



**HAL**  
open science

# Biodiversité des amibes à thèque et environnements de l'archipel de Kerguelen : caractérisation actuelle et évolution récente sous contrainte climatique

Maiwenn Herlédan

► **To cite this version:**

Maiwenn Herlédan. Biodiversité des amibes à thèque et environnements de l'archipel de Kerguelen : caractérisation actuelle et évolution récente sous contrainte climatique. Sciences de la Terre. Université de Lille, 2023. Français. NNT : 2023ULILR002 . tel-04221914

**HAL Id: tel-04221914**

**<https://theses.hal.science/tel-04221914>**

Submitted on 28 Sep 2023

**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 LILLE

École Doctorale « Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement »

Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences – UMR 8187

## **Biodiversité des amibes à thèque et environnements de l'archipel de Kerguelen : caractérisation actuelle et évolution récente sous contrainte climatique**

Thèse présentée en vue d'obtenir le grade de Docteur de l'Université de Lille

Discipline : Science de la Terre et de l'Univers

Spécialité : Géosciences, écologie, paléontologies et océanographie

Par

**Maïwenn HERLÉDAN**

**Soutenue publiquement le 27 janvier 2023 à Villeneuve d'Ascq (59)**

Devant le jury composé de :

**Daniel GILBERT**, Professeur, Université de Franche-Comté

**Bart VAN DE VIJVER**, Professeur, Meise Botanic Garden

**Evelyne GOUBERT**, Maîtresse de conférences, Université de Bretagne Sud

**Aurélienne PENAUD**, Maîtresse de conférences, Université de Bretagne Occidentale

**Viviane BOUT-ROUMAZEILLES**, Directrice de recherche CNRS, LOG

**Éric ARMYNOT DU CHÂTELET**, Maître de conférences, Université de Lille

Rapporteur, Président du Jury

Rapporteur

Examinatrice

Examinatrice

Co-directrice de thèse

Directeur de thèse







## Remerciements

Voilà maintenant trois ans que j'ai quitté ma belle Bretagne natale pour rejoindre le Nord. Au moment où j'écris ces quelques mots, cela fait aussi trois ans que j'ai embarqué pour l'archipel de Kerguelen afin de prélever ces précieux échantillons sur lesquels j'allais travailler. J'ai alors réalisé l'un de mes rêves les plus fous qui était de visiter ces terres lointaines, aux magnifiques paysages austères, pour étudier une problématique qui m'est chère : l'effet du changement climatique sur la biodiversité et l'environnement. Bien évidemment, une thèse ne s'écrit pas seule, loin de là. J'ai été, durant ces trois années, entourée de personnes qui m'ont aidée, encouragée et permis d'aboutir à la fin de cette belle expérience.

Mes premiers remerciements s'adressent à mon directeur de thèse, Éric, pour avoir cru en mes compétences et permis de travailler sur ce beau projet. Les amibes à thèque m'étaient inconnues avant de débiter la thèse, mais j'ai appris à les connaître et les apprécier. Je te remercie pour ta gentillesse, et d'avoir toujours été réactif et présent à la moindre demande et interrogation durant ces trois années. Merci pour tout ce que tu as pu me transmettre au cours de ces trois années.

Viviane, ma co-directrice de thèse, je te remercie pour les discussions passionnantes que nous avons eues sur les données, ta gentillesse et tes mots d'encouragement.

Merci à tous les deux pour le temps consacré à la relecture, pour vos conseils et vos suggestions.

Ma vie n'aurait pas été la même au laboratoire sans tous les doctorants, post-doctorants, chercheurs, techniciens et gestionnaires. Je remercie tout le personnel technique du SN5 pour leur disponibilité, gentillesse et bienveillance. Marion, merci pour ton efficacité dans toutes les analyses que tu as pu réaliser dans le cadre de ma thèse. Sandra, merci pour toutes ces heures passées au MEB et d'avoir trouvé des solutions pour l'observation au microscope. Merci également à Romain, Philippe, Cindy, Alexandre et Sylvie.

Séverine, merci pour ta générosité, tes encouragements et de m'avoir initiée à ce que tu fais si bien : la vulgarisation scientifique.

Merci à toute l'équipe communication du laboratoire et en particulier à l'équipe de la newsletter, avec qui j'ai pris plaisir à travailler pour proposer chaque mois une newsletter au laboratoire.

Je pense à Meryll, Fabien, Aurore, Gaia avec qui j'ai débuté la thèse et qui m'ont permis de bien m'intégrer au laboratoire, avec Louise, Cesar et Brenda également. Muriel et Marie, avec qui les premiers thés de la journée étaient toujours plus agréables. Romain, pour ta bonne humeur et ton humour sans pareil. Mathilde, je suis ravie que tu aies trouvé le chemin du bureau

et de l'avoir partagé avec toi. Merci également à Imene, Rachid, Roy, Zhenyu et Aboubacar. Merci à tous pour les moments conviviaux passés autour d'un quick coffee, d'un déjeuner, d'un apéro, d'une partie de pétanque ou même d'une petite partie de ping-pong.

Merci à Alain, Nicolas, Béatrice, Jean-Yves, Armelle, Frank, Bruno pour tous les échanges intéressants que nous avons pu avoir à divers moments de la journée.

Tout problème a sa solution et elle s'appelle Monique. Un grand merci à toi pour ta gentillesse, ta patience et ton efficacité. Ce sont de réelles compétences dont nous avons besoin dans un laboratoire.

Je tiens également à remercier les stagiaires qui ont contribué à l'avancée et l'étoffement des données de ma thèse : Edith, Rafael et Julie. Il n'y a pas de petite contribution, merci à vous pour les différents travaux que vous avez réalisés. Je voudrais particulièrement remercier Marina qui a effectué ses deux stages de Master avec moi et avec qui je me suis aujourd'hui liée d'amitié. Merci pour le travail efficace que tu as fourni et pour ta bonne humeur. Je te souhaite de t'épanouir à ton tour dans l'aventure du doctorat.

Je fais maintenant un saut en Bretagne pour adresser mes remerciements à Aurélie et Muriel. Merci Aurélie de m'avoir permis de réaliser mon premier stage en paléoclimatologie durant ma troisième année de licence sans lequel je n'aurais jamais eu l'envie de passer mon temps au microscope à observer au microscope des microorganismes toutes formes confondues. Muriel, merci de m'avoir fait découvrir l'incroyable monde des pollens. Votre gentillesse, votre bienveillance et vos encouragements ont été autant d'éléments qui m'ont motivée à poursuivre en thèse.

Et mes précédentes expériences de laboratoire ont été accompagnées par de bien belles personnes. J'ai nommé le générateur radio Vincent, le meilleur artisan lamier de France Pierre-Olivier et également Wiem et Clément. Merci pour nos échanges riches, votre sympathie et votre humour à toute épreuve. Merci également aux différentes personnes que j'ai pu croiser durant mes stages à Brest.

Je ne serais pas arrivée jusque-là sans un élément déclencheur, la rencontre de deux disciplines captivantes : la géologie et la climatologie. Et c'est particulièrement Evelyne que je tiens à remercier car c'est grâce à tes cours que je me suis passionnée pour la paléoclimatologie.

J'en profite donc pour remercier les membres de mon comité de suivi de thèse dont tu as fait partie Evelyne, accompagnée d'Eric M. et de Damien. Vous m'avez accompagnée à 2 occasions pour suivre le bon déroulé de ces trois années et permis d'avoir de belles discussions sur les données.

Je remercie également les différentes personnes avec qui j'ai pu discuter sur divers sujets liés à ma thèse, notamment François Guillot, Emilie Jardé, Françoise Hennion, Antonino Bongiovanni.

Je remercie également toute la logistique de l'Institut Polaire Français pour la réalisation des campagnes scientifiques qui m'ont permis d'avoir de beaux échantillons de travail. Merci également aux TAAF, aux équipages du N/O La Curieuse et du N/O Marion Dufresne II. Un grand merci à tous les participants des OP3-OP4 de 2019 et les hivernants de Ker. Merci à Alex qui nous a accompagnés à plusieurs reprises comme manipulateur. Et je voudrais particulièrement remercier Maud. Comment ne pas se lier d'amitié avec une Sud-Finistérienne comme toi ! Le destin fait bien les choses, de te rencontrer à près de 13000 km de chez nous alors que seuls 20 km nous avaient séparés avant. Merci aussi à Adrien, Thibault, Clémence, Vincent, Hichem, Mélissa, Théo, Fred et tous les autres, pour ces moments mémorables. Merci à François de nous avoir accompagnés sur l'archipel de Kerguelen pour participer à l'échantillonnage en 2019. Merci à Ludovic et Emily qui ont participé à l'échantillonnage en 2021-2022. Emily, je te remercie pour tes mots et tes encouragements quand j'en avais besoin. Merci aussi pour les échanges que nous avons eu sur les données.

Un immense merci à Edward Mitchell, Amandine Pillonel, Coralie Belgrano, Clément Duckert et Guillaume Lentendu de m'avoir accueillie au Laboratoire de Biodiversité du Sol à Neuchâtel. J'espère que les dieux de la PCR liront ces quelques mots et permettront la réussite de toutes les analyses initiées.

Merci également à Isabel Blasco-Costa et ses collègues de m'avoir accueillie au Muséum d'Histoires Naturelles de Genève et permis d'observer les collections de Louis Bonnet.

Merci à Oanez Lebeau et Rudolph Corvaisier du PSO, à Gaël Guillou du LIENS, à Jean-Pascal Dumoulin et Lucile Beck du LMC14, à Isabelle Molat du SARM et leurs équipes respectives pour toutes les analyses géochimiques et de datations réalisées sur les échantillons de sols actuels et passés.

Je remercie cordialement les membres du jury d'avoir accepté de lire et d'évaluer mes travaux de thèse, les rapporteurs Daniel Gilbert et Bart Van de Vijver et les examinatrices Aurélie Penaud et Evelyne Goubert.

Je remercie l'équipe d'accompagnement MT180 qui m'a permis d'avoir davantage confiance en moi lors de prises de paroles en public. Et je tiens aussi à remercier les étudiants d'horizons divers et variés avec qui nous avons partagé cette expérience et partageons toujours d'agréables moments ensemble.

Que serait cette vie lilloise sans mes deux acolytes Ezvin et Violaine. J'ai la chance de vous avoir ici et je reviendrai vous rendre visite sans faute (ici ou ailleurs) !

L'aventure de la thèse se partage aussi entre amis grâce à mes collègues de licence et master devenus aussi thésards. Solène, qui aurait cru qu'un jour nous finirions toutes les deux en thèse ? Je suis heureuse d'avoir vécu ces belles années de Licence et de partager cette aventure de thésarde avec toi. Marianna, nous avons vécu toute notre enfance à 10 minutes de

route et il a fallu attendre le Master pour que je croise ton chemin. Je suis heureuse d'avoir partagé cette aventure avec toi à distance. MÉRIL et Vincent, je vous admire pour vos travaux respectifs. Vous êtes deux personnes incroyables dotées d'un humour attachant.

Sur ce long chemin qui mène à la thèse, j'ai également croisé des personnes formidables. Louis, tu as été source d'inspiration pour l'étudiante que j'étais en Licence. Ta détermination et ta passion ont été autant de sources d'inspirations qui m'ont permis d'arriver ici aujourd'hui. Merci à Elie, Hugo et J-B, Axelle, Clémentine, Méline, Cécile pour vos nombreux encouragements.

Je ne peux continuer ces remerciements sans penser à mes amies bretonnes, de longue date pour la plupart. Je sais que la thèse n'a pas facilité la prise de nouvelles mais je vous remercie de m'avoir accompagnée dans les bons comme dans les mauvais moments : Anna, Maëlig, Margaux, Pauline, Camille, Océane, Julia, Axelle, Fiona, Gabrielle, Laurine, Maëva, Laureen, Manon.

Merci aussi à mes amis voyageurs. Les moments partagés avec vous au cours de quelques vacances ont été plus que bénéfiques pour moi. Je pense à Elie, Chloé, Nina et Lilia.

Je sais bien qu'il est difficile de se rendre compte du travail que nous faisons dans nos domaines souvent bien spécifiques vu de l'extérieur. Vous avez tout de même essayé et réussi à comprendre le but de mon travail et j'en suis très fière. Je peux considérer ce manuscrit comme étant le fruit de trois belles années de travail pendant lesquelles j'ai eu un soutien incroyable de la part de ma famille. Je remercie mes parents, mon frère et sa compagne qui ont toujours cru en moi. Je ne serais pas arrivée au bout de cette thèse sans vous. Merci à toute ma famille et à ma belle-famille pour leur présence et leurs encouragements.

Je ne pensais pas faire cela un jour, car de nombreuses fois elle m'a fait faux bond (les retards, les annulations et j'en passe), mais je remercie la SNCF, de m'avoir permis de garder un lien avec la Bretagne, avec ma famille, mes amis et bien entendu avec Clément. Je te remercie de me suivre depuis le début dans mon parcours, car même à distance, tu as été mon plus gros soutien. Tu as su m'écouter, me conseiller, me rassurer, m'encourager et me donner la force d'aller jusqu'au bout de ces trois années, y compris durant la pandémie de Covid. Sans toi, je n'aurais pas rabiboché avec le vélo qui a été mon troisième poumon pour vivre au mieux cette dernière année de thèse. Je suis très fière et heureuse de t'avoir à mes côtés.

Enfin, je n'imaginai pas qu'écrire des remerciements prendrait autant de temps et serait aussi fort émotionnellement. Remercier toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin au bon déroulement de la thèse me tenait particulièrement à cœur. Je vous laisse maintenant découvrir la belle histoire des amibes à thèque, de leur environnement de vie et des contraintes dans lesquelles elles évoluent sur l'archipel de Kerguelen.

*« La seule chose qu'on est sûr de ne pas réussir est celle que l'on ne tente pas »*

Paul-Emile Victor

# Table des matières

<b>Table des matières</b> .....	<b>6</b>
<b>Introduction</b> .....	<b>1</b>
<b>1. Chapitre 1 : Etat des connaissances sur les amibes à thèque et l'archipel de Kerguelen</b> <b>5</b>	
<b>1. L'archipel de Kerguelen</b> .....	<b>7</b>
1.1. Contexte géographique .....	7
1.2. Contexte géologique .....	9
1.3. Contexte climatique .....	13
1.4. Contexte environnemental .....	16
<b>2. Les amibes à thèque</b> .....	<b>17</b>
2.1. Généralités .....	17
2.2. Classification .....	19
2.3. Morphologie .....	19
2.4. Ecologie des amibes à thèque .....	22
2.5. Régime alimentaire .....	22
2.6. Reproduction .....	23
2.7. Indicateur des paléo environnements .....	23
<b>3. Etat des lieux de la répartition des amibes à thèque</b> .....	<b>25</b>
3.1. Répartition globale des amibes à thèque .....	25
3.2. Distribution des amibes à thèque dans l'hémisphère Sud .....	25
3.3. Distribution des amibes à thèque en Antarctique .....	27
3.4. Distribution des amibes à thèque dans le subantarctique .....	30
<b>2. Chapitre 2 : Campagnes de terrain et échantillons réalisés</b> .....	<b>2</b>
<b>1. Introduction</b> .....	<b>4</b>
<b>2. Protocole et stratégies d'échantillonnages</b> .....	<b>4</b>
2.1. Problématique de l'échantillonnage .....	4
2.2. Investigations préliminaires, analyses d'images satellites pour déterminer les sites d'échantillonnage .....	5
<b>3. Campagnes d'échantillonnages</b> .....	<b>12</b>
3.1. Echantillonnage de surface des environnements actuels .....	12
3.2. Étude des paléo-environnements – Sections verticales et carottes .....	19
<b>4. Limites</b> .....	<b>20</b>
4.1. La réalité du terrain .....	20
4.2. En laboratoire .....	21

<b>3. Chapitre 3 : Caractérisations des phases organiques et minérales des sols de l'archipel de Kerguelen.....</b>	<b>23</b>
<b>1. Introduction .....</b>	<b>25</b>
<b>2. Matériels et méthodes.....</b>	<b>25</b>
2.1. Teneur en eau.....	26
2.2. Géochimie organique : analyses élémentaires C, H, N, S.....	26
2.3. Analyses isotopiques .....	26
2.4. Analyses des éléments traces et majeurs .....	27
2.5. Minéralogie.....	27
2.6. Méthodes statistiques .....	29
<b>3. Résultats.....</b>	<b>29</b>
3.1. Teneur en eau instantanée des sols.....	29
3.2. Géochimie organique C, H, N, S.....	33
3.3. Analyses isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ .....	36
3.4. Analyses géochimiques élémentaires.....	37
3.5. Analyses minéralogiques.....	39
<b>4. Discussions .....</b>	<b>50</b>
4.1. Caractérisation de la fraction organique.....	50
4.2. Caractérisation de la fraction terrigène.....	51
4.3. Influence de la nature pétrographique du substrat.....	52
4.4. Influence de l'érosion glaciaire et de l'altération chimique.....	52
4.5. Transfert terre-mer des particules terrigènes .....	55
<b>5. Conclusions.....</b>	<b>55</b>
<b>6. Remerciements .....</b>	<b>56</b>
<b>7. Bibliographie .....</b>	<b>56</b>
<b>4. Chapitre 4 : Diversité des amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen, mise à jour de la base de données et influence de l'environnement .....</b>	<b>59</b>
<b>1. Introduction .....</b>	<b>61</b>
<b>2. Matériel et méthodes.....</b>	<b>61</b>
2.1. Prélèvements.....	61
2.2. Préparation des échantillons pour l'observation des amibes à thèque .....	65
2.3. Réanalyse des échantillons de l'archipel de Kerguelen détaillés dans l'étude de Bonnet (prélèvements de l'été austral 1972-1973 ; publication de 1981).....	67
2.4. Caractérisation de l'environnement de vie des amibes à thèque.....	68
<b>3. Résultats.....</b>	<b>69</b>
3.1. Analyses microscopiques des échantillons prélevés lors des campagnes 2017-2018, 2019-2020 et 2021-2022.....	69

3.2.	Répartition des types de thèques .....	75
3.3.	Les autres formes microscopiques présentes sur l'archipel de Kerguelen .....	77
3.4.	Influence des paramètres environnementaux .....	78
3.5.	Réanalyse des échantillons de L. Bonnet (1981) .....	92
<b>4.</b>	<b>Discussions .....</b>	<b>93</b>
4.1.	Influence de l'environnement .....	93
4.2.	Remise dans le contexte du Subantarctique.....	94
4.3.	Comparaison des études menées sur les amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen .....	95
4.4.	Apport des autres formes microscopiques observées .....	95
<b>5.</b>	<b>Conclusions.....</b>	<b>95</b>
<b>6.</b>	<b>Remerciements .....</b>	<b>96</b>
<b>7.</b>	<b>Bibliographie .....</b>	<b>96</b>
<b>5.</b>	<b><i>Chapitre 5 : Effets de l'environnement sur la morphométrie d'une espèce emblématique de l'Hémisphère Sud : Apodera vas (Certes, 1889).....</i></b>	<b>99</b>
<b>1.</b>	<b>Introduction .....</b>	<b>101</b>
<b>2.</b>	<b>Matériel et méthodes.....</b>	<b>102</b>
<b>3.</b>	<b>Résultats .....</b>	<b>105</b>
<b>4.</b>	<b>Discussions .....</b>	<b>114</b>
<b>5.</b>	<b>Conclusion.....</b>	<b>116</b>
<b>6.</b>	<b>Remerciements .....</b>	<b>116</b>
<b>7.</b>	<b>Bibliographie .....</b>	<b>116</b>
<b>6.</b>	<b><i>Chapitre 6 : Reconstitution des environnements récents sur l'archipel de Kerguelen : étude couplée des amibes à thèques et des caractéristiques sédimentologiques .....</i></b>	<b>121</b>
<b>1.</b>	<b>Introduction .....</b>	<b>123</b>
<b>2.</b>	<b>Matériel et méthodes.....</b>	<b>124</b>
2.1.	Description lithologique.....	124
2.2.	Datation.....	126
2.3.	Observation des Amibes à thèque .....	127
2.4.	Observation MEB.....	127
2.5.	Géochimie organique.....	127
2.6.	Analyses isotopiques .....	128
2.7.	Minéralogie des argiles.....	128
2.8.	Géochimie inorganique.....	129
2.9.	Approches statistiques.....	129
<b>3.</b>	<b>Résultats .....</b>	<b>129</b>

3.1.	Datations <sup>14</sup> C .....	129
3.2.	Amibes à thèque.....	132
3.3.	Analyses MEB des éléments constitutifs des thèques d'amibes .....	135
3.4.	Géochimie organique et isotopique.....	137
3.5.	Minéralogie des argiles.....	145
3.6.	Géochimie inorganique.....	150
<b>4.</b>	<b>Interprétation et discussion .....</b>	<b>152</b>
4.1.	Préservation des thèques dans les sédiments.....	152
4.2.	Zonations écologiques.....	153
4.3.	. Reconstitution des environnements récents à partir des amibes à thèques et des caractéristiques organiques.....	156
4.4.	Impact de la végétation sur les signatures organique et isotopique .....	157
4.5.	Signature géochimique de la nature des matériaux terrigènes .....	160
4.6.	Signature minéralogique et géochimique : contribution respective de la nature pétrographique des roches et des conditions d'altération chimique .....	162
4.7.	Bilan des variations des conditions d'altération au sein des carottes .....	172
<b>5.</b>	<b>Conclusions.....</b>	<b>175</b>
<b>6.</b>	<b>Remerciements .....</b>	<b>176</b>
<b>7.</b>	<b>Bibliographie .....</b>	<b>176</b>
<b>8.</b>	<b>Figures supplémentaires.....</b>	<b>181</b>
<b>7.</b>	<b><i>Conclusions et perspectives.....</i></b>	<b><i>188</i></b>
1.	Conclusions.....	189
2.	Perspectives .....	189
<b>8.</b>	<b><i>Références bibliographiques.....</i></b>	<b><i>191</i></b>
<b>9.</b>	<b><i>Annexes.....</i></b>	<b><i>204</i></b>
	<b>Annexe 1. Comptages bruts des amibes à thèque dans les échantillons de végétaux actuels .....</b>	<b>206</b>
	<b>Annexe 2. Planche photo des différentes formes microscopiques observées sur les lames.....</b>	<b>210</b>
	<b>Annexe 3. Comptages bruts des amibes à thèque sur la carotte AZO-STU.....</b>	<b>211</b>
	<b>Annexe 4. Comptages bruts des amibes à thèque sur la carotte PHO-02 .....</b>	<b>212</b>
	<b>Annexe 5. Comptages bruts des amibes à thèque sur la carotte GEO-01 .....</b>	<b>213</b>
	<b>Annexe 6. Comptages bruts des amibes à thèque sur la carotte MV.....</b>	<b>214</b>
	<b>Annexe 7. Cartes d'identité des différents taxons rencontrés.....</b>	<b>216</b>
	<b>Annexe 8. Récapitulatif des observations faites des lames de Bonnet réanalysées.</b>	
	<b>Cases jaunes : Espèces observées par Bonnet et lors de la réanalyse ; Cases oranges : Espèces observées uniquement par Bonnet ; Cases bleues : Espèces observées uniquement dans cette</b>	

<b>réanalyse ; Cases violettes : Espèce observée lors de la réanalyse dans les lames montées Bonnet mais non décrites dans la publication de 1981.....</b>	<b>253</b>
<b>Annexe 9. Analyse génétique des amibes à thèque de Kerguelen.....</b>	<b>256</b>
A. Introduction.....	256
B. Matériel et méthodes spécifiques.....	257
C. Résultats : lecture des gels d'agarose au transilluminateur.....	272
D. Discussions et perspectives.....	273

# Introduction

L'archipel de Kerguelen, aussi connu sous le nom des «Îles de la Désolation » est un territoire français situé dans le Sud de l'Océan Indien dans la région subantarctique. Il doit son nom au navigateur français Yves-Joseph de Kerguelen de Trémarec, qui a découvert ces îles le 12 février 1772. Cet archipel, formé de plus de 300 îles et îlots, se situe à 1950 km des premières côtes de l'Antarctique et à 3250 km de l'île de la Réunion, qui est le territoire habité le plus proche. Il constitue un des cinq districts des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). L'archipel constitue la partie émergée du plateau sous-marin volcanique de Kerguelen (Coffin, 2002; Duncan, 2002). Il constitue un maillon indispensable dans la compréhension de la géodynamique de l'Océan Indien.

Le climat qui règne sur l'archipel est de type océanique, froid et soumis à des vents forts. La faune et la flore sont donc exposées à des conditions climatiques extrêmement défavorables (Frenot et al., 2006). Les études récentes concernant les changements climatiques sur l'archipel de Kerguelen montrent un recul net de la calotte glaciaire Cook sur la période 1963-2009 entraîné par la diminution des précipitations sur cette même période (Favier et al., 2016; Verfaillie et al., 2021, 2015).

C'est dans cet environnement qu'évoluent les amibes à thèque, qui forment un groupe polyphylétique de microorganismes unicellulaires eucaryotes et qui fabriquent une enveloppe externe : la thèque (Adl et al., 2012). Les premières longues études portées sur ces microorganismes datent de la fin du XIX<sup>ème</sup> et du début du XX<sup>ème</sup> siècle par des pionniers tels que Leidy (1879) et Penard (1902) . De plus amples études ont été réalisées tout au long du XX<sup>ème</sup> siècle, avec la description de nombreuses espèces (Ogden and Hedley, 1980), et ont considérablement fait évoluer les connaissances sur les amibes à thèque et leurs relations à l'environnement. Des études plus poussées sur la diversité cryptique et la taxonomie sont aujourd'hui en plein essor (e.g. Kosakyan et al., 2016; Singer et al., 2015)

Les amibes à thèque sont utilisées aujourd'hui comme bioindicatrices dans les études sur les changements de niveau marin (e.g. Charman, 2001), les conditions paléohydrologiques et paléoclimatiques (e.g. Tolonen, 1986) et peuvent être dépendantes de la température (e.g. Charman, 2001), du pH (e.g. Ellison, 1995; Swindles and Roe, 2007) et de la teneur en eau (e.g. Bonnet, 1981).

Le changement climatique actuel, affecte la biodiversité et le fonctionnement des sols dans tous les écosystèmes terrestres notamment par l'impact anthropique (Eisenhauer et al., 2022). Il est important de mieux connaître et d'étudier ces sols et la biodiversité présente pour mieux appréhender ces changements. C'est pour cela qu'aujourd'hui on étudie la diversité des amibes à thèque et les différents environnements de l'archipel de Kerguelen. Ce territoire constitue un environnement naturel idéal pour mieux comprendre l'impact des changements climatiques

car il subit de très fortes mutations climatiques et est préservé de l'impact anthropique direct du fait de son isolement et de la faible présence humaine sur l'archipel.

A ce jour, seules quatre études se sont intéressées aux amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen. Les travaux de Richters (observation des échantillons collectés lors de l'expédition *Gauss* (Deutsche Südpolar-Expedition) lors des étés austraux 1901 et 1907 ont été publiés par en 1904 et 1908 et synthétisées par Vanhöffen (1912) et ceux de Bonnet (observation datant de 1972 et publiées en 1981) ont permis de décrire respectivement 8 et 50 espèces mais ne fournissent pas les informations géographiques, qualitatives et quantitatives sur les différents échantillons. L'opportunité de réaliser une nouvelle étude détaillée et étoffée de la biodiversité des amibes à thèque sera donc développée au cours de ce manuscrit. Cette étude s'intéresse au développement des amibes à thèque dans les différents environnements de l'archipel de Kerguelen, sous la contrainte des changements climatiques et environnementaux récents. Une caractérisation environnementale et spatiale précise des assemblages d'amibes à thèque permettra de comprendre au mieux l'environnement dans lequel elles évoluent.

Chaque année, des campagnards d'été et des hivernants se relaient pour maintenir la présence française sur ces terres éloignées et y soutenir le bon déroulement de différents programmes scientifiques soutenus par l'Institut Polaire Français sur la base de Port-Aux-Français, créée en 1950. C'est donc dans le cadre du programme IPEV 1200 ENVIKER, soutenu par l'Institut Polaire Français, que deux campagnes scientifiques ont eu lieu. La première campagne, réalisée durant l'été austral de 2019-2020 a permis de récolter 236 échantillons de végétaux et de sols actuels et 7 carottes et prélèvements verticaux de sols. La seconde campagne, qui a eu lieu durant l'été austral 2021-2022, a permis de compléter ce premier échantillonnage et ainsi de récolter 459 échantillons actuels et 22 carottes de sols. Ces échantillons vont ainsi permettre de réaliser une nouvelle étude détaillée et étoffée sur les amibes à thèque.

Les deux principaux objectifs de cette thèse sont :

► D'acquérir une base de données moderne des amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen et de leurs caractéristiques environnementales et caractériser chaque espèce selon les différents paramètres environnementaux, géochimiques et climatiques. Pour cela, il s'agira de répondre aux questions suivantes : Quelle est la diversité d'amibes à thèque sur l'archipel de Kerguelen ? Il y a-t-il une variation de la répartition en fonction de l'aspect géographique ? Végétal ? Géologique ? Il est ainsi nécessaire de caractériser chaque environnement de prélèvement selon différents paramètres : la géochimie, la végétation, le type de sol, l'hygrométrie, la minéralogie des argiles. Des analyses de morphométrie seront également mises en parallèle pour montrer s'il existe des variations morphologiques au sein de la même espèce. Une mise en parallèle avec les précédentes études réalisées dans l'hémisphère sud et plus particulièrement dans la région subantarctique sera décrite.

► De décrire l'évolution paléoclimatique et paléoenvironnementale de l'archipel de Kerguelen à partir d'échantillons de carottes et de sections verticales prélevées dans les sols. Il s'agit de voir si l'évolution climatique et l'évolution environnementale sont retraçables par l'utilisation des amibes à thèque, mais également s'il y a des variations locales en différents points géographiques de l'archipel.

L'exposé de ce travail se décompose en 6 chapitres :

► Le premier chapitre présente l'état de l'art sur les amibes à thèque, leur classification, leur morphologie mais également leur mode de vie et leur répartition géographique, notamment dans les îles subantarctiques. Il fait également état des lieux des connaissances générales sur les amibes à thèque puis leur répartition dans l'hémisphère Sud, notamment sur l'archipel de Kerguelen à partir des travaux de Richters et Bonnet (Richters, 1904; F. Richters, 1908; Vanhöffen, 1912; L Bonnet, 1981). Ces observations sont ensuite replacées dans le contexte géographique, géologique et environnemental de l'archipel des Kerguelen.

► Le second chapitre présente les différentes campagnes d'échantillonnages et l'ensemble du matériel récolté et à disposition.

► Le troisième chapitre s'intéresse à la caractérisation environnementale des sols de l'archipel de Kerguelen à partir de différentes analyses (teneur en eau, analyses géochimiques (élémentaires, isotopie), analyses minéralogiques). Cette partie vise à mieux comprendre l'environnement dans lequel vivent les amibes à thèque. Elle vise à mettre en évidence l'influence que peut avoir le substrat sur la répartition des amibes à thèque.

► Le quatrième chapitre révèle la nouvelle base de données réalisée sur les amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen en décrivant les différentes espèces et leur répartition sur l'archipel. Il s'intéresse également à la ré-analyse de la collection d'amibes à thèque décrite en 1981 par Louis Bonnet. Ces analyses permettent de mettre en évidence les évolutions dans la description des amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen. Il a également pu mettre en évidence la compilation et la confrontation de l'ensemble des données de caractérisation de l'environnement et des amibes à thèque permettant d'extraire et de hiérarchiser les différents facteurs environnementaux contrôlant la diversité des amibes sur l'archipel.

► Le cinquième chapitre s'intéresse aux traits morphologiques d'une espèce caractéristique de l'hémisphère Sud, *Apodera vas*. Les mesures ont été réalisées sur les individus de l'étude de 1981 et de l'étude actuelle pour observer les évolutions morphologiques depuis 50 ans. Les mesures ont été faites sur des individus de différents secteurs géographiques pour observer les variations morphologiques en fonction de la géographie et des paramètres externes pouvant influencer ces variations.

► Le sixième chapitre s'intéresse à l'évolution paléoenvironnementale et paléoclimatique de l'archipel de Kerguelen par l'étude des amibes à thèque et l'analyse géochimique et minéralogique des échantillons de carottes et de sections verticales en s'appuyant des études des chapitres précédents.



# **Chapitre 1 : Etat des connaissances sur les amibes à thèque et l'archipel de Kerguelen**



# 1. L'archipel de Kerguelen

## 1.1. Contexte géographique

### 1.1.1. La région subantarctique

La région subantarctique se trouve dans l'hémisphère Sud autour de l'Antarctique. Elle comprend un ensemble d'îles et d'archipels situés dans la partie australe des océans Indien, Pacifique et Atlantique, entre 46° et 60° de latitude Sud (Figure 1.1). Ces îles appartiennent à différentes nations : la Nouvelle-Zélande, la Norvège, l'Australie, le Royaume-Uni, l'Afrique du Sud et la France. Les archipels de Crozet et de Kerguelen appartiennent aux Terres Australes et Antarctiques Françaises. Cette grande région se trouve au cœur du courant circumpolaire antarctique (ACC). Il est poussé par les vents d'ouest autour de l'Antarctique et représente le flux océanique dominant de cette région. C'est un courant qui ne rencontre aucun obstacle majeur sur sa route, mis à part les quelques îles subantarctiques et plateaux océaniques associés (Figure 1.1). Il joue un rôle majeur dans la circulation océanique mondiale, notamment par le brassage des eaux des océans Indien, Pacifique et Atlantique et la redistribution des eaux antarctiques profondes. Les migrations de ce courant entraînent un impact sur la circulation océanique à grande échelle et jouent un rôle dans la composition des masses d'eau en nutriments (Civel-Mazens et al., 2021).

La région subantarctique est caractérisée par 3 fronts associés à des masses d'eaux distinctes et caractérisés par des différences de température de l'océan de surface. Le front le plus septentrional est le Front subtropical (STF), qui est également appelé convergence subtropicale. Plus au Sud, se trouve le front subantarctique (SAF). Le dernier front avant l'Antarctique est le front polaire (FP), ou convergence antarctique, qui sépare les eaux froides de l'Antarctique avec les eaux plus tempérées de la région subantarctique (Jaeger et al., 2013). Ces fronts physico-chimiques constituent également des limites en termes d'écosystèmes liées notamment à leur richesse/pauvreté en nutriments (Si, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>).

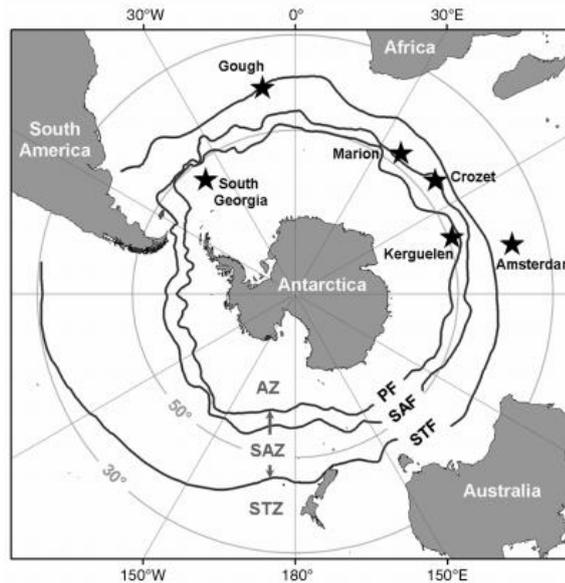


Figure 1.1 - Contexte géographique de la zone subantarctique. PF : Front polaire ; SAF : Front Subantarctique ; STF : Front Subtropical ; STZ : Zone subtropicale ; SAZ : Zone Subantarctique ; AZ : Zone Antarctique (Jaeger et al., 2013)

### 1.1.2. Localisation de l'archipel de Kerguelen dans le Subantarctique

L'archipel de Kerguelen, autrement appelé « Iles Kerguelen », fait partie de la réserve naturelle des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Il se situe au sud de l'Océan Indien, à la limite de l'Océan Austral Antarctique. Il se trouve à 4800 km de l'Australie, 3250 km des côtes réunionnaises et 1950 km des côtes de l'Antarctique (Figure 1.2). Il représente, avec l'archipel de Crozet et les îles de Saint-Paul et Amsterdam, la région subantarctique française. L'archipel se trouve dans les « 40èmes rugissants ». Cette zone est appelée ainsi par les marins du fait de forts vents qui sévissent entre les 40<sup>èmes</sup> et 50<sup>èmes</sup> parallèles de l'hémisphère Sud.

D'une superficie de 7215 km<sup>2</sup>, l'archipel de Kerguelen est composé de 300 îles et îlots, et d'une île principale appelée la Grande Terre (Figure 1.2). C'est le deuxième plus grand archipel subantarctique derrière l'archipel des Falkland (Îles Malouines).

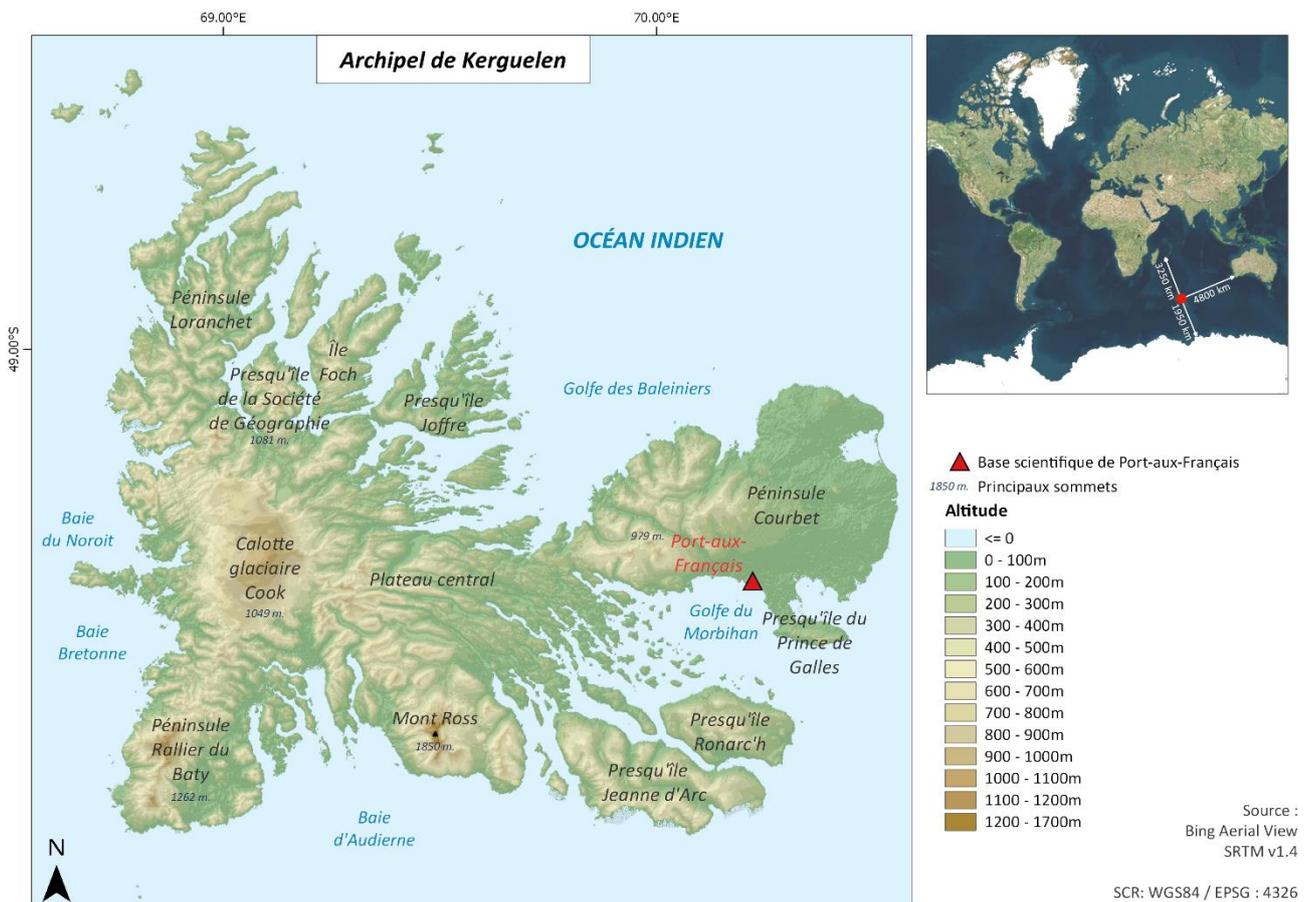


Figure 1.2 - Localisation géographique de l'archipel de Kerguelen situé au Sud de l'Océan Indien, à 3250 km de la Réunion, 4800 km de l'Australie et 1950 km de l'Antarctique. Les principales localités ont été identifiées ici. Le fond de carte est représenté par le modèle numérique de terrain (SRTM v1.4) en suivant l'échelle d'altitude.

## 1.2. Contexte géologique

### 1.2.1. Histoire de la formation de l'archipel de Kerguelen

Le plateau océanique de Kerguelen se situe sur la plaque Antarctique, au Sud de l'Océan Indien (49°20' 00" S, 69°20'00" E). Il s'étend aujourd'hui sur plus de 2200 km, formant ainsi l'une des plus grandes provinces magmatiques du monde. D'origine volcanique, il est issu de l'activité du point chaud de Kerguelen, actif depuis près de 130 Ma (Figure 1.3). Il s'est développé en différentes étapes le subdivisant en 3 parties. La partie Sud du plateau (SKP) a été la première à se former il y a 119-110 Ma (Coffin, 2002), suivie par la partie centrale du Plateau (CKP) il y a 101-100 Ma avant la partie nord (NKP) il y a 35-34 Ma. L'archipel de Kerguelen représente une des parties émergentes (avec les îles de Heard et McDonald) de cet immense plateau. Le plateau de Kerguelen se trouve dans un contexte extensif (Ponthus, 2018) du fait de sa proximité à la South East Ridge (SEIR), qui sépare le plateau de l'Australie. La Southwest Indian Ridge (SWIR) forme la limite avec l'Afrique du Sud tandis que la Princess Elizabeth Trough marque la limite avec l'Antarctique.

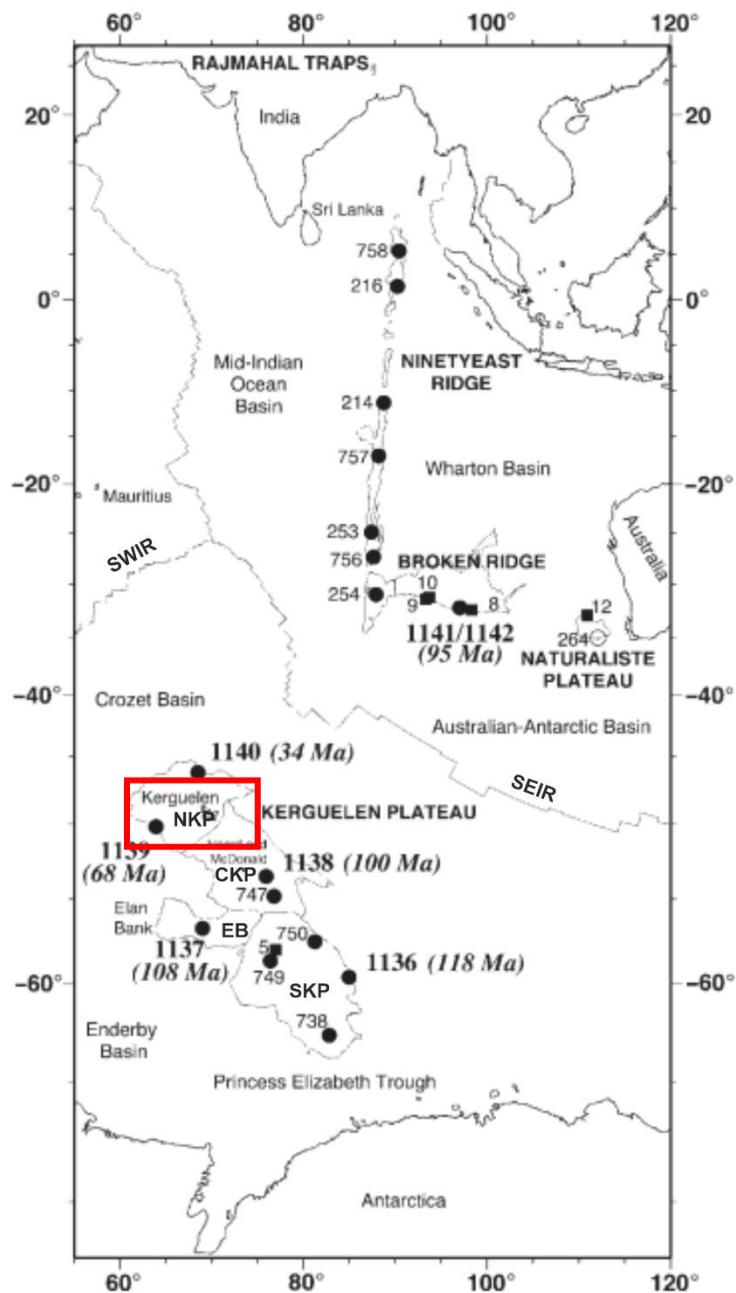


Figure 1.3 - Carte de localisation des sites d'échantillonnage ayant permis de réaliser des datations dans l'Est de l'Océan Indien. Les chiffres en gras représentent les sites de forages ODP 183 et les âges moyens entre parenthèses en italique (Ma). SWIR : Southwest Indian Ridge ; SEIR : Southeast Indian Ridge ; NKP : North Kerguelen Plateau ; CKP : Central Kerguelen Plateau (Coffin et al., 2002). Zone d'étude encadrée en rouge.

### 1.2.2. Carte géologique de l'archipel de Kerguelen

L'archipel de Kerguelen est d'origine volcanique, essentiellement effusif, avec une diversité de formation importante depuis que l'activité volcanique est devenue aérienne il y a 35 Ma. L'archipel est caractérisé par un volcanisme de type « trapp », avec une accumulation importante de coulées de lave qui peuvent atteindre 1000 mètres d'épaisseur.

Les premières investigations géologiques sur l'archipel de Kerguelen ont débuté dans les années 30 (Aubert de La Rue, 1932a). Puis, dans les années 50, s'en suivent des expéditions

pour approfondir la connaissance géologique et géomorphologique de cet archipel. La première carte géologique de l'archipel de Kerguelen date de 1970 produite par Nougier (Nougier, 1970). Une carte plus récente a été réalisée dans le cadre du programme IPEV CARTOKER (Richet et al., 2007) et est toujours en cours d'amélioration à la suite de différentes campagnes d'observations sur le terrain (Figure 1.4). La partie Nord de l'archipel est constituée majoritairement de basaltes, appelés basaltes des plateaux, mis en place entre 40 et 25 Ma, de type tholéithique pour les coulées dites inférieures (Aubert de La Rue, 1932b). On y observe un strato-volcan au niveau de la Péninsule Courbet. La partie sud de l'île présente des formations plus récentes (27 et 23 Ma) avec des basaltes alcalins. Enfin, le strato-volcan du Mont Ross est caractérisé par un volcanisme de type strombolien, beaucoup plus récent (6-2 Ma). Des roches plutoniques se trouvent au Sud-Ouest de l'archipel, au niveau de la péninsule Rallier du Baty, au sein du complexe volcano-plutonique, mis en place entre 9 et 5 Ma (Giret, 1983). On observe localement des affleurements de phonolite (presqu'île Ronarc'h, 10-6 Ma), de trachyte (trachytes du Centre, 16 Ma) et de rhyolite (rhyolite de Loranchet, 26 Ma). Des dépôts de conglomérats résultants de périodes d'érosion intense sont également visibles à proximité de Port Jeanne d'Arc.

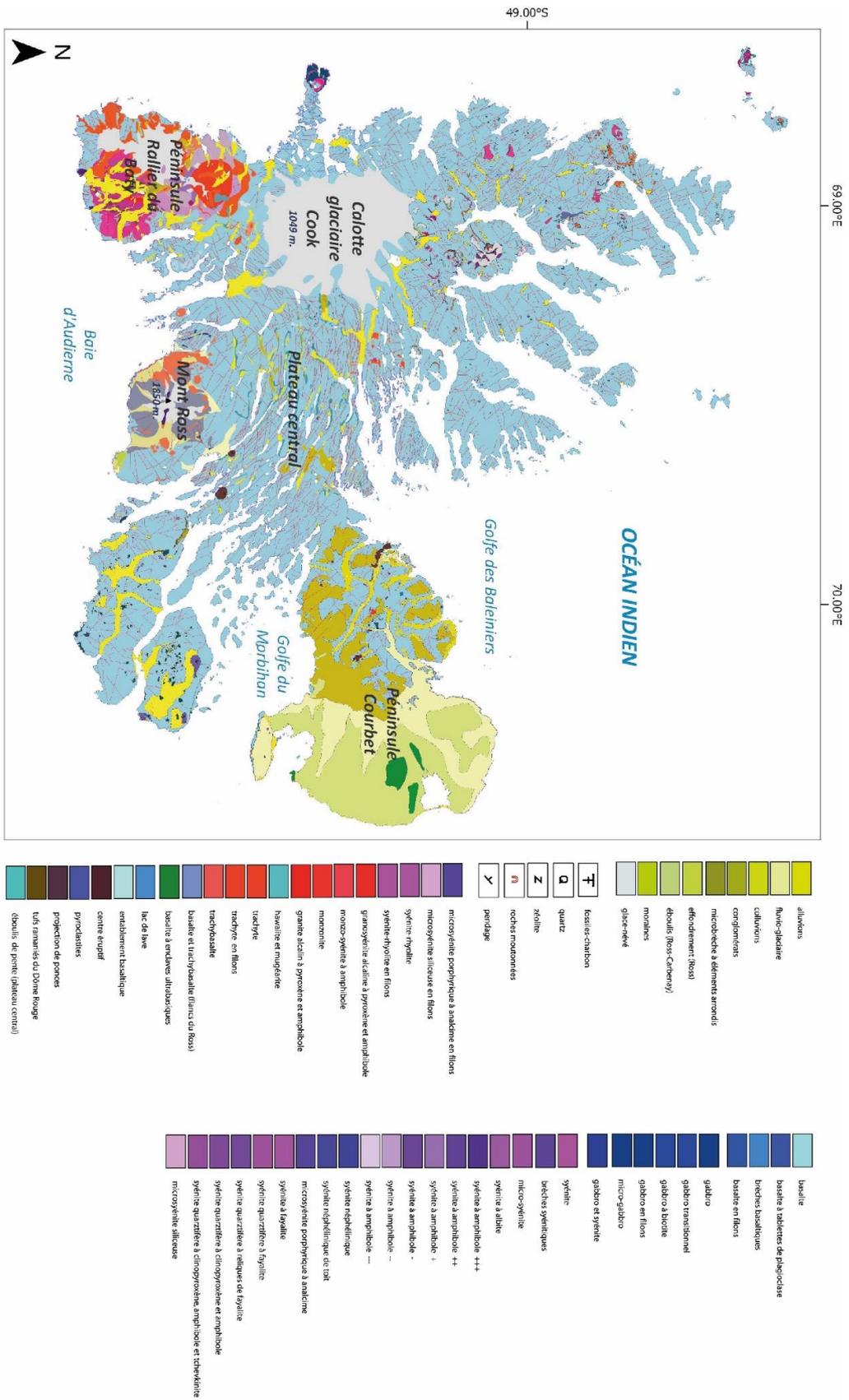


Figure 1.4 - Carte géologique de l'archipel de Kerguelen d'après Nougier (1970), complétée avec les données du programme CARTOKER par Michon, Cottin, Giret (Richet et al., 2007)

### 1.2.3. Topographie

L'archipel est composé de hauts reliefs à l'Ouest de l'archipel avec le point culminant au Sud à 1850 mètres d'altitude, le volcan du Mont Ross. Le plateau central de Kerguelen est en revanche une zone avec peu de relief, tout comme la Péninsule Courbet. Au centre-ouest, la calotte glaciaire Cook culmine à 1050 mètres d'altitude. Au Nord-Est, on retrouve des dépôts sédimentaires quaternaires issus de l'érosion des basaltes à proximité (Figure 1.4)- Les côtes de l'archipel de Kerguelen sont aujourd'hui découpées par de grands golfes (Morbihan, etc.) et de nombreux fjords (Bossière, etc.) résultant d'une érosion fluvio-glaciaire très importante. La côte mesure environ 1300 km de long (Aubert de La Rue, 1932a). De nombreux cours d'eau et de nombreux lacs sont répartis sur l'ensemble de l'archipel notamment dû à la présence de nombreux bassins versants formés par les reliefs incisés. Leurs niveaux varient rapidement en raison des nombreuses tempêtes et épisodes pluvieux. De plus, leur débit peut aussi être impacté en période estivale par la fonte des neiges et des glaciers. C'est un environnement extrêmement minéral où la végétation se développe dans les zones humides.

## 1.3. Contexte climatique

### 1.3.1. Conditions climatiques sur l'archipel

Le climat subantarctique est réputé comme étant très extrême, entre les 40<sup>èmes</sup> rugissants et les 50<sup>èmes</sup> hurlants. Le climat de l'archipel de Kerguelen est de type océanique, froid et avec un vent d'ouest omniprésent, soufflant en moyenne à 35km/h, mais pouvant atteindre 150-200 km/h. Les précipitations sont abondantes, notamment à l'Ouest de l'archipel accompagnant les vents d'Ouest. Les reliefs de l'archipel ralentissent ces précipitations, et les pluies sont moins importantes à l'est de l'île, au niveau de Port-aux-Français (800 mm/an) qu'à l'Ouest (4000 mm/an) (Favier et al., 2016; Verfaillie et al., 2019). Le taux de précipitation a été mesuré par l'Institut Paul Emile Victor entre 1995 et 2001 au niveau du glacier Ampère, au Sud-Ouest de l'archipel (Figure 1.5) : la moyenne annuelle est de 3155 mm tandis qu'à Port-aux-Français, à la même période, elle était de 692 mm (Berthier et al., 2009). La présence de nombreux glaciers sur l'archipel témoigne du climat froid qui y règne. Le glacier Cook est le plus grand glacier de l'archipel mais également le plus grand glacier français. Il culmine à 1049 mètres d'altitude et couvre environ 400 km<sup>2</sup>.

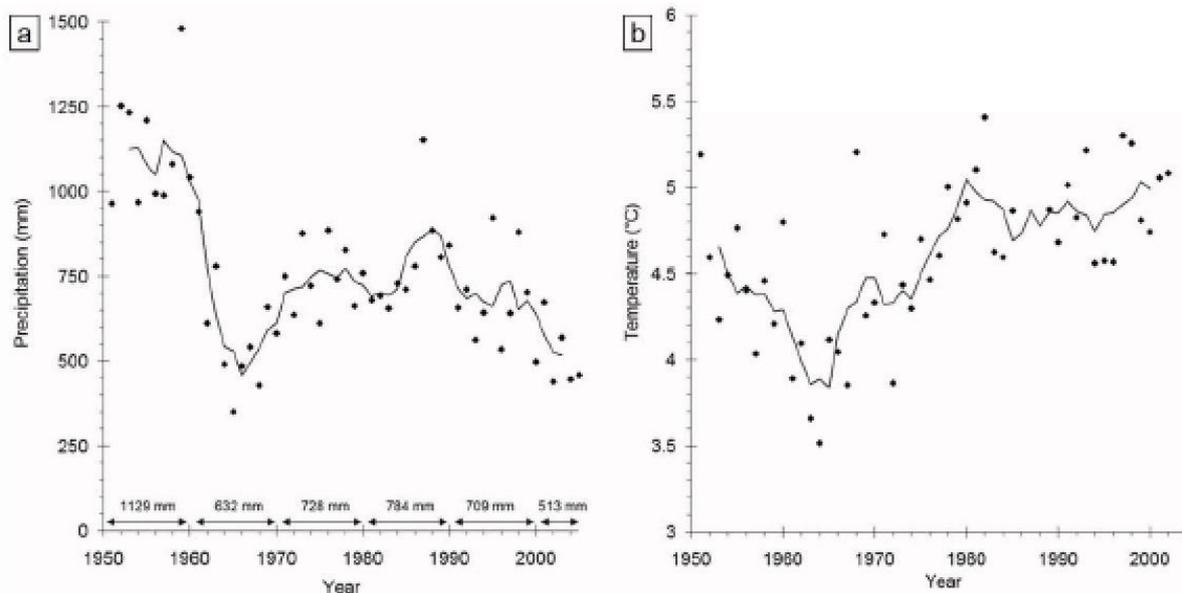


Figure 1.5 - Température et précipitation à Port-aux-Français. Les points correspondent aux valeurs annuelles alors que les lignes aux moyennes sur 5 années. (a) Précipitations annuelles entre 1951 et 2005. (b) Moyennes annuelles des températures entre 1951 et 2005. (b) Moyennes annuelles des températures entre 1951 et 2002 (Berthier et al., 2009)

Les enregistrements effectués par Météo France depuis plus de 60 ans mettent en évidence un changement significatif des conditions climatiques au cours des 20 dernières années. En moyenne, les températures ont augmenté d'1,3°C depuis les années 60 (Frenot et al., 2006). De plus, une diminution nette des glaciers s'observe sur l'ensemble des glaciers de l'archipel de Kerguelen témoignant du changement climatique. Entre 1963 et 2001, le glacier Cook a connu une diminution de 21%, passant de 703 à 552 km<sup>2</sup> (Berthier et al., 2009). L'élévation de la ligne d'équilibre d'altitude (limite à laquelle l'ablation équivaut à l'accumulation) est due à la diminution des précipitations sur cette période (Verfaillie et al., 2015), entraîné par la migration des trajectoires des tempêtes vers le Sud (phase positive du Southern Annual Mode – SAM, (Favier et al., 2016; Verfaillie et al., 2021)). De plus, les précipitations neigeuses ont diminué sur les sommets, en corrélation avec une légère augmentation des températures, la hausse des concentrations en GES et le trou dans la couche d'ozone Antarctique (Thompson et al., 2011).

### 1.3.2. Evolution paléoclimatique de l'archipel

L'évolution paléoclimatique de l'Archipel est basée sur l'étude des paléoglaciers et des nombreux lacs et tourbières, mais également par l'étude des carottes sédimentaires prélevées sur le Plateau des Kerguelen.

Les conditions climatiques dans l'océan Austral sont largement contrôlées par les migrations latitudinales de l'ACC (Antarctic Circumpolar Current), elles-mêmes liées aux variations de la position du Front Polaire actuellement situé au Sud de l'archipel de Kerguelen (e.g. Beny et al., 2022) (Figure 1.6). A l'échelle orbitale, les données de reconstitutions des paléo-températures de surface, basées sur les assemblages de radiolaires indiquent des migrations importantes du FP depuis 360ka (Civel-Mazens et al., 2021). Le FP était en effet situé

au nord du Plateau de Kerguelen lors des derniers stades glaciaires, tandis qu'il était repoussé vers le sud, au niveau du Fawn Trough lors dernier optimum interglaciaire (stade 5<sup>e</sup>, plus chaud que notre interglaciaire actuel), modifiant profondément les circulations océaniques et atmosphériques ainsi que les conditions climatiques sur l'archipel de Kerguelen (Civel-Mazens et al., 2021). L'impact de ces changements climatiques a été observé par la découverte de dépôts ligniteux, fragments de bois et des dépôts coquillers marins (Giret et al., 2003) datant du Miocène. Ce développement faunistique et floristique si important témoigne d'un climat passé beaucoup plus chaud qu'aujourd'hui. L'altitude à laquelle sont actuellement trouvés les dépôts coquillers marins (70-150 mètres) correspond à la baisse du niveau marin depuis le Miocène. La découverte de bois fossilisés quaternaires, dans une moraine datant du Pléistocène, impliquant que les arbres sur l'archipel de Kerguelen étaient encore présents à cette période démontre que ce climat chaud s'est étendu durant plusieurs millions d'années (Philippe, 1998).

A l'échelle suborbitale et millénaire, une étude récente des moraines du glacier Gentil, situé sur la péninsule Gallieni, indique que le glacier a subi au moins deux grandes phases d'avancée pendant le dernier stade glaciaire, il y a 14,3 ka ( $\pm 2,3$  ka) au moment de l'Antarctic Cold Reversal, et à la fin de l'Holocène il y a 2,6 ka (Charton et al., 2020). La plus ancienne de ces deux phases d'avancée du glacier est synchrone avec les formations des moraines Bontemps ( $13,6 \pm 1,5$  ka) et Belvedere ( $15,5 \pm 1,8$  ka) sur l'archipel (Jomelli et al., 2017), et avec d'autres glaciers subantarctiques (Putnam et al., 2010) suggérant qu'elles résultent du même forçage climatique. La calotte Antarctique présente une diminution du taux d'accumulation de neige (Jomelli et al., 2017) lors de l'ACR, tandis que l'étude des séquences prélevées dans les tourbières révèle une augmentation de l'humidité et des vents sur l'archipel de Kerguelen pendant l'ACR (Van der Putten et al., 2015), ce qui indiquerait une migration des vents d'Ouest pendant cette période.

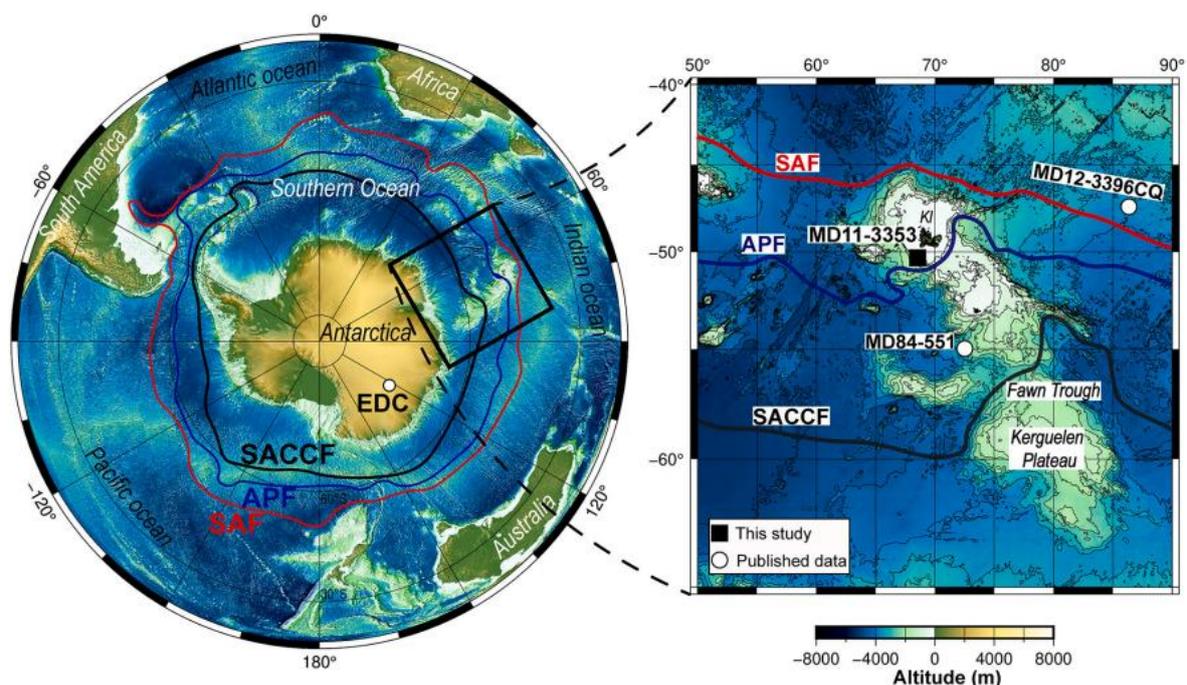


Figure 1.6 - Carte de la région subantarctique et du plateau des Kerguelen et les principales limites polaires (Civel-Mazens et al., 2021)

Enfin, l'étude de séquences palynologiques témoigne de changements climatiques récents. Deux périodes d'optimum climatiques ont été enregistrées dans ces dépôts, l'une vers 5500 à 6000 ans BP qui correspondrait également à un optimum climatique en région Boréale, et l'autre vers 2000 ans BP (Roche-Bellair, 1976).

## 1.4. Contexte environnemental

### 1.4.1. Communauté végétale

A l'époque de la découverte de l'archipel de Kerguelen en 1772, 22 plantes à fleurs seulement ont été observées (Aubert de La Rue, 1932a; Frenot et al., 2006). Après les premières expéditions d'exploration, 28 plantes supérieures ont ensuite été décrites à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle (Vanhöffen, 1912). Une seule plante supérieure est réellement endémique de l'archipel de Kerguelen : *Lyallia kerguelensis* (Figure 1.7). La présence de nombreuses espèces introduites a été constatée par les scientifiques au début du XX<sup>ème</sup> siècle (Aubert de La Rue, 1932a; Vanhöffen, 1912). Certaines plantes sont typiques de l'hémisphère nord, tel que le pissenlit, *Taraxacum officinale*. Sa présence a été observée aux alentours de 1874, près de 100 ans après la découverte de l'archipel (Bellair, 1970). Cependant, les conditions climatiques extrêmes ont freiné l'installation de nouvelles espèces. D'autres plantes sont endémiques aux îles subantarctiques en général, comme *Azorella selago* ou *Acaena magellanica*. *Acaena magellanica* forme de vastes prairies localisées principalement à l'Est de l'archipel (Aubert de La Rue, 1932a). *Azorella selago* se développe de deux manières différentes : en tapis composé de plusieurs individus ou de façon ponctuelle sous forme de coussin (Mortimer et al., 2007). C'est une espèce végétale clé des environnements de sols rocaillieux et de fellfield (Aubert de La Rue, 1932a). Elle se développe notamment dans les endroits où on ne retrouve pas *Acaena magellanica*.



Figure 1.7 - Exemples de quelques espèces végétales trouvées sur l'archipel de Kerguelen. A : *Lyallia kerguelensis* (Badenhausser et al., 2020) ; B : *Taraxacum officinale* ; C : *Acaena magellanica*

Un inventaire récent de la communauté végétale des îles Crozet et Kerguelen réalisé par la Réserve Naturelle des Terres Australes et Antarctiques Françaises (Badenhausser et al., 2020) indique que 21 espèces sont natives de la région subantarctique (dont 5 que l'on ne trouve pas à Crozet) et que 60 espèces ont été introduites (dont 17 espèces trouvées uniquement à Kerguelen).

## 1.4.2. Faune

La situation géographique, l'absence de présence humaine et la nature vierge qu'offre l'archipel de Kerguelen constituent un environnement idéal pour l'épanouissement de la faune sauvage. On retrouve sur ces terres austères de nombreux animaux marins, tels que les manchots royaux, les manchots papous, ou encore les otaries et les éléphants de mer (Aubert de La Rue, 1932a). Ces animaux se réfugient sur ces îles notamment lors de la reproduction et profitent de la disponibilité alimentaire dans les eaux marines alentours. L'archipel est un sanctuaire pour de nombreux oiseaux marins comme les albatros, les skuas, les chionis, les pétrels, les océanites. Une grande majorité des oiseaux nichent sur les îles du Golfe du Morbihan (Figure 1.8).



Figure 1.8 - Photographies de la faune sauvage de l'archipel de Kerguelen. A: Manchots royaux ; B : Manchots papous ; C : Otarie à fourrure de Kerguelen ; Éléphants de mer ; E : Albatros à bec jaune ; F : Skua subantarctique ; G : Chionis ; H : Pétrel géant (E, F, G, H : © Maud Quéroué)

Au cours des nombreuses expéditions menées sur l'archipel de Kerguelen depuis la découverte de ces îles en 1772, des animaux ont été introduits afin de subvenir aux besoins alimentaires des marins, et scientifiques : de nombreux chats, rennes ou encore lapins, qui sont les plus répandus, parcourent l'ensemble de l'archipel et nuisent fortement aux populations florales et faunistiques locales (Aubert de La Rue, 1932a). Depuis l'introduction des lapins notamment, les choux de Kerguelen (*Pringlea antiscorbutica*) qui font partie de la flore endémique et rare de l'archipel de Kerguelen sont en net déclin. La Réserve Naturelle des Terres Australes et Antarctiques Françaises a alors mis en place plusieurs campagnes d'éradication des espèces introduites, comme les moutons qui ont totalement disparu de l'archipel.

## 2. Les amibes à thèque

### 2.1. Généralités

Les amibes à thèque, ou thécamoebiens, constituent un groupe polyphylétique d'amibes (Adl et al., 2012). Les premières études sur les amibes à thèque remontent aux années 1830,

dont la première a été menée par Ehrenberg (1838). Elles présentaient notamment les travaux de systématique uniquement sur quelques espèces. C'est la publication de Leidy (1879), portant sur l'observation de rhizopodes d'Amérique du Nord au microscope, qui a permis de faire connaître les amibes à thèque.

Les amibes à thèque sont composées d'une seule cellule. Elles sécrètent partiellement ou dans la totalité une enveloppe rigide, la thèque, dont la taille est comprise entre 5µm et 300µm. Cette dernière peut être organique, siliceuse, calcique ou structurée à partir d'éléments exogènes. Elle permet à la cellule d'être protégée des conditions environnementales, telles que la dessiccation ou l'anaérobie (Ogden and Hedley, 1980). Elles disposent d'une ouverture orale aussi appelée le pseudostome (Figure 1.9). Cette région resserrée permet de garder une hydratation interne (Chardez, 1960).

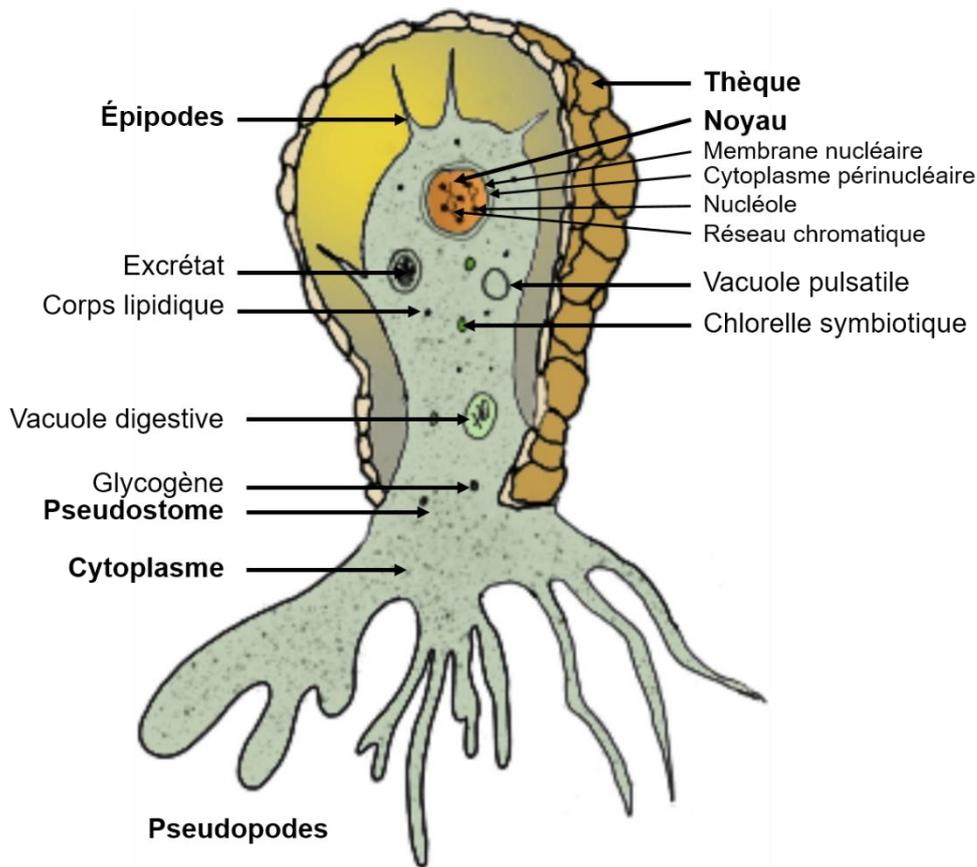


Figure 1.9 - Schéma de la cellule d'une amibe à thèque (d'après Chardez, 1967)

Pour se déplacer, se nourrir, se fixer, les amibes à thèque disposent de pseudopodes. Ils diffèrent par leur forme et leur mode d'activité. Ces organes qui débouchent du pseudostome leur permettent de se déplacer ou de se nourrir, pour la captation mais également pour le choix de la nourriture. Les pseudopodes diffèrent par leur forme, leur fonction et leur composition. Ils permettent de classer les amibes à thèque en différents ordres (Chardez, 1967a) :

- ✦ Lobose : les exolobopodes constitués uniquement d'ectoplasme hyalin et les endolobopodes sont endoplasmiques et granuleux intérieurement. La masse cytoplasmique est arrondie au sommet.
- ✦ Filose : pseudopodes très effilés, très longs et ectoplasmiques
- ✦ Granuloréticulose : pseudopodes qui ont la faculté de s'anastomoser et de digérer, linéaires et bifurquants, très fins.
- ✦ Réticulose : pseudopodes digités, d'origine exoplasmique, pointus, dépourvus de granules, hyalins et réfringents, plus visibles que les pseudopodes des filoses.

Pour permettre à la coquille de se fixer à l'amibe, cette dernière dispose de fins filaments : les épipodes. Leur nombre est variable suivant les espèces (Chardez, 1967a). Ce sont aussi des organes à connexion nerveuse permettant à la cellule, lorsqu'elle est au contact d'un objet étranger, de se contracter dans la thèque.

La cellule est composée :

- ✦ D'un ou plusieurs noyaux, généralement volumineux selon leur nombre. Il existe les amibes à thèque uninucléés, binucléés et multinucléés.
- ✦ De grandes vacuoles : gastrioles (= digestives) et pulsoles (= régulation osmotique)

## 2.2. Classification

Les amibes à thèque sont des protozoaires qui font partis de 2 super groupes au sein de la classification des eucaryotes : le super groupe Amoebozoa et le super groupe Sar (Adl et al., 2012). Les protistes sont maintenant étudiés depuis plus d'un siècle. Les connaissances à leur sujet n'ont cessé d'évoluer. Dans les années 60, on dénombrerait environ 1050 espèces vivant majoritairement dans des environnements aquatiques (Chardez, 1960). Aujourd'hui, avec les évolutions considérables de taxonomie, on en dénombre plus de 2000. Les techniques de biologie moléculaire (barcoding ADN) permettent de préciser la phylogénie de certaines espèces d'amibes à théques (Kosakyan et al., 2016). Les méthodes d'analyse évoluent et se perfectionnent. Une étude récente a montré que le futur de ces analyses pourrait mener à une diversité des protistes robuste (Burki et al., 2021). De nombreux ouvrages de référence sur la taxonomie sont à disposition dans la littérature (*e.g.* Chardez, 1967; Charman et al., 2000; Grospietsch, 1958; Leidy, 1879; Ogden and Hedley, 1980; Penard, 1913, 1902) et en ligne ([www.arcella.nl](http://www.arcella.nl)).

## 2.3. Morphologie

### 2.3.1. Structure et composition de la thèque

Généralement, la thèque est dotée d'une symétrie axiale. Elle est sécrétée en partie ou totalement par les amibes. Certains organismes sécrètent eux-mêmes leur thèque, elle est alors composée d'idiosomes. Les organismes agglutinants utilisent différents éléments organiques ou minéraux présents dans l'environnement pour fabriquer leur thèque, ce sont des xénosomes (Armynot du Châtelet et al., 2015, 2010).

Les 2 types de thèques les plus communes sont les protéiniques et les agglutinantes (Beyens et Meisterfeld, 2002), mais on retrouve également des thèques siliceuses et calcaires, constituées de divers éléments exogènes ou endogènes. L'ensemble est cimenté par un vernis chitinoïde (Chardez, 1967a; Ogden and Hedley, 1980).

- Les organismes qui sécrètent des plaques biosiliceuses, comme le genre *Euglypha* (Mitchell et al., 2008c) et certaines espèces du genre *Diffugia*. Les plaques de silice, généralement circulaires ou ovales, sont formées par une division cellulaire et sont stockées dans le cytoplasme à proximité du noyau (Ogden and Hedley, 1980). Ces organismes peuvent également fabriquer des épines.
- Les organismes dont les idiosomes sont d'origine calcaire ne comprennent que 2 espèces : *Paraquadrullela irregularis* (idiosomes carrés et disposés de façon régulière) et *Cryptodiffugia oviformis* (surface de la coquille lisse).
- Les organismes dont la coquille est protéique, composée de multiples alvéoles (*Arcella*) ou bien d'un revêtement homogène lisse.
- Les organismes agglutinants, comme les genres *Diffugia* ou les *Centropyxis*. Les *Diffugia* utilisent majoritairement des grains de quartz mais également des diatomées entières ou morcelées pour fabriquer une coquille « fille » de la même taille et même forme que l'organisme parent. Les organismes du genre *Nebela* ou *Heleopera* recyclent des particules de silice ingérées et digérées. Les éléments sont ensuite collés pour former la coquille.

Les genres *Hyalosphenia*, *Nebela*, *Arcella* et *Centropyxis* disposent de petits pores placés autour du pseudostome ou sur la thèque, en nombre variable.

### 2.3.2. Variation de morphologie intraspécifique

La morphologie peut être variable au sein même d'un groupe d'espèces. C'est notamment le cas pour *Apodera vas* (Figure 1.10). C'est une des plus grandes espèces d'amibes à thèque dont la taille se situe généralement autour entre 5 et 300 $\mu$ m (Smith and Wilkinson, 2007). Cette espèce est décrite quasiment exclusivement dans l'hémisphère sud, notamment au Chili, en Antarctique, sur diverses îles de l'océan austral, en Australie et Nouvelle Zélande, en Amérique du Sud et centrale (Zapata and Fernández, 2008). Néanmoins, sa taille est variable suivant la localisation géographique et le type d'environnement dans lesquels elle se trouve (Finlay, 2004; Smith and Wilkinson, 2007; Zapata and Fernández, 2008).

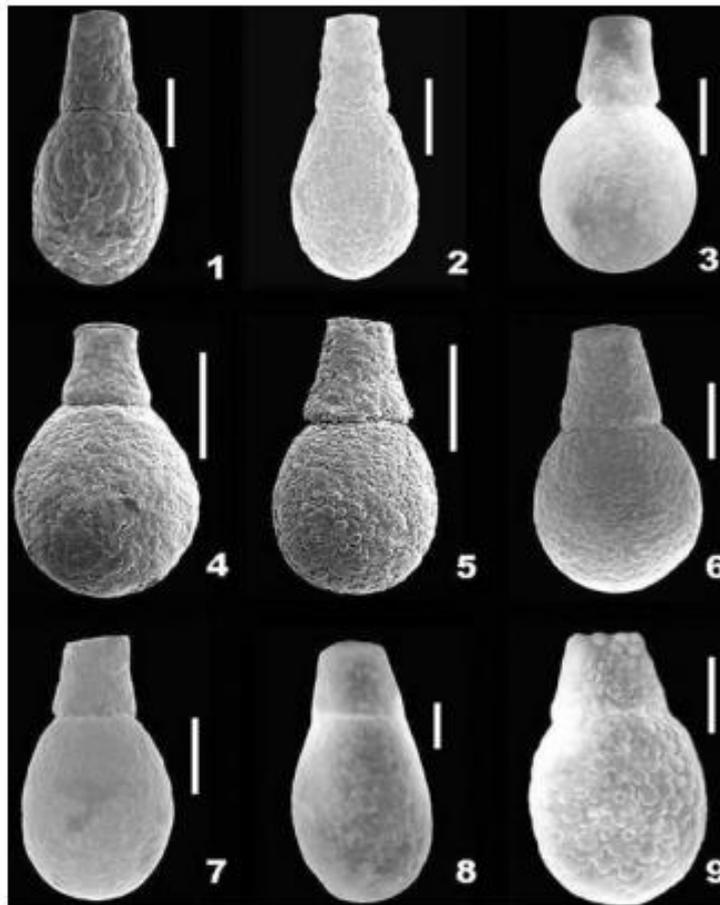


Figure 1.10 - Exemple de variation morphologique intra-spécifique chez *Apodera vas* (images MEB - Zapata and Fernandez, 2008)

Les amibes du genre *Euglypha* ont également une forme similaire. Les espèces se différencient à la fois par la taille, par le nombre de dents autour du pseudostome, par la présence d'épines ou non ou encore par la quantité de plaques de silice composant la coquille (Coûteaux et al., 2011).

### 2.3.3. Evolution taxonomique

La taxonomie dans l'étude des protistes, notamment dans l'étude des amibes à thèque, est une discipline très développée à ce jour. Son étude est très importante aux vues des nombreuses espèces qui ont été découvertes et le sont encore aujourd'hui. La morphologie est très semblable au sein d'une même famille, il est donc difficile de mettre en place des critères de reconnaissance pour identifier les différentes espèces. La systématique pour les décrire reste imprécise, ce qui conduit une sous-estimation de leur diversité réelle (González-Miguéns et al., 2021).

Depuis quelques années, de nouveaux outils ont été développés pour mieux connaître la diversité spécifique des amibes à thèque, notamment à partir d'analyses moléculaires pour extraire l'ADN des amibes à thèque. Ces analyses sont très coûteuses en termes de prix et de temps à y consacrer sans pour autant avoir la certitude de leur bonne réussite.

## 2.4. Ecologie des amibes à thèque

Ces organismes unicellulaires sont cosmopolites. Ils se trouvent dans divers types d'environnements terrestres mais préférentiellement dans les environnements humides, les cours d'eau douce ou dans des tourbières. La répartition peut dépendre de la catégorie de l'amibe. Les amibes du groupe filose et du groupe lobose ont des exigences communes en matière d'habitat (Meisterfeld, 2002). Les amibes à thèque sont bien plus présentes dans les environnements où la teneur en matière organique est plus importante que la fraction minérale (Stout and Heal, 1967).

De plus, on note que la répartition des amibes à thèque est dépendante de la teneur en eau, de la température et du pH. Les teneurs en C et N peuvent également nous informer sur le niveau trophique de l'environnement. Chaque espèce est associée à un environnement trophique (Tolonen, 1986). Si la teneur en C/N :

- ✦ <10 : Oligotrophique, mésotrophique, eutrophique
- ✦ >10 : Distrophique

Les amibes à thèque peuvent être témoin de critères biologiques, tels que l'alcalinité, l'acidité, le photisme ou encore l'aphotisme notamment chez les espèces terricoles (Chardez, 1967b).

## 2.5. Régime alimentaire

Les amibes à théques sont hétérotrophes et mixotrophes (Gilbert et al., 2000). Elles ont un spectre alimentaire très varié. Selon les espèces, elles se nourrissent de proies végétales ou animales : bactéries, algues vertes ou bleues, débris ligneux, fragments humiques, spores fongiques ou prédation avec les autres amibes à thèque (Chardez, 1967a). Des comportements de prédatons envers les nématodes ont également été observés (Yeates and Foissner, 1995).

Le processus de phagocytose a été observé chez de nombreuses espèces d'amibes, qu'elle soit totale ou partielle (Chardez, 1967a)

Certaines amibes sont de grandes prédatrices, telle que *Thecamoeba terricola*. Elles s'attaquent à d'autres espèces en progressant lentement vers leur proie. Elles enroulent leur proie à l'aide de prolongement ectoplasmique et l'invagine (Chardez, 1984).

Des comportements de prédation entre amibes ont aussi été observés notamment sur les individus plus petits (Figure 1.11). Le matériel ingéré est recyclé et peut participer à la construction de la thèque (Delaine, 2016; Yeates and Foissner, 1995).



Figure 1.11 - Photographie prise au microscope optique de la prédation de l'espèce *Apodera vas* sur une *Trinema lineare* (archipel de Kerguelen)

## 2.6.Reproduction

La reproduction s'effectue par un phénomène de conjugaison qui consiste entre l'accolement de deux amibes à thèque par leur pseudostome, aussi appelé copulation. Ce processus est généralement suivi d'un enkystement donnant 2 kystes uninucléés dans 2 coquilles distinctes ou d'un kyste uninucléé dans une seule coquille (Chardez, 1967a).

La reproduction s'effectue par division mitotique qui donne, à partir de la cellule initiale, deux cellules filles identiques à la cellule mère (Chardez, 1967a). On en distingue différents types suivant les différentes espèces :

- ✦ Promitose : la membrane nucléaire et le caryosome sont présents jusqu'à l'anaphase.
- ✦ Mésomitose : désintégration complète du ou des caryosomes dès la prophase.
- ✦ Métamitose : présence de centrosomes extranucléaires avec un aster net.

A la suite, les phases nucléaires s'accompagnent ou sont suivies de la mitose cytoplasmique. Une partie de l'amibe suit une exuviation avec les matériaux de réserve destinés à la construction de la nouvelle thèque. Enfin, se produit la migration nucléaire pour finalement former deux thèques.

## 2.7.Indicateur des paléo environnements

Les thèques des amibes se conservent et se fossilisent dans les sédiments (Mitchell et al., 2008a). Elles permettent de retracer les conditions d'humidité passées dans les tourbières. Leur taux de croissance et la formation de kyste permettent de renseigner les variations du niveau marin et du niveau des nappes phréatiques. (Wanner et al., 2020; Zheng et al., 2019) .

L'état de conservation des thèques peut également être utilisé comme un indicateur paléoenvironnemental. En effet, des études ont montré que les organismes ont un degré de résistance différent selon la composition chimique/minérale de leur thèque. La conservation des coquilles d'amibes est dépendante de sa composition. Les organismes dont la coquille est composée d'idiosomes se conservent moins bien que ceux dont la coquille est composée de xénosomes (Mitchell et al., 2008a; Ogden and Hedley, 1980; Swindles and Roe, 2007).

Par exemple, les amibes à thèque composés de plaques de silice (idiosomes), sont très fragiles et sont solubles dans les zones tourbeuses. Elles sont peu résistantes (Tolonen, 1986). La conservation des coquilles ne serait pas une question d'affinité écologique, mais plutôt d'une conservation différentielle. Jusqu'à présent, les analyses menées sur la conservation des thèques ont été réalisées à partir d'échantillons tourbeux. Les variations de conservation dans un environnement sédimentaire organique non tourbeux seront étudiées dans le chapitre portant sur l'étude paléoclimatique de l'archipel. D'autre part, certains milieux comme les niveaux de téphras et les dépôts de cendres permettraient une meilleure conservation d'espèces organiques, comme les *Corythion* et les *Trinema* (Charman et al., 2000). Une attention particulière devra être portée sur cet aspect compte tenu du contexte géologique de Kerguelen.

