica. *American Zoologist*, **41**, 27–39.

Arrigo, K.R. (2003) Phytoplankton dynamics within 37 Antarctic coastal polynya systems. *Journal of Geophysical Research*, **108**, 3271.

Arrigo, K.R. (2017) Sea ice as a habitat for primary producers. *Sea ice* pp. 352–369. John Wiley & Sons, Oxford, UK.

Austin, M.P. (2002) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, **157**, 101–118.

Austin, M.P. & Van Niel, K.P. (2011) Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale: Species distribution models for climate change studies. *Journal of Biogeography*, **38**, 1–8.

Barbet-Massin, M. & Jetz, W. (2014) A 40-year, continent-wide, multispecies assessment of relevant climate predictors for species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, **20**, 1285–1295.

Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C.H., & Thuiller, W. (2012) Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many?: How to use pseudo-absences in niche modelling? *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 327–338.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2001) Contrasting effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. *Journal of Avian Biology*, **32**, 297–302.

Barker, P.F. & Thomas, E. (2004) Origin, signature and palaeoclimatic influence of the Antarctic Circumpolar Current. *Earth-Science Reviews*, **66**, 143–162.

Barnes, D. & Brockington, S. (2003) Zoobenthic biodiversity, biomass and abundance at Adelaide Island, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series*, **249**, 145–155.

Barnes, D. & Peck, L. (2008a) Vulnerability of Antarctic shelf biodiversity to predicted regional warming. *Climate Research*, **37**, 149–163.

Barnes, D.K. (2005) Changing chain: past, present and future of the Scotia Arc's and Antarctica's shallow benthic communities. *Scientia Marina*, **69**, 65–89.

Barnes, D.K.. & Conlan, K.E. (2007) Disturbance, colonization and development of Antarctic benthic communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **362**, 11–38.

Barnes, D.K. & Peck, L.S. (2008b) Vulnerability of Antarctic shelf biodiversity to predicted regional warming. *Climate Research*, **37**, 149–163.

Barnes, D.K. & Souster, T. (2011) Reduced survival of Antarctic benthos linked to climate-induced iceberg scouring. *Nature Climate Change*, **1**, 365.

Barnes, D.K.A. (1999) The influence of ice on polar nearshore benthos. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, **79**, 401–407.

Barnes, D.K.A. & Griffiths, H.J. (2007a) Biodiversity and biogeography of southern temperate and polar bryozoans. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 84–99.

Barnes, D.K.A. & Griffiths, H.J. (2007b) Biodiversity and biogeography of southern temperate and polar bryozoans. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 84–99.

Barry, S. & Elith, J. (2006) Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 413–423.

Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S.P., Peterson, A.T., Soberón, J., & Villalobos, F. (2011) The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, **222**, 1810–1819.

Basher, Z. & Costello, M.J. (2016) The past, present and future distribution of a deep-sea shrimp in the Southern Ocean. *PeerJ*, **4**, 1–22.

Baudry, J.-P., Raftery, A.E., Celeux, G., Lo, K., & Gottardo, R. (2010) Combining Mixture Components for Clustering. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, **19**, 332–353.

Beale, C.M. & Lennon, J.J. (2012) Incorporating uncertainty in predictive species distribution modelling. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **367**, 247–258.

Beaman, R.J. & Harris, P.T. (2005) Bioregionalization of the George V Shelf, East Antarctica. *Continental Shelf Research*, **25**, 1657–1691.

Beaugrand, G. (2002) Reorganization of North Atlantic Marine Copepod Biodiversity and Climate. *Science*, **296**, 1692–1694.

Beaugrand, G., Edwards, M., Raybaud, V., Goberville, E., & Kirby, R.R. (2015) Future vulnerability of marine biodiversity compared with contemporary and past changes. *Nature Climate Change*, **5**, 695–701.

Belanger, D.O. (2010) The International Geophysical Year in Antarctica: A Triumph of "Apolitical" Science, Politics, and Peace. *Globalizing Polar Science* pp. 265–278. Springer,

Berger, A. (1988) Milankovitch Theory and climate. *Reviews of Geophysics*, **26**, 624–657.

Binzer, A., Guill, C., Rall, B.C., & Brose, U. (2016) Interactive effects of warming, eutrophication and size structure: impacts on biodiversity and food-web structure. *Global Change Biology*, **22**, 220–227.

Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (1999) The Relationship between Animal Abundance and Body Size: A Review of the Mechanisms. *Advances in Ecological Research*, **28**, 181–210.

Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (2001) Linking Patterns in Macroecology. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 338–352.

Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (2003) *Macroecology: concepts and consequences: 43rd symposium of the British Ecological Society.* Cambridge University Press, Cambridge UK.

Blain, S., Quéguiner, B., Armand, L., et al. (2007) Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature*, **446**, 1070–1074.

Blain, S., Tréguer, P., Belviso, S., Bucciarelli, E., Denis, M., Desabre, S., Fiala, M., Jézéquel, V.M., Le Fèvre, J., & Mayzaud, P. (2001) A biogeochemical study of the island mass effect in the context of the iron hypothesis: Kerguelen Islands, Southern Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **48**, 163–187.

Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C., & Enquist, B.J. (2014) The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 595–609.

Blonder, B., Morrow, C.B., Maitner, B., Harris, D.J., Lamanna, C., Violle, C., Enquist, B.J., & Kerkhoff, A.J. (2018) New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution*, **9**, 305–319.

Boeye, J., Kubisch, A., & Bonte, D. (2014) Habitat structure mediates spatial segregation and therefore coexistence. *Landscape Ecology*, **29**, 593–604.

Bombosch, A., Zitterbart, D.P., Van Opzeeland, I., Frickenhaus, S., Burkhardt, E., Wisz, M.S., & Boebel, O. (2014) Predictive habitat modelling of humpback (*Megaptera novaeangliae*) and Antarctic minke (*Balaenoptera bonaerensis*) whales in the Southern Ocean as a planning tool for seismic surveys. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **91**, 101–114.

Bonsell, C. & Dunton, K.H. (2018) Long-term patterns of benthic irradiance and kelp production in the central Beaufort sea reveal implications of warming for Arctic inner shelves. *Progress in Oceanography*, **162**, 160–170.

Bosch, I., Beauchamp, K.A., Steele, M.E., & Pearse, J.S. (1987) Development, metamorphosis, and seasonal abundance of embryos and larvae of the antarctic sea urchin *Sterechinus neumayeri*. *The Biological bulletin*, **173**, 126–135.

Botta-Dukát, Z. & Czúcz, B. (2016) Testing the ability of functional diversity indices to detect trait convergence and divergence using individual-based simulation. *Methods in Ecology and Evolution*, **7**, 114–126.

Bouchet, P., Lozouet, P., Maestrati, P., & Heros, V. (2002) Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biological Journal of the Linnean Society*, **75**, 421–436.

Bowden, D. (2005) Seasonality of recruitment in Antarctic sessile marine benthos. *Marine Ecology Progress Series*, **297**, 101–118.

Boyd, P.W., Jickells, T., Law, C.S., et al. (2007) Mesoscale Iron Enrichment Experiments 1993-2005: Synthesis and Future Directions. *Science*, **315**, 612–617.

Bracegirdle, T.J., Connolley, W.M., & Turner, J. (2008) Antarctic climate change over the twenty first century. *Journal of Geophysical Research*, **113**, 1–13.

Bracegirdle, T.J., Shuckburgh, E., Sallee, J.-B., Wang, Z., Meijers, A.J.S., Bruneau, N., Phillips, T., & Wilcox, L.J. (2013) Assessment of surface winds over the Atlantic, Indian, and Pacific Ocean sectors of the Southern Ocean in CMIP5 models: historical bias, forcing response, and state dependence: CMIP5 Southern Ocean surface winds. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **118**, 547–562.

Brandt, A. (2005) Evolution of Antarctic biodiversity in the context of the past: the importance of the Southern Ocean deep sea. *Antarctic Science*, **17**, 509–521.

Brandt, A., De Broyer, C., De Mesel, I., Ellingsen, K., Gooday, A.., Hilbig, B., Linse, K., Thomson, M.R.., & Tyler, P.. (2007a) The biodiversity of the deep Southern Ocean benthos. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **362**, 39–66.

Brandt, A., Gooday, A.J., Brandão, S.N., et al. (2007b) First insights into the biodiversity and biogeography of the Southern Ocean deep sea. *Nature*, **447**, 307–311.

Brandt, A., Van de Putte, A.P., & Griffiths, H.. (2014) Southern Ocean deep-sea biodiversity and biogeography. *Biogeographic atlas of the Southern Ocean* pp. 233–239. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, SCAR.

Brayard, A., Escarguel, G., & Bucher, H. (2007) The biogeography of Early Triassic ammonoid faunas: Clusters, gradients, and networks. *Geobios*, **40**, 749–765.

Breiman, L. (2001) Random forests. *Machine learning*, **45**, 5–32.

Brey, T. (1991) Population dynamics of *Sterechinus antarcticus* (Echinodermata: Echinoidea) on the Weddell Sea shelf and slope, Antarctica. *Antarctic Science*, **3**, 51–256.

Brey, T. & Gutt, J. (1991) The genus Sterechinus (Echinodermata: Echinoidea) on the Weddell Sea shelf and slope (Antarctica): distribution, abundance and biomass. *Polar Biology*, **11**, 227–232.

Brey, T., Pearse, J., Basch, L., McClintock, J., & Slattery, M. (1995) Growth and production of *Sterechinus neumayeri* (Echinoidea: Echinodermata) in McMurdo Sound, Antarctica. *Marine Biology*, **124**, 279–292.

Briggs, J.C. & Bowen, B.W. (2012) A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions: Marine biogeographic provinces. *Journal of Biogeography*, **39**, 12–30.

Brockington, S. & Clarke, A. (2001) The relative influence of temperature and food on the metabolism of a marine invertebrate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **258**, 87–99.

Brockington, S., Clarke, A., & Chapman, A. (2001) Seasonality of feeding and nutritional status during the austral winter in the Antarctic sea urchin *Sterechinus neumayeri*. *Marine Biology*, **139**, 127–138.

Brockington, S. & Peck, L. (2001) Seasonality of respiration and ammonium excretion in the Antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri*. *Marine Ecology Progress Series*, **219**, 159–168.

Brown, J.H. (1995) *Macroecology.* University of Chicago Press,

Brown, J.H. (1999) Macroecology: Progress and Prospect. *Oikos*, **87**, 3.

Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., & West, G.B. (2004a) Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.

Brown, K.M., Fraser, K.P.P., Barnes, D.K.A., & Peck, L.S. (2004b) Links between the structure of an Antarctic shallow-water community and ice-scour frequency. *Oecologia*, **141**, 121–129.

Browne, M.A., Crump, P., Niven, S.J., Teuten, E., Tonkin, A., Galloway, T., & Thompson, R. (2011) Accumulation of microplastic on shorelines woldwide: sources and sinks. *Environmental science & technology*, **45**, 9175–9179.

Buck, M. & Hamilton, C. (2011) The Nagoya Protocol on Access to Genetic Resources and the Fair and Equitable Sharing of Benefits Arising from their Utilization to the Convention on Biological Diversity. *Review of European Community & International Environmental Law*, **20**, 47–61.

Buckley, L.B. (2010) The range implications of lizard traits in changing environments. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 452–464.

Buckley, L.B., Urban, M.C., Angilletta, M.J., Crozier, L.G., Rissler, L.J., & Sears, M.W. (2010) Can mechanism inform species' distribution models?: Correlative and mechanistic range models. *Ecology Letters*, **13**, 1041–1054.

Buckley, L.B., Waaser, S.A., MacLean, H.J., & Fox, R. (2011) Does including physiology improve species distribution model predictions of responses to recent climate change? *Ecology*, **92**, 2214–2221.

Buffon, G.L.L. (1761) *Histoire naturelle générale.* Paris.

Busby, J. (1991) BIOCLIM-a bioclimate analysis and prediction system. *Plant protection quarterly (Australia)*, .

Byrne, M. (2010) Impact of climate change stressors on marine invertebrate life histories with a focus on the Mollusca and Echinodermata. *Climate alert: climate change monitoring and strategy. University of Sydney Press, Sydney*, 142–185.

Byrne, M., Gall, M., Wolfe, K., & Agüera, A. (2016) From pole to pole: the potential for the Arctic seastar Asterias amurensis to invade a warming Southern Ocean. *Global Change Biology*, **22**, 3874–3887.

Byrne, M., Ho, M.A., Koleits, L., Price, C., King, C.K., Virtue, P., Tilbrook, B., & Lamare, M. (2013) Vulnerability of the calcifying larval stage of the Antarctic sea urchin *Sterechinus neumayeri* to near-future ocean acidification and warming. *Global Change Biology*, **19**, 2264–2275.

Bystriakova, N., Peregrym, M., Erkens, R.H., Bezsmertna, O., & Schneider, H. (2012) Sampling bias in geographic and environmental space and its effect on the predictive power of species distribution models. *Systematics and biodiversity*, **10**, 305–315.

Cabral, J.S. & Kreft, H. (2012) Linking ecological niche, community ecology and biogeography: insights from a mechanistic niche model. *Journal of Biogeography*, **39**, 2212–2224.

Cacciapaglia, C. & van Woesik, R. (2018) Marine species distribution modelling and the effects of genetic isolation under climate change. *Journal of Biogeography*, **45**, 154–163.

Calabrese, J.M., Certain, G., Kraan, C., & Dormann, C.F. (2014) Stacking species distribution models and adjusting bias by linking them to macroecological models. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 99–112.

de Candolle, A.L.P.P. (1855) *Géographie botanique raisonnée.* Imprimerie de L. Martinet,

Casini, M., Hjelm, J., Molinero, J.-C., Lovgren, J., Cardinale, M., Bartolino, V., Belgrano, A., & Kornilovs, G. (2009) Trophic cascades promote threshold-like shifts in pelagic marine ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 197–202.

Casini, M., Lovgren, J., Hjelm, J., Cardinale, M., Molinero, J.-C., & Kornilovs, G. (2008) Multi-level trophic cascades in a heavily exploited open marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, 1793–1801.

CBD (1992) Convention on biological diversity.

CCAMLR (2009a) CCAMLR VME Taxa Classification Guide 2009. .

CCAMLR (2009b) Conservation Measure 91 - 03. .

CCAMLR (2013a) Proposal for a conservation measure establishing an East Antarctic Representative System of Marine Protected Areas. Paper submitted by Australia, France and the European Union. *CCAMLR-XXXII/34 Rev 1*, .

CCAMLR (2013b) Proposal for a conservation measure establishing an East Antarctic Representative System of Marine Protected Areas. Paper submitted by Australia, France and the European Union. CCAMLR-XXXII/34 Rev 1. *CCAMLR-XXXII/34*, .