La présence d'amibes à thèque vivantes semble être un bon indicateur environnemental. Dans les sphaignes très humides, elles sont présentes dans les 15 premiers cm, car la teneur en oxygène de l'eau interstitielle diminue très rapidement à partir de la surface jusqu'à être totalement nulle sous cette profondeur (Meisterfeld, 1977). Dans les environnements plus secs, cette profondeur est encore moins élevée.

Une étude des changements de communautés le long de petits profils verticaux (10 cm) a été effectuée sur l'île de la Possession à Crozet (Sofie Vincke et al., 2006b). La fraction vivante est essentiellement située en surface et plus de 50% des thèques d'amibes sont situées dans la partie 6 à 10 cm, 50% des espèces trouvées sont des *Trinema lineare*. Les espèces les plus robustes, grosses et épineuses sont retrouvées en surface et les espèces les plus fragiles ont été trouvées plus en profondeur. Les échantillons de la fraction supérieure comportent les mêmes espèces d'amibes à thèque et la majeure partie des espèces présentes en surface sont retrouvées dans les fractions plus profondes. Néanmoins, des différences sont observées au niveau de la morphologie (taille des tests) et sur le pourcentage d'espèces vivantes lors de l'échantillonnage. Il est possible que ces différences résultent de la saisonnalité.

Les amibes à thèque peuvent également servir pour reconstituer les paléoenvironnements en complément des études sur les Non-Palynomorph Pollen (NPP). Cependant, les attaques à l'acide réalisées dans le protocole palynologique attaquent de nombreuses thèques et seules quelques espèces sont utilisées (Andrews et al., 2021).

### 3. Etat des lieux de la répartition des amibes à thèque

#### 3.1. Répartition globale des amibes à thèque

Les amibes à thèques sont réparties dans le monde entier et se développent dans divers types d'environnement, dans les zones humides et les zones d'eau douce ainsi que dans les sols acides et les tourbières, là où la teneur en matière organique est importante. On les trouve notamment vivant dans les bryophytes ou bien directement sur le substrat organique ou rocheux.

Les études montrent que la diversité d'amibes à thèque varie d'une zone géographique à une autre, bien que les conditions environnementales y soient quasiment identiques. Par exemple, la diversité est plus importante sur certaines des îles du subantarctique mais certains taxons tels que *Trinema lineare* ou *Corythion dubium* sont malgré tout ubiquistes. Néanmoins, Vincke et al. (2004) souligne que le nombre d'échantillons étudié dans les différents travaux est très hétérogène, ce qui peut impacter à la fois le nombre d'individus et la diversité spécifique.

Au total, environ 2000 espèces ont été décrites dans le monde. L'essentiel d'entre elles ont été décrites dans l'Hémisphère Nord, mais la présente étude se focalisera sur la répartition des amibes à thèque dans l'hémisphère Sud.

#### 3.2. Distribution des amibes à thèque dans l'hémisphère Sud

L'hémisphère sud, ou austral, s'étend du pôle Sud jusqu'à l'équateur. Il englobe le continent Antarctique, la zone Subantarctique, l'Océanie et une partie des continents d'Amérique, d'Afrique et d'Asie. La proportion terres émergées est de 20%. Elle est relativement faible en comparaison avec l'hémisphère nord, ou boréal, où les terres émergées représentent 40% de la surface.

Les études portant sur les amibes à thèques dans l'hémisphère Sud sont beaucoup moins nombreuses que dans l'hémisphère Nord. On dénombre un peu plus de 70 études, réparties sur les continents et sur les nombreuses îles présentes dans le Subantarctique et en Antarctique. Une analyse cluster de quelques zones d'études des amibes à thèque situées à l'extrême Sud de l'Amérique, en Tasmanie et au niveau des îles subantarctiques a été réalisée dans le cadre de cette thèse à partir des données climatiques et géographiques disponibles. Cette analyse a été réalisée à partir du package *pvclust* sur R à partir d'une analyse hiérarchique ((Suzuki and Shimodaira, 2006).

Les clusters ont été définis en fonction des températures annuelles, des taux de précipitations et de l'isolement des différentes zones géographiques (Tableau 1.1), mais peuvent aussi être inféodés aux différents fronts océaniques (Kostianoy et al., 2004).

Tableau 1.1 - Données climatiques et latitudinale des régions subantarctiques ayant permis de réaliser l'analyse cluster

Localisation	Latitude	Température minimale moyenne (°C)	Température maximale moyenne (°C)	Température moyenne (°C)	Précipitations (mm/an)	Vent moyen (km/h)	Orientation du vent	Superficie (km <sup>2</sup> )	Isolement (distance en km)
Ile de la Possession (Crozet)	-45.42	2.7	7.9	5.2	1780	35	W	352	2155
Ile Marion	-46.88	3.1	8.5	5.5	1700	28	W	335	1770
Archipel de Kerguelen	-49.77	2.3	8.4	4.5	2000	35	W	7215	1950
Archipel de Crozet	-45.42	2.7	7.9	5.2	1780	35	W	352	2155
Iles Heard et MacDonald	-53.07	0.8	4.2	2.5	1600	30	W	368	1470
Géorgie du Sud	-54.28	2.5	8.3	6	1500	19	W	3528	1430
Iles Malouines	-51.7	2.2	8.9	5	681	27	W	1500	400
Ile Falkland	-54.55	3.4	6.5	4.9	1000	38	W	128	1000
Saint-Paul	-38.43	11.8	16.5	14.3	940	26	W	8	2780
Amsterdam	-37.5	11.9	16.3	14.1	1110	26	W	58	2710
Tasmanie	-42.67	0.6	12.1	6.4	850	14	W	67031	199
Terre de Feu	-54.8	3.3	9.9	6.1	330	19	W	73753	0
Lac Escondido	-41.05	1.1	9	5	480	19	W	8	0

La position de ces fronts est en effet déterminée par les températures océaniques de surface (STT – 1997-1999) et la majorité des îles subantarctiques se situent au Sud du front Subtropical, à l'exception des îles Saint-Paul et Amsterdam qui se situent au Nord de ce front (Figure 3), et qui forment alors un cluster isolé (Cluster B). Elle a permis de mettre en évidence des groupements (Figure 1.12, Tableau 1.1) (Cluster I et II) :

- ✦ Un cluster composé des sites d'études continentaux ou à proximité directe de continents composé de la Terre de Feu (Argentine/Chili), du Lac Escondido (Chili) en Amérique du Sud et de la Tasmanie en Océanie (Cluster A).
- ✦ Un grand cluster englobant les îles subantarctiques dans lequel on distingue 2 grands groupes :
  - Les îles de Saint-Paul et d'Amsterdam se démarquent des autres îles subantarctiques (Cluster B). Situées à plus hautes latitudes, le climat qui y règne est plus clément avec des températures douces et un taux de précipitation faible.
  - Les autres îles subantarctiques (Kerguelen, la Géorgie du Sud, les îles Heard et MacDonald, l'île Marion (Archipel du Prince Edouard), l'archipel de Crozet et les îles Malouines), situées entre 45°S et 54°S de latitude, sont soumises à des climats

plus extrêmes, avec des températures plus fraîches et un taux de précipitation plus élevé (Cluster C).

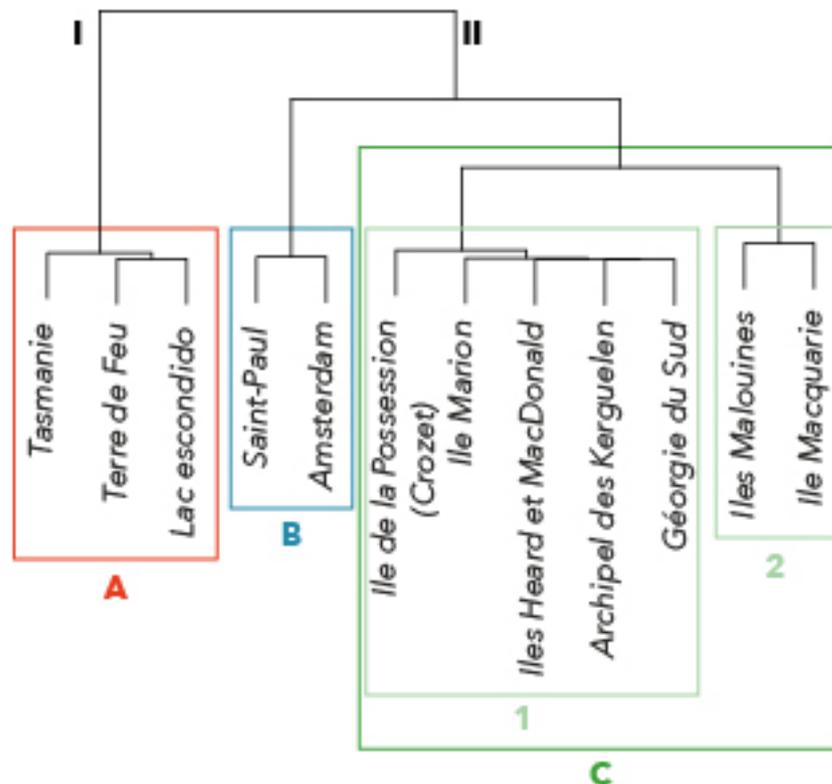


Figure 1.12 - Cluster des zones subantarctiques réalisés à partir des différentes données climatiques et géographiques et à partir du package pvclust sur R. C'est un regroupement hiérarchique multi-échelle. Cluster A : domaine continental ; Cluster B : îles Subtropicales ; Cluster C : îles subantarctiques.

Les îles Kerguelen, de Géorgie du Sud et de Heard et MacDonald se situent au Sud du front polaire et font partie du Cluster C-1 comme les îles Crozet et Marion qui se trouvent pourtant au niveau du front Subantarctique. Enfin, les îles Malouines et l'île Macquarie qui se situent entre le Front Subtropical et le front Subantarctique mais sous l'influence des zones continentales proches, forment un sous Cluster distinct (Cluster C-2).

La Tasmanie, qui forme un cluster avec la Terre de Feu (Argentine) et le Lac Escondido (Chili), se situe également au Nord du front subtropical. Cependant, ces trois zones d'études forment un cluster distinct (Cluster A), car ce sont des zones continentales ou à proximité immédiate des continents, qui sont soumises à un climat froid continental avec des vents moyens inférieurs à 20km/h, contrairement aux îles subantarctiques.

Ces analyses permettent de mettre en évidence des affinités climatiques et de répartir les études sur les amibes à thèque de l'hémisphère sud en 3 grands axes : le Subantarctique, l'Antarctique, les îles subtropicales et les zones continentales de l'Amérique du Sud et de l'Océanie.

### 3.3. Distribution des amibes à thèque en Antarctique

Le continent Antarctique, situé autour du pôle Sud, est quasiment totalement recouvert d'une épaisse couche de glace. Il est soumis à un climat froid, sec et venteux, dans un environnement quasiment désertique. La faune et la flore présentes sont adaptées à des conditions extrêmes. On retrouve notamment des mousses dans lesquelles les amibes à thèques se développent (Figure 1.13).

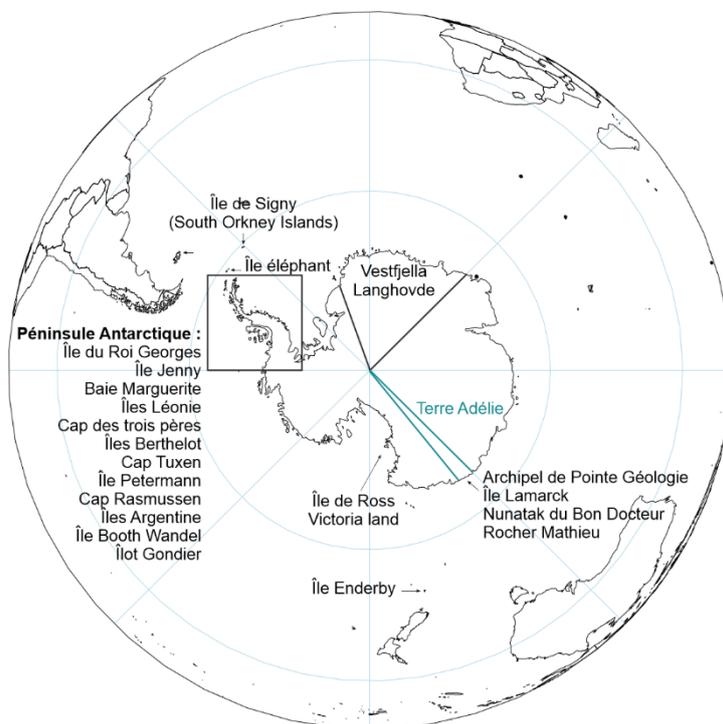


Figure 1.13 - Localisation des différentes zones étudiées sur les amibes à thèque en Antarctique

Différents auteurs ont travaillé sur les amibes à thèques de la région Antarctique (Tableau 1.2). Les premiers travaux ont été effectués par Penard (1911, 1913), sur des échantillons de mousses et autres végétaux à l'état sec, ou de sédiments conservés dans la formaline, provenant de l'expédition Antarctique du Nimrod (Eugène Penard, 1911). Les échantillons ont été prélevés en divers endroits de l'île de Ross, en Antarctique. Au total, il a déterminé la présence de 13 espèces sur la petite île d'Antarctique, dans un mauvais état. Il participe à la deuxième expédition antarctique française de 1908-1910, commandée par le Dr. Jean-Baptiste Charcot (Penard, 1913). Les 21 échantillons rapportés sont des mousses sèches, du sédiment et également de la terre humide provenant de la péninsule antarctique. Au total, 26 espèces ont été déterminées en 11 sites différents. Des mousses, plus abondantes, plus fournies et plus longues, seraient à l'origine du plus grand nombre d'espèces observées par rapport à l'expédition antarctique du Nimrod.

Tableau 1.2 - Compilation des études menées sur les amibes à thèque en Antarctique depuis le début du XXème siècle

<b>Antarctique</b>								
Auteur	Année	Localisation	Lat.	Long.	Date d'éch.	Nb. esp.	Nb. d'éch.	Type de substrat
<b>Penard</b>	<b>1911</b>	<b>Ile Ross</b>	<b>-77.55</b>	<b>166.15</b>	<b>1908/1909</b>	<b>15</b>	<b>11</b>	<b>Mousses et sédiments</b>
Penard	1913	Ile Jenny	-67.72	-70.75	1909	18	5	Mousses et terre
<b>Penard</b>	<b>1913</b>	<b>Baie Marguerite et Ile Léonie</b>	<b>-67.60</b>	<b>-70.73</b>	<b>1909</b>	<b>6</b>	<b>2</b>	<b>Mousse</b>
Penard	1913	Cap des Trois-Pères	-65.45	-66.47	1909	4	1	Mousse et beaucoup de terre
<b>Penard</b>	<b>1913</b>	<b>Ile Berthelot</b>	<b>-65.35</b>	<b>-66.50</b>	<b>1909</b>	<b>8</b>	<b>1</b>	<b>Mousses</b>
Penard	1913	Cap Tuxen	-65.25	-66.50	1909	11	1	Mousse
<b>Penard</b>	<b>1913</b>	<b>Ile Petermann</b>	<b>-65.17</b>	<b>-66.53</b>	<b>1909</b>	<b>19</b>	<b>3</b>	<b>Mousse fournie, terre encore humide</b>
Penard	1913	Cap Rasmussen	-65.15	-64.07	1909	13	2	Mousse et terre
<b>Penard</b>	<b>1913</b>	<b>Iles Argentine</b>	<b>-65.07</b>	<b>-63.98</b>		<b>1</b>	<b>1</b>	
Penard	1913	Ile Booth Wandel	-65.05	-66.35	1909	6	1	Mousse et terre
<b>Penard</b>	<b>1913</b>	<b>Ilot Gondier</b>	<b>-64.82</b>	<b>-65.82</b>	<b>1908</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>Mousse et terre</b>
Penard	1913	Ile du roi George	-62.20	-60.92	1909	1	1	Terre, mousses
<b>Decloitre</b>	<b>1960</b>	<b>Terre Adélie</b>	<b>-66.73</b>	<b>140.00</b>	<b>1958</b>	<b>1</b>	<b>6</b>	<b>Lichens, mousses terrestres</b>
Decloitre	1964	Archipel de Pointe Géologie	-66.67	140.02	1962	3	7	<i>Parsiola</i> , terre, cailloux
<b>Decloitre</b>	<b>1964</b>	<b>Ile Lamarck</b>	<b>-66.67</b>	<b>140.03</b>	<b>1962</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b><i>Parsiola</i>, cailloux, débris divers</b>
Decloitre	1964	Nunatak du Bon Docteur	-66.67	140.03	1962	3	12	Eau de fonte, boue de moraine, algues
<b>Decloitre</b>	<b>1964</b>	<b>Rochers Mathieu</b>	<b>-66.33</b>	<b>136.82</b>	<b>1962</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>Algues</b>
Sudzuki	1964	Langhovde	-69.22	39.75	1959-1962	30	Several	Mousses
<b>Heal</b>	<b>1965</b>	<b>Signy island</b>	<b>-60.72</b>	<b>-45.60</b>	<b>1962</b>	<b>4</b>	<b>170</b>	<b>Débris de marbre</b>
Heal	1965	Signy island	-60.72	-45.60	1962	7		Mousses
<b>Heal</b>	<b>1965</b>	<b>Signy island</b>	<b>-60.72</b>	<b>-45.60</b>	<b>1962</b>	<b>18</b>		<b>Sol d'herbe</b>
Smith	1972	Elephant Island	-61.17	-55.23	1971	9	23	Tourbe mousse / gazon
<b>Smith</b>	<b>1972</b>	<b>Elephant Island</b>	<b>-61.17</b>	<b>-55.23</b>	<b>1971</b>	<b>11</b>	<b>23</b>	<b>Tourbe mousse</b>
Smith	1973	Signy island	-60.72	-45.60	1970-1971	17	6	Mousses de tourbières
<b>Smith</b>	<b>1974</b>	<b>South Orkney Islands</b>	<b>-60.67</b>	<b>-45.67</b>	<b>1971</b>	<b>13</b>	<b>27</b>	<b>Tapis de mousse, fellfields</b>
Smith	1992	Southern Victoria land	-78.03	164.00	1984-1985	5	4	Mousses sèches et humides
<b>Smith</b>	<b>1992</b>	<b>Northern Victoria land</b>	<b>-77.60</b>	<b>163.08</b>	<b>?</b>	<b>1</b>	<b>?</b>	<b>?</b>
Smith	1992	Ross island	-74.23	166.47	1984-1985	11	7	Mousses sèches et humides, sol sous mousse, lichen
<b>Smith</b>	<b>1992</b>	<b>Vestfjella</b>	<b>-73.03</b>	<b>-13.40</b>	<b>1985</b>	<b>2</b>	<b>?</b>	<b>Mousse, lichen dans un sol minéral humide</b>
Smith	1992	Enderby land	-67,6	44.38		12		Mousses humides
<b>Smith</b>	<b>1992</b>	<b>Terre Adélie</b>	<b>-66.73</b>	<b>140.00</b>		<b>9</b>		
Smith	1992	Mühlig-Hofmannfjella land	-71.87	4.45	1985	2	8	Lichen, mousse de roches et graviers
<b>Mieczan and Adamczuk</b>	<b>2015</b>	<b>King George Island</b>	<b>-62.17</b>	<b>-58.47</b>	<b>1984-1985</b>	<b>15</b>	<b>?</b>	<b>Mousses</b>

En 1960 et 1964, les rapports des expéditions antarctique françaises de Decloître permettent d'avoir de nombreuses autres données sur les amibes à thèque en Terre Adélie (Decloître, 1960, 1964). Les échantillons étudiés proviennent majoritairement de Prasiola - une algue d'eau douce - et de débris divers, de terre et de cailloux. La diversité spécifique de la Terre Adélie est relativement pauvre. Seulement 8 espèces sont dénombrées, dont certaines espèces nouvellement décrites en Terre Adélie et plus largement en Antarctique : *Corythion dubium*, *Hyalosphenia elegans*, *Parsulina cyathus*, *Pyxidicula operculata* et *Nebela bohenica adelia*.

Les études se faisant de plus en plus nombreuses sur la zone antarctique au fil des années, le nombre d'espèces trouvées augmente. Au niveau de Langhovde (Queen Maud land), 30 espèces ont été déterminées à partir de nombreux échantillons de mousse prélevés dans 2 stations (Sudzuki, 1964).

Une vaste campagne d'échantillonnage (170 échantillons) effectuée en 1962 sur l'île de Signy (Orcades du Sud) a montré une diversité de 18 espèces sur différents types de substrats végétaux (Heal, 1965). Les sols à dominante minérale (débris de marbre par exemple) abritent quant à eux moins d'espèces (4).

Une étude de Smith (1992) s'est intéressée à de nouveaux échantillons prélevés durant une expédition de recherche norvégienne en Antarctique, de 1984-1985. Dans la totalité, 26 espèces différentes ont été trouvées, réparties dans 7 zones différentes, au nord et au sud de l'Antarctique.

### **3.4. Distribution des amibes à thèque dans le subantarctique**

Le Subantarctique constitue une région de l'hémisphère Sud, située à l'extrême Sud des océans Pacifique, Atlantique et Indien, à la limite de l'Océan Glacial Antarctique. Composée de 17 îles et d'archipels répartis autour de l'Antarctique, cette région est soumise à un climat très venteux, et plus ou moins froid selon la latitude. Ces environnements humides abritent une faune et une flore importante et sont propices au développement des amibes à thèques. Trente-et-une études ont été menées sur les peuplements d'amibes à thèque sur les îles du subantarctique (Figure 1.14, Tableau 1.3).

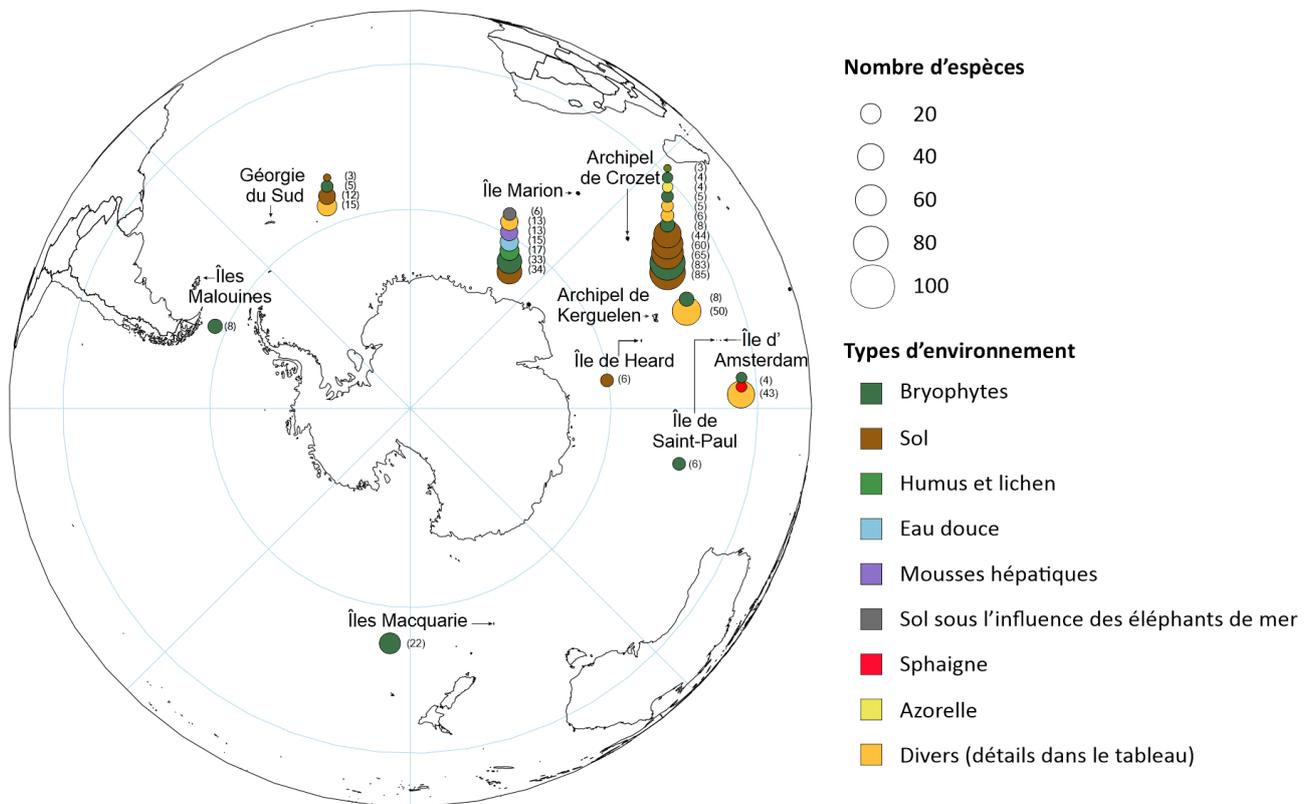


Figure 1.14 - Diversité d'amibes à thèque en fonction du type d'environnement à partir des études menées dans les îles subantarctiques. Les différents cercles représentent les différentes études menées sur chaque île et archipel. La taille du cercle dépend du nombre d'espèces. La couleur est associée au type d'environnement dans lesquels les échantillons bruts ont été prélevés.

Tableau 1.3 - Compilation des études menées sur les amibes à thèque dans les îles subantarctiques depuis le début du XX<sup>ème</sup> siècle

Îles subantarctiques								
Auteur	Année	Localisation du site d'étude	Latitude	Longitude	Nombre d'espèces	Nombre d'éch.	Années de prélèvement	Types de substrat
<b>Richters</b>	<b>1908</b>	<b>Amsterdam</b>	<b>-37.68</b>	<b>77.52</b>	<b>4</b>	<b>x</b>	<b>1901-1903</b>	<b>Bryophytes</b>
Richters	1908	Crozet	-45.42	51.75	8	x	1901-1903	Bryophytes
<b>Richters</b>	<b>1908</b>	<b>Falkland</b>	<b>-51.70</b>	<b>-57.87</b>	<b>8</b>	<b>x</b>	<b>1901-1903</b>	<b>Bryophytes</b>
Richters	1908	Géorgie du Sud	-54.28	-36.50	5	x	1901-1903	Bryophytes
<b>Richters</b>	<b>1908</b>	<b>Heard</b>	<b>-53.07</b>	<b>73.40</b>	<b>6</b>	<b>x</b>	<b>1901-1903</b>	<b>Bryophytes</b>
Richters	1908	Kerguelen	-49.77	69.05	8	x	1901-1903	Bryophytes
<b>Richters</b>	<b>1908</b>	<b>Saint-Paul</b>	<b>-38.43</b>	<b>77.31</b>	<b>6</b>	<b>x</b>	<b>1901-1903</b>	<b>Bryophytes</b>
Penard	1911	Macquarie	-54.55	159.00	22	x	x	Bryophytes
<b>Sandon and Cutler</b>	<b>1924</b>	<b>Géorgie du Sud</b>	<b>-54.28</b>	<b>-36.50</b>	<b>3</b>	<b>x</b>	<b>1921-1922</b>	<b>Sol organique</b>
Sandon and Cutler	1924	Géorgie du Sud	-54.28	-36.50	12	x	1921-1922	Sol organique
<b>Declofre</b>	<b>1960</b>	<b>Ile Macquarie</b>	<b>-54.55</b>	<b>159.00</b>	<b>11</b>	<b>x</b>	<b>1958</b>	<b>Eau de mare</b>
Grospietsch	1971	Marion	-46.88	37.87	6	x	x	Sol (fréquenté par des éléphants de mer)
<b>Grospietsch</b>	<b>1971</b>	<b>Marion</b>	<b>-46.88</b>	<b>37.87</b>	<b>13</b>	<b>x</b>	<b>x</b>	<b>Tourbières avec plantes à fleurs</b>
Grospietsch	1971	Marion	-46.88	37.87	13	x	x	Mousse hépatiques
<b>Grospietsch</b>	<b>1971</b>	<b>Marion</b>	<b>-46.88</b>	<b>37.87</b>	<b>15</b>	<b>x</b>	<b>x</b>	<b>Algues d'eau douce</b>
Grospietsch	1971	Marion	-46.88	37.87	17	x	x	Humus avec lichens
<b>Grospietsch</b>	<b>1971</b>	<b>Marion</b>	<b>-46.88</b>	<b>37.87</b>	<b>33</b>	<b>x</b>	<b>x</b>	<b>Bryophytes dans tourbière</b>
Smith	1975	Crozet	-46.41	51.76	5	5	1973	Coussins de mousse ( <i>Rhacomotrium lanuginosum</i> )
<b>Smith</b>	<b>1975</b>	<b>Crozet</b>	<b>-46.41</b>	<b>51.76</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>1973</b>	<b>Sol coussins d'<i>Azorella</i></b>
Smith	1975	Crozet	-46.41	51.76	3	5	1973	Sphaigne
<b>Smith</b>	<b>1975</b>	<b>Crozet</b>	<b>-46.41</b>	<b>51.76</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>1973</b>	<b>Tourbe de <i>Poa cookii</i></b>
Smith	1975	Crozet	-46.41	51.76	4	5	1973	Tourbe de l'arbrisseau nain ( <i>Acaena sp.</i> )
<b>Smith</b>	<b>1975</b>	<b>Crozet</b>	<b>-46.41</b>	<b>51.76</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>1973</b>	<b>Litière de <i>Pringlea antiscorbutica</i></b>
Bonnet	1981	Kerguelen	-49.77	69.05	50	63	1972-1973	Bryophytes, lichens, sol, phanérogames
<b>Smith and Headland</b>	<b>1983</b>	<b>Géorgie du Sud</b>	<b>-54.28</b>	<b>-36.42</b>	<b>18</b>	<b>120</b>	<b>1978-1980</b>	<b>Bryophytes, prairie, tourbières, zones végétalisées</b>
Vincke et al.	2004	Crozet	-46.40	51.75	65	60	1999-2000	Sol
Vincke et al.	2004	Crozet	-46.40	51.75	83	109	2001-2002	Bryophytes (zones humides, zones)
Vincke et al.	2004	Crozet	-46.40	51.75	85	66	1997-1998	Sédiments de surface (rivières, lacs)
<b>Vincke et al.</b>	<b>2006</b>	<b>Crozet</b>	<b>-46.40</b>	<b>51.75</b>	<b>60</b>	<b>63 (21 carottes de 3 segments)</b>	<b>2004-2005</b>	<b>Carottes</b>
Vincke et al.	2007	Crozet	-46.40	51.75	44	79	1998-1999	Sol
<b>Heger et al</b>	<b>2009</b>	<b>Amsterdam</b>	<b>-37.68</b>	<b>77.52</b>	<b>43</b>	<b>60</b>	<b>1998-1999</b>	<b>Bryophytes, eau, sédiments</b>
Whittle et al.	2019	Marion	-46.88	37.87	34	28	x	Sol

### 3.4.1. Distribution des amibes à thèque sur l'archipel de Crozet (Île de la Possession)

L'archipel de Crozet est le second plus grand archipel français situé à proximité du front polaire. Sur l'archipel de Crozet, trois études sur la composition microscopique des sols et de la végétation ont été menées uniquement sur l'île de la Possession : Richters (1908), Smith (1975) et Vincke et al. (2004, 2006 et 2007). La faune des 4 autres îles de l'archipel n'a jamais été étudiée, même avant qu'elles n'acquiescent le statut de protection intégrale décrété en 1938 pour l'île aux Cochons, l'île des Pingouins et l'îlot des Apôtres et en 1989 pour l'île de l'Est (Sombetzki-Lengagne, 2003).

En premier lieu, suite aux prélèvements effectués lors de l'expédition *Challenger* réalisée dans les îles subantarctiques à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle (Vanhöffen, 1912), Richters (1908) a énuméré les différentes espèces identifiées au début du XX<sup>ème</sup> siècle sur l'île de la Possession. Il a dénombré 8 espèces différentes : *Diffflugia globulosa*, *Diffflugia piriformis*, *Diffflugia constricta*, *Nebela collaris*, *Arcella vulgaris*, *Euglypha seminulum*, *Euglypha ciliata* et *Trinema enchelys*.

En second lieu, Smith (1975) a identifié 9 espèces différentes à partir d'échantillons de sol avec comme genres principaux : *Arcella*, *Assulina*, *Corythion*, *Diffflugia*, *Euglypha*, *Nebela* et *Trinema*.

Plus récemment, Vincke a réalisé ses travaux de thèse sur les amibes à thèque de l'île de la Possession (Vincke 2004 a., 2004 b., 2006 et 2007). Les substrats prélevés et analysés correspondent à 400 échantillons de mousses prélevés lors de la campagne d'été 1997-1998 (Sofie Vincke et al., 2004a), et 89 échantillons de sol, prélevés durant les étés 1999-2000 et 2001-2002 (Sofie Vincke et al., 2004b). A cela s'ajoutent 21 profils verticaux de sol de 10 cm de profondeur qui ont été prélevés durant l'été austral 2004-2005. 109 échantillons de mousse ont été sélectionnés pour les analyses et ont permis d'identifier 83 taxons de 21 genres différents. Plusieurs espèces sont dominantes : *Trinema lineare*, *Trinema enchelys*, *Euglypha laevis* et *Euglypha rotunda*. Les analyses cluster et de correspondance ont permis d'identifier 3 communautés :

- *Corythion dubium* que l'on trouve dans des mousses terrestres sèches et dont le pH est légèrement acide ;
- *Arcella arenaria* que l'on trouve dans des zones humides et essentiellement au niveau d'eaux stagnantes ;
- *Diffflugia crenulata* que l'on trouve dans des zones humides et particulièrement à proximité de ruissellements.

Les échantillons de sol ont livré 65 taxons répartis sur 20 genres. Trois types d'environnements caractéristiques ont été mis en évidence :

- Les fellfield où l'humidité, la présence de matière organique et la diversité spécifique sont plus faibles. C'est un écosystème répandu au niveau des îles subantarctiques, notamment situé en hauteur et partiellement végétalisé. Les espèces dominantes sont *Trinema lineare* et *Euglypha laevis*.

- Les tourbières où le pH est plus faible mais le nombre d'individus et la diversité sont plus élevés. Les espèces dominantes sont *Assulina muscorum*, *Corythion dubium*, *Diffflugia pristis*, *Euglypha tuberculata* et *Pseudodiffflugia gracilis*.
- Les sols influencés par les embruns et les animaux marins où les nutriments sont plus abondants et où l'on retrouve des valeurs plus élevées de concentration en chlorure et de conductance. La diversité spécifique y est plus faible. Les espèces dominantes sont *Diffflugia oviformis*, *Nebela dentistoma* et *Edaphonobiotus campascoides*.

L'étude ayant révélé le plus d'espèces différentes a été menée à partir de différents échantillons collectés dans des mares, lacs, rivières et petits ruisseaux (Sofie Vincke et al., 2004c). Au total, ce sont 85 taxons de 21 genres différents qui ont été identifiés, dont 22 taxons qui appartiennent au genre *Diffflugia*, typique des eaux douces. Deux communautés apparentes divisent l'île en 2 entités géographiques différentes. Le genre *Diffflugia* est présent dans des environnements à forte conductance et à des pH neutres à alcalins à l'Ouest de l'île de la Possession, tandis que le genre *Trinema* est présent plus largement dans des environnements humides avec une faible conductivité et un pH acide plus à l'Est.

### 3.4.2. Distribution des amibes à thèque sur l'île d'Amsterdam

Deux études ont été menées sur les amibes à thèque de l'île d'Amsterdam (Richters, 1908 ; Heger et al., 2009). L'étude la plus récente a été effectuée à partir de 60 échantillons de mousses, d'eau douce, d'étangs et de rivières, prélevés sur les hauteurs de l'île durant la campagne d'été de 1998-1999. Au total, 43 taxons de 16 genres différents ont été identifiés, contre 4 lors d'une étude antérieure, dont 2 espèces trouvées dans la première étude, n'ont pas été retrouvées (F. Richters, 1908). Sur les taxons identifiés, il n'y a aucune évidence d'endémisme. Les trois taxons *Trinema lineare*, *Corythion dubium* et *Assulina muscorum* sont dominants.

### 3.4.3. Distribution des amibes à thèque en Géorgie du Sud

Une étude réalisée sur les amibes à thèque de la Géorgie du Sud (figure 3) (Smith and Headland, 1983) a permis d'identifier 29 espèces différentes représentatives d'habitats variés. Pour étudier la diversité morphologique et les fluctuations saisonnières des communautés d'amibes, les échantillons ont été prélevés dans 4 sites de Géorgie du Sud (dans la baie de Cumberland East Bay, au Nord de l'île) caractérisés par des habitats différents en termes de végétation, d'altitude et de pH. Les températures et taux d'humidité ont été mesurés pour chaque site lors du prélèvement. Les échantillons ont été prélevés mensuellement entre novembre 1978 et février 1980 (à 15 reprises) : dans l'horizon supérieur de litière et d'humus (0-3 cm), dans l'horizon inférieur de tourbe et de sol sous-jacent (3 à 6cm). Les données de températures et de couverture neigeuse ont été relevées sur la période d'échantillonnage.

L'étude la plus récente (Sofie Vincke et al., 2006a) a été réalisée à partir de 36 échantillons de mousse terrestre et 22 échantillons de plante aquatique prélevés durant l'été austral de 1992-1993. Au total, 71 taxons différents ont été identifiés dont 28 taxons décrits

pour la première fois en Géorgie du Sud, ce qui porte au total à 81 le nombre de taxons différents.

Les taxons les plus abondants sont *Trinema lineare*, *Corythion dubium*, *Microchlamys patella*, *Diffflugia pulex*.

#### 3.4.4. Distribution des amibes à thèque sur l'île Marion

De récents travaux sur l'île Marion (Figure 3) montrent l'impact des variabilités de concentrations en sel sur les populations d'amibes à thèque dans une tourbière d'eau douce subantarctique, plus particulièrement chez les Arcellinida (Tubulinea ; Amoebozoa) et chez les Euglyphida (Cercozoa ; SAR) (Alex Whittle et al., 2019a). L'étude a été réalisée avec un gradient ininterrompu de salinité, allant d'eaux saumâtres à des eaux douces dans une tourbière côtière à l'ouest de l'île Marion. Les communautés d'amibes à thèque ont été décrites à partir de 28 échantillons de sols caractérisés par différents taux de salinité - quantifié en mesurant la conductivité de l'eau interstitielle, un indicateur direct de la salinité des microhabitats. Le dépôt d'embruns salins par le vent serait le principal facteur de salinité dans cet environnement insulaire.

Au total, 34 taxons de 21 genres différents ont été identifiés incluant 17 taxons qui n'avaient encore jamais été trouvés sur l'île Marion. L'espèce *Quadrullella symmetrica* a été rencontrée pour la première fois dans une zone subantarctique.

Une analyse des correspondances canoniques sur les échantillons a permis de démontrer que la conductivité mesurée est le principal déterminant dans les communautés. Il y a donc un lien entre la faune et la teneur en sel. Certains taxons ne peuvent se développer si les teneurs en sel sont trop élevées. Ils suggèrent que la réduction de la biomasse est en partie le résultat d'un coût énergétique accru associé à l'osmorégulation qui est progressivement compensée par la reproduction sous une salinité croissante. Le dépôt de sels océaniques pulvérisés par le vent sur la surface des tourbières correspond à une réduction plus importante de la biomasse et à une modification de la composition taxonomique des communautés en faveur de taxons généralistes.

Les résultats suggèrent de nouvelles applications de cette réponse en tant qu'outil sensible pour surveiller la salinisation des sols côtiers et pour détecter les changements de salinité dans les archives paléoclimatiques des tourbières. Plus précisément, ces relations pourraient être utilisées pour reconstituer la variabilité à l'échelle du millénaire des dépôts d'embruns (approximation des changements des conditions de vent) à partir des communautés d'Arcellinida et d'Euglyphida conservées dans les tourbières côtières exposées

#### 3.4.5. Distribution des amibes à thèque sur les îles Malouines, Heard, Saint-Paul et Macquarie

Concernant les îles Malouines, Heard, Saint-Paul et Macquarie, seuls les travaux de Richters (1908) et Penard (1911) menés au début du XX<sup>ème</sup> siècle ont permis d'en faire un inventaire. Il est à noter que sur l'île Macquarie, un total de 22 espèces a été dénombré, ce qui est relativement élevé en comparaison aux autres études menées à la même époque. Le nombre

d'échantillons analysés n'est pas précisé dans les deux études. Mais il a peut-être été plus élevé dans l'étude de que celle de Richters.

### 3.4.6. Distribution des amibes à thèque sur l'archipel de Kerguelen

#### 3.4.6.1. Généralités

Seules quatre études citent des travaux menés sur les amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen : Richters (1904, 1908), Vanhöffen (1912), Bonnet (1981).

Le texte le plus ancien, publié par le Dr. F. Richters (1904), explique la façon dont il s'est procuré des échantillons de mousse provenant de l'archipel de Kerguelen. C'est le professeur Vanhöffen, qui lors d'une expédition allemande vers les îles Subantarctiques (Deutsche Südpolar Expedition, 1901-1903) a recueilli des coussins de mousse pour observer le monde vivant de ces environnements, encore très peu connu à cette époque. Il décrit plusieurs espèces de rhizopodes rencontrées sur ces îles : *Arcella vulgaris*, *Diffugia globulosa*, *Diffugia pyriformis*, *Diffugia constricta*, *Assulina seminulum*, *Euglypha collaris* et *Euglypha ciliata*, présentes en faible quantité.

La seconde étude évoquant les amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen a été publiée en 1908 par Richters (F. Richters, 1908). Il y décrit les espèces trouvées sur l'archipel des Kerguelen et, plus globalement, sur les îles subantarctiques visitées lors de l'expédition menée à bord du navire océanographique allemand, le Gauss, en 1903-1904. Les échantillons de mousse ont été récoltés durant l'expédition océanographique du *Challenger* à la fin du XX<sup>ème</sup> siècle. Aucune précision n'a été donnée concernant les lieux d'échantillonnage, ni même le protocole. Seulement 8 espèces ont été décrites au niveau de l'archipel de Kerguelen : *Amoeba terricola* (Greeff, 1866), *Diffugia globulosa* (Dujardini, 1837), *Diffugia pyriformis* (Perty, 1849, 1852), *Diffugia constricta* (Ehrenberg, 1841), *Nebela collaris* (Ehrenberg, 1848), *Arcella vulgaris* (Ehrenberg, 1830), *Trinema enchelys* (Ehrenberg, 1838), *Euglypha seminulum* (Ehrenberg, 1845).

L'étude la plus récente et la plus complète effectuée sur les amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen a été publiée par Bonnet en 1981. Les échantillons en question dans cette étude ont été prélevés durant l'été de 1972 à 1973 sur l'archipel de Kerguelen, lors d'une campagne dirigée par Travé (1977). Au total, 63 échantillons ont été étudiés sur les 220 prélèvements effectués. A ces derniers, s'ajoute un échantillon prélevé au niveau d'une source d'eau chaude à 60°C (au niveau du Mont de la Tourmente, vallée de Val Travers) par M. Y. Thérézien.

### 3.4.6.2. Synthèse des travaux de Bonnet

#### 3.4.6.2.1. Méthodologie

Les échantillons ont été effectués sur 11 sites différents de l'archipel de Kerguelen (49°20' S ; 69°20' E), sur la Grande Terre, dont 2 sur des îles du Golfe du Morbihan : Val Studer, Baie de Larmor, Vallée des Merveilles, Val Travers, Port-Couvreux, Ile Australia, Ile Longue, Rivière des Joncs, Baie et Cap Molloy, Mont Pepper, Plage de Ratmanoff et Cap des Calcédoines (Figure 1.15). Nous ne disposons pas des coordonnées géographiques exactes mais seulement du nom des lieux d'échantillonnage. Ils ont été replacés sur une carte selon leur dénomination.

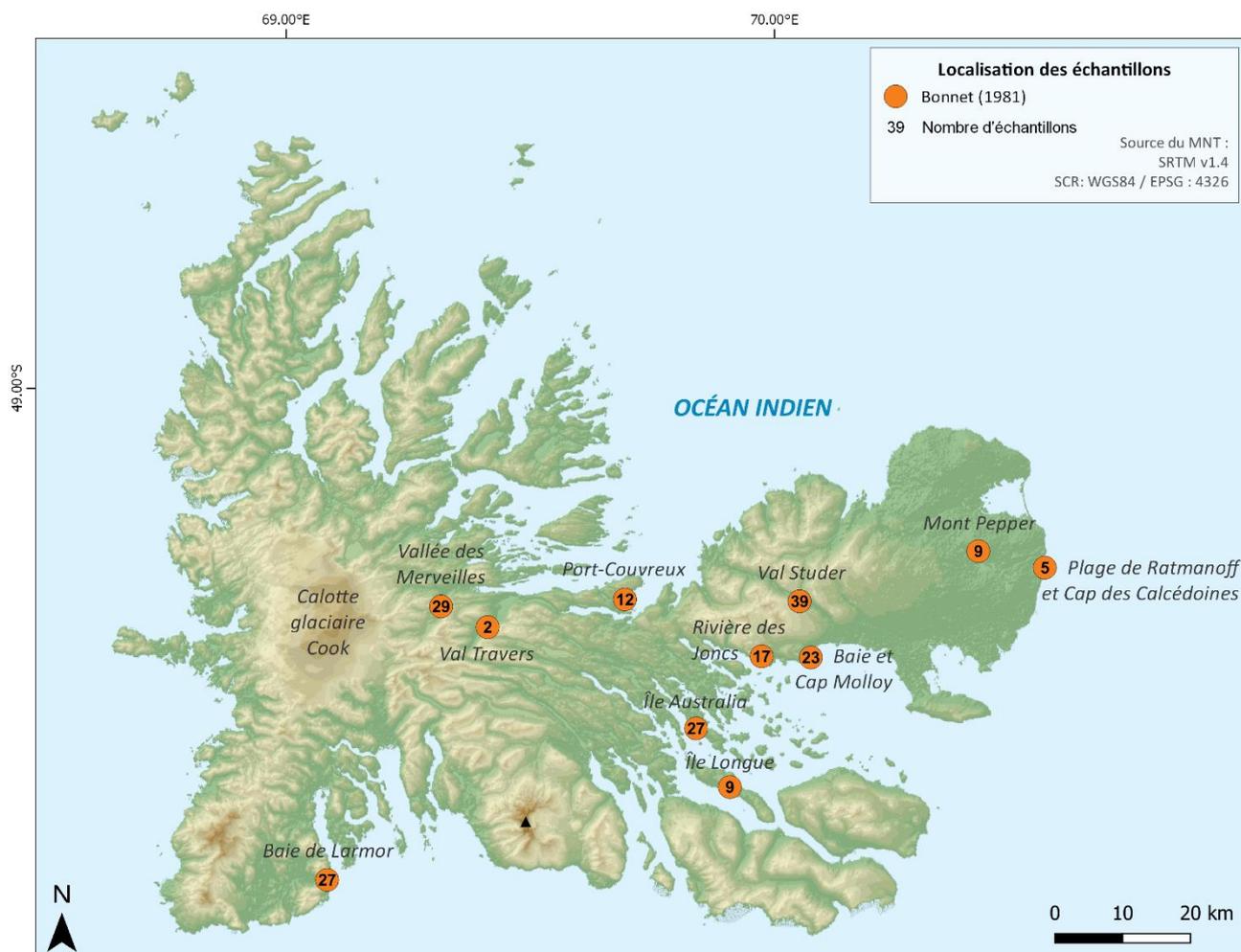


Figure 1.15 - Carte de localisation des échantillons de l'étude menée par Bonnet L. (1981) et richesse spécifique de chaque site

Dans l'article publié sur les amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen, Bonnet ne décrit aucun protocole de préparation. Nous supposons donc dans cette étude que la méthodologie utilisée par Bonnet est la même que dans ses précédentes études (Bonnet, 1953). Pour monter les dépôts sur lames: les échantillons sont séchés au-dessus d'une flamme faible et ils sont ensuite recouverts d'une lame portant une goutte de baume. Le baume est bouilli et l'air est chassé des tests. Il est ensuite refroidi le plus rapidement possible pour éviter les bulles d'air. Les thèques intéressantes sont ensuite isolées et montées à part. Elles sont repérées sur les lames contenant le dépôt desséché. Les individus intéressants sont alors prélevés sous le

microscope à l'aide d'un poil monté enduit d'une petite quantité d'huile de cèdre ou de baume et montés sur une lame portant une goutte de xylol.

### 3.4.6.2.2. Évolution de la nomenclature de certaines espèces

Depuis l'étude menée par Bonnet en 1981, les nomenclatures n'ont cessé d'évoluer, notamment grâce aux avancées réalisées par l'utilisation des analyses génétiques. Au total, 7 espèces ont changé de nom, avec une réévaluation des critères morphologiques et génétiques (Tableau 1.4).

Tableau 1.4 - Evolution de la nomenclature de certaines espèces depuis 1981

Nom de l'espèce (Bonnet, 1981)	Nom de l'espèce (2022)
<i>Arcella arenaria</i>	<i>Galeripora arenaria</i>
<i>Corythion pulchellum</i>	<i>Trachelocorythion pulchellum</i>
<i>Diffugiella oviformis</i>	<i>Cryptodiffugia oviformis</i>
<i>Nebela dentistoma</i>	<i>Argynnia dentistoma</i>
<i>Nebela lageniformis</i>	<i>Padaungiella lageniformis</i>
<i>Nebela tubulata</i>	<i>Padaungiella tubulata</i>
<i>Nebela vas</i>	<i>Apodera vas</i>

L'un des changements le plus récent, basé sur des données morphologiques et écologiques (González-Miguéns et al., 2021) concerne l'espèce *Arcella arenaria*, qui est aujourd'hui appelée *Galeripora arenaria*. Elle fait partie du groupe des Arcellidae, présente dans des environnements d'eau douce et terrestre, pour lesquels les individus sont des indicateurs de la qualité de l'environnement (pollution).

### 3.4.6.2.3. Richesse spécifique des amibes à thèque de l'archipel

Pour les 11 sites échantillonnés, Bonnet observe 50 espèces différentes d'amibes à thèques réparties en 19 genres. L'abondance des espèces sur chaque site est très hétérogène (Figure 1.17). Certaines espèces ne sont présentes que sur un seul site, tandis que d'autres espèces sont présentes sur au moins 8 sites. Les espèces retrouvées majoritairement sont : *Centropyxis aerophila*, *Trinema lineare*, *Tracheleuglypha acolla*, *Euglypha rotunda*, *Centropyxis sylvatica minor*, *Phryganella paradoxa*, *Corythion dubium*, *Trinema enchelys* et *Phryganella acropodia* (Figure 1.16).

La richesse spécifique varie d'un site à l'autre : on dénombre 39 espèces différentes sur le site de Val Studer, tandis qu'à Val Travers, la diversité spécifique est seulement de 2. Le nombre d'échantillons analysés pour chaque site varie, un seul échantillon a été prélevé sur le

site de la plage de Ratmanoff et du Cap des Calcédoines, ainsi qu'à Val Travers, tandis que 16 prélèvements ont été fait à Val Studer.

La richesse spécifique est corrélée positivement avec le nombre de prélèvements effectués. Les sites avec le moins d'échantillons sont également ceux qui dénombrent le moins d'espèces, et inversement. Ici, la droite de régression linéaire (Figure 1.18) est positive suggérant une influence du nombre d'échantillons sur la diversité spécifique de chaque zone d'échantillonnage.

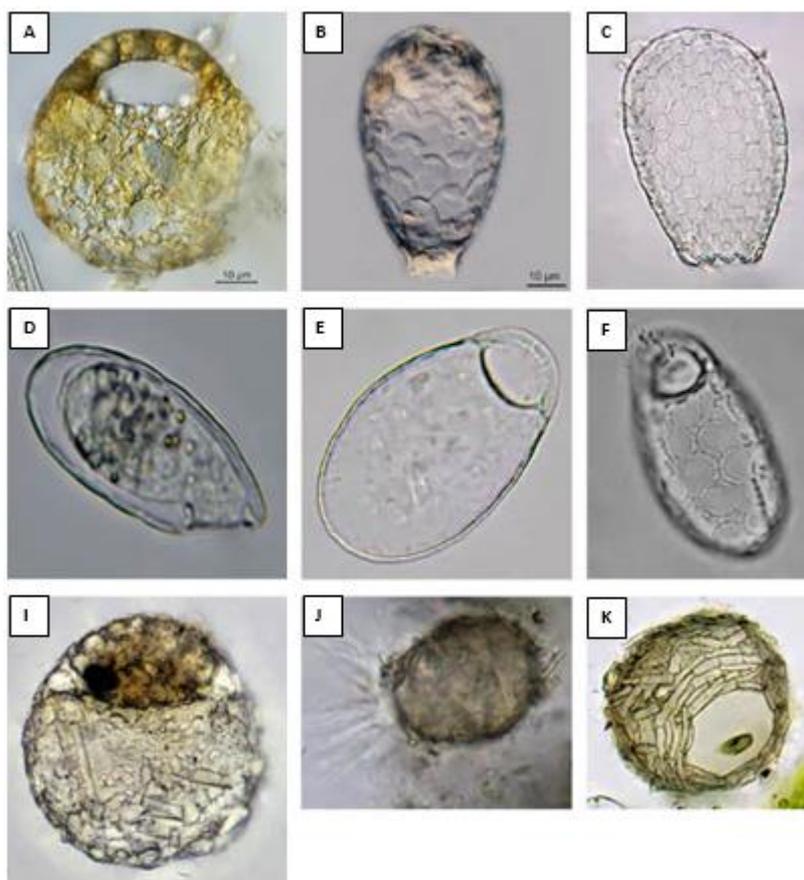


Figure 1.16 - Planche de photos des principales espèces rencontrées par Louis Bonnet lors de son étude sur les échantillons de 1972 (Bonnet 1981): A : *Centropyxis aerophila*, B : *Tracheleuglypha acolla*, C : *Euglypha rotunda*, D : *Trinema lineare*, E : *Corythion dubium*, F : *Trinema enchelys*, G : *Centropyxis sylvatica minor*, H : *Phryganella paradoxa*, I : *Phryganella acropodia* (Source illustrations : [www.arcella.nl](http://www.arcella.nl))

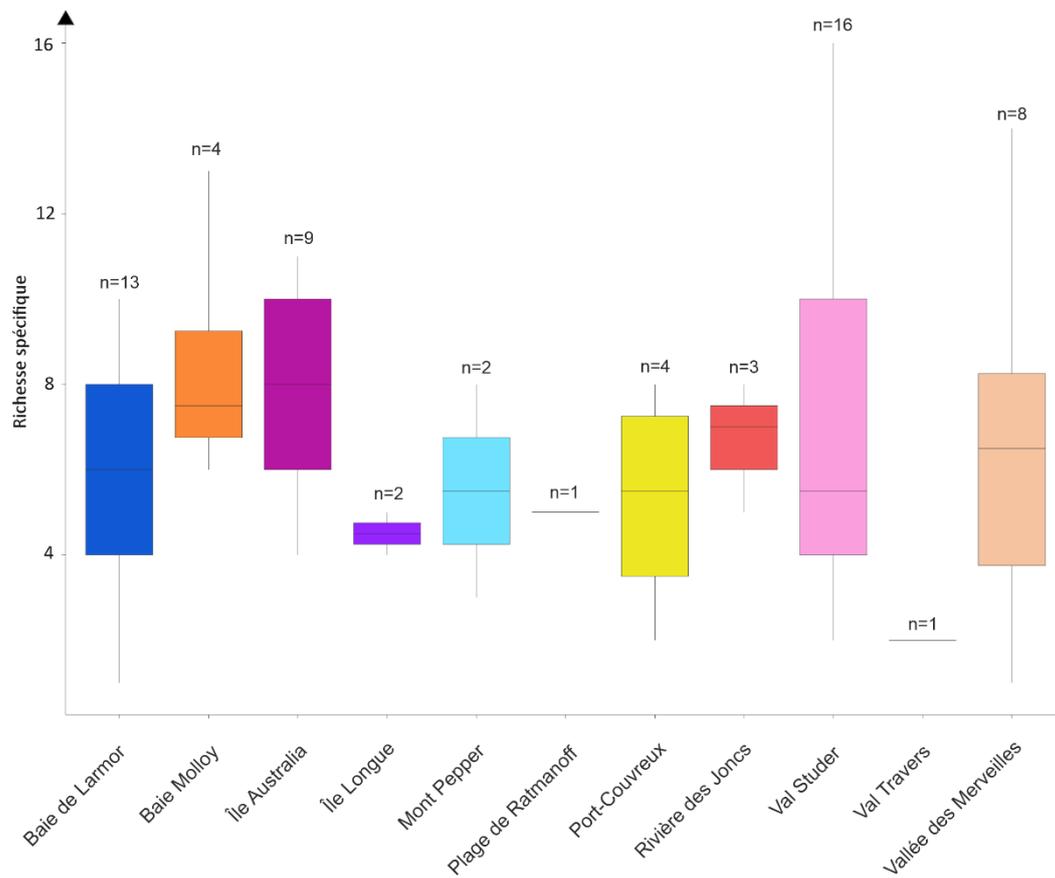


Figure 1.17 - Diagramme en boîte à moustaches de la variabilité de la richesse spécifique par site d'échantillonnage. Le nombre d'échantillons pour chaque site est indiqué par "n=..."

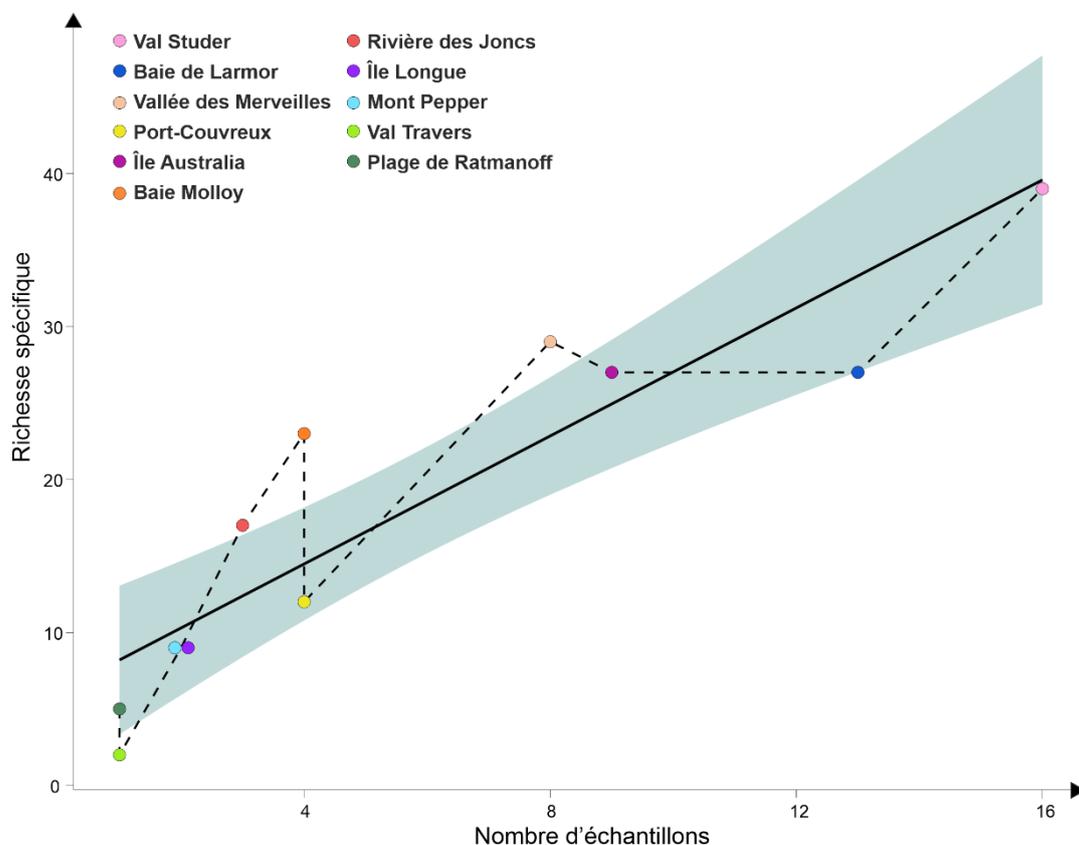


Figure 1.18 - Nombre d'échantillons en fonction de la richesse spécifique pour chaque site échantillonné et courbe de tendance à partir de l'étude de Bonnet (1981)

De manière générale, plus le nombre d'échantillons analysés est important et plus la richesse spécifique est importante. Si on regarde uniquement l'occurrence de chaque espèce, l'impact des sites pourrait avoir un impact important sur leur présence.

#### 3.4.6.2.4. Evolution de la richesse spécifique selon le type d'environnement

Les échantillonnages ont été prélevés dans 12 environnements différents : les mousses saxicoles, les mousses halophiles, les mousses sur sol dégradé/non dégradé, les mousses sur sol hydromorphe dégradé/non dégradé, les mousses sur sol steppique, les lichens saxicoles, les phanérogames non saxicoles, les phanérogames sur rochers, les fougères saxicoles et enfin les cyanophycées au niveau d'une source d'eau chaude.

La richesse spécifique est très variable selon la nature de l'environnement (Figure 1.19). On observe de fortes disparités : la variabilité du nombre d'espèces est très faible pour les mousses halophiles, les mousses sur sol non dégradé ou encore pour les mousses sur sol hydromorphe non dégradé, tandis que pour les mousses saxicoles, la diversité spécifique varie beaucoup. Cela pourrait s'expliquer également par le nombre d'échantillons pour chaque type d'environnement. En effet, il n'y a que 4 à 5 échantillons pour les environnements cités ci-dessus pouvant expliquer la faible richesse spécifique. En effet, on observe une tendance positive entre le nombre d'échantillons et de la richesse spécifique. La droite de régression linéaire indique que le nombre d'échantillons prélevés dans un type d'environnement a une

influence sur le nombre d'espèces. Par exemple, 18 échantillons ont été prélevés sur les mousses saxicoles, et on y retrouve 37 espèces différentes (Figure 1.20). Par contre, certaines espèces semblent très cosmopolites et s'adaptent à différents types d'environnement comme *Galeripora arenaria* ou encore *Centropyxis aerophila*.

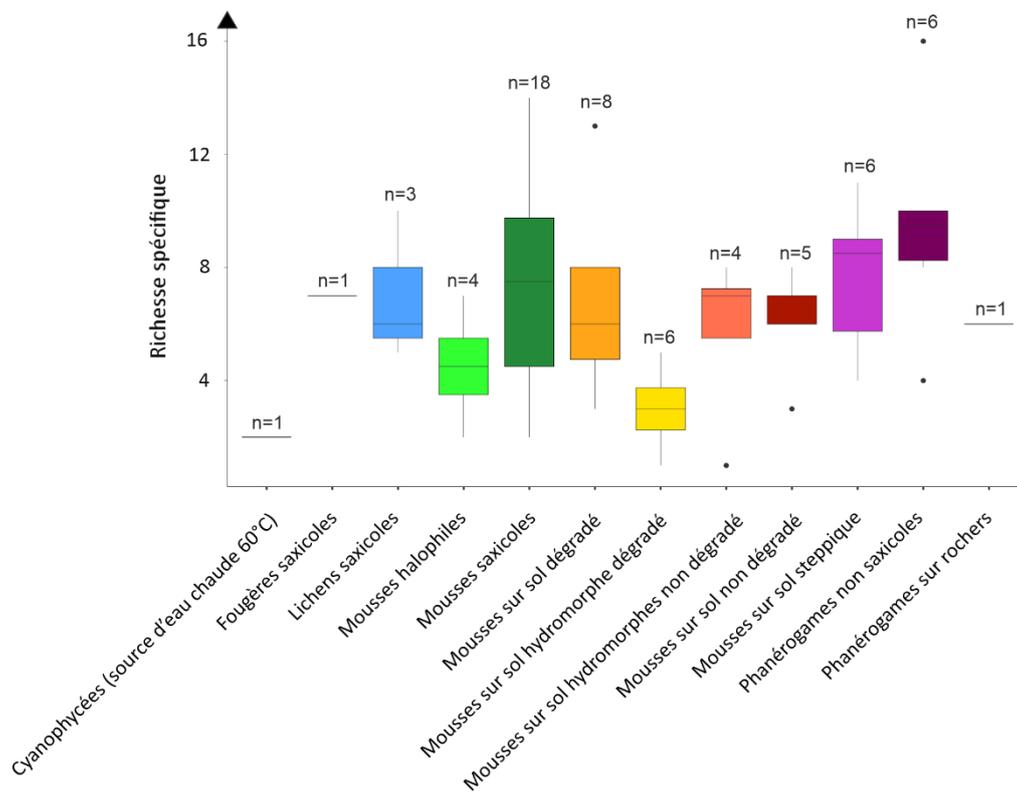


Figure 1.19 - Diagramme en boîte à moustaches de la variabilité de la richesse spécifique par type d'environnement échantillonné. Le nombre d'échantillons pour chaque type d'environnement est indiqué par "n=..."

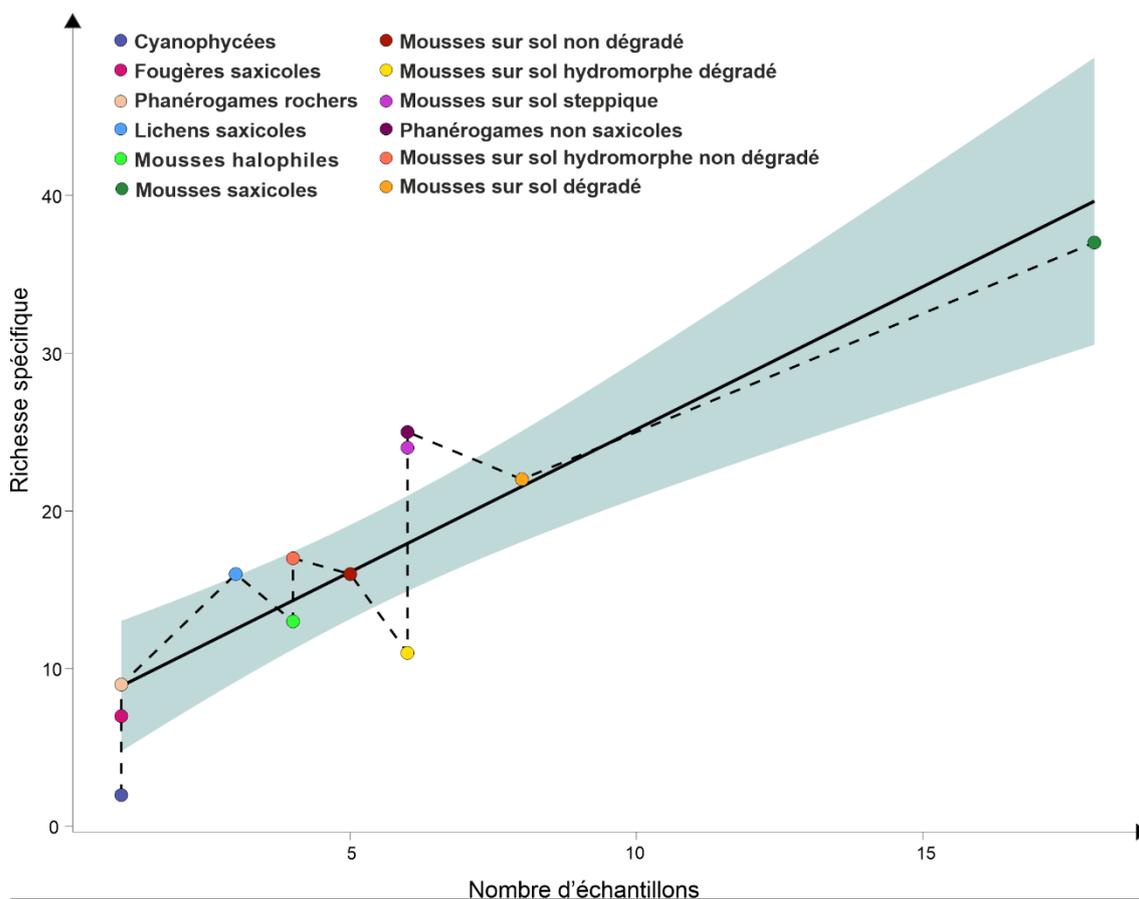


Figure 1.20 - Nombre d'échantillons en fonction de la richesse spécifique pour chaque environnement échantillonné et courbe de tendance

### 3.4.6.2.5. Teneur en eau instantanée

Les teneurs en eau instantanée (%) des échantillons ont été calculées d'après la différence de poids entre le prélèvement frais (humide) et le même prélèvement après séchage. Elles ont été mesurées sur 50 échantillons (Figure 1.21). Sur l'ensemble, la teneur en eau varie de 7% sur un échantillon de mousse saxicole prélevé au niveau de la baie et du Cap Molloy à 90% pour un échantillon de phanérogame non saxicole de Val Studer avec une moyenne générale à 52%. Les teneurs en eau sont variables au sein même des sites. Par exemple, pour les échantillons de la baie de Larmor, la teneur en eau varie de 15 à 80% sur des environnements différents. La plus grosse variabilité est observable sur les échantillons de Val Studer, avec des teneurs allant de 14 à 90%. En revanche, la teneur en eau des échantillons de l'île Australia, de l'île Longue et de la Vallée des Merveilles n'oscille que de 20% entre l'échantillon le plus riche en eau et l'échantillon le plus pauvre. Cette grande variabilité sur un même site peut s'expliquer par le nombre d'échantillons. Mais comme on peut le constater sur l'île d'Australia et son nombre d'échantillons important, ce n'est pas le seul facteur qui rentre en compte et la teneur en eau est donc probablement liée à la nature différente des échantillons.

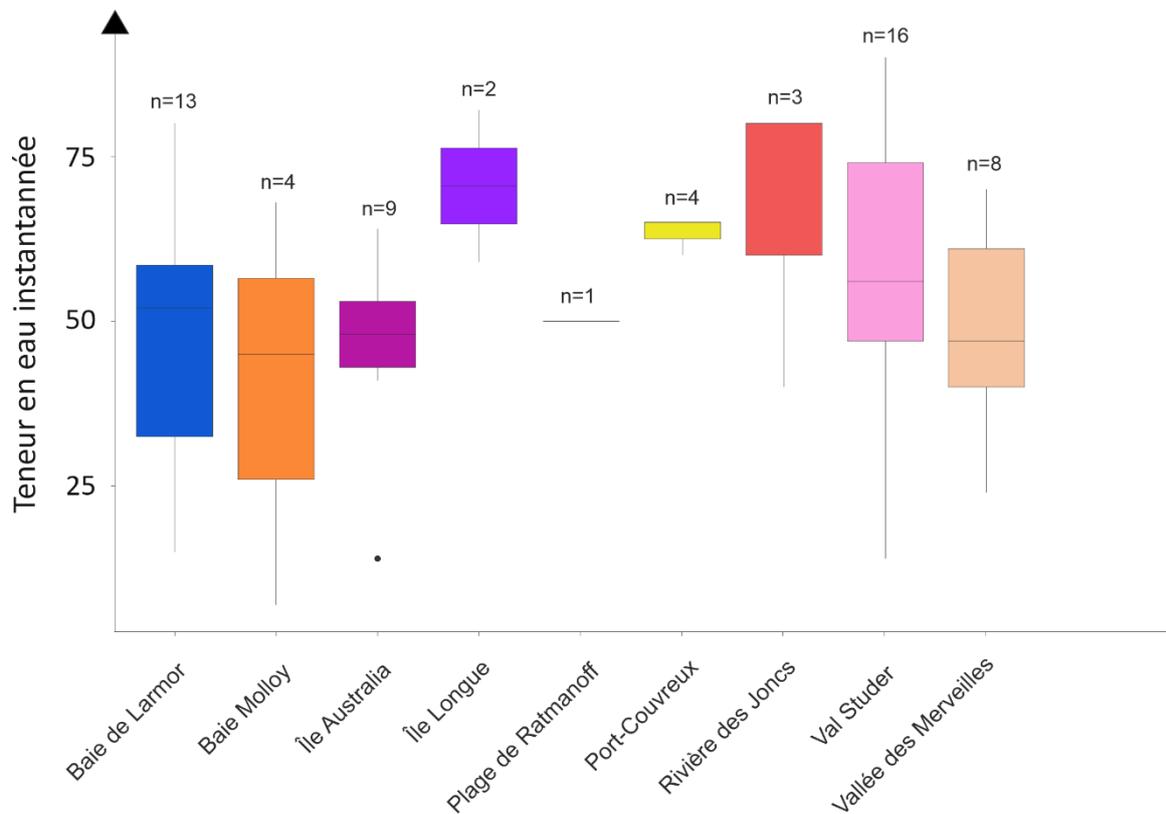


Figure 1.21 - Teneur en eau instantanée (%) en fonction des différents sites de prélèvements. Le nombre d'échantillons par site est représenté par "n=..."

En observant plus précisément les variations de teneur en eau en fonction du type d'environnement, on constate que certains environnements ont des teneurs caractéristiques (Figure 1.22). Pour les mousses sur sol dégradé et les mousses sur sol steppique, les teneurs en eau instantanée sont autour de 50%. Pour les mousses sur sols hydromorphes non dégradé et les phanérogame non saxicoles, les teneurs en eau sont supérieures à 60%. En revanche, pour les échantillons de lichens saxicoles et de mousses sur sols hydromorphes dégradés, les teneurs en eau sont inférieures à 50%. Il n'y a que pour les mousses saxicoles que les teneurs en eau sont très hétérogènes allant de 7% d'eau instantanée à 80% et ne reflète pas de tendance caractéristique pour ce type d'environnement.

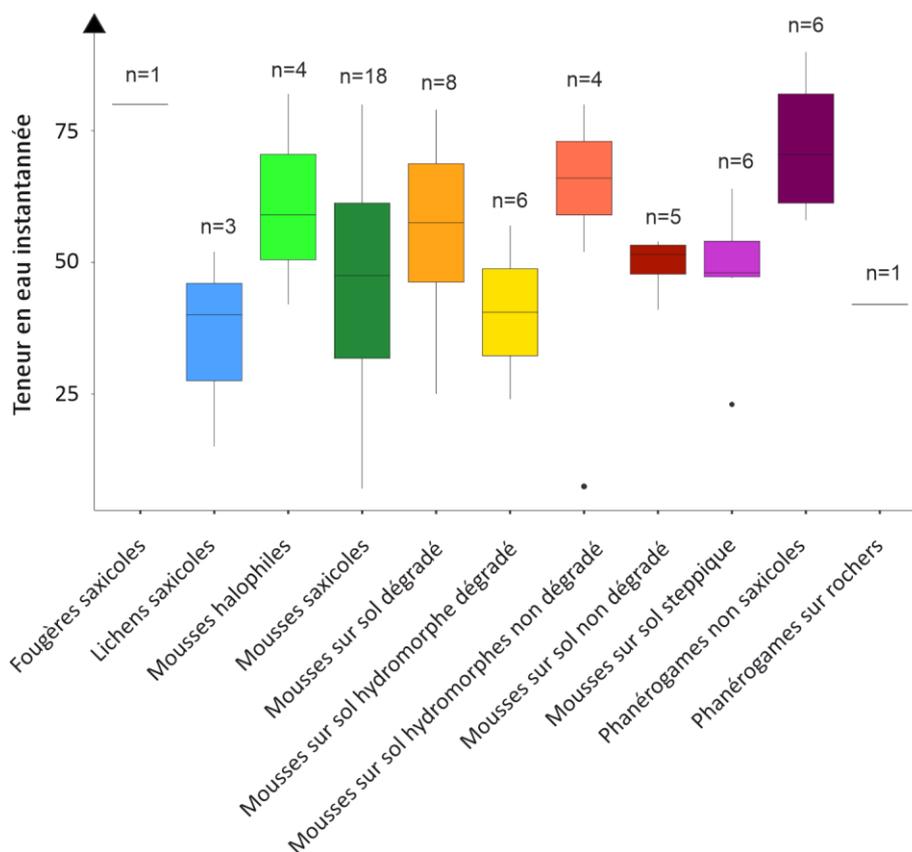


Figure 1.22 - Teneur en eau instantanée (%) en fonction des différents types d'environnement de prélèvements. Le nombre d'échantillons par type d'environnement est représenté par "n=..."

### 3.4.6.2.6. Analyse de peuplement

Une analyse de peuplement a été réalisée dans l'étude de Bonnet, grâce à une analyse factorielle et une méthode de classification automatique (nuées dynamiques). Cette analyse correspond à classer les espèces selon différents facteurs environnementaux, ici suivant la teneur en eau instantanée et le type d'environnement. Elle permet de distinguer les espèces côtoyant un type d'environnement en particulier. Dans l'étude de Bonnet, l'analyse a été effectuée à partir des 33 espèces les plus abondantes trouvées sur l'archipel de Kerguelen au sein de 53 prélèvements. Les différents lieux de prélèvements peuvent être classés selon leur teneur en eau (FI) et le type d'environnement (FII). Les échantillons et les espèces sont ensuite indexés sur le graphique qui permet de croiser les données (Figure 1.23). Les espèces les plus excentrées par rapport aux axes sont les espèces qui ont une réelle tendance et affinité avec un milieu.

D'après les différentes classifications obtenues, certaines espèces semblent être caractéristiques de certains milieux :

- Les mousses et les lichens saxicoles (avec une moyenne de teneur en eau de 31%) sont caractérisés par les espèces suivantes : *Centropxyxis aerophila*, *Corythion dubium*, *Diplochlamys timida*, *Plagiopyxis intermedia*, *Plagiopyxis labiata*.
- Les sols squelettiques et les mousses à faible teneur en eau (moy. teneur en eau = 57%) sont composés de 2 sous-ensembles :

- Les mousses et les lichens saxicoles exposés au vent dans un environnement humide (moy. teneur en eau = 54%) associés aux espèces caractéristiques : *Arcella arenaria*, *Assulina muscorum*, *Euglypha ciliata*.
- Les mousses et lichens sur sols franchement humides ou rochers mouillés (moy. teneur en eau = 65%) associés aux espèces : *Trachelocorythion pulchellum*, *Argynnia dentistoma*, *Apodera vas* et *Plagiopyxis declivis*.
- Les mousses et sols bien protégés, avec une humidité constante et élevée dont :
  - Les sols hydromorphes (moy. teneur en eau = 62%) avec les espèces caractéristiques : *Diffflugia dujardini*, *Trinema lineare*
  - Les mousses sous *Acaena* et *Sagina* (moy. teneur en eau = 61%) caractérisées par les espèces *Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Centropyxis sylvatica minor*, *Cryptodiffflugia oviformis*, *Heleopora sylvatica*, *Tracheleuglypha acolla*.

La distribution des espèces dépend donc de la teneur en eau (conditionnée par l'exposition au vent) et du type de sol. De façon générale, c'est le type de sol qui va le plus influencer cette distribution car il dépend également de la teneur en eau.

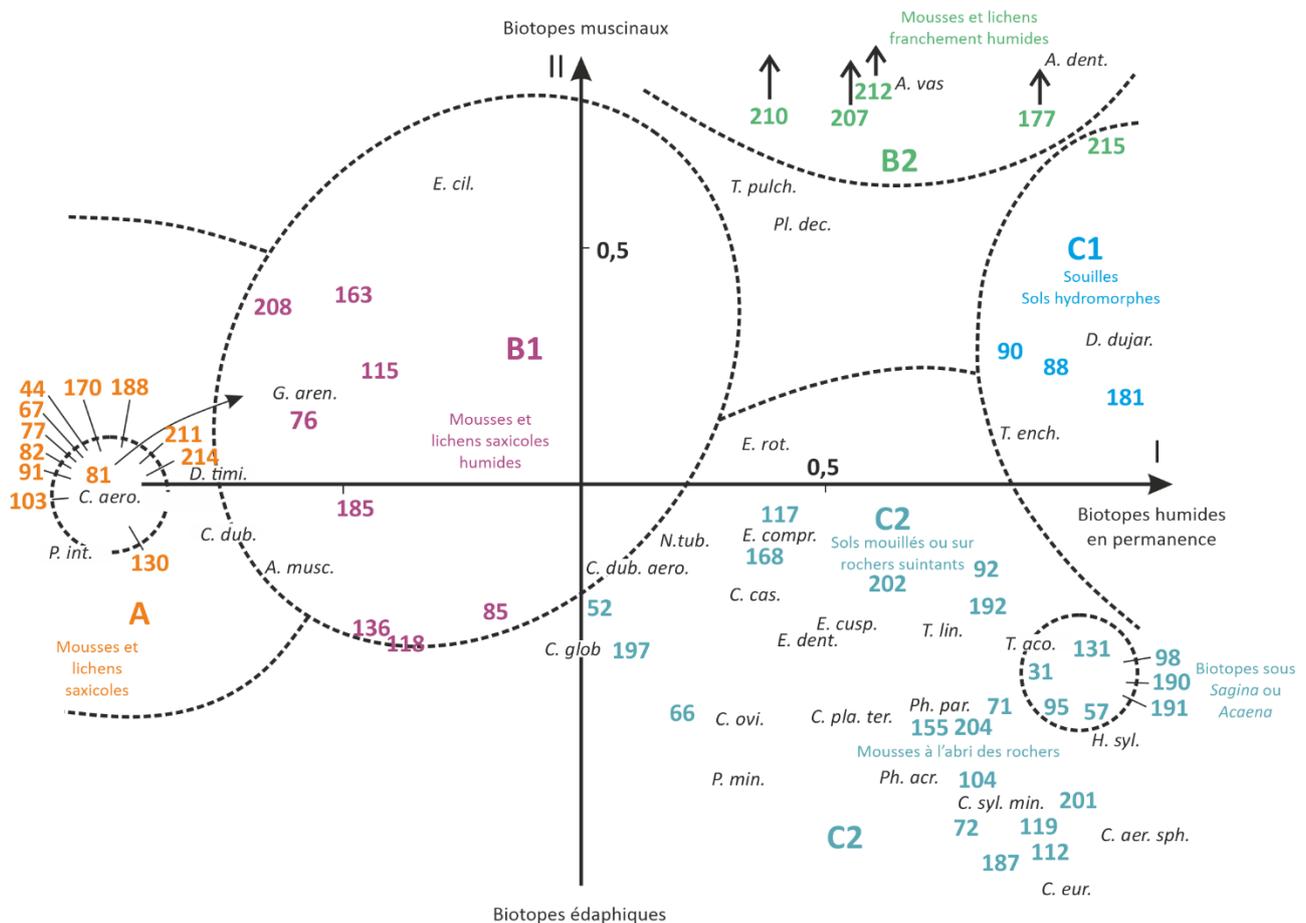


Figure 1.23 - Représentation graphique de l'analyse factorielle menée sur les échantillons de l'archipel de Kerguelen (D'après Bonnet, 1981)

### 3.4.7. Bilan des études réalisées dans le Subantarctique et sur l'archipel de Kerguelen

Les travaux déjà menés sur l'archipel de Kerguelen proposent très peu de description des environnements. D'autre part, nous ne disposons pas des coordonnées géographiques exactes des sites d'échantillonnage, ce qui restreint la possibilité de chercher des informations complémentaires permettant de caractériser les environnements. De plus, les comptages des individus ne sont pas détaillés. Ces études ne fournissent que des données qualitatives, c'est-à-dire la présence ou l'absence des espèces sur chaque site, et quasiment aucune données quantitatives. Il est alors impossible de comparer les données disponibles pour les différents sites et environnements car elles sont trop hétérogènes.

Les études montrent que la diversité d'amibes à thèque varie dans le subantarctique, elle est plus importante sur certaines îles. Certains taxons sont tout de même retrouvés sur chacune d'elles comme *Trinema lineare* et *Corythion dubium*. Comme l'a soulevé Vincke et al. (2004), le nombre d'échantillons pour chaque étude est très hétérogène. On retrouve effectivement une plus grande diversité spécifique ainsi qu'un plus grand nombre d'individu là où le nombre de prélèvement a été plus important (Figure 1.24).

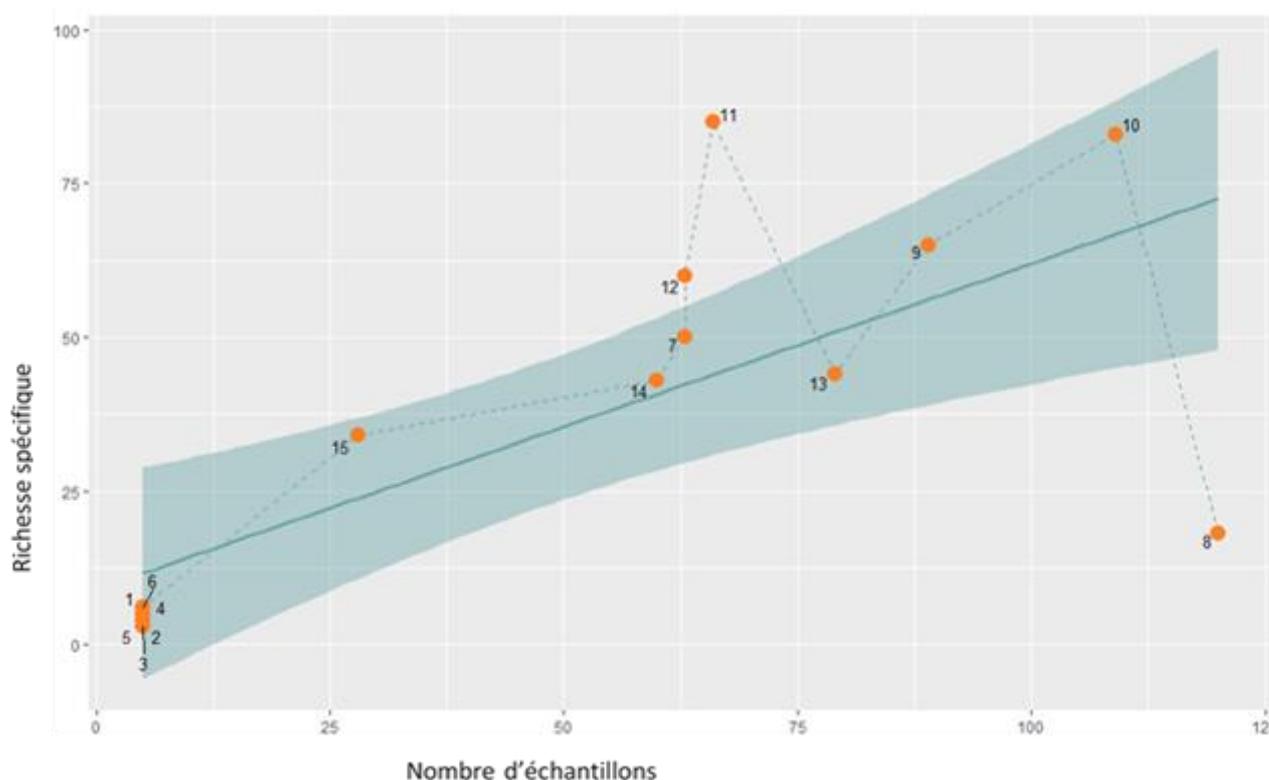


Figure 1.24 - Richesse spécifique en fonction du nombre d'échantillons dans les îles subantarctiques à partir de données issues de la littérature





## **Chapitre 2 :**

# **Campagnes de terrain et échantillons réalisés**



# 1. Introduction

Ce projet de thèse a été mis en place dans le cadre de campagnes réalisées pour le programme de recherche scientifique 1200 ENVIKER. Ce dernier est soutenu par l'Institut Polaire Français (IPEV) et piloté par Eric Armynot du Châtelet, co-directeur de cette thèse.

Les échantillons étudiés dans le cadre de cette thèse ont été collectés pendant deux campagnes de terrain sur l'archipel de Kerguelen (campagnes des été austraux 2019-20 et 2021-22) dans le cadre du programme de recherche 1200 ENVIKER, dont la logistique est entièrement assurée par l'Institut Polaire Français (IPEV). Deux collaborations de terrain ont permis de compléter l'échantillonnage de manière ponctuelle : par Pr. Damien Guillaume (programme IPEV 1077 TALSKER piloté par lui-même, univ St Etienne) et Manon Bounous et Kevin Le Falher en 2020 puis Léa Françoise et Arthur Bernard en 2022. Les 4 derniers sont Volontaires de Service Civique (VAT) adossés au programme 136 SUBANTECO piloté par David Renault (Pr. Univ Rennes).

## 2. Protocole et stratégies d'échantillonnages

### 2.1. Problématique de l'échantillonnage

Le programme de recherche 1200 ENVIKER a pour objectif de cartographier la diversité d'amibes à thèque sur l'ensemble de l'archipel de Kerguelen et d'étudier le plus largement les environnements à proximité des échantillons. Les zones de prélèvements ont été sélectionnées de façon à recouvrir le plus de surface possible. Ce choix dépend néanmoins de la logistique mise en place par l'IPEV, notamment des moyens de transports pour se rendre sur les endroits inaccessibles à pieds. Les sites distants peuvent être rendus accessibles par l'utilisation de plusieurs moyens nautiques affrétés par les TAAF et la réserve naturelle, le Commerson (Zodiac rapide) et l'Aventure (Chaland) dans l'espace du Golfe du Morbihan et la R/V La Curieuse sur le reste de l'archipel (Figure 2.1). Elles dépendent également de la disponibilité de *manipeurs*\*. La logistique de terrain est, enfin, particulièrement contrainte par les aléas climatiques et la succession des épisodes tempétueux qui sont extrêmement fréquents sur l'archipel, même l'été.

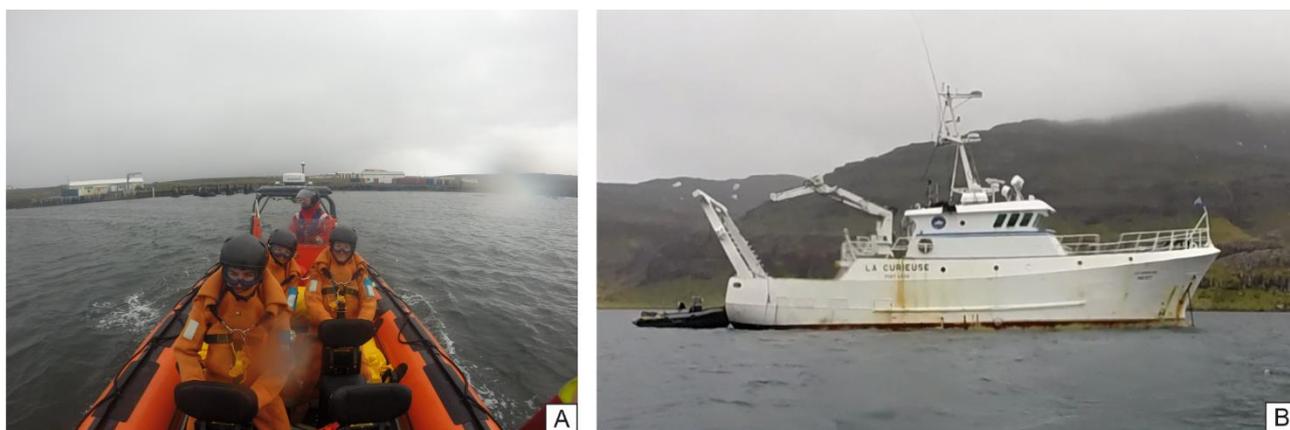


Figure 2.1 - Photographies du Commerson (A) et de la Curieuse (B), affrétés par les TAAF et utilisés pour se déplacer sur l'archipel

*\*manipueur : langage taafien pour parler d'une personne accompagnante lors des sorties sur le terrain qui ne fait pas partie du programme scientifique*

*\*\* QGIS 3.10.12 (2020). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org>*

## **2.2. Investigations préliminaires, analyses d'images satellites pour déterminer les sites d'échantillonnage**

Les zones dont la végétation est bien présente sont évidemment les plus intéressantes pour les analyses. Des analyses à partir de données spatiales sont nécessaires pour affiner les zones d'échantillonnages. Les analyses sont réalisées sous QGIS (<http://www.qgis.org>).

Pour définir les sites d'échantillonnage et adapter notre stratégie, une analyse de la surface végétalisée a été réalisée sur les images satellites en amont. C'est une mosaïque d'images Sentinel 2A du 14 février 2017 avec une couverture nuageuse de seulement 1,7% qui a été utilisée (Figure 2.2). Cette couverture nuageuse est exceptionnelle sur l'archipel de Kerguelen. L'objectif a été de définir les différentes zones pour répondre aux objectifs fixés en se basant sur les contraintes logistiques. Afin de varier les environnements de prélèvements, deux grands types de terrains ont été visés : l'un avec de vastes étendues de végétation et l'autre avec une surface plus minérale.

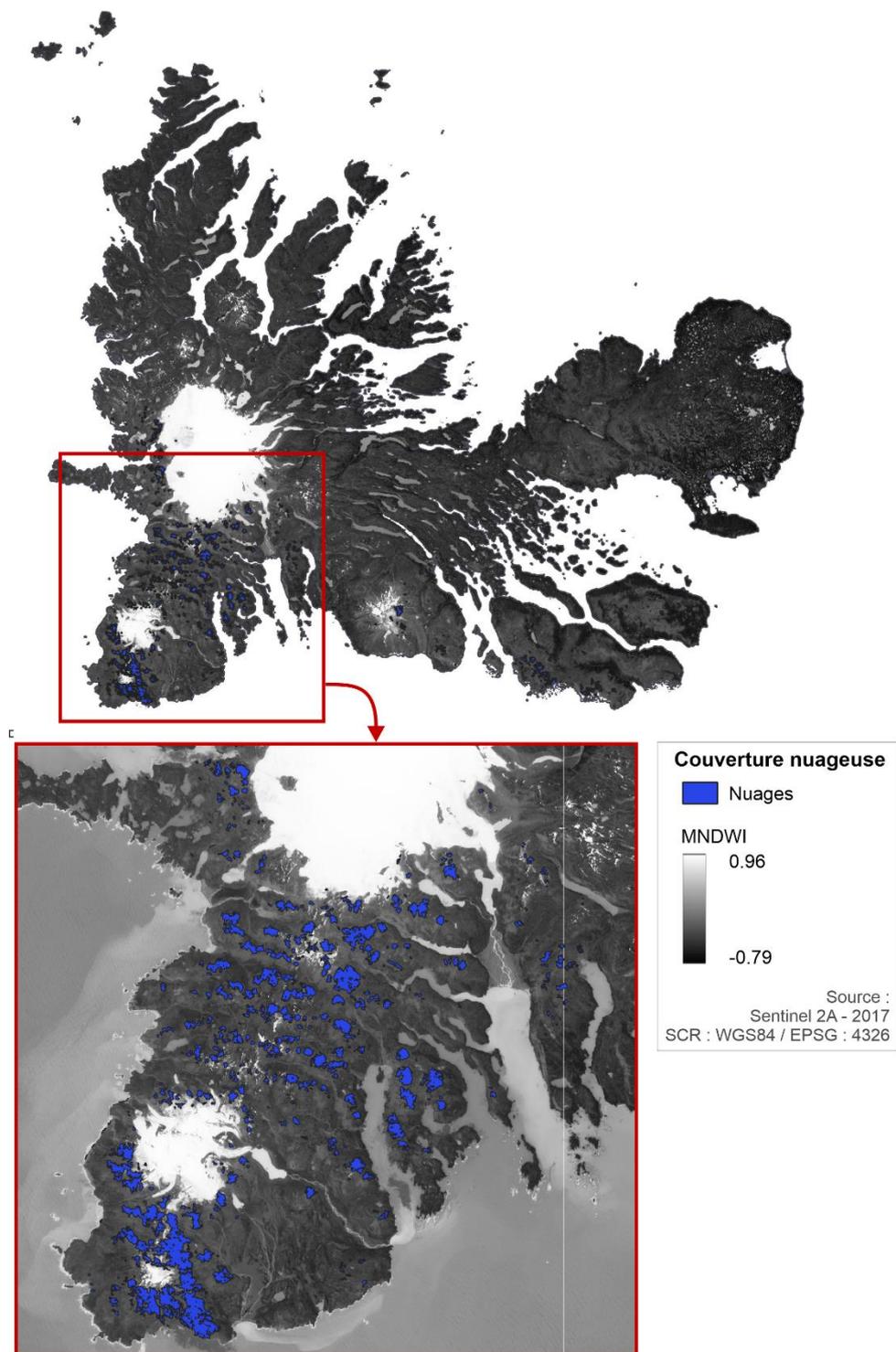


Figure 2.2 - Couverture nuageuse calculée à partir de la classification supervisée après l'analyse de toutes les bandes de l'image multispectrale Sentinel 2 (14/02/2017) de l'archipel de Kerguelen

Afin de déterminer la surface végétalisée de l'archipel, une première étape a consisté à déterminer la surface totale de l'archipel. Ce calcul a été réalisé à partir des données topographiques acquises par la mission SRTM (Shuttle Radar Topography Mission) effectuée par la navette spatiale américaine Endeavour en 2000. Après la correction des imperfections liées à l'interprétation des données d'interférométrie radar et interpolation et correction par le lissage des données manquantes dans les zones d'ombres et de falaises., un modèle de trait

de côte a été obtenu (Figure 2.3). La superficie totale de l'archipel est de 7359 km<sup>2</sup> réparties sur 913 îles, îlots et gros rochers situés à plus d'1m. au-dessus du niveau moyen de la mer. La surface la plus étendue est la Grande Terre, d'une superficie de 6756 km<sup>2</sup>.

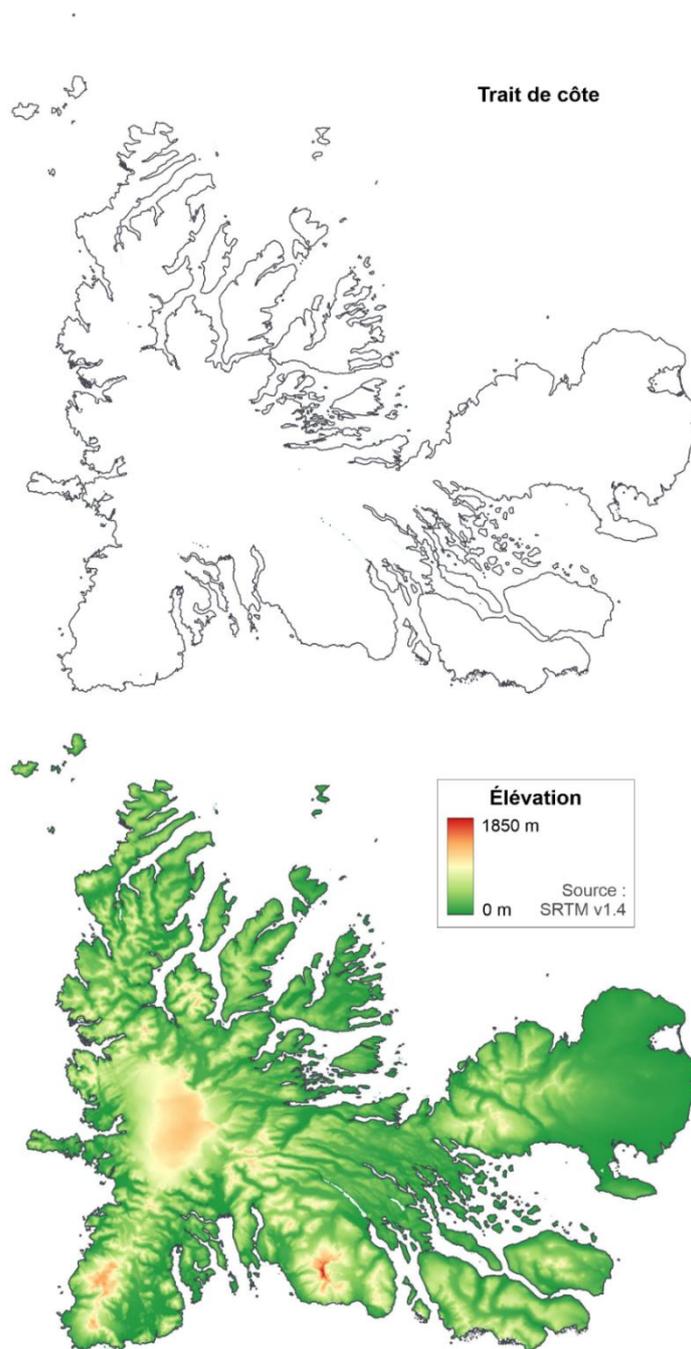


Figure 2.3 - Trait de côte de l'archipel de Kerguelen calculée à partir de données topographiques corrigées SRTM

La seconde étape a été de déterminer les potentielles surfaces de végétation dans lesquelles vivent les amibes à thèques et les autres organismes dont la répartition dépend du substrat et de la végétation. L'objectif sera d'opérer à un changement d'échelle entre les données de télédétection et les données acquises à l'échelle des microorganismes. Les surfaces végétalisées de l'archipel ont été calculées à partir de l'image Sentinel 2. La première approche consiste à extraire l'état de la surface de l'archipel par classification supervisée. L'analyse de

surface a été réalisée à l'aide du logiciel QGIS et du module SCP (Semi-Automatic Classification Plugin (Congedo, 2021)). Il est possible, grâce à cette méthode, de distinguer 4 classes d'occupation du sol (Figure 2.5, Tableau 2.1) et des zones nuageuses non classées par le manque de visualisation de données. La végétation comprend toutes les espèces végétales endémiques et introduites dont les pixels sont verts. La roche correspond aux affleurements rocheux présents sur l'archipel. Le substrat rocheux correspond aux sols présentant des fragments de roches. Enfin l'eau est présente sous différentes formes sur l'archipel : de glace au niveau des glaciers de l'archipel et liquide au niveau des lacs et des rivières. Ces analyses ont montré que 20% de la surface de l'archipel de Kerguelen est recouvert par de la végétation.

Tableau 2.1 - Surfaces des différentes classes d'occupation du sol

Classes	Km <sup>2</sup>	Couverture terrestre (%)
<b>Végétation</b>	<b>1507</b>	<b>20,5</b>
Roches	3641	49,5
<b>Substrat rocheux</b>	<b>1133</b>	<b>15,4</b>
Eau (glace, lac, rivière)	911	12,4
<b>Nuages</b>	<b>127</b>	<b>1,7</b>
Couverture totale des classes	7319	
<b>Couverture totale des zones non classées</b>	<b>41</b>	
Surface totale	7359	

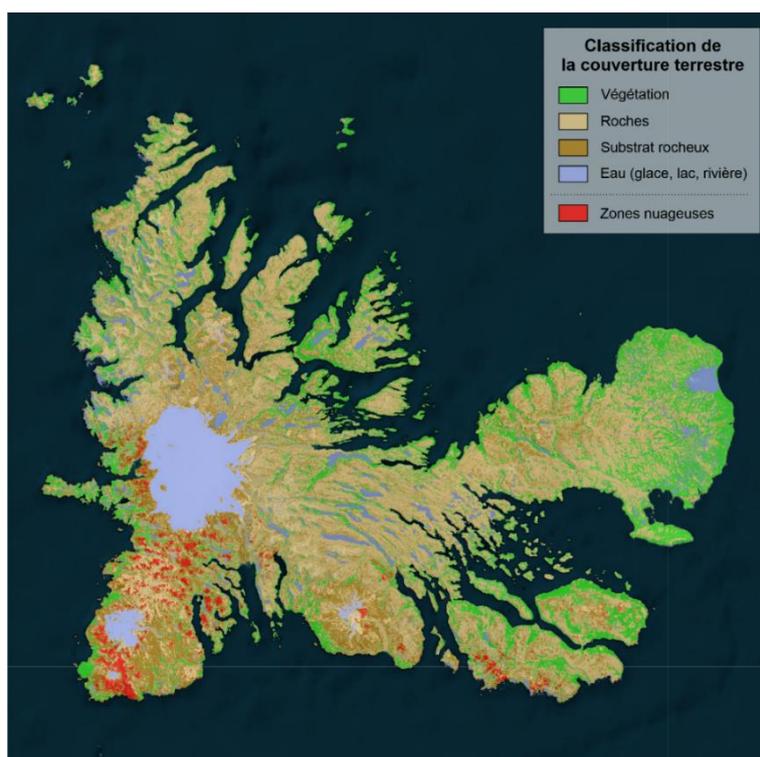


Figure 2.5 - Trait de côte de l'archipel de Kerguelen calculée à partir de données topographiques corrigées SRTM

La couverture végétale est répartie de façon hétérogène sur l'archipel, avec une surface végétalisée plus importante à l'Ouest et au Sud-Est, ainsi que sur les façades ouest du

stratovolcan de Ross, du Mont Cook, du Mont Rallier du Baty et sur la presqu'île Joffre. Le calcul de l'indice NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) est un simple rapport entre les bandes de rouge et de proche infra-rouge (Bhandari et al., 2012). Le NDVI est directement lié à la capacité photosynthétique, c'est-à-dire à l'absorption d'énergie par les plantes. Une validation sur le terrain montre qu'un NDVI compris entre 0,1 et 1 indique la présence d'une couverture végétale. La zone couverte sur l'archipel présente des résultats très proches de ceux obtenus par classification supervisée (Figure 2.6). Les valeurs NDVI sont ensuite reportées en fonction de la position topographique sur les 8 secteurs prédéfinis (Figure 2.7, Figure 2.8). L'occupation du sol par la végétation est plus importante sur la presqu'île Ronarc'h et sur la péninsule Courbet (Cf. Carte de localisation de l'archipel de Kerguelen à déplier à la fin du manuscrit). Ces zones sont les plus propices à la colonisation de la microfaune, que ce soient des espèces natives ou introduites. Le développement de la végétation est plus propice là où la couverture sédimentaire est présente. L'occurrence de la végétation sur les 8 secteurs prédéfinis reste abondante et permet de visualiser où effectuer les prélèvements.

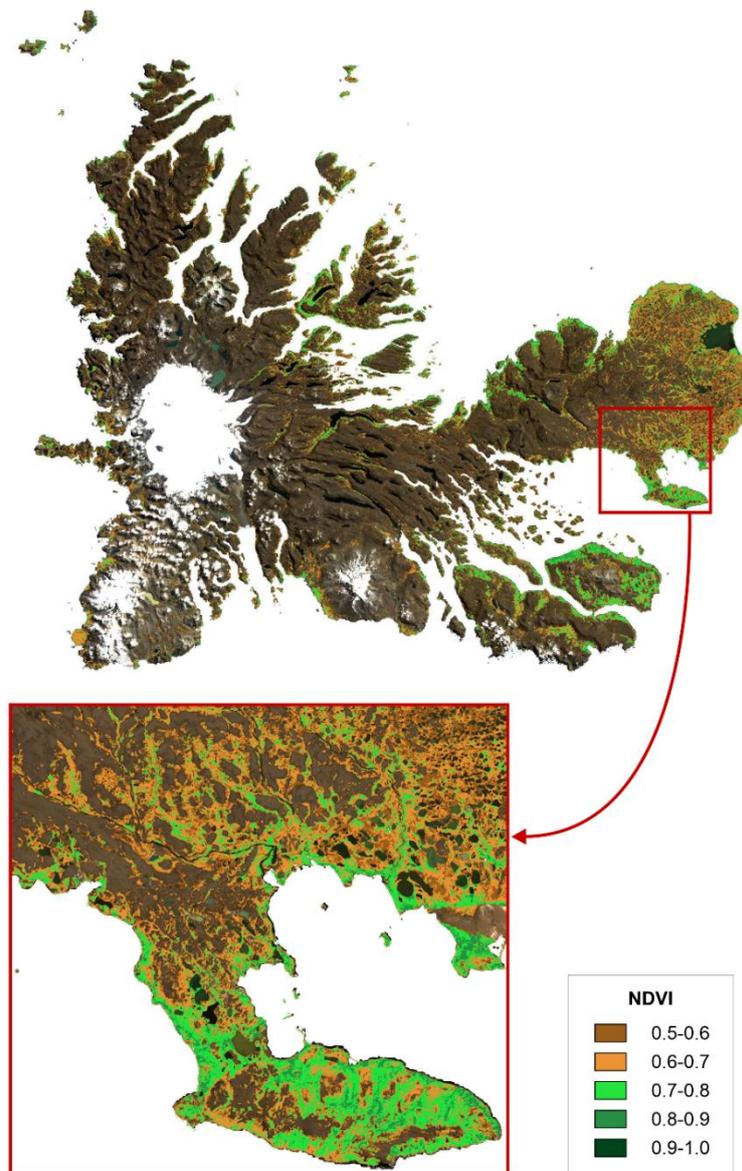


Figure 2.6 - Distribution de l'indice NDVI sur l'archipel de Kerguelen. Seules les valeurs  $> 0,5$  sont représentées, ce sont des terres recouvertes par la végétation

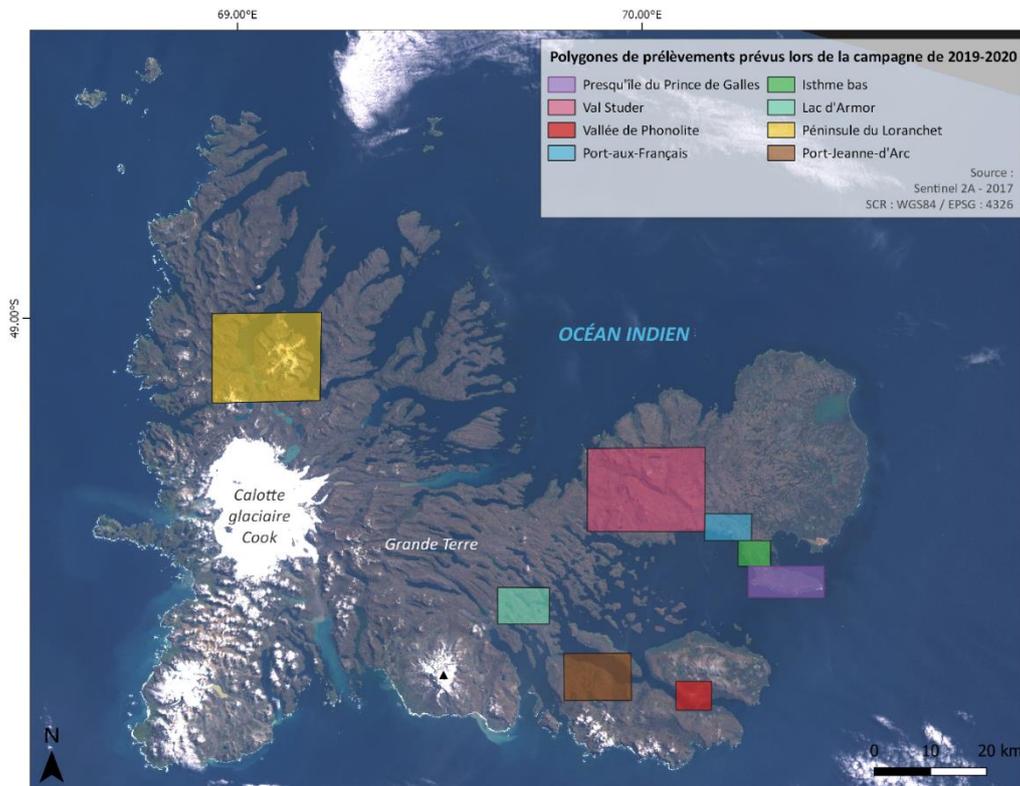


Figure 2.7 - Carte de localisation des polygones des zones de prélèvements sélectionnées pour la campagne de 2019-2020

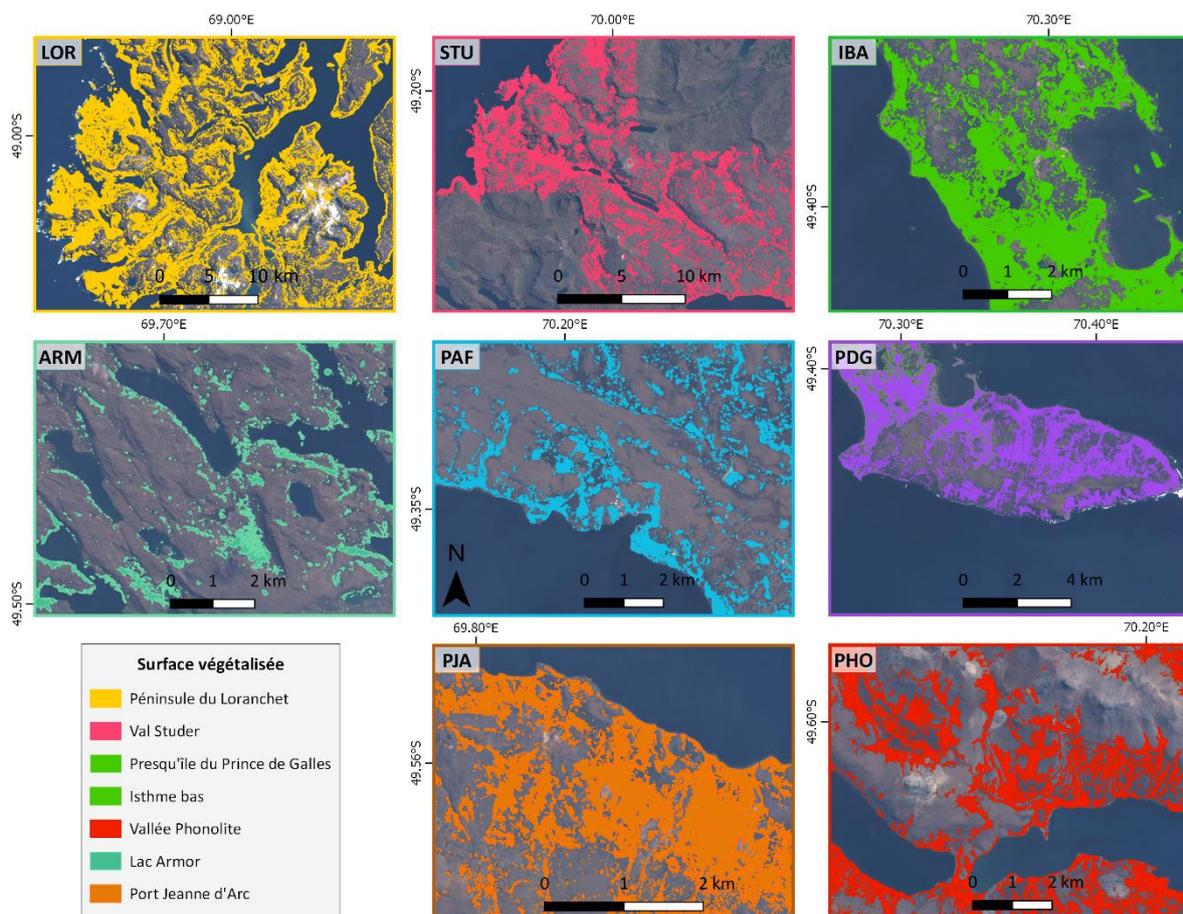


Figure 2.8 - Surfaces végétalisées des différentes zones sélectionnées réalisées à partir de l'indice NDVI sur l'image Sentinel 2 du 14 février 2017

### 3. Campagnes d'échantillonnages

#### ➤ Campagne de 2019-2020

La première campagne de prélèvement a été réalisée durant l'été austral 2019-2020 et a permis de passer 1 mois sur l'archipel de Kerguelen. La campagne a été menée par Eric Armynot du Châtelet, François Beny et moi-même. L'accès s'est fait par le N/O *Marion Dufresne II*, navire ravitailleur des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), lors de ses rotations entre l'OP-3 en novembre et l'OP-4 en décembre (OP : Opération Portuaire). A partir du travail réalisé préalablement, des zones réparties sur l'ensemble de l'archipel ont été sélectionnées. La majeure partie des déplacements s'est faite à pieds, lorsque les déplacements étaient accessibles depuis la base scientifique de Port-aux-Français. D'autres localités de prélèvements ont nécessité d'emprunter différents moyens de locomotions. Pour visiter le Sud-Est de l'archipel, c'est le *Commerson* qui a été sollicité. C'est un bateau semi-rigide appartenant aux TAAF. Pour échantillonner dans le Nord-Ouest de l'archipel, notamment sur la péninsule du Loranchet, c'est le N/O *La Curieuse* qui a permis de s'y rendre.

#### ➤ Campagne de 2021-2022

Quant à la seconde campagne, initialement prévue pendant l'été austral 2020-2021, a finalement été réalisée durant 2 mois et demi, lors de l'été austral 2021-2022, à la suite de la pandémie de Covid-19 avec Eric Armynot du Châtelet, Emily Lloret et Ludovic Lesven. L'acheminement sur l'archipel s'est aussi fait par le N/O *Marion Dufresne II*, en décembre, lors de l'OP-4. Le retour a quant à lui été fait à l'occasion d'une campagne scientifique Ifremer en mars 2022. Les moyens logistiques de déplacement ont été eux aussi fortement impactés par la pandémie. Seuls les déplacements dans le Golfe du Morbihan ont été possibles grâce aux deux moyens de locomotion disponible sur base : le zodiac le *Commerson* et le chaland, l'*Aventure II*. Ce dernier est un navire amiral multitâche qui permet de se déplacer uniquement dans le Golfe du Morbihan. Il n'est pas équipé pour en sortir et affronter la houle marine, comme peut le faire *La Curieuse*. Encore une fois, la majeure partie des déplacements s'est faite à pieds, lorsque les déplacements étaient accessibles depuis la base de Port-aux-Français, principalement sur la Grande Terre. De nouvelles problématiques ont été ajoutées au programme, ainsi d'autres types d'échantillons ont été récoltés, tels que de l'eau ou des quantités de sédiments plus importantes. Ces problématiques font l'objet d'études qui sortent des travaux de cette thèse, mené par les chercheurs impliqués également dans le programme IPEV1200 ENVIKER. Tous les échantillons collectés lors des 2 campagnes ne seront donc pas présentés dans ces travaux.

#### 3.1. Echantillonnage de surface des environnements actuels

##### 3.1.1. Protocole de prélèvements

Pour les besoins de l'échantillonnage et la logique de spatialisation de l'étude, l'archipel est subdivisé en secteurs, eux-mêmes subdivisés en localités. Sur chaque localité nous repérons des sites. Sur chaque site nous échantillonnerons les groupes (Figure 2.9). Ce sont finalement (Figure 2.10) :

- 26 localités qui ont été définies sur 7 secteurs différents en 2019 ; le secteur de Port Jeanne d'Arc n'ayant pas été visité

- 39 localités définies sur 15 secteurs en 2021-2022
- 4 localités sur 1 secteur en 2017-2018 dans le cadre du programme TALISKER

Ces 69 localités recouvrent le maximum de surface sur l'archipel (Figure 2.10, Figure 2.12). Dans chaque localité des 2 dernières campagnes, sur une superficie d'environ 200 m<sup>2</sup>, ce sont 5 à 10 quadrats (le nombre dépend des contraintes locales et de la diversité apparente des environnements (*e.g.* végétation)) de 1.2m de côté qui ont été étudiés et échantillonnés, correspondant à différents sites. Dans chacun des quadrats, trois prélèvements de 50cm<sup>3</sup> ont été réalisés puis groupés et homogénéisés pour éliminer une micro variabilité spatiale locale. Ces prélèvements sont de 2 natures :

- La végétation de surface (si elle est présente) avec bien souvent une dominance des bryophytes ou de plants d'*Azorella selago* (la diversité sera détaillée ultérieurement) est placée dans un sachet plastique pour être acheminée au laboratoire Biomar de Port-aux-Français. Le laboratoire Biomar (Laboratoire de Biologie Marine) est l'unité qui dispose de tout le matériel nécessaire au traitement, fixation, analyse des échantillons.
- Le sol sous la végétation (s'il n'est pas trop humide/liquide) est placé dans des cubes plastiques pour ensuite être acheminés au laboratoire Biomar pour les traitements.

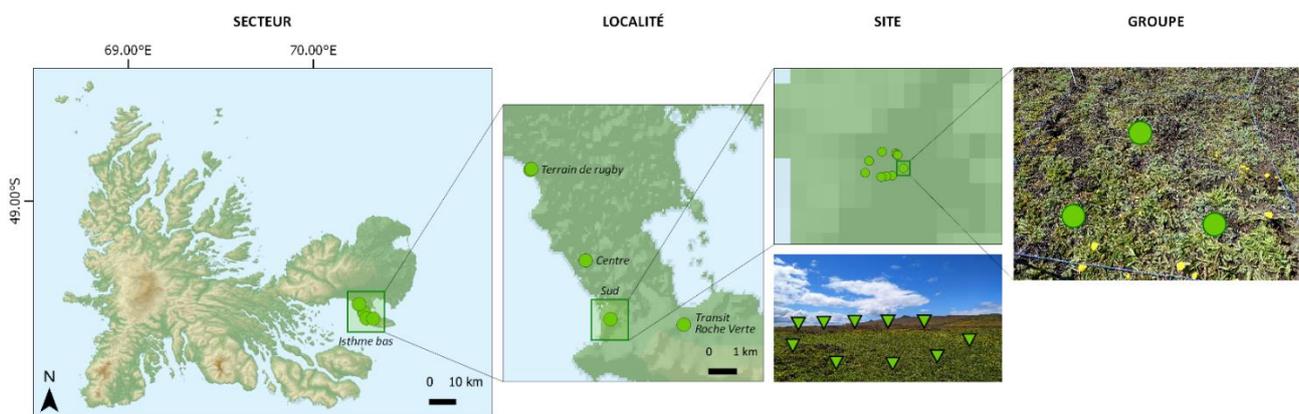


Figure 2.9 - Protocole de prélèvements à différentes échelles. L'archipel est subdivisé en secteurs, eux-mêmes subdivisés en localités. Sur chaque localité nous repérons des sites. Sur chaque site nous échantillonnerons les groupes.

Pour faciliter l'appellation des échantillons, chaque secteur a été renommé par une abréviation. Les secteurs de l'Isthme bas, de Port-aux-Français et de Val Studer ont été échantillonnés durant les 2 campagnes scientifiques (Tableau 2.2).

Tableau 2.2 - Nomenclature d'appellation pour chaque secteur échantillonné ; Chaque secteur a été renommé par 3 lettres, correspondant aux 3 premières lettres du nom du secteur ou aux initiales de ce nom afin d'obtenir le même type de nomenclature pour chaque échantillon réalisé

Secteurs échantillonnés	Abréviation	Périodes de prélèvement
Lac d'Armor	ARM	2021-2022
Baie des Swains	BDS	2021-2022
Lac Bontemps	BON	2021-2022
Île aux cochons	COC	2021-2022
Cap Noir	CPN	2021-2022
Gazelle	GAZ	2021-2022
Presqu'île de la Société de Géographie	GEO	2019-2020
Isthme bas	IBA	2019-2020 - 2021-2022
Laboureur	LAB	2021-2022
Péninsule du Loranchet	LOR	2019-2020
Manchot	MAN	2021-2022
Lac Marville	MAR	2021-2022
Port-aux-Français	PAF	2019-2020 - 2021-2022
Presqu'île du Prince de Galles	PDG	2019-2020
Vallée Phonolite	PHO	2019-2020
Port Jeanne d'Arc	PJA	2021-2022
Le Pouce	POU	2021-2022
Péninsule Rallier du Bathy	RDB	2017-2018
Val Studer	STU	2019-2020 - 2021-2022
Val Travers	VAT	2021-2022

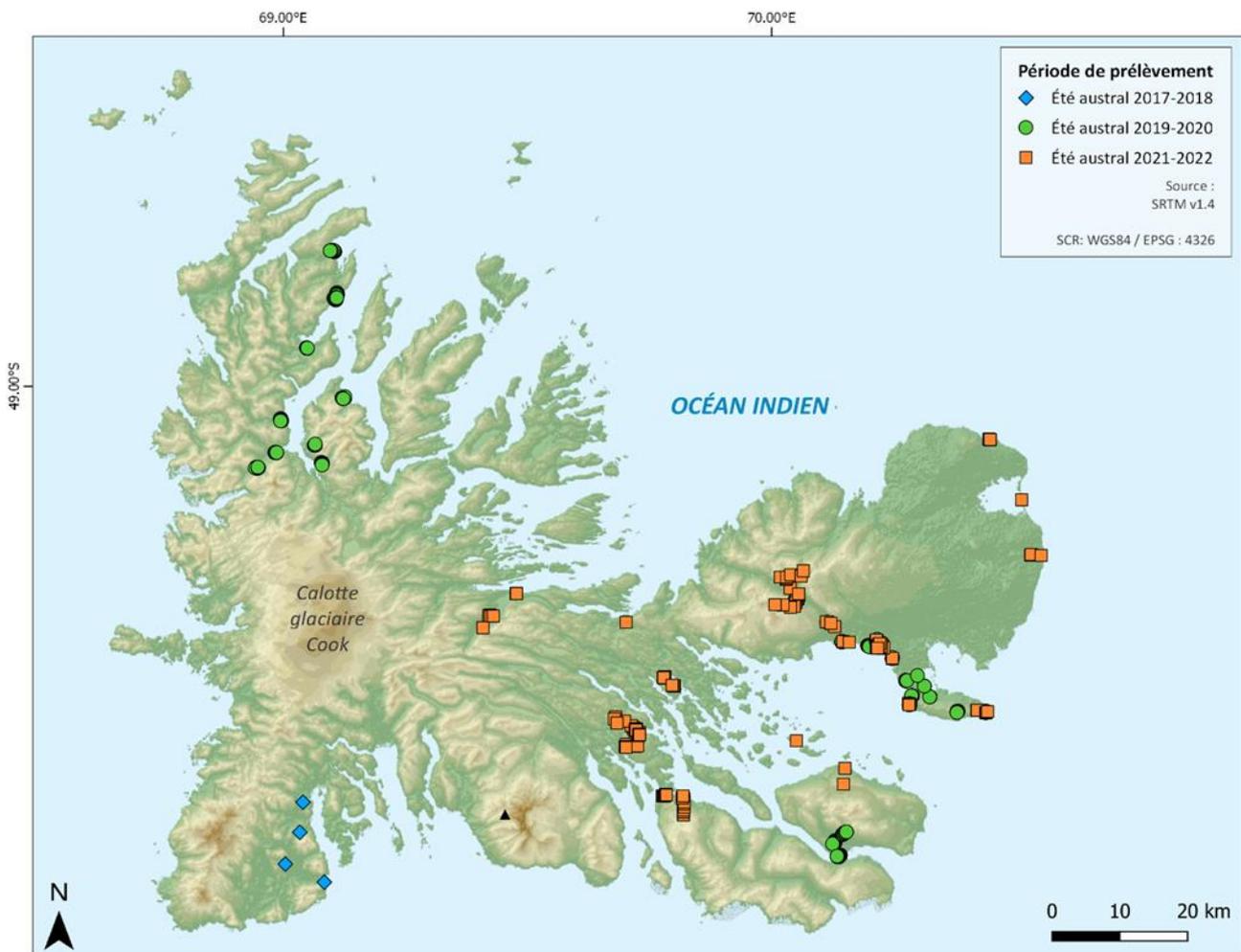


Figure 2.10 - Localités échantillonnées durant les différentes campagnes scientifiques. Utilisation des données altimétriques du Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) v1.4 pour le fond de carte ; Le système de coordonnées de référence (SCR) est WGS84 et l'identifiant défini par l'EPSG (European Petroleum Search Group) est le 4326. Projection plane EPSG 3857 WGS84 Pseudo-mercator.

Les échantillons ont été prélevés dans différents lieux de l'archipel qui dépendent de la topographie, depuis les bords de mer jusqu'aux plateaux reculés en altitude (Figure 2.11).

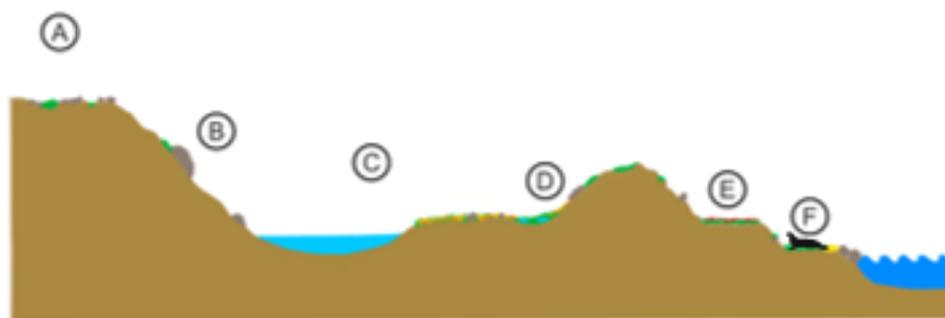


Figure 2.11 - Les différentes zones de prélèvement ; A : Plateau surélevé ; B : Profil en pente ; C : Vallée reculée ; D : Bas de talus ; E : Bord de mer surélevé ; F : Bord de mer

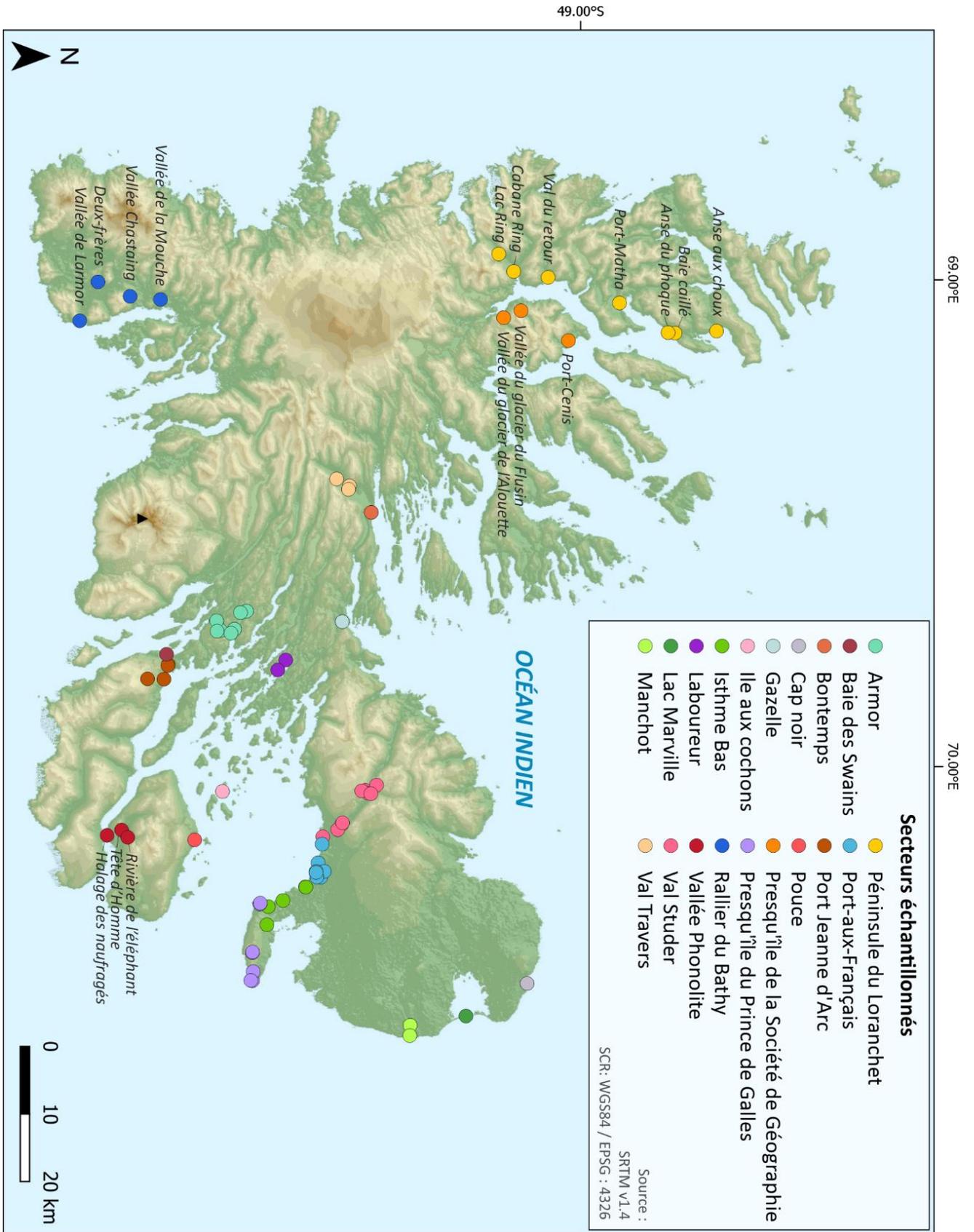


Figure 2.12 - Carte des différentes localisations des secteurs d'échantillonnage, toutes campagnes confondues. Chaque secteur est représenté par un point de couleur qui sera réutilisé tout au long de ce chapitre. Pour faciliter la visualisation des secteurs cités tout au long du manuscrit, la même carte est à déplier à la fin de ce manuscrit pour faciliter la compréhension en ayant toujours un œil sur la localisation des différents échantillons.

### 3.1.2. Bilan des prélèvements de surfaces actuelles et matériel disponible pour les études

Durant la campagne de 2019-2020, 236 sites ont été visités. Au total, 223 échantillons de végétaux de bryophytes et d'*Azorella selago* et 203 échantillons de sols ont été prélevés (Tableau 2.3). Pour la campagne de 2021-2022, d'une plus longue durée, 459 sites ont été échantillonnés. 402 échantillons de sols, 329 échantillons de végétaux et 92 échantillons d'eau ont été prélevés. Ces échantillons prélevés lors des activités du programme ENVIKER sont complétés par 4 échantillons collectés lors des activités du programme TALISKER et 11 échantillons collectés lors des activités du programme SUBANTECO. Les contraintes logistiques font que la base de données couvre 3 périodes temporelles de prélèvements. Les échantillons ont été prélevés sur 26 sites et 236 zones différentes : 203 échantillons de sol, 193 échantillons de bryophytes, 30 échantillons d'*Azorella selago*, 2 échantillons de lichen, et 26 échantillons de roches. Au total, 459 nouveaux échantillons répartis sur 160 sites différents ont été prélevés.

Tableau 2.3 - Tableau récapitulatif des échantillons prélevés lors des différentes campagnes scientifiques

Échantillons	Campagne 2017-2018	Campagne 2019-2020	Campagne 2021-2022
Bryophytes	4	193	329
<i>Azorella selago</i>	/	30	/
Lichens	/	2	/
Végétaux purs	/	/	68
Roches	/	26	16
Eaux	/	/	92
Sols	/	203	402

### 3.1.3. Répartition des échantillons en fonction de l'environnement

Étant donné que les amibes à thèque sont fortement dépendantes de l'hygrométrie (Bonnet, 1981), et afin de répondre aux objectifs scientifiques de l'étude, la stratégie a consisté à prélever dans des environnements représentatifs de l'ensemble de la gamme d'humidité de la zone: des environnements très humides de type souille et zone humide, dans lesquels on trouve des amibes à thèque en abondance, mais également des environnements plus secs de type fellfield pour observer l'adaptation de ces microorganismes. Les environnements ont été classés suivant 12 classes différentes (Figure 2.13). Seuls les échantillons de la campagne de 2017-2018, de 2019-2020 et les 10 échantillons de 2021-2022 dont les amibes à thèque ont été étudiées et classés selon le type d'environnement de prélèvement. Dans le contexte de cette étude et de ses objectifs scientifiques, la majorité des échantillons a été prélevée dans les sols végétalisés tandis que les autres types d'environnements comme les lacs ou les sols nus dominants ont été échantillonnés de manière moins dense (Tableau 2.4). Les zones de souille se situent principalement au Nord-Est de l'archipel (Figure 2.14). Les sols rocaillieux se trouvent plutôt au Sud-Est de l'archipel. Au Nord-Est, ce sont principalement des sols végétalisés et des sols mixtes.

Tableau 2.4 - Nombre d'échantillons pour les différents types d'environnement

Type d'environnement	Nombre d'échantillons
Estran	7
Lac	3
Souille et zone humide	45
Souille	7
Sol végétalisé	69
Zone mixte végétaux/sols	22
Zone mixte végétaux/roches	63
Sol nu dominant	2
Sol rocailleux	18
Fellfields	6
Roches	11

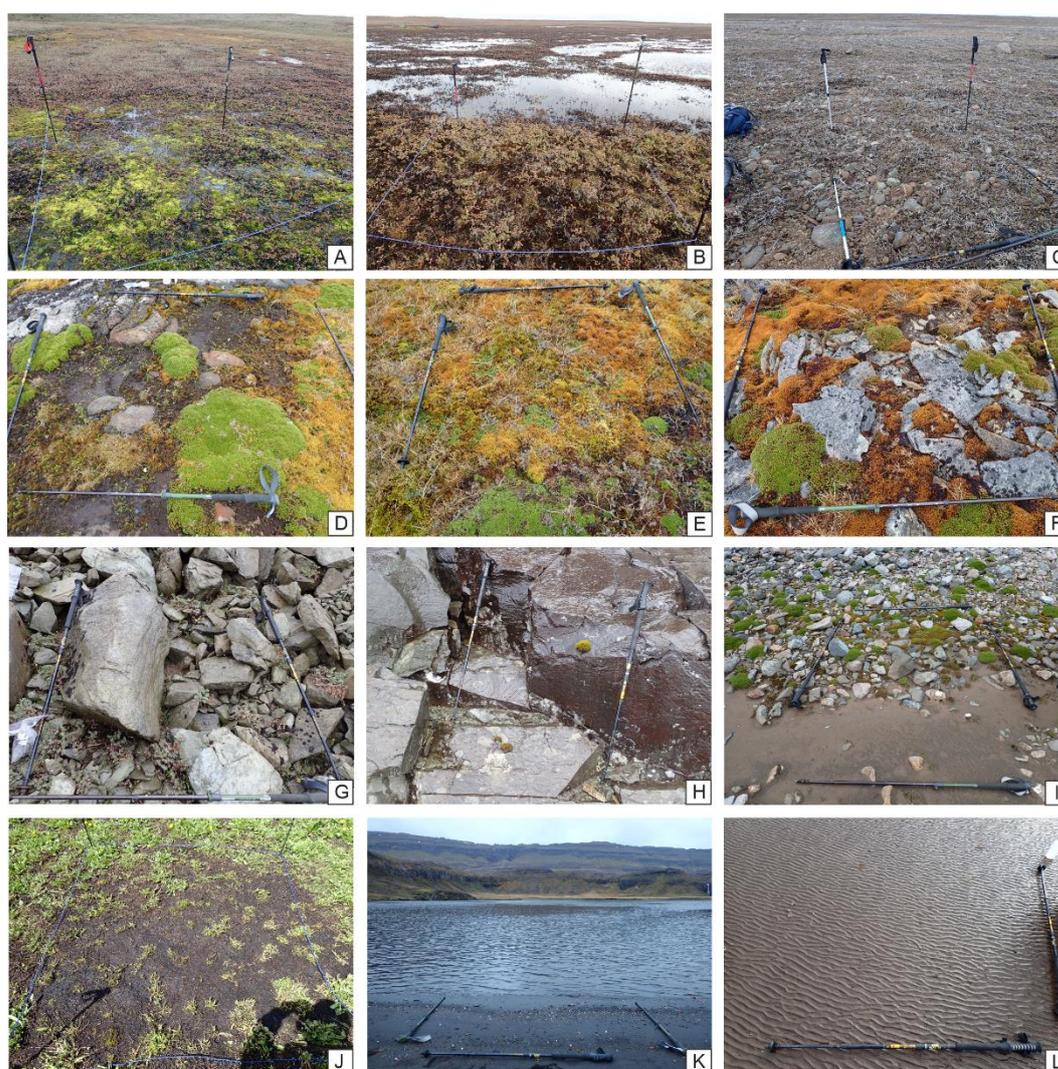


Figure 2.13 - Photographies des différents environnements de prélèvements. A : Souille et zone humide ; B : Souille ; C : Fellfield ; D : Zone mixte végétaux et sol ; E : Sol végétalisé ; F : Zone mixte végétaux et roche ; G : Sol rocailleux ; H : Roche ; I : Zone mixte végétaux, sol et roche ; J : Sol nu dominant ; K : Estran ; L : Lac

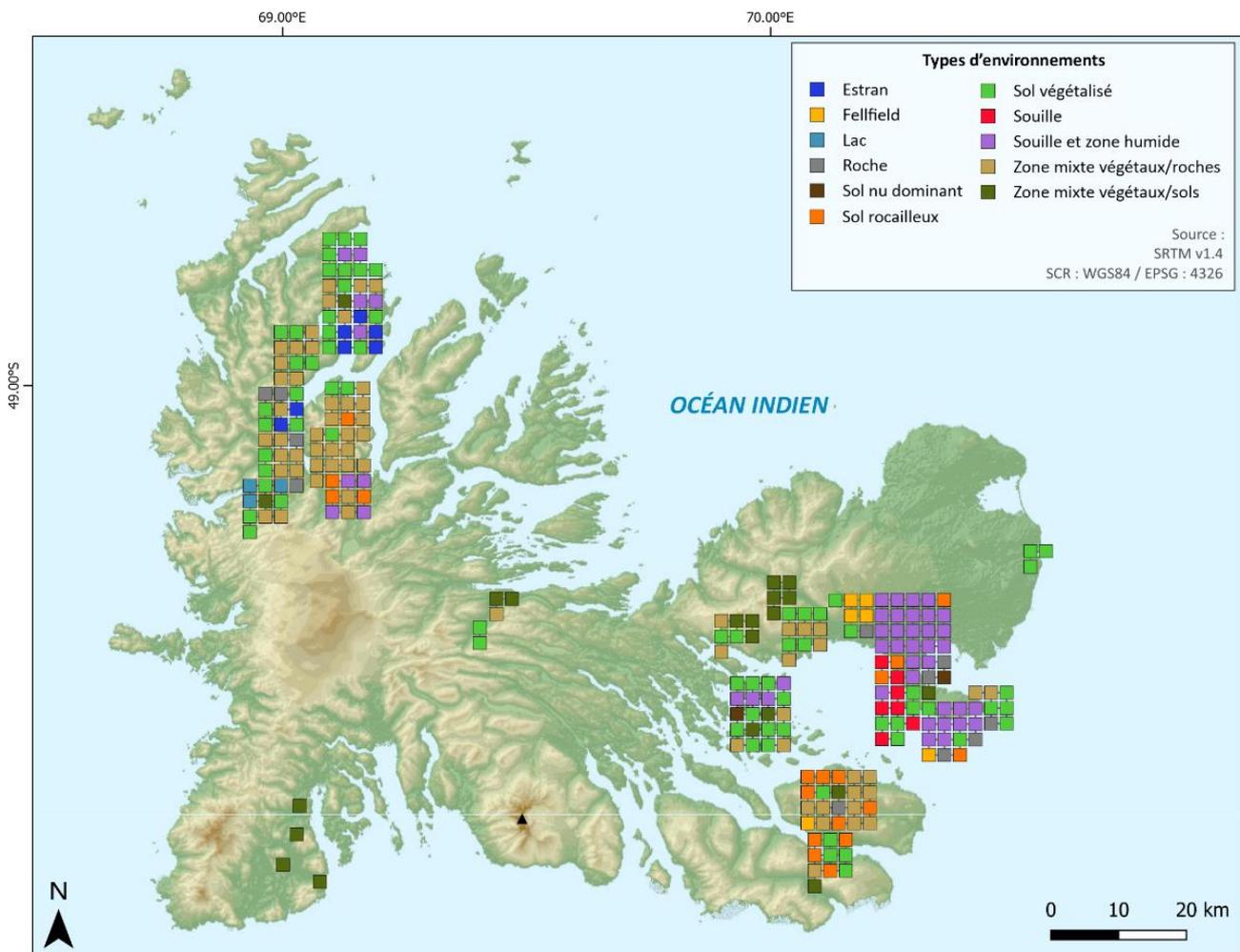


Figure 2.14 - Carte de localisation des échantillons dans les différents types d'environnement. Chaque environnement est représenté par une couleur qui sera utilisée pour la lecture des résultats dans la suite de ce manuscrit.

### 3.2. Étude des paléo-environnements – Sections verticales et carottes

Sept sections verticales ont été échantillonnées lors de la campagne 2019-2020. Malheureusement, la logistique mise en place lors de cette campagne de terrain ne nous a pas permis de déployer un carottier. Par conséquent les séquences étudiées sont composées d'une petite carotte réalisée à l'aide d'un tube PVC enfoncé à la main dans le substrat, ou alors de prélèvements dans des coupes naturelles (bordures de cours d'eau) pour lesquels les échantillons discrets ont été stockés dans des cubes de plastique. Pour la campagne de 2021-2022 un carottier a pu être déployé pour récolter des séries continues, mesurant de 11 à 70 cm. Au total, 22 carottes ont été prélevées (Figure 2.15).

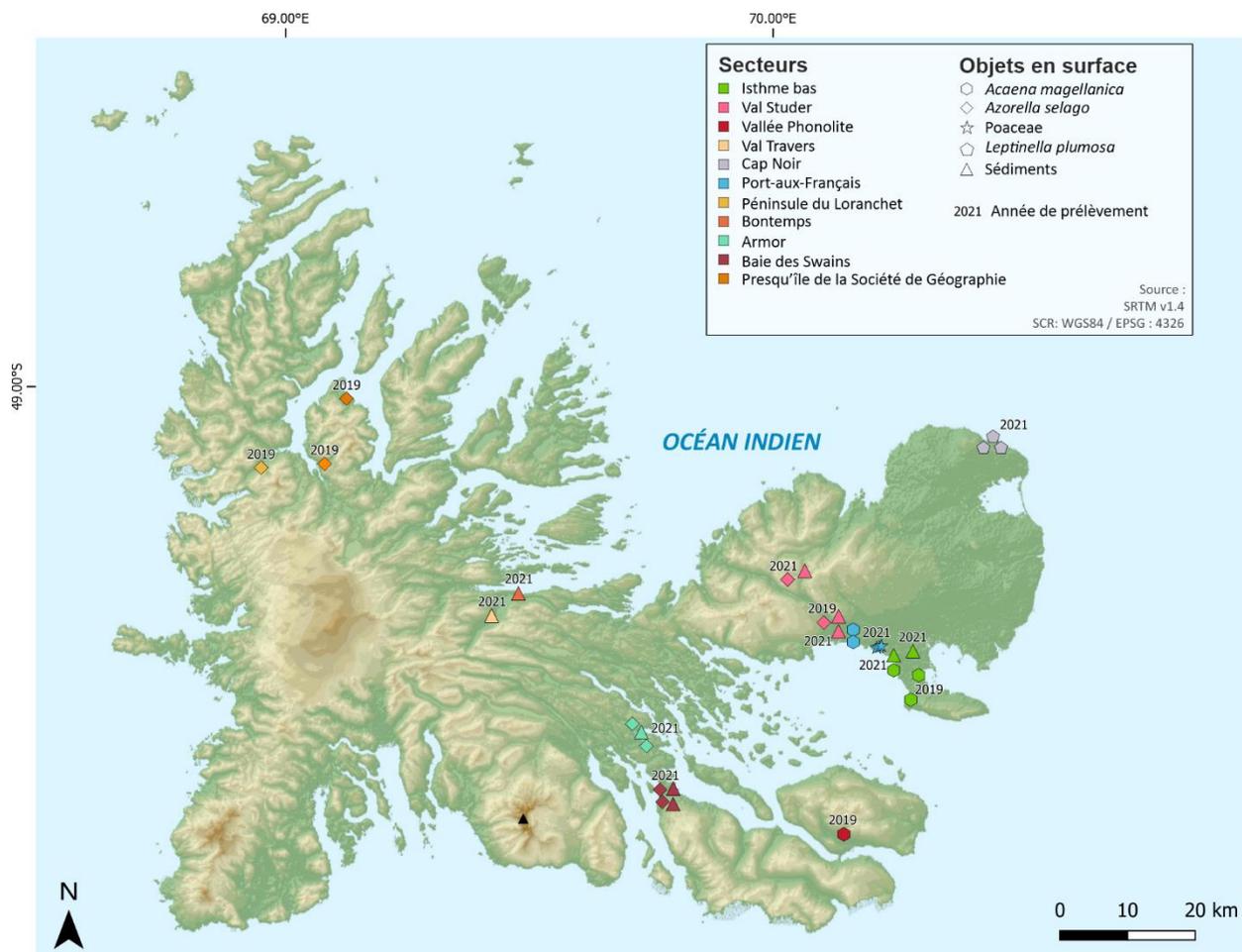


Figure 2.15 - Carte de localisation des sections verticales prélevées en 2019 et en 2021. Les couleurs représentent les différents secteurs dans lesquels ont été échantillonnées les carottes et les sections verticales de sols. Les formes géométriques représentent les différents types de végétation de surface.

## 4. Limites

### 4.1. La réalité du terrain

Les conditions de terrain sur l'archipel de Kerguelen sont difficiles, tant physiquement que climatiquement. De gros moyens logistiques matériels et humains sont déployés à chaque départ en exploration par l'Institut Polaire Français pour que les missions se déroulent pour le mieux. Le déploiement sur le terrain est en effet fortement influencé par la météo, souvent rude. De plus, l'archipel de Kerguelen est un territoire vaste, un peu plus petit que la Corse. Les distances à parcourir lors de chaque trajet étaient importantes, ceci réduit la présence sur les zones d'échantillonnages.

Durant la campagne 2019-2020, il était initialement prévu d'échantillonner 320 zones sur l'archipel et seules 236 zones ont été visitées. Les mesures du pH devaient être réalisées sur le terrain pour chaque échantillon. Malheureusement la sonde du pH a cessé de fonctionner après la première mesure. La seconde campagne est repartie avec 3 sondes et 3 pH mètres.

Cette fois-ci, des analyses ont été acquises, mais la totalité du matériel a de nouveau été rendu inopérante, heureusement en fin de campagne.

Après chaque prélèvement de végétaux ou de sols, il a fallu effacer les traces de notre passage afin de ne pas altérer l'environnement. L'engouffrement du vent dans les trous peut détériorer les différents sols. Cet effort est en total accord avec le maintien du bon état de l'environnement et la limitation de l'impact humain dans la Réserve Naturelle des TAAF.

## **4.2. En laboratoire**

La pandémie de Covid-19 a retardé considérablement le temps d'acheminement des échantillons en métropole. Le retour des échantillons était initialement prévu en mars 2020. Ils ne sont arrivés qu'en juin 2020. Les échantillons de la seconde campagne 2021-22 avec un retour initialement prévu en juin sont revenus au laboratoire uniquement en juillet pour certains et septembre 2022 pour les autres, ce qui a précipité les dernières analyses et limité le temps d'investigation.

Le matériel optique a été mon principal outil de travail en thèse. Les conditions d'observations ont évolué depuis octobre 2019. Dans un premier temps, j'ai utilisé un microscope optique Olympus BX60. Ce microscope est initialement prévu pour l'observation de lames minces de géologie, il n'était pas équipé pour l'observation de lames palynologiques. Une platine à charriot croisé a été installée pour permettre de réaliser les transects pour l'observation complète des lames, bien que difficile à utiliser. Une caméra était aussi disponible. La qualité de retransmission du microscope et des photos n'a pas permis d'observer les détails souvent difficiles à observer des amibes à thèque. De plus, ce microscope était utilisé par l'ensemble des membres du laboratoire et n'a pas permis de pouvoir observer les échantillons tous les jours.

J'ai eu l'occasion de faire plusieurs séjours au Laboratoire Géosciences Océan à Brest qui utilise un matériel spécifique aux études palynologiques. Il a été remarqué que la qualité d'observation et de prise de vue était nettement améliorée, les détails des thèques étant observables.

En 2021, j'ai pu utiliser un microscope de type « enseignement » dont la qualité d'observation était correcte pour identifier les différentes espèces d'amibes à thèque. Au printemps 2022, le laboratoire a acquis un microscope Olympus BX61 avec une platine dédiée à l'observation des amibes à thèque. Cette acquisition permet d'observer plus facilement les lames et prendre de meilleures images des individus pour ainsi gagner en efficacité.



# **Chapitre 3 : Caractérisations des phases organiques et minérales des sols de l'archipel de Kerguelen**

**Herlédan, M.<sup>1</sup>, Armynot du Chatelet, E. <sup>1</sup>, Bout-Roumazeilles, V. <sup>1</sup>, Delattre, M. <sup>1</sup>, Abraham, R. <sup>1</sup>, Ventalon, S. <sup>1</sup>**

**1. Univ. Lille, CNRS, Univ. Littoral Côte d'Opale, IRD, UMR 8187, LOG, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, F - 59 000 Lille, France**



# 1. Introduction

De nombreuses études menées sur l'archipel de Kerguelen se sont focalisées sur le monde vivant, animal et végétal (Aubert de La Rue, 1932), car la biodiversité présente est spécifique compte tenu de l'isolement et des caractéristiques climatiques de l'archipel (Frenot et al., 2006). Dans le contexte du réchauffement climatique, le suivi de cette biodiversité (dont les amibes à thèque, Herlédan et al., in prep) est cruciale, mais nécessite un approfondissement des connaissances sur la nature de l'environnement minéral et pédologique qui sert de support à une partie de cette biodiversité. Jusqu'à présent, les études géologiques ont été principalement focalisées sur la description pétrographique et sur l'étude de l'évolution thermo-tectonique des séries volcaniques (Berthier et al., 2009; Coffin, 2002; Giret, 1983). Peu d'études se sont attachées à décrire de manière détaillée l'évolution du substrat géologique sous l'influence spécifique environnementale particulièrement hydrolysante de l'archipel. De la même manière, l'influence du contexte environnemental (dont les paramètres géologiques, organiques, géochimiques et minéralogiques) sur le développement du compartiment biologique, notamment sur les microorganismes dont les amibes à théques, est encore très mal contrainte.

Dans ce contexte, l'objectif de cet article est de décrire de façon précise les types d'environnements organiques et minéraux de l'archipel de Kerguelen dans lesquels se développent les amibes.

## 2. Matériels et méthodes

Les 2 campagnes menées sur l'archipel de Kerguelen en 2019-2020 et 2021-2022 dans le cadre du programme ENVIKER ont permis de récolter respectivement 203 et 402 échantillons de sols. Les campagnes d'échantillonnage ont permis de couvrir le mieux possible la diversité de sols et de biotopes présents. Ils sont répartis en 12 classes : Souille et zone humide ; Souille ; Fellfield ; Zone mixte végétaux/sol ; Sol végétalisé ; Zone mixte végétaux/roche ; Sol rocailleux ; Roche ; Zone mixte végétaux/sol/roche ; Sol nu dominant ; Estran ; Lac. Les analyses physiques et chimiques ont été réalisées sur l'ensemble de ces échantillons. Sur le terrain, 12 cm<sup>3</sup> de sols sont collectés pour chaque échantillon, placés dans des boites en plastique et conservés au frais (température ambiante en moyenne de 4°C). Au retour de chaque journée de terrain, les échantillons de sols et de végétaux sont directement placés au réfrigérateur à 4°C au laboratoire de Biomar à Port-aux-Français.

## 2.1. Teneur en eau

Les échantillons de sols ont été pesés avant et après séchage à 50°C pour en déterminer la teneur en eau (Figure 3.1).



Figure 3.1 - Échantillons de sédiments de surface placés à l'étuve au laboratoire de Biomar, à Port-aux-Français

## 2.2. Géochimie organique : analyses élémentaires C, H, N, S

Les analyses de Carbone, d'Hydrogène, d'Azote et de Soufre ont été réalisées au sein du Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences à Lille par Marion Delattre. Après avoir été broyés, les échantillons sont pesés avec une grande précision et 0.5 g sont placés dans une capsule d'étain. La capsule est introduite dans un réacteur d'oxydation/réduction chauffé à 900-1000°C. Un apport contrôlé d'oxygène provoque l'oxydation de l'étain, réaction exothermique qui augmente la température jusqu'à 1800°C. A cette température, les substances organiques et inorganiques sont converties en gaz ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{SO}_2$ ) qui après réduction sont séparés sur une colonne de chromatographie gazeuse (GC) et finalement détectés par un détecteur à conductibilité thermique (TCD). Le carbone organique total (COT) a été calculé à partir de la mesure du carbone total et du carbone minéral. Le carbone minéral a été extrait de la proportion de  $\text{CaCO}_3$  et a été obtenu avec un calcimètre de Bernard. La mesure a été effectuée en triplicata. Pour l'analyse du carbone total, un analyseur élémentaire FlashEA 1112 (Thermo) équipé d'un passeur automatique d'échantillons a été utilisé. L'analyse a été réalisée sur 1,5 à 2mg d'échantillon. Environ 5 mg de pentoxyde de vanadium ont été utilisés comme catalyseur de combustion. Le 2.5-Bis(5-tert-butyl-benzoxazol-2-yl)thiophène (BBOT) a été utilisé comme standard. Ces analyses renseignent notamment sur la quantité de matière organique dans l'environnement.

## 2.3. Analyses isotopiques

Des analyses des isotopes stables  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  de 43 échantillons de sols actuels ont été réalisées au laboratoire Littoral ENvironnement et Sociétés (LIENS) de la Rochelle et à la plateforme IRMS (« Isotope Ratio Mass Spectrometer ») au Pôle Spectrométrie Océan à l'Institut Universitaire Européen de la Mer à Brest. Les mesures ont été réalisées sur des

échantillons de sédiments organiques à partir d'un spectromètre de masse IRMS (Isotope ratio mass spectrometer).

Les teneurs en  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  renseignent sur le type de végétation en présence et donc de la quantité de matière organique présent dans l'environnement.

## **2.4. Analyses des éléments traces et majeurs**

Des analyses élémentaires traces et majeurs ont été réalisées au Service d'Analyse des Roches et des Minéraux (SARM) à Nancy. Les mesures ont été réalisées à partir d'environ 1 gramme de poudre microbroyée. Ce sont des analyses spectrochimiques réalisées au spectromètre de masse ICP-MS (Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry) qui font suite à une minéralisation par fusion alcaline au métaborate de lithium ( $\text{LiBO}_2$ ) suivie d'une dissolution au  $\text{HNO}_3$ . La précision et l'exactitude étaient toutes deux meilleures que 1% (moyenne 0,5%) pour les éléments majeurs et 5% pour les éléments traces, comme vérifié par des normes internationales et l'analyse d'échantillons répétés (Carignan et al., 2001). Ces analyses permettent de renseigner sur la caractérisation géochimique de l'environnement qui dépend notamment de la géologie environnante.

## **2.5. Minéralogie**

### **2.5.1. Observation de frottis de sédiment**

Des frottis ont été réalisés sur les échantillons de sol brut afin de déterminer la composition minéralogique et organique des sédiments. Ces derniers ont d'abord été délités puis placés sur une lame de microscope. Les analyses ont été réalisées sur 17 échantillons de sols.

### **2.5.2. Observation MEB**

Des plots en résine ont été réalisés spécialement pour ces observations sur une fine couche de sédiments. Des analyses chimiques semi-quantitatives ont été réalisées grâce à une sonde élémentaire EDX sur des zones d'intérêts. Elles permettent de déterminer la composition atomique et massique de chaque grain et d'en déduire la formule structurale des minéraux présents.

### **2.5.3. Diffraction des RX**

Par définition granulométrique, les argiles constituent l'ensemble des minéraux de roche ou de sol dont la taille est inférieure à  $2\mu\text{m}$ . Les minéraux argileux correspondent aux phyllosilicates qui composent cette fraction  $<2\mu\text{m}$ . Il existe 3 grandes familles de minéraux argileux (TO, TOT et TOTO) classées selon l'épaisseur des feuillets qui la compose, correspondant au nombre de couche d'oxyde tétraédrique et octaédrique. Une des techniques les plus utilisées pour caractériser les minéraux argileux et déterminer la composition semi-quantitative de l'assemblage argileux est la diffraction des rayons X (DRX).

Les analyses diffractométriques ont été réalisées sur 158 échantillons de sols. La préparation des échantillons est réalisée selon le protocole suivant: les échantillons sont

dispersés dans 150 ml d'eau distillée sur une plaque d'agitation. Ils sont décarbonatés en utilisant de l'acide chlorhydrique (0.1N). L'excès d'acide est éliminé par rinçages successifs à l'eau distillée jusqu'à défloculation du matériel (Thiry et al., 2013)). Les suspensions obtenues sont placées en piluliers. Les micro-agrégats sont éliminés par utilisation d'un micro-homogénéisateur. La séparation de la fraction granulométrique inférieure à 2  $\mu\text{m}$  s'effectue en prélevant, à l'aide d'une seringue, la partie supérieure de la suspension (1,5 cm) après décantation pendant 1 h 15 min. Ces paramètres sont calculés d'après la loi de Stokes :  $t = 190 \times X / d^2$  où t représente le temps de décantation, d le diamètre moyen des particules et X la profondeur de chute des particules de diamètre d. La fraction ainsi prélevée est centrifugée à 3500 tours/min. pendant 45 min, le culot obtenu est étalé à l'aide d'une lamelle sur une lame de verre rainurée afin d'orienter les minéraux argileux selon le plan (001).

Les échantillons sont analysés avec un diffractomètre Bruker D4 Endeavor couplé à un détecteur rapide Lynxeye (source  $\text{CuK}\alpha$  et filtre Ni), avec un voltage de 30kV et un ampérage de 40 mA, et une rotation de l'échantillon de 30 rpm. Les échantillons sont analysés à trois reprises: (1) échantillon séché à l'air libre, (2) après saturation à l'éthylène glycol sous vide d'air pendant 12 heures, et (3) après chauffage à 490°C pendant 2 heures. L'angle de balayage ( $2\theta$ ) varie entre  $2.49^\circ 2\theta$  et  $32.49^\circ 2\theta$ , avec un pas de mesure de  $0.08^\circ$  et un temps d'intégration de 0.08 sec.

Les minéraux argileux sont identifiés d'après leurs distances réticulaires respectives (Brindley and Brown, 1980). Un exemple de graphique obtenu est présenté sur la Figure 3.2. La smectite – qui regroupe les smectites et les interstratifiés illite-smectite (10-14S) riches en feuillets smectitiques R0- est caractérisée par la présence d'un pic principal à 14.5Å sur l'essai naturel qui s'amplifie à 17Å sur l'essai glycolé et se rétracte à 10Å après chauffage (Figure 3.2). La vermiculite présente un pic principal à 14Å sur les essais naturels et glycolés, qui se rétracte à 10Å après chauffage. L'illite est caractérisée par des pics à 10Å, 5Å et 3.34Å sur les trois essais. La kaolinite est mise en évidence par la présence de pics à 7.2Å et 3.58Å qui disparaissent après chauffage, tandis que les pics caractéristiques de la chlorite (14.2Å, 7.1Å, 4.75Å et 3.54Å) restent stables sur les 3 essais. La distinction entre kaolinite et chlorite est basée sur la déconvolution du signal entre 32.60Å et 3.50Å. La kaolinite n'a pas été identifiée dans les échantillons analysés. Les différents minéraux interstratifiés suivants ont pu être identifiés sur les diffractogrammes analysés : un interstratifié smectite-vermiculite (14S-14V) avec un pic principal à 14Å au naturel, qui se déplace entre 15 et 16Å après saturation à l'éthylène-glycol et se rétracte à 10Å sur l'essai chauffé, un interstratifié smectite-chlorite (14S-14C) dont le pic principal au naturel à 14Å se déplace à 15-16Å sur l'essai glycolé et se rétracte à 12Å sur l'essai chauffé et un interstratifié chlorite-vermiculite (14C-14V) avec un pic principal à 14Å au naturel et au glycol qui se rétracte à 12Å après chauffage.

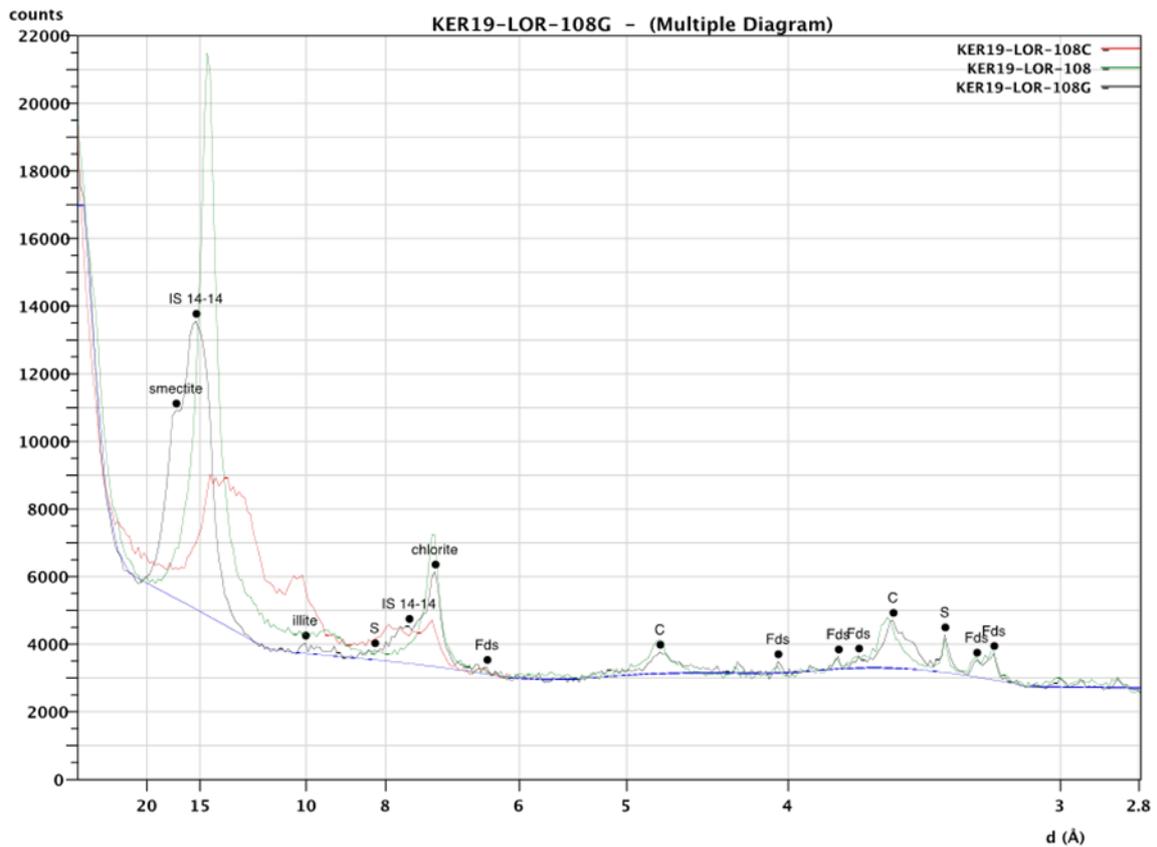


Figure 3.2 - Minéralogie quantitative des argiles par décomposition des diagrammes DRX de l'échantillon LOR-108

L'analyse semi-quantitative est basée sur l'intégration des pics principaux ( $I/I_0=100$ ) des différents minéraux argileux à l'aide du logiciel MacDiff®4.2.6. Pour des raisons de reproductibilité, les résultats de l'analyse semi-quantitative présentent les pourcentages relatifs de la chlorite, de l'illite, des interstratifiés 14S-14C, de l'ensemble interstratifiés 14V-14C + vermiculite et de l'ensemble smectite et interstratifiés 14S-14V. La reproductibilité de l'analyse, basée sur 3 mesures à partir de 5 aliquotes d'un même échantillon standard est de 5% (Brindley and Brown, 1980).

## 2.6. Méthodes statistiques

Le test de Kruskal-Wallis est employé à l'aide du logiciel R et des packages *tidyverse* et *rstatix*. C'est un test non paramétrique qui est utilisé en présence de nombreux échantillons indépendants. Il permet de tester si les échantillons ont des caractéristiques identiques. En complément, la méthode de Dunn, qui permet de réaliser des comparaisons multiples entre les groupes de données, a été utilisée afin de déterminer les données significatives.

## 3. Résultats

### 3.1. Teneur en eau instantanée des sols

Les pourcentages de teneur en eau instantanée obtenus pour les sols actuels sont très disparates sur l'ensemble de l'archipel de Kerguelen (Figure 3.3). La teneur en eau minimale est de 4% et a été enregistrée à Pointe Guite, pour un échantillon prélevé dans un profil en

penne. La teneur maximale est de 95% et a été enregistrée au niveau du Lac Ring, pour un échantillon prélevé sous la végétation adjacente au lac. La teneur en eau moyenne est de 59,7%.

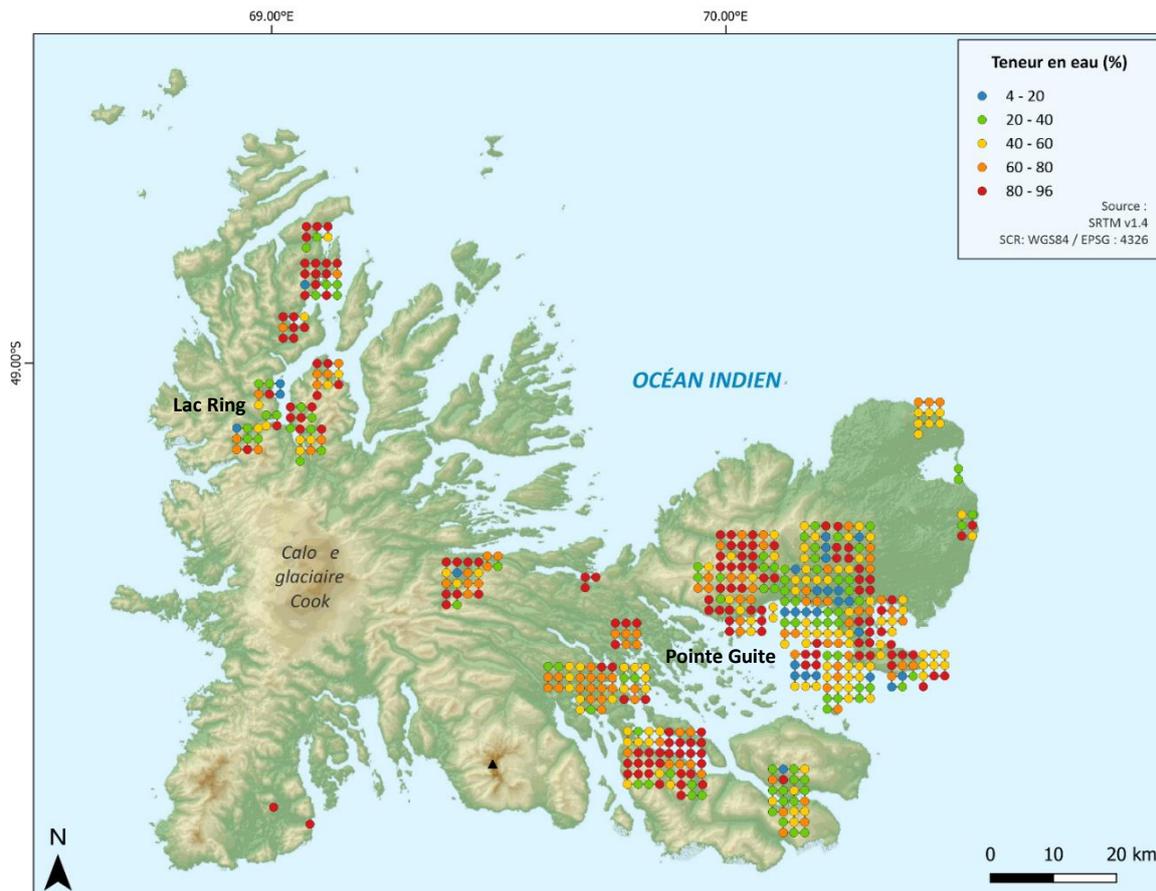


Figure 3.3 - Représentation cartographique des différentes teneurs en eau instantanées (%) sur l'archipel de Kerguelen

La teneur en eau est hétérogène sur l'archipel de Kerguelen (Figure 3.4). Les teneurs en eau de certaines localités sont très élevées (> 70%) : Baie Caillé, Cabane Studer, Deux-frères, Gazelle. Dans d'autres localités, situées plus à l'Est, les valeurs sont plus faibles (< 50%) : Isthme bas Nord, Marville, Plateau Géophy. Le test de Kruskal-Wallis a été réalisé pour voir si la teneur en eau des différentes localités d'échantillonnages est significativement différente. Les résultats indiquent des différences significatives entre les échantillons de la Baie Caillé, dont les teneurs en eau sont élevées, et les échantillons de Port-aux-Français, dont la distribution est hétérogène, mais également avec les échantillons de rivière du Sud dont la teneur en eau est la plus faible. Les analyses statistiques révèlent aussi des différences notables entre les échantillons d'Isthme bas Nord et de Port Jeanne d'Arc. Les teneurs en eau des échantillons de Port-aux-Français diffèrent de celles des échantillons de Port Jeanne d'Arc, de Port Matha et des échantillons de rivière du Sud.