CCAMLR (2016) Conservation Measure 91-05 (2016) Ross Sea region marine protected area. CCAMLR-XXXV/25 Rev. 1. .

Ceia-Hasse, A., Sinervo, B., Vicente, L., & Pereira, H.M. (2014) Integrating ecophysiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, **37**, 679–688.

Cheng, C.. & William, H.. (2007) Molecular ecophysiology of Antarctic notothenioid fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **362**, 2215–2232.

Cheung, W.W.L., Dunne, J., Sarmiento, J.L., & Pauly, D. (2011) Integrating ecophysiology and plankton dynamics into projected maximum fisheries catch potential under climate change in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, **68**, 1008–1018.

Cheung, W.W.L., Lam, V.W.Y., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R., & Pauly, D. (2009) Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries*, **10**, 235–251.

Chiantore, M., Cattaneo-Vietti, R., Elia, L., Guidetti, M., & Antonini, M. (2002) Reproduction and condition of the scallop *Adamussium colbecki* (Smith 1902), the sea-urchin *Sterechinus neumayeri* (Meissner 1900) and the sea-star *Odontaster validus* (Koehler 1911) at Terra Nova Bay (Ross Sea): different strategies related to inter-annual variations in food availability. 5.

Chiba, S., Batten, S., Sasaoka, K., Sasai, Y., & Sugisaki, H. (2012) Influence of the Pacific Decadal Oscillation on phytoplankton phenology and community structure in the western North Pacific. *Geophysical Research Letters*, **39**, .

Child, C.A. (1995) *Antarctic and Subantarctic Pycnogonida: Nymphonidae, Colossendeidae, Rhynchothoraxidae, Pycnogonidae, Endeididae, and Callipallenidae.* American Geophysical Union,

Christie, M.R., Tissot, B.N., Albins, M.A., Beets, J.P., Jia, Y., Ortiz, D.M., Thompson, S.E., & Hixon, M.A. (2010) Larval connectivity in an effective network of marine protected areas. *PloS one*, **5**, e15715.

Clark, D., Lamare, M., & Barker, M. (2009) Response of sea urchin pluteus larvae (Echinodermata: Echinoidea) to reduced seawater pH: a comparison among a tropical, temperate, and a polar species. *Marine biology*, **156**, 1125–1137.

Clark, H.L.K. (1925) *A catalogue of the recent sea-urchins (Echinoidea) in the collection of the British Museum (Natural History).* Oxford Univ. Press, London.

Clarke, A., Aronson, R.B., Crame, J.A., Gili, J.-M., & Blake, D.B. (2004) Evolution and diversity of the benthic fauna of the Southern Ocean continental shelf. *Antarctic Science*, **16**, 559–568.

Clarke, A., Barnes, D.K., & Hodgson, D.A. (2005) How isolated is Antarctica? *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 1–3.

Clarke, A. & Crame, J.A. (1989) The origin of the Southern Ocean marine fauna. *Geological Society, London, Special Publications*, **47**, 253–268.

Clarke, A. & Gaston, K.J. (2006) Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 2257–2266.

Clarke, A., Griffiths, H.J., Barnes, D.K.A., Meredith, M.P., & Grant, S.M. (2009) Spatial variation in seabed temperatures in the Southern Ocean: Implications for benthic ecology and biogeography. *Journal of Geophysical Research*, **114**, 1–11.

Clarke, A., Griffiths, H.J., Linse, K., Barnes, D.K.A., & Crame, J.A. (2007) How well do we know the Antarctic marine fauna? A preliminary study of macroecological and biogeographical patterns in Southern Ocean gastropod and bivalve molluscs: How well do we know the Antarctic marine fauna? *Diversity and Distributions*, **13**, 620–632.

Clarke, A. & Johnston, I.A. (1996) Evolution and adaptive radiation of antarctic fishes. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 212–218.

Clarke, A. & Johnston, N.M. (2003) Antarctic marine benthic diversity. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review, Volume 41* pp. 55–57. CRC Press, London, UK.

Claudet, J. (2011) *Marine Protected Areas: A Multidisciplinary Approach.* Cambridge University Press,

Cole, M., Lindeque, P., Fileman, E., Halsband, C., Goodhead, R., Moger, J., & Galloway, T.S. (2013) Microplastic ingestion by zooplankton. *Environmental science & technology*, **47**, 6646–6655.

Collard, M., De Ridder, C., David, B., Dehairs, F., & Dubois, P. (2015) Could the acid–base status of Antarctic sea urchins indicate a better-than-expected resilience to near-future ocean acidification? *Global change biology*, **21**, 605–617.

Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., et al. (2013) Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. IPCC Working Group I Contribution to AR5* pp. 1029–1136. Cambridge UK.

Colwell, R.K. & Lees, D.C. (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. **15**, 7.

Comiso, J.C., Kwok, R., Martin, S., & Gordon, A.L. (2011) Variability and trends in sea ice extent and ice production in the Ross Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **116**, .

Comiso, J.C., Parkinson, C.L., Gersten, R., & Stock, L. (2008) Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. *Geophysical Research Letters*, **35**, .

Commonwealth of Australia (2014) Heard Island and McDonald Islands Marine Reserve Management Plan 2014-2024. 99.

Connell, J.H. (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, **42**, 710–723.

Constable, A.J., Melbourne-Thomas, J., Corney, S.P., et al. (2014) Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Global Change Biology*, **20**, 3004–3025.

Costa, G.C., Nogueira, C., Machado, R.B., & Colli, G.R. (2010) Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: a field evaluation in a biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 883–899.

Costello, M.J., Tsai, P., Wong, P.S., Cheung, A.K.L., Basher, Z., & Chaudhary, C. (2017) Marine biogeographic realms and species endemicity. *Nature Communications*, **8**, 1057.

Cowart, D.A., Ulrich, P.N., Miller, D.C., & Marsh, A.G. (2009) Salinity sensitivity of early embryos of the Antarctic sea urchin, *Sterechinus neumayeri*. *Polar Biology*, **32**, 435–441.

Crowley, T.J. & Kim, K.-Y. (1996) Comparison of proxy records of climate change and solar forcing. *Geophysical Research Letters*, **23**, 359–362.

Cummings, V., Hewitt, J., Van Rooyen, A., Currie, K., Beard, S., Thrush, S., Norkko, J., Barr, N., Heath, P., Halliday, N.J., Sedcole, R., Gomez, A., McGraw, C., & Metcalf, V. (2011) Ocean Acidification at High Latitudes: Potential Effects on Functioning of the Antarctic Bivalve *Laternula elliptica*. *PLoS ONE*, **6**, e16069.

Cunningham, S.A. (2003) Transport and variability of the Antarctic Circumpolar Current in Drake Passage. *Journal of Geophysical Research*, **108**, .

Dalleau, M., Andréfouët, S., Wabnitz, C.C.C., Payri, C., Wantiez, L., Pichon, M., Friedman, K., Vigliola, L., & Benzoni, F. (2010) Use of Habitats as Surrogates of Biodiversity for Efficient Coral Reef Conservation Planning in Pacific Ocean Islands. *Conservation Biology*, **24**, 541–552.

Darwin, C. (1859) *On the origin of species, 1859.* Routledge,

Davenport, J. (2001) Meltwater effects on intertidal Antarctic limpets, *Nacella concinna*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **81**, 643–649.

David, B., Choné, T., Festeau, A., Mooi, R., & De Ridder, C. (2005a) Biodiversity of Antarctic echinoids: a comprehensive and interactive database. *Scientia Marina*, **69**, 201–203.

David, B., Choné, T., Mooi, R., & de Ridder, C. (2005b) *Antarctic echinoidea.* ARG Gantner, Liechtenstein.

David, B. & Mooi, R. (1990) An echinoid that "gives birth": morphology and systematics of a new Antarctic species, *Urechinus mortenseni* (Echinodermata, Holasteroida). *Zoomorphology*, **110**, 75–89.

David, B. & Saucède, T. (2015) *Biodiversity of the Southern Ocean.* Elsevier, Oxford, UK.

David, B., Saucède, T., Chenuil, A., Steimetz, E., & De Ridder, C. (2016) The taxonomic challenge posed by the Antarctic echinoids *Abatus bidens* and *Abatus cavernosus* (Schizasteridae, Echinoidea). *Polar Biology*, **39**, 897–912.

De Broyer, C. (1977) Analysis of the gigantism and dwarfness of Antarctic and Subantarctic Gammaridean Amphipoda. 327–334.

De Broyer, C., Clarke, A., Koubbi, P., Pakhomov, E., Scott, F., Vanden Berghe, E., & Danis, B. (2017) Register of Antarctic Marine Species (RAMS). Available at http://www.marinespecies.org/rams/ (26/09/2018). .

De Broyer, C. & Danis, B. (2011) How many species in the Southern Ocean? Towards a dynamic inventory of the Antarctic marine species. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **58**, 5–17.

De Broyer, C., Koubbi, P., Griffiths, H.., Raymond, B., d' Udekem d'Acoz, C., Van de Putte, A.P., Danis, B., David, B., Grant, S.M., Gutt, J., Held, C., Hosie, G., Huettmann, F., Post, A.L., & Ropert-Coudert, Y. (2014) *Biogeographic atlas of the Southern Ocean.* Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, SCAR.

De Candolle, A. (1855) *Géographie botanique raisonnée ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle.* V. Masson,

De Quatrefages, A. (1867) Histoire Naturelle des Annelés marins et d'eau douce. Annélides et Gephyriens. *Journal of Cell Science*, **2**, 35–48.

De Ridder, C. (1982) Food and feeding mechanisms: Echinoidea. *Echinoderm nutrition*, 57–115.

Delmas, R., Chauzy, S., & Verstraete, J.M. (2014) *Atmosphère, océan et climat.* Humensis

Delord, K., Barbraud, C., Bost, C.-A., Deceuninck, B., Lefebvre, T., Lutz, R., Micol, T., Phillips, R.A., Trathan, P.N., & Weimerskirch, H. (2014) Areas of importance for seabirds tracked from French southern territories, and recommendations for conservation. *Marine Policy*, **48**, 1–13.

Dettai, A., Adamowizc, S.J., Allcock, L., et al. (2011) DNA barcoding and molecular systematics of the benthic and demersal organisms of the CEAMARC survey. *Polar Science*, **5**, 298–312.

Díaz, A., Féral, J.-P., David, B., Saucède, T., & Poulin, E. (2011) Evolutionary pathways among shallow and deep-sea echinoids of the genus Sterechinus in the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **58**, 205–211.

Díaz, A., Gérard, K., González-Wevar, C., Maturana, C., Féral, J.-P., David, B., Saucède, T., & Poulin, E. (2018) Genetic structure and demographic inference of the regular sea urchin *Sterechinus neumayeri* (Meissner, 1900) in the Southern Ocean: The role of the last glaciation. *PloS one*, **13**, e0197611.

Diaz, R.J. (2001) Overview of Hypoxia around the World. *Journal of Environment Quality*, **30**, 275.

Dislich, C., Johst, K., & Huth, A. (2010) What enables coexistence in plant communities? Weak versus strong species traits and the role of local processes. *Ecological Modelling*, **221**, 2227–2236.

Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013) Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, **36**, 27–46.

Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W.D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P.R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F.M., & Wilson, R. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, **30**, 609–628.

Dormann, C.F., Purschke, O., Márquez, J.R.G., Lautenbach, S., & Schröder, B. (2008) Components of uncertainty in species distribution analysis: a case study of the great grey shrike. *Ecology*, **89**, 3371–3386.

Dormann, C.F., Schymanski, S.J., Cabral, J., Chuine, I., Graham, C., Hartig, F., Kearney, M., Morin, X., Römermann, C., Schröder, B., & Singer, A. (2012) Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy: Bridging the correlation-process dichotomy. *Journal of Biogeography*, **39**, 2119–2131.

Douglass, L.L., Turner, J., Grantham, H.S., Kaiser, S., Constable, A., Nicoll, R., Raymond, B., Post, A., Brandt, A., & Beaver, D. (2014) A Hierarchical Classification of Benthic Biodiversity and Assessment of Protected Areas in the Southern Ocean. *PLoS ONE*, **9**, e100551.

Downey, R.V., Griffiths, H.J., Linse, K., & Janussen, D. (2012) Diversity and Distribution Patterns in High Southern Latitude Sponges. *PLoS ONE*, **7**, e41672.

Duarte, C.M. (2009) Coastal eutrophication research: a new awareness. *Hydrobiologia*, **629**, 263–269.

Dubuis, A., Pottier, J., Rion, V., Pellissier, L., Theurillat, J.-P., & Guisan, A. (2011) Predicting spatial patterns of plant species richness: a comparison of direct macroecological and species stacking modelling approaches. *Diversity and Distributions*, **17**, 1122–1131.

Duhamel, G. & Hautecoeur, M. (2009) Biomass, abundance and distribution of fish in the Kerguelen Islands EEZ (CCAMLR statistical division 58.5.1). *CCAMLR Science*, **16**, 1–32.

Duhamel, G., Hulley, P.-A., Causse, R., Koubbi, P., Vacchi, M., Pruvost, P., Vigetta, S., Irisson, J.-O., Mormede, S., & Belchier, M. (2014) Biogeographic patterns of fish. *Biogeographic atlas of the Southern Ocean* Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, SCAR.

Duprat, L.P.A.M., Bigg, G.R., & Wilton, D.J. (2016) Enhanced Southern Ocean marine productivity due to fertilization by giant icebergs. *Nature Geoscience*, **9**, 219–221.

Durante, L.M., Cruz, I.C.S., & Lotufo, T.M.C. (2018) The effect of climate change on the distribution of a tropical zoanthid (*Palythoa caribaeorum*) and its ecological implications. *PeerJ*, **6**, e4777.

Eastman, J. (2000) Fishes on the Antarctic continental shelf: evolution of a marine species flock? *Journal of Fish Biology*, **57**, 84–102.

Eastman, J.T. (2013) *Antarctic fish biology: evolution in a unique environment.* Academic Press,

Eastman, J.T. & Clarke, A. (1998) A comparison of adaptive radiations of Antarctic fish with those of non Antarctic fish. *Fishes of Antarctica* pp. 3–26. Springer, Milan.

Edgar, G.J., Stuart-Smith, R.D., Willis, T.J., et al. (2014) Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, **506**, 216–220.

Edwards, M., Beaugrand, G., Johns, A.W.G., Licandro, P., McQuatters-Gollop, A., & Reid, P.C. (2009) Ecological status report: results from the CPR survey 2009. *SAHFOS Tech Rep*, **7**, 1–8.

Edwards, M. & Richardson, A.J. (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, **430**, 881–884.

Ekman, S. (1953) *Zoogeography of the sea.* Sidgwick and Jackson,

Elith, J. & Graham, C.H. (2009) Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, **32**, 66–77.

Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., & Lehmann, A. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129–151.

Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. (2010) The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 330–342.