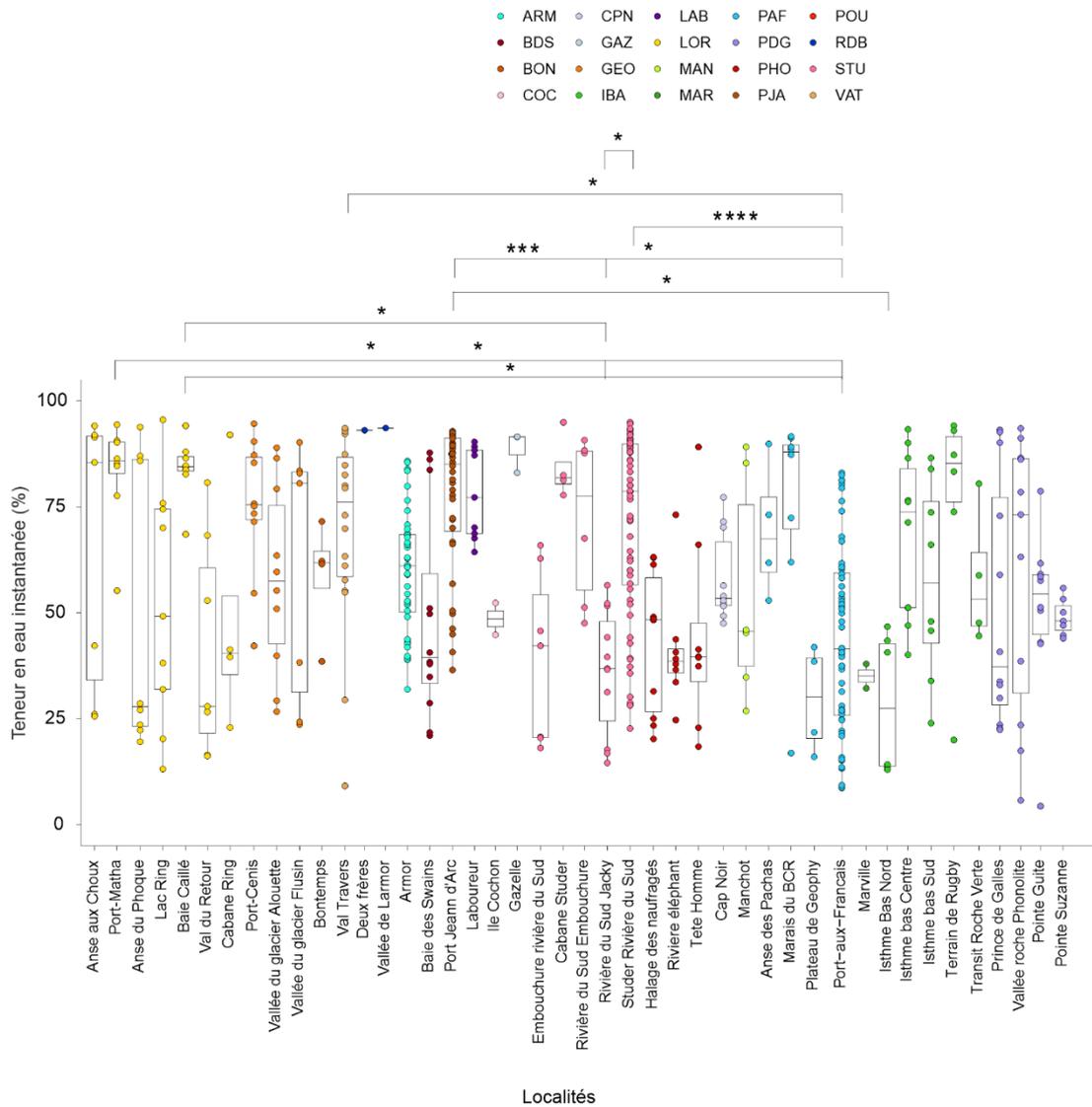


Figure 3.4 - Graphique présentant les teneurs en eau instantanées et les différences significatives entre chaque localité échantillonnée selon le test de Kruskal-Wallis

De réelles différences des teneurs en eau sont observées (Figure 3.5) : les approches statistiques indiquent que les teneurs en eau des échantillons de souille et zone humide sont significativement différents des échantillons provenant de l'estran, des fellfield, des roches, des sols rocailloux et des zones mixtes végétaux roches. Ces tendances confirment la description type de ces environnements avec des teneurs en eau plus élevées dans les zones de souilles et de zones humides que dans les sols plus arides de type fellfield. La faible teneur en eau au niveau de l'estran pourrait s'expliquer par la granulométrie plus grossière des échantillons.

Kruskal-Wallis,  $c^2(12) = 68.63$ ,  $p = <0.0001$ ,  $n = 704$

pwc: Dunn test; p.adjust: Bonferroni

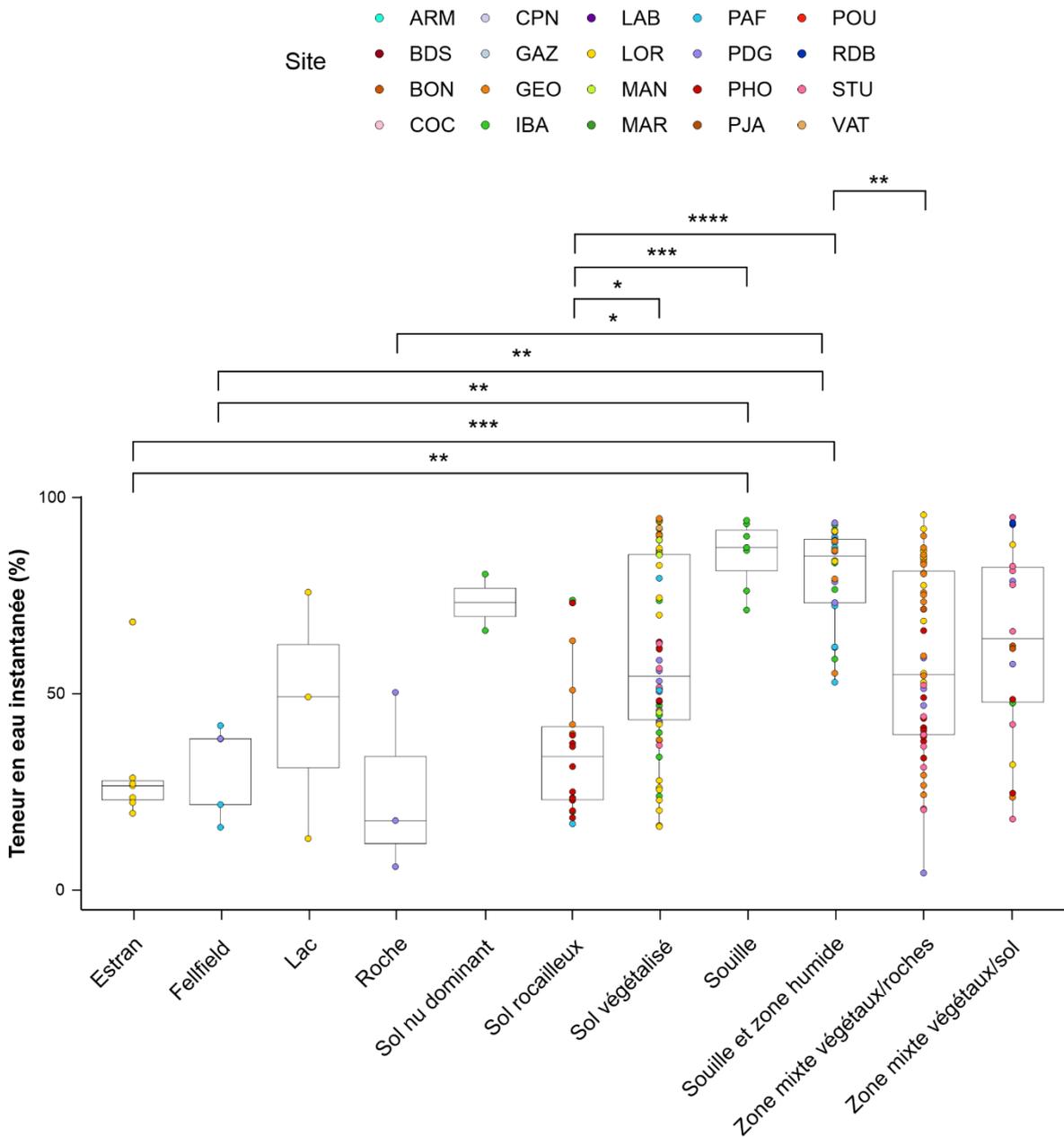


Figure 3.5 - Graphique présentant les teneurs en eau et les différences significatives entre chaque type d'environnement échantillonné selon le test de Kruskal-Wallis

La teneur en eau diffère en fonction des différents types de zone de prélèvements, du contexte géomorphologique, de la distance à la côte, altitude mais également de la présence de cours d'eau (Figure 3.6). La teneur en eau, très faible des zones en bord de mer, est significativement différente avec la teneur en eau plus élevée des zones de bord de mer surélevé, des bords de ruisseaux et des plaines. Les teneurs en eau des bords de ruisseaux et des vallées reculées avec la présence de cours d'eau sont également significativement différentes.

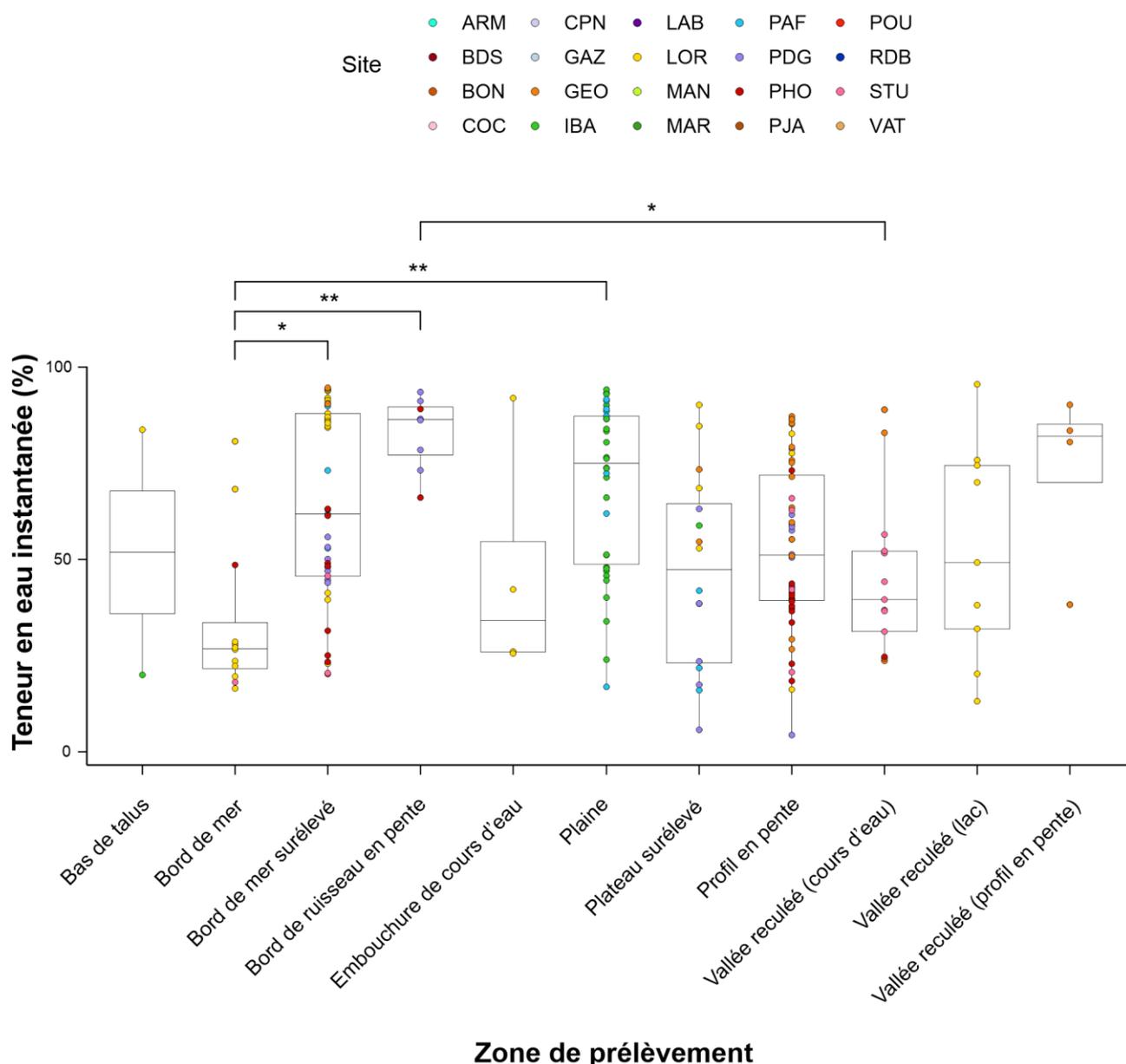


Figure 3.6 - Graphique présentant les teneurs en eau et les différences significatives entre chaque zone de prélèvement échantillonnée selon le test de Kruskal-Wallis

### 3.2. Géochimie organique C, H, N, S

Les analyses C, H, N, S ont permis de mettre en avant des différences des teneurs en éléments dans les substrats en fonction de la localisation géographique. Les teneurs en H, particulièrement faibles, n'ont pas été utilisées dans la suite de cette étude. Les teneurs en Carbone Organique Total (COT) diffèrent fortement sur l'archipel (0 à 47% de COT). Les plus importantes teneurs en COT sont visibles à l'Est de l'archipel, de la base de Port-aux-Français jusqu'à la presqu'île du Prince de Galles, mais également à l'extrême Nord-Ouest, sur la moitié de la péninsule du Loranchet (Figure 3.7). Les teneurs en Azote suivent la même tendance que les teneurs en COT et montrent des teneurs plus importantes du côté de Port-aux-Français et de la presqu'île du Prince de Galles (Figure 3.8).

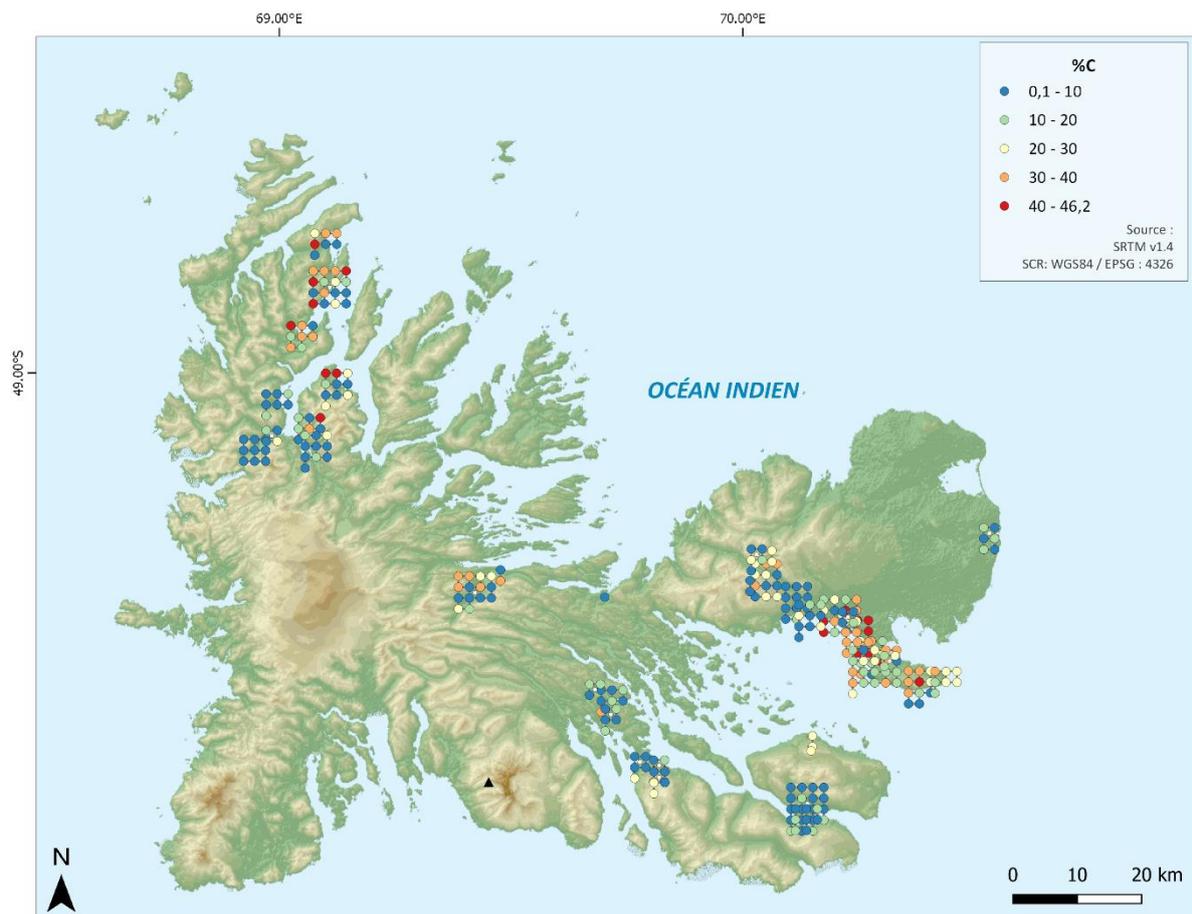


Figure 3.7 - Représentation cartographique de la teneur en Carbone Organique Total (%) des substrats sur l'archipel de Kerguelen

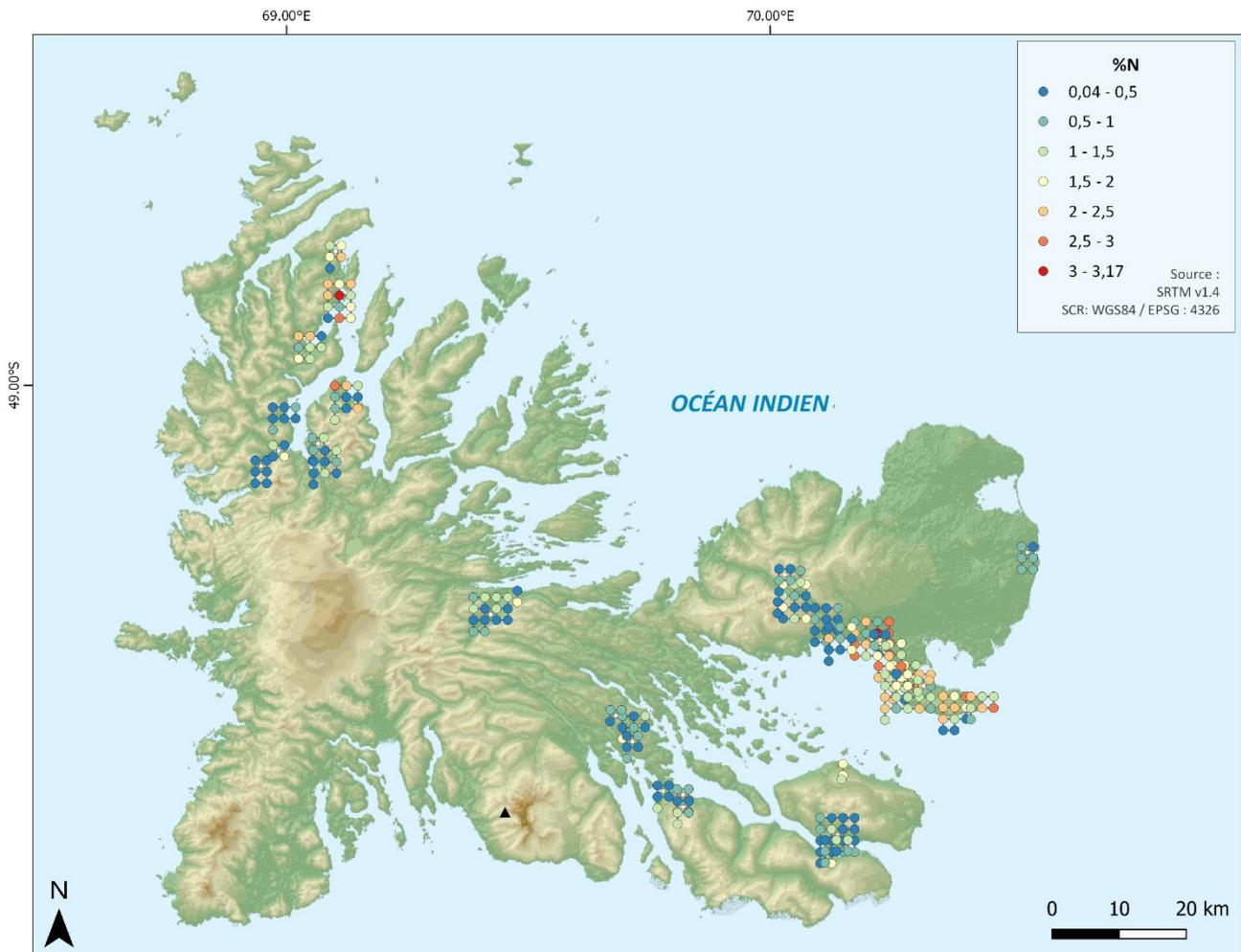


Figure 3.8 - Représentation cartographique de la teneur en Azote (%) sur l'archipel de Kerguelen

Sur l'archipel, le ratio C/N est hétérogène, mais on remarque que les ratios sont généralement plus faibles à l'Est (<15) tandis que les valeurs observées au Nord-Ouest sont comprises entre 15 et 20 (Figure 3.9). Quelques valeurs du ratio C/N supérieures à 35 sont observées au niveau de Val Travers et de Bontemps au centre de l'archipel, au nord-ouest sur la péninsule du Loranchet et ainsi qu'à Val Studer.

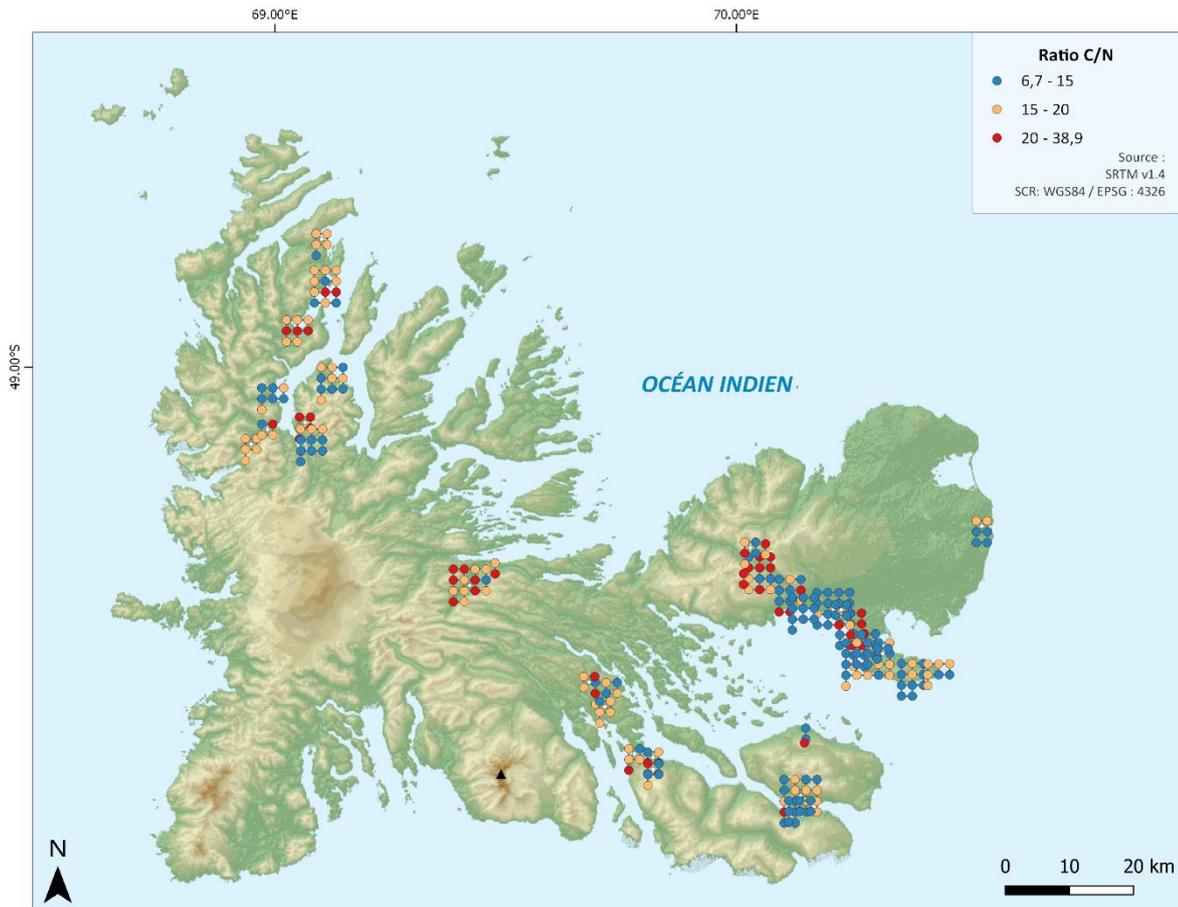


Figure 3.9 - Représentation cartographique du ratio C/N sur l'archipel de Kerguelen

Le Soufre est également très peu présent dans les échantillons l'archipel. Néanmoins, on le retrouve en faible quantité dans les sols prélevés au Nord-Est de l'archipel, ainsi qu'aux abords de la base de Port-aux-Français, de l'Isthme bas et de la presqu'île du Prince de Galles.

### 3.3. Analyses isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$

Chaque espèce végétale est caractérisée par des valeurs spécifiques : *Acaena magellanica*, les valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  oscillent entre  $-29,7\text{‰}$  et  $-26,7\text{‰}$  et le  $\delta^{15}\text{N}$  entre  $3,6\text{‰}$  et  $14,5\text{‰}$  (Figure 3.10). Les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  sont plus élevées que chez *Azorella selago*, alors qu'elles sont plus faibles pour le  $\delta^{13}\text{C}$ . Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  sont peu variables chez *Azorella selago*, elles oscillent entre  $25,5\text{‰}$  et  $26,4\text{‰}$  et les valeurs du  $\delta^{15}\text{N}$  entre  $-6,3\text{‰}$  et  $8,4\text{‰}$ . Les analyses isotopiques des bryophytes ont révélé de grandes fenêtres de valeurs pour le  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-29,7$  à  $-18,1\text{‰}$ ) et le  $\delta^{15}\text{N}$  ( $-8,4\text{‰}$  à  $13,6\text{‰}$ ).

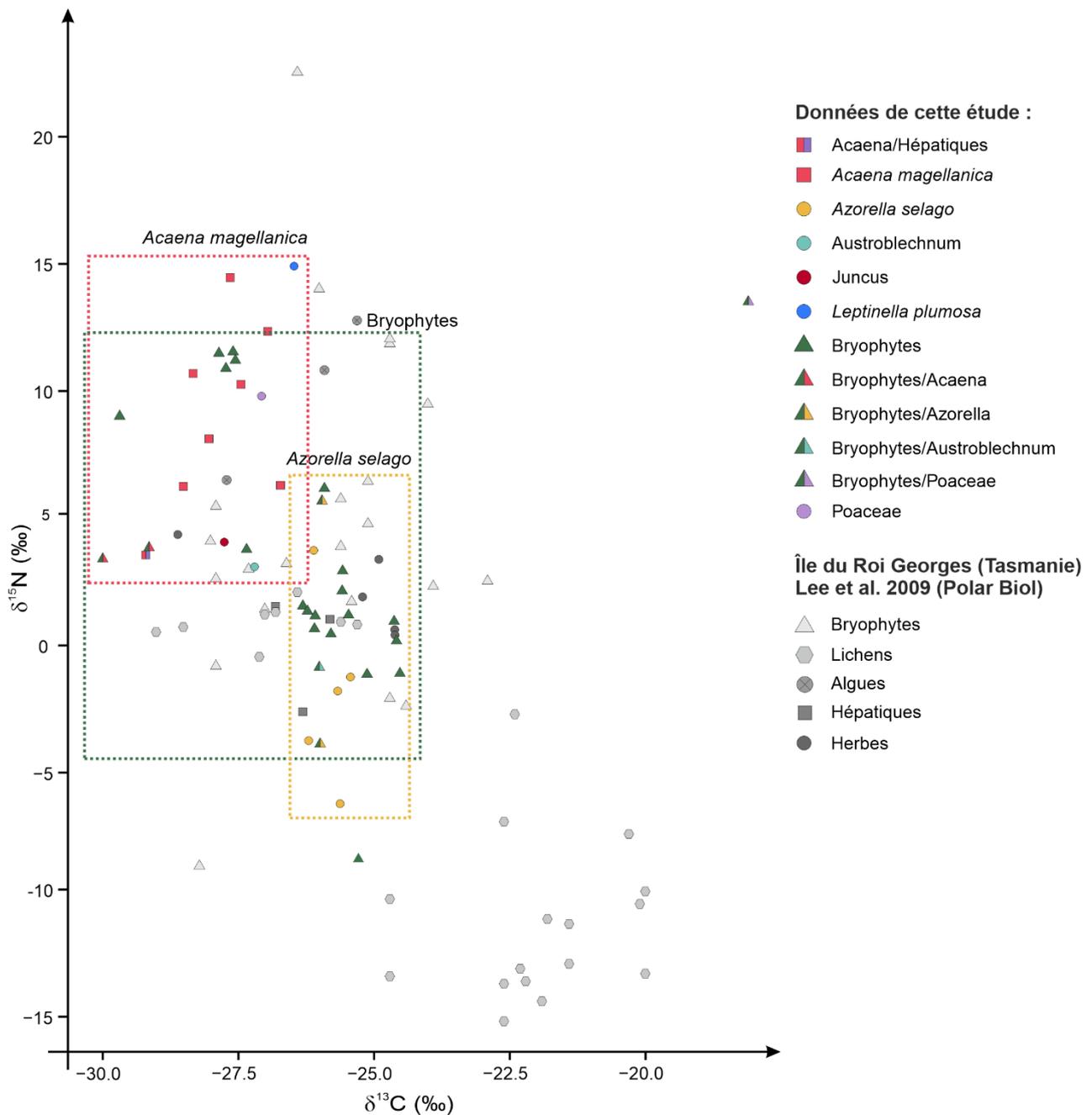


Figure 3.10 - Signatures isotopiques  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  de la végétation dominante des échantillons analysés. Les encadrés en pointillés correspondent aux bornes isotopiques de cette étude ; en rose pour *Acaena magellanica*, en vert pour les bryophytes et en jaune pour *Azorella selago*. Les données isotopiques de Lee et al. (2009) provenant de la végétation de l'île du roi Georges sont représentées en nuances de gris.

### 3.4. Analyses géochimiques élémentaires

Les résultats des analyses géochimiques ont été replacés dans un diagramme A-CN-K avec  $A = \text{Al}_2\text{O}_3$ ,  $\text{CN} = \text{CaO}^* + \text{Na}_2\text{O}$  et  $K = \text{K}_2\text{O}$ . Il permet de situer les échantillons en fonction de leur composition chimique. L'index d'altération CIA, qui permet d'évaluer l'intensité de l'altération, a été calculé comme suit  $\text{Al}_2\text{O}_3 / (\text{Al}_2\text{O}_3 + \text{CaO}^* + \text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}) \times 100$  et les principaux minéraux argileux ont été replacés dans le diagramme (Nesbitt et Young, 1982 ; Nesbitt, 1984).

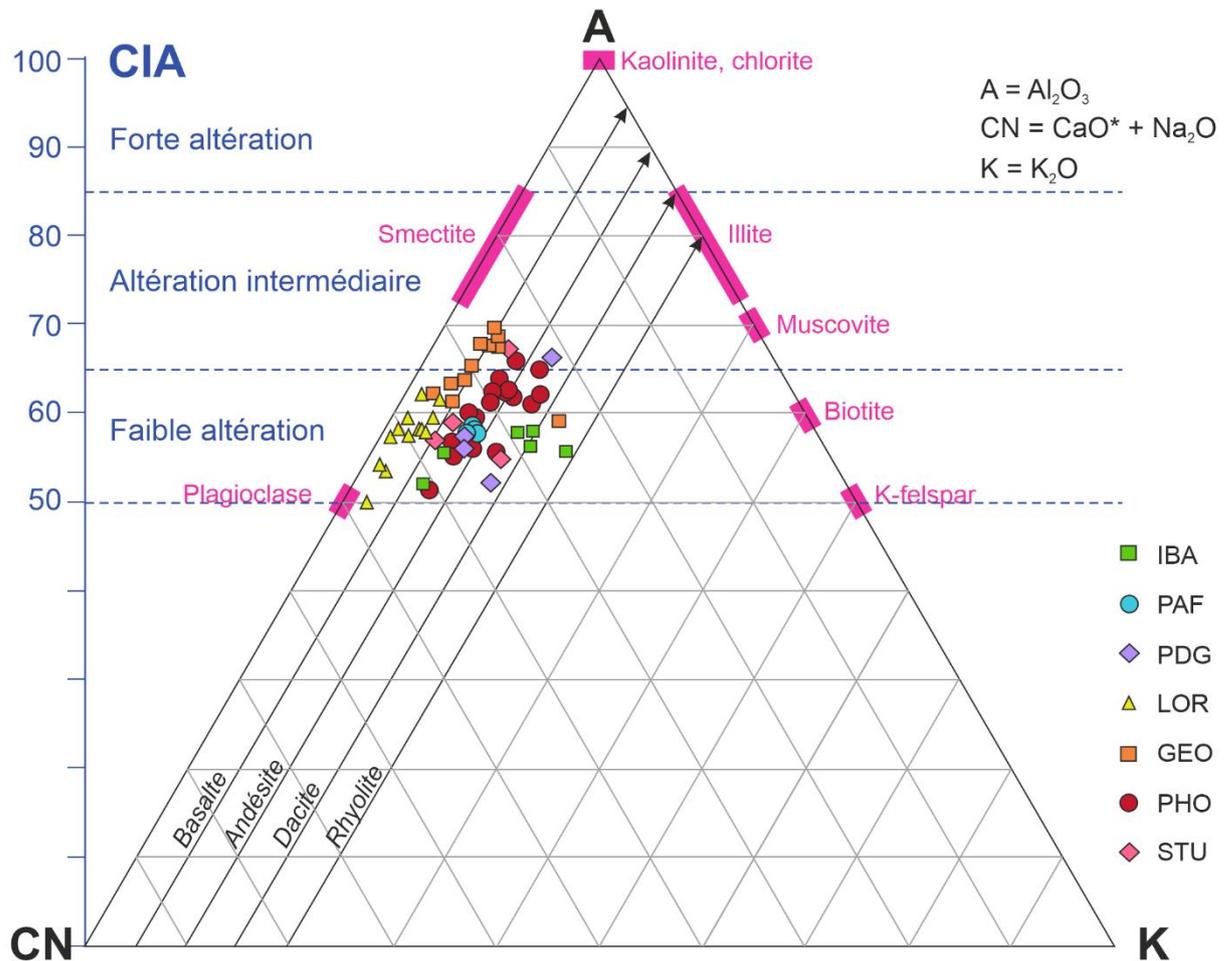


Figure 3.11 - Diagramme A-CN-K et CIA (Chemical Index of Alteration) des échantillons de l'archipel de Kerguelen

A la différence de l'analyse minéralogique, les analyses géochimiques des éléments majeurs des échantillons analysés révèlent un contrôle important de la nature pétrographique des roches selon la zone échantillonnée (Figure 3.11). Les résultats confirment la nature basaltique dominante de la fraction terrigène des échantillons prélevés au niveau de la péninsule Loranchet et de la presqu'île de la Société de Géographie. Le diagramme met également en évidence des compositions chimiques de plus en plus différenciées depuis les zones de la vallée Phonolite et Port-aux-Français vers les zones Prince-de-Galles et Isthme Bas (Figure 3.11).

De plus, le diagramme suggère l'existence de différentes phases d'altération surimposées aux caractéristiques pétrologiques (Figure 3.11). De façon générale, les échantillons provenant d'une même zone géographiques présentent des degrés d'altération différents. Cela montre l'importance d'observer plus précisément le type d'environnement et la topographie pour préciser ces variations locales. Les échantillons de la presqu'île de la Société de Géographie sont caractérisés par une phase d'altération plus avancée (altération intermédiaire) que ceux de la péninsule du Loranchet. La majeure partie des échantillons se situe dans les zones d'altération faible à intermédiaire. On remarque que les échantillons d'Isthme bas, de Val Studer et de Port-aux-Français, bien que reflétant des lignées pétrographiques différentes, montrent un même degré d'altération, ce qui coïncide avec la

localisation géographique assez proche de ces zones, tandis que les échantillons de la vallée Phonolite qui présentent une plus grande variabilité du degré d'altération sont situés plus au Sud.

### 3.5. Analyses minéralogiques

#### 3.5.1. Minéralogie des sols et des formations superficielles.

Les 17 observations détaillées de frottis ont montré que les minéraux présents étaient automorphes, anguleux et parfois émoussés. Leur taille varie de 5µm à 50µm. Des comptages réalisés au microscope ont permis d'observer des feldspaths en abondance dans tous les échantillons, associés avec des pyroxènes, de l'olivine et parfois du quartz (Tableau 3.1). Les assemblages minéralogiques observés sont généralement cohérents avec un environnement de type basaltique. En revanche, on retrouve également la présence importante de matière organique, rappelant que l'on se trouve dans des sols et non dans du sédiment.

Tableau 3.1 - Comptages des minéraux réalisés sur 17 frottis d'échantillons de sols sur l'archipel de Kerguelen

Localisation	Échantillon	Feldspaths	Pyroxènes	Minéraux bruns Q	Minéraux bruns Px	Olivine	Quartz
Isthme bas	Ker19_IBA_011	13	0	0	0	0	0
Isthme bas	Ker19_IBA_014	37	0	0	1	0	0
Port-aux-Français	Ker19_PAF_019	20	0	0	0	0	0
Prince de Galles	Ker19_PDG_062	28	0	1	0	0	0
Loranchet	Ker19_LOR_122	36	0	1	0	0	0
Loranchet	Ker19_LOR_127	23	1	7	0	0	0
Loranchet	Ker19_LOR_140	33	2	16	0	0	0
Loranchet	Ker19_LOR_161	2	0	0	0	0	1
Loranchet	Ker19_LOR_164	72	0	1	0	0	0
Loranchet	Ker19_LOR_180	14	0	1	0	0	0
Phonolite	Ker19_PHO_195	29	2	2	1	0	0
Phonolite	Ker19_PHO_212	17	1	2	0	2	0
Val Studer	Ker19_STU_224	27	0	0	1	0	0
Val Studer	Ker19_STU_226	17	0	6	1	0	0
Val Studer	Ker19_STU_230	88	0	16	0	0	0
Val Studer	Ker19_STU_234	18	0	0	0	0	0

#### 3.5.2. Minéralogie de roches du substratum

Des analyses optiques ont été réalisées à partir de lames minces de 15 échantillons de roches sur les 26 prélevés durant la campagne de 2019-2020 (Figure 3.12). Les différentes descriptions sont détaillées dans le Tableau 3.2. La description macroscopique a été faite pour l'ensemble des échantillons. Douze échantillons ont été observés au microscope et certaines analyses ont également été réalisées au MEB.

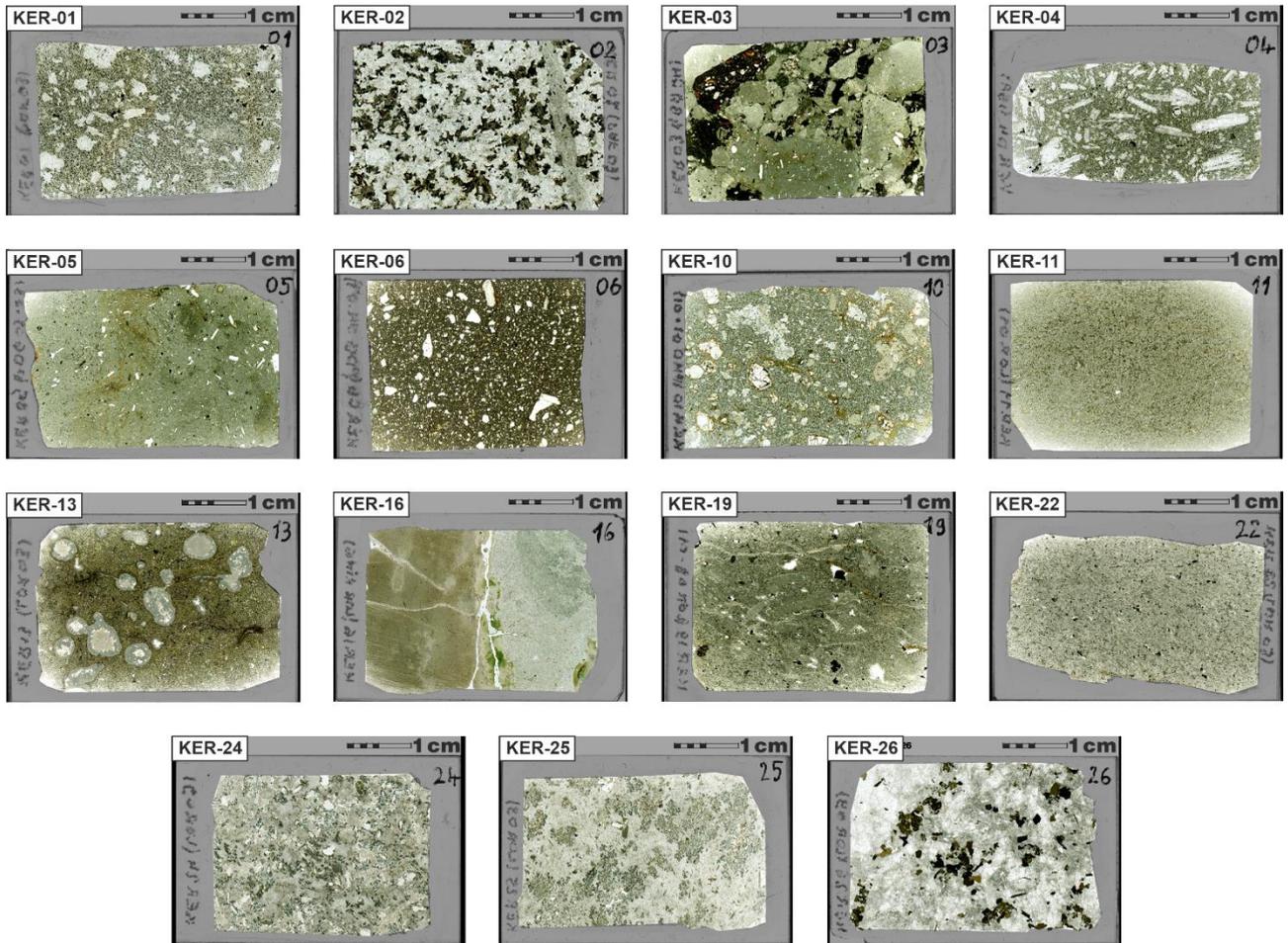


Figure 3.12 - Photographies des différentes lames minces étudiées. Le descriptif de chaque échantillon se trouve dans le tableau 2.

Les roches ont des textures différentes, de microlithique à grenue et microgrenue (Tableau 3.2). Les minéraux sont donc visibles dans certaines roches à l'œil nu. Pour les autres, il faut les observer au microscope. La couleur est basée sur l'échelle de pourcentages de minéraux noirs, allant de couleur blanchâtre (hololeucocrate) à noirâtre (holomélanocrate). Les principaux minéraux présents sont des feldspaths potassiques et plagioclases, ainsi que des pyroxènes, qui sont caractéristiques des basaltes.

Tableau 3.2 - Tableau récapitulatif des analyses macroscopiques et microscopiques réalisées sur les lames minces des différents échantillons

Échantillon	Informations générales			Analyses effectuées			Analyses macroscopiques		
	ID	Localisation	X Y	Macroscopique	Microscopique	MEB	Texture	Couleur	Homogénéité/Hétérogénéité
KER-01	PAF	Plateau de Géophy	70,2266 -49,3466	Oui	Oui	Oui	Microolithique	Mélanocrate	Millimétrique et porphyrique (plagioclase)
KER-02	PAF	Plateau de Géophy	70,2266 -49,3466	Oui	Oui	Oui	Gréneau à microgrenue	Mésocrate, mélanocrate	2 couleurs et 2 types d'éclats
KER-03	IBA	Isthme bas Sud	70,2883 -49,4170	Oui	Oui	Oui	Microolithique	Mésocrate, verdâtre	Très hétérogène, inclusion de 2 matrices ? Enclaves gabbroïques et basaltiques
KER-04	IBA	Isthme bas Sud	70,2877 -49,4173	Oui	Oui	Oui	Microolithique	Mélanocrate	Plagioclases porphyriques
KER-05	PDG	Vallée de la roche phonolite	70,3793 -49,4389	Oui	Oui	Oui	Microolithique	Mésocrate, verdâtre	Homogène
KER-06	PDG	Pointe Suzanne	70,4385 -49,4396	Oui	Oui	Oui	Microolithique à porphyrique	Holomélanocrate	Homogène en générale avec zones à olivines
KER-10	PHO	Tête d'Homme	70,1299 -49,6107	Oui	Oui	Oui	Microolithique	Mésocrate	Cristaux porphyriques
KER-11	LOR	Val du Retour	68,9965 -49,0467	Oui	Oui	Oui	Microolithique	Mésocrate	Homogène
KER-16	LOR	Lac Ring	68,9488 -49,1101	Oui	Oui	Oui	Microolithique	Leuocrate, verdâtre	Fond de roche sombre avec bulles blanchâtres
KER-19	GEO	Port Cenis	69,1246 -49,0163	Oui	Oui	Oui	Microolithique à porphyrique	Leuocrate	Homogène, semble composé de 2 phases
KER-22	GEO	Vallée du glacier Flusin	69,0645 -49,0796	Oui	Oui	Oui	Microolithique	Mésocrate	Hétérogène avec minéraux inégalement répartis
KER-24	GEO	Vallée du glacier Flusin	69,0645 -49,0796	Oui	Oui	Oui	Gréneau à microgrenue	Mésocrate	Homogène
KER-25	GEO	Vallée du glacier Flusin	69,0645 -49,0796	Oui	Oui	Oui	Gréneau à microgrenue	Mésocrate	Hétérogène
KER-26	GEO	Vallée du glacier Flusin	69,0645 -49,0796	Oui	Oui	Oui	Gréneau à microgrenue	Leuocrate	Fond homogène avec minéraux inégalement répartis

Échantillon	Analyses microscopiques									
	Olivine	Clinopyroxène	Orthopyroxène	Amphibole	Biotite	Quartz	K-feldspath	Plagioclase	Autres observations	Remarques
KER-01	Oui							Oui	Oxydes de fer	Fond de roche
KER-02		Oui	Oui	Oui	Oui		Oui		Iléminite, apatite	Verre volcanique
KER-03	Oui						Oui	Oui	Iléminite, zéolite(?), titane, potassium dans le verre	Verre volcanique et texture microgrenue
KER-04		Oui	Oui				Oui	Oui	Vacuole de calcite et chlorite	Verre volcanique riche en plagioclase
KER-05			Oui				Oui	Oui	Hornblende en agrégats, oxydes de fer et opaques	Verre volcanique
KER-06	Oui						Oui	Oui	Spinelles, fluor, apatite, zéolite, iléminite	Verre volcanique
KER-10	Oui						Oui	Oui	Minéraux opaques, olivines altérées	Verre volcanique riche en plagioclase
KER-11			Oui				Oui	Oui	Hématite et minéral fibro-radié inconnu (brûlé au Raman)	
KER-13										
KER-16						Oui			Calcite entourée de quartz	
KER-19						Oui	Oui		Présence de minéraux opaques	Minéraux ferro-magnésiens
KER-22		Oui				Oui	Oui		Riébeckite, aegirine, oxydes de fer	Fibreux, microolithique
KER-24		Oui				Oui	Oui		Glaucanite	
KER-25						Oui	Oui	Oui	Apatite	
KER-26						Oui	Oui			

### 3.5.3. Minéralogie des argiles

Les analyses révèlent l'absence de phases cristallines identifiables dans 68 échantillons. Dans les 90 autres échantillons, les phases cristallines identifiables (dont les feldspaths alcalins et plagioclases) sont plus ou moins abondantes. Les résultats indiquent que les échantillons de sols possèdent une fraction minérale faible au sein d'une matrice amorphe. Enfin la fraction minéralogique des argiles est plus ou moins abondante au sein de la matrice, et plus ou moins bien cristallisée. On remarque que les échantillons de sol sont plus riches en minéraux argileux dans la zone Nord-Ouest. On note que la fraction minéralogique argileuse est plus abondante dans les échantillons provenant de la péninsule du Loranchet et de la presqu'île de Géographie tandis que les minéraux de type feldspaths y sont peu abondants. A l'inverse, la fraction  $<2\mu\text{m}$  est riche en feldspaths et appauvrie en minéraux argileux dans les zones d'Isthme Bas, Prince de Galles et Port-aux-Français (Figure 3.13). Les cortèges minéralogiques des fractions  $<2\mu\text{m}$  des zones Phonolite et Val Studer sont composés de nombreux feldspaths associés à des proportions variables de minéraux argileux.

Les diffractogrammes ont révélé la présence de nombreux types de minéraux argileux, dont différents types d'interstratifiés. On note la présence d'illite, de chlorite, de vermiculite et de smectite <sup>1</sup>(R0), associées à plusieurs interstratifiés 14-14, non gonflants comme les interstratifiés 14V-14C <sup>2</sup>vermiculite-chlorite ou gonflants comme les interstratifiés 14S-14C smectite-chlorite. La composition des assemblages argileux est très variée et très contrastée non seulement à l'échelle de l'archipel mais également à l'échelle locale. La grande diversité des minéraux argileux indique non seulement une variabilité de la nature pétrographique du substrat, mais révèle également des mécanismes et des processus liés à une probable pédogenèse et au contexte hydrothermal.

---

<sup>1</sup> La smectite regroupe ici les minéraux interstratifiés illite-smectite de type R0 ainsi que les minéraux interstratifiés smectite-vermiculite, car ils ont été quantifiés de manière non distincte.

<sup>2</sup> Compte-tenu de la complexité des assemblages argileux, la vermiculite n'a pas été quantifiée individuellement.

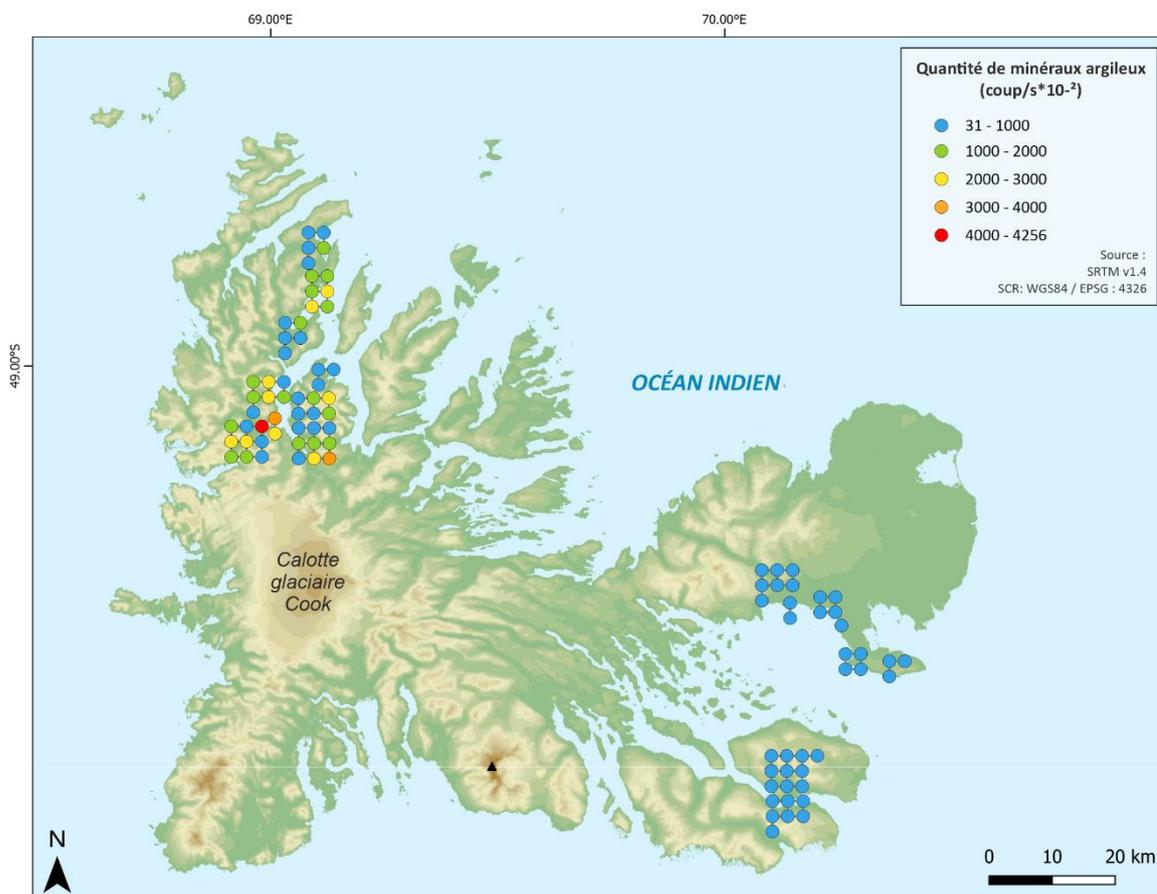


Figure 3.13 - Quantité de minéraux argileux présents dans les échantillons de l'archipel de Kerguelen. La couleur est fonction de cette quantité.

En moyenne, sur l'ensemble des échantillons analysés, la smectite ( $38\% \pm 23$ ) est le minéral le plus abondant, mais également celui qui présente la plus grande variabilité, représentant entre 0 et 93% de la fraction argileuse. La smectite est le composant principal de la fraction argileuse dans la péninsule du Loranchet (50%), au niveau de Val Studer (45%) et de la vallée Phonolite (40%) (Tableau 3.3).

Les minéraux interstratifiés sont abondants dans la plupart des échantillons. On note la présence d'interstratifiés gonflants smectite-chlorite ( $23\% \pm 16$ - 14S-14C) et d'interstratifiés vermiculite-chlorite ( $24\% \pm 22$  - 14V-14C) non gonflants. Ils montrent également une grande variabilité, entre 0 et 80-89% respectivement. La péninsule du Loranchet et la presqu'île de Géographie sont caractérisés par la présence significative d'IS 14S-14C (26 et 27% respectivement). Les interstratifiés 14V-14C dominent les cortèges argileux des zones Portaux-Français (71%), Isthme Bas (50%) et Prince de Galles (48%).

La chlorite représente en moyenne  $13\% \pm 16$  du cortège argileux, tandis que l'illite est rare ( $4\% \pm 7$ ). La chlorite domine néanmoins (34%) les assemblages argileux des échantillons de la presqu'île de Géographie (Figure 3.14). L'illite est sensiblement plus abondante en moyenne (15%) dans la zone Prince de Galles.

Tableau 3.3 - Proportions de minéraux argileux (illite, chlorite, IS 14V-14+vermiculite, IS 14S-14C et smectite + IS 14S+14V) pour chaque secteur échantillonné. Les résultats sont présentés en pourcentages

Localisation	Illite (%)	Chlorite (%)	IS 14V-14C (+vermiculite) (%)	IS 14S-14C (%)	Smectite (+IS 14S-14V) (%)
IBA (n=1)	0	18	50	0	32
PAF (n=4)	2±2	11±2	71±9	8±9	9±1
PDG (n=7)	15±16	13±10	48±40	9±11	15±12
LOR (n=34)	0±1	8±8	16±10	26±13	50±15
GEO (n=18)	7±8	34±22	19±14	27±17	13±11
PHO (n=17)	4±3	8±3	28±20	20±12	40±23
STU (n=9)	3±3	5±4	16±14	31±24	45±2
<b>Moyenne (n=90)</b>	<b>4±7</b>	<b>13±16</b>	<b>24±22</b>	<b>23±16</b>	<b>35±23</b>

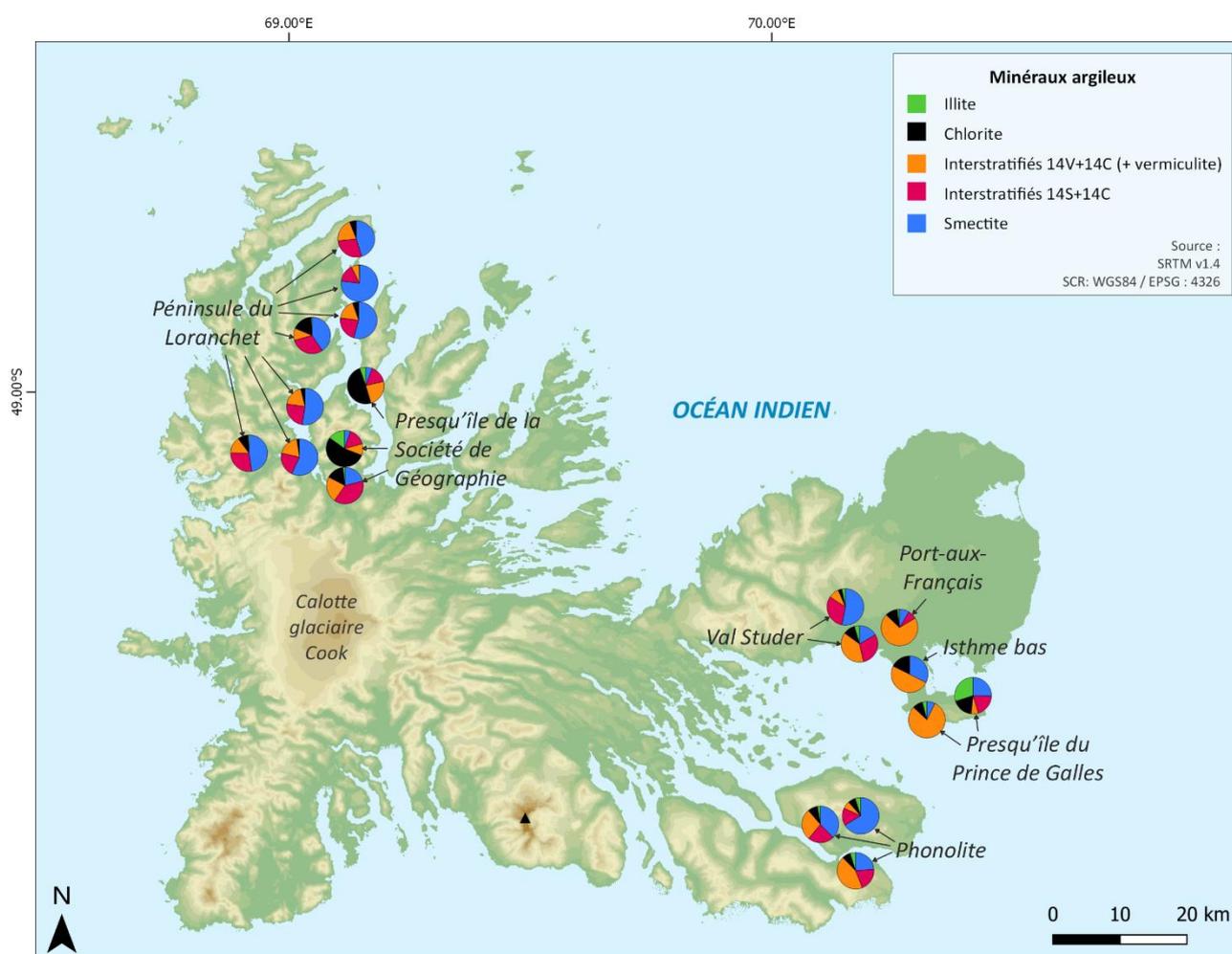


Figure 3.14 - Localisation des différents pourcentages de minéraux argileux sur chaque site analysé de l'archipel de Kerguelen

De façon globale, les minéraux gonflants - interstratifiés 14S-14C et smectite- sont présents en proportion plus importante à l'Est de l'archipel, tandis que les interstratifiés 14C-14V sont plus abondants à l'Ouest (Figure 3.14).

Les analyses statistiques du test Kruskal-Wallis confirment les grandes tendances : des différences significatives de quantité de minéraux argileux sont observables entre les grands

sites, notamment entre la presqu'île de la Société de Géographie et les autres sites. Seul le groupe d'interstratifiés smectite-chlorite ne semble pas montrer de différences significatives entre les sites (Figure 3.15).

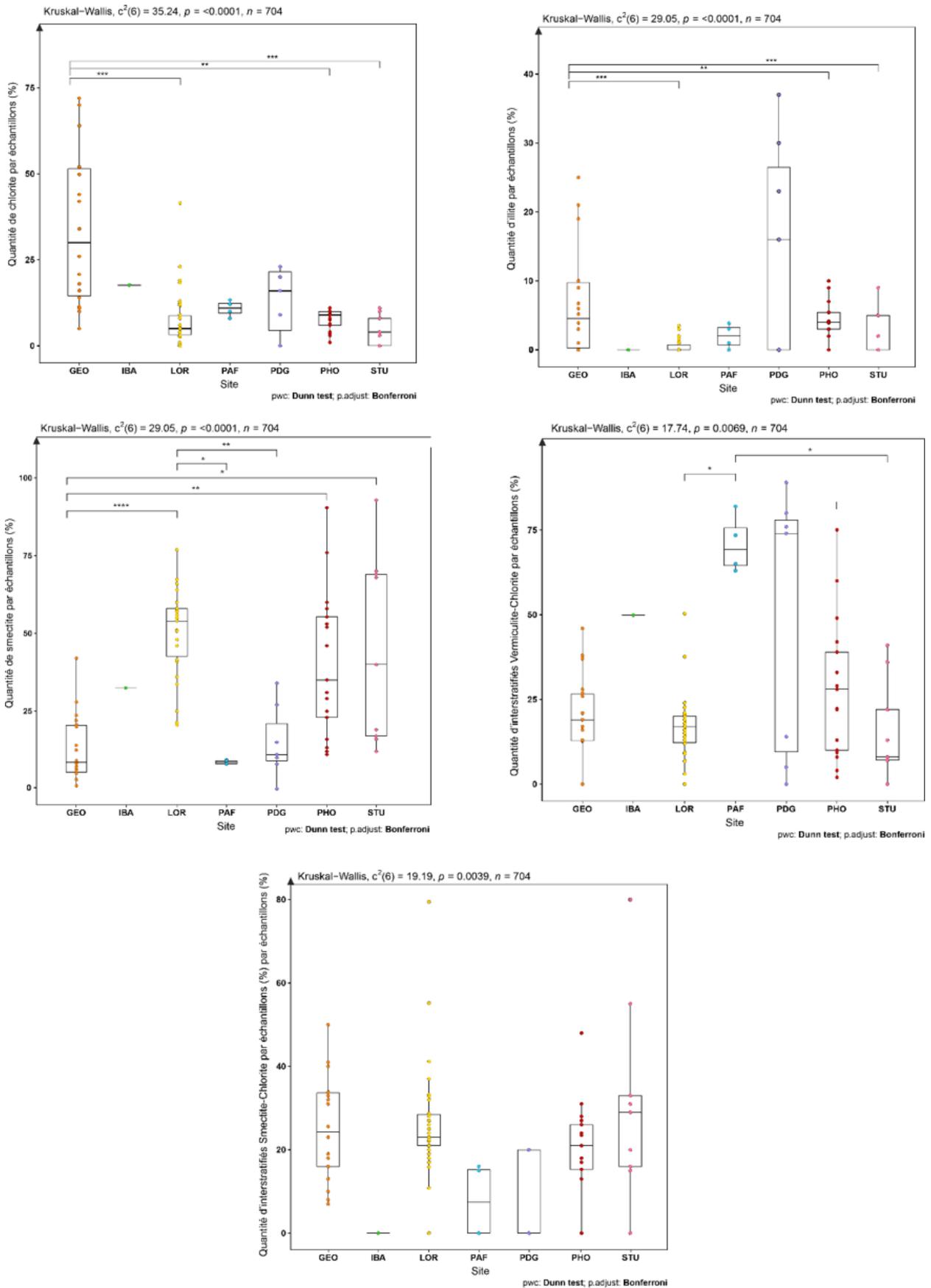


Figure 3.15 - Représentation graphique du test de Kruskal-Wallis des différents groupes de minéraux argileux en fonction du site d'échantillonnage

Les résultats des analyses statistiques révèlent notamment que les zones situées à l'Ouest, la péninsule du Loranchet et la presqu'île de la Société de Géographie, montrent des différences significatives en termes de proportions de minéraux argileux avec les zones situées à l'Est de l'archipel. Les représentations cartographiques des différents échantillons montrent des variations intra-sites significatives (Figure 3.16) :

- ✦ Sur la péninsule du Loranchet, la proportion de smectite est plus importante. Cependant, certains échantillons montrent une proportion importante d'interstratifiés 14V-14C (38% pour LOR-099) et 14S-14C (55% pour LOR-108) ou encore de chlorite (42% pour LOR 157).
- ✦ Dans les échantillons de la presqu'île de la Société de Géographie, deux zones se distinguent : les échantillons de Port-Cenis (GEO-165) et de la vallée du Glacier du Flusin (GEO-179) qui sont principalement composés de chlorite, alors que les échantillons de la zone de la vallée du Glacier de l'Alouette (GEO-184) est majoritairement composée d'interstratifiés 14S-14C.
- ✦ Dans le Val Studer, la part de smectite est importante à la sortie du Val (STU-226, STU-222, STU-220), tandis qu'à l'embouchure de la rivière du Sud (STU-236), ce sont les interstratifiés 14V-14C qui sont plus abondants.
- ✦ Dans la Vallée Phonolite, la proportion de smectite est plus importante au niveau de la rivière de l'éléphant, avec une nette dominance dans le lit de la rivière (PHO-200). De l'autre côté de la vallée, dans les échantillons de la Tête d'Homme, ce sont les interstratifiés 14V-14C et la smectite qui sont majoritaires en quantité presque égale (PHO-191). Sur le halage des naufragés, les minéraux les plus présents sont les interstratifiés vermiculite-chlorite.
- ✦ A l'Ouest de la presqu'île du Prince de Galles, au niveau de Pointe Guite, ce sont les interstratifiés vermiculite-chlorite qui sont majoritaires (PDG-057, PDG-058, PDG-060, PDG-061). A l'Est, sur le plateau de la Vallée de la roche Phonolite, c'est l'illite qui est la plus abondante (PDG-074, PDG-076).
- ✦ A Port-aux-Français, sur le plateau de Géophy et au niveau du terrain de rugby sur l'Isthme bas, ce sont les minéraux interstratifiés 14V-14C qui sont principalement présents (IBA-014, PAF-037-038-040-041).

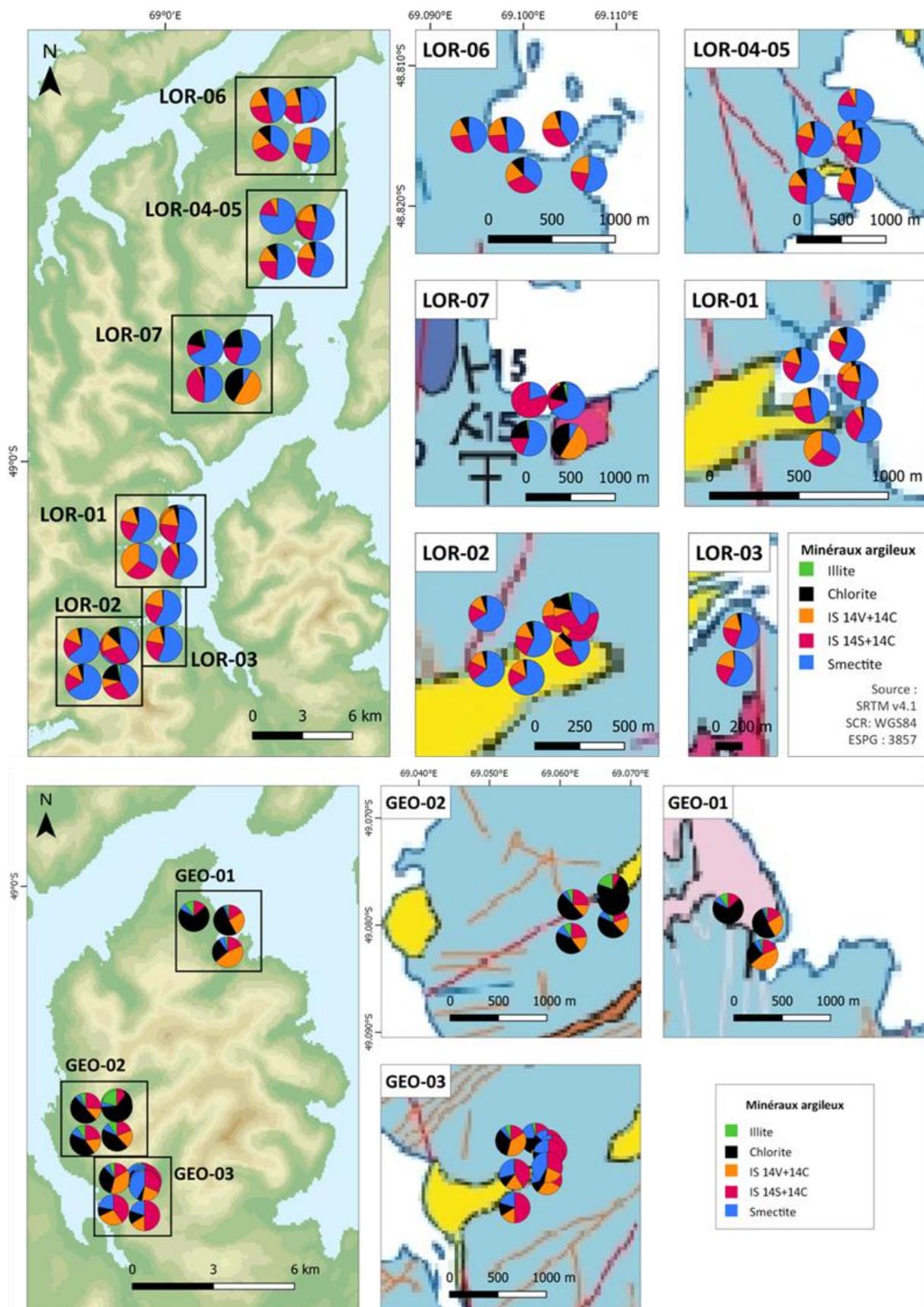
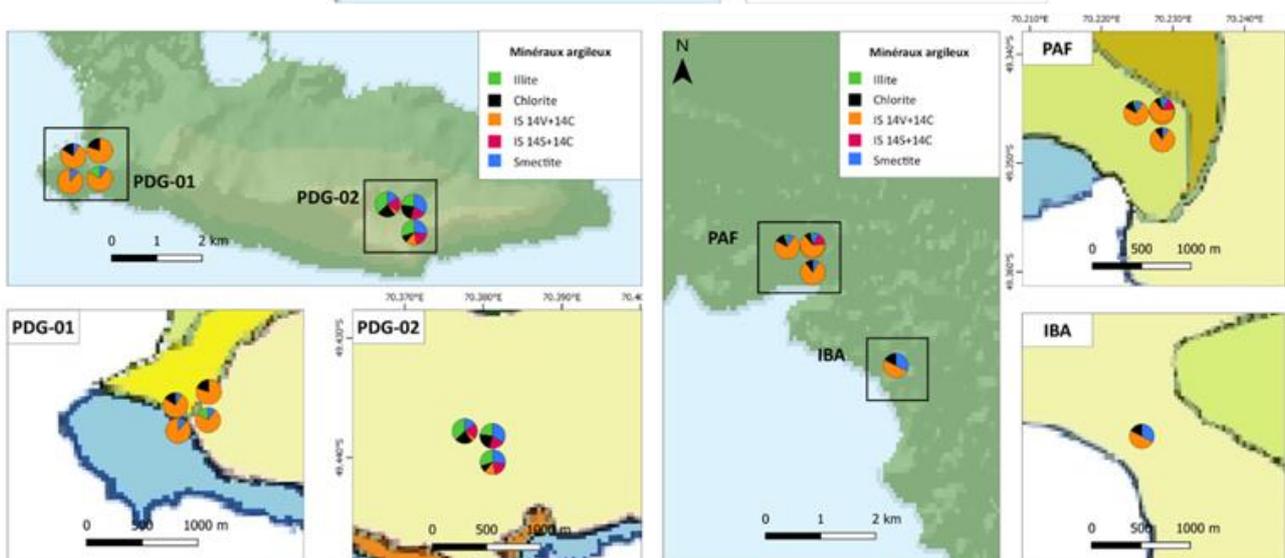
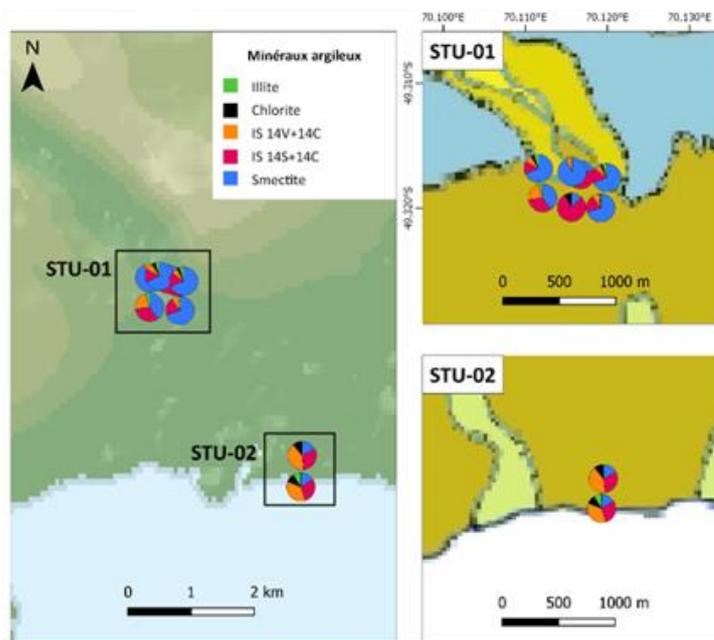
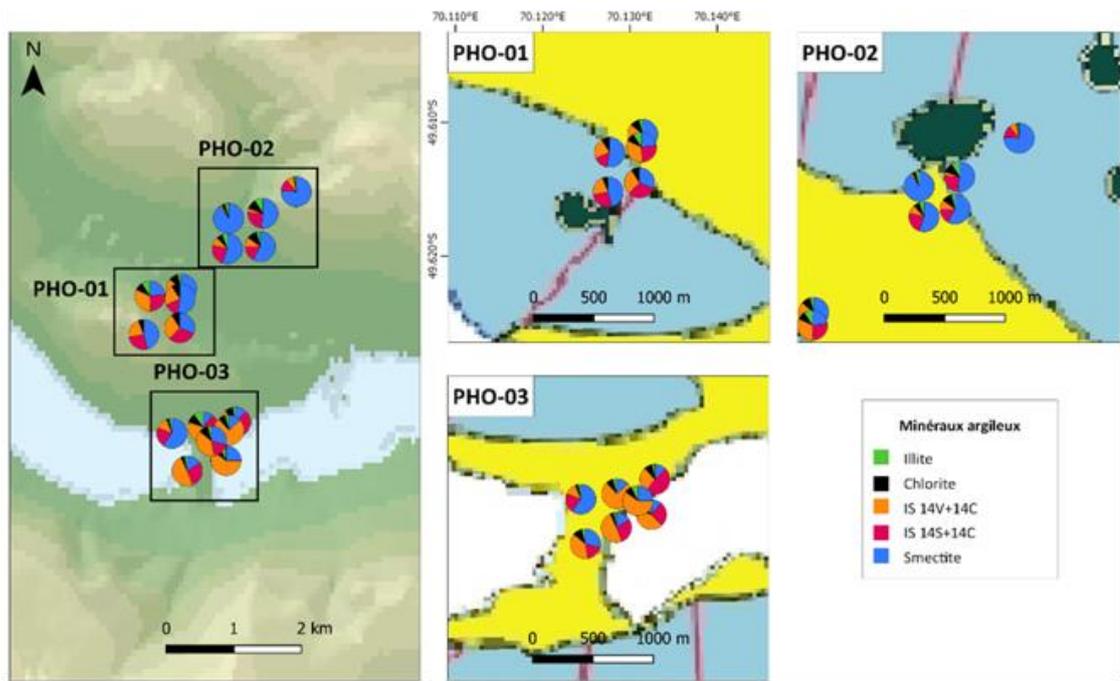


Figure 3.16 - Représentations cartographiques des proportions de minéraux argileux sur l'archipel de Kerguelen en fonction de la localisation des échantillons. La localisation générale est illustrée sur le MNT de l'archipel Kerguelen, Les localisations des minéraux argileux de chaque secteurs ont été représentées sur le fond géologique de l'archipel de Kerguelen (Cf. Carte géologique Chapitre 1).



Des différences significatives ont été mises en évidence en fonction des différents types de zones de prélèvements (Figure 3.17). Les échantillons prélevés en bord de mer, sur les plateaux surélevés, dans les vallées reculées ont des proportions de minéraux significativement différentes.

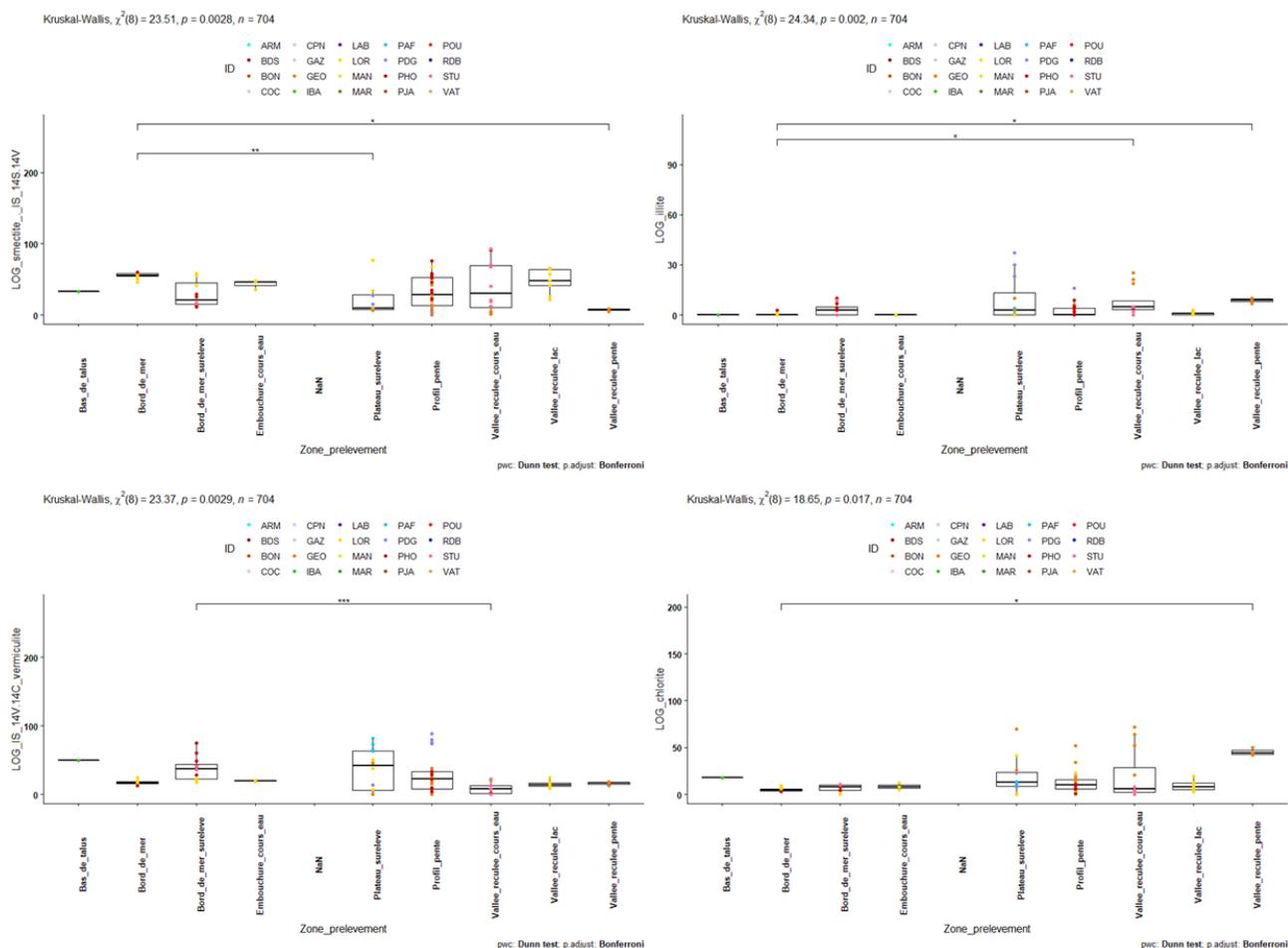


Figure 3.17 - Représentations graphiques des tests statistiques de la proportion des différents minéraux argileux en fonction du type de zone de prélèvement

## 4. Discussions

### 4.1. Caractérisation de la fraction organique

Le rapport C/N est utilisé afin d'évaluer la capacité de décomposition des sols en termes de minéralisation/immobilisation (Figure 3.9). Elle peut impacter non seulement la biodiversité, mais également l'altération des phases minérales. Lorsqu'il est inférieur à 15, la vitesse de décomposition est accélérée. Lorsque le rapport se trouve entre 15 et 20, le besoin en azote est suffisant pour la décomposition de la matière organique. Enfin, lorsque le rapport est supérieur à 20, il n'y a pas assez d'azote pour espérer la bonne décomposition de la matière. Les teneurs en Azote peuvent également dépendre des apports externes, notamment par la présence de colonies d'oiseaux marins comme les manchots royaux (Lee et al., 2009). Les différents sites analysés ici ont été prélevés loin des grandes colonies (e.g. Plage de Ratmanoff),

ce qui limite la contamination. Les variations du ratio C/N observées sur l'archipel suggèrent ainsi que les sols sont plus facilement dégradables à l'Est tandis que les valeurs observées au Nord-Ouest indiquent des sols en équilibre. Quelques valeurs du ratio C/N très élevées observées au niveau de Val Travers et de Bontemps au centre de l'archipel, au nord-ouest sur la péninsule du Loranchet et ainsi qu'à Val Studer indiquent que les sols de ces zones seront difficilement dégradables.

Les analyses isotopiques réalisées sur les bryophytes ont révélé de grandes fenêtres de valeurs pour le  $\delta^{13}\text{C}$  (-29,7 à -18,1‰) et le  $\delta^{15}\text{N}$  (-8,4‰ à 13,6‰). Ces valeurs coïncident avec les données isotopiques des bryophytes de l'île du Prince Georges, en Tasmanie (Lee et al., 2009). De plus, ces résultats sont en accord avec une étude menée sur la composition isotopique des plantes de l'Antarctique (Galimov, 2000) qui indique que les variations isotopiques  $\delta^{13}\text{C}$  sont notamment dues aux caractères physiologiques et biochimiques de la plante. Une partie de la variabilité en  $\delta^{13}\text{C}$  est aussi attribuée à une utilisation contrastée de l'eau par les différentes espèces. Les bryophytes se développent davantage dans des environnements plus humides et abrités, tandis que les lichens évoluent dans conditions plus arides, rocheux et exposés (Kim et al., 2007; Lee et al., 2009). Les lichens, dont aucun échantillon n'a été analysé dans l'étude actuelle, présentent des valeurs isotopiques  $\delta^{13}\text{C}$  très enrichies et très appauvries en  $\delta^{15}\text{N}$ . Ces mêmes plantes présentent des valeurs différentes lorsqu'elles se trouvent dans la zone côtière ou bien à une altitude plus élevée à l'intérieur des terres (Lee et al., 2009).

## 4.2. Caractérisation de la fraction terrigène

Des variations de proportions de minéraux argileux dans la fraction  $<2\mu\text{m}$  sont visibles entre l'Ouest et l'Est de l'archipel. Plus précisément, des différences significatives sont observables entre la presqu'île de la Société de Géographie, la péninsule du Loranchet où la smectite est abondante et le reste de l'archipel où la smectite est moins abondante. Pour comprendre les différences observées, il est important de tenir compte des différents processus de formation des minéraux argileux : en effet, ils peuvent être détritiques, diagénétiques, pédogénétiques ou authigènes. La nature des minéraux argileux rencontrés dans les formations superficielles dépend alors de la nature pétrographique de la roche et des modifications métamorphiques le cas échéant lorsque les minéraux sont terrigènes (hérités), des conditions d'enfouissement dans le cas de la diagenèse, des paramètres environnementaux ayant présidé à la pédogenèse (pH, teneur en eau, présence de matière organique, etc.) mais aussi de la présence de cations dans l'environnement lors de l'altération chimique sous contrôle des paramètres environnementaux de l'hydrolyse (température, pH, etc.), la géomorphologie, la topographie, l'altitude, sans compter les interactions avec l'activité biologique au sens large (bactéries, bioturbation, etc.).

La smectite résulte de différents processus de formation. Dans le contexte de l'archipel de Kerguelen de nature largement basaltique, la smectite est un produit classique d'altération des roches volcaniques (Moyes et al., 1964, Chamley, 1989). Néanmoins, la smectite peut également être un produit de la pédogenèse dégradante des argiles primaires, notamment en climat froid et hydrolysant. Ces deux types de smectite se distinguent par leur chimie et par leur cristallinité.