Elith, J. & Leathwick, J.R. (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 677–697.

Elith, J., Leathwick, J.R., & Hastie, T. (2008) A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 802–813.

Elton, C.S. (1927) *Animal ecology.* University of Chicago Press, Chicago, USA.

Elzhov, T.V., Mullen, K.M., Spiess, A.-N., & Bolker, B. (2013) *minpack. lm: R interface to the Levenberg-Marquardt nonlinear least-squares algorithm found in MINPACK, plus support for bounds. R package version 1.1-8.*

Ericson, J.A., Ho, M.A., Miskelly, A., King, C.K., Virtue, P., Tilbrook, B., & Byrne, M. (2012) Combined effects of two ocean change stressors, warming and acidification, on fertilization and early development of the Antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri*. *Polar Biology*, **35**, 1027–1034.

Erlandsson, J. & McQuaid, C.D. (2004) Spatial structure of recruitment in the mussel *Perna perna* at local scales: effects of adults, algae and recruit size. *Marine Ecology Progress Series*, **267**, 173–185.

Erlandsson, J., McQuaid, C.D., & Kostylev, V.E. (2005) Contrasting spatial heterogeneity of sessile organisms within mussel (*Perna perna L.*) beds in relation to topographic variability. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **314**, 79–97.

Evans, T.G., Diamond, S.E., & Kelly, M.W. (2015) Mechanistic species distribution modelling as a link between physiology and conservation. *Conservation physiology*, **3**, 1–16.

Exon, N., Kennett, J., Malone, M., et al. (2002) Drilling reveals climatic consequences of Tasmanian Gateway Opening. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, **83**, 253.

Fabri-Ruiz, S., Danis, B., David, B., & Saucède, T. (2018) Can we generate robust species distribution models at the scale of the Southern Ocean? *Diversity and Distributions*, **0**, 1–17.

Fabri-Ruiz, S., Saucède, T., Danis, B., & David, B. (2017) Southern Ocean Echinoids database – An updated version of Antarctic, Sub-Antarctic and cold temperate echinoid database. *ZooKeys*, 1–20.

Farrell, P. & Nelson, K. (2013) Trophic level transfer of microplastic: *Mytilus edulis* (L.) to *Carcinus maenas* (L.). *Environmental Pollution*, **177**, 1–3.

Feng, X. & Papeş, M. (2017) Physiological limits in an ecological niche modeling framework: A case study of water temperature and salinity constraints of freshwater bivalves invasive in USA. *Ecological Modelling*, **346**, 48–57.

Feng, Z., Ji, R., Ashjian, C., Campbell, R., & Zhang, J. (2018) Biogeographic responses of the copepod *Calanus glacialis* to a changing Arctic marine environment. *Global Change Biology*, **24**, e159–e170.

Féral, J.-P., Saucède, T., Poulin, E., Marschal, C., Marty, G., Roca, J.-C., Motreuil, S., & Beurier, J.-P. (2016) PROTEKER: implementation of a submarine observatory at the Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Underwater Technology*, **34**, 3–10.

Ferrier, S. & Guisan, A. (2006) Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 393–404.

Ferrier, S., Manion, G., Elith, J., & Richardson, K. (2007) Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions*, **13**, 252–264.

Fisher, H.J. (2002) Macroecology: new, or biogeography revisited? *Nature*, **417**, 787.

Fithian, W., Elith, J., Hastie, T., & Keith, D.A. (2015) Bias correction in species distribution models: pooling survey and collection data for multiple species. *Methods in Ecology and Evolution*, **6**, 424–438.

Fitzpatrick, M.C. & Hargrove, W.W. (2009) The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 2255.

Flannery, E. & Przeslawski, R. (2015) Comparison of sampling methods to assess benthic marine biodiversity : Are spatial and ecological relationships consistent among sampling gear? 71.

Fletcher, S.E.M., Gruber, N., Jacobson, A.R., Doney, S.C., Dutkiewicz, S., Gerber, M., Follows, M., Joos, F., Lindsay, K., Menemenlis, D., Mouchet, A., Müller, S.A., & Sarmiento, J.L. (2006) Inverse estimates of anthropogenic CO_2 uptake, transport, and storage by the ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, **20**, 1–16.

Florides, G.A. & Christodoulides, P. (2009) Global warming and carbon dioxide through sciences. *Environment International*, **35**, 390–401.

Forbes, E. (1856) *Map of the distribution of marine life.*

Foster, S.D., Givens, G.H., Dornan, G.J., Dunstan, P.K., & Darnell, R. (2013) Modelling biological regions from multi-species and environmental data: Modelling regions of common profiles. *Environmetrics*, **24**, 489–499.

Foster, S.D., Hill, N.A., & Lyons, M. (2017) Ecological grouping of survey sites when sampling artefacts are present. *Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)*, **66**, 1031–1047.

Fourcade, Y., Engler, J.O., Rödder, D., & Secondi, J. (2014) Mapping Species Distributions with MAXENT Using a Geographically Biased Sample of Presence Data: A Performance Assessment of Methods for Correcting Sampling Bias. *PLoS ONE*, **9**, e97122.

Fraley, C. & Raftery, A.E. (2006) *MCLUST version 3: an R package for normal mixture modeling and model-based clustering.*

Franklin, J. (2013) Species distribution models in conservation biogeography: developments and challenges. *Diversity and Distributions*, **19**, 1217–1223.

Fraser, C.I., Kay, G.M., Plessis, M. du, & Ryan, P.G. (2017) Breaking down the barrier: dispersal across the Antarctic Polar Front. *Ecography*, **40**, 235–237.

Fraser, C.I., Morrison, A.K., Hogg, A.M., Macaya, E.C., van Sebille, E., Ryan, P.G., Padovan, A., Jack, C., Valdivia, N., & Waters, J.M. (2018) Antarctica's ecological isolation will be broken by storm-driven dispersal and warming. *Nature Climate Change*, **8**, 704–708.

Fratt, D.B. & Dearborn, J.H. (1984) Feeding biology of the Antarctic brittle star *Ophionotus victoriae* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Polar Biology*, **3**, 127–139.

Freeman, L.A., Kleypas, J.A., & Miller, A.J. (2013) Coral Reef Habitat Response to Climate Change Scenarios. *PLoS ONE*, **8**, e82404.

Friedlaender, A.S., Johnston, D.W., Fraser, W.R., Burns, J., Patrick N., H., & Costa, D.P. (2011) Ecological niche modeling of sympatric krill predators around Marguerite Bay, Western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **58**, 1729–1740.

Friedman, J.H. (1991) Multivariate adaptive regression splines. *The annals of statistics*, **19**, 1–67.

Gallego, R., Dennis, T.E., Basher, Z., Lavery, S., & Sewell, M.A. (2017) On the need to consider multiphasic sensitivity of marine organisms to climate change: a case study of the Antarctic acorn barnacle. *Journal of Biogeography*, **44**, 2165–2175.

Gaston, K. & Blackburn, T.M. (2008) *Pattern and Process in Macroecology.* Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–227.

Gattuso, J. (1998) Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification. *Global and Planetary Change*, **18**, 37–46.

Ghiglione, C., Alvaro, M.C., Piazza, P., Bowden, D., Griffiths, H.J., Carota, C., Nava, C.R., & Schiaparelli, S. (2017) Mollusc species richness and abundance from shelf to abyssal depths in the Ross Sea (Antarctica): the importance of fine-mesh-towed gears and implications for future sampling. *Polar Biology*, **40**, 1989–2000.

Gili, J., Rossi, S., Pagès, F., Orejas, C., Teixidó, N., López-González, P., & Arntz, W. (2006) A new trophic link between the pelagic and benthic systems on the Antarctic shelf. *Marine Ecology Progress Series*, **322**, 43–49.

Gill, T. (1885) The principles of zoogeography. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **2**, 1–23.

Gille, S. & Martinson, D. (2016) Temporal Changes in the Antarctic Circumpolar Current: Implications for the Antarctic Continental Shelves. *Oceanography*, **29**, 96–105.

Gille, S.T. (2002) Warming of the Southern Ocean since the 1950s. *Science*, **295**, 1275–1277.

Giovanelli, J.G.R., de Siqueira, M.F., Haddad, C.F.B., & Alexandrino, J. (2010) Modeling a spatially restricted distribution in the Neotropics: How the size of calibration area affects the performance of five presence-only methods. *Ecological Modelling*, **221**, 215–224.

Gladstone, W. (2007) Requirements for marine protected areas to conserve the biodiversity of rocky reef fishes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **17**, 71–87.

Gledhill, M. & Buck, K.N. (2012) The organic complexation of iron in the marine environment: a review. *Frontiers in microbiology*, **3**, 69.

Gogina, M., Glockzin, M., & Zettler, M.L. (2010) Distribution of benthic macrofaunal communities in the western Baltic Sea with regard to near-bottom environmental parameters. 1. Causal analysis. *Journal of Marine Systems*, **79**, 112–123.

González-Wevar, C.A., Hüne, M., Segovia, N.I., Nakano, T., Spencer, H.G., Chown, S.L., Saucède, T., Johnstone, G., Mansilla, A., & Poulin, E. (2017) Following the Antarctic Circumpolar Current: patterns and processes in the biogeography of the limpet Nacella (Mollusca: Patellogastropoda) across the Southern Ocean. *Journal of biogeography*, **44**, 861–874.

González-Wevar, C.A., Hüne, M., Segovia, N.I., Nakano, T., Spencer, H.G., Chown, S.L., Saucède, T., Johnstone, G., Mansilla, A., & Poulin, E. (2017) Following the Antarctic Circumpolar Current: patterns and processes in the biogeography of the limpet Nacella (Mollusca: Patellogastropoda) across the Southern Ocean. *Journal of Biogeography*, **44**, 861–874.

González-Wevar, C.A., Nakano, T., Cañete, J.I., & Poulin, E. (2010) Molecular phylogeny and historical biogeography of Nacella (Patellogastropoda: Nacellidae) in the Southern Ocean. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**, 115–124.

González-Wevar, C.A., Saucède, T., Morley, S.A., Chown, S.L., & Poulin, E. (2013) Extinction and recolonization of maritime Antarctica in the limpet *Nacella concinna* (Strebel, 1908) during the last glacial cycle: toward a model of Quaternary biogeography in shallow Antarctic invertebrates. *Molecular Ecology*, **22**, 5221–5236.

González-Wevar, C.A., Segovia, N.I., Rosenfeld, S., Ojeda, J., Hüne, M., Naretto, J., Saucède, T., Brickle, P., Morley, S., Féral, J.-P., Spencer, H.G., & Poulin, E. (2018) Unexpected absence of island endemics: Long-distance dispersal in higher latitude sub-Antarctic *Siphonaria* (Gastropoda: Euthyneura) species. *Journal of Biogeography*, **45**, 874–884.

Gotelli, N.J., Anderson, M.J., Arita, H.T., et al. (2009) Patterns and causes of species richness: a general simulation model for macroecology. *Ecology Letters*, **12**, 873–886.

Graham, C.H., Elith, J., Hijmans, R.J., Guisan, A., Peterson, A.T., & Loiselle, B.A. (2008) The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 239–247.

Grant, S. (2006) Bioregionalisation of the southern ocean : report of the Experts Workshop (Hobart, September 2006). .

Grant, S.M., Hill, S.L., Trathan, P.N., & Murphy, E.J. (2013) Ecosystem services of the Southern Ocean: trade-offs in decision-making. *Antarctic Science*, **25**, 603–617.

Griffiths, H.., Van de Putte, A.P., & Danis, B. (2014) Data distribution: Patterns and implications. *Biogeographic atlas of the Southern Ocean* Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, SCAR.

Griffiths, H.J., Arango, C.P., Munilla, T., & McInnes, S.J. (2011a) Biodiversity and biogeography of Southern Ocean pycnogonids. *Ecography*, **34**, 616–627.

Griffiths, H.J., Barnes, D.K.A., & Linse, K. (2009) Towards a generalized biogeography of the Southern Ocean benthos. *Journal of Biogeography*, **36**, 162–177.

Griffiths, H.J., Danis, B., & Clarke, A. (2011b) Quantifying Antarctic marine biodiversity: The SCAR-MarBIN data portal. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **58**, 18–29.

Griffiths, H.J., Meijers, A.J.S., & Bracegirdle, T.J. (2017) More losers than winners in a century of future Southern Ocean seafloor warming. *Nature Climate Change*, **7**, 749–754.

Grinnell, J. (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34**, 427–433.

Guerin, G.R., O'Connor, P.J., Sparrow, B., & Lowe, A.J. (2018) An ecological climate change classification for South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **142**, 70–85.

Guillaumot, C., Fabri-Ruiz, S., Martin, A., Eléaume, M., Danis, B., Féral, J.-P., & Saucède, T. (2018a) Benthic species of the Kerguelen Plateau show contrasting distribution shifts in response to environmental changes. *Ecology and Evolution*, **8**, 6210–6225.

Guillaumot, C., Martin, A., Eléaume, M., & Saucède, T. (2018b) Methods for improving species distribution models in data-poor areas: example of sub-Antarctic benthic species on the Kerguelen Plateau. *Marine Ecology Progress Series*, **594**, 149–164.

Guillaumot, C., Martin, A., Fabri-Ruiz, S., Eléaume, M., & Saucède, T. (2016) Echinoids of the Kerguelen Plateau – occurrence data and environmental setting for past, present, and future species distribution modelling. *ZooKeys*, **630**, 1–17.

Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993–1009.

Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N.E. (2017) *Habitat suitability and distribution models: with applications in R.* Cambridge University Press, UK.

Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J.B., et al. (2013) Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, **16**, 1424–1435.

Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*, **135**, 147–186.

Gutt, J. (2000) Some "driving forces" structuring communities of the sublittoral Antarctic macrobenthos. *Antarctic Science*, **12**, 97–313.

Gutt, J. (2001) On the direct impact of ice on marine benthic communities, a review. *Polar Biology*, **24**, 553–564.

Gutt, J. (2007) Antarctic macro-zoobenthic communities: a review and an ecological classification. *Antarctic Science*, **19**, 165.

Gutt, J. (2008) The expedition ANTARKTIS-XXIII/8 of the research vessel" Polarstern" in 2006/2007. 153.

Gutt, J. (2013) The expedition of the research vessel" Polarstern" to the Antarctic in 2013 (ANT-XXIX/3). 155.

Gutt, J., Barratt, I., Domack, E., et al. (2011) Biodiversity change after climate-induced ice-shelf collapse in the Antarctic. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **58**, 74–83.

Gutt, J., Bertler, N., Bracegirdle, T.J., Buschmann, A., Comiso, J., Hosie, G., Isla, E., Schloss, I.R., Smith, C.R., Tournadre, J., & Xavier, J.C. (2015) The Southern Ocean ecosystem under multiple climate change stresses - an integrated circumpolar assessment. *Global Change Biology*, **21**, 1434–1453.

Gutt, J., Hosie, G., & Stoddart, M. (2010) Marine life in the Antarctic. *Life in the World's Oceans: Diversity, Distribution, and Abundance* pp. 203–220. John Wiley & Sons, The University of Aberdeen, Scotland, UK.

Gutt, J., Isla, E., Bertler, A.N., et al. (2018) Cross-disciplinarity in the advance of Antarctic ecosystem research. *Marine Genomics*, **37**, 1–17.

Gutt, J., Isla, E., Bertler, A.N., Bodeker, G.E., Bracegirdle, T.J., Cavanagh, R.D., Comiso, J.C., Convey, P., Cummings, V., & De Conto, R. (2017) Cross-disciplinarity in the advance of Antarctic ecosystem research. *Marine genomics*, .

Gutt, J. & Piepenburg, D. (2003) Scale-dependent impact on diversity of Antarctic benthos caused by grounding of icebergs. *Marine Ecology Progress Series*, **253**, 77–83.

Gutt, J., Sirenko, B.I., Smirnov, I.S., & Arntz, W.E. (2004) How many macrozoobenthic species might inhabit the Antarctic shelf? *Antarctic Science*, **16**, 11–16.

Gutt, J. & Starmans, A. (2001) Quantification of iceberg impact and benthic recolonisation patterns in the Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biology*, **24**, 615–619.

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.S., Pierrat, B., Riddle, M.J., Saucède, T., Turner, J., Verde, C., Wang, Z., & Grimm, V. (2012) Correlative and dynamic species distribution modelling for ecological predictions in the Antarctic: a cross-disciplinary concept. *Polar Research*, **31**, 1–23.

Hall, A. & Visbeck, M. (2002) Synchronous Variability in the Southern Hemisphere Atmosphere, Sea Ice, and Ocean Resulting from the Annular Mode*. *Journal of Climate*, **15**, 3043–3057.

Hammer, C.U., Clausen, H.B., & Dansgaard, W. (1980) Greenland ice sheet evidence of post-glacial volcanism and its climatic impact. *Nature*, **288**, 230–235.

Hampe, A. (2014) Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 469–476.

Hardy, C., David, B., Rigaud, T., De Ridder, C., & Saucède, T. (2011) Ectosymbiosis associated with cidaroids (Echinodermata: Echinoidea) promotes benthic colonization of the seafloor in the Larsen Embayments, Western Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **58**, 84–90.

Harley, C.D.G., Randall Hughes, A., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L., & Williams, S.L. (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems: Climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, **9**, 228–241.

Hastie, T., Tibshirani, R., & Buja, A. (1994) Flexible discriminant analysis by optimal scoring. *Journal of the American statistical association*, **89**, 1255–1270.

Hastie, T.J. & Tibshirani, R.J. (1990) *Generalized additive models, volume 43 of Monographs on Statistics and Applied Probability.* Chapman & Hall, London.

Hauser, D.D.W., Laidre, K.L., Stern, H.L., Suydam, R.S., & Richard, P.R. (2018) Indirect effects of sea ice loss on summer-fall habitat and behaviour for sympatric populations of an Arctic marine predator. *Diversity and Distributions*, **24**, 791–799.

Haynes, D. & Johnson, J.E. (2000) Organochlorine, Heavy Metal and Polyaromatic Hydrocarbon Pollutant Concentrations in the Great Barrier Reef (Australia) Environment: a Review. *Marine Pollution Bulletin*, **41**, 267–278.

Hedgpeth, J.W. (1969) Introduction to Antarctic zoogeography. Distribution of selected groups of marine invertebrates in waters south of 35°S latitude. *Antarctic Map Folio Series 11* pp. 1–9. American Geographical Society, New York.

Heikkinen, R.K., Luoto, M., Araújo, M.B., Virkkala, R., Thuiller, W., & Sykes, M.T. (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, **30**, 751–777.

Heinze, C., Meyer, S., Goris, N., Anderson, L., Steinfeldt, R., Chang, N., Le Quéré, C., & Bakker, D.C.E. (2015) The ocean carbon sink – impacts, vulnerabilities and challenges. *Earth System Dynamics*, **6**, 327–358.

Held, C. & Wägele, J.W. (2005) Cryptic speciation in the giant Antarctic isopod *Glyptonotus antarcticus* (Isopoda: Valvifera: Chaetiliidae). *Scientia marina (Suppl. 2)*, **69**, 175–181.

Hellmer, H.H., Huhn, O., Gomis, D., & Timmermann, R. (2011) On the freshening of the northwestern Weddell Sea continental shelf. *Ocean Science*, **7**, 305–316.

Helm, K.P., Bindoff, N.L., & Church, J.A. (2010) Changes in the global hydrological-cycle inferred from ocean salinity: Hydrological cycle and ocean salinity. *Geophysical Research Letters*, **37**.

Hernandez, P.A., Graham, C.H., Master, L.L., & Albert, D.L. (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, **29**, 773–785.

Hétérier, V., David, B., De Ridder, C., & Rigaud, T. (2008) Ectosymbiosis is a critical factor in the local benthic biodiversity of the Antarctic deep sea. *Marine Ecology Progress Series*, **364**, 67–76.

Hibberd, T. (2016) *Describing and predicting the spatial distribution of benthic biodiversity in the sub-Antarctic and Antarctic.* University of Tasmania,

Hijmans, R.J. & van Etten, J. (2012) *raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0–12.*

Hijmans, R.J. & Graham, C.H. (2006) The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, **12**, 2272–2281.

Hilborn, R., Stokes, K., Maguire, J.-J., Smith, T., Botsford, L.W., Mangel, M., Orensanz, J., Parma, A., Rice, J., Bell, J., Cochrane, K.L., Garcia, S., Hall, S.J., Kirkwood, G.., Sainsbury, K., Stefansson, G., & Walters, C. (2004) When can marine reserves improve fisheries management? *Ocean & Coastal Management*, **47**, 197–205.

Hill, N.A., Foster, S.D., Duhamel, G., Welsford, D., Koubbi, P., & Johnson, C.R. (2017) Model-based mapping of assemblages for ecology and conservation management: A case study of demersal fish on the Kerguelen Plateau. *Diversity and Distributions*, **23**, 1216–1230.

Hirzel, A.H. & Le Lay, G. (2008) Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1372–1381.

Hogg, O.T., Huvenne, V.A.I., Griffiths, H.J., & Linse, K. (2018) On the ecological relevance of landscape mapping and its application in the spatial planning of very large marine protected areas. *Science of The Total Environment*, **626**, 384–398.

Hosie, G.., Fukuchi, M., & Kawaguchi, S. (2003) Development of the Southern Ocean Continuous Plankton Recorder survey. *Progress in Oceanography*, **58**, 263–283.

Hosie, G., Koubbi, P., Riddle, M., Ozouf-Costaz, C., Moteki, M., Fukuchi, M., Ameziane, N., Ishimaru, T., & Goffart, A. (2011) CEAMARC, the Collaborative East Antarctic Marine Census for the Census of Antarctic Marine Life (IPY # 53): An overview. *Polar Science*, **5**, 75–87.

von Humboldt, A. (1806) *Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse.*

Hunt, B.P.V. & Hosie, G.W. (2005) Zonal structure of zooplankton communities in the Southern Ocean South of Australia: results from a 2150km continuous plankton recorder transect. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **52**, 1241–1271.

Hunter, R.L. & Halanych, K.M. (2008) Evaluating Connectivity in the Brooding Brittle Star *Astrotoma agassizii* across the Drake Passage in the Southern Ocean. *Journal of Heredity*, **99**, 137–148.

Hutchinson, G.E. (1953) The Concept of Pattern in Ecology Author(s): G. Evelyn Hutchinson Reviewed work(s): *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **105**, 1–12.

Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks: Cold spring symposia on quantitative. *Biology*, **22**, 27–415.

Ingels, J., Vanreusel, A., Brandt, A., Catarino, A.I., David, B., De Ridder, C., Dubois, P., Gooday, A.J., Martin, P., Pasotti, F., & Robert, H. (2012) Possible effects of global environmental changes on Antarctic benthos: a synthesis across five major taxa. *Ecology and Evolution*, **2**, 453–485.

International Hydrographic Organization (1953) Limits of oceans and seas. 45.

International Hydrographic Organization (2000) Report of the International Hydrographic Organisation. Working Paper No. 57 (WP 57). 20th Session of the United Nations Group of Experts on Geographical Names. .

IPCC (2015) Climate change 2014: synthesis report. 169.

Jackson, J.B.C. (2001) Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science*, **293**, 629–637.

Jacob, U., Terpstra, S., & Brey, T. (2003) High-Antarctic regular sea urchins – the role of depth and feeding in niche separation. **26**, 99–104.

Jacobs, S.S. (2002) Freshening of the Ross Sea During the Late 20th Century. *Science*, **297**, 386–389.

Jacobs, S.S. & Giulivi, C.F. (2010) Large Multidecadal Salinity Trends near the Pacific–Antarctic Continental Margin. *Journal of Climate*, **23**, 4508–4524.

Jain, P.C. (1993) Greenhouse effect and climate change: scientific basis and overview. *Renewable Energy*, **3**, 403–420.

Jansen, J., Hill, N.A., Dunstan, P.K., McKinlay, J., Sumner, M.D., Post, A.L., Eléaume, M.P., Armand, L.K., Warnock, J.P., Galton-Fenzi, B.K., & Johnson, C.R. (2018) Abundance and richness of key Antarctic seafloor fauna correlates with modelled food availability. *Nature Ecology & Evolution*, **2**, 71–80.

Jarnevich, C.S., Stohlgren, T.J., Kumar, S., Morisette, J.T., & Holcombe, T.R. (2015) Caveats for correlative species distribution modeling. *Ecological Informatics*, **29**, 6–15.

Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M., & Hortal, J. (2008) Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, **14**, 885–890.

Jiménez-Valverde, A., Peterson, A.T., Soberón, J., Overton, J.M., Aragón, P., & Lobo, J.M. (2011) Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological invasions*, **13**, 2785–2797.

Johnson, R.H. (1910) *Determinate evolution in the color-pattern of the lady-beetles.* Carnegie Institution of Washington, Washington, D.C.

Johnston, M.R., Elmore, A.J., Mokany, K., Lisk, M., & Fitzpatrick, M.C. (2017) Field-measured variables outperform derived alternatives in Maryland stream biodiversity models. *Diversity and Distributions*, **23**, 1054–1066.

Jones, M.C. & Cheung, W.W.L. (2015) Multi-model ensemble projections of climate change effects on global marine biodiversity. *ICES Journal of Marine Science*, **72**, 741–752.

Jouzel, J., Masson-Delmotte, V., Cattani, O., et al. (2007) Orbital and Millennial Antarctic Climate Variability over the Past 800,000 Years. *Science*, **317**, 793–796.

Judson, O.P. (1994) The rise of the individual-based model in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 9–14.

Kaiser, S., Brandão, S.N., Brix, S., Barnes, D.K., Bowden, D.A., Ingels, J., Leese, F., Schiaparelli, S., Arango, C.P., & Badhe, R. (2013) Patterns, processes and vulnerability of Southern Ocean benthos: a decadal leap in knowledge and understanding. *Marine biology*, **160**, 2295–2317.

Kaiser, S., Griffiths, H.J., Barnes, D.K.A., Brandão, S.N., Brandt, A., & O'Brien, P.E. (2011) Is there a distinct continental slope fauna in the Antarctic? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **58**, 91–104.

Kapsenberg, L. & Hofmann, G.E. (2014) Signals of resilience to ocean change: high thermal tolerance of early stage Antarctic sea urchins (*Sterechinus neumayeri*) reared under present-day and future pCO_2 and temperature. *Polar Biology*, **37**, 967–980.

Kassambara, A. & Mundt, F. (2016) Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. *R package version*, **1** .

Kato, A., Ropert-Coudert, Y., & Naito, Y. (2002) Changes in Adélie penguin breeding populations in Lützow-Holm Bay, Antarctica, in relation to sea-ice conditions. *Polar Biology*, **25**, 934–938.

Kaufman, L. & Rousseeuw, P.J. (1990) Partitioning around medoids (program pam). *Finding groups in data: an introduction to cluster analysis*, 68–125.

Kearney, M. (2006) Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, **115**, 186–191.

Kearney, M. (2012) Metabolic theory, life history and the distribution of a terrestrial ectotherm. *Functional Ecology*, **26**, 167–179.

Kearney, M., Phillips, B.L., Tracy, C.R., Christian, K.A., Betts, G., & Porter, W.P. (2008) Modelling species distributions without using species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. *Ecography*, **31**, 423–434.

Kearney, M. & Porter, W. (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, **12**, 334–350.

Kearney, M. & Porter, W.P. (2004) Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, **85**, 3119–3131.

Kearney, M., Porter, W.P., Williams, C., Ritchie, S., & Hoffmann, A.A. (2009) Integrating biophysical models and evolutionary theory to predict climatic impacts on species' ranges: the dengue mosquito *Aedes aegypti* in Australia. *Functional Ecology*, **23**, 528–538.

Kearney, M.R., Wintle, B.A., & Porter, W.P. (2010) Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conservation Letters*, **3**, 203–213.

Keith, S.A., Webb, T.J., Böhning-Gaese, K., Connolly, S.R., Dulvy, N.K., Eigenbrod, F., Jones, K.E., Price, T., Redding, D.W., & Owens, I.P. (2012) What is macroecology? *Biology Letters*, **8**, 904–906.

Kennicutt, M.C., Chown, S.L., Cassano, J.J., Liggett, D., Massom, R., Peck, L.S., Rintoul, S.R., Storey, J.W.V., Vaughan, D.G., Wilson, T.J., & others (2014) Six priorities for Antarctic science. *Nature*, **512**, 23–25.

King, J. (2014) A resolution of the Antarctic paradox: Climate science. *Nature*, **505**, 491–492.

King, P.P. (1832) Description of the Cirrhipeda, Conchifera and Mollusca: In a Collection Formed by the Officers of HMS Adventure and Beagle Employed Between the Years 1826 and 1830 in Surveying the Southern Coasts of South America: Including the Straits of Magalhaens [sic] and the Coast of Tierra Del Fuego. *Zoological Journal,* **5**, 332–349.

Kirby, R.R. & Lindley, J.A. (2005) Molecular analysis of Continuous Plankton Recorder samples, an examination of echinoderm larvae in the North Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, **85**, 451–459.

Kissling, W.D., Dormann, C.F., Groeneveld, J., Hickler, T., Kühn, I., McInerny, G.J., Montoya, J.M., Römermann, C., Schiffers, K., Schurr, F.M., Singer, A., Svenning, J.-C., Zimmermann, N.E., & O'Hara, R.B. (2012) Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents: Modelling multispecies interactions. *Journal of Biogeography*, **39**, 2163–2178.