Illite et chlorite sont des minéraux argileux dits « primaires », car ils sont le plus souvent hérités de l'altération physique des roches du substrat (Chamley, 1989)

### 4.3. Influence de la nature pétrographique du substrat

Sur l'archipel de Kerguelen, les roches sont essentiellement des basaltes, mais on note la présence régionale de phonolites, trachytes, syénites ou gabbros, susceptibles d'avoir exercé un contrôle majeur sur la nature minéralogique des argiles détritiques sus-jacentes. Dans ce contexte, la plupart des zones échantillonnées sont localisées sur/à proximité de basalte. Une partie des échantillons (GEO-165 à GEO-167 ; GEO-170 ; GEO-171 ; GEO-176 à GEO-181 ; GEO-183 à GEO-189) a été prélevée au niveau de la presqu'île de la Société de Géographie, où se situe un complexe volcano-plutonique, et quelques échantillons qui se trouvent à proximité de massifs de syénite (LOR-151 à LOR-154, LOR-157) et de phonolite (PHO-161 à PHO-194 ; PHO-197 ; PHO-200 à PHO-202 ; PHO-204 ; PHO-208), tandis qu'une autre partie des échantillons provient des sédiments quaternaires. Cependant, les analyses statistiques ne montrent pas de différences significatives en fonction de la géologie environnante (Figure 3.18).

La représentation cartographique des assemblages minéralogiques indique que la proportion de chlorite est bien plus importante sur la presqu'île de la Société de Géographie qu'ailleurs. Or la chlorite est un produit typique de l'érosion physique des roches acides. Ce qui est en accord avec la présence de syénites au niveau des massifs du sommet en amont des zones d'échantillonnages. Ces résultats valident tout de même qu'il y a un contrôle primaire de la composition de la fraction argileuse par la nature pétrographique des roches sous-jacentes. Afin d'affiner ces résultats et de confirmer l'importance du substrat géologique, un échantillonnage complémentaire des sédiments/sols sur d'autres types de roches présentes sur l'archipel est nécessaire.

### 4.4. Influence de l'érosion glaciaire et de l'altération chimique

Peu d'études minéralogiques ont été réalisées sur l'archipel. Une des rares études sur les minéraux argileux de l'archipel a montré la présence de smectites de type montmorillonite-beidellite et d'autres minéraux argileux, tels que des interstratifiés talc-saponite, ou bien des halloysites au niveau de Val Travers (Parra et al., 1990). Ces minéraux argileux spécifiques reflètent la particularité de la zone étudiée. En effet, des sources d'eau chaude se trouvent à proximité des prélèvements, dont la température peut atteindre jusqu'à 61 degrés en surface, et les minéraux analysés sont principalement des produits hydrothermaux.

Sur la péninsule Courbet, des analyses minéralogiques de produits d'érosion glaciaire montrent que les minéraux argileux sont principalement des smectites, associées à des goethites ou à des gels silicatés amorphes. Les phases détritiques sont interprétées comme étant issues d'une fragmentation intense des roches due à une dégradation contrôlée par les facteurs météorologiques : vents extrêmes et gels. A l'inverse, les transformations chimiques sont peu importantes et semblent exercer un faible contrôle sur l'altération et/ou la néoformation des minéraux argileux dans la partie Est de l'archipel (Caillère, 1959). Cette étude suggère que les minéraux argileux sont présents en très faible quantité sur l'archipel, ce qui confirme nos résultats, ce qui refléterait une érosion physique dominante associée une faible altération chimique du substrat volcanique. Néanmoins, bien que la fraction argileuse soit peu importante dans nos échantillons, la présence de nombreux types d'interstratifiés reflète des transformations minéralogiques importantes suggérant une altération chimique et/ou une pédogenèse du substrat. De plus, l'observation d'une corrélation négative entre l'abondance

des feldspaths et celles des phyllosilicates suggère un rôle important de l'altération des feldspaths, via des processus d'albitisation, dans la composition de l'assemblage argileux.

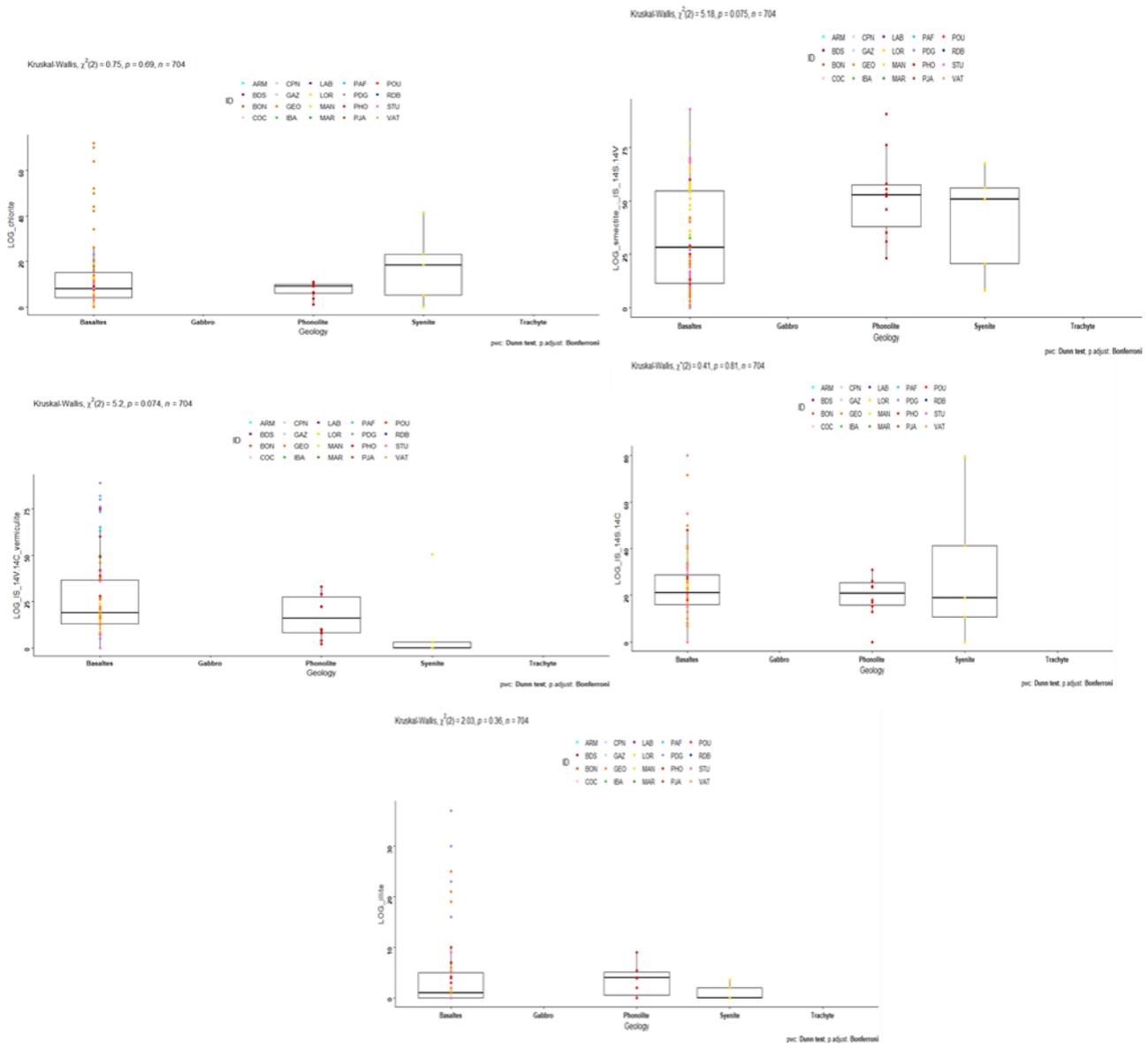


Figure 3.18 - Représentation graphique des différents minéraux argileux en fonction du substrat géologique par le test de Kruskal-Wallis

La proportion de verre volcanique et de phénocristaux, ainsi que la nature de ces phénocristaux dans les roches volcanique, va également être un facteur déterminant sur la nature minéralogique des argiles, en déterminant les différentes séquences d'altération chimique. En effet, le verre volcanique peut se transformer en gel silicaté amorphe sous l'effet de l'altération, qui pourra évoluer en minéraux de type smectitique, tandis que les feldspaths vont progressivement subir une albitisation et donner naissance à des minéraux interstratifiés de type chloritique et smectitique. La corrélation négative de l'évolution des proportions respectives des feldspaths et des minéraux argileux au sein de la fraction <2 $\mu$ m confirme cette hypothèse.

La topographie des zones de prélèvements est susceptible d'influencer la nature des minéraux argileux en modifiant localement les conditions d'hydrolyses : les zones de basse

altitude comme les plaines ou les zones en bord de mer sont favorables à la stagnation de l'eau tandis que le ruissellement sera favorisé dans les profils de pente. En croisant ces différentes données, on observe alors des différences dans la quantité de fraction argileuse par zones, mais également dans la composition des assemblages minéralogiques (Figure 3.19). On remarque que la smectite est un minéral majoritaire en bord de mer, dans les lacs et les cours d'eau des vallées reculées et également aux embouchures de cours d'eau et rivières. Ce résultat suggère que la formation de smectite semble être favorisée dans des conditions humides. Inversement, les interstratifiés Vermiculite-Chlorite semblent quant à eux se former majoritairement au niveau des plateaux d'altitude, ce qui est en accord avec une pédogenèse en conditions froides. Enfin, la chlorite est majoritaire sur les pentes des vallées reculées, mais ce résultat est probablement biaisé par la nature pétrographique des roches dans ces zones spécifiques. Les interstratifiés Smectite-Chlorite sont présents de façon régulière dans l'ensemble des zones, suggérant un très faible contrôle des conditions environnementales sur la formation de ces interstratifiés.

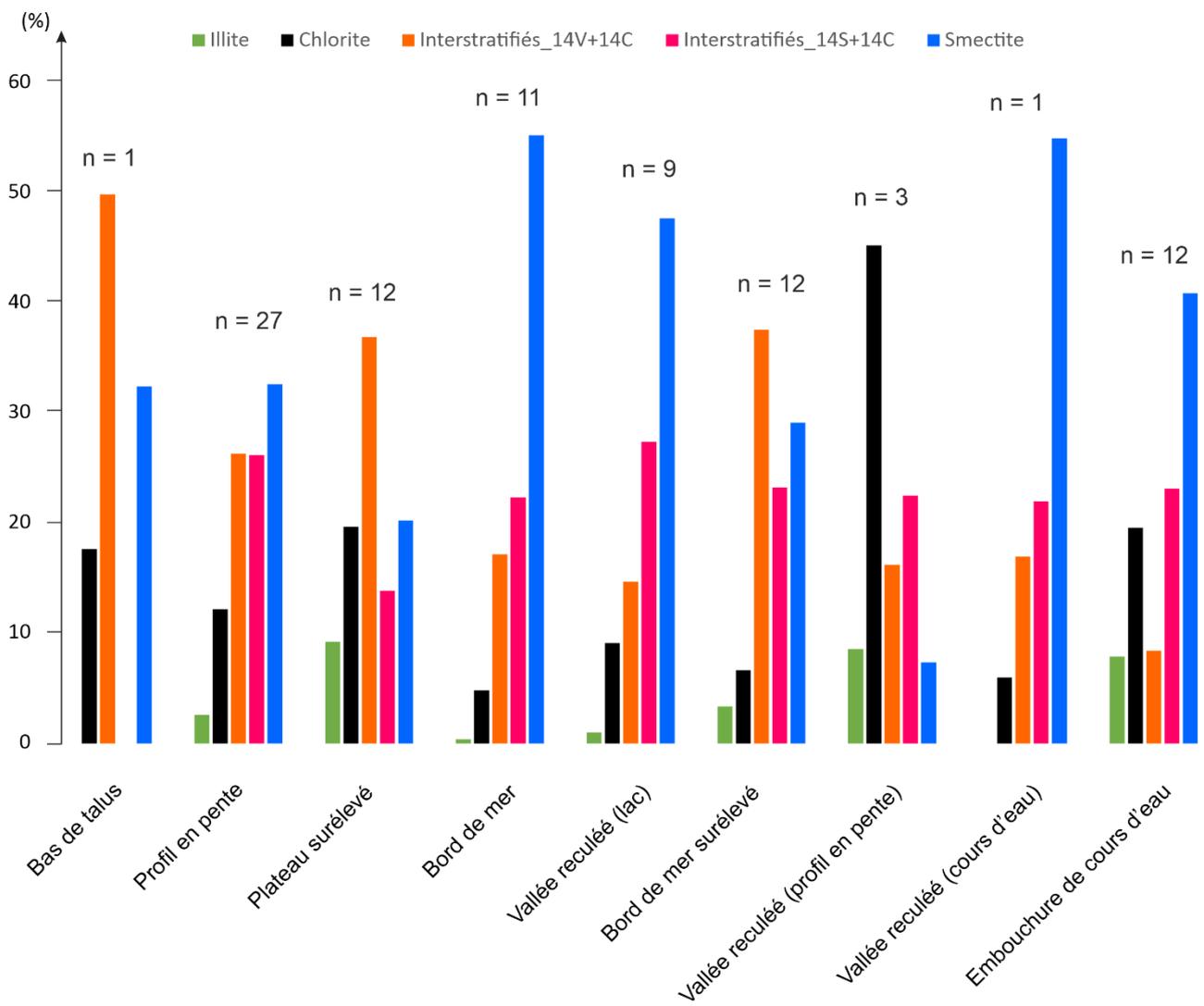


Figure 3.19 - Proportions de minéraux argileux dans les différentes zones de prélèvements

Les conditions climatiques contrastées sur l'archipel, notamment le taux de précipitations, sont susceptibles d'avoir une influence notable sur les conditions d'hydrolyse. Le taux de précipitations est 3 fois plus important à l'Ouest qu'à l'Est (Frenot et al., 2006), ce qui est en accord avec les différences minéralogiques observées à l'échelle régionale, notamment la prédominance de la smectite à l'Ouest de l'archipel et la présence de plusieurs types d'interstratifiés à l'Est. Des conditions plus favorables à l'hydrolyse caractériseraient alors l'Ouest de l'archipel, permettant la formation de smectite, tandis que des conditions moins hydrolysantes à l'Est aboutiraient à une transformation partielle des minéraux et à la formation de plusieurs types d'interstratifiés.

#### **4.5. Transfert terre-mer des particules terrigènes**

Dans les sédiments marins, ce sont les smectites qui sont majoritairement présentes sur le plateau des Kerguelen (Borchers et al., 2011). On pourrait s'attendre à trouver les mêmes assemblages argileux sur l'archipel de Kerguelen et sur le plateau de Kerguelen, avec un transport terre-mer des minéraux terrigènes depuis l'archipel par le ruissellement dû aux précipitations. Cependant, les sédiments marins présents sur le plateau sont composés d'assemblages riches en illite (Borchers et al., 2011) et smectite (Beny et al., 2018, Bout-Roumazielles et al., 2017). Ces différences s'expliquent par l'importance probable de l'halmyrolyse (altération sous-marine des basaltes) sur le plateau basaltique des Kerguelen, mais également en raison des très faibles apports détritiques depuis l'archipel des Kerguelen (peu de matériel à éroder et faibles apports des rivières à l'actuel) ainsi que par l'importance des apports terrigènes advectés par les masses d'eau profondes extrêmement puissantes dans la zone (ACC, pour Antarctic circumpolar current et WBUC Western Boundary Under Current). Le courant circum-polaire Antarctique (ACC) peut apporter du matériel depuis l'Afrique du Sud (via le courant de retour des aiguilles) et le courant profond de bord ouest (WBUC) permet de remonter du matériel depuis l'Antarctique.

### **5. Conclusions**

Les sols de l'archipel de Kerguelen présentent des caractéristiques géochimiques et minéralogiques contrastées, qui sont susceptibles d'exercer un contrôle majeur sur le compartiment vivant et sur la biodiversité.

Les résultats obtenus indiquent que teneurs en eau instantanées des sols sont essentiellement dépendantes du type d'environnement et de la topographie dans lesquels ont été prélevés les échantillons. Les teneurs en Carbone et en Azote montrent que les sols sont plus facilement dégradables à l'Est tandis qu'à l'Ouest, les sols sont à l'équilibre. La signature isotopique (C et N) des différents échantillons a permis de retracer la nature de la végétation environnante.

Les données minéralogiques et géochimiques confirment le rôle prépondérant de la nature pétrographique du substrat sur les caractéristiques minéralogiques et l'évolution des sols sus-jacents en termes d'érosion et d'altération. Les analyses statistiques révèlent également que les conditions d'hydrolyse (pluviométrie, topographie, ruissellement,...) impactent fortement les conditions d'altération, se surimposant ainsi au contexte pétrologique dominant, et contrôle de manière secondaire la composition minéralogique des sols.

La combinaison de l'ensemble de ces résultats indique qu'il existe des différences majeures entre l'Ouest et l'Est de l'archipel et que la composition des sols est multi-dépendante.

## 6. Remerciements

Les échantillons ont été réalisés grâce au soutien et à la logistique de l'Institut Polaire Français et aux membres du programme 1200 ENVIKER. Les analyses ont pu être financées grâce au projet EC2CO et au Campus de la Mer. Un grand merci à Marion Delattre, Sandra Ventalon, Romain Abraham pour leur aide technique et les différentes analyses réalisées, Monique Gentric pour son aide administrative, Viviane Bout-Roumazeilles et Eric Armynot du Châtelet pour le traitement des données.

## 7. Bibliographie

- Aubert de La Rue, E., 1932. La flore et la faune des îles Kerguelen 29–51.
- Beny, F., Toucanne, S., Skonieczny, C., Bayon, G., Ziegler, M., 2018. Geochemical provenance of sediments from the northern East China Sea document a gradual migration of the Asian Monsoon belt over the past 400,000 years. *Quaternary Science Reviews* 190, 161–175. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.04.032>
- Berthier, E., Le Bris, R., Mabileau, L., Testut, L., Rémy, F., 2009. Ice wastage on the Kerguelen Islands (49°S, 69°E) between 1963 and 2006. *J. Geophys. Res.* 114, F03005. <https://doi.org/10.1029/2008JF001192>
- Borchers, A., Voigt, I., Kuhn, G., Diekmann, B., 2011. Mineralogy of glaciomarine sediments from the Prydz Bay–Kerguelen region: relation to modern depositional environments. *Antarctic science* 23, 164–179. <https://doi.org/10.1017/S0954102010000830>
- Brindley, G.W., Brown, G., 1980. *Crystal Structures of Clay Minerals and Their X-ray Identification* : London, Mineral Society, p. 495.
- Caillère, S., 1959. Étude minéralogique de quelques matériaux glaciaires de l'archipel de Kerguelen. *bulmi* 82, 404. <https://doi.org/10.3406/bulmi.1959.5363>
- Carignan, J., Hild, P., Mevelle, G., Morel, J., Yeghicheyan, D., 2001. Routine Analyses of Trace Elements in Geological Samples using Flow Injection and Low Pressure On-Line Liquid Chromatography Coupled to ICP-MS: A Study of Geochemical Reference Materials BR, DR-N, UB-N, AN-G and GH. *Geostandards and Geoanalytical Research* 25, 187–198. <https://doi.org/10.1111/j.1751-908X.2001.tb00595.x>
- Chamley, H., 1989. *Clay mineralogy*, Springer. ed. Berlin, Germany.
- Coffin, M.F., 2002. Kerguelen Hotspot Magma Output since 130 Ma. *Journal of Petrology* 43, 1121–1137. <https://doi.org/10.1093/petrology/43.7.1121>
- Frenot, Y., Lebouvier, M., Gloaguen, J.-C., Hennion, F., Vernon, P., Chapuis, J.-L., 2006. Impact des changements climatiques et de la fréquentation humaine sur la biodiversité des îles subantarctiques françaises. *belgeo* 363–372. <https://doi.org/10.4000/belgeo.12097>

- Galimov, E.M., 2000. Carbon isotope composition of Antarctic plants. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 64, 1737–1739. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(99\)00328-2](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(99)00328-2)
- Giret, A., 1983. Le plutonisme océanique intraplaque. Exemple de l'Archipel Kerguelen. *Terres australes et antarctiques françaises*, Paris.
- Kim, J.H., Ahn, I.-Y., Lee, K.S., Chung, H., Choi, H.-G., 2007. Vegetation of Barton Peninsula in the neighbourhood of King Sejong Station (King George Island, maritime Antarctic). *Polar Biol* 30, 903–916. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0250-2>
- Lee, Y.I., Lim, H.S., Yoon, H.I., 2009. Carbon and nitrogen isotope composition of vegetation on King George Island, maritime Antarctic. *Polar Biol* 32, 1607–1615. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0659-5>
- Parra, M., Chapuy, B., Pons, J.-C., Latouche, C., 1990. Nature et origine des formations argileuses d'un environnement de source thermo-minérale aux îles Kerguelen (Océan Indien Austral). *Applied Clay Science* 203–216.
- Thiry, M., Carrillo, N., Franke, C., Martineau, N., 2013. Technique de préparation des minéraux argileux en vue de l'analyse par diffraction des Rayons X et introduction à l'interprétation des diagrammes 39.



# **Chapitre 4 : Diversité des amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen, mise à jour de la base de données et influence de l'environnement**

**Herlédan, M.<sup>1</sup>, Armynot du Chatelet, E. <sup>1</sup>, Bout-Roumazeilles, V. <sup>1</sup>, Delattre, M. <sup>1</sup>, Abraham, R. <sup>1</sup>, Ventalon, S. <sup>1</sup>**

**1.Univ. Lille, CNRS, Univ. Littoral Côte d'Opale, IRD, UMR 8187, LOG, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, F - 59 000 Lille, France**



# 1. Introduction

Les amibes à thèque sont bien présentes dans la zone subantarctique, notamment sur les îles proches de Kerguelen (*e.g.* Grospietsch, 1961; Smith, 1975; Smith and Headland, 1983; Vincke, 2006; Vincke et al., 2004; Whittle et al., 2019). La plus grande communauté d'amibes à thèque se trouve pour le moment sur l'île de la Possession à Crozet avec 85 espèces décrites (Sofie Vincke et al., 2004b).

L'archipel de Kerguelen, autrefois visité pour l'exploitation baleinière et phoquière, est aujourd'hui une zone très convoitée scientifiquement, notamment depuis l'installation de la base scientifique de Port-aux-Français en 1950. De nombreux programmes scientifiques, mis en place et soutenus par l'Institut Polaire Français, s'y déroulent. Les premières études portant sur les amibes à thèque de Kerguelen datent du début du XX<sup>ème</sup> siècle et relatent la présence de 8 espèces sur l'archipel (F. Richters, 1908; Richters, 1904; Vanhöffen, 1912). La dernière, bien plus conséquente, a étudié des échantillons prélevés pendant l'hiver austral 1972-1973 (Bonnet, 1981). Cette étude a révélé 50 espèces localisées selon des caractéristiques environnementales spécifiques, de substrat et de teneurs en eau des sols.

Les environnements de l'archipel de Kerguelen diffèrent dans leurs caractéristiques géochimiques et minéralogiques. La combinaison de l'ensemble des analyses suggère qu'il existe des différences majeures entre l'Ouest et l'Est de l'archipel.

Les objectifs de ce chapitre sont de décrire la diversité des amibes à thèque actuelle à partir d'échantillons récents, de revenir sur la base de données ancienne à la lumière des avancées taxonomiques et expliquer l'influence de l'environnement sur la répartition des amibes à thèque.

## 2. Matériel et méthodes

### 2.1. Prélèvements

Trois échantillons d'une campagne préliminaire (prélèvements du programme TALISKER) réalisés sur la péninsule Rallier du Baty en 2017-2018, 88 échantillons de la campagne de 2019-2020 du programme IPEV 1200 ENVIKER1200 réalisés sur tout l'archipel et 10 échantillons (quantité limitée en raison d'une arrivée tardive des échantillons) complémentaire sur une zone non encore couverte prélevés lors de la campagne de 2021-22 du programme IPEV1200-ENVIKER ont été traités. Les 53 échantillons collectés par Travé en 1972 et présenté par Bonnet (1981) sont également inclus dans cette étude.

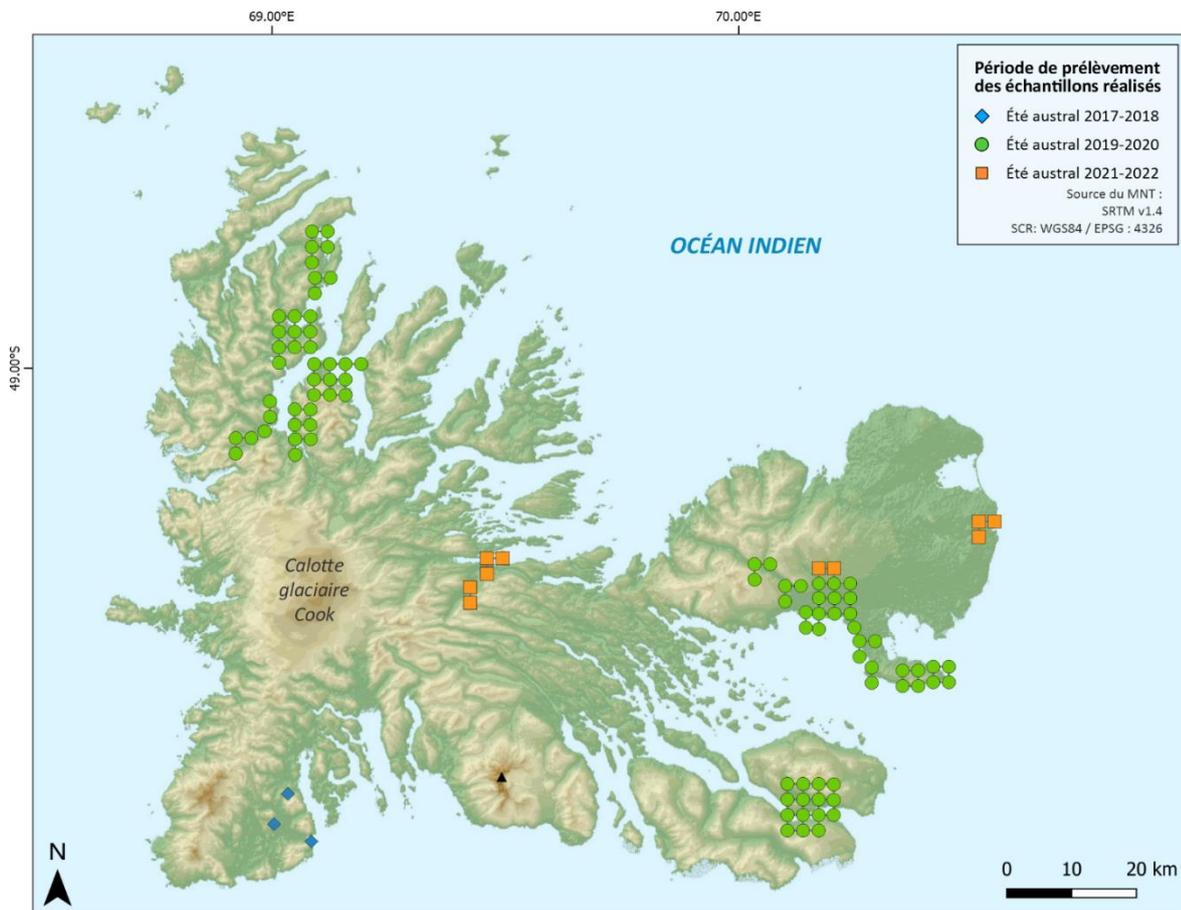


Figure 4.1 - Localisation des différents échantillons de végétaux de bryophytes, substrat végétal dominant, et d'*Azorella selago* étudiés dans les analyses microscopiques

Les substrats végétaux d'où sont extraites les amibes sont composés de bryophytes pour 87 échantillons et d'*Azorella selago* pour 14 échantillons (Figure 4.2).

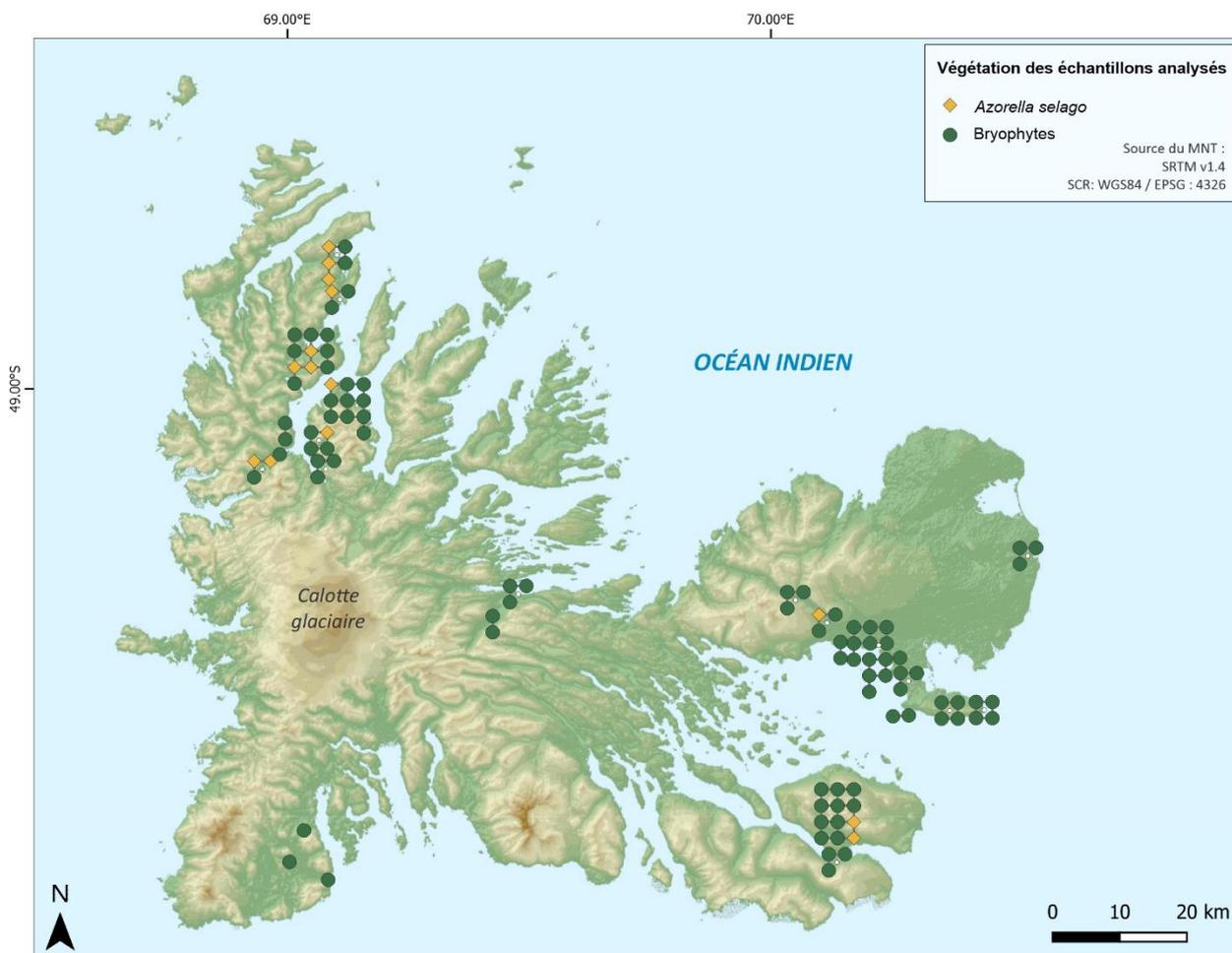


Figure 4.2 - Localisation des différents échantillons de végétaux de bryophytes, substrat végétal dominant, et d'*Azorella selago* étudiés dans les analyses microscopiques

Un volume de 20cm<sup>3</sup> est prélevé en triplicat sur un carré de 4m<sup>2</sup>, puis groupé et stocké dans un sachet plastique. Les échantillons sont traités le plus rapidement possible après le prélèvement même si la température moyenne ambiante de 4°C permet leur conservation. En fonction de la localisation des points de prélèvements, les échantillons de végétaux sont directement fixés soit dans le laboratoire Biomar de Port-aux-Français, ou à bord du N/O *La Curieuse* (Figure 4.3).



Figure 4.3 - Photographies du traitement des échantillons : A – À bord du N/O La Curieuse ; B : Au laboratoire de Biomar.

Les étapes de préparation sont synthétisées dans la Figure 4.4. Dans un premier temps, les échantillons de végétaux ont été pris en photo pour une détermination future des différentes espèces de bryophytes (B). Ils sont ensuite placés dans un pilulier en verre puis sont rincés à l'eau déminéralisée (C). Certaines analyses ultérieures nécessitent en effet de garder nos échantillons les plus purs possibles. Le pilulier est secoué énergiquement durant plusieurs secondes afin de permettre aux amibes à thèque et autres formes microscopiques de se détacher de leur support. L'échantillon contenu dans le pilulier est ensuite tamisé à 2 mm (D), ce qui permet de récupérer les restes végétaux dans un tube de 50 mL contenant de moitié de l'éthanol (E), puis à 150  $\mu$ m. Les fractions supérieures et inférieures à 150 $\mu$ m sont récupérées séparément (F). Le résidu supérieur à 150 $\mu$ m est collecté dans le tamis avec une pissette d'eau déminéralisée et déposé dans un petit béccher. Ainsi, 1 mL de chaque fraction est prélevé à l'aide d'une micropipette puis ajouté dans un tube de 2mL contenant 1 mL de liquide de Bouin (G). Ce dernier est un fixateur cellulaire et permet de conserver au mieux les microorganismes avant leur retour à Lille. Dans un second temps, 1mL de filtrat est prélevé et ajouté dans un tube de 2mL contenant 1 mL de Lifeguard. C'est un liquide qui permet de fixer l'ADN dont celle des amibes à thèque. Le chapitre 7 développe toute la partie des analyses de barcoding d'ADN menées sur les échantillons collectés sur l'archipel de Kerguelen.

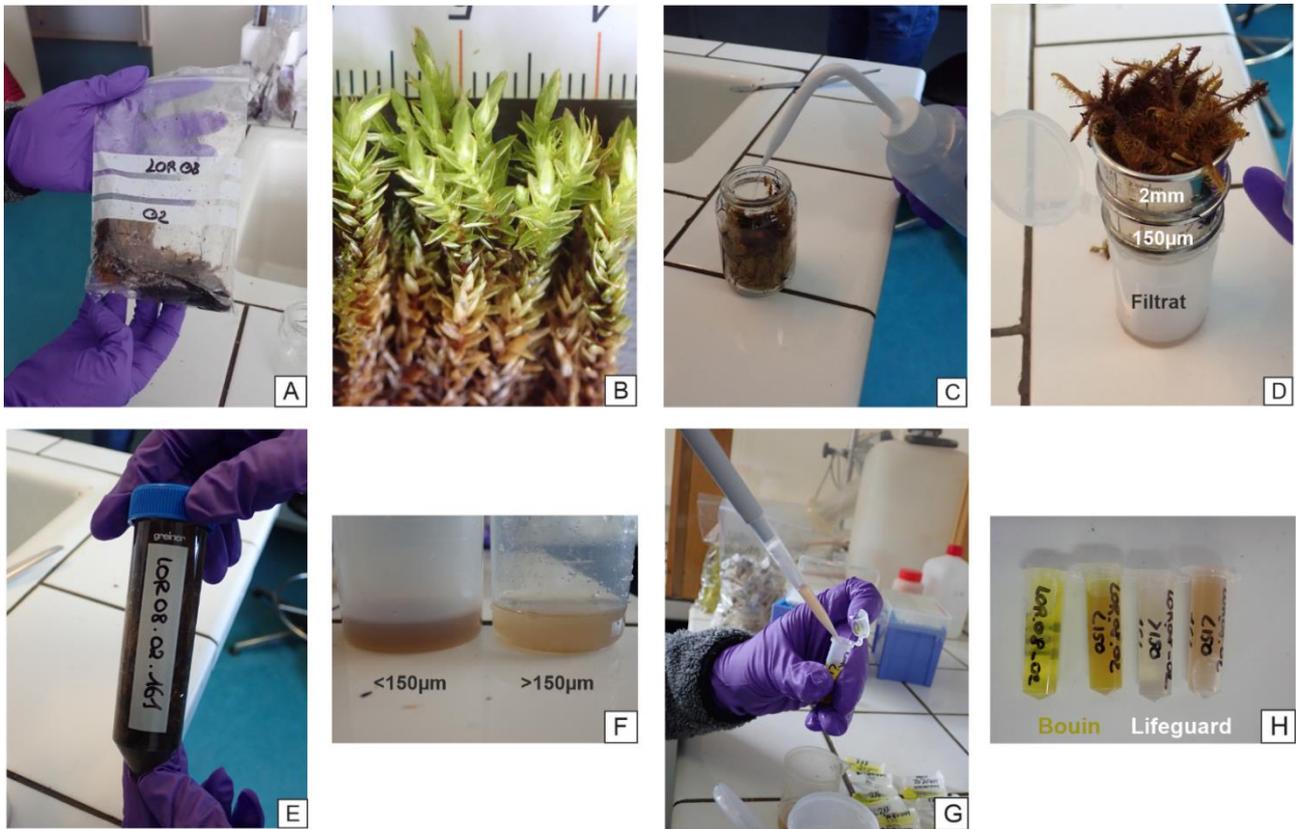


Figure 4.4 - Les différentes étapes du protocole de traitement des échantillons au laboratoire. A : Échantillon conservé dans un sac en plastique après avoir été prélevé sur le terrain ; B : Prise de vue des différents échantillons de bryophytes ; C : Échantillon placé dans un pilulier en verre, ajout d'eau déminéralisée puis secousse énergique ; D : Tamisage du contenu du pilulier à 150µm puis 2mm ; E : La fraction supérieure à 2mm est conservée dans un tube de 50 mL (50% échantillon – 50% éthanol) ; F : Filtrats obtenus avec les fractions >150µm et <150µm ; G : 1mL de chaque filtrat est prélevé pour les placer dans des tubes de 2mL contenant 1mL de liquide de Bouin ; 1mL de chaque filtrat est prélevé pour les placer dans des tubes de 2mL contenant 1mL de Lifeguard ; H : Tubes de 2mL du filtrat avec le liquide de Bouin et du filtrat avec le Lifeguard.

## 2.2. Préparation des échantillons pour l'observation des amibes à thèque

Les préparations et l'observation des amibes à thèque ont été réalisées dans le laboratoire d'Océanologie et de Géosciences à Lille. Les échantillons sont préparés pour observer les amibes à thèque et autres formes microscopiques, et montés entre lame et lamelle. Deux protocoles ont été testés pour l'observation au microscope : un montage en lame mobile et un montage en lame fixe. Le début du protocole est identique pour les deux montages. Les échantillons, initialement conservés dans du liquide de Bouin, sont rincés 3 fois et centrifugés 1 fois avant de pouvoir être montés sur lame. Après les rinçages, une pastille de lycopodes est ajoutée dans chaque échantillon, qui est ensuite passé à la centrifugeuse. Une fois la centrifugation faite et le surnageant éliminé, le filtrat est replacé dans un tube de 2mL complété par de l'eau déminéralisée.

Pour la réalisation de lames fixes, une goutte d'hydroxyethylcellulose est déposée dans un contenant et est mélangée avec 2 gouttes de résidus. Ce mélange est ensuite étalé sur la lame de façon à faire la même taille que la lamelle qui sera déposée par-dessus et collée après avoir séché dans l'étuve.

Pour la réalisation de lames mobiles, une goutte de glycérol est déposée sur une lame qui se trouve sur une plaque chauffante. Une goutte du résidu y est ajoutée. Il faut attendre que l'eau se soit évaporée pour fixer la lamelle avec de l'Eukitt.

Après le montage, les échantillons peuvent ensuite être observés plus facilement au microscope optique à un grossissement de x400, x500 ou x600 selon le modèle. Ils sont ensuite comptés avec un minimum de 100 individus par lame pour permettre d'avoir des données plus fiables.

Différents appareils ont été utilisés pour l'observation des amibes à thèque :

- ✦ A Lille : le microscope Motic BA310Pol et, pour l'acquisition d'images, c'est le microscope Olympus BX60 qui a été utilisé.  
Plus récemment, les observations ont été faites à partir d'un microscope récemment acquis au laboratoire : Olympus BX61 qui dispose d'une platine à chariot croisé facilitant l'observation.  
Des observations ont également été faites au Microscope électronique à Balayage pour permettre d'observer des détails qui ne se voient pas au microscope optique.
- ✦ A Brest, les microscopes LEICA DM 2500, le microscope Zeiss Axioscan Z1 et une caméra LEICA DMC 2900 pour l'acquisition d'images.

Les palynomorphes, cyanobactéries, diatomées et NPP présents dans les lames sont également dénombrés. Ces comptages permettent d'estimer la diversité d'amibes à thèque présentes sur l'archipel de Kerguelen et leur concentration.

L'avantage des lames fixes est qu'elles se conservent mieux dans le temps que les lames mobiles. Mais il est plus facile de déterminer les espèces d'amibes à théques à partir de lames mobiles car ce type de montage permet de tourner les individus afin d'observer au mieux la morphologie et l'ornementation des théques.

Les amibes à thèque ont été déterminées au niveau spécifique en suivant les atlas de (e.g. Chardez, 1967; Charman et al., 2000; Grospietsch, 1958; Leidy, 1879; Ogden and Hedley, 1980; Penard, 1913, 1902). Pour chaque échantillon, 150 amibes à thèque ont été dénombrées avec un minimum de 100 individus pour certains échantillons dans lesquels l'abondance des individus était particulièrement faible.

Les individus non reconnus au niveau spécifique sont rassemblés sous le nom du « genre+sp+nombre », par exemple « *Diffflugia sp.1* ». La distinction de certaines espèces peut parfois sembler difficile au vu de la ressemblance intraspécifique. Seuls quelques détails peuvent trancher sur l'identification d'individus (taille, forme des idiosomes, disposition des xénosomes...). Une description détaillée de chaque espèce a été réalisée avec une diagnose, les traits morphologiques, l'écologie, la distribution, l'occurrence dans le Subantarctique et sur l'archipel de Kerguelen en 1981. Les espèces ont également été photographiées au microscope optique et au MEB lorsque cela a été possible.

En plus des amibes à thèque, d'autres formes microscopiques ont été observées sur les lames au microscope, notamment les grains de pollen, les microalgues d'eau douce, les diatomées, les spores fongiques, les microarthropodes et d'autres formes de Non-Pollen Palynomorphs (NPP). Parmi ces formes, seuls les grains de pollen ont été identifiés individuellement. Les formes de micro-algues d'eau douce, de diatomées et de spores fongiques

ont été identifiées de façon générale. Les micro-arthropodes ont également été dénombrés bien que non identifiés.

### **2.3. Réanalyse des échantillons de l'archipel de Kerguelen détaillés dans l'étude de Bonnet (prélèvements de l'été austral 1972-1973 ; publication de 1981).**

Louis Bonnet, auteur de l'étude sur les amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen publiée en 1981, a largement contribué à l'étude des amibes à thèque. Au cours de sa carrière, dans de nombreux sites autour du monde sous toutes latitudes, il a créé 3 nouvelles familles, 16 nouveaux genres et 116 espèces de thécamoebiens (Comm. Muséum d'Histoires Naturelles, Genève.). En 2009, il fait don de l'ensemble de sa collection personnelle d'amibes à thèque, conservée sur lames de microscope, au Muséum d'Histoires Naturelles de Genève. Les thèques ont été séparées du prélèvement de sol en suivant plusieurs étapes : gazage, flottage, tamisage et concentration. Les échantillons ont été parfaitement préservés dans de la résine de coumarone, préférable au baume du fait de sa forte réfraction (Bonnet, 1953).



Figure 4.5 - Collection de lames microscopiques de l'archipel de Kerguelen étudiées par L. Bonnet (1981) au Muséum d'Histoires Naturelles (Genève)

C'est dans ce contexte que les échantillons de l'archipel de Kerguelen, prélevés durant la campagne d'été de 1972-1973 (Travé, 1977), ont pu être réobservés pour une diagnose directement au Muséum durant 2 semaines en février 2022. Chacun des 63 échantillons est réparti sur 2 lames différentes. Ce sont donc 126 lames qui ont été observées à Genève.

Les observations ont été réalisées avec le microscope Nikon Eclipse 80i et l'acquisition d'images a été réalisée avec la caméra Jenoptik gryphax.

## 2.4. Caractérisation de l'environnement de vie des amibes à thèque

### Le type d'environnement

Les types d'environnements, présentés dans le Chapitre 2, ont été définis pour tous les échantillons analysés dans ce chapitre. Ils ont été définis directement sur le terrain à partir des observations : Fellfield, Roche, Sol rocailleux, Zone mixte végétaux/roches, Zone mixte végétaux sols, Sol végétalisé, Souille et Souille et Zone humide.

### La teneur en eau

La teneur en eau instantanée a été calculée lorsque les échantillons de sols ont pu être prélevés. La teneur en eau des sols a été mesurée sur les sols de surface (2 premiers centimètres). Différentes classes de teneur ont été définies selon les valeurs obtenues. Elles ont été définies à partir des 82 échantillons pour lesquels les amibes à thèque ont été observées au microscope. Les limites ont été fixées empiriquement dès lors qu'il y a une rupture sur la courbe des teneurs en eau.

### La végétation dominante

A partir des observations réalisées sur le terrain et des photographies prises pour chaque groupe d'échantillons, la végétation dominante a été déterminée pour les 101 échantillons dans lesquels les amibes à thèque ont également été comptées.

### La teneur en Carbone Organique Total (COT)

La teneur en Carbone Organique Totale a été déterminée au Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences. Les analyses ont été réalisées sur 80 échantillons dont les amibes à thèque ont été comptées. Différentes classes de teneur ont été définies selon les valeurs obtenues. Les limites ont été fixées dès lors qu'il y a une rupture sur la courbe des teneurs en COT.

### La nature géologique du substrat

Les échantillons dont les amibes à thèque ont été comptées, ont été prélevés à proximité de trois complexes géologiques différents : les basaltes, les phonolites et les syénites. Ce paramètre a pu être associé pour les 101 échantillons (Cf. Carte géologique de l'archipel de Kerguelen ; Chapitre 1, Figure 1.4)

### Analyses statistiques

Les tests statistiques ont été réalisés à partir de 101 échantillons. Pour les représentations graphiques et cartographiques, les différentes espèces ont été regroupées par genre pour observer les tendances. Les espèces dont la présence est inférieure à 0,5% ont été regroupées dans une catégorie : « autres espèces ».

La diversité des amibes à thèque est estimée par l'indice Chao et Chen  $Exp H'_{BC}$ . L'indice est calculé à l'aide de la bibliothèque *entropy* (Hausser and Strimmer, 2022) dans l'environnement R (R core team, 2021). C'est une estimation de l'indice de diversité de Shannon quand le nombre d'espèces total est inconnu. Il permet donc d'exprimer la diversité spécifique d'un peuplement étudié.

Pour ces données qui sont représentées en concentration, les échantillons de 2021 ont été exclus. Les protocoles n'ayant pas été réalisés de la même façon, très peu de lycopodes ont été

dénombrés et entraînent des concentrations trop importantes des organismes trouvés par rapport aux échantillons de 2019.

Les contraintes environnementales sur les peuplements d'amibes étudiés sont la teneur en eau, le carbone organique total (COT), la nature pétrographique des roches et le type de substrat végétal. Ces relations sont estimées à l'aide des outils d'espèces indicatrices (Legendre et Legendre 2012) et calculées à l'aide de la bibliothèque d'outils du logiciel R « *indicspecies* » (Cáceres and Legendre, 2009; Dufrene and Legendre, 1997). Les résultats donnent deux composantes « A » et « B » dont le résultat indicateur en est le produit. La composante « A » est une estimation par échantillonnage que la probabilité que le site étudié appartienne au groupe de sites cible. La composante « B » est une estimation de l'échantillon de la probabilité de trouver l'espèce dans les sites appartenant au groupe de sites. Tous les tests ont été réalisés avec un niveau de significativité de 5%). Seules les espèces significativement indicatrices seront présentées.

Une partie des analyses n'a été réalisée que sur un nombre restreint d'échantillons pour des raisons liées à la disponibilité des machines au laboratoire et des prestations externes.

### 3. Résultats

#### 3.1. Analyses microscopiques des échantillons prélevés lors des campagnes 2017-2018, 2019-2020 et 2021-2022

##### Comptages

Pour 36 échantillons, plusieurs lames ont été comptées pour atteindre le minimum d'individus escompté (Tableau en Annexe 1. Comptages bruts des amibes à thèque dans les échantillons de végétaux actuels). Néanmoins, pour 2 échantillons, la concentration en amibes était très faible et il n'a pas été possible d'atteindre le minimum requis avec respectivement 54 individus pour l'échantillon PAF-029 et 33 individus pour l'échantillon VAT-399.

##### Diversité

107 espèces différentes ont été déterminées, réparties dans 26 genres. Neuf formes de thèques n'ont pas pu être classées selon un genre et ont donc été rassemblées sous le nom d'« espèces indéterminées ». L'ensemble des espèces ont été décrites en Annexe 7. Cartes d'identité des différents taxons rencontrés.

L'espèce majoritaire trouvée sur l'archipel est *Trinema lineare* dont la moyenne d'occurrence sur tous les échantillons est de 19,7%. Onze autres espèces sont récurrentes avec une moyenne supérieure à 2% : *Assulina muscorum*, *Centropyxis aerophila*, *Corythion dubium*, *Cryptodifflugia oviformis*, *Cryptodifflugia sacculus*, *Euglypha laevis*, *Euglypha rotunda*, *Euglypha strigosa*, *Trinema complanatum*, *Microchlamys timida* et *Trinema enchelys* (Figure 4.6).

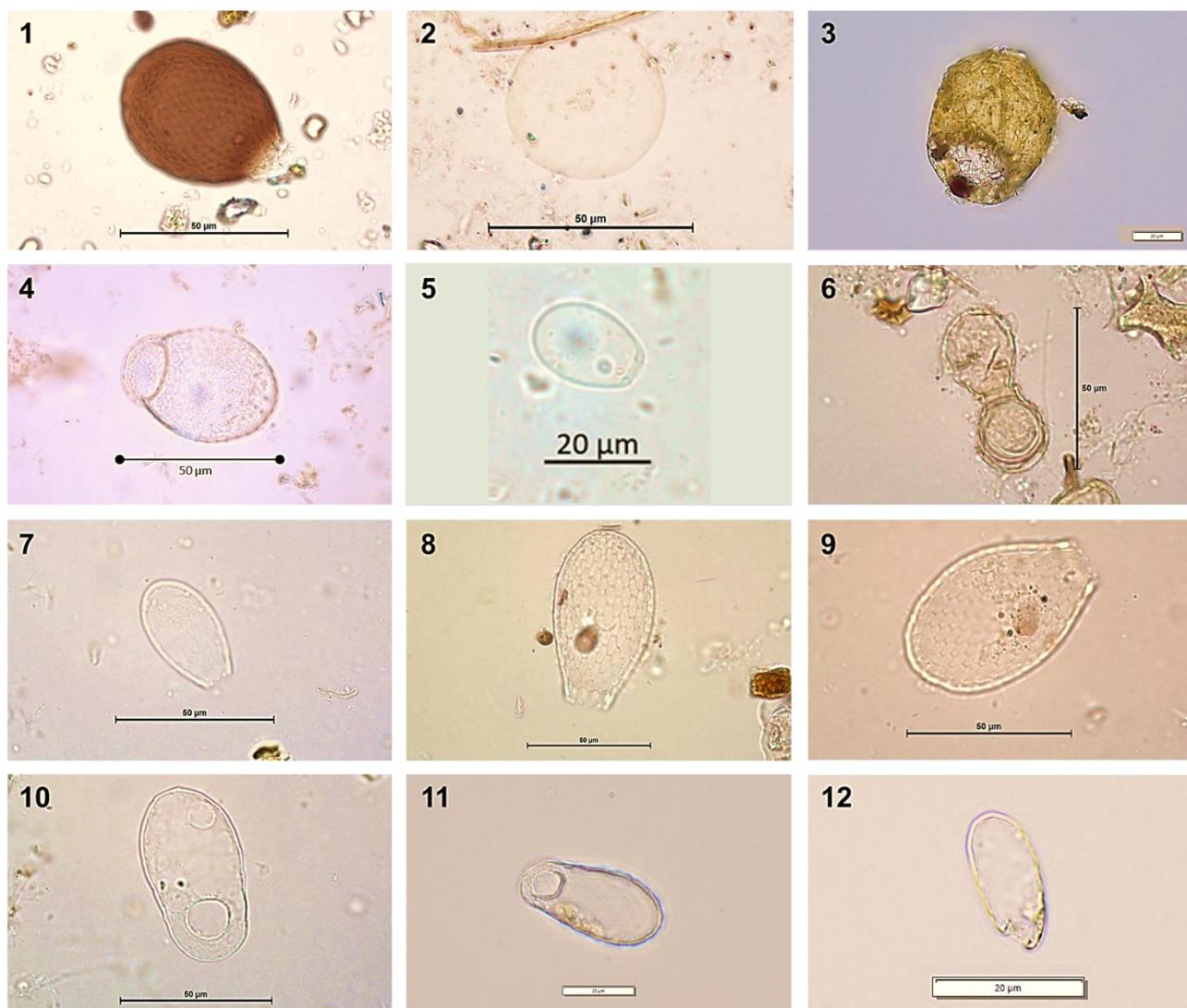


Figure 4.6 -Espèces d'amibes à thèque retrouvées à plus de 2% en moyenne dans les échantillons de végétaux de l'archipel de Kerguelen : 1 : *Assulina muscorum* ; 2 : *Microchlamys patella* ; 3 : *Centropyxis aerophila* ; 4 : *Corythion dubium* ; 5 : *Cryptodiffugia ovidormis* ; 6 : *Cryptodiffugia sacculus* en phase de reproduction ; 7 : *Euglypha laevis* ; 8 : *Euglypha rotunda* ; 9 : *Euglypha strigosa* ; 10 : *Trinema complanatum* ; 11 : *Trinema enchelys* ; 12 : *Trinema lineare*

On y trouve les genres *Clathrulina*, *Diplochlamys*, *Edaphonobiotus*, *Nebela*, *Padaungiella*, *Paraquadrulla*, *Plagiopyxis*, *Schwabia* et *Trigonopyxis*. Pour les différents calculs d'indices statistiques, chaque espèce a été représentée. Pour la suite des interprétations, les différentes espèces indéterminées ont été regroupées sous leur nom de genre ou pour celles inconnues sous le nom d'« indéterminées ».

La Figure 4.7 permet d'avoir une vision d'ensemble de la diversité globale des amibes à thèque sur l'archipel. De nombreux individus appartiennent aux genres *Euglypha* et *Corythion* sur l'ensemble de l'archipel mais ce sont les individus du genre *Trinema* qui ressortent majoritairement dans tous les sites échantillonnés. Cependant, la dominance de ce genre est nettement visible à l'Est, tandis que la tendance est moins nette à l'Ouest. Il semble y avoir une diversité spécifique plus importante à l'Ouest et plusieurs espèces semblent dominer sur un seul site. Sur la péninsule Rallier du Bathy, ce sont 3 genres différents qui règnent sur les 3

sites : *Corythion*, *Cryptodiffugia* et *Microchlamys*. Dans la vallée de Val Travers (plateau Central), ce sont les genres *Centropyxis* et *Trinema* qui sont majoritaires. Au Sud-Est, pour deux sites, c'est le genre *Assulina* qui domine.

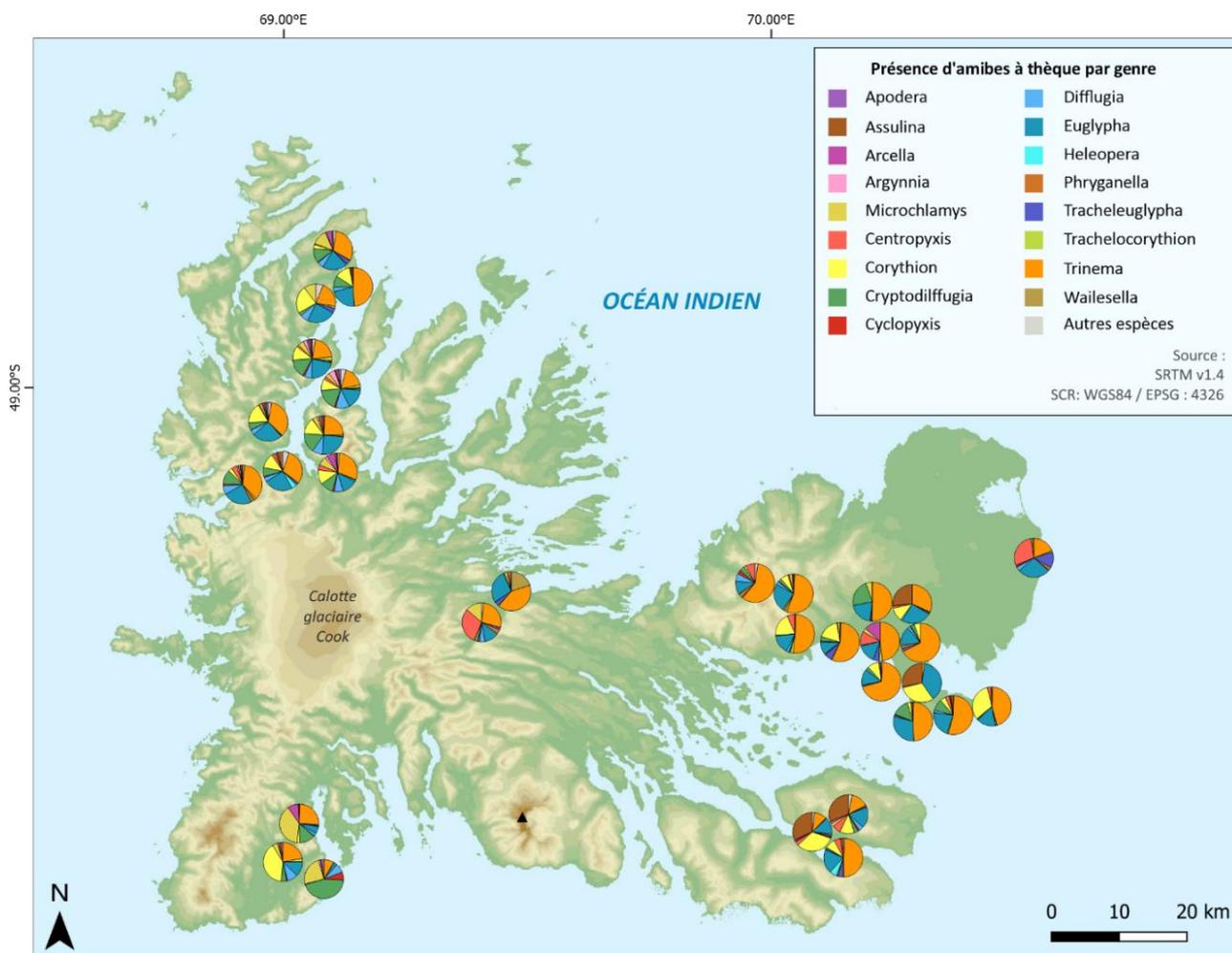


Figure 4.7 - Représentation cartographique des différents genres d'amibes à thèque sur l'archipel de Kerguelen. Les proportions de chaque genre sont calculées par la somme des différentes espèces de ce genre. Exemple : pour le genre *Arcella*, la somme calculée est celle d'*Arcella arenaria* et d'*Arcella discoides*

La richesse spécifique est nettement plus importante au Nord-Ouest de l'archipel, avec une valeur moyenne de 17,9 contre une valeur moyenne de 7,5 à l'Est (Figure 4.8), confirmant les observations cartographiques précédentes (Figure 4.7). Des différences significatives sont observables entre le Nord-Ouest de l'archipel et les autres zones géographiques (Figure 4.9). L'indice de diversité maximal de 25 se trouve sur la presqu'île de la Société de Géographie à l'Ouest et l'indice minimal de 2 a été trouvé pour la Presqu'île du Prince de Galles au Nord-Est.

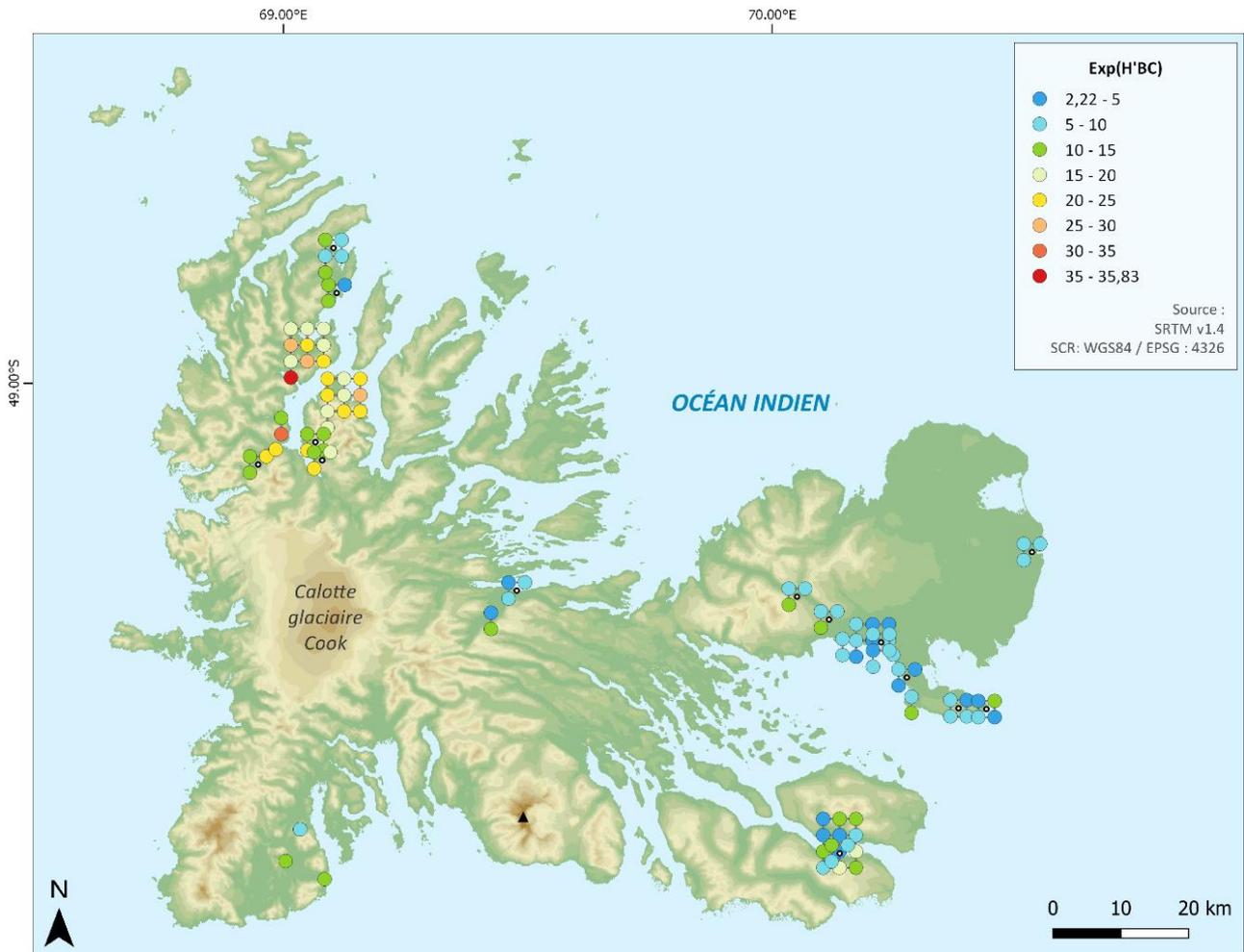


Figure 4.8 - Représentation cartographique de l'indice de diversité  $Exp(H')_{BC}$  des échantillons comptés

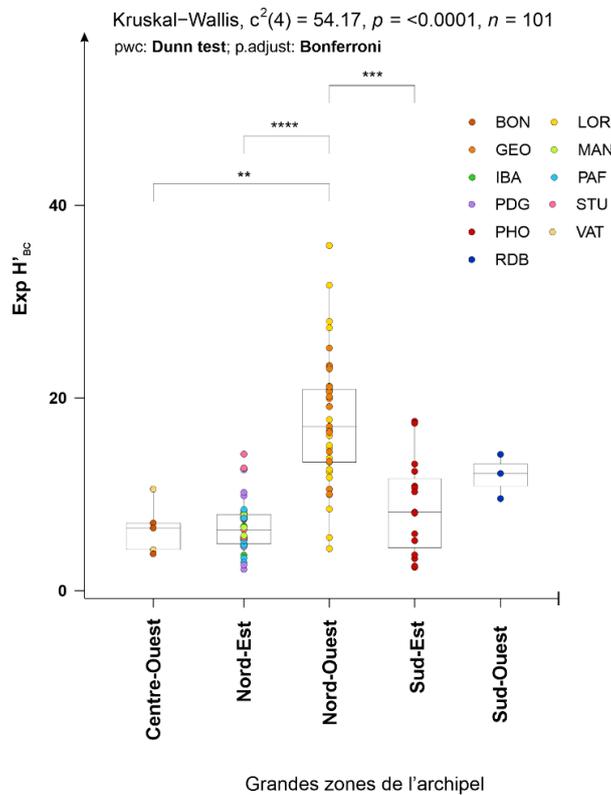


Figure 4.9 - Représentation graphique selon le test de Kruskal-Wallis de l'indice de diversité  $Exp(H')_{BC}$  en fonction des grandes zones géographiques de l'archipel. Les couleurs sur les deux graphiques correspondent aux couleurs attribuées aux différents sites échantillonnés.

L'indice de diversité  $Exp(H')_{BC}$  montre des différences significatives plus localement (Figure 4.10). Les échantillons des deux grandes zones localisées au Nord-Ouest, la péninsule du Loranchet et la presqu'île de la société de Géographie, ont un indice de diversité  $Exp(H')_{BC}$  bien plus élevé que dans les autres zones de l'archipel et montrent ainsi des différences significatives par le biais du test de Kruskal-Wallis. Les indices de diversité de la Presqu'île de la société de Géographie et de la péninsule du Loranchet sont significativement différents de ceux de l'Isthme bas, de Port-aux-Français, de la presqu'île du Prince de Galles et de la vallée de Phonolite uniquement pour la première localisation. Lorsque l'on regarde la diversité, on voit que les plus forts indices sont associés aux zones présentant une fraction argileuse importante dans les sols, ainsi qu'un assemblage minéralogique dominé par la smectite.

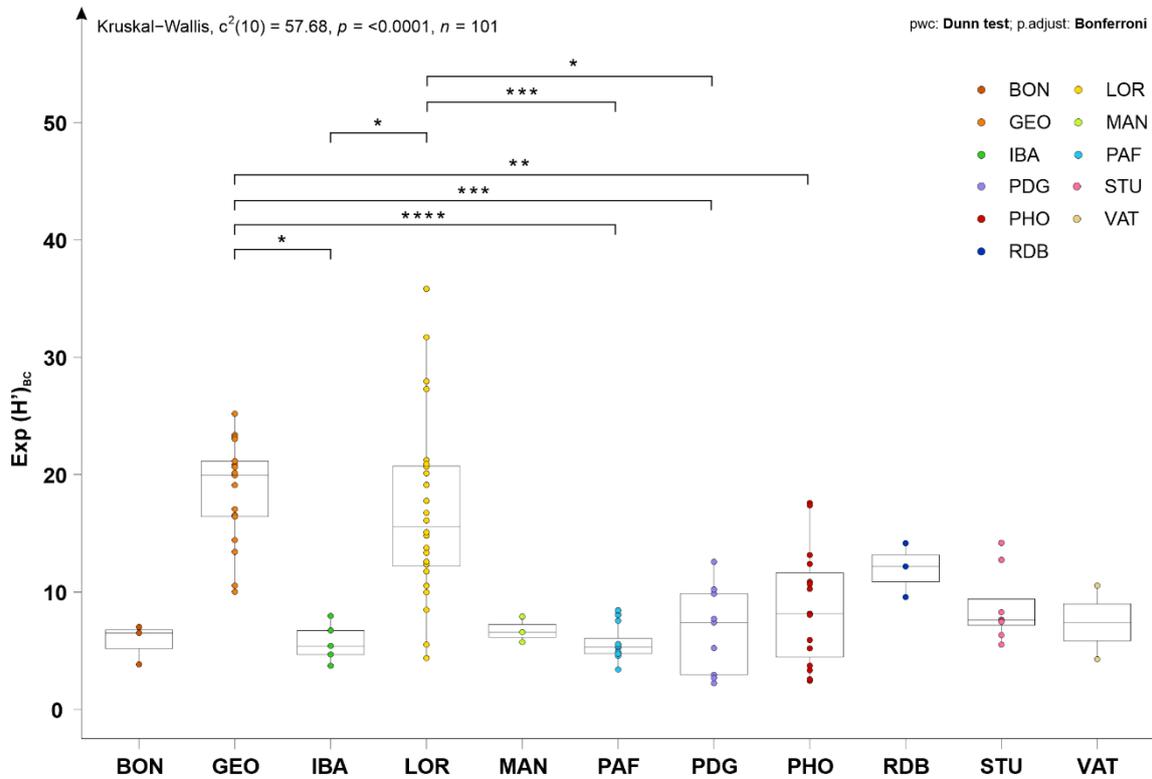


Figure 4.10 - Représentation graphique selon le test de Kruskal-Wallis de l'indice de diversité  $Exp(H')_{BC}$  en fonction des différents sites. Les couleurs sur le graphique correspondent aux couleurs attribuées pour les différents sites échantillonnés.

L'indice de dominance, qui permet de voir si une espèce est dominante dans l'échantillon par rapport aux autres espèces. Il est plus important à l'Est, avec un maximum de 0,7 sur la presqu'île du Prince de Galles, et confirme ces différences plus globales (Figure 4.11). L'espèce qui domine cet échantillon est *Corythion dubium*.

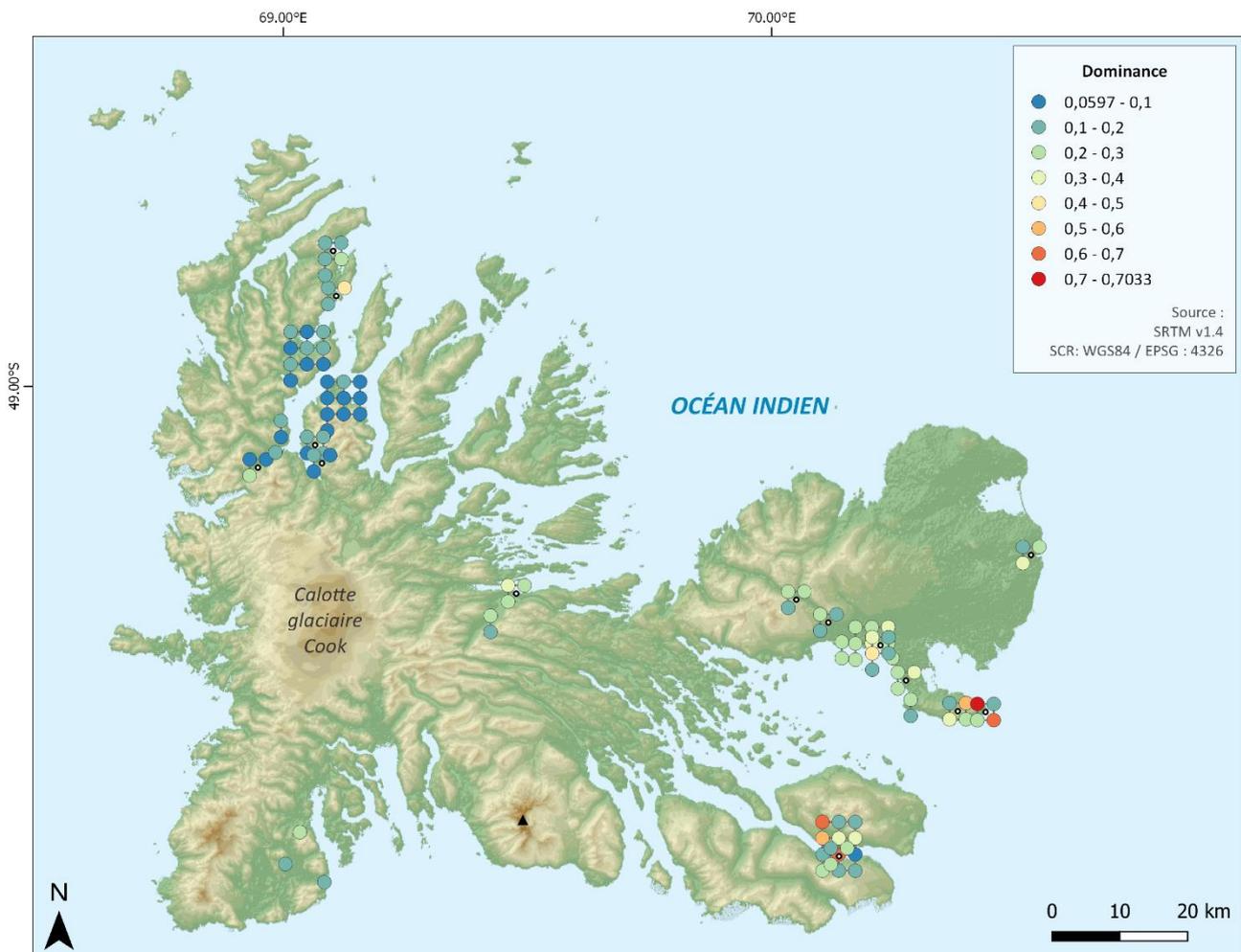


Figure 4.11 -- Localisation géographique de l'indice de dominance des amibes à thèque sur l'archipel de Kerguelen

### 3.2. Répartition des types de thèques

Les amibes fabriquent des coquilles qui diffèrent selon les genres ou les espèces. Certaines amibes fabriquent elles-mêmes leurs coquilles et sont ainsi composées d'idiosomes. Les autres espèces utilisent du matériel extérieur que l'on appelle xénosomes. Les sommes des pourcentages d'amibes à idiosomes et à xénosomes ont été réalisées pour chaque échantillon. Sur l'archipel de Kerguelen, la diversité d'amibes à thèque montre une présence majoritaire d'espèces à idiosomes (*e.g.* *Trinema*, *Euglypha* ou encore *Corythion*) (Figure 4.12). Les organismes à xénosomes sont très peu présents autour de la base de Port-aux-Français. Les proportions de ces organismes sont plus importantes autour de Manchot, de Val Studer, de Val Travers, de la Vallée Phonolite, de Rallier du Baty et ponctuellement au Nord-Ouest, sur la péninsule du Loranchet et la presqu'île de la Société de Géographie.

Le test de Kruskal-Wallis met en évidence des différences significatives dans les proportions d'espèces à idiosomes entre certaines des localisations de l'archipel (Figure 4.13). Sur la presqu'île de la Société de Géographie, la proportion d'espèces à idiosomes est plus faible que pour d'autres sites et diffère significativement avec les sites d'Isthme bas, de Port-aux-Français et de la presqu'île du Prince de Galles où elle est plus importante. Des différences de proportion d'espèces à idiosomes sont aussi observables entre l'Isthme bas et la cabane Manchot et Val Travers.

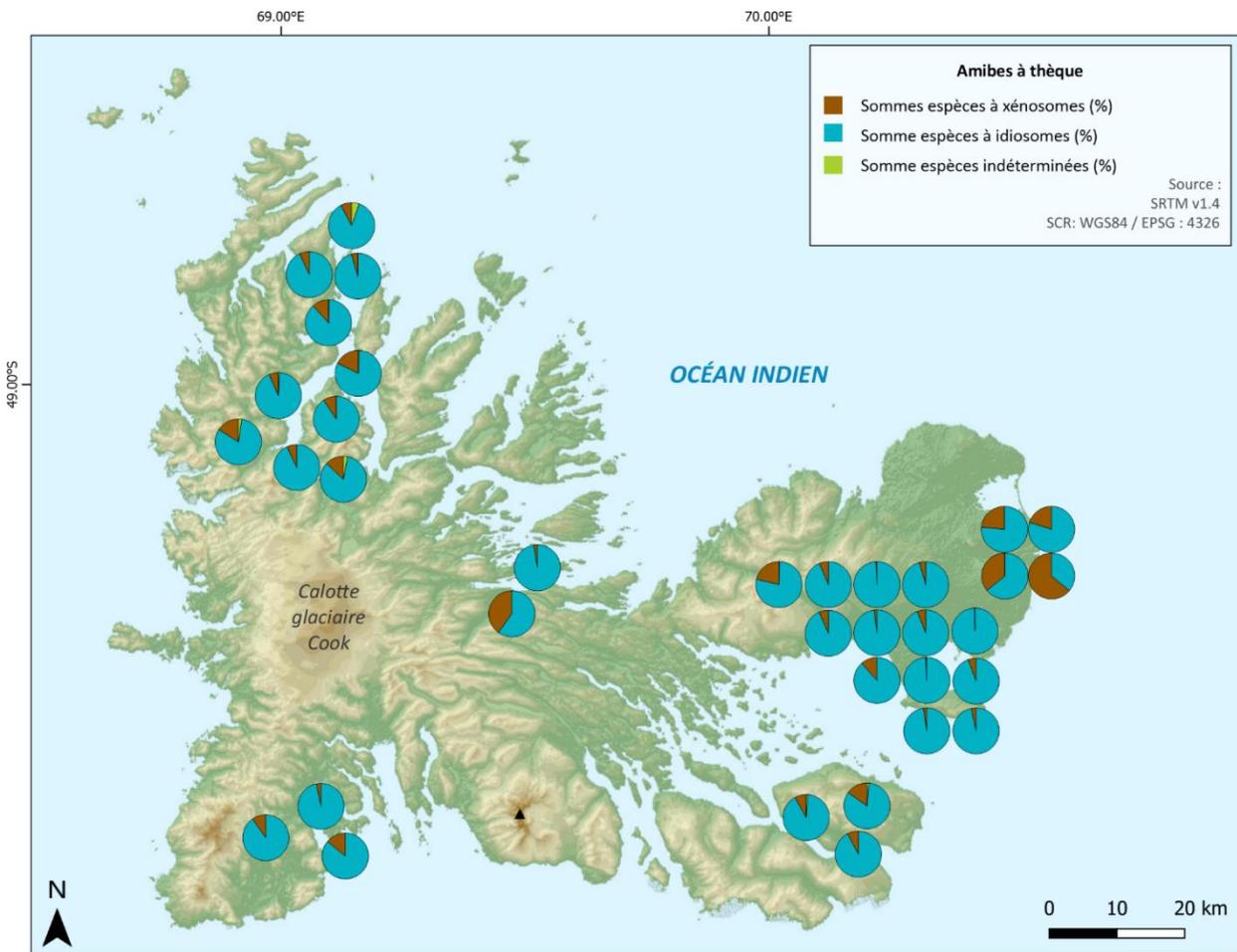


Figure 4.12 - Représentation cartographique des pourcentages moyens pour chaque site échantillonné des types de thèques à xénosomes et à idiosomes, ainsi que les espèces indéterminées sur l'archipel de Kerguelen

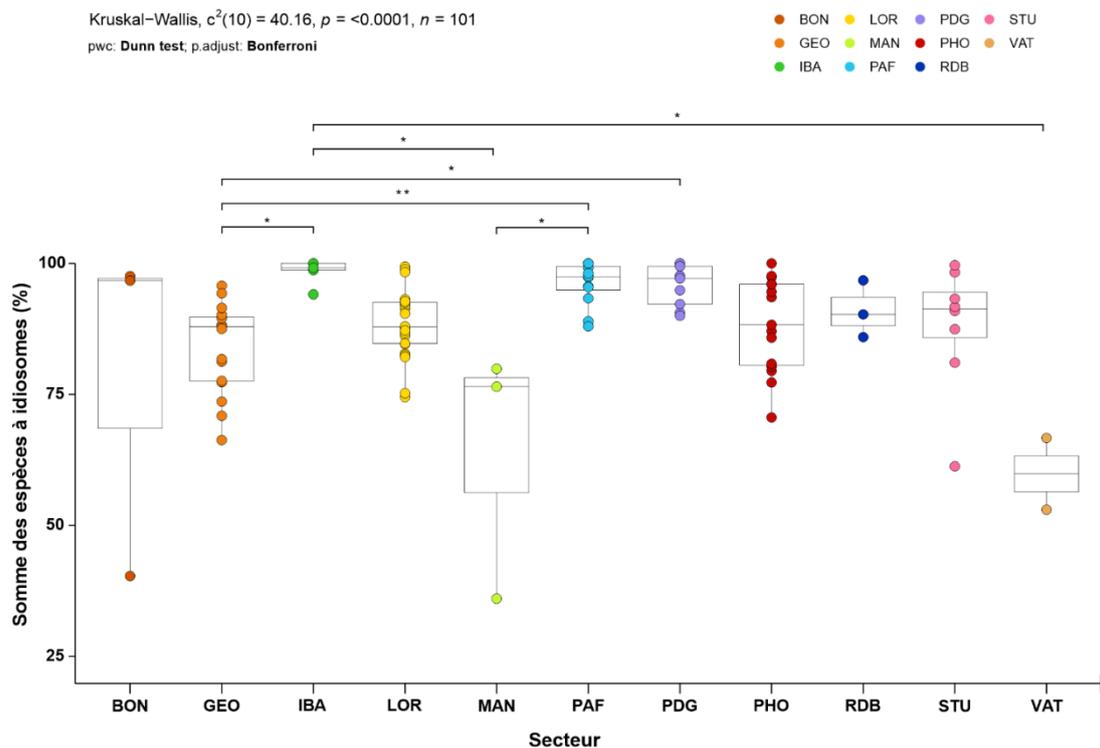


Figure 4.13 - Test de Kruskal-Wallis sur les proportions d'espèces à idiosomes par secteur d'échantillonnage

### 3.3. Les autres formes microscopiques présentes sur l'archipel de Kerguelen

Les analyses au microscope ont permis d'observer différentes formes microscopiques, telles que des grains de pollen, les diatomées, les spores fongiques ou encore des microalgues d'eau douce (Figure 4.14, Annexe 2. Planche photo des différentes formes microscopiques observées sur les lames). De nombreuses formes NPP ont été comptées mais sont difficilement identifiables. Seules les diatomées, les pollens et les cyanobactéries sont décrites dans ce chapitre.

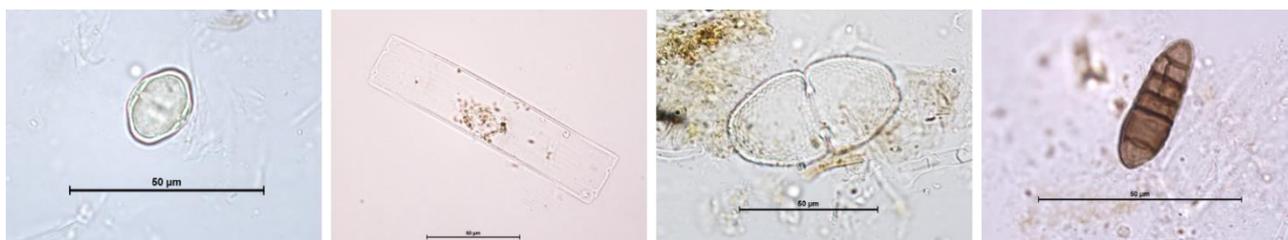


Figure 4.14 - Autres formes microscopiques observées. 1 : Grain de pollen d'*Azorella selago* ; 2 : Diatomée pennée ; 3 : Algue d'eau douce du genre *Cosmarium* (Carophyte); 4 : Spore fongique

Les diatomées sont des microalgues aquatiques unicellulaires composées de silice. Leur répartition est inégale sur l'archipel comme le montre les concentrations en fonction des localités dans le graphique de la Figure 4.15. La présence de diatomées est nettement supérieure dans les échantillons de la base de Port-aux-Français, de la presqu'île du Prince de Galles et du Val Studer comparé à ceux de la presqu'île de la Société de Géographie.

Les pollens observés correspondent aux taxa végétaux présents à proximité. Les pollens d'*Azorella selago* ont été les plus observés, principalement dans les zones où cette plante est dominante. Quelques pollens d'*Acaena magellanica*, de *Taraxacum*, de Poaceae, de *Montia*, de Caryophyllaceae et de *Ranunculus* ont également été observés ponctuellement sur l'archipel.

De nombreuses microalgues d'eau douce ont été observées, notamment des genres *Cosmarium*, *Closterium* et *Euastrum* (Bourrelly et al., 1978), aussi été dénombrées mais aucune différence significative dans leur distribution n'est apparue.