Knox, G.A. (1960) Littoral ecology and biogeography of the southern oceans. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **152**, 577–624.

Kock, K.-H. (2007) Antarctic Marine Living Resources – exploitation and its management in the Southern Ocean. *Antarctic Science*, **19**, 231.

Kooijman, B. (2010) *Dynamic energy budget theory for metabolic organisation.* Cambridge University Press, Cambridge UK.

Kooijman, S.A. (2014) Metabolic acceleration in animal ontogeny: an evolutionary perspective. *Journal of Sea Research*, **94**, 128–137.

Koubbi, P., Causse, R., Chazeau, C., Coste, G., Cotté, C., D'Ovidio, F., Delord, K., Duhamel, G., Forget, A., & Gasco, N. (2016a) Ecoregionalisation of the Kerguelen and Crozet islands oceanic zone. Part I: Introduction and Kerguelen oceanic zone. 32.

Koubbi, P., Mignard, C., Causse, R., Da Silva, O., Baudena, A., Bost, C., Cotte, C., d'Ovidio, F., Della Penna, A., & Delord, K. (2016b) Ecoregionalisation of the Kerguelen and Crozet islands oceanic zone. Part II: The Crozet oceanic zone. 50.

Koubbi, P., Moteki, M., Duhamel, G., Goarant, A., Hulley, P.-A., O'Driscoll, R., Ishimaru, T., Pruvost, P., Tavernier, E., & Hosie, G. (2011) Ecoregionalization of myctophid fish in the Indian

sector of the Southern Ocean: Results from generalized dissimilarity models. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **58**, 170–180.

Kroh, A. & Mooi, R. (2013) World echinoidea database. *Accessed through World Register of Marine Species*, .

Kuhn, M. (2010) *The caret package homepage.*

Kurihara, H. & Shirayama, Y. (2004) Effects of increased atmospheric CO_2 on sea urchin early development. *Marine Ecology Progress Series*, **274**, 161–169.

Kwock, R. & Rothrock, A. (2009) Decline in Arctic sea ice thickness from submarine and ICES at records: 1958–2008. *Geophysical Research Letters*, **36**, 1–5.

Lagabrielle, Y., Goddéris, Y., Donnadieu, Y., Malavieille, J., & Suarez, M. (2009) The tectonic history of Drake Passage and its possible impacts on global climate. *Earth and Planetary Science Letters*, **279**, 197–211.

Langdon, C. & Atkinson, M.J. (2005) Effect of elevated pCO_2 on photosynthesis and calcification of corals and interactions with seasonal change in temperature/irradiance and nutrient enrichment. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **110** .

Langdon, C., Takahashi, T., Sweeney, C., Chipman, D., Goddard, J., Marubini, F., Aceves, H., Barnett, H., & Atkinson, M.J. (2000) Effect of calcium carbonate saturation state on the calcification rate of an experimental coral reef. *Global Biogeochemical Cycles*, **14**, 639–654.

Lannuzel, D., Schoemann, V., De Jong, J., Tison, J.-L., & Chou, L. (2007) Distribution and biogeochemical behaviour of iron in the East Antarctic sea ice. *Marine Chemistry*, **106**, 18–32.

Lannuzel, D., Schoemann, V., de Jong, J., Pasquer, B., van der Merwe, P., Masson, F., Tison, J.-L., & Bowie, A. (2010) Distribution of dissolved iron in Antarctic sea ice: Spatial, seasonal, and inter-annual variability. *Journal of Geophysical Research*, **115** .

Lannuzel, D., Vancoppenolle, M., van der Merwe, P., de Jong, J., Meiners, K.M., Grotti, M., Nishioka, J., & Schoemann, V. (2016) Iron in sea ice: Review and new insights. *Elementa: Science of the Anthropocene*, **4**, 1–19.

Lauderdale, J.M. *On the role of the Southern Ocean in the global carbon cycle and atmospheric CO_2 change.* University of Southampton, UK.

Le Guen, C., Kato, A., Raymond, B., Barbraud, C., Beaulieu, M., Bost, C.-A., Delord, K., MacIntosh, A.J.J., Meyer, X., Raclot, T., Sumner, M., Takahashi, A., Thiebot, J.-B., & Ropert-Coudert, Y. (2018) Reproductive performance and diving behaviour share a common sea-ice concentration optimum in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Global Change Biology*, .

Leaper, R. & Miller, C. (2011) Management of Antarctic baleen whales amid past exploitation, current threats and complex marine ecosystems. *Antarctic Science*, **23**, 503–529.

Leathwick, J.R. & Austin, M.P. (2001) Competitive interactions between tree species in New Zealand's old-growth indigenous forests. *Ecology*, **82**, 2560–2573.

Leathwick, J.R., Snelder, T., Chadderton, W.L., Elith, J., Julian, K., & Ferrier, S. (2011) Use of generalised dissimilarity modelling to improve the biological discrimination of river and stream classifications. *Freshwater Biology*, **56**, 21–38.

Lee, H., Vanhove, S., Peck, L., & Vincx, M. (2001) Recolonisation of meiofauna after catastrophic iceberg scouring in shallow Antarctic sediments. *Polar Biology*, **24**, 918–925.

Legendre, P. (1993) Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? *Ecology*, **74**, 1659–1673.

Lenoir, S., Beaugrand, G., & Lecuyer, E. (2011) Modelled spatial distribution of marine fish and projected modifications in the North Atlantic Ocean: Niche modelling and biogeography. *Global Change Biology*, **17**, 115–129.

Leroy, B., Meynard, C.N., Bellard, C., & Courchamp, F. (2016) virtualspecies, an R package to generate virtual species distributions. *Ecography*, **39**, 599–607.

Lester, S., Halpern, B., Grorud-Colvert, K., Lubchenco, J., Ruttenberg, B., Gaines, S., Airamé, S., & Warner, R. (2009) Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, **384**, 33–46.

Lika, K., Kearney, M.R., Freitas, V., van der Veer, H.W., van der Meer, J., Wijsman, J.W., Pecquerie, L., & Kooijman, S.A. (2011a) The "covariation method" for estimating the parameters of the standard Dynamic Energy Budget model I: Philosophy and approach. *Journal of Sea Research*, **66**, 270–277.

Lika, K., Kearney, M.R., & Kooijman, S.A.L.M. (2011b) The "covariation method" for estimating the parameters of the standard Dynamic Energy Budget model II: Properties and preliminary patterns. *Journal of Sea Research*, **66**, 278–288.

Lindley, J., Gamble, J., & Hunt, H. (1995) A change in the zooplankton of the central North Sea (55° to 58° N):a possible consequence of changes in the benthos. *Marine Ecology Progress Series*, **119**, 299–303.

Linnaeus, C. (1767) *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.*

Linnaeus, C. von (1758) *Caroli Linnaei...Systema naturae per regna tria naturae :secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.* Impensis Direct. Laurentii Salvii, Holmiae :

Linse, K. (2006) Cruise Report; JR144, JR145, JR146, JR147 and JR149. 148.

Linse, K., Cope, T., Lörz, A.-N., & Sands, C. (2007) Is the Scotia Sea a centre of Antarctic marine diversification? Some evidence of cryptic speciation in the circum-Antarctic bivalve *Lissarca notorcadensis* (Arcoidea: Philobryidae). *Polar Biology*, **30**, 1059–1068.

Linse, K., De Broyer, C., & Koubbi, P. (2014) Bilvavia. *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean* pp. 126–128. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, SCAR.

Linse, K., Griffiths, H.J., Barnes, D.K.A., & Clarke, A. (2006) Biodiversity and biogeography of Antarctic and sub-Antarctic mollusca. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **53**, 985–1008.

Linse, K., Walker, L.J., & Barnes, D.K.A. (2008) Biodiversity of echinoids and their epibionts around the Scotia Arc, Antarctica. *Antarctic Science*, **20**, 227–244.

Lister, K.N., Lamare, M.D., & Burritt, D.J. (2010) Sea ice protects the embryos of the Antarctic sea urchin *Sterechinus neumayeri* from oxidative damage due to naturally enhanced levels of UV-B radiation. *Journal of Experimental Biology*, **213**, 1967–1975.

Lister, K.N., Lamare, M.D., & Burritt, D.J. (2015) Pollutant resilience in embryos of the Antarctic sea urchin *Sterechinus neumayeri* reflects maternal antioxidant status. *Aquatic toxicology (Amsterdam, Netherlands)*, **161**, 61–72.

Lobo, J.M. (2008) More complex distribution models or more representative data? *Biodiversity informatics*, **5**, 14–19.

Lobo, J.M. & Tognelli, M.F. (2011) Exploring the effects of quantity and location of pseudo-absences and sampling biases on the performance of distribution models with limited point occurrence data. *Journal for Nature Conservation*, **19**, 1–7.

Lockhart, S.J. (2006) *Molecular evolution, phylogenetics, and parasitism in Antarctic cidaroid echinoids.* University of California, Santa Cruz.

Loeb, V., Siegel, V., Holm-Hansen, O., Hewitt, R., Fraser, W., Trivelpiece, W., & Trivelpiece, S. (1997) Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature*, **387**, 897–900.

Lohrer, A.M., Cummings, V.J., & Thrush, S.F. (2013) Altered sea ice thickness and permanence affects benthic ecosystem functioning in coastal Antarctica. *Ecosystems*, **16**, 224–236.

Loiselle, B.A., Jørgensen, P.M., Consiglio, T., Jiménez, I., Blake, J.G., Lohmann, L.G., & Montiel, O.M. (2008) Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes? *Journal of Biogeography*, **35**, 105–116.

Lombard, A.T., Cowling, R.M., Pressey, R.L., & Rebelo, A.G. (2003) Effectiveness of land classes as surrogates for species in conservation planning for the Cape Floristic Region. *Biological Conservation*, **112**, 45–62.

Lombard, A.T., Reyers, B., Schonegevel, L.Y., Cooper, J., Smith-Adao, L.B., Nel, D.C., Froneman, P.W., Ansorge, I.J., Bester, M.N., & Tosh, C.A. (2007) Conserving pattern and process in the Southern Ocean: designing a marine protected area for the Prince Edward Islands. *Antarctic Science*, **19**, 39–54.

Longhurst, A., Sathyendranath, S., Platt, T., & Caverhill, C. (1995) An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research*, **17**, 1245–1271.

Longhurst, A.R. (2007) *Ecological geography of the sea.* Elsevier.

Loots, C., Koubbi, P., & Duhamel, G. (2007) Habitat modelling of *Electrona antarctica* (Myctophidae, Pisces) in Kerguelen by generalized additive models and geographic information systems. *Polar Biology*, **30**, 951–959.

Lusher, A.L., Mchugh, M., & Thompson, R.C. (2013) Occurrence of microplastics in the gastro-intestinal tract of pelagic and demersal fish from the English Channel. *Marine pollution bulletin*, **67**, 94–99.

Lüthi, D., Le Floch, M., Bereiter, B., Blunier, T., Barnola, J.-M., Siegenthaler, U., Raynaud, D., Jouzel, J., Fischer, H., Kawamura, K., & Stocker, T.F. (2008) High-resolution carbon dioxide concentration record 650,000–800,000 years before present. *Nature*, **453**, 379–382.

Mac Nally, R. (2000) Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: the distinction between–and reconciliation of–'predictive'and 'explanatory'models. *Biodiversity & Conservation*, **9**, 655–671.

Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., & Hornik, K. (2012) Cluster: cluster analysis basics and extensions. *R package version*, **1**, 56.

Mahowald, N.M., Baker, A.R., Bergametti, G., Brooks, N., Duce, R.A., Jickells, T.D., Kubilay, N., Prospero, J.M., & Tegen, I. (2005) Atmospheric global dust cycle and iron inputs to the ocean: Atmospheric iron deposition. *Global Biogeochemical Cycles*, **19**, 1–15.

Mammola, S. & Leroy, B. (2018) Applying species distribution models to caves and other subterranean habitats. *Ecography*, **41**, 1194–1208.

Manion, G., Lisk, M., Ferrier, S., Nieto-Lugilde, D., & Fitzpatrick, M.C. (2016) gdm: Functions for generalized dissimilarity modeling. *R package*.

Marinov, I., Gnanadesikan, A., Toggweiler, J.R., & Sarmiento, J.L. (2006) The Southern Ocean biogeochemical divide. *Nature*, **441**, 964–967.

Marsh, A.G., Leong, P.K., & Manahan, D.T. (1999) Energy metabolism during embryonic development and larval growth of an Antarctic sea urchin. *The Journal of experimental biology*, **202**, 2041–50.

Marsh, A.G., Maxson, R.E., & Manahan, D.T. (2001) High macromolecular synthesis with low metabolic cost in Antarctic sea urchin embryos. *Science (New York, N.Y.)*, **291**, 1950–2.

Marsh, C.J., Lewis, O.T., Said, I., & Ewers, R.M. (2010) Community-level diversity modelling of birds and butterflies on Anjouan, Comoro Islands. *Biological Conservation*, **143**, 1364–1374.

Martin, J.H. (1990) Glacial-interglacial CO2 change: The iron hypothesis. *Paleoceanography*, **5**, 1–13.

Mateo, R.G., Felicísimo, Á.M., & Muñoz, J. (2010) Effects of the number of presences on reliability and stability of MARS species distribution models: the importance of regional niche variation and ecological heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, **21**, 908–922.

Mayewski, P.A., Meredith, M.P., Summerhayes, C.P., Turner, J., Worby, A., Barrett, P.J., Casassa, G., Bertler, N.A., Bracegirdle, T., & Naveira Garabato, A.C. (2009) State of the Antarctic and Southern Ocean climate system. *Reviews of Geophysics*, **47**, 1–38.

McArthur, M.A., Brooke, B.P., Przeslawski, R., Ryan, D.A., Lucieer, V.L., Nichol, S., McCallum, A.W., Mellin, C., Cresswell, I.D., & Radke, L.C. (2010) On the use of abiotic surrogates to describe marine benthic biodiversity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **88**, 21–32.

McClintock, J. (1994) Trophic biology of antarctic shallow-water echinoderms. *Marine Ecology Progress Series*, **111**, 191–202.

McCullagh, P. & Nelder, J.A. (1989) *Generalized linear models.* CRC press.

McLachlan, G. & Peel, D. (2004) *Finite Mixture Models.* Wiley.

McLeod, D.J., Hosie, G.W., Kitchener, J.A., Takahashi, K.T., & Hunt, B.P. (2010) Zooplankton atlas of the Southern Ocean: the SCAR SO-CPR survey (1991–2008). *Polar Science*, **4**, 353–385.

McLeod, E., Salm, R., Green, A., & Almany, J. (2009) Designing marine protected area networks to address the impacts of climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **7**, 362–370.

van der Meer, J. (2006) An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of Sea Research*, **56**, 85–102.

Meijers, A.J.S., Shuckburgh, E., Bruneau, N., Sallee, J.-B., Bracegirdle, T.J., & Wang, Z. (2012) Representation of the Antarctic Circumpolar Current in the CMIP5 climate models and future changes under warming scenarios. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **117**, 1–38.

Meilland, J., Fabri-Ruiz, S., Koubbi, P., Monaco, C.L., Cotte, C., Hosie, G.W., Sanchez, S., & Howa, H. (2016) Planktonic foraminiferal biogeography in the Indian sector of the Southern Ocean: Contribution from CPR data. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **110**, 75–89.

Meineri, E., Deville, A.-S., Grémillet, D., Gauthier-Clerc, M., & Béchet, A. (2015) Combining correlative and mechanistic habitat suitability models to improve ecological compensation. *Biological Reviews*, **90**, 314–329.

Meissner, M. (1900) *Echinoideen.* L. Friedrichsen & Company.

Melzner, F., Gutowska, M.A., Langenbuch, M., Dupont, S., Lucassen, M., Thorndyke, M.C., & Bleich, M. (2009) Physiological basis for high CO2 tolerance in marine ectothermic animals: pre-adaptation through lifestyle and ontogeny? 19.

Menzies, R.J. & George, R.Y. (1968) Investigations of isopod crustaceans of Erebus Bay, McMurdo Sound. *Antarctic J. USA*, **3**, 129.

Mercado Casares, B., Soto Àngel, J.J., & Peña Cantero, Á.L. (2017) Towards a better understanding of Southern Ocean biogeography: new evidence from benthic hydroids. *Polar Biology*, **40**, 1975–1988.

Meredith, M.P. & King, J.C. (2005) Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20th century. *Geophysical Research Letters*, **32**, 1–5.

Merow, C., Smith, M.J., & Silander, J.A. (2013) A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, **36**, 1058–1069.

Michel, L.N., David, B., Dubois, P., Lepoint, G., & De Ridder, C. (2016) Trophic plasticity of Antarctic echinoids under contrasted environmental conditions. *Polar Biology*, **39**, 913–923.

Midgley, G.F., Davies, I.D., Albert, C.H., Altwegg, R., Hannah, L., Hughes, G.O., O'Halloran, L.R., Seo, C., Thorne, J.H., & Thuiller, W. (2010) BioMove – an integrated platform simulating the dynamic response of species to environmental change. *Ecography*, **33**, 612–616.

Midorikawa, T., Inoue, H.Y., Ishii, M., Sasano, D., Kosugi, N., Hashida, G., Nakaoka, S., & Suzuki, T. (2012) Decreasing pH trend estimated from 35-year time series of carbonate parameters in the Pacific sector of the Southern Ocean in summer. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **61**, 131–139.

Miller, D.G.M. (1991) Exploitation of Antarctic marine living resources: a brief history and a possible approach to managing the krill fishery. *South African Journal of Marine Science*, **10**, 321–339.

Moon, K.L., Chown, S.L., & Fraser, C.I. (2017) Reconsidering connectivity in the sub-Antarctic. *Biological Reviews*, **92**, 2164–2181.

Moore, J.K. & Abbott, M.R. (2002) Surface chlorophyll concentrations in relation to the Antarctic Polar Front: seasonal and spatial patterns from satellite observations. *Journal of Marine Systems*, **37**, 69–86.

Moran, A.L. & Woods, H.A. (2012) Why might they be giants? Towards an understanding of polar gigantism. *The Journal of Experimental Biology*, **215**, 1995–2002.

Moran, E.V. & Clark, J.S. (2011) Estimating seed and pollen movement in a monoecious plant: a hierarchical Bayesian approach integrating genetic and ecological data. *Molecular Ecology*, **20**, 1248–1262.

Moreau, C., Saucède, T., Jossart, Q., Agüera, A., Brayard, A., & Danis, B. (2017) Reproductive strategy as a piece of the biogeographic puzzle: a case study using Antarctic sea stars (Echinodermata, Asteroidea). *Journal of Biogeography*, **44**, 848–860.

Morelli, F. & Tryjanowski, P. (2015) No species is an island: testing the effects of biotic interactions on models of avian niche occupation. *Ecology and Evolution*, **5**, 759–768.

Morin, X. & Thuiller, W. (2009) Comparing niche-and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. *Ecology*, **90**, 1301–1313.

Mormède, S., Irisson, J.-O., & Raymond, B. (2014) Distribution Modelling. *Biogeographic atlas of the Southern Ocean* pp. 27–29. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, SCAR.

Morris, M., Stanton, B., & Neil, H. (2001) Subantarctic oceanography around New Zealand: Preliminary results from an ongoing survey. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **35**, 499–519.

Mortensen, T. (1909) *Die Echinoiden der Deutschen Südpolar Expedition 1901-1903. Deutsche Südpolar Expedition, G.* Reimer imprint Berlin 11,

de Moura Barboza, C.A., de Moura, R.B., Lanna, A.M., Oackes, T., & Campos, L.S. (2011) Echinoderms as clues to Antarctic- South American connectivity. *Oecologia Australis*, **15**, 86–110.

Moya, F., Saucède, T., & Manjón-Cabeza, M.E. (2012) Environmental control on the structure of echinoid assemblages in the Bellingshausen Sea (Antarctica). *Polar Biology*, **35**, 1343–1357.

Munilla, T. & Soler Membrives, A. (2009) Check-list of the pycnogonids from Antarctic and sub-Antarctic waters: zoogeographic implications. *Antarctic Science*, **21**, 99.

Munro, D.R., Lovenduski, N.S., Takahashi, T., Stephens, B.B., Newberger, T., & Sweeney, C. (2015) Recent evidence for a strengthening CO_2 sink in the Southern Ocean from carbonate system measurements in the Drake Passage (2002-2015): Strengthening Southern Ocean CO_2 sink. *Geophysical Research Letters*, **42**, 7623–7630.

Nachtsheim, D.A., Jerosch, K., Hagen, W., Plötz, J., & Bornemann, H. (2017) Habitat modelling of crabeater seals (*Lobodon carcinophaga*) in the Weddell Sea using the multivariate approach Maxent. *Polar Biology*, **40**, 961–976.

Nathan, R., Perry, G., Cronin, J.T., Strand, A.E., & Cain, M.L. (2003) Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos*, **103**, 261–273.

Nathan, R., Safriel, U.N., & Noy-Meir, I. (2001) Field Validation and Sensitivity Analysis of a Mechanistic Model for Tree Seed Dispersal by Wind. *Ecology*, **82**, 374–388.

Nghiem, S.V., Rigor, I.G., Perovich, D.K., Clemente-Colón, P., Weatherly, J.W., & Neumann, G. (2007) Rapid reduction of Arctic perennial sea ice. *Geophysical Research Letters*, **34**, .

Nolan, C.P. & Clarke, A. (1993) Growth in the bivalve *Yoldia eightsi* at Signy Island, Antarctica, determined from internal shell increments and calcium-45 incorporation. *Marine Biology*, **117**, 243–250.

Norkko, A., Thrush, S.F., Cummings, V.J., Gibbs, M.M., Andrew, N.L., Norkko, J., & Schwarz, A.-M. (2007) Trophic structure of coastal antarctic food webs associated with changes in sea ice and food supply. *Ecology*, **88**, 2810–2820.

O'Brien, P.E., Post, A., & Romey, R. (2009) Antarctic-wide Geomorphology as an aid to habitat mapping and locating Vulnerable Marine Ecosystems. Science Committee to the Commission of Antartctic Marine Living Resources (SC-CAMLR-XXVIII/10) Workshop on Vulnerable Marine Ecosystems. GeoScience Australia. Conference paper: WS-VME-09/10. .

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., & Wagner, H. (2011) vegan: Community ecology package. *R package version*, 117–118.

Olbers, D., Borowski, D., VöLker, C., & WöLff, J.-O. (2004) The dynamical balance, transport and circulation of the Antarctic Circumpolar Current. *Antarctic Science*, **16**, 439–470.

de Oliveira, G., Rangel, T.F., Lima-Ribeiro, M.S., Terribile, L.C., & Diniz-Filho, J.A.F. (2014) Evaluating, partitioning, and mapping the spatial autocorrelation component in ecological niche modeling: a new approach based on environmentally equidistant records. *Ecography*, **37**, 637–647.

Olivier, F. & Retière, C. (2006) How to leave or stay on the substratum when you can't swim? Evidence of the role of mucus thread secretion by postlarvae of *Pectinaria koreni* (Malmgren) in still water and flume experiments. *Aquatic Ecology*, **40**, 503–519.

Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., & Kassem, K.R. (2001) Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, **51**, 933.

Orsi, A.H., Whitworth, T., & Nowlin, W.D. (1995) On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **42**, 641–673.

Osborne, P.E. & Leitão, P.J. (2009) Effects of species and habitat positional errors on the performance and interpretation of species distribution models. *Diversity and Distributions*, **15**, 671–681.

Owens, H.L., Campbell, L.P., Dornak, L.L., Saupe, E.E., Barve, N., Soberón, J., Ingenloff, K., Lira-Noriega, A., Hensz, C.M., Myers, C.E., & Peterson, A.T. (2013) Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, **263**, 10–18.

Pace, D.A. & Manahan, D.T. (2007) Cost of protein synthesis and energy allocation during development of antarctic sea urchin embryos and larvae. *The Biological bulletin*, **212**, 115–29.

Pacifici, M., Foden, W.B., Visconti, P., Watson, J.E., Butchart, S.H., Kovacs, K.M., Scheffers, B.R., Hole, D.G., Martin, T.G., & Akcakaya, H.R. (2015) Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change*, **5**, 215.

Pagel, J. & Schurr, F.M. (2012) Forecasting species ranges by statistical estimation of ecological niches and spatial population dynamics. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 293–304.

Park, J., Kuzminov, F.I., Bailleul, B., Yang, E.J., Lee, S., Falkowski, P.G., & Gorbunov, M.Y. (2017) Light availability rather than Fe controls the magnitude of massive phytoplankton bloom in the Amundsen Sea polynyas, Antarctica: Light availability rather than Fe controls phytoplankton bloom. *Limnology and Oceanography*, **62**, 2260–2276.

Park, Y.-H., Charriaud, E., & Fieux, M. (1998) Thermohaline structure of the Antarctic surface water/winter water in the Indian sector of the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems*, **17**, 5–23.

Park, Y.-H., Durand, I., Kestenare, E., Rougier, G., Zhou, M., d'Ovidio, F., Cotté, C., & Lee, J.-H. (2014) Polar Front around the Kerguelen Islands: An up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **119**, 6575–6592.

Park, Y.-H., Gambéroni, L., & Charriaud, E. (1991) Frontal structure and transport of the Antarctic Circumpolar Current in the south Indian Ocean sector, 40–80°E. *Marine Chemistry*, **35**, 45–62.

Park, Y.-H., Gamberoni, L., & Charriaud, E. (1993) Frontal structure, water masses, and circulation in the Crozet Basin. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **98**, 12361–12385.

Parkinson, C.L. & Cavalieri, D.J. (2012) Antarctic Sea Ice Variability and Trends, 1979-2010. *The Cryosphere*, **6**, 871–880.

Pauline, C.Y., Sewell, M.A., Matson, P.G., Rivest, E.B., Kapsenberg, L., & Hofmann, G.E. (2013) Growth attenuation with developmental schedule progression in embryos and early larvae of *Sterechinus neumayeri* raised under elevated CO2. *PLoS One*, **8**, e52448.

Pearse, J.S. (1965) Reproductive periodicities in several contrasting populations of *Odontaster validus* Koehler, a common Antarctic asteroid. *Antarct Res Ser*, **5**, 39–85.

Pearse, J.S. & Giese, A.C. (1966) Food, reproduction and organic constitution of the common Antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri*(Meissner). *The Biological bulletin*, **130**, 387–401.

Pearse, J.S., Mooi, R., Lockhart, S.J., & Brandt, A. (2009) Brooding and species diversity in the Southern Ocean: selection for brooders or speciation within brooding clades? *Smithsonian at the Poles. Contributions to International Polar Year Science* Washington, D.C.

Pearson, R.G. (2007) Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. *Lessons in Conservation*, **3**, 54–89.

Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361–371.

Peck, L.S. (1989) Temperature and basal metabolism in two Antarctic marine herbivores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **127**, 1–12.

Peck, L.S. (2002) Ecophysiology of Antarctic marine ectotherms: limits to life. *Ecological Studies in the Antarctic Sea Ice Zone* pp. 221–230. Springer, Berlin, Heidelberg.

Peck, L.S. (2005) Prospects for survival in the Southern Ocean: vulnerability of benthic species to temperature change. *Antarctic Science*, **17**, 497–507.

Peck, L.S. & Brey, T. (1996) Bomb signals in old Antarctic brachiopods. *Nature*, **380**, 207.

Peck, L.S. & Bullough, L.W. (1993) Growth and population structure in the infaunal bivalve *Yoldia eightsi* in relation to iceberg activity at Signy Island, Antarctica. *Marine Biology*, **117**, 235–241.

Peck, L.S. & Conway, L.Z. (2000) The myth of metabolic cold adaptation: oxygen consumption in stenothermal Antarctic bivalves. *Geological Society, London, Special Publications*, **177**, 441–450.

Peck, L.S., Morley, S.A., & Clark, M.S. (2010) Poor acclimation capacities in Antarctic marine ectotherms. *Marine Biology*, **157**, 2051–2059.

Peck, L.S., Morley, S.A., Richard, J., & Clark, M.S. (2014) Acclimation and thermal tolerance in Antarctic marine ectotherms. *Journal of Experimental Biology*, **217**, 16–22.

Peck, L.S., Pörtner, H.O., & Hardewig, I. (2002) Metabolic Demand, Oxygen Supply, and Critical Temperatures in the Antarctic Bivalve *Laternula elliptica*. *Physiological and Biochemical Zoology*, **75**, 123–133.

Peck, L.S., Webb, K.E., & Bailey, D.M. (2004) Extreme sensitivity of biological function to temperature in Antarctic marine species. *Functional Ecology*, **18**, 625–630.

Pennifold, M.G., Williams, K.J., Pinder, A.M., Harwood, T.D., Manion, G., & Ferrier, S. (2017) Whole-landscape modelling of compositional turnover in aquatic invertebrates informs conservation gap analysis: An example from south-western Australia. *Freshwater Biology*, **62**, 1359–1376.

Petersen, C.G.J. (1918) *The Sea Bottom and Its Production of Fish-food, a Survey of the Work Done in Connection with Valuation of the Danish Waters from 1883-1917.* C. Ferslew.

Peterson, A.T. (2011) *Ecological niches and geographic distributions.* Princeton University Press, Princeton, N.J.

Peterson, A.T., Papeş, M., & Soberón, J. (2015) Mechanistic and correlative models of ecological niches. *European Journal of Ecology*, **1**, 28–38.