Kruskal-Wallis,  $\chi^2(7) = 27.49, p = 0.00027, n = 91$

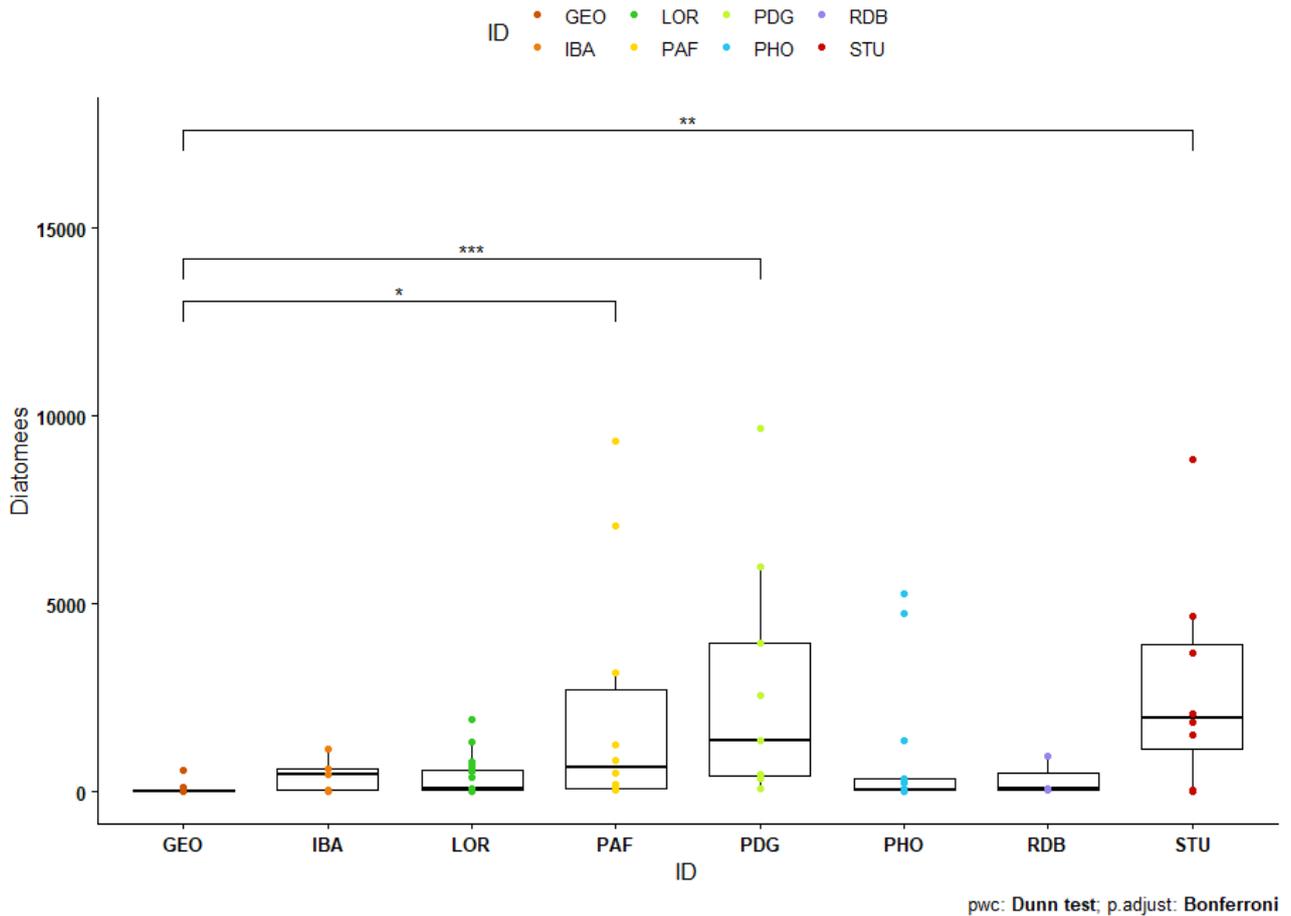


Figure 4.15 - Concentration de diatomées/cm3 par échantillons en fonction du secteur des échantillons

### 3.4. Influence des paramètres environnementaux

#### 3.4.1. Influence de la localisation géographique

Les échantillons récoltés durant les 2 campagnes en 2019-2020 et en 2021-2022 ont permis de couvrir cinq grandes zones géographiques Nord-Ouest, Centre Ouest, Nord-Est, Sud-Ouest et Sud-Est (Figure 4.16). Le genre *Trinema* est majoritaire dans toute la partie Nord et au Sud-Ouest. En revanche, au Sud-Est, c'est le genre *Centropyxis* qui domine, avec une présence importante d'*Euglypha*, de *Trinema* et de *Tracheleuglypha* laissant peu de place à la présence d'autres genres. Dans les autres zones géographiques, les *Euglypha* sont présentes dans les mêmes proportions. Les autres genres sont présents de façon variable. Ces camemberts montrent que la diversité est plus importante au Nord-Ouest que dans les autres zones géographiques, en particulier par rapport au Sud-Est.

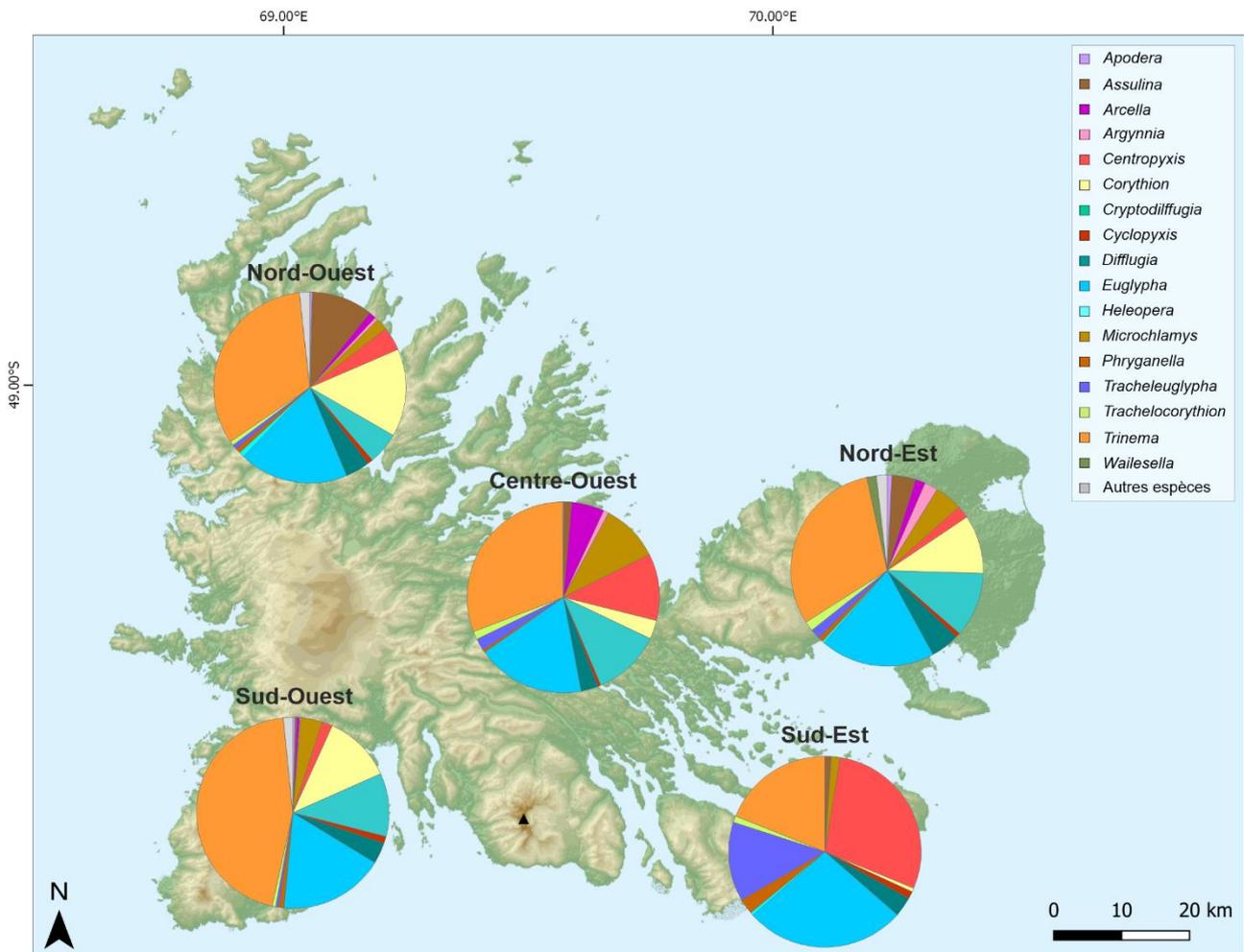


Figure 4.16 - Représentation des différents genres d'amibes à thèque en fonction de leur localisation sur l'archipel

### 3.4.2. Influence du type d'environnement

Les proportions d'amibes à thèque pour chaque type d'environnement montrent une dominance importante du genre *Trinema* pour la plupart (Figure 4.17). Il est représenté plus de la moitié de la proportion d'individus dans les échantillons de fellfield et de roche. Les graphiques montrent que peu d'autres genres sont présents dans ces environnements, ce qui leur attribue donc une faible diversité. La diversité est en revanche plus importante dans les environnements de souille et de souille et zone humide dans lesquels les genres présents ne dominent pas les échantillons. Pour les autres environnements, la proportion de genres tels que les *Euglypha*, les *Corythion* ou encore les *Cryptodiffugia* sont présents régulièrement. Le genre *Diffugia* est bien présent dans les sols rocailleux, dans les souilles et les zones humides. Le genre *Centropyxis* est peu présent dans la plupart des environnements, à l'exception des zones mixtes végétaux/sols. Le genre *Assulina* est bien présent dans les zones mixtes végétaux/roches. Les autres genres *Apodera*, *Arcella*, *Cyclopyxis*, *Heleopera*, *Phryganella*, *Microchlamys*, *Trachelocorythion* ou *Wailesella* sont présents régulièrement dans les échantillons mais en faible proportion.

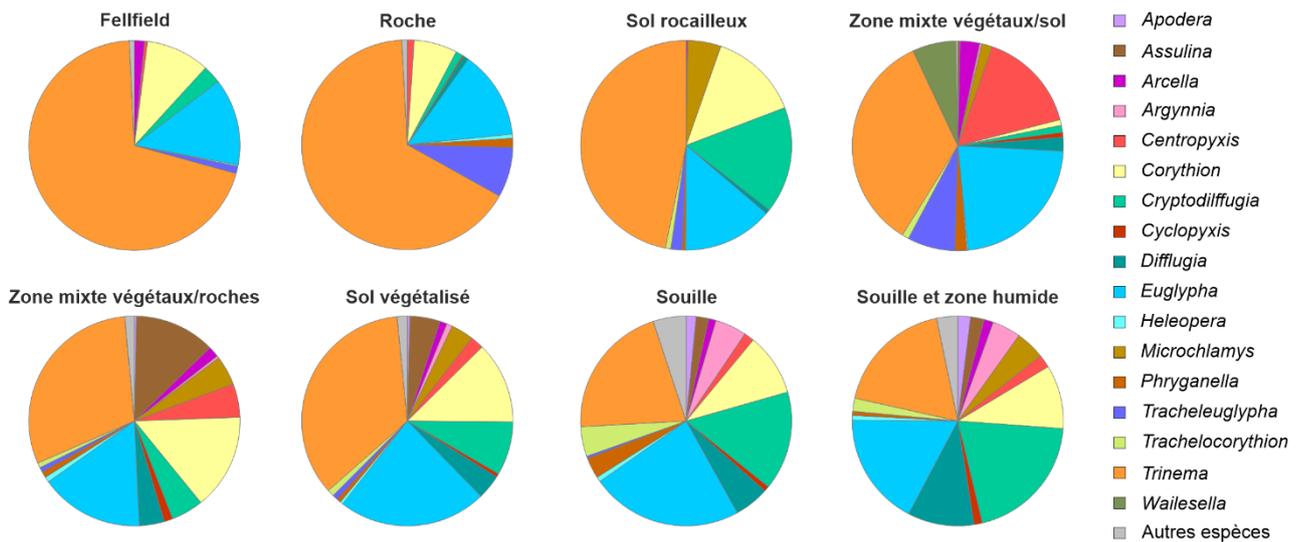


Figure 4.17 - Représentation des différents genres d'amibes à thèque en fonction du type d'environnement

Plus spécifiquement, les tests statistiques ont mis en évidence 14 espèces indicatrices en fonction des types d'environnement (Figure 4.18, Tableau 4.1). Les différentes espèces ont des affinités écologiques avec un ou plusieurs types d'environnement de prélèvement (Figure 4.17). *Corythion dubium*, *Cryptodiffugia oviformis* ou encore *Trinema enchelys* sont des espèces indicatrices de chacune 6 types d'environnements, ce qui leur confère un caractère ubiquiste et non spécifique pour un environnement en particulier. D'autres espèces comme *Cryptodiffugia angulata* et *Argynnia dentistoma* sont indicatrices d'un type d'environnement chacune, respectivement les souilles et les zones mixtes végétaux/sols. Certaines espèces sont indicatrices d'environnement plus minéral (*Plagiopyxis labiata*, *Assulina muscorum*), d'environnement intermédiaire (*Argynnia caudata*) ou d'environnement végétalisé, plus organique (*Microchlamys patella*, *Trinema complanatum*). *Apodera vas*, *Padaungiella waleisi*, et *Argynnia caudata* sont retrouvées essentiellement dans des environnements mixtes, composés à la fois de matière minérale et organique.

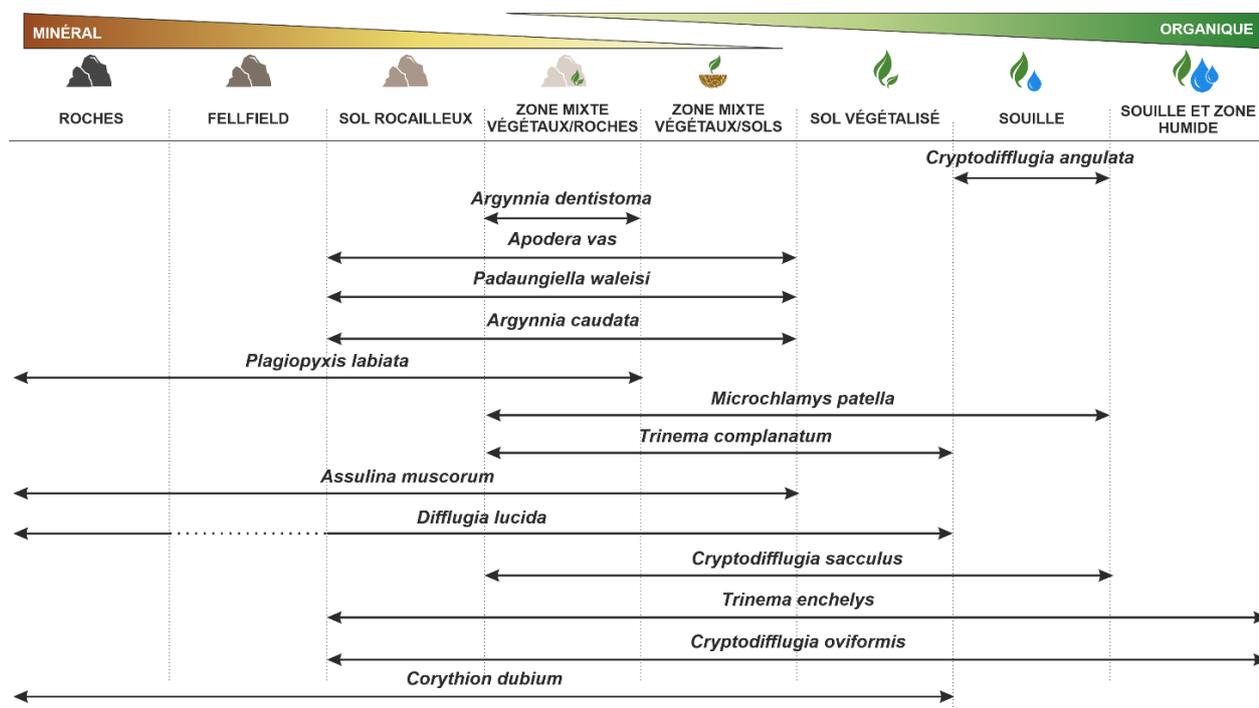


Figure 4.18 - Espèce indicatrices caractérisées par le type d'environnement selon un gradient organique-minéral.

Tableau 4.1 - Données statistiques des espèces indicatrices définies pour les différents types d'environnement de prélèvement. A et B représentent les composantes qui définissent la valeur statistique. La p.value qui représente la probabilité d'observer ces résultats.

Espèces	Environnement		Stat	p.value
	A	B		
<b><i>Cryptodiffugia angulata</i></b>	<b>1.0</b>	<b>0.5</b>	<b>0.707</b>	<b>0.0323</b>
<i>Argynnia dentistoma</i>	0.7275	0.4839	0.593	0.0019
<b><i>Apodera vas</i></b>	<b>0.7461</b>	<b>0.5405</b>	<b>0.635</b>	<b>0.0018</b>
<i>Padaungiella waleisi</i>	0.9014	0.3111	0.53	0.0128
<b><i>Argynnia caudata</i></b>	<b>1.0000</b>	<b>0.2615</b>	<b>0.511</b>	<b>0.017</b>
<i>Plagiopyxis labiata</i>	0.7919	0.3810	0.549	0.0153
<b><i>Microchlamys patella</i></b>	<b>0.9985</b>	<b>0.5287</b>	<b>0.727</b>	<b>0.0104</b>
<i>Trinema complanatum</i>	0.9819	0.6081	0.773	1,00E-04
<b><i>Assulina muscorum</i></b>	<b>0.8809</b>	<b>0.8140</b>	<b>0.847</b>	<b>2,00E-04</b>
<i>Diffflugia lucida</i>	0.9656	0.5679	0.741	0.0017
<b><i>Cryptodiffugia sacculus</i></b>	<b>0.9640</b>	<b>0.5263</b>	<b>0.712</b>	<b>0.0102</b>
<i>Trinema enchelys</i>	0.9878	0.9158	0.951	0.0066
<b><i>Cryptodiffugia oviformis</i></b>	<b>1.0000</b>	<b>0.6316</b>	<b>0.795</b>	<b>0.0335</b>
<i>Corythion dubium</i>	0.9543	0.8161	0.883	0.0313

### 3.4.3. Influence de la teneur en eau

Bien que la teneur en eau soit une mesure instantanée et qui par conséquent dépend des précipitations cumulées des jours précédents le jour de prélèvement, elle diverge de 4 à 95% en différent point de l'archipel. Les classes de teneurs en eau ont été définies à partir

d'ensemble d'échantillons séparés par des ruptures de pentes dans l'ordination des valeurs (Figure 4.19).

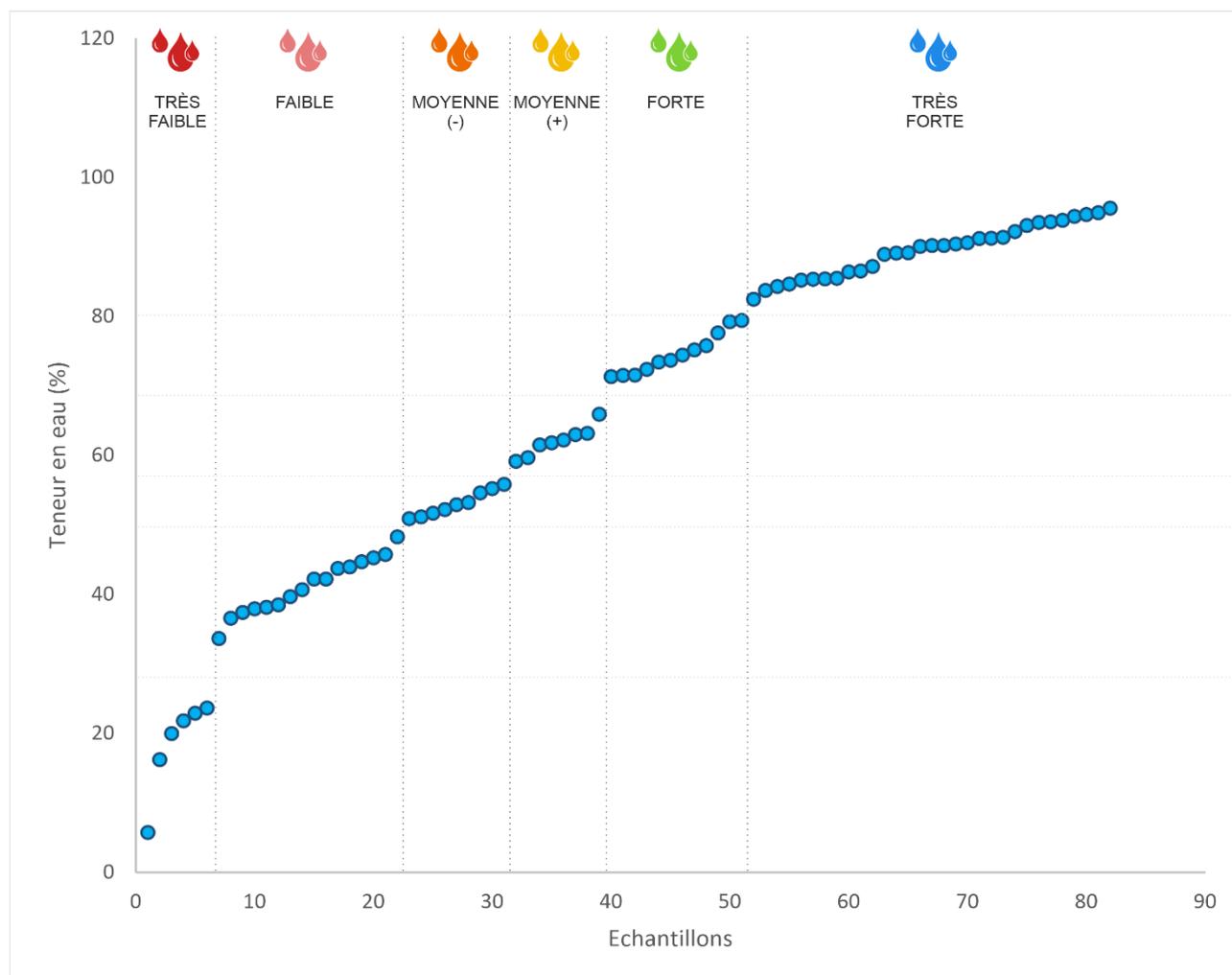


Figure 4.19 - Représentation des différentes classes des teneurs en eau des échantillons dont les amibes à thèque ont été dénombrées précédemment

Des espèces indicatrices des teneurs en eau dans l'environnement ont été mises en évidence (Figure 4.20, Tableau 4.2). Il s'avère que 2 espèces sont caractéristiques d'environnements où la teneur en eau est faible à très faible : *Assulina muscorum* et la petite espèce de *Corythion dubium*. Une espèce est caractéristique des zones plus humides : *Argygnia dentistoma*. *Schwabia terricola* et *Centropyxis sylvatica* sont des espèces pour lesquelles la teneur en eau de l'échantillon est relativement moyenne. Plusieurs espèces sont en revanche retrouvées dans un panel de teneur en eau différente : *Microchlamys patella*, *Apodera vas*, *Arcella arenaria* et *Trachelocorythion pulchellum*.

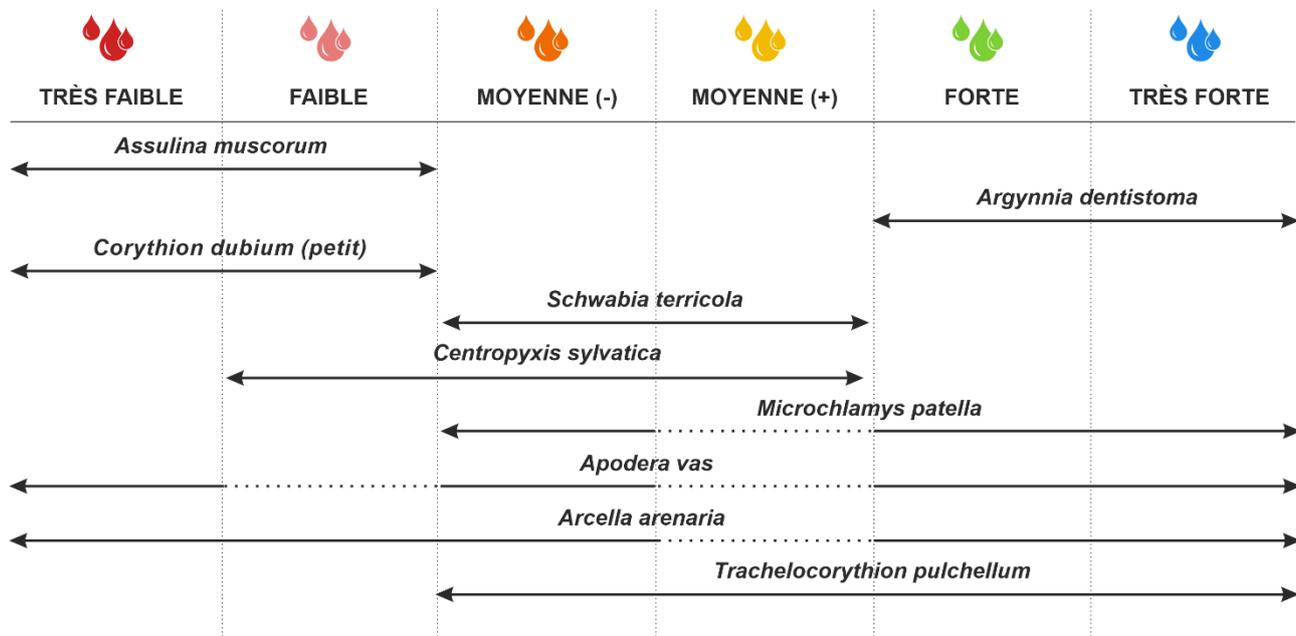


Figure 4.20 - Espèces indicatrices caractérisées par la teneur en eau instantanée du sol

Tableau 4.2 - Données statistiques des espèces indicatrices définies pour les différentes classes de teneur en eau. A et B représentent les composantes qui définissent la valeur statistique. La p.value qui représente la probabilité d'observer ces résultats.

Espèces	Teneur en eau		Stat	p.value
	A	B		
<b><i>Argynnia dentistoma</i></b>	<b>0.7798</b>	<b>0.3721</b>	<b>0.539</b>	<b>0.0346</b>
<i>Assulina muscorum</i>	0.7649	0.8095	0.787	0.0021
<b><i>Schwabia terricola</i></b>	<b>0.6013</b>	<b>0.5000</b>	<b>0.548</b>	<b>0.0018</b>
<i>Centropyxis sylvatica</i>	0.8813	0.4848	0.654	2,00E-04
<b><i>Corythion dubium (petit)</i></b>	<b>0.8572</b>	<b>0.4000</b>	<b>0.586</b>	<b>0.0191</b>
<i>Microchlamys patella</i>	0.9706	0.5556	0.734	0.0035
<b><i>Apodera vas</i></b>	<b>0.8507</b>	<b>0.4576</b>	<b>0.624</b>	<b>0.0044</b>
<i>Arcella arenaria</i>	0.9846	0.3649	0.599	0.0156
<b><i>Trachelocorythion pulchellum</i></b>	<b>0.9378</b>	<b>0.5500</b>	<b>0.718</b>	<b>0.0271</b>

La proportion d'espèces à xénosomes (et inversement, des espèces à idiosomes) est plus importante dans des zones où la teneur en eau instantanée est plus élevée. Ces conditions jouent probablement un rôle important dans la disponibilité des éléments pour la fabrication des coquilles (Figure 4.21).

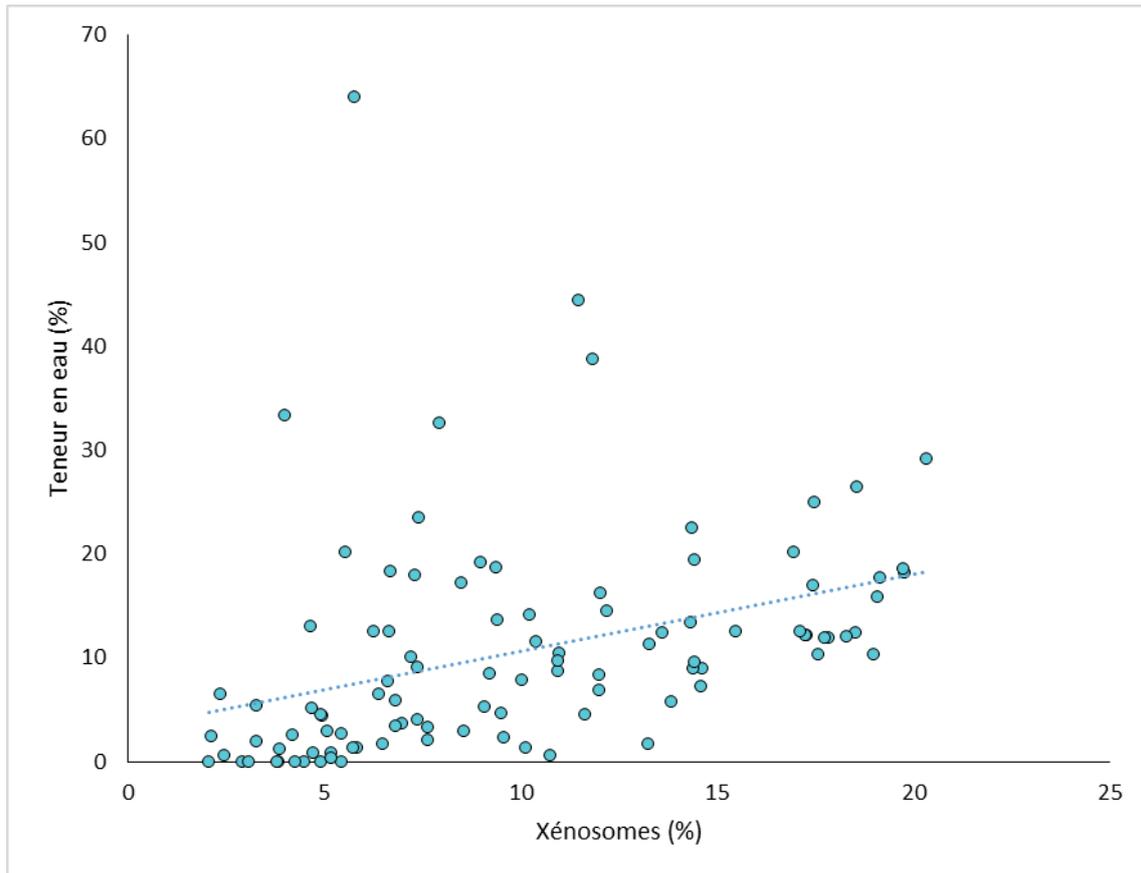


Figure 4.21 - Teneur en eau en fonction du pourcentage d'espèces à xénosomes

#### 3.4.4. Influence de la végétation

Les espèces végétales majoritaires sont les bryophytes, les *Azorella selago* et les *Acaena magellanica*. D'autres plantes dominantes ont également été mises en évidence dans certains échantillons : les Poaceae, les hépatiques, les *Juncus*, la Leptinelle, la Montie, les renoncules, de petites fougères et des plantes grasses (Figure 4.22).



Figure 4.22 - Photographies des principales plantes retrouvées sur l'archipel de Kerguelen. A : Bryophytes ; B : *Acaena magellanica* ; C : *Azorella selago* ; D : Hépatiques ; E : *Juncus* ; F : *Leptinella plumosa* ; G : *Montia* ; H : Poaceae ; I : *Ranunculus* ; J : *Austroblechnum* ; K : *Crassula*

Les bryophytes sont présentes sur l'ensemble de l'archipel. Elles sont dominantes dans des échantillons de la base de Port-aux-Français et également Nord-Ouest, sur la Presqu'île de la Société de Géographie et sur la péninsule du Loranchet. Une zonation est en revanche marquée entre la localisation des *Azorella selago*, principalement à l'Ouest de l'archipel, et les *Acaena magellanica* qui se trouve plutôt à l'Est (Figure 4.23). Ces deux végétaux sont tout de même observés régulièrement dans les autres zones. Au Nord-Ouest, les bryophytes sont associées à la présence d'*Azorella selago* tandis qu'à l'Est, elles sont associées aux *Acaena magellanica*. Les autres types de végétations sont présents ponctuellement sur l'archipel sans grande tendance.

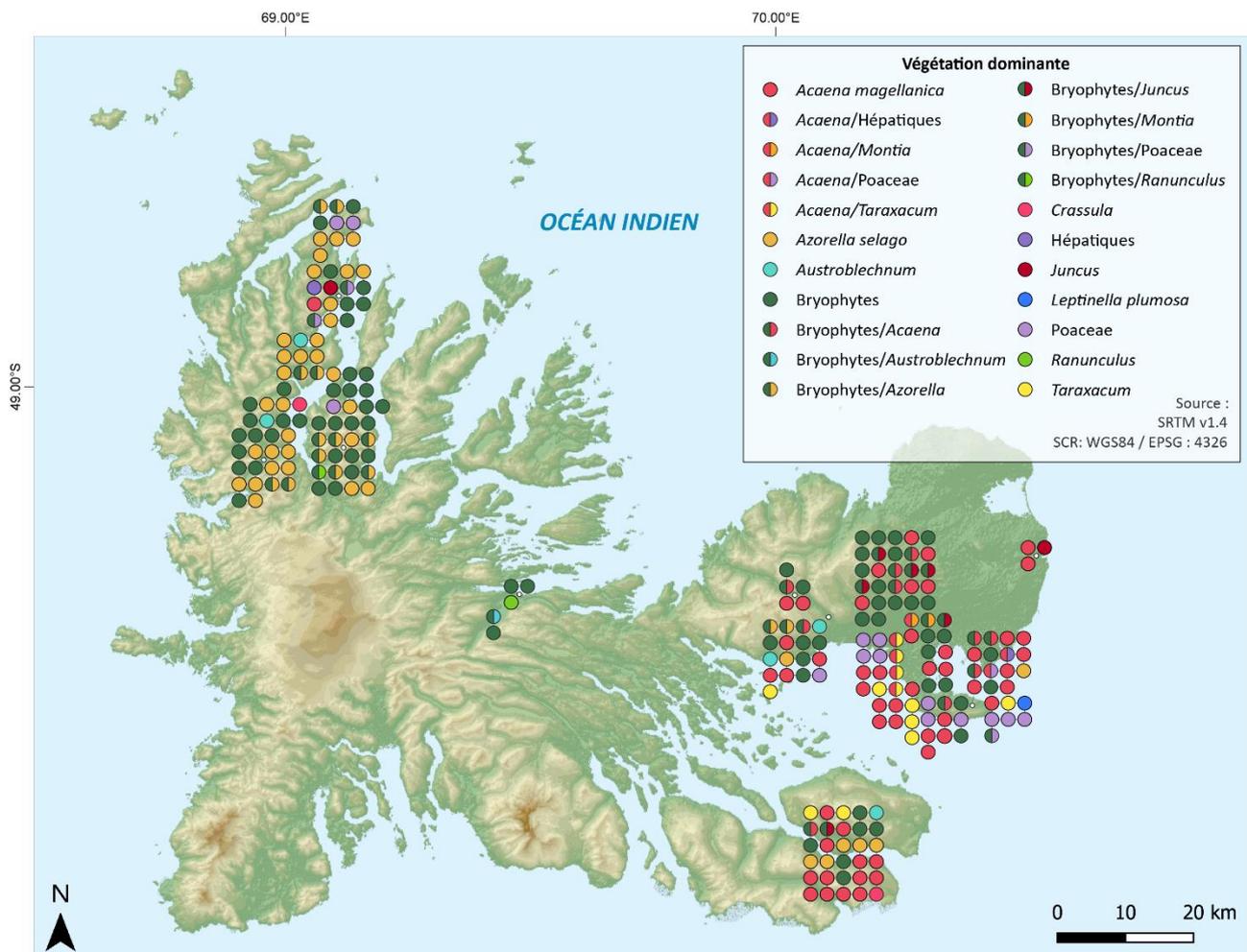


Figure 4.23 - Représentation cartographique de la répartition de la végétation dominante des différents échantillons de l'archipel de Kerguelen

Les résultats indiquent que la diversité des amibes à thèques diverge en fonction de la végétation dominante (Figure 4.24). Le genre *Trinema* domine lorsque les plantes dominantes sont les bryophytes, l'*Acaena magellanica*, l'*Azorella selago*, les *Poaceae*, les *Leptinella plumosa* et les *Taraxacum*. Pour les échantillons où les *Acaena* et les hépatiques dominent, il n'y a pas de genre d'amibes à thèque spécifique qui domine dans ces environnements. Dans les environnements dominés par les renoncules, ce sont 3 genres qui dominent: *Microchlamys*, *Trinema* et *Centropyxis*.

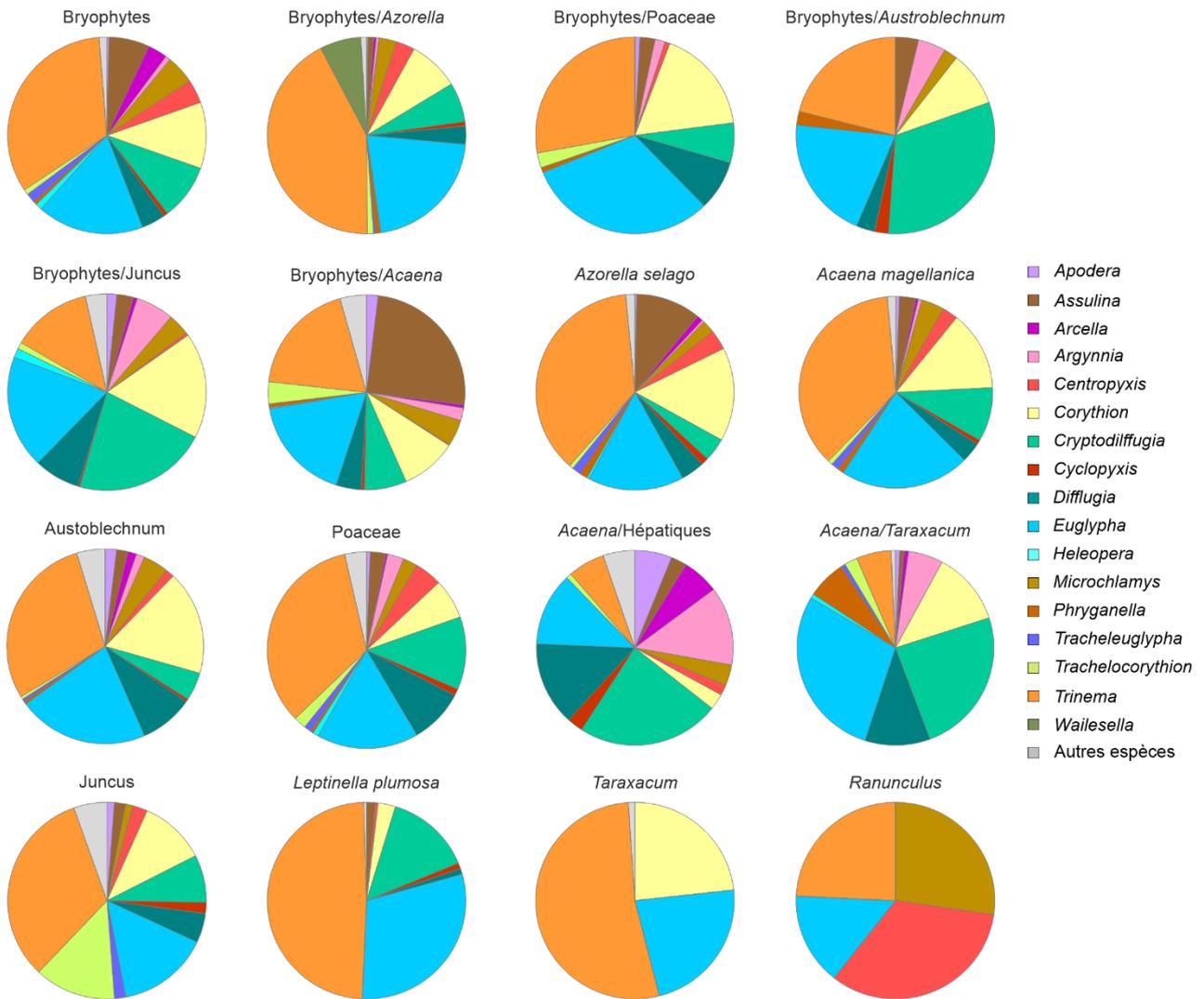


Figure 4.24 - Représentation des différents genres d'amibes à thèque en fonction de la végétation dominante des échantillons

### 3.4.5. Influence de la teneur en Carbone Organique Totale

L'analyse des résultats a permis de mettre en évidence les espèces indicatrices des quantités en COT faibles, moyennes et fortes (Figure 4.25). Au total, 8 espèces indicatrices ont été mises en évidence en fonction de la teneur en Carbone Organique Total ( $p$ -value > 0.05) (Figure 4.26, Tableau 4.3). *Assulina muscorum* et *Phryganella paradoxa* sont des espèces préférentiellement retrouvées dans des environnements où le COT est faible. *Cyclopyxis eurystoma* var. *parvula* est caractéristique des environnements où la teneur en COT est forte. L'espèce *Cyclopyxis eurystoma* est indicatrice des environnements où le COT est faible à moyen. *Heleopera petricola* et *Arcella discoides* sont des espèces indicatrices d'environnements où la teneur en COT est moyenne. Enfin, *Arcella arenaria* et *Euglypha tuberculata* sont retrouvées dans des environnements où la teneur en COT est moyenne à forte. On peut noter que les espèces d'amibes à thèque semblent très discriminantes des teneurs en COT.

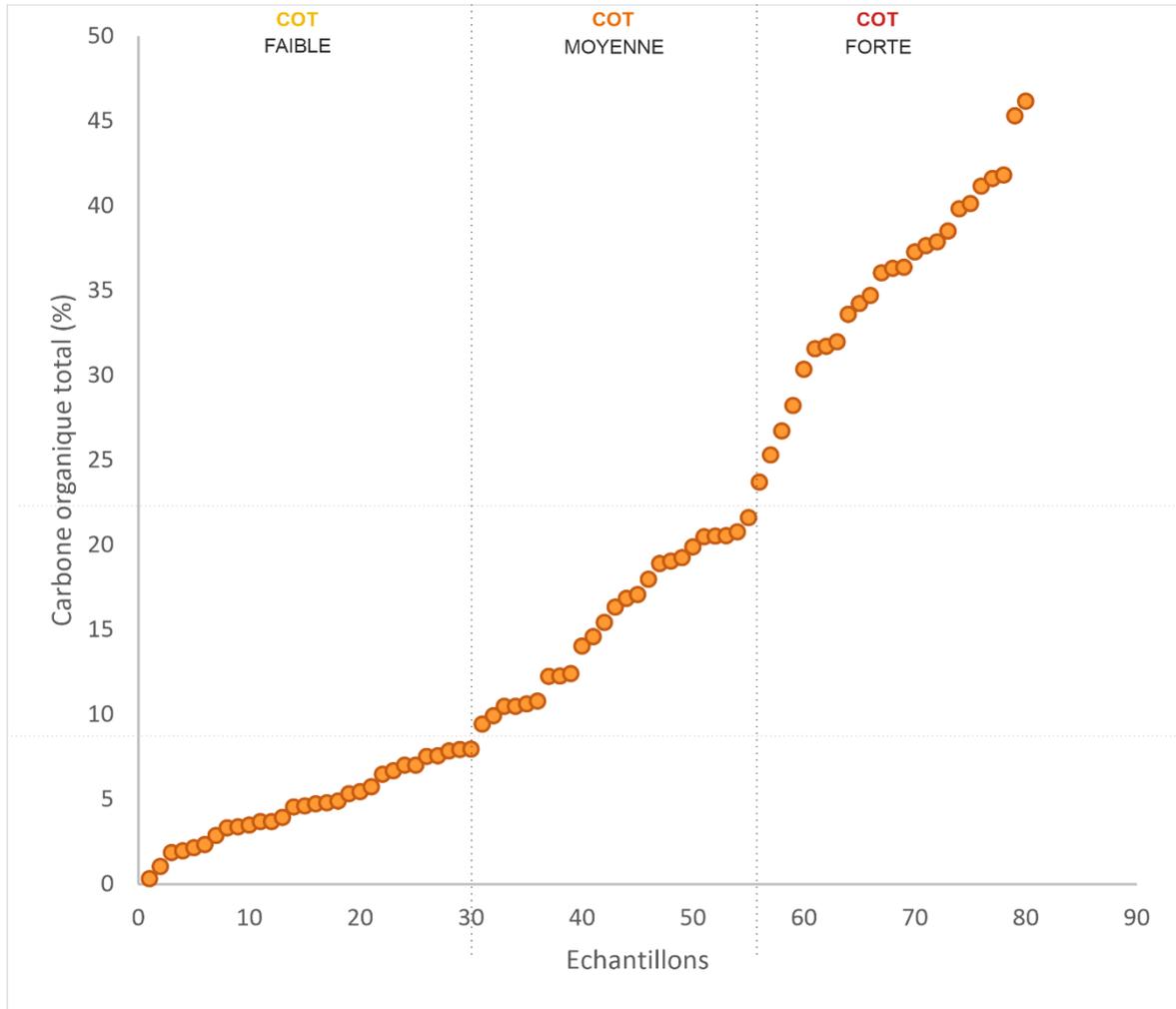


Figure 4.25 - Représentation des différentes classes des teneurs en Carbone Organique Total (COT) des échantillons dont les amibes à thèque ont été dénombrées dans le chapitre 4

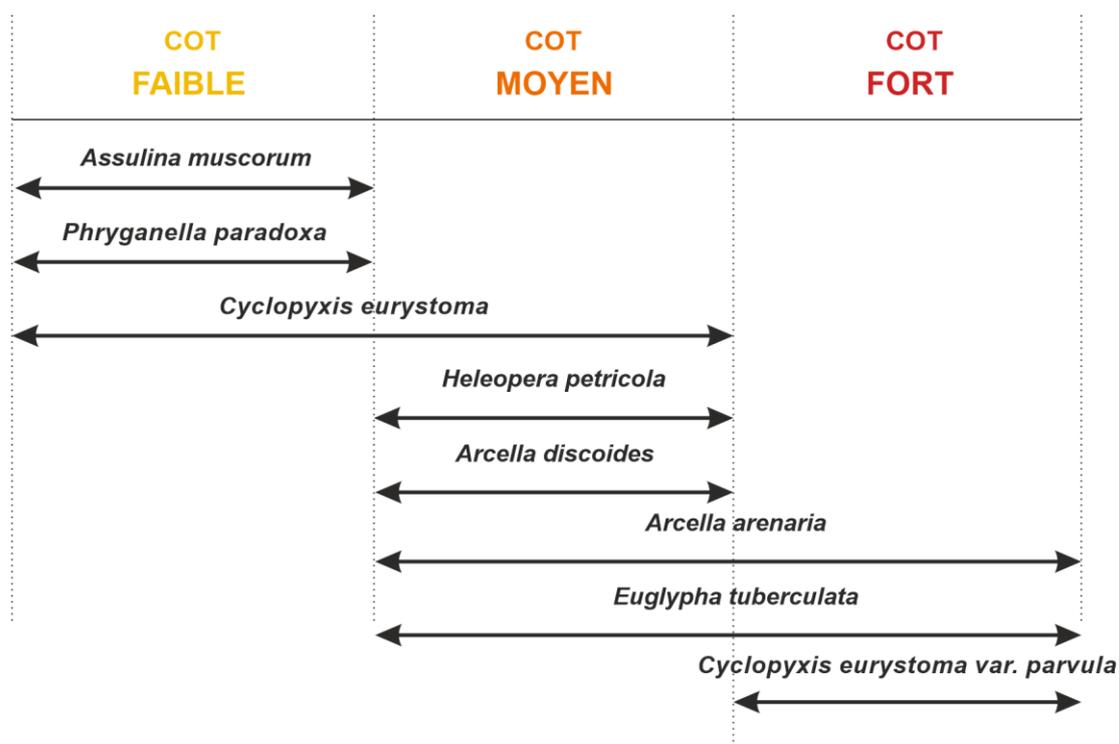


Figure 4.26 - Espèces indicatrices caractérisées par la teneur en COT totale des échantillons

Tableau 4.3 - Données statistiques des espèces indicatrices définies pour les différentes classes de teneur en COT. A et B représentent les composantes qui définissent la valeur statistique. La p.value représente la probabilité d'observer ces résultats.

Carbone Organique Total				
Espèces	A	B	Stat	p.value
<b><i>Cyclopyxis eurystoma var. parvula</i></b>	<b>0.9131</b>	<b>0.1176</b>	<b>0.328</b>	<b>2.284</b>
<i>Assulina muscorum</i>	0.8294	0.8261	0.828	8.0455
<b><i>Phryganella paradoxa</i></b>	<b>0.7616</b>	<b>0.3913</b>	<b>0.546</b>	<b>0.0465</b>
<i>Heleopera petricola</i>	0.7355	0.2857	0.458	0.0465
<b><i>Arcella discoides</i></b>	<b>0.6579</b>	<b>0.2143</b>	<b>0.375</b>	<b>0.1428</b>
<i>Arcella arenaria</i>	0.9139	0.4839	0.665	0.0481
<b><i>Euglypha tuberculata</i></b>	<b>0.9418</b>	<b>0.3226</b>	<b>0.551</b>	<b>0.1035</b>
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>	0.9176	0.4595	0.649	0.0549

### 3.4.6. Influence de la nature géologique du substrat

Les échantillons analysés ont été prélevés à proximité de trois grands types de roches : basalte, syénite et phonolite. L'analyse d'espèces indicatrices a mis en avant 21 espèces avec des affinités écologiques vis-à-vis de la nature pétrographique des roches (Figure 4.27, Tableau 4.4). Les espèces *Plagiopyxis labiata*, *Plagiopyxis declivis* et *Diffflugia sp.18* sont caractéristiques des massifs de phonolites. L'espèce *Tracheleuglypha acolla* est une espèce indicatrice des environnements basaltiques. Dans les contextes dominés par les syénites, 9 espèces qui sont indicatrices : *Argynnina dentistoma*, *Apodera vas*, *Argynnina caudata*, *Arcella discoides*, *Cyclopyxis eurystoma var. parvula*, *Diffflugia sp. 8*, *Diffflugia sp. 9*, *Diffflugia sp. 10* et *Corythion sp. 3*. Enfin, certaines espèces ont des affinités écologiques avec plusieurs substrats géologiques.

*Assulina muscorum* est indicatrice des environnements de type syénitique et phonolitique ; *Centropyxis sylvatica* est indicatrice pour les basaltes et les phonolites ; et *Euglypha laevis*, *Cryptodiffugia oviformis*, *Trachelocorythion pulchellum*, *Trinema complanatum*, *Cryptodiffugia sacculus* et *Diffugia sp. 2* sont indicatrices des basaltes et des syénites.

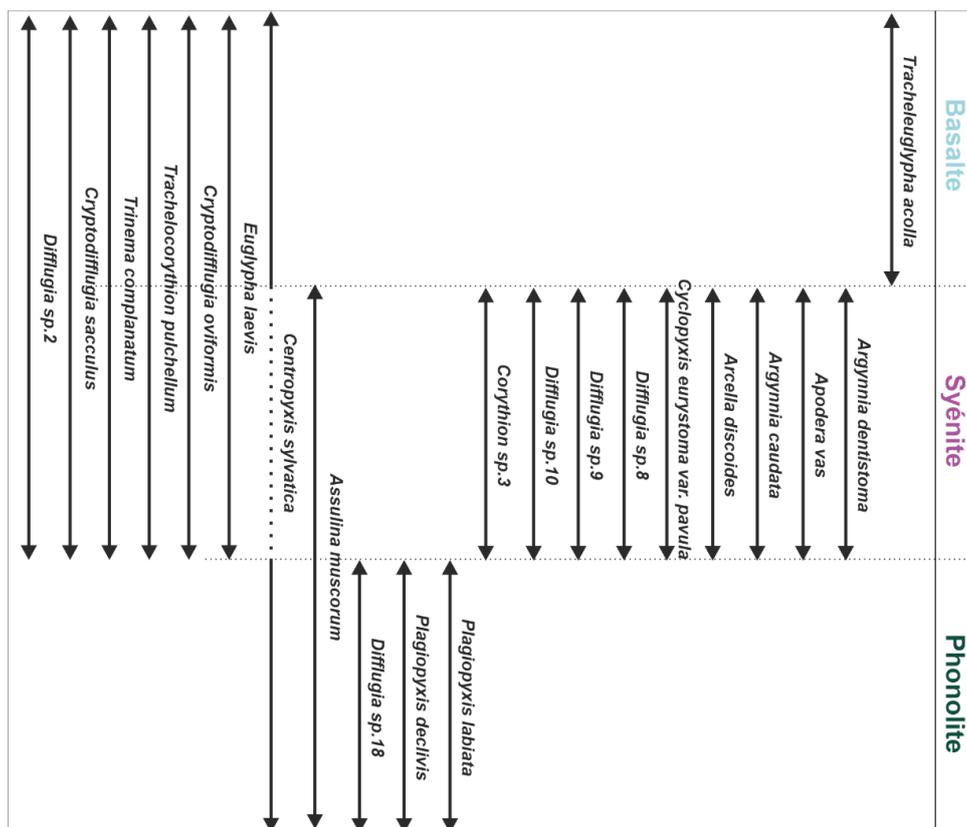


Figure 4.27 - Espèces indicatrices caractérisées par la géologie présente

Tableau 4.4 - Données statistiques des espèces indicatrices définies pour les différents types de géologie. A et B représentent les composantes qui définissent la valeur statistique. La p.value représente la probabilité d'observer ces résultats

Espèces	Géologie		Stat	p.value
	A	B		
<i>Tracheleuglypha acolla</i>	0.9392	0.3188	0.547	0.0256
<i>Plagiopyxis labiata</i>	0.5261	0.5833	0.554	0.0003
<i>Plagiopyxis declivis</i>	0.7573	0.2500	0.435	0.0028
<i>Diffugia sp.18</i>	1.0000	0.1667	0.408	0.0139
<i>Argynnia dentistoma</i>	0.5904	0.6667	0.627	0.0001
<i>Apodera vas</i>	0.4564	0.7778	0.596	0.0137
<i>Diffugia sp.8</i>	0.7481	0.4444	0.577	0.0001
<i>Diffugia sp.9</i>	1.0000	0.2778	0.527	0.0004
<i>Argynnia caudata</i>	0.4947	0.4444	0.469	0.0122
<i>Arcella discoides</i>	0.4853	0.3333	0.402	0.0203
<i>Cyclopyxis eurystoma var.</i>	0.6898	0.1667	0.339	0.0293
<i>Corythion sp.3</i>	1.0000	0.1111	0.333	0.0455
<i>Diffugia sp.10</i>	1.0000	0.1111	0.333	0.0455
<i>Centropyxis sylvatica</i>	0.9834	0.2593	0.505	0.0479
<i>Euglypha levis</i>	0.9655	0.6897	0.816	0.0024
<i>Cryptodiffugia oviformis</i>	0.9936	0.6667	0.814	0.0002
<i>Tracheocorythion pulchella</i>	0.9932	0.5287	0.725	0.0016
<i>Trinema complanatum</i>	0.9657	0.5287	0.715	0.0152
<i>Cryptodiffugia sacculus</i>	0.9929	0.5057	0.709	0.0040
<i>Diffugia sp.2</i>	0.9905	0.4483	0.666	0.0193
<i>Assulena muscorum</i>	0.7107	0.8667	0.785	4,09E-04

La nature pétrographique et les caractéristiques chimiques et minéralogiques de ces roches sont à prendre en compte pour tenter de déterminer les facteurs qui peuvent contrôler cette distribution contrastée des espèces d'amibes indicatrices. En termes pétrographiques, ces roches sont différentes : les basaltes et les phonolites sont des roches volcaniques tandis que les syénites sont des roches magmatiques plutoniques grenues. Au niveau chimique, les basaltes sont caractérisés en moyenne par des teneurs en SiO<sub>2</sub> comprises entre 47 et 52% (en pds), tandis que les syénites sont plus riches en silice avec des teneurs généralement >51% (et <62%). De plus, les phonolites et les syénites sont beaucoup plus riches en alcalins (Na<sub>2</sub>O+K<sub>2</sub>O>10%) que les basaltes (<5%). En termes minéralogiques, les basaltes sont composés de feldspaths plagioclases calcique (anorthite) associés à l'olivine et aux (clino)pyroxènes, tandis que les phonolites et les syénites sont composées de feldspaths alcalins avec des pyroxènes. La présence de feldspathoïdes est également caractéristique des phonolites (équivalent volcanique des syénites néphéliniques).

Une seule espèce (*Centropyxis sylvatica*) est indicatrice en même temps des basaltes et des phonolites, toutes deux des roches volcaniques, tandis que six espèces sont indicatrices à la fois des basaltes (volcanique) et des syénites (plutonique). Ces résultats suggèrent que la nature volcanique ou magmatique du substrat est un caractère assez peu discriminant.

Une seule espèce *Tracheleuglypha acolla* est indicatrice uniquement des environnements basaltiques pauvres en alcalins, tandis que 9 espèces sont indicatrices des environnements dominés par les syénites mais pas des phonolites, pourtant toutes les deux

riches en alcalins. Les résultats suggèrent que la teneur en alcalins est un critère discriminant pour un nombre important d'espèces.

Enfin, seulement 3 espèces d'amibes sont indicatrices spécifiquement des phonolites, une seule est indicatrice des phonolites et des syénites et une seule des phonolites et des basaltes. Ce résultat suggère une singularité des phonolites, liées probablement à plusieurs caractéristiques, incluant la teneur en alcali, la nature plutonique de la roche et la présence de feldspathoïdes.

L'espèce *Assulina muscorum* reflète cependant des caractéristiques environnementales très spécifiques car c'est une espèce qui se retrouve dans la quasi-totalité des tests d'espèces indicatrices. Elle est caractéristique d'un environnement dont le substrat est de type syénite ou phonolite, où la teneur en eau instantanée est faible et dans des environnements minéraux et dont la teneur en COT est faible. C'est une espèce que l'on retrouve surtout dans les zones où la végétation n'est pas abondante.

Les espèces *Argygnia caudata* et *Argygnia dentistoma* sont représentatives d'environnements humides, à proximité de massifs de syénites dans des types d'environnements intermédiaires entre minéral et organique.

### 3.5. Réanalyse des échantillons de L. Bonnet (1981)

Le montage des échantillons sous lame utilisé par Louis Bonnet permet d'observer clairement les différentes espèces d'amibes à thèque. Les lames sont claires et ne contiennent pas de matière organique en abondance, contrairement aux lames des échantillons actuels, probablement dû au protocole de traitement des échantillons. Seule une analyse qualitative a été réalisée, il n'est pas possible de réaliser un comptage précis, les amibes à thèques étant présentes en forte concentration sur certaines lames suite au protocole de montage décrit dans l'introduction.

Chaque lame a été observée en détail. Des échantillons de l'île d'Australie, du Cap des Cabanes et de Biomar qui n'étaient pas présentés dans l'étude de Bonnet ont également pu être observés. Ces lames n'ont probablement pas été décrites dans l'étude car aucune amibe à thèque n'y a été observée.

Les espèces rencontrées dans l'étude de Bonnet ont été répertoriées dans le tableau en Annexe 8. Récapitulatif des observations faites des lames de Bonnet réanalysées. Cases jaunes : Espèces observées par Bonnet et lors de la réanalyse ; Cases oranges : Espèces observées uniquement par Bonnet ; Cases bleues : Espèces observées uniquement dans cette réanalyse ; Cases violettes : Espèce observée lors de la réanalyse dans les lames montées Bonnet mais non décrites dans la publication de 1981. **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** La réanalyse a permis de mettre en avant des divergences dans les observations (Figure 4.28). Dans les échantillons, 19 espèces ont été observées uniquement par Bonnet et 30 espèces déjà décrites ont été observées ponctuellement lors de cette réanalyse. Trois espèces, qui n'avaient pas été initialement observées, ont été décrites dans cette réanalyse. En effet, les espèces *Trinema complanatum*, *Centropyxis platystoma* et *Argygnia discoïdes* n'avaient pas été décrites par Bonnet sur l'archipel de Kerguelen alors qu'elles sont bien présentes sur les lames réanalysées.

Ces observations soulèvent plusieurs questions sur les divergences dans la méthode d'analyse des 2 observateurs mais également sur la qualité des moyens optiques à disposition. Ces résultats incitent à la plus grande prudence lors de comparaison entre des jeux de données acquis par des observateurs différents et avec des approches méthodologiques et technologiques différentes.

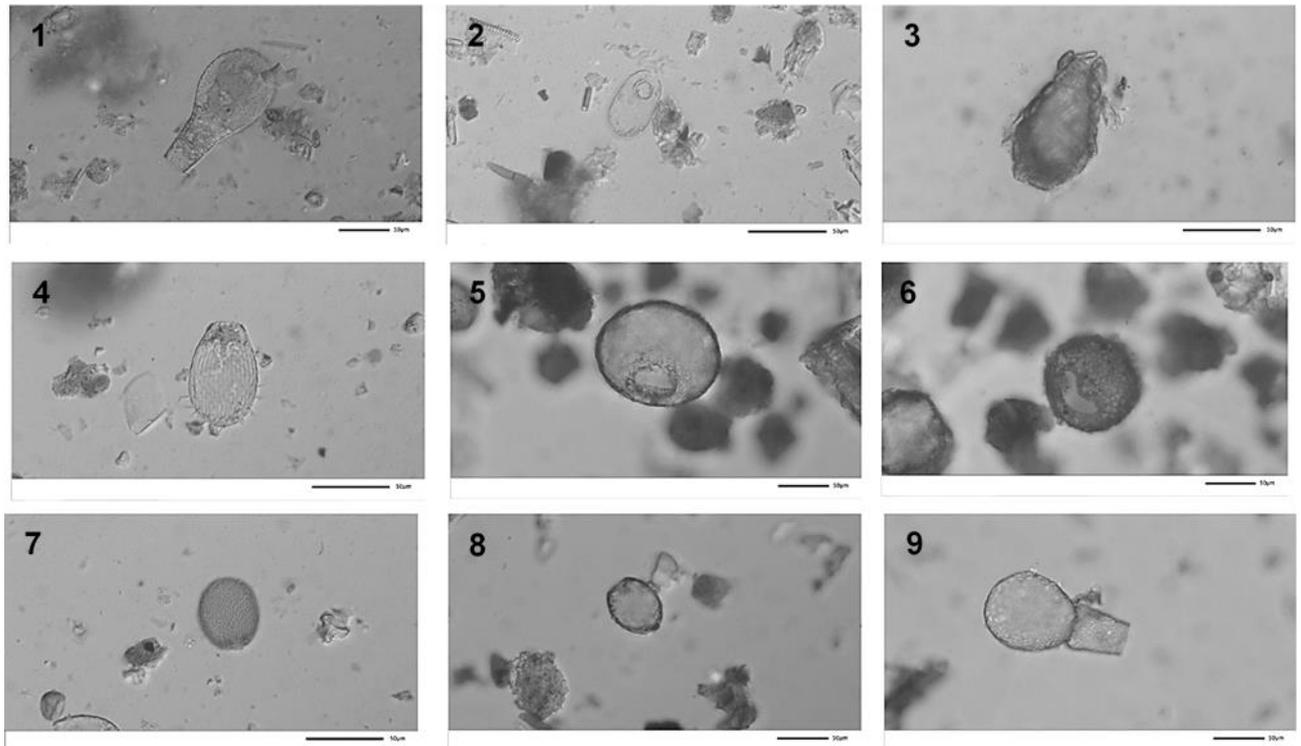


Figure 4.28 - Photographies de différentes espèces au microscope Nikon Eclipse 80i avec la caméra Jenoptik gryphax. 1 : *Padaungiella lageniformis* ; 2 : *Trinema complanatum* ; 3 : *Diffflugia bacillifera* ; 4 : *Euglypha strigosa* ; 5 : *Centropyxis cf. plagiostoma* ; 6 : *Plagiopyxis labiata* ; 7 : *Assulina muscorum* ; 8 : *Phryganella paradoxa* ; 9 : *Apodera vas*

## 4. Discussions

Les observations et les analyses statistiques réalisées ont été replacées dans le contexte géographique général, en comparant les bases de données actuelles et réanalysées, en précisant les apports des études morphométriques réalisées sur *Apodera vas* et l'apport potentiel des autres formes microscopiques observées dans les lames. Les affinités des amibes à thèque en fonction de l'environnement seront discutées dans le chapitre 5 : Caractérisation écologique des amibes à thèque sur l'archipel de Kerguelen.

### 4.1. Influence de l'environnement

De nombreuses études ont montré que les amibes à thèque étaient multi-proxy car leur présence et la diversité dépendent des facteurs environnementaux (Marcisz et al., 2020). Le nombre de paramètres pouvant influencer cette diversité est de plus en plus important (Sullivan and Booth, 2011). La précédente étude menée sur les amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981), a permis de montrer que la diversité spécifique différait en fonction de la teneur en eau et que la distribution de certaines espèces dépendait de la variabilité de la disponibilité en eau. La diversité est plus importante dans les zones situées à l'Ouest des Kerguelen qui sont soumises à des taux de précipitations plus importants qu'à l'Est. Ce résultat

confirme que les conditions climatiques affectent la diversité, tout comme le suggérait Louis Bonnet.

Dans cette étude, les individus du genre *Trinema*, dominé par l'espèce *Trinema lineare* semblent ubiquistes et sont présents sur une grande partie de l'archipel. De précédentes études ont également montré que cette espèce était dominante dans les environnements dans des tourbières de l'île d'Amsterdam, dans des environnements aquatiques du Groenland, dans les mousses de l'île de la Possession ou même encore dans les forêts allemandes (Heger et al., 2009; Ledeganck, 2003; Mattheeussen et al., 2005 ; Vincke, 2006; Wanner, 1991).

L'analyse des différents facteurs environnementaux de cette étude permet de mettre en avant des espèces indicatrices en fonction de la zone géographique notamment. Cependant, c'est une caractérisation de l'environnement indirecte car chaque zone de l'archipel est caractérisée par des variations locales de la végétation, de l'hygrométrie ou encore de l'aspect minéral ou organique. Le substrat présent sur l'archipel de Kerguelen dispose de caractéristiques spécifiques qui permettent aux plantes de se développer contrairement à d'autres endroits. Le développement de la végétation est essentiel et propice au développement des amibes à thèque. Ces variations peuvent potentiellement s'expliquer par les différences climatiques sur l'archipel, avec des précipitations plus intenses à l'Ouest (Frenot et al., 2006). Ces dernières influencent les types d'environnement et la végétation.

Chaque test d'espèces indicatrices a montré que différents facteurs peuvent influencer sur l'affinité écologique des amibes à thèque avec une influence importante de la nature géologique du substrat, du type d'environnement et de la teneur en eau notamment.

Les espèces indicatrices les plus fragiles (*e. g. Euglypha, Trinema*) sont que rarement inféodées à un environnement spécifique (Mitchell et al., 2008c).

## 4.2. Remise dans le contexte du Subantarctique

La présente étude vient compléter les études menées sur les amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen et s'ajoute aux 31 études réalisées sur les amibes à thèque sur les îles subantarctiques (Cf. Chapitre 1). Elle a permis d'identifier 107 espèces différentes réparties sur 101 échantillons. L'étude qui dénombrait le plus d'individus était une étude menée sur l'île de la Possession (Archipel de Crozet) avec 85 espèces décrites (Sofie Vincke et al., 2004c) .

Les premières études datant du début du XX<sup>ème</sup> siècle décrivaient très peu les caractéristiques environnementales et géographiques des échantillons. Cette nouvelle analyse dont la description des échantillons est riche, permet de mettre les études des amibes à thèque de l'archipel de Crozet et de l'archipel de Kerguelen au même niveau. Les espèces d'amibes à thèque principales retrouvées dans ces deux études sont les mêmes : *Trinema lineare*, *Trinema enchelys*, *Euglypha rotunda* et *Euglypha laevis*. Ce travail constitue un apport significatif qui vient compléter les bases de données existantes pour le subantarctique.

### **4.3. Comparaison des études menées sur les amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen**

Les différents protocoles et les différentes localisations de chaque étude des amibes à thèque sur l'archipel ne permettent malheureusement pas une comparaison précise et exhaustive. Les études du début du XX<sup>ème</sup> siècle (F. Richters, 1908; Richters, 1904; Vanhöffen, 1912) et l'étude de Bonnet (1981) ne sont présentées que de façon qualitative et la localisation n'est pas précise. Néanmoins, certaines différences sont notables. Le nombre d'espèces, initialement estimé à 8 espèces observées sur l'archipel, puis à 50 espèces en 1981, est aujourd'hui de 107 différentes. Cette valeur suit la logique décrite par Vincke (2007). Plus le nombre d'échantillons analysé est important (ici 101), plus le nombre d'espèces décrites est élevé. Ces résultats confirment que la comparaison entre différentes bases de données doit être réalisée avec circonspection en prenant en compte les différences de préparation des échantillons, et d'amélioration des observations et des analyses morphométriques.

Certaines espèces qui n'étaient pas décrites dans la publication ont été observées lors de la réanalyse, ce qui ré-évaluerait la richesse spécifique à 53. Dans son étude, Bonnet avait attribué des caractères écologiques à différentes espèces. Cette observation d'importance majeure est l'objet du Chapitre 5 à suivre.

### **4.4. Apport des autres formes microscopiques observées**

Les concentrations en diatomées diffèrent sur l'archipel et leur diversité est notamment dépendante de l'altitude (Gremmen et al., 2007). C'est sur la presqu'île de la Société de Géographie que la concentration est la moins importante et diffère des autres secteurs de l'archipel. Les zones dans lesquelles il y a le plus de diatomées sont très humides mais avec des eaux potentiellement plus stagnantes que dans la zone Nord-Ouest, permettant peut-être aux diatomées de se développer plus facilement.

## **5. Conclusions**

Les analyses actuelles effectuées sur les amibes à thèque ont permis de mettre en évidence 107 espèces différentes soit un total de 57 espèces de plus que celles décrites dans l'étude de Bonnet (1981). Une description détaillée de chaque espèce a été réalisée. La réanalyse des échantillons de Bonnet a permis de montrer l'impact de la méthode d'analyse utilisée avec une part plus importante de thèque dans les échantillons de 1972-1973 mais une diversité spécifique plus faible.

La diversité spécifique mesurée sur les échantillons est plus importante au Nord-Ouest-, sur la péninsule du Loranchet et la presqu'île de la Société de Géographie. Ceci met en avant l'indice de dominance qui est au contraire faible au Nord-Ouest et plus important à l'Est.

La base de données des amibes à thèque actuelle sur l'archipel de Kerguelen a permis de mettre en avant 107 espèces différentes. Les analyses complémentaires réalisées sur les sols sous-jacents ont permis de mieux comprendre le type d'environnement dans lesquels elles se développent. Des espèces indicatrices ont été déterminées en combinant l'ensemble des données à disposition. Elles ont révélé que certaines espèces ont des affinités plus ou moins

importantes avec l'environnement en fonction de la teneur en eau de l'échantillon, de la végétation dominante, du type d'environnement, du Carbone Organique Total, et de la nature géologique.

Les résultats obtenus valident l'utilisation des espèces indicatrices pour reconstituer les conditions environnementales et permettent donc de tester cette approche dans les études paléoclimatiques afin de retracer les conditions environnementales passées.

## 6. Remerciements

Les échantillons ont été réalisés grâce au soutien et à la logistique de l'Institut Polaire Français et aux membres du programme 1200 ENVIKER. Les analyses ont pu être financées grâce au projet EC2CO et au Campus de la Mer. Un grand merci à Marion Delattre, Sandra Ventalon, Romain Abraham pour leur aide technique, Monique Gentric pour son aide administrative ainsi que Viviane Bout-Roumazelles et Eric Armynot du Châtelet pour l'encadrement de ce projet.

## 7. Bibliographie

- Bonnet, L., 1981. Thécamoebiens (Rhizopoda testacea) (Bulletin du Comité National Français des Recherches Antarctiques).
- Bonnet, L., 1953. Contribution à l'étude des rhizopodes testacés de la région d'Orédon (Hautes-Pyrénées). Bulletin Soc. Hist. Nat. Toulouse.
- Bourrelly, P., Couté, A., Thérézien, Y., 1978. Algues d'eau douce des îles Kerguelen et Crozet: Avec 2 tableaux dans le texte. SIL Proceedings, 1922-2010 20, 2347-2350. <https://doi.org/10.1080/03680770.1977.11896876>
- Cáceres, M.D., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. Ecology 90, 3566-3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- Chardez, D., 1967. Histoire naturelle des Protozoaires Thécamoebiens. Première partie. Les naturalistes belges 484-588.
- Charman, D.J., Hendon, D., Woodland, W.A., 2000. The identification of testate amoebae (Protozoa : Rhizopoda) in peats, in: Technical Guide, Quaternary Research Association.
- Dufrene, M., Legendre, P., 1997. Species Assemblages and Indicator Species : The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. Ecological Monographs 345-366.
- Frenot, Y., Lebouvier, M., Gloaguen, J.-C., Hennion, F., Vernon, P., Chapuis, J.-L., 2006. Impact des changements climatiques et de la fréquentation humaine sur la biodiversité des îles subantarctiques françaises. *belgeo* 363-372. <https://doi.org/10.4000/belgeo.12097>
- Gremmen, N.J.M., van de Vijver, B., Frenot, Y., Lebouvier, M., 2007. Distribution of moss-inhabiting diatoms along an altitudinal gradient at sub-Antarctic Îles Kerguelen. Antarctic Science 19, 17-24. <https://doi.org/10.1017/S0954102007000041>

- Grospietsch, T., 1961. Beitrag zur ökologie der testaceen rhizopoden von Marion Island. pp. 411–423.
- Grospietsch, T., 1958. Wechseltierchen (Rhizopoden).
- Hausser, J., Strimmer, K., 2022. Package 'entropy' : Estimation of Entropy, Mutual Information and Related Quantities. R package version 1.2.1.
- Leidy, J.M.D., 1879. Fresh-water Rhizopods of North America (United States Geological Survey of the Territories).
- Marcisz, K., Kołaczek, P., Gałka, M., Diaconu, A.-C., Lamentowicz, M., 2020. Exceptional hydrological stability of a Sphagnum-dominated peatland over the late Holocene. *Quaternary Science Reviews* 231, 106180. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106180>
- Mitchell, E.A.D., Payne, R.J., Lamentowicz, M., 2008. Potential implications of differential preservation of testate amoeba shells for paleoenvironmental reconstruction in peatlands. *J Paleolimnol* 40, 603–618. <https://doi.org/10.1007/s10933-007-9185-z>
- Ogden, C.G., Hedley, R.H., 1980. An atlas of freshwater testate amoebae, British Museum (Natural history) Oxford University press.
- Penard, E., 1913. Rhizopodes d'eau douce. Deuxième expédition française 1908-1910, commandée par le Dr. Jean Charcot 30.
- Penard, E., 1902. Faune rhizopodique du bassin du Léman .. 718.
- Richters, F., 1908. Die fauna der moosrasen des Gaussbergs und einiger südlicher Inseln. *Deutsche Südpolar Exp., 1901-1903.* <https://doi.org/10.5962/bhl.title.2166>
- Richters, F., 1904. Vorläufiger Bericht über die antarktische Moosfauna, Verhandlungen der Deutschen Zool.
- Smith, H.G., 1975. Protozoaires terricoles de l'île de Possession. *Revue Ecologie, Biologie, Sol* 2, 523–530.
- Smith, H.G., Headland, 1983. Population ecology of soil testate rhizopods on the subantarctic island of South Georgia.
- Sullivan, M.E., Booth, R.K., 2011. The Potential Influence of Short-term Environmental Variability on the Composition of Testate Amoeba Communities in Sphagnum Peatlands. *Microb Ecol* 62, 80–93. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9875-y>
- Travé, J.-L., 1977. Recherches sur les Microarthropodes Terrestres de l'Archipel de Kerguelen - Etude quantitative globale. Proc. of the third Symposium on antarctic Biology, Adaptation within antarctic Ecosystems.
- Vanhöffen, E., 1912. Tiere und Pflanzen der Heard-Insel. *Deutsche Südpolar Exp., 1901-1903.*
- Vincke, S., 2006. Diversity and ecology of the testate amoebae fauna of Île de la Possession (Crozet Archipelago, sub-Antarctica). Antwerpen, Anvers.
- Vincke, S., Ledeganck, P., Beyens, L., Van De Vijver, B., 2004a. Soil testate amoebae from sub-Antarctic Îles Crozet. *Antarctic science* 16, 165–174. <https://doi.org/10.1017/S0954102004001993>
- Vincke, S., van de Vijver, B., Mattheeussen, R., Beyens, L., 2004b. Freshwater Testate Amoebae Communities from Île de la Possession, Crozet Archipelago, Subantarctica. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36, 584–590. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2004\)036\[0584:FTACFL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2004)036[0584:FTACFL]2.0.CO;2)

Whittle, A., Amesbury, M.J., Charman, D.J., Hodgson, D.A., Perren, B.B., Roberts, S.J., Gallego-Sala, A.V., 2019. Salt-Enrichment Impact on Biomass Production in a Natural Population of Peatland Dwelling Arcellinida and Euglyphida (Testate Amoebae). *Microb Ecol* 78, 534–538. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1296-8>

**Chapitre 5 :**  
**Effets de l'environnement sur la**  
**morphométrie d'une espèce emblématique**  
**de l'Hémisphère Sud :**  
***Apodera vas* (Certes, 1889)**

**Herlédan, M.<sup>1</sup>, Bout-Roumazeilles, V.<sup>1</sup>, Mitchell E.A.D.<sup>2</sup>, Armynot  
du Châtelet, E.<sup>1</sup>**

- 2. Univ. Lille, CNRS, Univ. Littoral Côte d'Opale, IRD, UMR 8187, LOG, Laboratoire  
d'Océanologie et de Géosciences, F - 59 000 Lille, France**
- 3. Univ. Neuchâtel, Laboratoire de Biologie du Sol, Neuchâtel, Suisse**



# 1. Introduction

L'archipel de Kerguelen est localisé dans la région subantarctique, au Sud de l'Océan Indien, à 1950 km des côtes de l'Antarctique. Il fait partie de la réserve naturelle des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). De formation volcanique, le climat qui y règne est de type océanique, froid et avec un vent d'ouest. Cet archipel abrite de nombreuses espèces végétales et animales spécifiques, capables de vivre dans de telles conditions. On y retrouve notamment les amibes à thèque.

Les amibes à thèque sont des organismes unicellulaires et sont présentes partout dans le monde. Elles s'épanouissent dans des environnements humides, notamment dans les mousses qui forment la végétation principale de l'archipel de Kerguelen. Elles sont plus représentées dans l'Hémisphère Nord du fait du nombre d'études plus important. Sur l'archipel de Kerguelen, on les retrouve également dans les coussins d'*Azorella selago*.

*Apodera vas* (anciennement *Nebela vas*) est une espèce emblématique d'amibe à thèque car contrairement aux autres amibes à thèque, cette espèce est inféodée essentiellement à l'hémisphère Sud, et plus sporadiquement jusqu'au tropique du Cancer (Hawaï, Népal, Amérique Centrale) (H.G. Smith and Wilkinson, 2007). Dans la région subantarctique, elle est décrite dans les îles Falkland (Richters, 1908a), en Géorgie du Sud (Beyens and Chardez, 1995; Smith, 1982; Smith and Headlan, 1983; S. Vincke et al., 2006), sur Isla de los Estados, sur l'île Saint Paul et l'île Amsterdam (F Richters, 1908a, 1908b, 1908c; Richters, 1907), l'île de la Possession (S. Vincke et al., 2006, 2004a, 2004b, 2004c), sur l'île Marion (von Grospietsch, 1971; A. Whittle et al., 2019), l'île Macquarie (E Penard, 1911) et l'île Ross (Murray, 1910, Penard, 1911). Sur l'archipel de Kerguelen, *Apodera vas* n'a été décrite que par Bonnet (L. Bonnet, 1981) à partir d'un échantillonnage réalisé par Travé pour une étude des microarthropodes (1976a, 1976b). *Apodera vas* n'avait pas été observée par Richters lors des premières observations (1907).

L'espèce est caractérisée par 2 sous unités, le corps et le col, qui sont séparés par une encolure bien marquée. Le corps est de forme subsphérique à ellipsoïdale, comprimé latéralement. La morphologie du corps évolue depuis une forme pyramidale dans la continuité du corps jusqu'à un aspect tubulaire comprimé latéralement. Le pseudostome (ouverture) peut être légèrement arqué. La thèque est composée d'idiosomes d'euglyphides (autres amibes à thèque) collectés ou prédatés.

*Apodera vas* a été décrite à l'origine par le naturaliste français de la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle Adrien Certes comme *Nebela vas* (Certes, 1889) à partir de matériel collecté sur l'île Hoste (Terre de Feu, Chili). L'espèce *Apodera vas* est décrite avec une large plasticité phénotypique, ce qui conduit à classer les individus jusqu'à 3 morphotypes (Zapata and Fernandez, 2011), avec au moins 2 sous-espèces (von Grospietsch, 1971). C'est à partir de 12 échantillons collectés sur l'île Marion qu'ont été décrites les sous-espèces *Nebela vas var. longicollis* et *Nebela vas var. obliqua* avec la morphologie du col plus allongé ou oblique par rapport aux *Nebela vas* précédemment décrites.

Vu la géographie complexe de l'archipel de Kerguelen, avec une surface variée et vu le peu de description de l'espèce dans cette zone, l'objectif de l'étude est, sur la base d'une forte hétérogénéité spatiale des environnements de l'archipel de Kerguelen, d'établir la distribution géographique des occurrences des individus de *Apodera vas* et de mettre en évidence la variabilité morphologique en la liant aux caractéristiques du milieu.

## 2. Matériel et méthodes

### Morphométrie d'*Apodera vas*

Trois campagnes de terrain ont permis de collecter des échantillons dédiés à l'observation des amibes à thèque : la campagne historique menée par Travé en 1972 et analysée et publiée en 1981 par Bonnet (L. Bonnet, 1981) puis les 2 campagnes de terrain du programme IPEV1200 Enviker en 2019 (KER19) et 2021 (KER21). Parmi tous les échantillons collectés, 188 ont été traités : 63 de 1972, 113 de 2019 et 12 de 2021. Les techniques de préparation utilisées en 1972 et pour les échantillons plus récents sont similaires. La préparation est décrite par Booth et al (2010). Après un tamisage à 150 $\mu$ m pour éliminer les particules les plus grossières, la fraction fine est montée entre lames et lamelles puis observée au microscope avec un grossissement de 200 à de 400x.

Les individus sont mesurés, couchés sur le côté comprimé. Pour chaque individu, 6 mesures sont réalisées (Figure 5.1). Pour la campagne de 1972, les échantillons avaient été isolés par Lucien Bonnet et déposés au Muséum d'Histoire Naturelle de Genève. Les échantillons ont été de nouveau observés et photographiés avec le microscope Nikon Eclipse 80i associé à une caméra Jenoptik gryphax. Les images sont ensuite traitées pour les mesures à l'aide du logiciel de traitement d'images ImageJ (Schneider et al., 2012). Pour les campagnes récentes nous avons utilisé un microscope Olympus BX61 associé à une caméra SPOT. Les images des individus obtenues sont analysées à l'aide du logiciel ImageJ préalablement calibré avec les grossissements des objectifs du microscope.

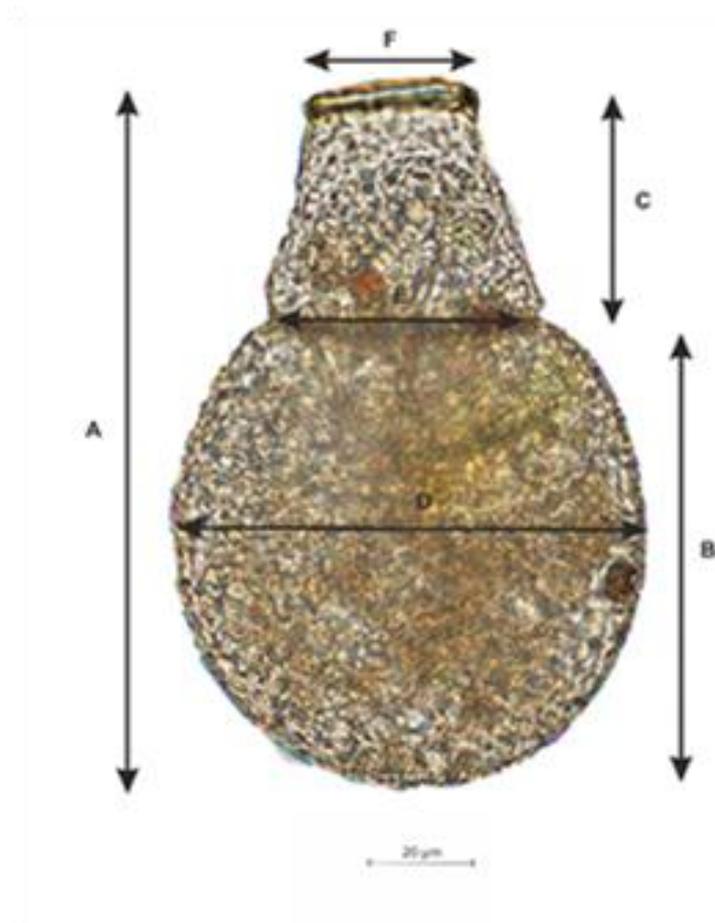


Figure 5.1 - Mesures réalisées sur les individus d'*Apodera vas* : A : Longueur totale de la thèque ; B : Longueur du corps ; C : Longueur du col ; D : largeur du corps ; E : Largeur du col ; F : Largeur du pseudostome.