Philippart, C.J.M., Aken, H.M. van, Beukema, J.J., Bos, O.G., Cadée, G.C., & Dekker, R. (2003) Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography*, **48**, 2171–2185.

Phillips, S.J., Anderson, R.P., & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231–259.

Phillips, S.J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C.H., Lehmann, A., Leathwick, J., & Ferrier, S. (2009) Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, **19**, 181–197.

Pierrat, B., Saucède, T., Brayard, A., & David, B. (2013) Comparative biogeography of echinoids, bivalves and gastropods from the Southern Ocean. *Journal of Biogeography*, **40**, 1374–1385.

Pierrat, B., Saucède, T., Festeau, A., & David, B. (2012a) Antarctic, Sub-Antarctic and cold temperate echinoid database. *ZooKeys*, 47.

Pierrat, B., Saucède, T., Laffont, R., De Ridder, C., Festeau, A., & David, B. (2012b) Large-scale distribution analysis of Antarctic echinoids using ecological niche modelling. *Marine Ecology Progress Series*, **463**, 215–230.

PiNeDa, J., Hare, J.A., & Sponaugle, S.U. (2007) Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*, **20**, 22–39.

Pinkerton, M.H., Smith, A.N.H., Raymond, B., Hosie, G.W., Sharp, B., Leathwick, J.R., & Bradford-Grieve, J.M. (2010) Spatial and seasonal distribution of adult *Oithona similis* in the Southern Ocean: Predictions using boosted regression trees. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **57**, 469–485.

Planes, S., Jones, G.P., & Thorrold, S.R. (2009) Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, pnas. 0808007106.

Poli, G.S. (1791) *Testacea utriusque siciliae eorumque historia et anatome tabulis aeneis illustrata.* Ex regio typographeio, Parmae.

Porte, C. & Albaigés, J. (1994) Bioaccumulation patterns of hydrocarbons and polychlorinated biphenyls in bivalves, crustaceans, and fishes. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, **26**, .

Portner, H.O. & Knust, R. (2007) Climate Change Affects Marine Fishes Through the Oxygen Limitation of Thermal Tolerance. *Science*, **315**, 95–97.

Portner, H.O., Peck, L., & Somero, G. (2007) Thermal limits and adaptation in marine Antarctic ectotherms: an integrative view. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **362**, 2233–2258.

Post, A., Meijers, A.J.S., Fraser, A.D., Klaus, M.M., Ayers, J., Bindoff, N.L., Griffiths, H.J., Van de Putte, A.P., O'Brien, P.E., Swadling, K.M., & Raymond, B. (2014) Environmental Setting. *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean* pp. 46–64. Cambridge, SCAR.

Post, A.L. (2012) Antarctic wide seafloor geomorphology. *Australian Antarctic Data Centre-CAASM-Metadata*, .

Post, A.L., Beaman, R.J., O'Brien, P.E., Eléaume, M., & Riddle, M.J. (2011) Community structure and benthic habitats across the George V Shelf, East Antarctica: Trends through space and time. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **58**, 105–118.

Post, A.L., O'Brien, P.E., Beaman, R.J., Riddle, M.J., & De Santis, L. (2010) Physical controls on deep water coral communities on the George V Land slope, East Antarctica. *Antarctic Science*, **22**, 371–378.

Poulin, É. & Féral, J.-P. (1996) Why Are There so Many Species of Brooding Antarctic Echinoids? *Evolution*, **50**, 820–830.

Poulin, É. & Féral, J.P. (1997) Why the difference in species numbers of coastal echinoids in two trophic groups at Terre Adelie (Antarctica): Functional or historical diversity? *Vie et milieu*, **47**, 381–386.

Poulin, E., González-Wevar, C., Díaz, A., Gérard, K., & Hüne, M. (2014) Divergence between Antarctic and South American marine invertebrates: What molecular biology tells us about Scotia Arc geodynamics and the intensification of the Antarctic Circumpolar Current. *Global and Planetary Change*, **123**, 392–399.

Pouvreau, S., Bourles, Y., Lefebvre, S., Gangnery, A., & Alunno-Bruscia, M. (2006) Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research*, **56**, 156–167.

van Proosdij, A.S.J., Sosef, M.S.M., Wieringa, J.J., & Raes, N. (2016) Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography*, **39**, 542–552.

Pulliam, H.R. (1988) Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist*, **132**, 652–661.

Purkey, S.G. & Johnson, G.C. (2010) Warming of Global Abyssal and Deep Southern Ocean Waters between the 1990s and 2000s: Contributions to Global Heat and Sea Level Rise Budgets. *Journal of Climate*, **23**, 6336–6351.

Qiao, H., Soberón, J., & Peterson, A.T. (2015) No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution*, **6**, 1126–1136.

Quéré, C.L., Takahashi, T., Buitenhuis, E.T., Rödenbeck, C., & Sutherland, S.C. (2010) Impact of climate change and variability on the global oceanic sink of CO_2. *Global Biogeochemical Cycles*, **24**, .

R Core Team (2017) *R: A Language and Environment for Statistical Computing.* R Foundation for Statistical Computing,

Rabalais, N.N., Díaz, R.J., Levin, L.A., Turner, R.E., Gilbert, D., & Zhang, J. (2010) Dynamics and distribution of natural and human-caused hypoxia. *Biogeosciences*, **7**, 585–619.

Rabalais, N.N., Turner, R.E., Diaz, R.J., & Justic, D. (2009) Global change and eutrophication of coastal waters. *ICES Journal of Marine Science*, **66**, 1528–1537.

Raupach, M.J. & Wägele, J.-W. (2006) Distinguishing cryptic species in Antarctic Asellota (Crustacea: Isopoda)-a preliminary study of mitochondrial DNA in *Acanthaspidia drygalskii*. *Antarctic Science*, **18**, 191–198.

Raymond, B. (2014) Pelagic regionalisation. *Biogeographic atlas of the Southern Ocean* pp. 418–421. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, SCAR.

Rees, M.J., Jordan, A., Price, O.F., Coleman, M.A., & Davis, A.R. (2014) Abiotic surrogates for temperate rocky reef biodiversity: implications for marine protected areas. *Diversity and Distributions*, **20**, 284–296.

Reid, P.C., Johns, D.G., Edwards, M., Starr, M., Poulin, M., & Snoeijs, P. (2007) A biological consequence of reducing Arctic ice cover: arrival of the Pacific diatom *Neodenticula seminae* in the North Atlantic for the first time in 800 000 years. *Global Change Biology*, **13**, 1910–1921.

Reiss, H., Cunze, S., König, K., Neumann, H., & Kröncke, I. (2011) Species distribution modelling of marine benthos: a North Sea case study. *Marine Ecology Progress Series*, **442**, 71–86.

Reygondeau, G. & Huettmann, F. (2014) Past, present and future state of pelagic habitats in the Antarctic Ocean. *Biogeographic atlas of the Southern Ocean* Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, SCAR.

Reygondeau, G., Longhurst, A., Martinez, E., Beaugrand, G., Antoine, D., & Maury, O. (2013) Dynamic biogeochemical provinces in the global ocean: Dynamic Biogeochemical provinces. *Global Biogeochemical Cycles*, **27**, 1046–1058.

Reygondeau, G., Maury, O., Beaugrand, G., Fromentin, J.M., Fonteneau, A., & Cury, P. (2012) Biogeography of tuna and billfish communities. *Journal of Biogeography*, **39**, 114–129.

Ripley, B.D. (2007) *Pattern recognition and neural networks.* Cambridge university press, UK.

Roberts, C.M., Branch, G., Bustamante, R.H., Castilla, J.C., Dugan, J., Halpern, B.S., Lafferty, K.D., Leslie, H., Lubchenco, J., McArdle, D., Ruckelshaus, M., & Warner, R.R. (2003) Application of Ecological Criteria in Selecting Marine Reserves and Developing Reserve Networks. *Ecological Applications*, **13**, 215–228.

Roberts, C.M., Hawkins, J.P., & Gell, F.R. (2005) The role of marine reserves in achieving sustainable fisheries. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **360**, 123–132.

Robinson, L.M., Elith, J., Hobday, A.J., Pearson, R.G., Kendall, B.E., Possingham, H.P., & Richardson, A.J. (2011) Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities: Marine species distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 789–802.

Rodríguez, J.P., Brotons, L., Bustamante, J., & Seoane, J. (2007) The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, **13**, 243–251.

Roff, J.C. & Taylor, M.E. (2000) National frameworks for marine conservation — a hierarchical geophysical approach. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **10**, 209–223.

Rogers, A.D. (2007) Evolution and biodiversity of Antarctic organisms: a molecular perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **362**, 2191–2214.

Rogers, A.D., Johnston, N.M., Murphy, E.J., & Clarke, A. (2012) *Antarctic ecosystems: an extreme environment in a changing world.* John Wiley & Sons, Oxford.

Rombouts, I., Beaugrand, G., & Dauvin, J.-C. (2012) Potential changes in benthic macrofaunal distributions from the English Channel simulated under climate change scenarios. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **99**, 153–161.

Roquet, F., Park, Y.-H., Guinet, C., Bailleul, F., & Charrassin, J.-B. (2009) Observations of the Fawn Trough Current over the Kerguelen Plateau from instrumented elephant seals. *Journal of Marine Systems*, **78**, 377–393.

Rosa, R. & Seibel, B.A. (2010) Slow pace of life of the Antarctic colossal squid. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **90**, 1375–1378.

Rubidge, E.M., Gale, K.S.P., & Curtis, J.M.R. (2016) Community ecological modelling as an alternative to physiographic classifications for marine conservation planning. *Biodiversity and Conservation*, **25**, 1899–1920.

Sallée, J.-B., Shuckburgh, E., Bruneau, N., Meijers, A.J.S., Bracegirdle, T.J., & Wang, Z. (2013) Assessment of Southern Ocean mixed-layer depths in CMIP5 models: Historical bias and forcing response: Mixed-layer depths in CMIP5 models. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **118**, 1845–1862.

Salm, R.V. & Coles, S.L. (2001) *Proceedings of the Workshop on Mitigating Coral Bleaching Impact Through MPA Design. Coral bleaching and marine protected areas.* The Nature Conservancy, Honolulu, Hawaii, USA.

Sánchez-Carnero, N., Rodríguez-Pérez, D., Couñago, E., Le Barzik, F., & Freire, J. (2016) Species distribution models and local ecological knowledge in marine protected areas: The case of Os Miñarzos (Spain). *Ocean & Coastal Management*, **124**, 66–77.

Saraiva, S., van der M, M., Kooijman, S., Witbaard, R., Philippart, C., Hippler, D., & Parker, R. (2012) Validation of a Dynamic Energy Budget (DEB) model for the blue mussel *Mytilus edulis*. *Marine Ecology Progress Series*, **463**, 141–158.

Saucède, T., Díaz, A., Pierrat, B., Sellanes, J., David, B., Féral, J.-P., & Poulin, E. (2015a) The phylogenetic position and taxonomic status of *Sterechinus bernasconiae* Larrain, 1975 (Echinodermata, Echinoidea), an enigmatic Chilean sea urchin. *Polar Biology*, **38**, 1223–1237.

Saucede, T., Díaz, A., Pierrat, B., Sellanes, J., David, B., Féral, J.-P., & Poulin, E. (2015) The phylogenetic position and taxonomic status of *Sterechinus bernasconiae* Larrain, 1975 (Echinodermata, Echinoidea), an enigmatic Chilean sea urchin. *Polar Biology*, **38**, 1223–1237.

Saucède, T., Griffiths, H., Moreau, C., Jackson, J.A., Sands, C., Downey, R., Reed, A., Mackenzie, M., Geissler, P., & Linse, K. (2015b) East Weddell Sea echinoids from the JR275 expedition. *ZooKeys*, 1.

Saucède, T., Pierrat, B., Bruno, D., & Bruno, D. (2014a) Biogeographic processes in the Southern Ocean. *Biogeographic atlas of the Southern Ocean* pp. 456–463. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, SCAR.

Saucède, T., Pierrat, B., & David, B. (2014b) Echinoids. *Biogeographic atlas of the Southern Ocean* pp. 213–220. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, SCAR.

Saupe, E.E., Barve, V., Myers, C.E., Soberón, J., Barve, N., Hensz, C.M., Peterson, A.T., Owens, H.L., & Lira-Noriega, A. (2012) Variation in niche and distribution model performance: The need for a priori assessment of key causal factors. *Ecological Modelling*, **237–238**, 11–22.

SC-CAMLR (2013) Progress report on the scientific data compilation and analyses in support of the development of a CCAMLR MPA in the Weddell Sea (Antarctica). *SC-CAMLR-XXXII/BG/07*, .

Schaffer, J. & Timmermann, R. (2016) *Greenland and Antarctic ice sheet topography, cavity geometry, and global bathymetry (RTopo-2), links to NetCDF files.* PANGAEA.

Schaffer, J., Timmermann, R., Arndt, J.E., Kristensen, S.S., Mayer, C., Morlighem, M., & Steinhage, D. (2016) A global, high-resolution data set of ice sheet topography, cavity geometry, and ocean bathymetry. *Earth System Science Data*, **8**, 543–557.

Scher, H.D., Whittaker, J.M., Williams, S.E., Latimer, J.C., Kordesch, W.E.C., & Delaney, M.L. (2015) Onset of Antarctic Circumpolar Current 30 million years ago as Tasmanian Gateway aligned with westerlies. *Nature*, **523**, 580–583.

Schiaparelli, S., Danis, B., Wadley, V., & Michael Stoddart, D. (2013) The Census of Antarctic Marine Life: The First Available Baseline for Antarctic Marine Biodiversity. *Adaptation and Evolution in Marine Environments* pp. 3–19. Springer, Berlin, Heidelberg.

Schiaparelli, S. & Linse, K. (2014) Gastropoda. *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean* Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, SCAR.

Schofield, O., Ducklow, H.W., Martinson, D.G., Meredith, M.P., Moline, M.A., & Fraser, W.R. (2010) How Do Polar Marine Ecosystems Respond to Rapid Climate Change? *Science*, **328**, 1520–1523.

Schwartz, M.D. (2003) *Phenology: an integrative environmental science.* Springer, Dordrecht.

Selman, M., Greenhalgh, S., Diaz, R., & Sugg, Z. (2008) Eutrophication and hypoxia in coastal areas: a global assessment of the state of knowledge. 6.

Sen Gupta, A., Santoso, A., Taschetto, A.S., Ummenhofer, C.C., Trevena, J., & England, M.H. (2009) Projected Changes to the Southern Hemisphere Ocean and Sea Ice in the IPCC AR4 Climate Models. *Journal of Climate*, **22**, 3047–3078.

Sewell, M.A. & Hofmann, G.E. (2011) Antarctic echinoids and climate change: a major impact on the brooding forms: Antarctic Echinoids and climate change. *Global Change Biology*, **17**, 734–744.

Sherman, K. (1991) The Large Marine Ecosystem Concept: Research and Management Strategy for Living Marine Resources. *Ecological Applications*, **1**, 349–360.

Sherman, K. (1994) Sustainability, biomass yields, and health of coastal ecosystems: an ecological perspective. *Marine Ecology Progress Series*, **112**, 277–301.

Sherman, K. (2005) Large Marine Ecosystems – Volume 13. *Large Marine Ecosystems* (ed. by T.M. Hennessey and J.G. Sutinen), Elsevier.

Siegel, D.A., Kinlan, B.P., Gaylord, B., & Gaines, S.D. (2003) Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Marine Ecology Progress Series*, **260**, 83–96.

Sloyan, B. & Rintoul, S.R. (2001) Circulation, Renewal, and Modification of Antarctic Mode and Intermediate Water. *Journal of physical oceanography*, **31**, 26.

Smale, D.A., Brown, K.M., Barnes, D.K.A., Fraser, K.P.P., & Clarke, A. (2008) Ice Scour Disturbance in Antarctic Waters. *Science*, **321**, 371–371.

Smith, C.R., Mincks, S., & DeMaster, D.J. (2006) A synthesis of bentho-pelagic coupling on the Antarctic shelf: food banks, ecosystem inertia and global climate change. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **53**, 875–894.

Smith, W.O. & Nelson, D.M. (1986) Importance of Ice Edge Phytoplankton Production in the Southern Ocean. *BioScience*, **36**, 251–257.

Soberón, J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, **10**, 1115–1123.

Soberón, J. & Nakamura, M. (2009) Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 19644–19650.

Soberon, J. & Peterson, A.T. (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, **2**, 1–10.

Sokolov & Rintoul, S.R. (2007) On the relationship between fronts of the Antarctic Circumpolar Current and surface chlorophyll concentrations in the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 1–17.

Sokolov, S. & Rintoul, S.R. (2002) Structure of Southern Ocean fronts at 140 E. *Journal of Marine Systems*, **37**, 151–184.

Sokolov, S. & Rintoul, S.R. (2009) Circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar Current fronts: 2. Variability and relationship to sea surface height. *Journal of Geophysical Research*, **114**, 1–15.

Somero, G.N. (2005) Linking biogeography to physiology: Evolutionary and acclimatory adjustments of thermal limits. *Frontiers in Zoology*, **2**, 1–9.

Somero, G.N. (2012) The Physiology of Global Change: Linking Patterns to Mechanisms. *Annual Review of Marine Science*, **4**, 39–61.

Sousa, T., Domingos, T., & Kooijman, S.A.L.M. (2008) From empirical patterns to theory: a formal metabolic theory of life. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**, 2453–2464.

Sousa, T., Domingos, T., Poggiale, J.-C., & Kooijman, S.A.L.M. (2010) Dynamic energy budget theory restores coherence in biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 3413–3428.

Souster, T.A., Morley, S.A., & Peck, L.S. (2018) Seasonality of oxygen consumption in five common Antarctic benthic marine invertebrates. *Polar Biology*, **41**, 897–908.

Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A., & Robertson, J. (2007) Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*, **57**, 573–583.

Stammerjohn, S., Massom, R., Rind, D., & Martinson, D. (2012) Regions of rapid sea ice change: An inter-hemispheric seasonal comparison: region of rapid sea ice change. *Geophysical Research Letters*, **39**, 1–8.

Stammerjohn, S.E., Martinson, D.G., Smith, R.C., & Iannuzzi, R.A. (2008) Sea ice in the western Antarctic Peninsula region: Spatio-temporal variability from ecological and climate change perspectives. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **55**, 2041–2058.

Stanwell-Smith, D. & Peck, L.S. (1998) Temperature and Embryonic Development in Relation to Spawning and Field Occurrence of Larvae of Three Antarctic Echinoderms. *The Biological bulletin*, **194**, 44–52.

Stoddart, M. (2014) The Census of Antarctic Marine Life (CAML). *Biogeographic atlas of the Southern Ocean* pp. 10–11. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, SCAR.

Stolar, J. & Nielsen, S.E. (2015) Accounting for spatially biased sampling effort in presence-only species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, **21**, 595–608.

Stroeve, J., Holland, M.M., Meier, W., Scambos, T., & Serreze, M. (2007) Arctic sea ice decline: Faster than forecast. *Geophysical Research Letters*, **34**, .

Studer, T. (1876) Echinodermen aus dem antarktischen Meere und zwei neue Seeigel von den Papua-Inseln, gesammelt auf der Reise S.M.S. Gazelle um die Erde. *Monatsbericht der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 452–465.

Sutcliffe, P.R., Klein, C.J., Pitcher, C.R., & Possingham, H.P. (2015) The effectiveness of marine reserve systems constructed using different surrogates of biodiversity. *Conservation Biology*, **29**, 657–667.

Sutter, R.D., Wainscott, S.B., Boetsch, J.R., Palmer, C.J., & Rugg, D.J. (2015) Practical guidance for integrating data management into long-term ecological monitoring projects. *Wildlife Society Bulletin*, **39**, 451–463.

Syfert, M.M., Smith, M.J., & Coomes, D.A. (2013) The Effects of Sampling Bias and Model Complexity on the Predictive Performance of MaxEnt Species Distribution Models. *PLoS ONE*, **8**, e55158.

Tenopir, C., Allard, S., Douglass, K., Aydinoglu, A.U., Wu, L., Read, E., Manoff, M., & Frame, M. (2011) Data Sharing by Scientists: Practices and Perceptions. *PLoS ONE*, **6**, e21101.

Teschke, K., Bornemann, H., Bombosch, A., Brey, T., Brtnik, P., Burkhardt, E., Dorschel, B., Feindt-Herr, H., Gerdes, D., & Gutt, J. (2013) Progress report on the scientific data compilation and analyses in support of the development of a CCAMLR MPA in the Weddell Sea (Antarctica). 1–29.

Tessarolo, G., Rangel, T.F., Araújo, M.B., & Hortal, J. (2014) Uncertainty associated with survey design in Species Distribution Models. *Diversity and Distributions*, **20**, 1258–1269.

Thatje, S., Hillenbrand, C.-D., & Larter, R. (2005) On the origin of Antarctic marine benthic community structure. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 534–540.

Thiers, L., Delord, K., Bost, C.-A., Guinet, C., & Weimerskirch, H. (2017) Important marine sectors for the top predator community around Kerguelen Archipelago. *Polar Biology*, **40**, 365–378.

Thomas, D.N. & Dieckmann, G.S. (2008) *Sea ice: an introduction to its physics, chemistry, biology and geology.* Blackwell Science, Oxford, UK.

Thomson, C. (1876) Notice of some Peculiarities in the Mode of Propagation of certain Echinoderms of the Southern Sea. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **13**, 55–79.

Thorson, G. (1957) Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). *Treatise on marine ecology and paleoecology*, **1**, 461–534.

Thuiller, W. (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, **10**, 2020–2027.

Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T., & Zimmermann, N.E. (2008) Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **9**, 137–152.

Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., & Araújo, M.B. (2009) BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, **32**, 369–373.

Thuiller, W., Richardson, D.M., Pyšek, P., Midgley, G.F., Hughes, G.O., & Rouget, M. (2005) Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, **11**, 2234–2250.

Tibshirani, R., Walther, G., & Hastie, T. (2001) Estimating the number of clusters in a data set via the gap statistic. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, **63**, 411–423.

Tobler, W.R. (1979) Cellular geography. *Philosophy in geography* pp. 379–386. Springer, Dordrecht.

Torres, L.G., Sutton, P.J.H., Thompson, D.R., Delord, K., Weimerskirch, H., Sagar, P.M., Sommer, E., Dilley, B.J., Ryan, P.G., & Phillips, R.A. (2015) Poor Transferability of Species Distribution Models for a Pelagic Predator, the Grey Petrel, Indicates Contrasting Habitat Preferences across Ocean Basins. *PLOS ONE*, **10**, e0120014.

Trathan, P.N., Collins, M.A., Grant, S.M., Belchier, M., Barnes, D.K.A., Brown, J., & Staniland, I.J. (2014) Chapter Two - The South Georgia and the South Sandwich Islands MPA: Protecting A Biodiverse Oceanic Island Chain Situated in the Flow of the Antarctic Circumpolar Current. In M.L Johnson & J. Sandell. *Advances in Marine Biology* pp. 15–78. Academic Press,

Trathan, P.N. & Reid, K. (2009) Exploitation of the marine ecosystem in the sub-antarctic: historical impacts and current consequences. 6.

Travis, J.M.J., Brooker, R.W., & Dytham, C. (2005) The interplay of positive and negative species interactions across an environmental gradient: insights from an individual-based simulation model. *Biology Letters*, **1**, 5–8.

Turner, J., Barrand, N.E., Bracegirdle, T.J., et al. (2014) Antarctic climate change and the environment: an update. *Polar Record*, **50**, 237–259.

Turner, J., Bindschadler, R., Convey, P., DiPrisco, G., Fahrbach, E., Gutt, J., Hodgson, D., Mayewski, P., & Summerhayes, C. (2009) *Antarctic climate change and the environment: [a contribution to the International Polar Year 2007 - 2008].* Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.

Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., & De Clerck, O. (2012) Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling: Bio-ORACLE marine environmental data rasters. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 272–281.

Tyler, P., Young, C., & Clarke, A. (2000) Temperature and pressure tolerances of embryos and larvae of the Antarctic sea urchin *Sterechinus neumayeri* (Echinodermata:Echinoidea):potential for deep-sea invasion from high latitudes. *Marine Ecology Progress Series*, **192**, 173–180.

Václavík, T. & Meentemeyer, R.K. (2012) Equilibrium or not? Modelling potential distribution of invasive species in different stages of invasion: Equilibrium and invasive species distribution models. *Diversity and Distributions*, **18**, 73–83.

Valavanis, V.D., Pierce, G.J., Zuur, A.F., Palialexis, A., Saveliev, A., Katara, I., & Wang, J. (2008) Modelling of essential fish habitat based on remote sensing, spatial analysis and GIS. *Essential Fish Habitat Mapping in the Mediterranean* pp. 5–20. Springer, Dordrecht.

Van Niel, K.P., Laffan, S.W., & Lees, B.G. (2004) Effect of error in the DEM on environmental variables for predictive vegetation modelling. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 747–756.

Vancoppenolle, M., Meiners, K.M., Michel, C., Bopp, L., Brabant, F., Carnat, G., Delille, B., Lannuzel, D., Madec, G., Moreau, S., Tison, J.-L., & van der Merwe, P. (2013) Role of sea ice in global biogeochemical cycles: emerging views and challenges. *Quaternary Science Reviews*, **79**, 207–230.

Vaughan, D.G. & Doake, C.S.M. (1996) Recent atmospheric warming and retreat of ice shelves on the Antarctic Peninsula. *Nature*, **379**, 328–331.

Vaughan, D.G., Marshall, G.J., Connolley, W.M., Parkinson, C., Mulvaney, R., Hodgson, D.A., King, J.C., Pudsey, C.J., & Turner, J. (2003) Recent Rapid Regional Climate Warming on the Antarctic Peninsula. **60**, 243–274.

Venables, H. & Moore, C.M. (2010) Phytoplankton and light limitation in the Southern Ocean: Learning from high-nutrient, high-chlorophyll areas. *Journal of Geophysical Research*, **115**, .

Vezzulli, L., Stauder, M., Grande, C., Pezzati, E., Verheye, H.M., Owens, N.J.P., & Pruzzo, C. (2015) gbpA as a Novel qPCR Target for the Species-Specific Detection of *Vibrio cholerae* O1, O139, Non-O1/Non-O139 in Environmental, Stool, and Historical Continuous Plankton Recorder Samples. *PLOS ONE*, **10**, e0123983.

Vierros, M., Cresswell, I., Escobar Briones, E., Rice, J., & Ardron, J. (2008) Global Open Oceans and Deep-sea habitats (GOODs) bioregional classification, p 82. .

Walker, C.H. (1990) Persistent pollutants in fish-eating sea birds — bioaccumulation, metabolism and effects. *Aquatic Toxicology*, **17**, 293–324.

Wallace, A.R. (1876) *The geographical distribution of animals.*

Waller, C.L., Worland, M.R., Convey, P., & Barnes, D.K.A. (2006) Ecophysiological strategies of Antarctic intertidal invertebrates faced with freezing stress. *Polar Biology*, **29**, 1077–1083.

Waters, J.M., King, T.M., Fraser, C.I., & Craw, D. (2018) Crossing the front: contrasting storm-forced dispersal dynamics revealed by biological, geological and genetic analysis of beach-cast kelp. *Journal of The Royal Society Interface*, **15**, 20180046.

Watson, A.J., Meredith, M.P., & Marshall, J. (2014) The Southern Ocean, carbon and climate. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, **372**, 1–4.

Weinert, M., Mathis, M., Kröncke, I., Neumann, H., Pohlmann, T., & Reiss, H. (2016) Modelling climate change effects on benthos: Distributional shifts in the North Sea from 2001 to 2099. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **175**, 157–168.

Williams, A., Bax, N.J., Kloser, R.J., Althaus, F., Barker, B., & Keith, G. (2018) Australia's deep-water reserve network: implications of false homogeneity for classifying abiotic surrogates of biodiversity. 11.

Willig, M.R., Kaufman, D.M., & Stevens, R.D. (2003) Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 273–309.

Wilson, E.O. & MacArthur, R.H. (1967) The theory of island biogeography. *Princeton, NJ*, .

Wisz, M.S., Hijmans, R.J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H., Guisan, A., & NCEAS Predicting Species Distributions Working Group (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, **14**, 763–773.

Wittmann, A.C. & Pörtner, H.-O. (2013) Sensitivities of extant animal taxa to ocean acidification. *Nature Climate Change*, **3**, 995–1001.

Wolf, R. (1892) Astronomische Mittheilungen LXXIX. *Astronomische Mitteilungen der Eidgenössischen Sternwarte Zurich*, **8**, 317–364.

Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J., & Watson, R. (2006) Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science*, **314**, 787–790.

Xavier, J.C., Raymond, B., Jones, D.C., & Griffiths, H. (2016) Biogeography of cephalopods in the Southern Ocean using habitat suitability prediction models. *Ecosystems*, **19**, 220–247.

Yu, P.C., Sewell, M.A., Matson, P.G., Rivest, E.B., Kapsenberg, L., & Hofmann, G.E. (2013) Growth attenuation with developmental schedule progression in embryos and early larvae of *Sterechinus neumayeri* raised under elevated CO2. *PloS one*, **8**, e52448.

Zwally, H.J. (2002) Variability of Antarctic sea ice 1979–1998. *Journal of Geophysical Research*, **107**, 1–19.