Trois paramètres descriptifs sont utilisés pour la caractérisation de l'environnement des individus d'*Apodera vas* :

- **Biotope** : Sept classes d'environnement sont utilisées. Ils correspondent aux environnements définis par Bonnet et réutilisés pour une intercomparaison entre les 2 périodes d'échantillonnage : Cyanophycées dans une source chaude 60°C, Fougères saxicoles, Lichens saxicoles, Mousses halophiles, Mousses saxicoles, Mousses sur sol dégradé, Mousses sur sol non dégradé, Mousses sur sol hydromorphe dégradé, Mousses sur sol hydromorphe non dégradé, Mousses sur sols steppiques, Phanérogames non saxicoles, Phanérogames sur rochers. Les phanérogames sur rochers comportent les coussins et substrat dominé par les *Azorella selago*.
- **Position géographique** : La localisation géographique des spécimens est également utilisée comme descripteur. En fonction des échantillons, 8 origines géographiques sont définies : Rallier du Baty, presqu'île de la Société de Géographie, Loranchet Nord et Sud, Golfe du Morbihan, Plateau Central Ouest, Courbet Ouest et Ronarc'h (Figure 5.4
- **Température du sol** : La température au moment du prélèvement est ponctuelle et non représentative des conditions de températures annuelles et de leurs variations saisonnières et interannuelles. Ainsi, la température du sol des stations de mesures d'occurrence d'*Apodera vas* est estimée à partir de données satellitaires extraites de la mission MODIS de la NASA (<https://modis.gsfc.nasa.gov/>, Wan 2002, 2004). Le satellite MODIS Terra observe la Terre sur 36 bandes spectrales. Le produit *Land Surface Temperature* (LST) est calculé à partir de la radiance des bandes 31 et 32 dans des

longueurs d'ondes de l'infrarouge thermique de 11.03  $\mu\text{m}$  et 12.02  $\mu\text{m}$  respectivement. Le produit MOD11A2 Version 6.1 est acquis avec une résolution spatiale de 1km/pixel avec une moyenne sur 8 jours. Ne pas utiliser les données quotidiennes permet d'augmenter les chances d'obtenir des données de température lorsque le risque de présence de nuages est important dans un archipel tel que celui de Kerguelen. Sur la période de janvier 2002 à décembre 2021, 920 images ont été acquises à raison de 46 par année (Figure 5.2). Seules les données diurnes sont traitées. Les données de températures sont converties du facteur d'échelle 0.02 et recalculées de température en degrés Kelvin en degrés Celsius. Pour chaque point d'analyse d'*Apodera vas*, les données sont extraites sur toute la série temporelle. Pour chaque point, on calcule ensuite la température moyenne et la variabilité mensuelle

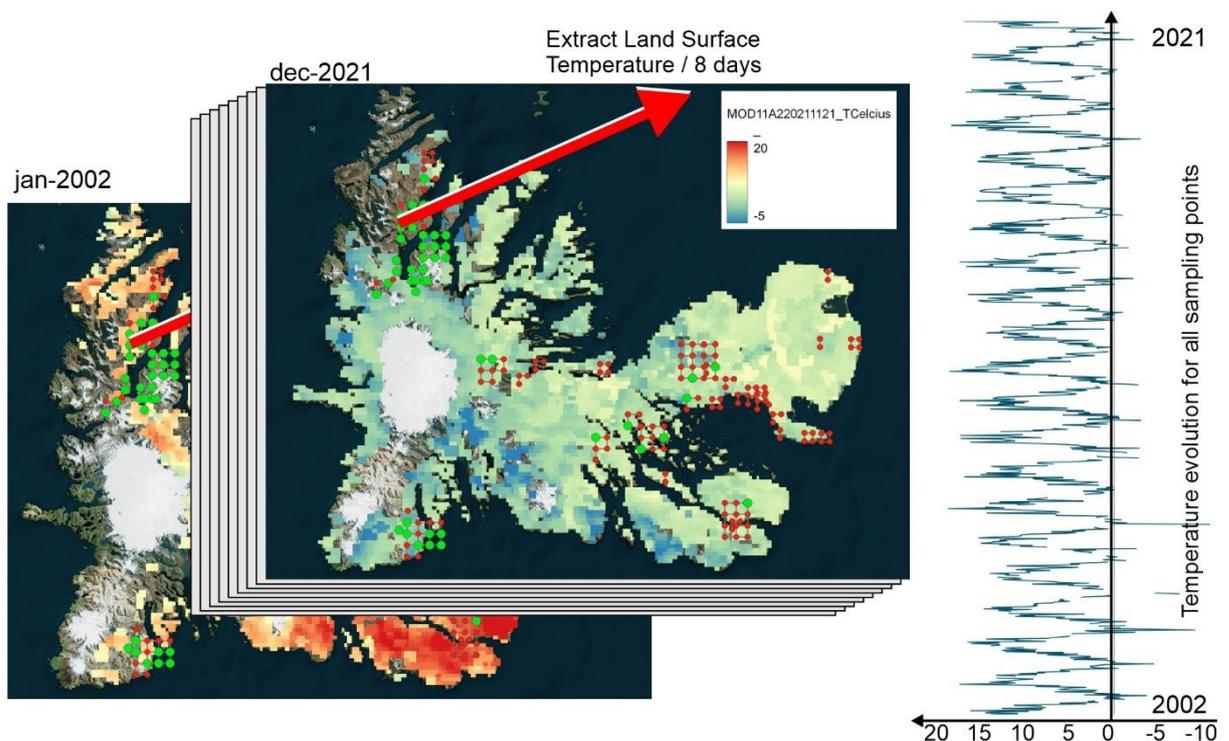


Figure 5.2 - Protocole d'acquisition des données de Land Surface Temperature (LST) à partir de mesures du satellite MODIS Terra. Sur chaque point, 920 mesures sont collectées et analysées en termes de température moyennes et de variabilité saisonnière.

Les présentations sous la forme de boîtes à moustaches et de boîtes à moustaches doubles sont utilisées pour mettre en évidence les hétérogénéités morphologiques et spatiales. Des analyses hiérarchiques sont réalisées à partir des analyses morphométriques afin de segmenter les populations d'individus. La distance euclidienne a été utilisée ainsi que la méthode d'amalgamation de Ward qui a pour intérêt de forcer la segmentation en groupes homogènes. Afin de tester la sensibilité à la segmentation en plusieurs sous-espèces, une analyse discriminante a été réalisée à partir des 6 paramètres morphométriques. 20% de la base de données, sélectionnée de manière aléatoire, est laissée de côté pour constituer des données test, pendant que les 80% restant sont utilisés pour construire le modèle. Le test de robustesse est réalisé 500x pour comparer la distribution réalisée de manière non supervisée (clustering) et le modèle de distribution.

La variabilité géographique des individus d'*Apodera vas* et des échantillons sont présentés à l'aide du logiciel QGIS (3.18.3-Zürich). La comparaison morphologique entre les individus est réalisée avec le logiciel R (R Core Team, 2022) ainsi que les bibliothèques *e1071* (Meyer et al., 2017), *heatmap* (Kolde, 2019), *ggplot2* (Wickham, 2009), *factoextra* (Kassambara and Mundt, 2017), *ggpubr* (Kassambara, 2020), *tidyverse* (Wickham, 2017), *caret* (Kuhn, 2008), *boxplotdbl* (Tomizono, 2022).

### 3. Résultats

#### Localisation des échantillons présence/absence

Quarante échantillons sur les 188 analysés ont livré des spécimens d'*Apodera vas* (13 échantillons collectés en 1972, 25 collectés en 2019 et 2 collectés en 2021) (Figure 5.3). Dans ces échantillons, 172 spécimens ont été mesurés (51 de la campagne de 1972, 113 de la campagne de 2019 et 8 de la campagne de 2021 (Figure 5.4).

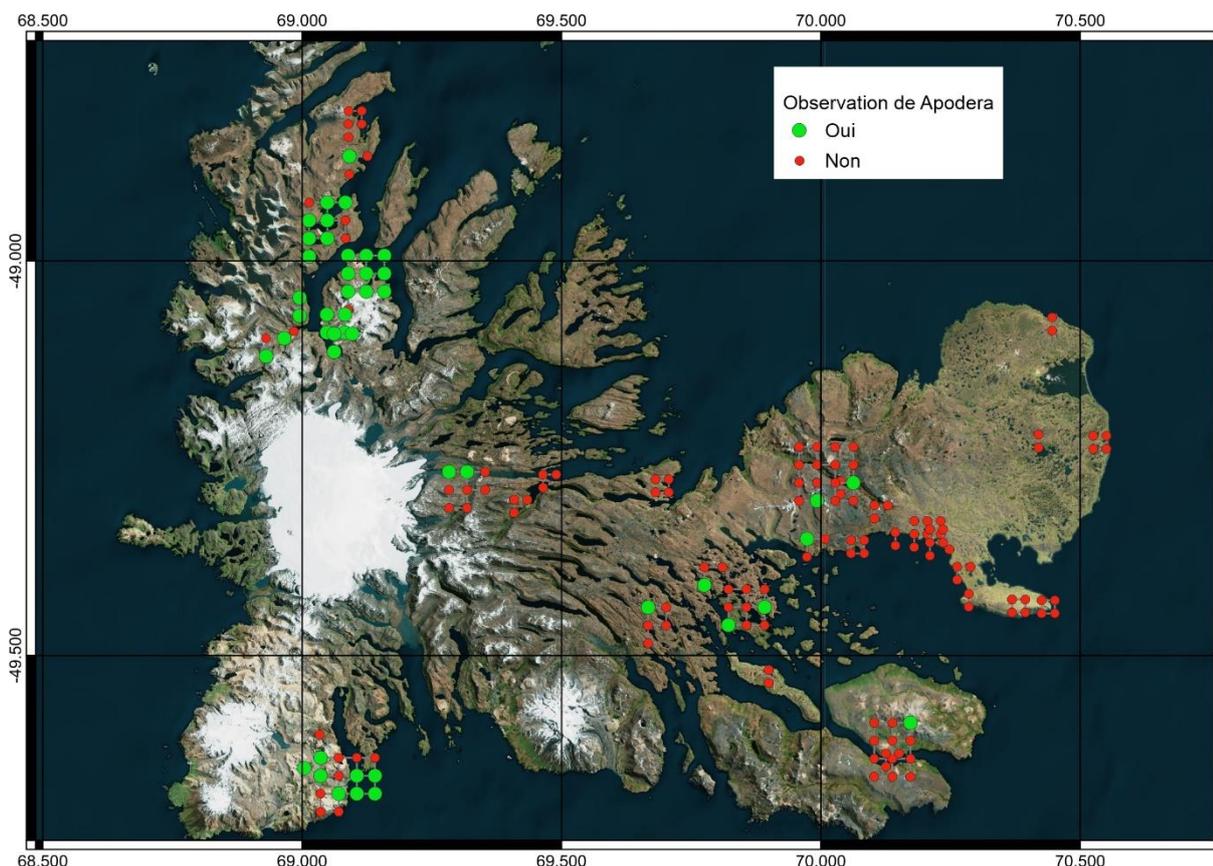


Figure 5.3 - Occurrence d'*Apodera vas* dans les échantillons collectés et traités.

Proportionnellement, et quelle que soit l'année de prélèvements, les d'échantillons situés à l'Ouest de l'archipel qu'à l'Est présentent plus d'*Apodera vas* (Figure 5.4).

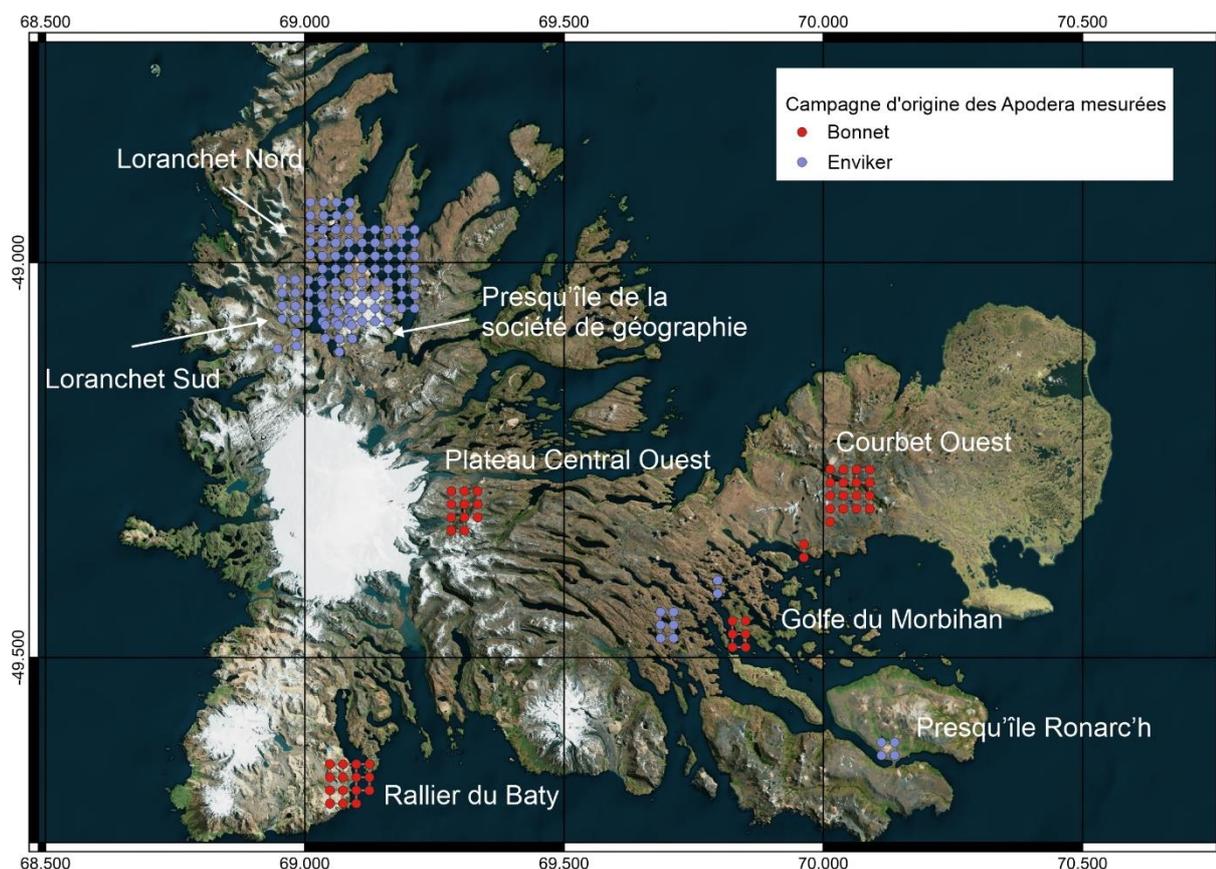


Figure 5.4 - Distribution d'Apodera vas sur l'archipel de Kerguelen avec une distinction entre les occurrences de 1972 et de 2019-2021 (Programme IPEV 1200 ENVIKER).

### Variabilité morphologique

Les individus d'*Apodera vas* présentent une grande variabilité morphologique (Figure 5.5). Toutes les mesures peuvent varier du simple au double entre les petits et les grands individus (Tableau 5.1).

Une analyse non supervisée permet de distinguer 3 groupes morphologiquement homogènes malgré la très grande continuité des données (Figure 5.7). Le cluster 2 regroupe les individus les plus petits, le groupe 3 regroupe les individus les plus grands et le groupe 1 les individus de classes intermédiaires (Figure 5.8). Ces 3 clusters peuvent être assimilés à trois morphotypes. Néanmoins, les limites restent peu marquées avec un continuum tout au long des gammes de tailles.

Aucune différence de mesure n'existe entre la population issue de la campagne de 1972 et des campagnes plus récentes, excepté pour la largeur à la base du col, plus petite pour la campagne plus ancienne (Figure 5.6).

Tableau 5.1 - Distribution des mesures sur les individus mesurés d'*Apodera vas*

	Longueur totale	Largeur corps	Longueur corps	Largeur pseudostome	Largeur base du col	Largeur col
<b>Min</b>	<b>110</b>	<b>66</b>	<b>73</b>	<b>16</b>	<b>32</b>	<b>32</b>
<b>Max</b>	<b>198</b>	<b>135</b>	<b>135</b>	<b>58</b>	<b>85</b>	<b>69</b>
<b>Moyenne</b>	<b>155</b>	<b>96</b>	<b>105</b>	<b>33</b>	<b>52</b>	<b>50</b>
Médiane	154	94	104	32	50	50

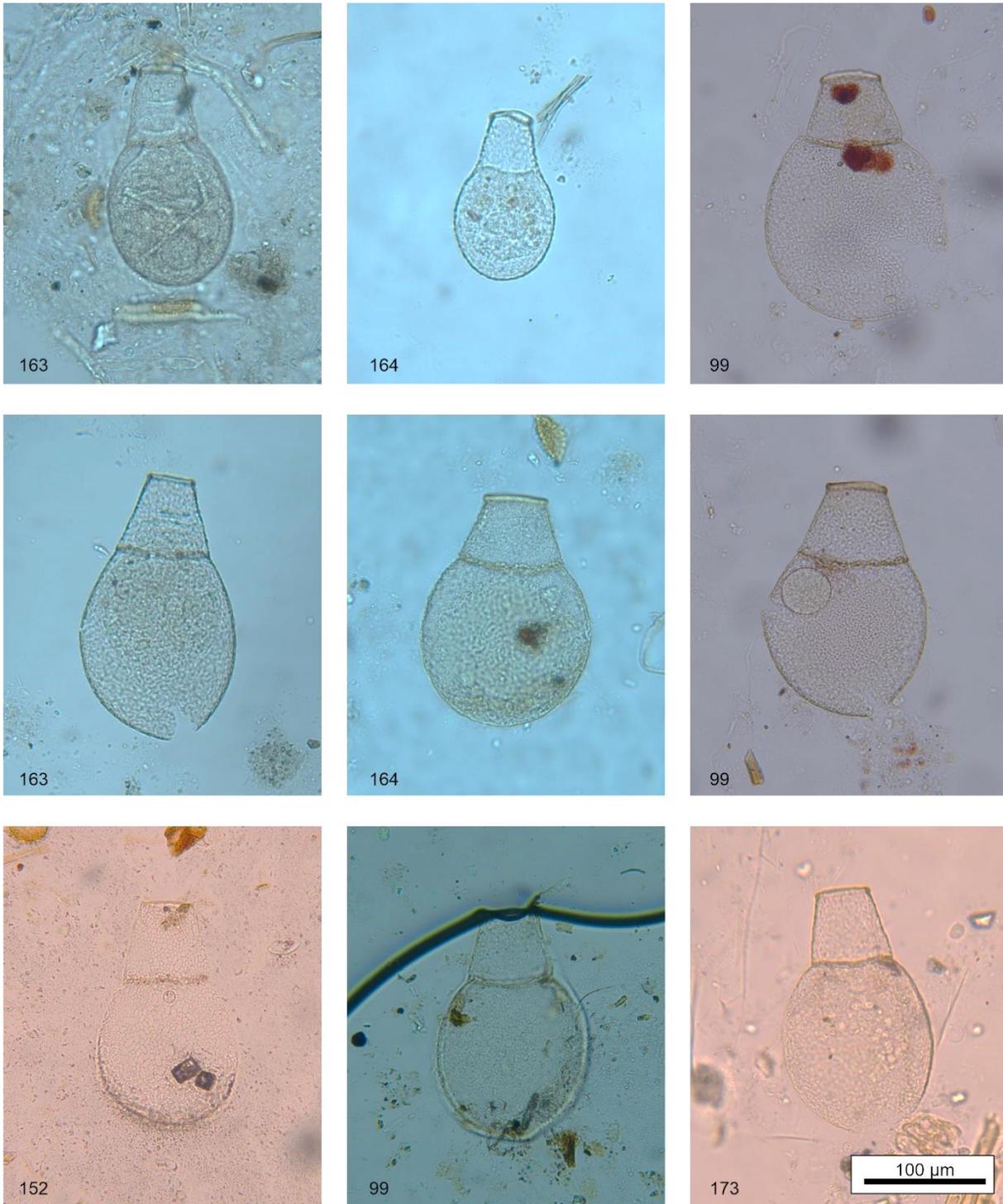


Figure 5.5 - Individus d'Apodera vas montrant une grande variabilité morphologique, autant pour la longueur que pour la morphologie du col. L'échelle est la même pour tous les individus présentés. Le numéro des échantillons est donné sur les images.

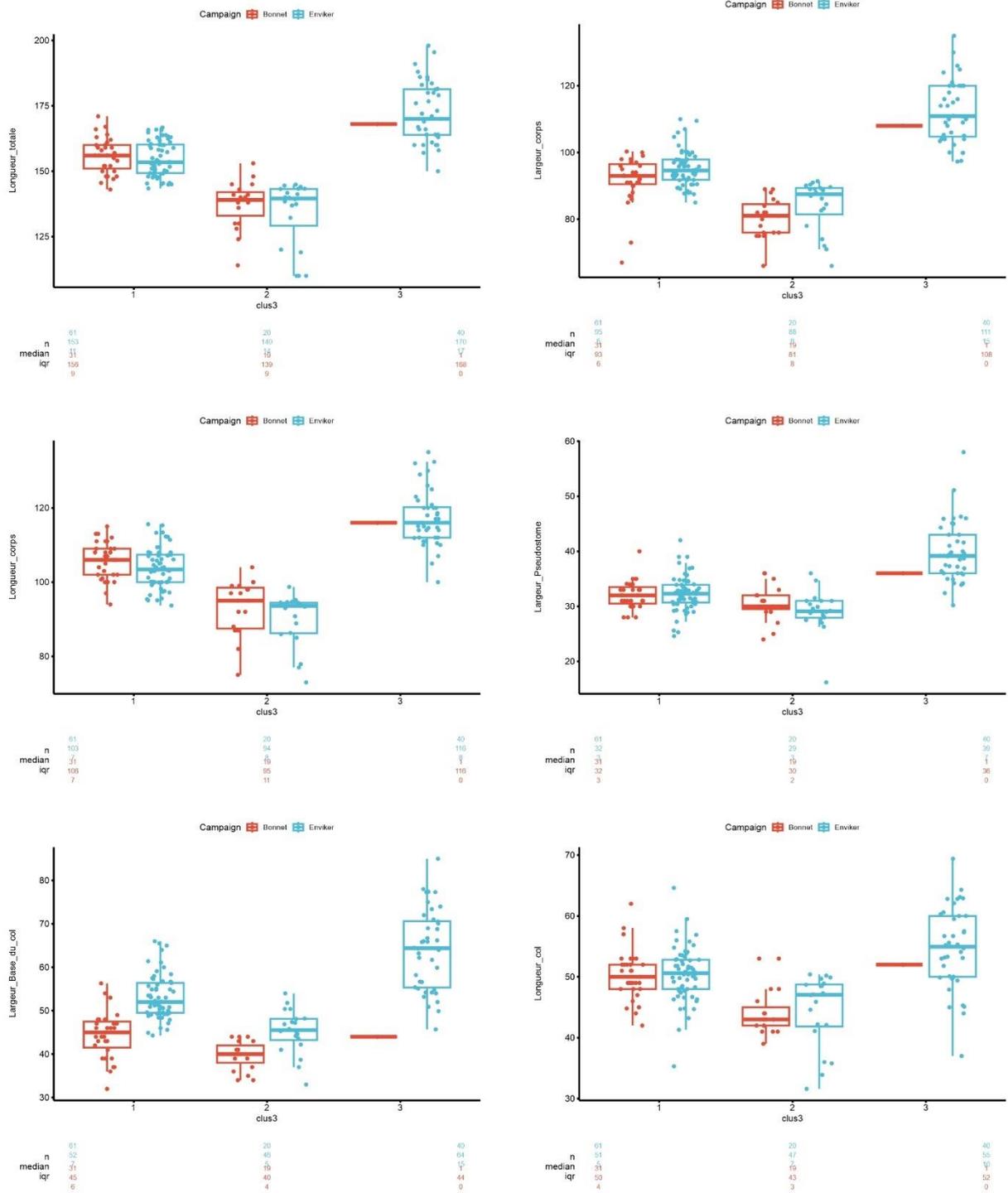


Figure 5.6 - Détails des mesures réalisées sur les populations d'Apodera vas. Les données issues de la campagne de 1972 sont indiquées en rouge. Les données issues des campagnes de 2019 et 2022 sont indiquées en bleu.



Figure 5.7 - Premier plan factoriel issu de l'analyse en composantes principales réalisée sur les données de morphologie sur Apodera vas. Les 3 groupes issus de l'analyse non supervisée (clustering) sont présentés.

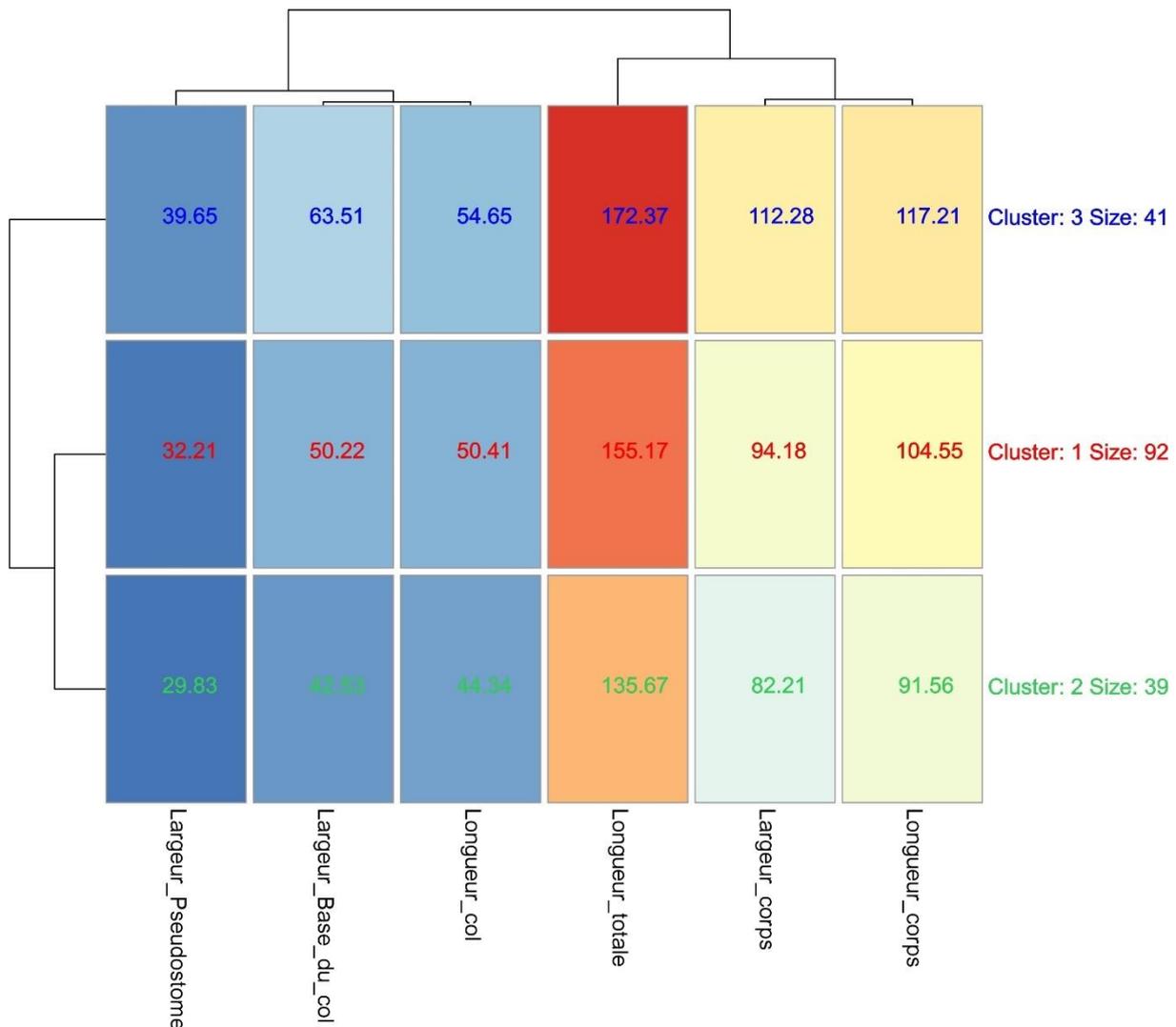


Figure 5.8 - Distribution moyenne sur les 6 paramètres pour les individus d'*Apodera vas* regroupés dans 3 clusters issus d'une analyse hiérarchique non supervisée.

### Vérification du découpage par analyse discriminante

Afin de vérifier la robustesse du modèle de découpage en 3 morphotypes, 139 spécimens (80%) sur les 172 sont sélectionnés de manière aléatoire afin de définir un modèle prédictif sur la base d'une LDA. Les 20% restant servent de validation du test. Après 500 essais successifs, on estime que les 3 morphotypes sont bien caractérisés en moyenne à 89.6% (médiane de 90.9%). Lorsqu'il y a une mauvaise estimation, c'est uniquement une assimilation des morphotypes 1 et 2 ou des morphotypes 2 et 3, mais jamais des morphotypes 1 et 3.

### Paramètres forçant sur les morphotypes

**Effet de l'origine géographique** - Les deux paramètres les plus discriminants entre les 3 morphotypes sont la longueur totale et la largeur du corps. Replacés sur un graphique en double boîte à moustache, on distingue le morphotype 3 avec les plus grandes mesures opposées au groupe 2 avec les plus petites mesures. Les valeurs extrêmes chevauchent le panel de tailles du morpho-groupe 1 (Figure 5.9). Ces 3 morphotypes n'ont pas de réalité géographique mis à part les individus mesurés sur Rallier du Baty toujours plus petits et ceux

mesurés sur la péninsule Ronarc'h toujours plus grands (Figure 5.10). Toutes autres gammes de tailles sont visibles dans toutes les autres unités géographiques.

**Effet du biotope** - En revanche, il est possible d'affirmer que les individus les plus grands se développent dans les sols hydromorphes ou les mousses sur un sol bien établis et non dégradé (Figure 5.11). Les individus les plus petits sont collectés dans les phanérogames sur rochers et les sols steppiques.

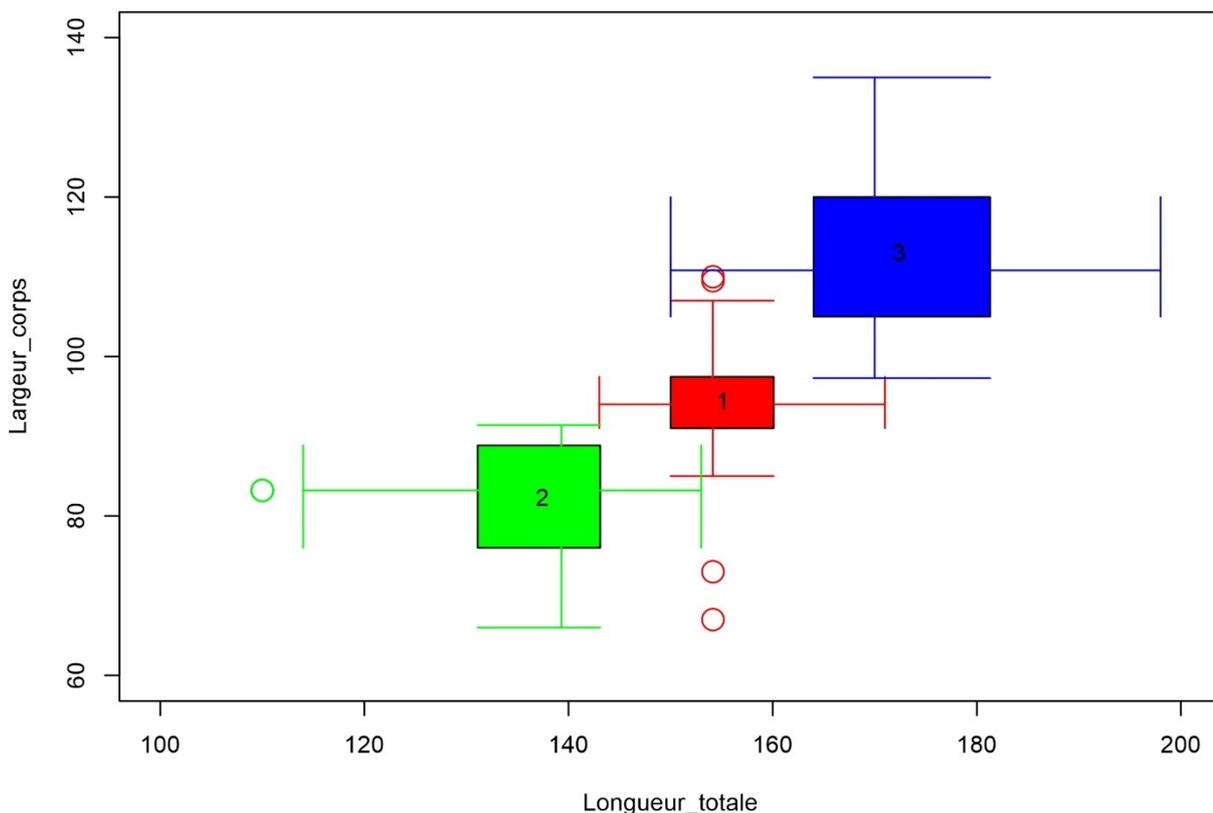


Figure 5.9 - Représentation graphique des gammes de tailles de la longueur totale et de la largeur des corps d'Apodera vas. Les individus sont regroupés par cluster.

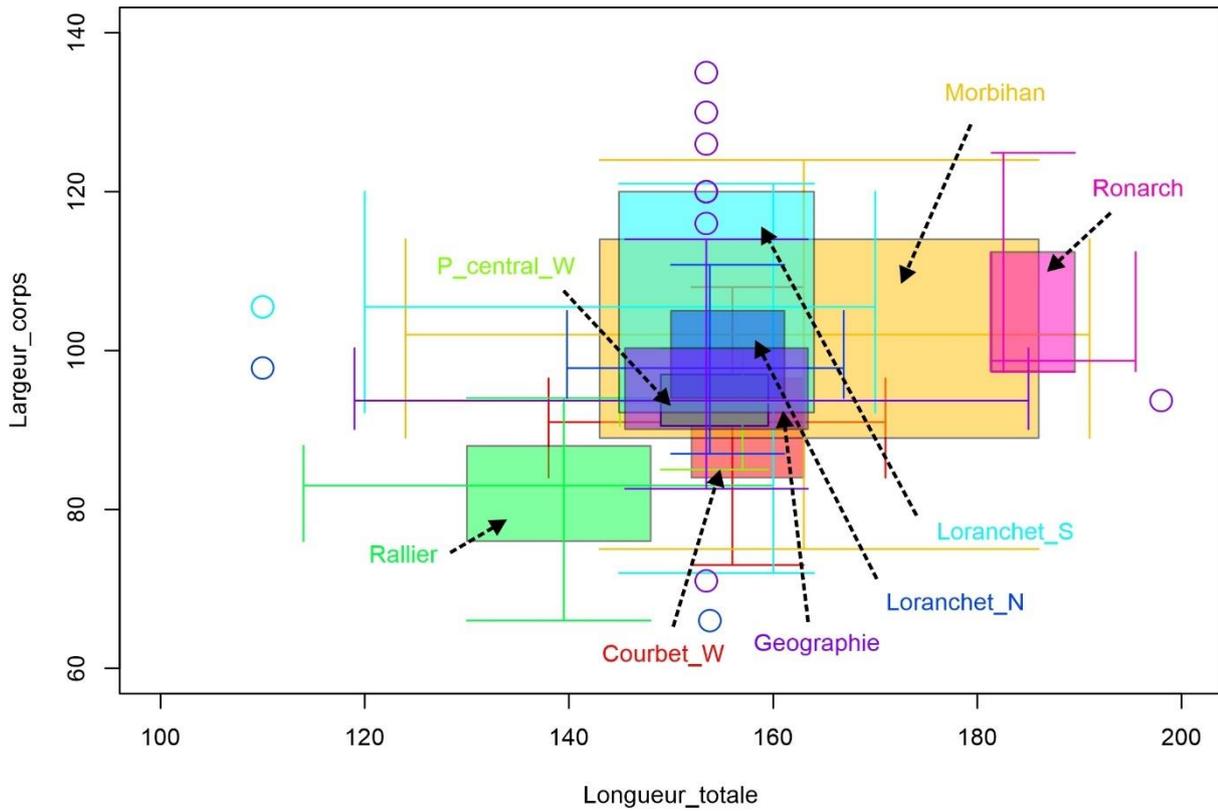


Figure 5.10 - Distribution des individus d'Apodera vas, présenté en fonction des tailles de longueur totale et de largeur de corps et groupés en fonction des origines géographiques.

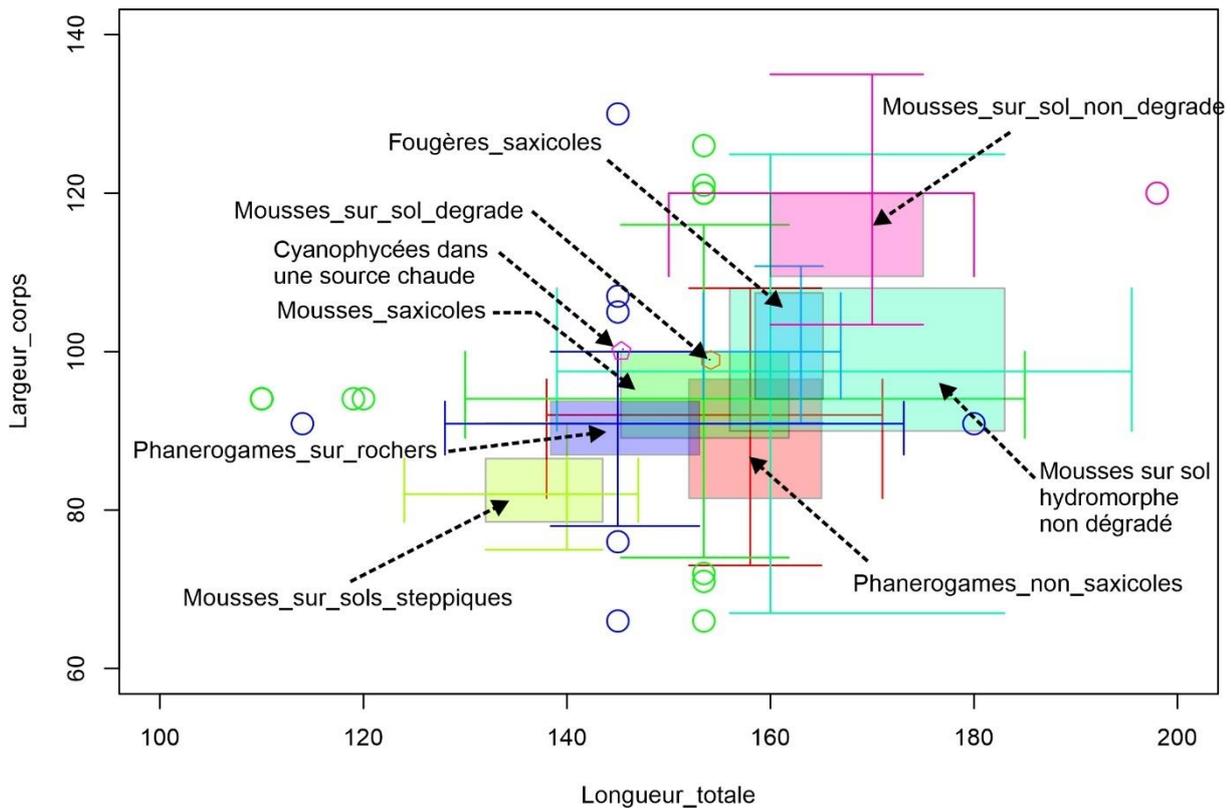


Figure 5.11 - Distribution des individus de l'espèce Apodera vas, regroupés en fonction des tailles de longueur totale et de largeur de corps et groupés en fonction des substrats dans lesquels ils ont été collectés.

**Effet de la température du sol** - L'archipel de Kerguelen présente une couverture nuageuse fréquente qui même avec des données sur 8 jours ne permet pas un jeu complet de données de LST sur les régions Ouest (Figure 5.12). Le masque employé par la NASA pour fournir le produit ne permet pas également de récupérer quelques températures dans des échantillons trop proches de côtes (les points rouges dans la Figure 5.12).

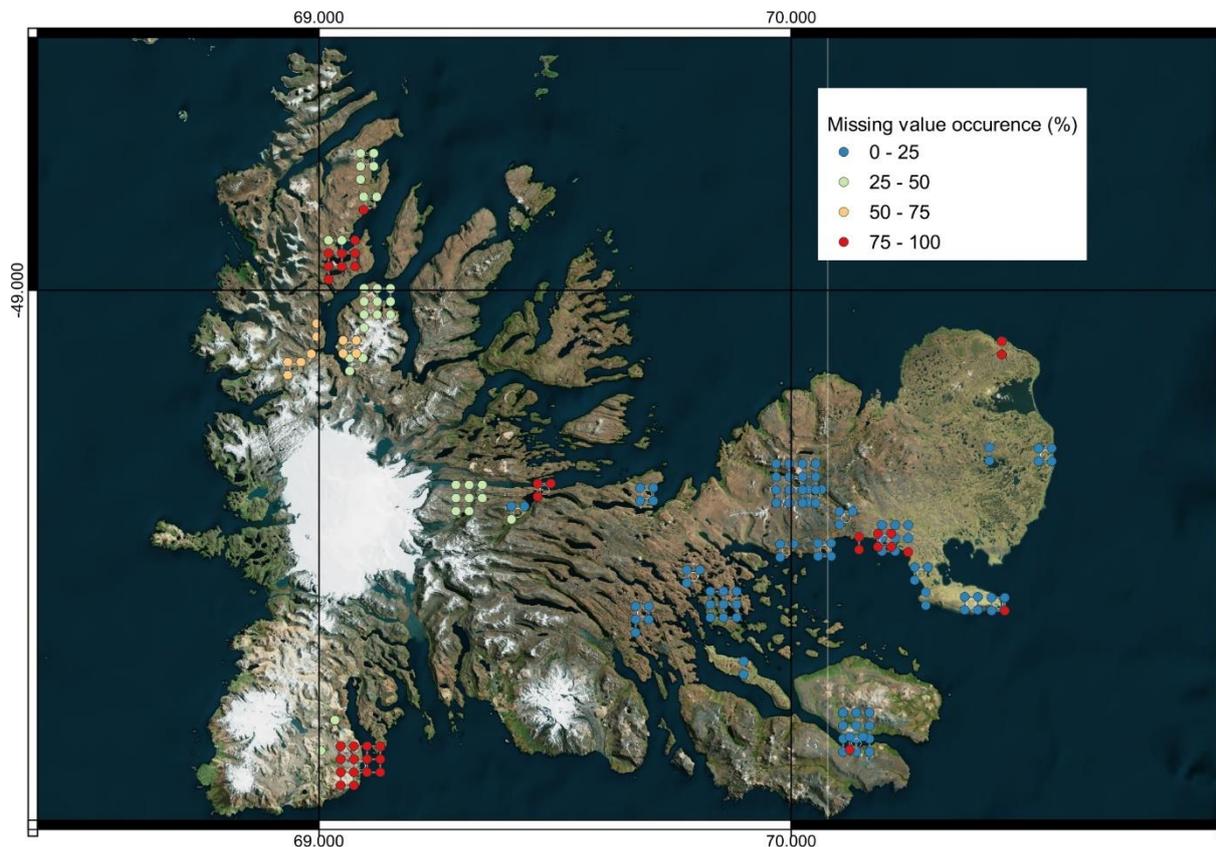


Figure 5.12 - Taux de valeurs manquantes des données de LST MODIS sur la période de 20 ans

Sur les données présentes, en moyenne, les LST d'été (janvier, février, décembre) sont différentes entre les localisations pour lesquels on trouve *A. vas* et les points pour lesquels on ne trouve pas *A. vas* (Welch Two Sample t-test avec  $p\text{-value}=0.0014$ ). En revanche les températures d'hivers ne sont pas en moyenne différentes (Welch Two Sample t-test avec  $p\text{-value}=0.415$ ). Les variations de températures (Espace interquartile Q1-Q3) mensuelles sont plus marquées pour les localisations dans lesquelles *A. vas* est observée (Figure 5.13).

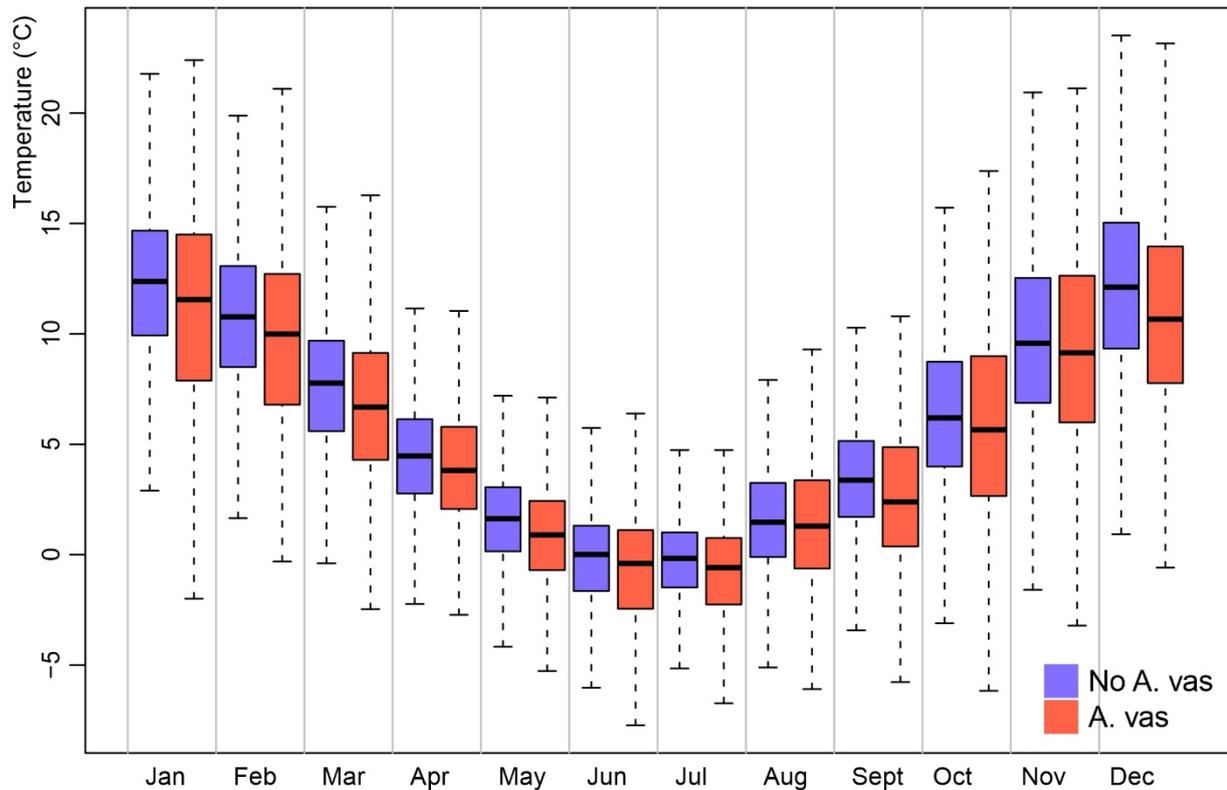


Figure 5.13 - Ecart des LST sur les différents points d'échantillonnage où *Apodera vas* a été cherchée tout au long des 12 mois de l'année sur les 20 années de données MODIS.

## 4. Discussions

### Variations morphologiques d'*Apodera vas* sur Kerguelen

Les mesures réalisées dans cette étude sont comparables aux tailles présentes dans la littérature : Certes (1889) 150-170  $\mu\text{m}$ ; Wailes (1913) 130-155  $\mu\text{m}$ ; Jung (1942) 108-163  $\mu\text{m}$ ; Hoogenraad and De Groot (1955) 117-173  $\mu\text{m}$ ; Smith and Wilkinson (2007) 90-210  $\mu\text{m}$ , sans toutefois atteindre les très grandes tailles mesurées au Chili par Zapata and Fernández (2011, 2008) 111-234  $\mu\text{m}$  ou les petites tailles constatées par Zapata and Rudolph (1986) 80-90  $\mu\text{m}$  dans des environnements proches d'une zone contrainte par une forte perturbation environnementale (décharge).

Les différences de morphologie plus importantes observées dans la vallée de Phonolite pourraient être dues à différents facteurs tels que les faibles teneurs en eau ou encore la nature du substrat (signature géochimique plus alcaline).

### Espèces, sous-espèces ou plasticité phénotypique

*Apodera vas* est une espèce rare (Smith and Wilkinson, 2007). Dans cette étude, des biais peuvent donc apparaître : l'effort d'échantillonnage sur le terrain n'est peut-être pas suffisamment appuyé. Malgré le souhait de couvrir tous les environnements de l'archipel de Kerguelen, la réalité de terrain fait que tout prélever n'est pas possible. Dans la même idée, si autant d'autres espèces peuvent être très abondantes dans les échantillons telles que les individus du genre *Trinema*, il faudrait un nombre très important de préparation pour obtenir une base statistique conséquente de l'espèce *Apodera vas*.

Malgré la base de donnée limitée, notre étude révèle qu'il n'y aurait pas forcément 3 (Zapata and Fernandez, 2008) ou 2 (Von Grospietsch, 1971) sous-espèces mais une adaptation morphologique à l'environnement. *Apodera vas* peut vraisemblablement présenter une forte plasticité phénotypique résultant d'une adaptation à l'environnement.

Zapata et Fernandez (2011) distinguent 3 sous espèces sous le critère de 3 morphogroupes segmentés à partir de la longueur du test. Cette étude a été réalisée avec 200 individus provenant de 2 sites. Les autres critères morphologiques ne permettent pas de distinguer les sous-espèces. Dans la présente étude le nombre de site observé est plus grand et est probablement à l'origine du continuum de tailles observées.

Il est à mentionner la grande variabilité génétique au sein des morphotypes de *Apodera vas* observés en Nouvelle-Zélande et sur l'île Macquarie (Duckert et al., 2021). Néanmoins, une étude du barcoding d'ADN tentée sur les individus d'*Apodera vas* dans le laboratoire de biologie des sols de Neuchâtel n'a donné aucun résultat. Les analyses réalisées sont présentées en Annexe 9. Analyse génétique des amibes à thèque de Kerguelen.

#### Adaptation à l'environnement

**Nature du substrat** – Les espèces d'amibes à thèque sont structurées en communautés qu'il est possible de rapprocher à un substrat préférentiel (Lansac-Tôha et al., 2014). Les individus sont plus petits lorsque les substrats de prélèvement sont les phanérogames sur roches (*Azorella selago*) ou les environnements steppiques. Ces 2 biotopes sont extrêmement drainants et ne permettent pas de conserver l'eau. En revanche les individus plus grands se trouvent dans les environnements humides dans lesquels l'eau peut stagner. C'est donc plus la teneur en eau que la nature du substrat qui conditionne la morphologie d'*Apodera vas*.

**Humidité de l'environnement** – *Apodera vas* est observée en grande majorité dans l'Ouest de l'archipel qui correspond aux environnements les plus humides (Frenot et al., 1998). Cette espèce peut être assez sensible car non présente en deçà des conditions limites d'humidité qui restent à définir (Est de l'archipel de Kerguelen).

L'espèce *Apodera vas* est reconnue comme assez rare même si elle peut être trouvée en abondance dans les environnements dans lesquels elle se plaît (H.G. Smith and Wilkinson, 2007; Zapata and Fernandez, 2008). Sur l'archipel de Kerguelen, on la trouve essentiellement dans les mousses les plus développées avec de l'humidité en permanence. Un environnement plus drainant ou dégradé constitue probablement une contrainte à son développement.

**Conditions physico-chimiques, alcalinité et salinité** - Les amibes à thèque sont connues pour vivre dans des conditions de pH extrêmement variées depuis des conditions très acides comme les tourbières à sphaignes (Simova et al., 2022) ou des eaux alcalines (Qin et al., 2013). Les échantillons du Sud-Est, prélevés dans la vallée Phonolite, possèdent une signature géochimique plus alcaline.

La tourbière à sphaigne la plus proche de l'archipel de Kerguelen n'a pas révélé d'individus d'*Apodera vas* (Heger et al., 2009).

*Apodera vas* ne se développe pas dans les environnements proches de l'océan. Cette observation corrobore les précédentes observations sur l'île Marion dans laquelle aucun individu d'*Apodera vas* n'a été observé dans les échantillons soumis à des embruns salés importants (Whittle et al., 2019).

**Température du substrat** - *Apodera vas* fait partie des amibes à thèque de type loboses avec une stratégie qui devrait être plutôt de type K (Mattheeussen et al., 2005) dont la durée de vie est probablement longue et la reproduction rare et tardive. *Apodera vas* semble cependant présenter une stratégie intermédiaire entre K et r tout en ayant une reproduction rare attestée par sa faible fréquence, mais nécessitant un environnement avec des températures assez variables. La stabilité est cependant attestée par la plus grande fréquence des occurrences dans les environnements non dégradés.

Non seulement le développement de *Apodera vas* est contraint par une influence forte des barrières géographiques (Wilkinson, 1994) mais aussi il nécessite un subtil équilibre local entre la stabilité de l'environnement et des conditions de variabilité stimulant la reproduction. Une augmentation des espaces avec plus de variation saisonnière pourrait permettre une diffusion marquée de cette espèce.

## 5. Conclusion

*Apodera vas* est plus fréquente dans les zones ouest de l'archipel de l'archipel de Kerguelen, dans lesquelles dominent des environnements structurés par des tapis de mousses bien développés et des sols hydromorphes toujours entretenus par des précipitations abondantes. La partie Est de la péninsule Courbet, en revanche n'a permis d'observer aucun individu d'*Apodera vas*, avec soit le fait que les sols à mousses sont plus minéraux et plus drainants. Vu la rareté globale de l'espèce il est raisonnable de continuer l'échantillonnage et de multiplier le nombre de lames analysées sur chaque zone. Des études poussées sur le barcoding d'ADN des individus devra être renouvelé afin de révéler les différentes espèces.

## 6. Remerciements

Les échantillons ont été réalisés grâce au soutien et à la logistique de l'Institut Polaire Français et aux membres du programme 1200 ENVIKER. Les déplacements en Suisse, au laboratoire de Biologie du sol de Neuchâtel et au Muséum d'Histoire Naturelle de Genève ont été financés par l'Ambassade de France en Suisse et le projet INSU EC2CO THEQKER. Un grand merci à Edward Mitchell et Isabel Blasco-Costa ainsi qu'au personnel de ces différentes institutions pour leur accueil au sein de leur infrastructure et leur aide.

## 7. Bibliographie

- Beyens, L., Chardez, D., 1995. An Annotated List of Testate Amoebae Observed in the Arctic between the Longitudes 27° E and 168° W. *Archiv für Protistenkunde* 146, 219–233. [https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(11\)80114-4](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(11)80114-4)
- Bonnet, L., 1981. Thécamoebiens (Rhizopoda testacea). *BCNFRA* 48, 23–32.
- Booth, R.K., Lamentowicz, M., Charman, D.J., 2010. Preparation and analysis of testate amoebae in peatland palaeoenvironmental studies. *Mires and Peat* 7, 1–7.
- Certes, A., 1889. *Protozoaires*, Gauthier-Villars et Fils, Imprimeurs-Libraires. ed, Mission scientifique du Cap Horn. 1882–1883. Paris.

- Duckert, C., Blandenier, Q., McKeown, M., Hohaia, H., Luketa, S., Wilmschurst, J., Lara, E., Mitchell, E.A.D., 2021. Superficially described and ignored for 92 years, rediscovered and emended: *Apodera angatakere* (Amoebozoa: Arcellinida: Hyalospheniformes) is a new flagship testate amoeba taxon from Aotearoa (New Zealand). *J Eukaryotic Microbiology* 68. <https://doi.org/10.1111/jeu.12867>
- Frenot, Y., Gloaguen, J.C., Cannavacciuolo, M., Bellido, A., 1998. Primary succession on glacier forelands in the subantarctic Kerguelen Islands. *Journal of Vegetation Science* 9, 75–84. <https://doi.org/10.2307/3237225>
- Heger, T.J., Mitchell, E.A.D., Ledeganck, P., Vincke, S., Van de Vijver, B., Beyens, L., 2009. The curse of taxonomic uncertainty in biogeographical studies of free-living terrestrial protists: a case study of testate amoebae from Amsterdam Island. *Journal of Biogeography* 36, 1551–1560. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02094.x>
- Hoogenraad, H.R., De Groot, A.A., 1955. Thekamoebe Moosrhizopoden aus Südamerika. , 45, 346– 366. *Archiv für Hydrobiologie* 45, 346–366.
- Jung, W., 1942. Illustrierte Thekamöben – Bestimmungstabellen I. Die Systematik der Nebelinen. , 95, 357– 390. *Archiv für Protistenkunde* 95, 357–390.
- Kassambara, A., 2020. ggpubr: “ggplot2” Based Publication Ready Plots. R package version 0.2.5.
- Kassambara, A., Mundt, F., 2017. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.5.
- Kolde, R., 2019. pheatmap: Pretty Heatmaps\_.
- Kuhn, M., 2008. Building Predictive Models in R Using the caret Package. *Journal of Statistical Software*, 28(5), 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v028.i05>.
- Lansac-Tôha, F., Velho, L., Costa, D., Simoes, N., Alves GM, 2014. Structure of the testate amoebae community in different habitats in a neotropical floodplainLansac\_Toha\_2014.pdf. *Braz. J. Biol.* 74, 181–190.
- Mattheussen, R., Ledeganck, P., Vincke, S., Beyens, L., 2005. Habitat Selection of Aquatic Testate Amoebae Communities on Qeqertarsuaq (Disko Island), West Greenland.
- Meyer, D., Dimitriadou, E., Hornik, K., Weingessel, A., Leisch, F., and the Probability Theory Group (Formerly: E1071), 2017. e1071: Misc Functions of the Department of Statistics, R package version 1.6-8, <https://CRAN.R-project.org/package=e1071>.
- Murray, 1910. On microscopic life at Cape Royds. *British Antarctic Expedition 1907–09*, William Heinemann. ed, Reports on the scientific investigations. Biology. London.
- Penard, E., 1911. Rhizopodes d’eau douce. *British Antarctic Expedition 1907–09* 6.
- Qin, Y., Mitchell, E.A.D., Lamentowicz, M., Richard, P., Lara, E., Gu, Y., Huang, X., Wang, H., 2013. Ecology of testate amoebae in peatlands of central China and development of a transfer function for paleohydrological reconstruction. *J. Paleolimnol.*
- R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Richters, F., 1908a. Beitrag zur Kenntnis der Moosfauna Australiens und der Inseln des Pazifischen Ozeans. *Zoologische Jahrbücher* 26, 196–213.
- Richters, F., 1908b. Moosbewohner. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901–1903* 6, 1–16.

- Richters, F., 1908c. Die Fauna der Moosrasen des Gaussbergs und einiger südlicher Inseln. Deutsche Südpolar-Expedition 1901–1903 9, 259–302.
- Richters, F., 1907. Die Fauna der Moosrasen der Gaussbergs und einiger südlicher Inseln. Deutsche Südpolar-Expedition, 1901-1903 9, 259-302.
- Simova, A., Jirousek, M., Singh, P., Hajkova, P., Hajek, M., 2022. Ecology of testate amoebae along an environmental gradient from bogs to calcareous fens in East-Central Europe: development of transfer functions for palaeoenvironmental reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- Smith, H.G., 1982. The terrestrial protozoan fauna of South Georgia. *Polar Biol* 1, 173–179.
- Smith, H.G., Headlan, R.K., 1983. The population ecology of soil testate rhizopods on the sub-Antarctic island of South Georgia. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 20, 269–286.
- Smith, H.G., Wilkinson, D.M., 2007. Not all free-living microorganisms have cosmopolitan distributions – the case of *Nebela* (Apodera) *vas Certes* (Protozoa: Amoebozoa: Arcellinida). *J Biogeography* 34, 1822–1831.
- Tomizono, S., 2022. `boxplotdbl`: Double Box Plot for Two-Axes Correlation.
- Travé, J., 1976a. Investigation on the Land Microarthropods of the Kerguelen Archipelago-Quantitative data. Quatrième Congrès Intern. d'Acarologie.
- Travé, J., 1976b. Recherches sur les Microarthropodes terrestres de l'Archipel de Kerguelen. *Revue Ecology and Biology of Soil* 13, 55–67.
- Vincke, S., Gremmen, N., Beyens, L., Van de Vijver, B., 2004a. The moss dwelling testacean fauna of île de la Possession. *Polar Biol* 27, 753–766.
- Vincke, S., Ledeganck, P., Beyens, L., Van de Vijver, B., 2004b. Soil testate amoebae from sub-Antarctic Îles Crozet. *Antarctic Science* 16, 165–174.
- Vincke, S., Van de Vijver, B., Mattheeussen, R., Beyens, L., 2004c. Freshwater Testate Amoebae Communities from Île de la Possession, Crozet Archipelago, Subantarctica. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36, 584–590.
- Vincke, S., Van de Vijver, B., Nijs, I., Beyens, L., 2006. Changes in the Testacean Community Structure Along Small Soil Profiles. *Acta Protozoologica* 45, 395–406.
- von Grospietsch, Th., 1971. Beitrag zur Ökologie den Testaceen Rhizopoden von Marion Island, in: van Zinderen-Bakker, E.M., Winterbottom, J.M., Dyer, R.A. (Eds.), *Marion and Prince Edward Islands. Report of the South African Biological and Geological Expedition 1965-1966*. AA Balkema, Cape Town, pp. 411–419.
- Wailes, G.H., 1913. Freshwater rhizopoda from North and South America. , 32, . *Journal of the Proceedings of the Linnean Society: Zoology* 32, 201– 218.
- Whittle, Alex, Amesbury, M.J., Charman, D.J., Hodgson, D.A., Perren, B.B., Roberts, S.J., Gallego-Sala, A.V., 2019. Salt-Enrichment Impact on Biomass Production in a Natural Population of Peatland Dwelling Arcellinida and Euglyphida (Testate Amoebae). *Microb Ecol* 78, 534–538. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1296-8>
- Whittle, A., Amesbury, M.J., Charman, D.J., Hodgson, D.J., Perren, B.B., Roberts, S.J., Gallego-Sala, A.V., 2019. Salt-Enrichment Impact on Biomass Production in a Natural Population of Peatland Dwelling Arcellinida and Euglyphida (Testate Amoebae). *Microbial Ecology* 78, 534–538.

- Wickham, H., 2017. tidyverse, collection of package for data science.
- Wickham, H., 2009. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York.
- Wilkinson, D.M., 1994. A review of the biogeography of the protozoan genus *Nebela* in the southern temperate and Antarctic zones. *Area* 26, 150–157.
- Zapata, J., Fernandez, L., 2011. Morphology and Morphometry of *Apodera vas* (Certes, 1889) (Protozoa: Testacea) from Two Peatlands in Southern Chile. *Acta Protozoologica* 47, 389–395.
- Zapata, J., Fernandez, L., 2008. Morphology and Morphometry of *Apodera vas* (Certes, 1889) (Protozoa: Testacea) from Two Peatlands in Southern Chile. *Acta Protozoologica* 47, 389–395.
- Zapata, J., Rudolph, E., 1986. Tecamebas del río Damas (40(34' S; 73(08' W), , 2 (1986), pp. 65-82. *Chile Biota* 2, 65–82.



**Chapitre 6 :**  
**Reconstitution des environnements récents**  
**sur l'archipel de Kerguelen : étude couplée**  
**des amibes à thèques et des caractéristiques**  
**sédimentologiques**

**Herlédan, M.<sup>1</sup>, Armynot du Chatelet, E.<sup>1</sup>, Bout-Roumazeilles, V.<sup>1</sup>,  
Delattre, M.<sup>1</sup>, Abraham, R.<sup>1</sup>, Ventalon, S.<sup>1</sup>, Hennion M.<sup>1</sup>,**

**1. Univ. Lille, CNRS, Univ. Littoral Côte d'Opale, IRD, UMR 8187, LOG, Laboratoire  
d'Océanologie et de Géosciences, F - 59 000 Lille, France**



# 1. Introduction

Les changements climatiques récents dans la zone subantarctique sont monitorés grâce au suivi de variables directes telles que les changements de températures de l'air, les modifications du régime de précipitations, ainsi que par l'étude de l'évolution des calottes glaciaires comme la calotte Cook (Favier et al., 2016; Verfaillie et al., 2015) aux Kerguelen en domaine continental. Des mesures discrètes ou continues des caractéristiques physico-chimiques de l'océan de surface et de l'atmosphère participent au suivi de l'évolution climatique actuelle de la zone (Lourey and Trull, 2001). Les études paléoclimatiques, quand à elles, permettent d'accéder de manière indirecte aux enregistrements des variables climatiques antérieurs à l'instrumentation. L'analyse de traceurs indirects des conditions paléoclimatiques, tels les proxies issues de la fraction biogène (les foraminifères, les diatomées, les dinokystes (Mitchell et al., 2008b)) ainsi que l'ensemble des proxies chimiques et minéralogiques des fractions terrigènes et authigènes pour le domaine marin ou bien les pollens (Andrews et al., 2021), la composition géochimique et minéralogique des sols pour le domaine continental (e.g. Mohr and Gee, 1992).

De nombreuses études sur les changements climatiques et environnementaux ont été réalisées sur l'archipel de Kerguelen. Par exemple, la découverte de bois fossilisé a mis en évidence la présence d'une végétation boisée au Pléistocène sur l'archipel, tandis qu'aujourd'hui, les conditions de vent défavorables ont entraîné le développement d'une végétation rase (Philippe, 1998). Des études palynologiques menées à partir de carottes sédimentaires ont mis en évidence plusieurs optimums climatiques vers 6000 et 2000 ans BP (Van der Putten et al., 2015, 2010). Les études des variations climatiques récentes sur l'archipel sont quant à elles essentiellement basées sur l'évolution des différents glaciers associée aux conditions de précipitations. L'archipel de Kerguelen est en effet soumis à une évolution récente des forçages climatiques qui ont entraîné une diminution des précipitations entre 1963 et 2001 et donc la fonte d'une partie du glacier Cook (Berthier et al., 2009). Des modélisations du bilan de masse de la calotte glaciaire Cook montrent le recul des glaciers durant les années 2000 due à la réduction de l'accumulation nette de neige et indiquent que la ligne de limite de la neige est plus élevée depuis les années 1970 (Favier et al., 2016; Verfaillie et al., 2015). Il existe néanmoins jusqu'à présent peu d'études couplant les approches analytiques sur les fractions biogènes, organiques et minéralogiques des sols sur l'archipel des Kerguelen.

Les amibes à thèques sont caractéristiques des domaines continentaux dans lesquelles elles se développent, et sont donc utilisées dans les reconstitutions climatiques (Sullivan and Booth, 2011). Elles permettent notamment d'estimer de façon quantitative les profondeurs des nappes phréatiques et l'humidité du sol à l'actuel (e.g. Charman, 2001; Liu et al., 2019; Woodland et al., 1998) mais aussi de reconstituer l'évolution de ces nappes dans le temps (e.g. Swindles et al., 2010, 2007). Les individus du genre *Arcellacea*, par exemple, sont utilisées dans l'étude de la reconstitution des paramètres géochimiques et de la pollution des lacs par le biais de fonction de transfert (e.g. Patterson et al., 2012, 1996). Les amibes à thèque sont également des proxies des conditions d'humidité du milieu : par exemple, les espèces *Trinema lineare* et *Centropyxis aerophila* sont respectivement caractéristiques des environnements humides ou plus secs (e.g. Beyens and Chardez, 1987). Néanmoins, la qualité de la préservation de certaines thèques entraîne de nombreuses interrogations quant à son impact potentiel sur les interprétations des assemblages d'amibes en terme de paléoenvironnements (e.g. Mitchell et al., 2008a, 2008b).

Cette étude a pour but d'analyser différents proxies biogènes, organiques et terrigènes, utilisées classiquement pour les reconstitutions paléoenvironnementales, sur plusieurs carottes prélevées sur l'archipel des Kerguelen, prélevées dans des contextes différents (géographiquement et en termes de végétation) et enregistrant des intervalles de temps variés (100 à 5000 ans), dans le cadre d'une approche intégrée, en couplant les différents paramètres mesurés. Une attention particulière sera portée aux interactions entre ces différents paramètres afin de mieux contraindre leur interprétation en termes paléoclimatiques.

Un des objectifs de cette étude sera donc d'identifier si la préservation est sélective vis-à-vis des espèces et du type de thèques (idiosomes vs. Xénosomes) afin de mieux contraindre l'utilisation des amibes à thèques dans les reconstitutions paléoenvironnementales.

Le second objectif de l'étude sera d'analyser les assemblages des amibes à thèques afin d'identifier les évolutions des conditions environnementales sur des échelles de temps décennales à millénaires, en se basant sur les différentes espèces indicatrices identifiées dans des travaux récents (Herlédan et al., in prep).

Le troisième objectif est de caractériser les compositions des fractions organiques et minéralogiques sur ces mêmes carottes, dans une démarche intégrée, afin de mettre en évidence les interactions entre les différents paramètres et d'identifier les facteurs forçants dominants.

Le dernier objectif est de proposer une première approche exploratoire des variations environnementales locales de l'archipel de Kerguelen au travers de l'analyse des communautés d'amibes à thèque et d'une analyse fine des caractéristiques physiques et chimiques des séquences sédimentaires associées.

## 2. Matériel et méthodes

### 2.1. Description lithologique

8 sections sédimentaires, prélevées durant les 2 campagnes scientifiques menées sur l'archipel de Kerguelen en 2019-2020 puis en 2021-2022 (Figure 6-1), ont été étudiées (tableau 21).

La section AZO-STU qui mesure 16,5 cm a été prélevée dans la partie Nord-Est de l'archipel de Kerguelen, en bord de rivière, à l'embouchure du Val Studer, à l'embouchure entre la rivière du Sud et la rivière cachée, sous une butte d'*Azorella selago*. La description sédimentologique montre une série homogène organique silto-argileuse : la base de la section (17-13cm) est caractérisée par la présence de silt et de sable, mélangés à des débris végétaux et des racines, la partie médiane (13-5cm) présente une granulométrie plus fine de type silteuse, associée à des racines et des macrorestes végétaux et la partie supérieure de la section (5-0 cm) est un sol composé majoritairement de végétaux. La carotte a été échantillonnée tout les centimètres (17 échantillons).

La section verticale PHO-02, mesurant 150 cm, a été prélevée au Sud-Est, dans la Vallée Phonolite (Figure 6-1) sous une butte d'*Acaena magellanica* en bord de rivière. La partie inférieure de la section entre 50 et 150 cm se compose de laminations argilo-silteuses à sableuses de couleur ocre. On observe deux niveaux lenticulaires grossiers avec des cailloutis

millimétriques à pluricentimétriques situés entre 121 et 132 cm et entre 100 et 113 cm de profondeur qui ne montrent pas de caractère érosif à la base. La partie supérieure de la section consiste en un sol à dominance organique sous *Acaena* composé d'argiles, de silts et de sables. Une surface d'érosion, recoupant les laminations de l'étage sous-jacent, située entre 20 et 50 cm de profondeur, sépare les parties inférieures et supérieures du profil. Vingt échantillons, majoritairement situés dans la partie supérieure organique (17 échantillons) de la section ont été analysés.

Deux sections ont été prélevées au Nord-Ouest, sur la Presqu'île de la Société de Géographie (Carottes GEO-01 et GEO-03). La carotte GEO-01, prélevée à Port-Cenis, mesure 33 cm. Elle consiste majoritairement en un sol brun composé de débris d'*Azorella* décomposé. 10 échantillons ont été prélevés dans cette carotte. La section GEO-03 mesurant 115 cm a été prélevée dans la vallée du glacier de l'Alouette sous une butte d'*Azorella selago*. La partie supérieure du profil, entre 0 et 37 cm de profondeur; est composé d'un sol brun, majoritairement organique, avec des débris végétaux et des racines. La partie inférieure de la section est caractérisée par des alternances de niveaux d'argiles, silts et sables noirâtres riches en cailloutis avec des niveaux argilo-silteux de couleur ocre.

La carotte VT, mesurant 19 cm, a été prélevée à l'Ouest du plateau Central dans la vallée de Val Travers, à proximité de sources d'eau chaude. La carotte a été échantillonnée régulièrement tous les centimètres. Le sommet de la carotte (0-1 cm) est majoritairement organique avec quelques résidus végétaux, avec une contribution argilo-silteuse croissante jusque 14 cm et la présence de diatomées. La partie inférieure de la carotte est composée de sédiment sableux avec peu de débris végétaux.

La carotte MV, d'une longueur de 14 cm, a été prélevée lors de la campagne 2021-2022, dans le massif des Montagnes Vertes au dessus du Val Studer, sous une butte *Azorella selago*. La partie supérieure de la carotte (0-12 cm) est largement dominée par la présence de macrorestes avec de rares cailloutis dans la partie inférieure de la section (12-14 cm). La section a été régulièrement échantillonnée tous les centimètres.

Deux sections ont été prélevées à l'Est de l'Archipel sur l'Isthme bas. La section IBA-03, d'une longueur de 120 cm, a été prélevée sous un touradon d'*Acaena magellanica*, en bordure de zone humide. La partie supérieure du profil (0-80 cm) est composée d'argiles silteuses riches en matière organique non litée avec de nombreux débris végétaux. La partie inférieure (80-130 cm) est dominée par des sédiments argilo-silteux pauvres en débris organiques, plus ou moins lités (92-98 cm). La proportion de sable augmente entre 98 et 120 cm. L'échantillonnage (6 échantillons) a été réalisé dans les différentes lithologies identifiées. La section IBA-04, d'une longueur de 115 cm, a été prélevée elle-aussi sous un touradon d'*Acaena magellanica* en zone humide. La partie supérieure de la section (0-30 cm) est caractérisée par la présence de sables gris-beige, alternant avec des niveaux silto-sableux laminés riches en diatomées (30-40 cm, 45-53 cm, 62-101cm). On note la présence de niveaux de couleur brune riches en matière organique dans la partie inférieure de la section (89-92 cm et 101-115 cm). Les 16 échantillons sont répartis dans les différentes lithologies rencontrées.

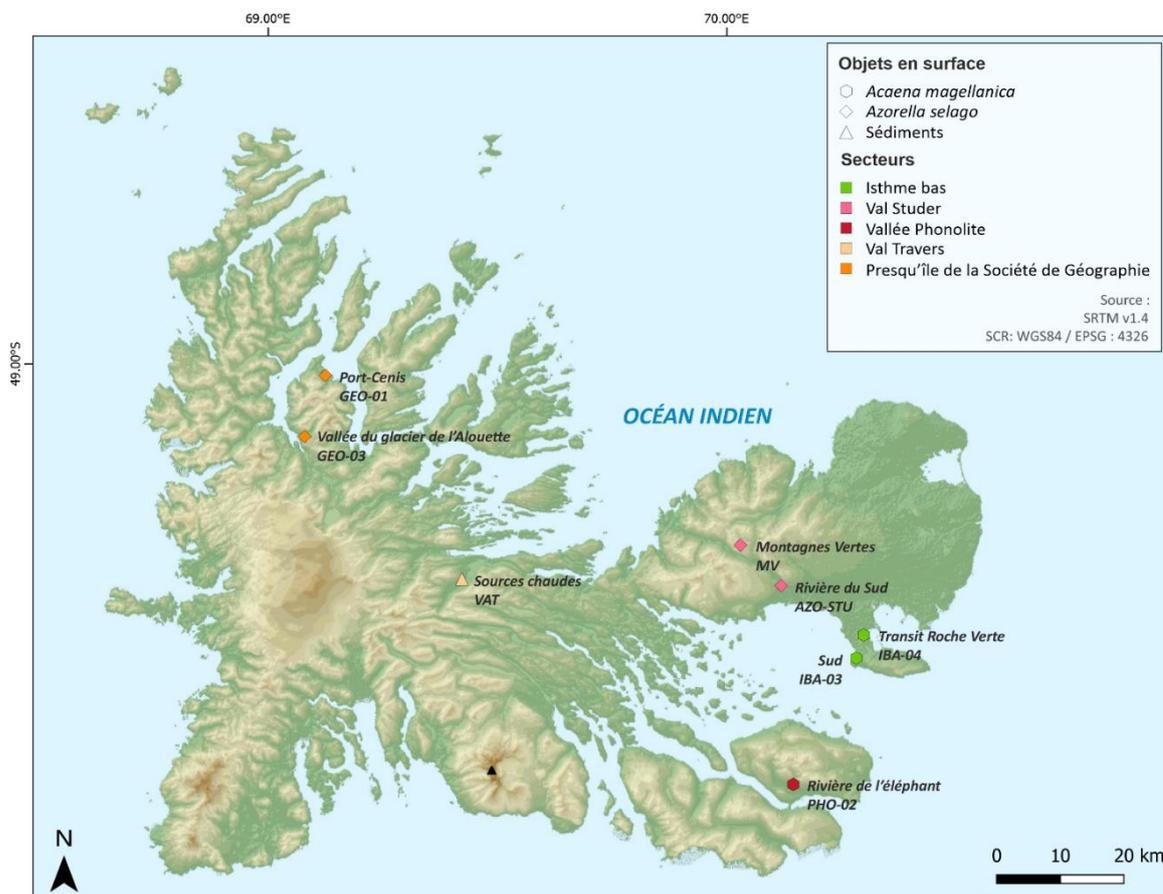


Figure 6.1 - Localisation géographique des carottes étudiées sur l'archipel de Kerguelen

Tableau 6.1 Caractéristiques des carottes étudiées

Carotte	Campagne de prélèvement	Localisation	Longitude	Latitude	Végétation	Longueur (cm)	Nombre d'échantillons	Age de la base de la série (calendaire)
AZO-STU	2019-2020	Val Studer	70,118°E	49,319°S	<i>Azorella selago</i>	16,5	17	1853
PHO-02	2019-2020	Vallée Phonolite	70,145°E	49,603°S	<i>Acaena magellanica</i>	100	20	1756
GEO-01	2019-2020	Port-Cenis	69,125°E	49,016°S	<i>Azorella selago</i>	33	10	1355
GEO-03	2019-2020	Vallée de l'Alouette	69,079°E	49,106°S	<i>Azorella selago</i>	110	11	-2784
IBA-03	2019-2020	Isthme bas Sud	70,282°E	49,422°S	<i>Acaena magellanica</i>	120	6	1191
IBA-04	2019-2020	Isthme bas Roche Verte	70,298°E	49,389°S	<i>Acaena magellanica</i>	100	16	1990
MV	2021-2022	Montagne verte	70,03°E	49,261°S	<i>Azorella selago</i>	14	14	2011
VT	2021-2022	Val Travers	69,422°E	49,309°S	/	19	19	2014

## 2.2. Datation

Les datations Carbone 14 ont été réalisées sur des échantillons de macrorestes végétaux ou de radicelles par la Plateforme Nationale au Laboratoire de Mesure du Carbone 14 (LMC14), dans le cadre de l'appel d'offre INSU ARTEMIS. Ces mesures ont été réalisées à partir de microfragments végétaux présents dans les échantillons de sol en profondeur (Dumoulin et al., 2017). Les datations obtenues ont été calibrées à l'aide du programme Oxcal (Bronk Ramsey, 2009), en utilisant la courbe SHCal20 (Hogg et al., 2020) pour les dates antérieures à 1950, et Bomb21SH12 pour les dates postérieures à 1950). Les modèles ont été produits à partir du package *rbacon* sur le logiciel R (Blaauw and Christen, 2011).

Les âges calibrés des carottes ont été replacés sur un modèle d'âge à partir du package Bacon (Blaauw and Christen, 2011) sur le logiciel R (R core team, 2021).

### **2.3.Observation des Amibes à thèque**

Pour étudier les amibes à thèque, le protocole de (Booth et al., 2010). Pour le traitement, 1 à 2 cm<sup>3</sup> de sédiments sont prélevés et placés dans un flacon en plastique de 250 ml avec 100 ml d'eau pure. On y ajoute 2 tablettes de lycopodes par échantillons. Ils sont ensuite placés sur une table d'agitation avec un agitateur magnétique pour déliter le sédiment et diluer les tablettes de lycopodes. Les échantillons sont ensuite tamisés à 2 mm et 150µm. Les fractions supérieures et inférieures à 150µm sont passées à la centrifugeuse (2000 tr/min) pendant 20 min. Les échantillons ont ensuite été montés sur lames mobiles. Une goutte de glycérol et une goutte de l'échantillon sont déposées sur une lame sur une plaque chauffante, et la lamelle est ensuite fixée avec de l'Eukitt.

Après le montage, les échantillons sont observés au microscope optique à un grossissement de x40, x50 ou x60. Les observations et les acquisitions d'image ont été réalisées à l'aide des microscopes Motic BA310Pol, Olympus BX61 et Olympus BX60 à l'UMR 8187 LOG de Lille et des microscopes LEICA DM 2500, Zeiss Axioscan Z1 et de la caméra LEICA DMC 2900 pour l'acquisition d'images à l'UMR 6538 à Brest

Les comptages sont réalisés avec un minimum de 100 individus par lame. Les palynomorphes, cyanobactéries, diatomées et NPP présents dans les lames sont également dénombrés. Ces comptages permettent d'estimer la diversité d'amibes à thèque présentes sur l'archipel de Kerguelen et leur concentration. Les concentrations en amibes à thèque et en diatomées ont été déterminées à partir d'1 cm<sup>3</sup> de sédiment.

### **2.4.Observation MEB**

Pour l'analyse minéralogique, environ 1cm<sup>3</sup> de sédiment est noyé dans de la résine, puis polie. La surface plane permet ensuite une analyse à l'aide d'une sonde de spectroscopie électrodispersive montée sur un microscope électronique à balayage. Des plots en résine ont été réalisés spécialement pour ces observations. Une fine couche de sédiments y est déposée. Des analyses chimiques semi-quantitatives ont été réalisées grâce à une sonde élémentaire EDX sur des zones d'intérêts.

Des observations ont été réalisées directement sur des amibes à thèque prélevées dans deux échantillons de la carotte AZO-STU (STU 9-10 et STU 13-14). Des images SE ont été obtenues à partir de deux détecteurs d'électrons secondaires et offrent une meilleure qualité d'image que les images BSE, obtenues à partir de deux détecteurs d'électrons rétrodiffusés qui permettent d'acquérir une plus grande surface en peu de temps.

### **2.5.Géochimie organique**

Les analyses C, H, N, S ont été réalisées au sein du Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences à Lille. Après avoir été broyés, les échantillons sont pesés dans une capsule d'étain qui est introduite dans un réacteur d'oxydation/réduction chauffé à 900-1000°C. Un apport contrôlé d'oxygène provoque l'oxydation de l'étain, réaction exothermique qui augmente la température jusqu'à 1800°C. A cette température, les substances organiques et inorganiques sont converties en gaz (CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, SO<sub>2</sub>) qui après réduction sont séparés sur une colonne de chromatographie gazeuse (GC) et finalement détectés par un détecteur à conductibilité thermique (TCD). Le carbone organique total (COT) a été calculé à partir de la mesure du

carbone total et du carbone minéral. Le carbone minéral a été extrait de la proportion de  $\text{CaCO}_3$  et a été obtenu avec un calcimètre de Bernard. La mesure a été effectuée en triplicata sur une masse de 0,5 g de sédiment à chaque fois. Pour l'analyse du carbone total, un analyseur élémentaire FlashEA 1112 (Thermo) équipé d'un passeur automatique d'échantillons a été utilisé. L'analyse a été réalisée sur 1,5 à 2mg d'échantillon. Environ 5 mg de pentoxyde de vanadium ont été utilisés comme catalyseur de combustion. Le 2.5-Bis(5-tert-butylbenzoxazol-2-yl)thiophène (BBOT) a été utilisé comme standard.

## 2.6. Analyses isotopiques

Des analyses des isotopes stables  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  ont été réalisées par spectrométrie de masse IRMS au laboratoire Littoral ENvironnement et Sociétés (LIENS) de la Rochelle et à la plateforme IRMS (« Isotope Ratio Mass Spectrometer ») au Pôle Spectrométrie Océan à l'Institut Universitaire Européen de la Mer à Brest. Les échantillons sont préalablement broyés pour les analyses qui sont ensuite réalisées au spectromètre de masse à rapport isotopique.

## 2.7. Minéralogie des argiles

La préparation des échantillons est réalisée selon le protocole détaillé dans Bout-Roumzeilles et al., 2007. Les échantillons sont décarbonatés en utilisant de l'acide chlorhydrique (0.1N). L'excès d'acide est éliminé par rinçages successifs à l'eau déminéralisée jusqu'à défloculation du matériel. La séparation de la fraction granulométrique inférieure à 2  $\mu\text{m}$  s'effectue selon la loi de Stokes. Les analyses se font sur préparation orientée. Les échantillons sont analysés avec un diffractomètre Bruker D4 Endeavor couplé à un détecteur rapide Lynxeye (source  $\text{CuK}\alpha$  et filtre Ni), avec un voltage de 30kV et un ampérage de 40 mA, et une rotation de l'échantillon de 30 rpm. Les échantillons sont analysés à trois reprises: (1) échantillon séché à l'air libre, (2) après saturation à l'éthylène glycol sous vide d'air pendant 12 heures, et (3) après chauffage à 490°C pendant 2 heures. L'angle de balayage ( $2\theta$ ) varie entre  $2.49^\circ 2\theta$  et  $32.49^\circ 2\theta$ , avec un pas de mesure de  $0.08^\circ$  et un temps d'intégration de 0.08 sec.

Les minéraux argileux sont identifiés d'après leurs distances réticulaires respectives (Brown and Brindley, 1980). La smectite – qui regroupe les smectites et les interstratifiés illite-smectite (10-14S) riches en feuillets smectitiques R0- est caractérisée par la présence d'un pic principal à 14.5Å sur l'essai naturel qui s'amplifie à 17Å sur l'essai glycolé et se rétracte à 10Å après chauffage. La vermiculite présente un pic principal à 14Å sur les essais naturels et glycolés, qui se rétracte à 10Å après chauffage. L'illite est caractérisée par des pics à 10Å, 5Å et 3.34Å sur les trois essais. La kaolinite est mise en évidence par la présence de pics à 7.2Å et 3.58Å qui disparaissent après chauffage, tandis que les pics caractéristiques de la chlorite (14.2Å, 7.1Å, 4.75Å et 3.54Å) restent stables sur les 3 essais. La distinction entre kaolinite et chlorite est basée sur la déconvolution du signal entre 32.60Å et 3.50Å. La kaolinite n'a pas été identifiée dans les échantillons analysés. Les différents minéraux interstratifiés suivants ont pu être identifiés sur les diffractogrammes analysés : un interstratifié smectite-vermiculite (14S-14V) avec un pic principal à 14Å au naturel, qui se déplace entre 15 et 16Å après saturation à l'éthylène-glycol et se rétracte à 10Å sur l'essai chauffé, un interstratifié smectite-chlorite (14S-14C) dont le pic principal au naturel à 14Å se déplace à 15-16Å sur l'essai glycolé et se rétracte

à 12Å sur l'essai chauffé et un interstratifié chlorite-vermiculite (14C-14V) avec un pic principal à 14Å au naturel et au glycol qui se rétracté à 12Å après chauffage.

L'analyse semi-quantitative est basée sur l'intégration des pics principaux ( $I/I_0=100$ ) des différents minéraux argileux à l'aide du logiciel MacDiff®4.2.6. Pour des raisons de reproductibilité, les résultats de l'analyse semi-quantitative présentent les pourcentages relatifs de la chlorite, de l'illite, des interstratifiés 14S-14C, de l'ensemble interstratifiés 14V-14C + vermiculite et de l'ensemble smectite et interstratifiés 14S-14V. La reproductibilité de l'analyse, basée sur 3 mesures à partir de 5 aliquotes d'un même échantillon standard est de 5% (Brindley and Brown, 1980).

## 2.8.Géochimie inorganique

Des analyses élémentaires traces et majeurs ont été réalisées au Service d'Analyse des Roches et des Minéraux (SARM) à Nancy. Les mesures ont été réalisées à partir d'environ 1 gramme de poudre microbroyée par spectrométrie de masse ICP-MS (Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry) après minéralisation par fusion alcaline au métaborate de lithium ( $\text{LiBO}_2$ ) suivie d'une dissolution au  $\text{HNO}_3$ . La précision et l'exactitude étaient toutes deux meilleures que 1% (moyenne 0,5%) pour les éléments majeurs et 5% pour les éléments traces, comme vérifié par des normes internationales et l'analyse d'échantillons répétés (Carignan et al., 2001).

## 2.9.Approches statistiques

Des analyses statistiques ont été réalisées sur la diversité d'amibes à thèque. Le package *vegan* (Oksanen et al., 2020) du logiciel R a été utilisé pour réaliser une DCA (Detrended Correspondance Analysis) (Hill and Gauch, 1980). C'est une technique statistique multivariée qui cherche à trouver les principaux facteurs des communautés écologiques et former des clusters. Le package *entropy* (Hausser and Strimmer, 2022) a été utilisé dans la détermination de l'indice Exp ( $H'_{BC}$ ). L'indice de Shannon et la Dominance ont été déterminées à l'aide du logiciel Past 4.03 (Hammer et al., 2001). Ces indices permettent de voir si une espèce est dominante dans l'échantillon par rapport aux autres espèces.

# 3. Résultats

## 3.1.Datations 14C

Les datations ont été calibrées à l'aide du logiciel OxCal et convertis en âge calendaire (Tableau 6-2). L'âge du sommet des sections est arbitrairement fixé à l'année de prélèvement avant de calculer le modèle d'âge. Pour la carotte VT et pour les sections verticales IBA-03 et IBA-04, seule une datation a été obtenue, permettant tout de même d'avoir une idée de l'âge de la base de chaque carotte et section étudiées. Les modèles d'âge ont été réalisés pour la carotte STU-AZO et les sections verticales GEO-01 et GEO-03.

Carotte ou section verticale	Profondeur (cm)	Age cal BP/cal AD*
AZO-STU	3	2013 AD

	7	2015 AD
	12	2009 AD
	16	98 BP
<b>PHO-02</b>	12	2018 AD
	42	106 BP
	54	100 BP
	98	195 BP
<b>GEO-01</b>	5	1998 AD
	12	1955 AD
	19	99 BP
	26	501 BP
	33	595 BP
<b>GEO-03</b>	23	608 BP
	41	658 BP
	59	2118 BP
	81	4447 BP
	105	4733 BP
<b>IBA-04</b>	99	1990 AD
<b>IBA-03</b>	121	760 BP
<b>MV</b>	3	2016 AD
	6	2013 AD
	10	2009 AD
	13	2011 AD
<b>VT</b>	19	2014 AD

Tableau 6-2 : Datations Carbone 14 calibrées à l'aide du logiciel OxCal

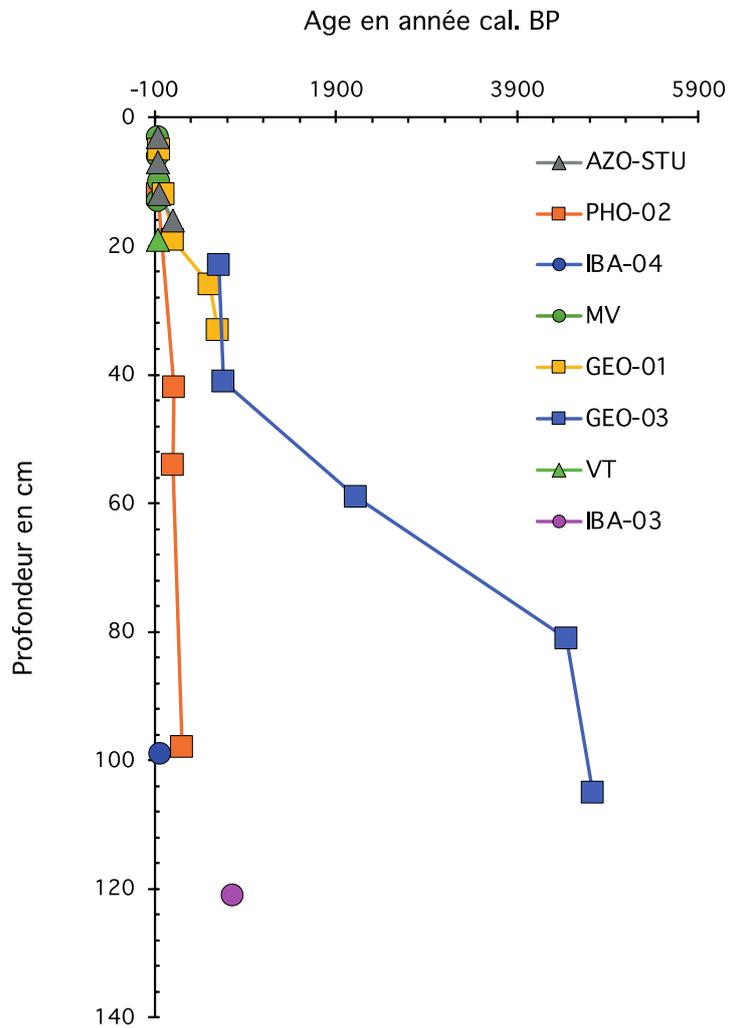


Figure 6-2 : Taux d'accumulation des carottes

On constate, lorsque l'on s'intéresse aux sites présentant les enregistrements les plus longs, que les taux d'accumulations des carottes AZO-STU, GEO-01 et GEO-03 sont assez similaires et élevés, tandis que les taux d'accumulation des carottes PHO-02, IBA-03, IBA-04 sont plus faibles (Figure 6-2).

La carotte AZO-STU est datée à 98 ans BP (1862 ans AD) à 16 cm de profondeur et présente un âge actuel à 3 cm de profondeur (2013 ans AD). Le modèle d'âge obtenu pour la carotte AZO-STU (Figure 6-2) montre un taux d'accumulation homogène de l'ordre de 0,14 cm/an.

La carotte GEO-01 présente un âge maximum de 595 ans BP (1355 ans AD) à 33 cm de profondeur et un âge actuel à 3 cm de profondeur (1998 ans AD). Le modèle d'âge obtenu pour la section verticale GEO-01 montre une évolution en 3 phases (Figure 6-2) : de 33 à 26 cm, le taux d'accumulation est de l'ordre de 0,06 cm/an, entre 26 et 16 cm, le taux d'accumulation diminue à 0,025 cm/an puis il réaugmente entre 16 cm et la surface à 0,28 cm/an.

La section verticale GEO-03 est datée à 4240 ans cal. BP à 105 cm de profondeur. Un âge de 608 ans cal. BP est obtenu à 23 cm de profondeur. Le modèle d'âge obtenu pour la section verticale GEO-03 indique une évolution du taux d'accumulation en 4 (Figure 6-2) : de 111 à 81 cm, le taux d'accumulation est de l'ordre de 0,022 cm/an, de 81 à 41 cm, le taux est plus faible autour de 0,011 cm/an, le taux d'accumulation augmente et atteint son maximum avec 0,073 cm/an entre 41 et 21 cm avant de diminuer à 0,045 cm/an entre 21 cm et la surface.

La carotte PHO-02 est datée à 195 cal. BP à 1 mètre de profondeur et présente un âge actuel à 12 cm de profondeur (2018 ans AD).

Les âges obtenus pour les deux profils IBA-03 et IBA-04 sous un touradon sous *Acaena magellanica* sont très contrastés avec une datation à 760 ans cal. BP à 121 cm de profondeur pour IBA-03 et un âge subactuel (1990 ans AD) à 99 cm de profondeur pour IBA-04 (Figure 6-S3)

Les âges subactuels obtenus sur la carotte MV, prélevée dans une butte d'Azorella selago, reflètent le développement continu de la plante. La base (19 cm de profondeur) de la carotte VT présente également un âge subactuel.

## 3.2. Amibes à thèque

Les amibes à thèque ont été étudiées sur 4 carottes AZO-STU, PHO-02, GEO-01 et MV (tableaux S-1, S-2, S-3 et S-4) : 38 espèces ont été trouvées. La richesse spécifique de ces échantillons est bien plus faible que celle observée aujourd'hui sur l'archipel, notamment dans les travaux de (Herlédan, 2023). La richesse spécifique est forte au sommet de la carotte mais décroît avec la profondeur suggérant soit une faible préservation (ou une préservation différentielle) des amibes ou bien une augmentation de la richesse spécifique dans les échantillons actuels, témoignant de modifications importantes du contexte environnemental, notamment d'un point de vue hygrométrique.

### 3.2.1. Carotte AZO-STU

Au total, 16 niveaux ont été étudiés sur la carotte AZO-STU qui mesure 17 cm de long (Figure 6-3, Annexe 3. Comptages bruts des amibes à thèque sur la carotte AZO-STU). Néanmoins, le minimum de 150 individus requis pour une représentativité statistique, n'a pas été atteint pour les niveaux à 14, 16 et 17 cm, dans lesquels on dénombre respectivement 14, 13 et 11 individus après analyses de plusieurs lames. La concentration en amibes à thèque varie fortement avec un minimum de 311 thèques par cm<sup>3</sup> en bas de carotte et un maximum estimé

à plus de 34 000 thèques/cm<sup>3</sup> à 4 cm de profondeur. La concentration a tendance à augmenter du bas de la carotte jusqu'à atteindre un pic à 5 cm avec toutefois une dispersion autour de cette tendance, puis décroît légèrement jusqu'au sommet. Le nombre d'espèces rencontrées oscille entre 3 et 18 espèces avec en moyenne 11 espèces par niveau. La concentration en amibes à thèque est plus importante vers le sommet qu'en profondeur.

30 espèces d'amibes à thèque différentes ont été dénombrées sur l'ensemble des niveaux. Seules les espèces présentes à plus de 2% en moyenne sont présentées dans la Figure 6-3. Les principales espèces sont *Phryganella paradoxa*, avec une moyenne de 29,7%, *Trinema complanatum* avec une moyenne de 19,7% et *Euglypha rotunda* avec une moyenne de 17,6%. Les espèces du genre *Trinema* et *Euglypha* sont présentes principalement dans la partie haute de la carotte tandis que les espèces du genre *Centropyxis*, *Diffflugia* et *Phryganella* sont plus abondantes en profondeur. On remarque que la concentration totale semble inféodée à l'abondance de *Trinema*.

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) a permis de subdiviser la carotte en 3 sous-ensembles distincts, représentant des associations d'amibes différentes (Figure 6-3) : de la base jusqu'à 14 cm, puis de 13 cm jusqu'à 8 cm et enfin de 7 cm au sommet. L'indice de dominance est fort à 11 et 13 cm, avec des valeurs de 0,68 et 0,84, ce qui confirme qu'une espèce (*Phryganella paradoxa*) domine l'assemblage. L'indice de diversité Exp(H')<sub>BC</sub> montre des valeurs plus importantes dans les autres niveaux indiquant qu'à ce niveau, une espèce domine amenant une faible diversité spécifique.

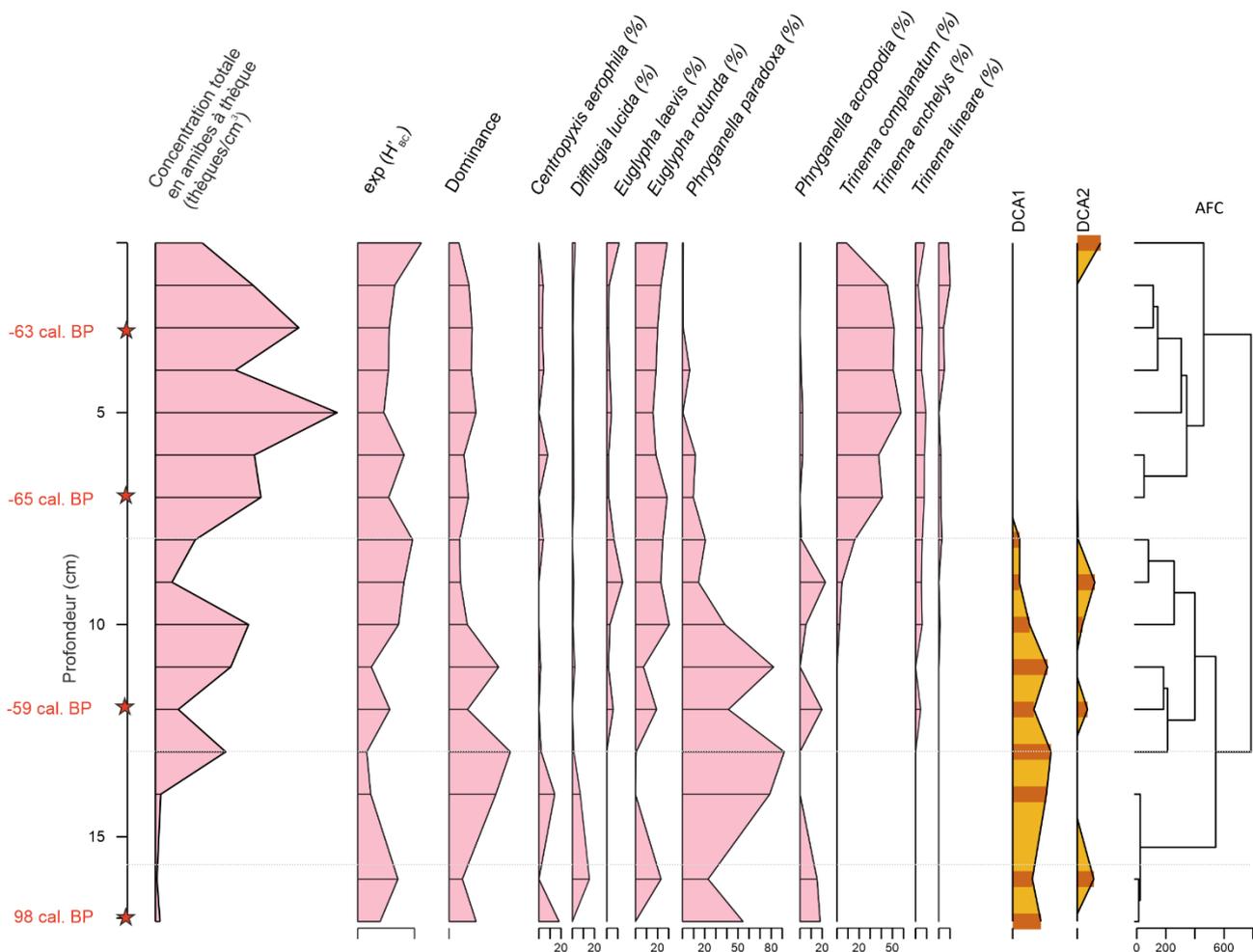


Figure 6-3 : assemblages d'amibes à thèque de la carotte AZO-STU, concentration totale, indice Exp (H'BC), indice de Dominance, pourcentages des différentes espèces présentes à plus de 2% et découpage des ensembles effectué par Analyse Factorielle des Correspondances (DCA).

### 3.2.2. Carotte PHO-02

Au total, les amibes à thèque ont été déterminées puis comptées sur 16 échantillons de la carotte PHO-02 (Figure 6-4, Annexe 4. Comptages bruts des amibes à thèque sur la carotte PHO-02). Les concentrations en amibes à thèque sont plus importantes à la base de la carotte avec plus de 58000 spécimens/cm<sup>3</sup> à 80cm. Dans la partie supérieure les concentrations sont plus faibles (seulement 12000 kystes/cm à 7cm de profondeur). Le nombre d'espèces rencontrées oscille entre 7 et 13 espèces avec une moyenne de 10 espèces différentes par niveau. Les principales espèces sont *Phryganella paradoxa* (46,5%), *Centropyxis aerophila* (10,4%) et *Diffflugia lucida* (9,3%). L'espèce *Phryganella paradoxa* est dominante dans la plupart des niveaux étudiés, et elle domine largement l'assemblage dans la partie supérieure de la carotte (40 cm à la surface). Les espèces *Euglypha laevis* et *rotunda* caractérisent également la partie sommitale de la carotte. Les espèces du genre *Trinema*, plus abondantes uniquement dans la partie sommitale de la carotte, ont été regroupées sous le nom de « Somme Trinema ». Les espèces du genre *Centropyxis* et *Diffflugia* sont plus abondantes dans la partie inférieure de la carotte (entre 40 et 100 cm). On remarque aussi l'abondance des diatomées (Figure 6-4), notamment dans la partie inférieure de la carotte et la diminution drastique de leur abondance au dessus de 40 cm de profondeur. On peut noter que la concentration totale en amibes à thèque semble co-varier avec la concentration en diatomées.

Les analyses factorielles confirment ces observations et permettent subdivision en 2 grands ensembles avec une transition autour de 40 cm de profondeur. La diversité est légèrement plus faible dans la partie haute de la carotte. L'indice de dominance est plus élevé vers le sommet de la carotte où l'espèce *Phryganella paradoxa* domine l'assemblage.

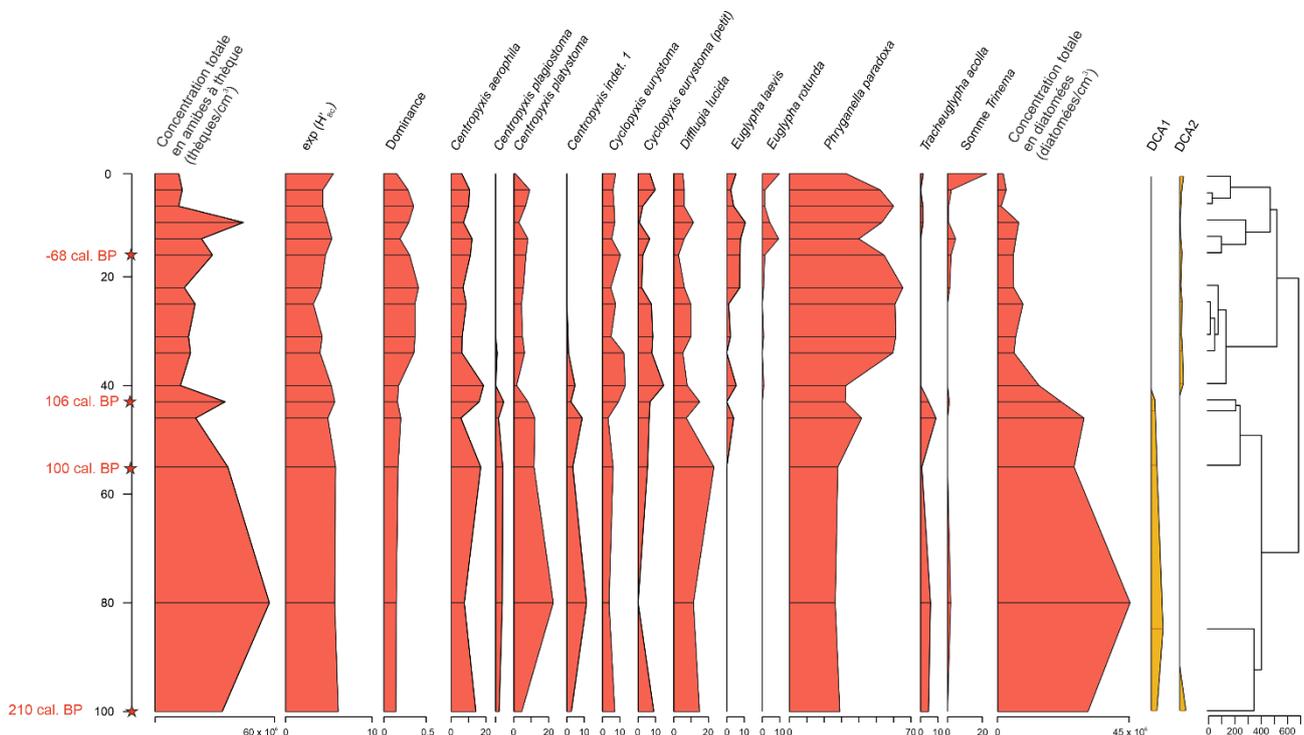


Figure 6-4 : Assemblages d'amibes à thèque sur la carotte PHO-02: concentration totale, indice Exp (H'BC), indice de Dominance, pourcentages des différentes espèces présentes à plus de 2% et découpage des ensembles effectué par Analyse Factorielle des Correspondances (DCA).

### 3.2.3. Carotte GEO-01

Des observations ont été réalisées sur 7 niveaux de la section GEO-01 (Figure 6-S4, Annexe 5. Comptages bruts des amibes à thèque sur la carotte GEO-01). Seul l'échantillon proche de la surface a permis d'observer plus de 150 individus (pour 1068 lycopodes) dont l'espèce dominante est *Argygnia dentistoma*. Dans les autres échantillons, la quantité d'individus n'excède pas 25. Ces comptages ont tout de même permis d'observer 15 espèces différentes avec une présence des espèces à idiosomes en surface (*Euglypha*, *Argygnia*, *Apodera*).

### 3.2.4. Carotte MV

Seuls quatre échantillons de la carotte MV ont été observés au microscope (MV-0-1, MV 3-4, MV 6-7, MV 13-14, Annexe 6. Comptages bruts des amibes à thèque sur la carotte MV). Le minimum souhaité de 150 individus n'a été atteint pour aucun niveau. Au total, 13 espèces différentes ont été observées avec la présence majoritaire d'*Euglypha rotunda*, de *Centropyxis aerophila* et de *Heleopera sylvatica*. Dans la partie supérieure de la carotte, seuls 2 individus de *Centropyxis aerophila* ont été retrouvés. La concentration et la diversité en amibes à thèque semble plus importante en milieu de carotte (Figure 6-S5).

### 3.2.5. Carotte VT

Quatre échantillons de la carotte VT ont été observés. Seule une amibe de l'espèce *Euglypha rotunda* a été observée, en association avec de nombreuses diatomées à 6 cm de profondeur. Ces observations suggèrent un environnement peu propice au développement des amibes à thèque mais favorable aux diatomées.

## 3.3. Analyses MEB des éléments constitutifs des thèques d'amibes

### 3.3.1. Comparaison des constituants des thèques et des minéraux disponibles dans le sol

Les images acquises au Microscope Électronique à Balayage de l'échantillon STU 9-10 permettent de comparer la minéralogie du sol encaissant avec la minéralogie d'une espèce d'amibe à thèque : *Centropyxis aerophila*. (Tableau 6-3) Des proportions élevées de feldspaths (dont plagioclases) sont observées dans les coquilles d'amibes à thèque et dans les éléments figurés du sol dans des proportions semblables (Figure 6-S6).

Echantillon	Type	Fd. alcalin	Plagioclase	Titanomagnétite	Pyroxène	Apatite	Silice
AZO STU 9-10	Lame mince (Fig. 19 - A - B)	33	36,23	6,04	20,80	0	2,99
AZO	<i>C. aerophila</i>	35,92	40,44	7,94	11,13	1,02	1,04

STU 9-10	(Fig. 19 - C - D)					
----------	-------------------	--	--	--	--	--

Tableau 6-3 : Proportion des différents minéraux dans les échantillons de sédiments et sur l'amibe à thèque de l'échantillon AZO-STU 9-10

### 3.3.2. Différences inter-spécifiques

Les images SE et BSE obtenues au microscope électronique à balayage des amibes à thèque prélevées dans les différents échantillons de carotte révèlent des différences dans la distribution et les tailles de grains utilisés pour la fabrication de la thèque. Deux espèces, dont la coquille est constituée de xénosomes et que l'on trouve dans des environnements minéraux, ont été comparées: *Centropyxis aerophila* et *Phryganella paradoxa* (Figure 6-5).

Ces deux espèces présentent des caractéristiques différentes. *Centropyxis aerophila* présente des grains larges, homogènes et arrangés uniformément à la surface de la thèque, tandis que *Phryganella paradoxa* se caractérise par des tailles de grains variables distribués sur la coquille.

Néanmoins, l'organisation des grains semble être la même pour chaque individu. Au centre de la thèque, une zone plus sombre apparaît sur la coquille (Figure 6-5), caractérisée par la présence de petits grains dans une matrice organique. Cette zone pourrait être interprétée comme une zone plus fragile de la coquille. Autour du pseudostome, les grains sont petits et juxtaposés, tandis qu'ils sont de plus grande taille à l'extrémité opposée.

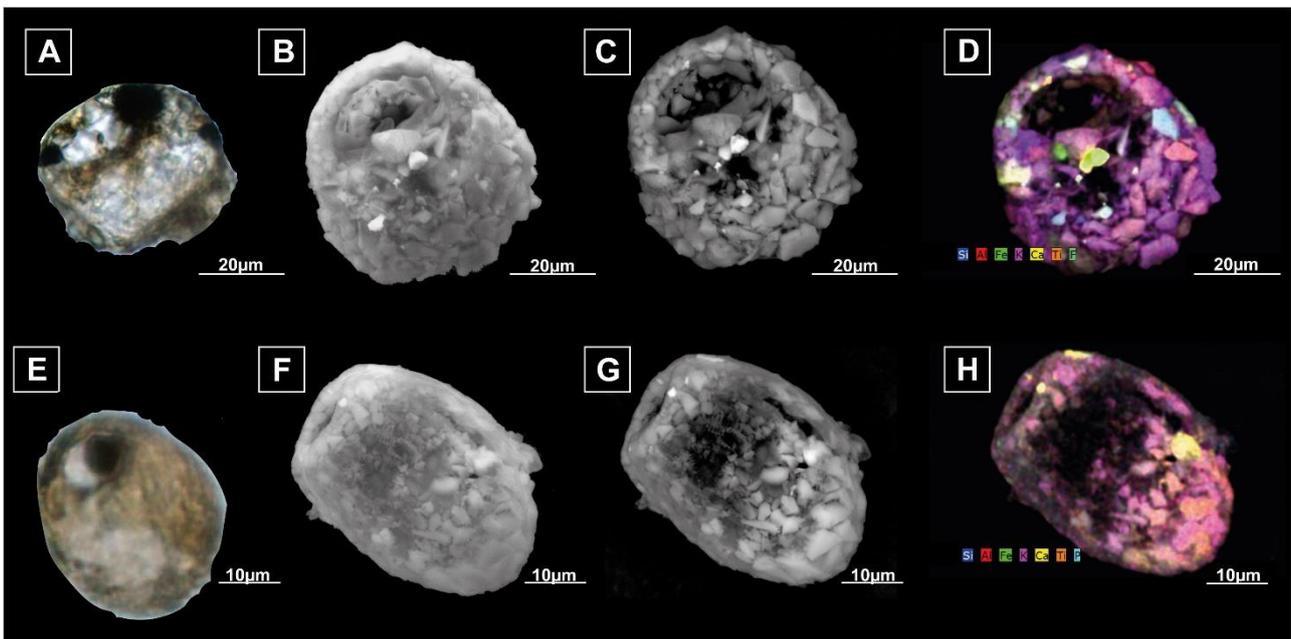


Figure 6-5 : Images de deux espèces d'amibes à thèque. 1ère ligne : *Centropyxis aerophila* (A) acquise au microscope optique Olympus BX60 ; (B) Prise de vue MEB SE MAGX1839 ; (C) Prise de vue MEB BSE MAGX1741 ; (D) Cartographie EDX MAGX1741 ; 2ème ligne : *Phryganella paradoxa* (E) acquise au microscope optique Olympus BX60 ; (F) Prise de vue MEB SE MAGX2644 ; (G) : Prise de vue MEB BSE MAGX2504 ; (H) Cartographie EDX MAGX2504

### 3.3.3. Evolution intra-spécifique au sein de la carotte AZO-STU

La minéralogie des thèques de l'espèce *Centropyxis aerophila* a été comparée dans 3 niveaux à des profondeurs différentes de la carotte AZO-STU (2-3, 9-10 et 13-14 cm de profondeur), afin de visualiser des éventuels changements dans la distribution et la composition minéralogique des constituants de la thèque (Figure 6-S7).

Ces analyses indiquent une diminution de la quantité de plagioclases vers la surface (51% à 28

Echantillon	Type	Fd. alcalin	Plagioclase	Titanomagnétite	Pyroxène	Apatite	Silice
STU 2-3	<i>C. aerophila</i>	39%	28%	7%	6%	1%	2%
STU 9-10	<i>C. aerophila</i>	36%	40%	8%	11%	1%	1%
STU 13-14	<i>C. aerophila</i>	36%	51%	8%	4%	0	1%

Tableau 6-4 : Proportion des différents minéraux présents sur les amibes *Centropyxis aerophila* de chaque échantillon STU 2-3, STU 9-10 et STU 13-14.

## 3.4. Géochimie organique et isotopique

### 3.4.1. Carotte AZO-STU

Les teneurs en C maximales sont assez élevées (Figure 6-6), atteignant 32% tandis que les valeurs en N restent faibles (<1%), avec un C/N de 24 en moyenne (13-41).

La partie sommitale (0-7 cm) de la carotte, composée de la plante, de racines associées à des silts (Figure 6-3) présente logiquement les teneurs les plus élevées en carbone (23% C en moyenne) et en hydrogène (0,66%), avec un ratio C/N élevé (34,60 en moyenne). La partie inférieure de la carotte, entre 13 et 16 cm de profondeur, composée majoritairement de sédiments sablo-silteux, est caractérisée par les faibles teneurs en carbone (3% C) et un ratio C/N faible (14,96). La partie intermédiaire, entre 7 et 13 cm de profondeur, où coexistent macrorestes végétaux, racines et sédiments silteux, présente des valeurs intermédiaires en C (8%) et un ratio C/N (16,98) lui-aussi intermédiaire.

Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  varient assez peu entre -26,7 et -25,9‰ (Figure 6-6). Les valeurs minimales se situent à 4 cm et entre 10 et 11 cm de profondeur. Les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  sont assez faibles, et diminuent régulièrement de la base (0,75‰) de la carotte vers le sommet (-6,2‰), hormis une valeur très négative (-4,4‰) à 15 cm de profondeur.

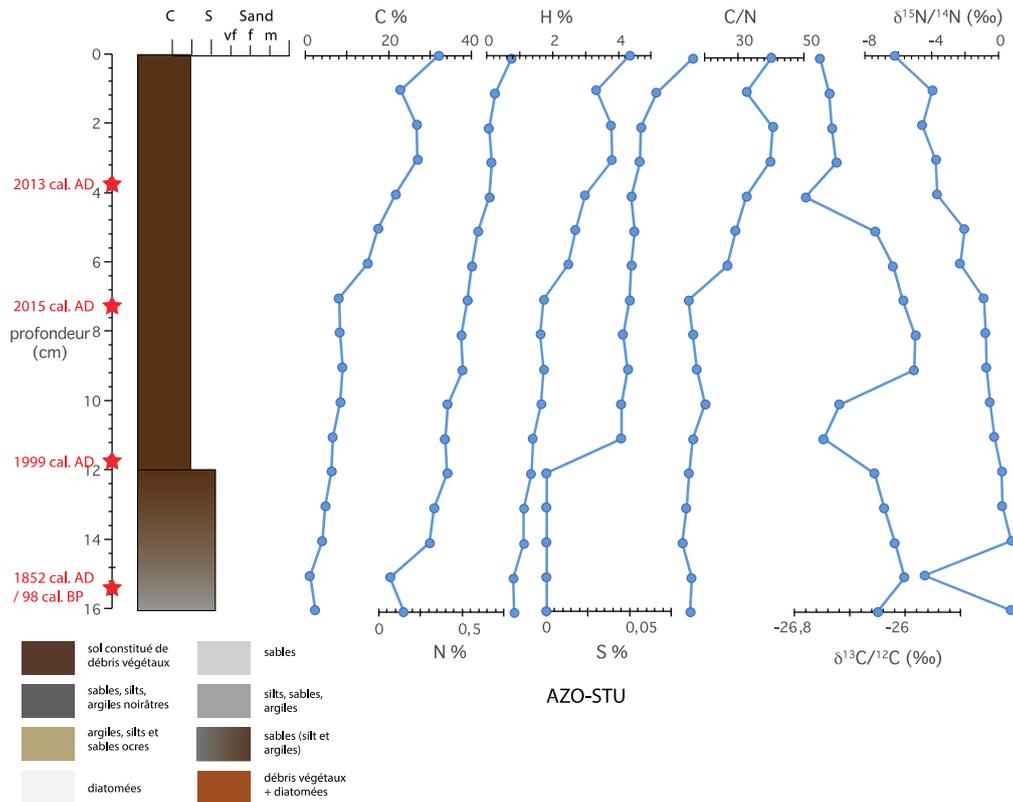


Figure 6-6 : Données de géochimie organique et isotopique, % de carbone (C), azote (N), hydrogène (H), et soufre (S), ratio C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  mesurées sur la carotte AZO-STU.

### 3.4.2. Carotte PHO-02

Les teneurs en carbone et en azote de la carotte PHO-02 sont faibles, respectivement inférieures à 6% et 0,5% (Figure 6-7). On note que les teneurs en C et N sont variables dans la partie supérieure de la carotte, de nature organique et au contraire très stables dans la partie inférieure de la carotte, dominée par les sables et de nature plus minérale. Cette apparente stabilité résulte peut-être de la faible résolution analytique sur cette partie de la carotte. Le rapport C/N varie entre 14,7 et 18,2, indiquant une matière organique classique, un peu évoluée.

Les rapports isotopiques de l'azote montrent de faibles variations (entre +2,2 et -2,2), tandis que le  $\delta^{13}\text{C}$  présente des valeurs très négatives, notamment dans la partie supérieure organique de la carotte et diminuent pour atteindre -28,5‰ au sommet de la carotte.

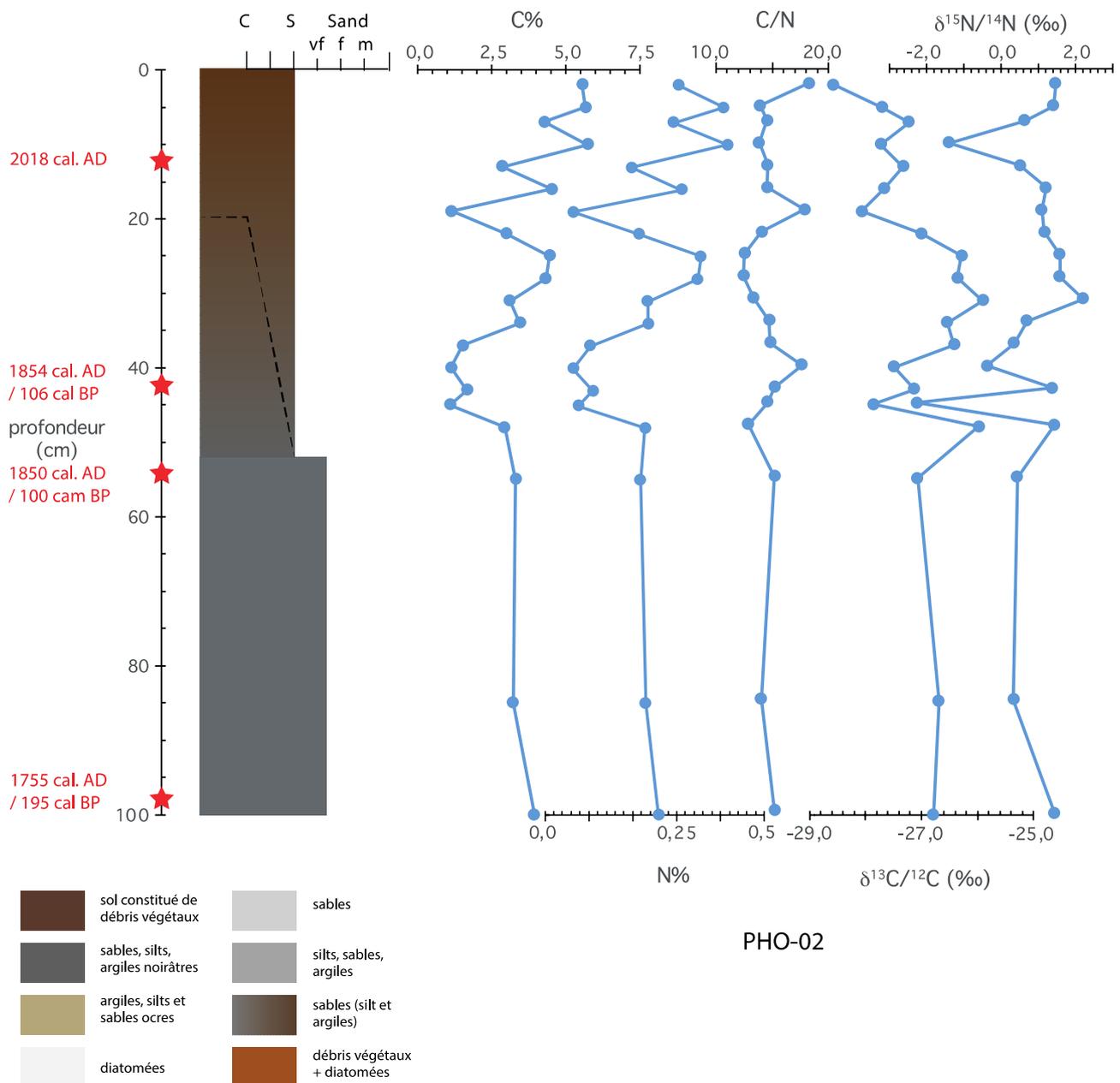


Figure 6-7 : Données de géochimie organique et isotopique, % de carbone (C), azote (N), ratio C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  mesurées sur la carotte PHO-02.

### 3.4.3. Carotte GEO-01

Les teneurs en carbone et en azote sont élevées dans la carotte GEO-01, avec respectivement 44,7 et 3,48%, les plus élevées de l'ensemble de la base de données (Figure 6-8). On note que les valeurs sont sensiblement plus élevées dans la partie sommitale de la carotte (entre 0 et 15 cm de profondeur). Le rapport C/N moyen est de 14, correspondant à un sol de type humus.

Les rapports isotopiques du carbone et de l'azote sont les plus élevés de l'ensemble des données analysées avec respectivement  $\delta^{13}\text{C} = -25,8$  et  $\delta^{15}\text{N} = +6,2$ . On note une augmentation de  $\delta^{15}\text{N}$  accompagnée d'une diminution du  $\delta^{13}\text{C}$  dans la partie supérieure de la carotte (Figure 6-8).

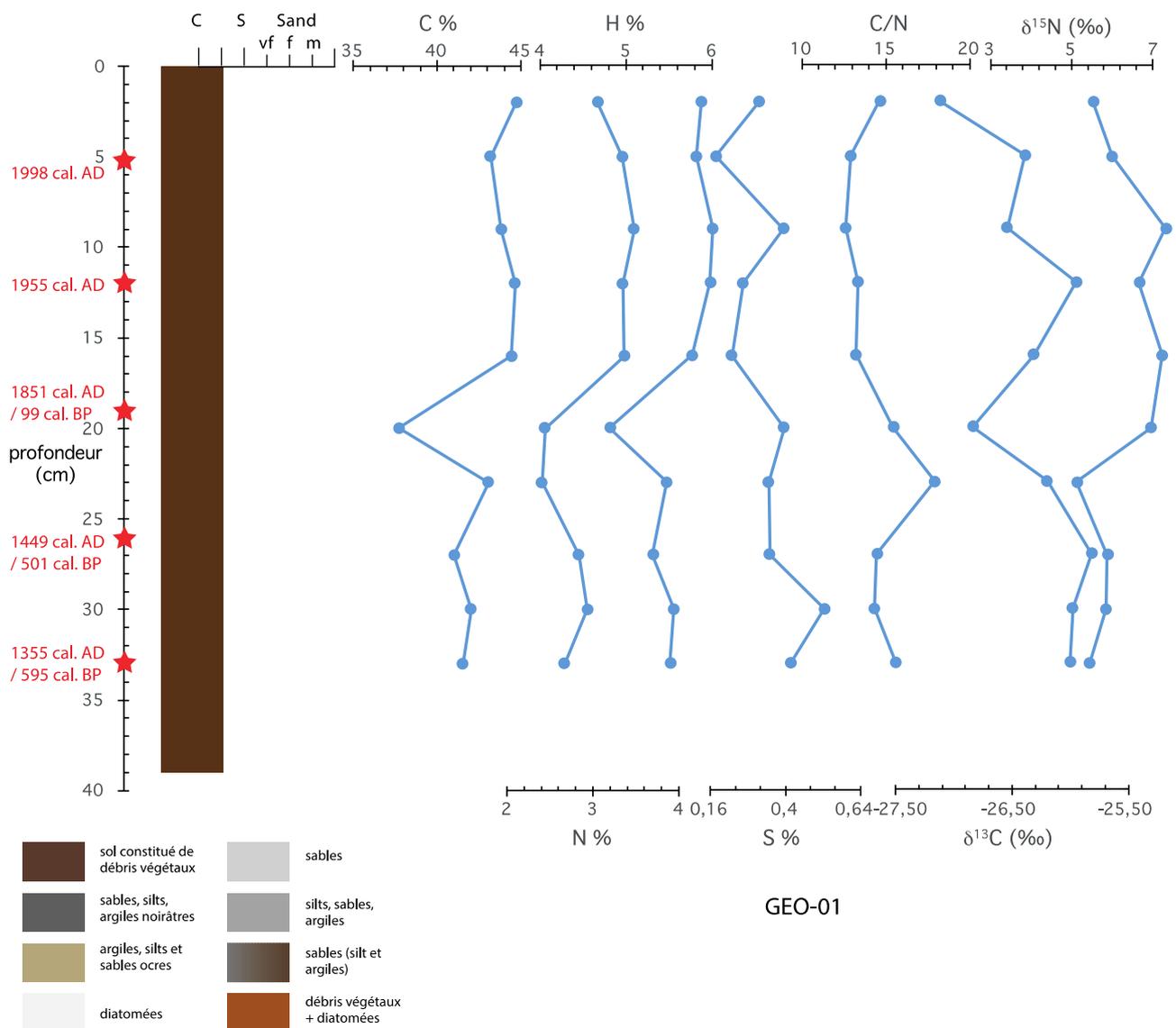


Figure 6-8 : Données de géochimie organique et isotopique, % de carbone (C), azote (N), ratio C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  mesurées sur la carotte GEO-01.

### 3.4.4. Carotte GEO-03

Les teneurs en carbone et en azote sont assez classiques (Figure 6-9), oscillant entre 0,7 et 31,6% pour le carbone et entre 0,05 et 1,66 pour l'azote. Le rapport C/N est moyen, de l'ordre de 18,9. On note une augmentation des teneurs en C, H, N, et S dans les niveaux noirâtres plus organique par rapport au niveau de couleur ocre de nature plus minérale (Figure 6-9). Les quelques valeurs obtenues en  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  sont assez semblables à celles obtenues pour les carottes PHO-02 et GEO-01 (Figure 6-9).

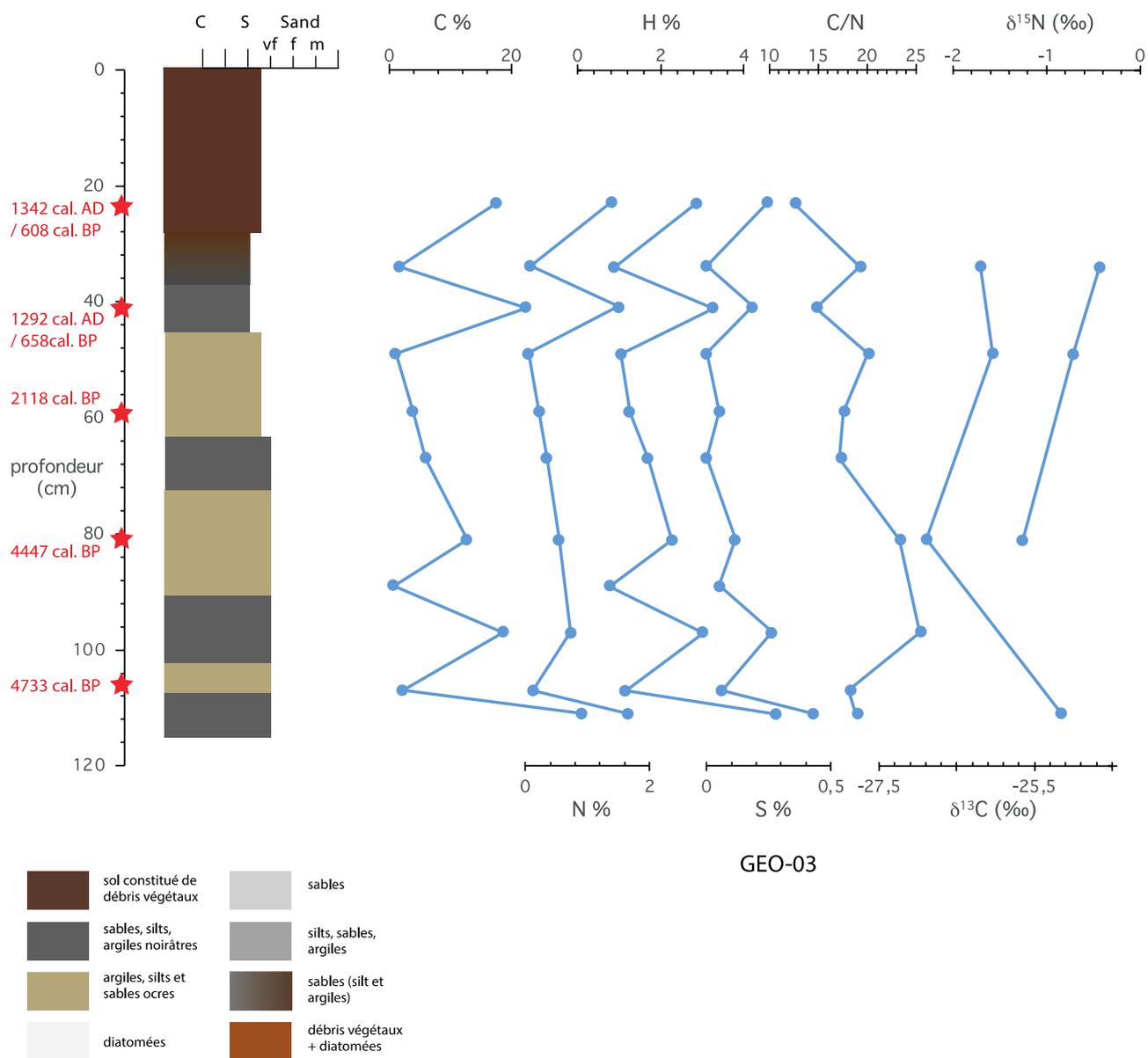


Figure 6-9 : Données de géochimie organique et isotopique, % de carbone (C), azote (N), ratio C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  mesurées sur la carotte GEO-03.

### 3.4.5. Carotte MV

Les échantillons de la carotte MV (Figure 6-10) présentent des fortes teneurs en carbone (entre 32 et 44,5%), associées à des valeurs assez faibles en azote (<1% en moyenne) par rapport aux autres carottes. Le rapport C/N est donc particulièrement élevé, en relation avec la prédominance de *Azorella selago* dans l'ensemble des échantillons). Les valeurs isotopiques en  $^{13}\text{C}$  sont légèrement moins négatives que celles des autres carottes (-26,2‰ en moyenne) tandis que le  $\delta^{15}\text{N}$  est le plus faible de la base de données (-5,85‰ en moyenne). Le pH a été mesuré sur cette carotte et oscille entre 4 et 6 sur l'ensemble de la carotte..

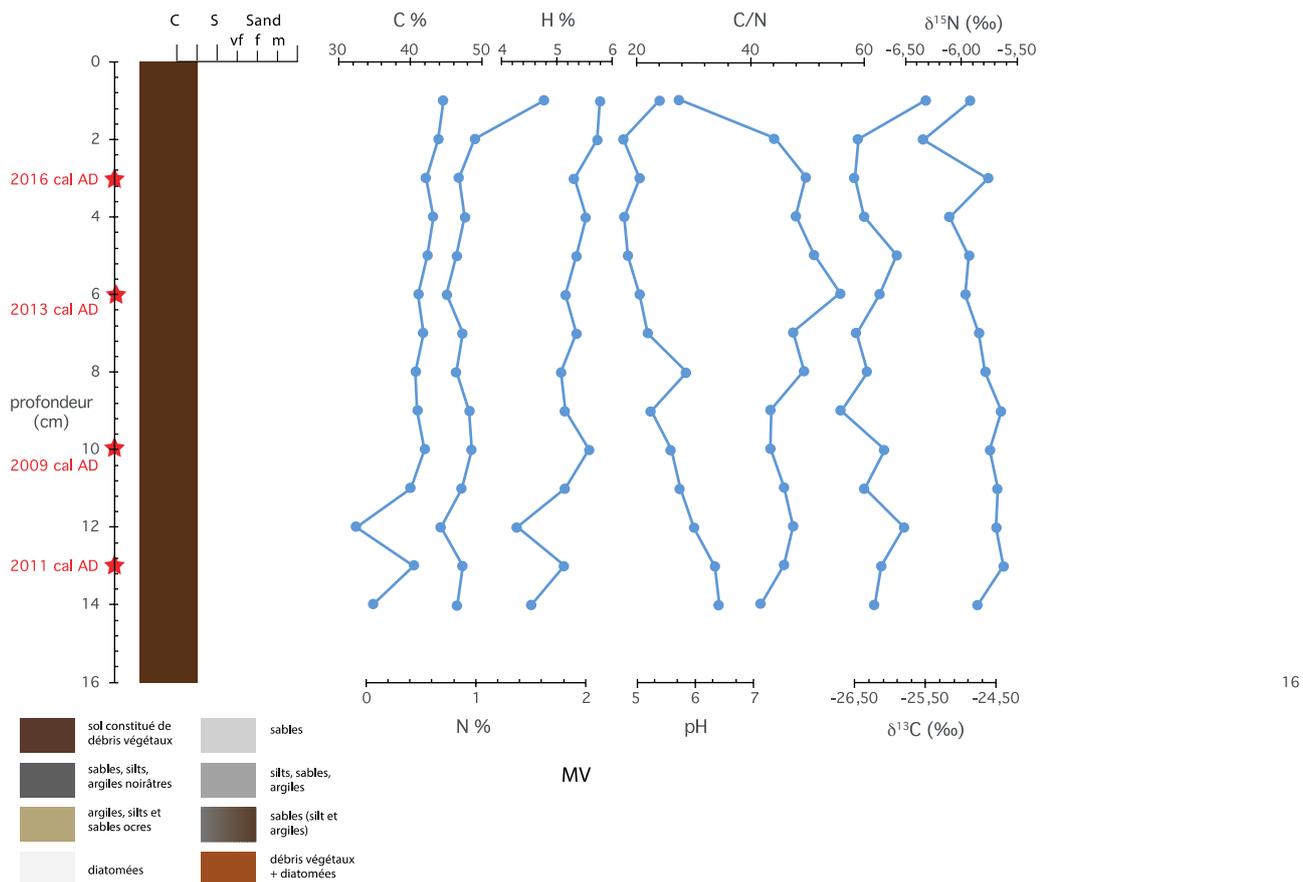


Figure 6-10 : Données de géochimie organique et isotopique, % de carbone (C), azote (N), ratio C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  mesurées sur la carotte MV.

### 3.4.6. Carotte VT

Les teneurs en C et en N de la carotte VT sont assez faibles en moyenne (8% et 1,7% respectivement) et atteignent au maximum 23% et 3,25%. Ces teneurs augmentent faiblement en moyenne vers la surface. Il en résulte un rapport C/N classique et stable de 15 en moyenne, semblable à la plupart des autres carottes. On peut noter néanmoins une augmentation des teneurs en C, H, N et S vers 6 cm de profondeur, qui ne semble pas lié à des variations lithologiques (Figure 6-11).

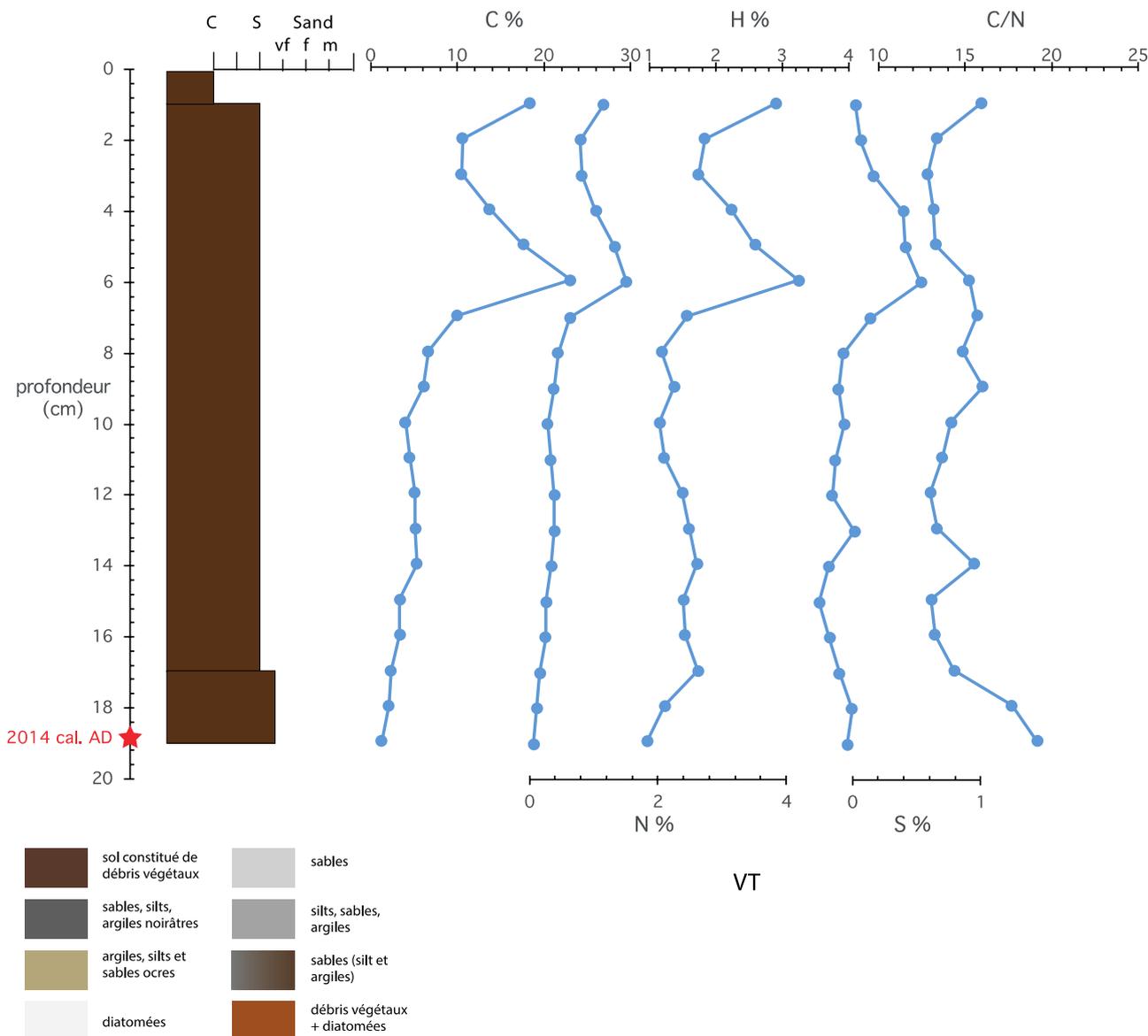


Figure 6-11 : Données de géochimie organique et isotopique, % de carbone (C), azote (N), ratio C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  mesurées sur la carotte VT.

### 3.4.7. Carottes IBA-03 et IBA 04

La partie inférieure de la carotte IBA-03 (Figure 6-12) est caractérisée par des teneurs moyennes en carbone (12%) et d'azote (1,6%) atteignant au maximum 25% et 2,9% respectivement vers 100cm de profondeur, dans le niveau le plus riche en sable. La carotte est caractérisée par les rapports C/N (en moyenne C/N = 7) le plus bas de l'ensemble des carottes étudiées, reflétant un sol très peu évolué.

La carotte IBA-04 (Figure 6-13) présente des teneurs moyennes en C (en moyenne 18%, maximum 26%) et en N (maximum 1,9%) similaires de celle de la carotte IBA-03. Le rapport C/N (C/N=14 en moyenne, et 18 au maximum) est quand à lui sensiblement plus élevé que pour la carotte IBA-03, mais très semblable à celui des autres carottes étudiées. On peut noter une augmentation de ce rapport vers la surface. Les niveaux riches en diatomées sont caractérisés par des teneurs plus élevées en C (25%).

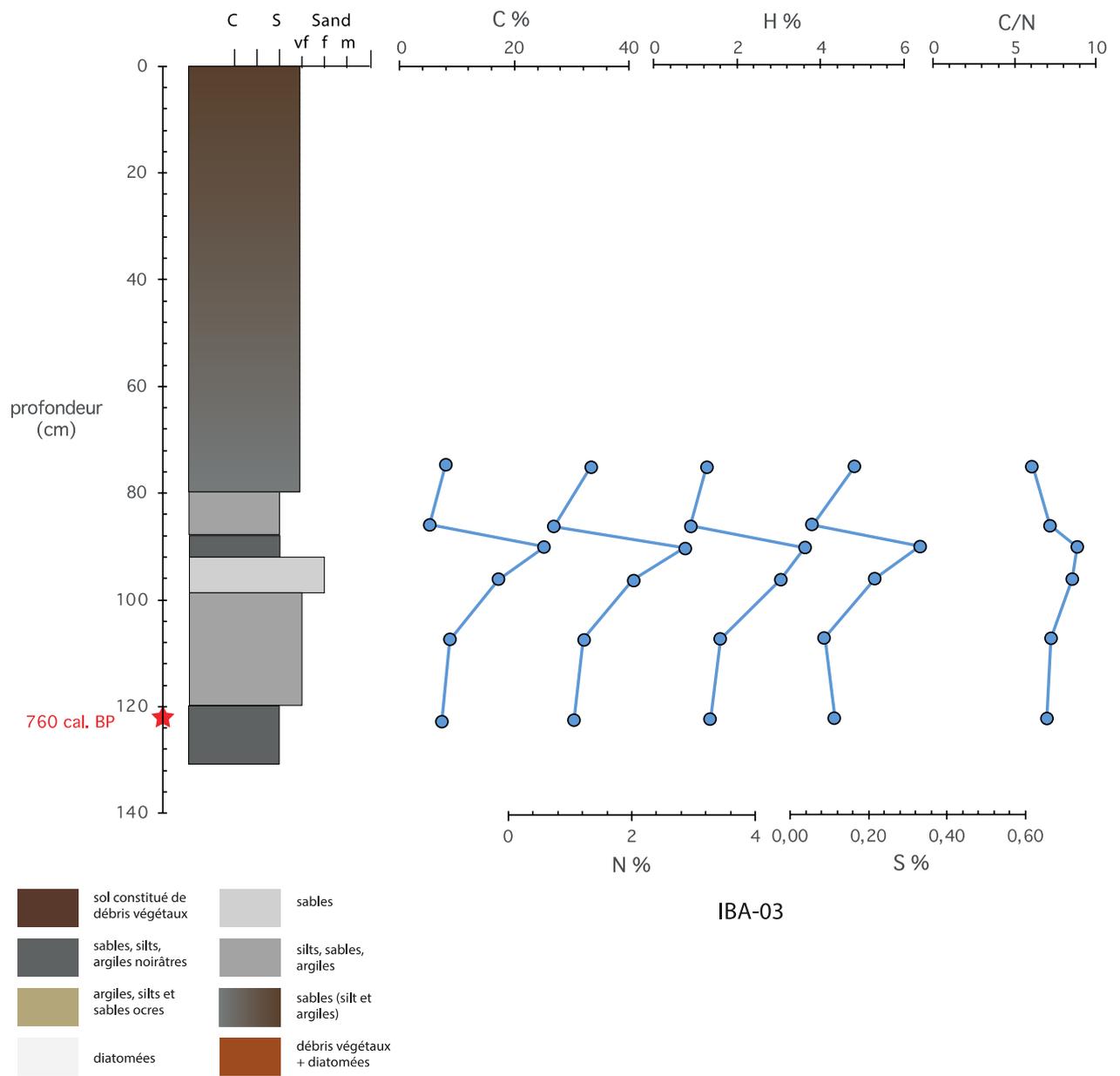


Figure 6-12 : Données de géochimie organique et isotopique, % de carbone (C), azote (N), ratio C/N,  $\delta^{13}C$  et  $\delta^{15}N$  mesurées sur la carotte IBA-03.

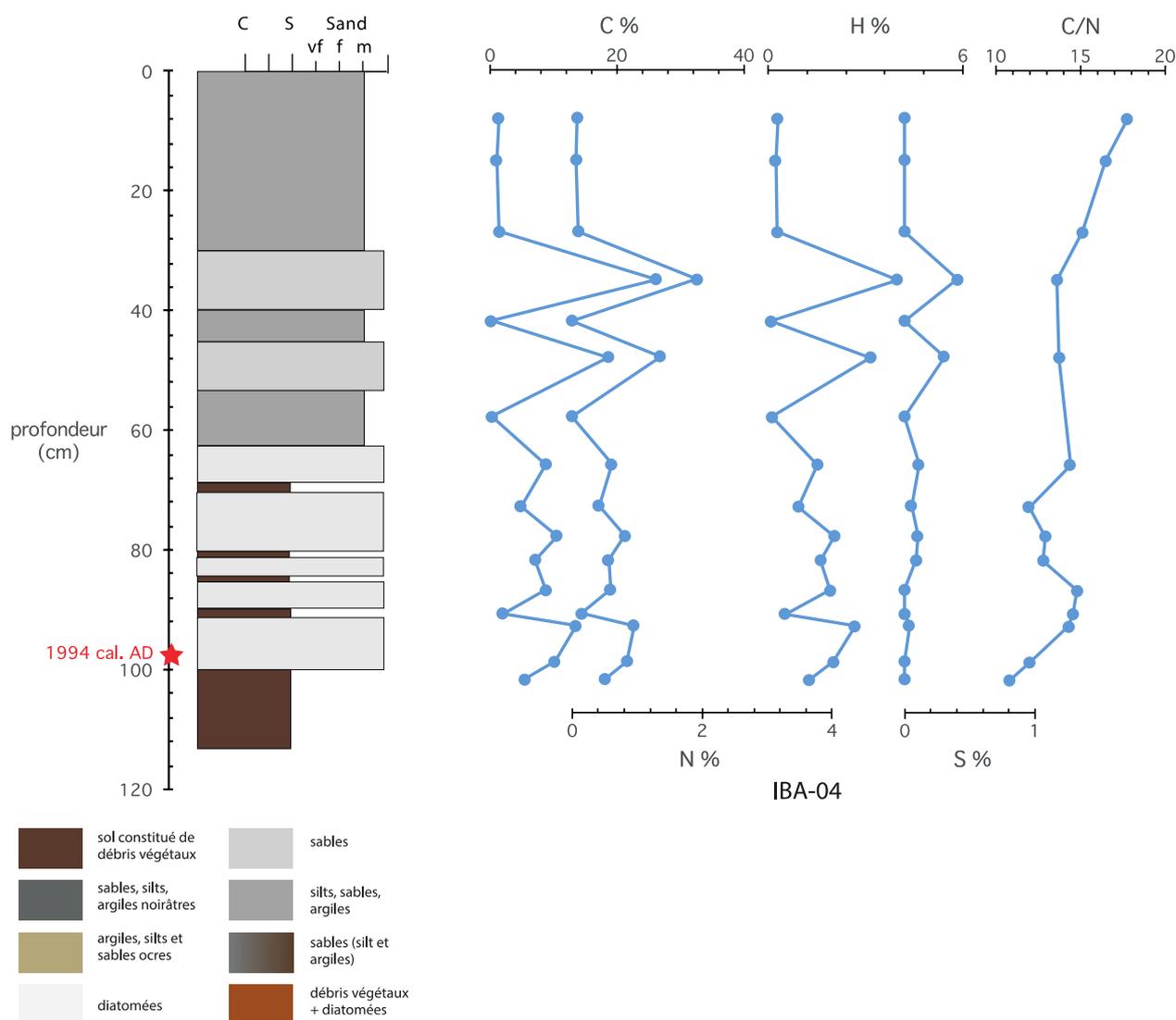


Figure 6-13 : Données de géochimie organique et isotopique, % de carbone (C), azote (N), ratio C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  mesurées sur la carotte IBA-04.

### 3.5. Minéralogie des argiles

Un certain nombre d'échantillons est caractérisé par la quasi absence de phase cristallisée dans la fraction inférieure à 2  $\mu\text{m}$ . Quelques échantillons ne sont composés que de feldspaths, les autres présentent des assemblages minéralogiques très divers.

#### 3.5.1. Carotte STU-AZO

La carotte STU-AZO est caractérisée par une certaine abondance de la fraction argileuse (2378 coups/s) et des feldspaths (2571 coups/s) reflétant un caractère minéral marqué. Le cortège argileux de la carotte AZO-STU est dominée par la présence de 69% de smectite (Figure 6-14) en moyenne, associée à 17% d'interstratifiés gonflants 14C-14S, et de 13% d'interstratifiés 14v-14 (non gonflants). Chlorite et illite sont présentes à l'état de traces (<2%).

On peut noter une diminution de la quantité de minéraux argileux et de feldspaths vers le sommet de la carotte, reflétant une diminution de la fraction minérale vers la surface. On observe également que cette fraction minérale très importante en base de la carotte est enrichie

en smectite. Un enrichissement en smectite est également noté entre 7 et 8 cm de profondeur (Figure 6-14).

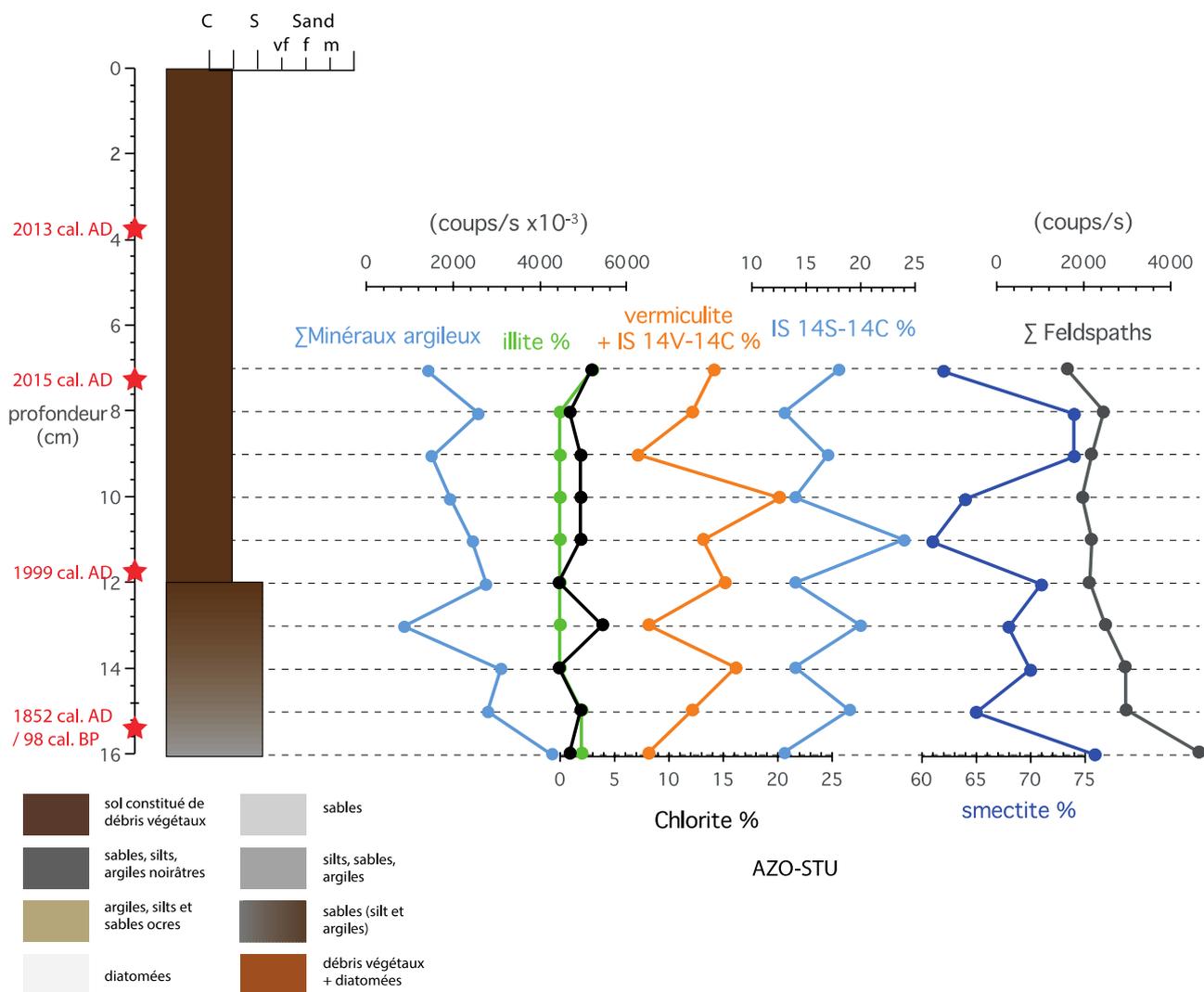


Figure 6-14 : Composition minéralogique de la carotte AZO-STU

### 3.5.2. Carotte PHO-02

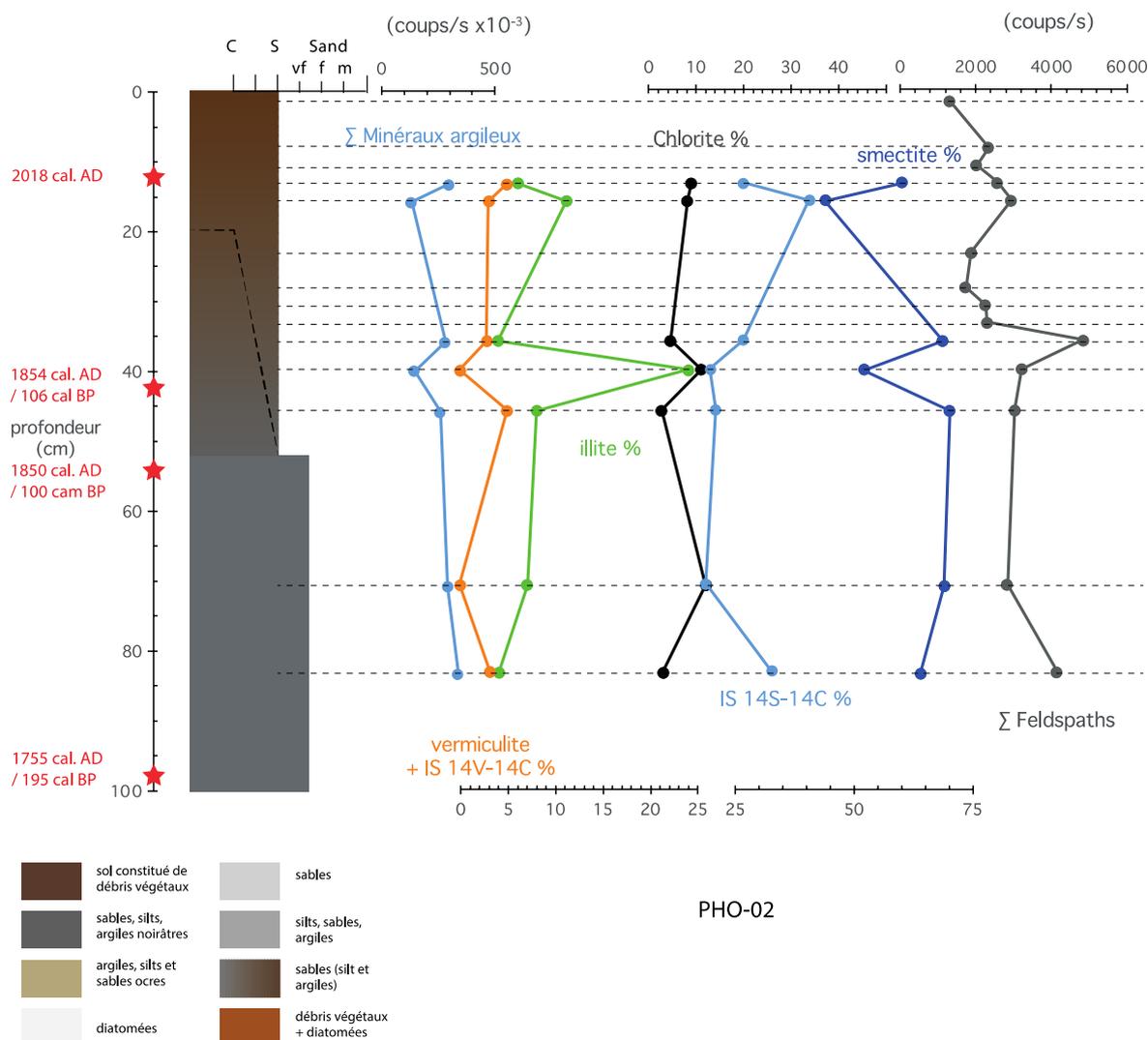


Figure 6-15 : Composition minéralogique de la carotte PHO-02

Le contenu en minéraux argileux de la fraction argileuse de la carotte PHO-02 est très faible, alors que son contenu en feldspaths (2681 coups/s) est dans la moyenne de la base de données des sols prélevés sur les Kerguelen (Herlédan et al., in prep). On note l'absence de fraction argileuse cristallisée dans la partie supérieure de la carotte, tandis que les feldspaths sont présents en faible proportion (Figure 6-15). L'assemblage argileux est dominée par l'abondance de la smectite (61%) et des interstratifiés gonflants IS14C-14S (20%). Les autres minéraux (illite, chlorite et vermiculite) sont présents en quantité faible (<10%). La composition du cortège argileux présente de faibles variations : on observe une légère augmentation de la proportion de smectite dans la partie inférieure de la carotte, ainsi qu'un niveau enrichi en illite et chlorite aux dépens de la smectite à 40 cm de profondeur, ainsi qu'une augmentation de la proportion de feldspaths (Figure 6-aa).

### 3.5.3. Carotte GEO-03

La carotte GEO-03 est caractérisé par des teneurs en minéraux argileux (1371 coups/s) et en feldspaths (1426 coups/s) classiques. Le cortège argileux est composé majoritairement d'interstratifiés gonflants smectite-chlorite (45%) et de smectite (33%), associés à 14% d'interstratifiés non gonflants de type chlorite-vermiculite (Figure 6-16). La chlorite est très peu abondante (7% en moyenne) et l'illite est présente à l'état de traces (<2%).

On remarque que les niveaux plus argileux sont aussi les plus riches en smectite et les moins riches en interstratifiés S-C, comme à 89 cm et entre 59 et 41 cm de profondeur. On note un enrichissement en interstratifiés C-V vers le sommet de la carotte aux dépens de la smectite (Figure 6-16).

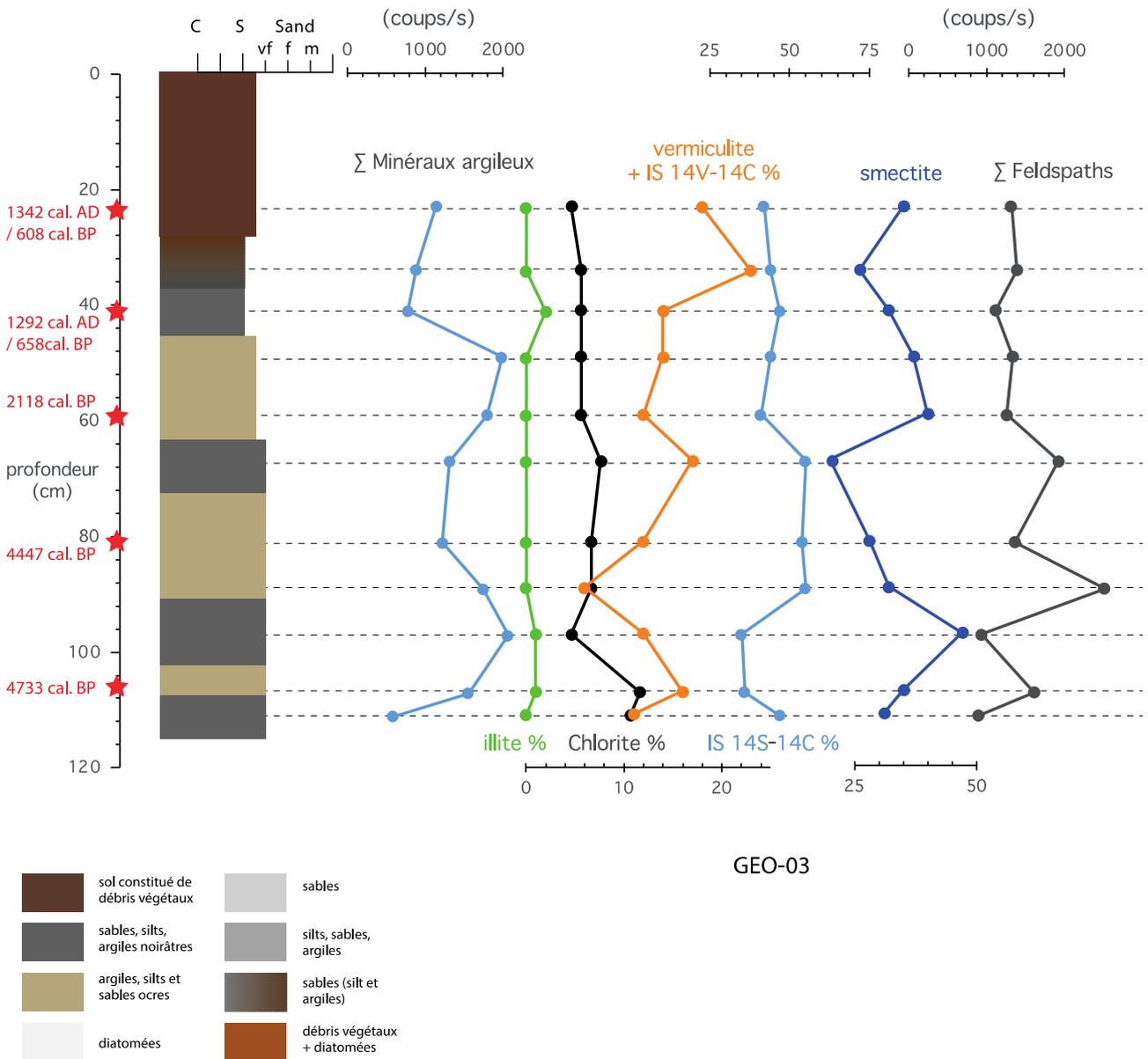


Figure 6-16 : Composition minéralogique de la carotte GEO-03

### 3.5.4. Carotte IBA-04

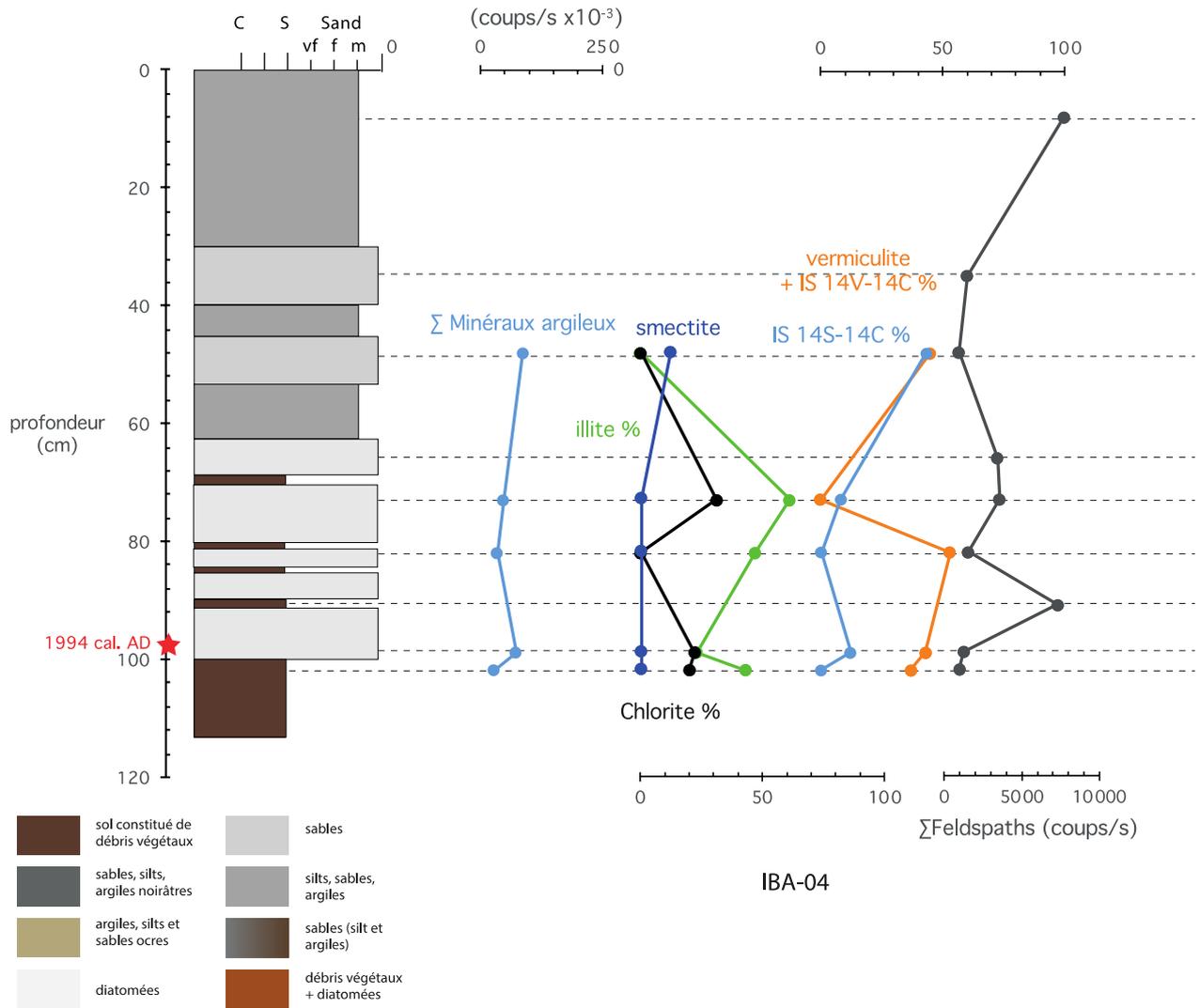
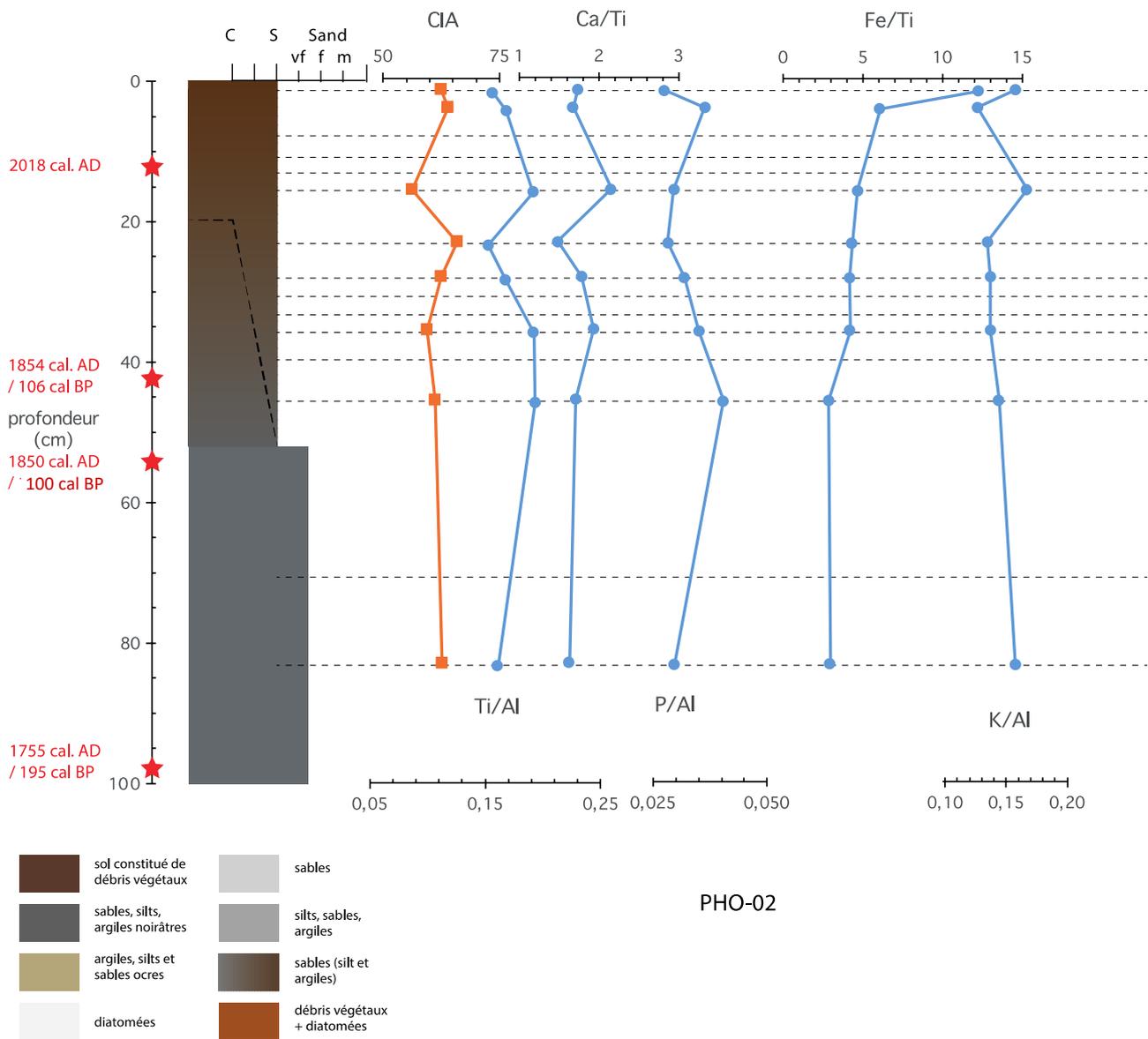


Figure 6-17 : Composition minéralogique de la carotte IBA-04

La carotte IBA-04 est caractérisée par la quasi-absence de minéraux argileux dans la fraction argileuse, voire une absence totale dans la partie supérieure de la carotte, tandis que les feldspaths sur très abondants (Figure 6-17). Le cortège argileux est principalement composé de vermiculite (36%) et d'illite (35%), tandis que la chlorite et les interstratifiés gonflants IS 14C-14S représentent respectivement 15 et 13% de l'assemblage argileux (Figure 6-17). La smectite est présente à l'état de traces (>2%). On observe peu de variations de composition du cortège argileux, hormis la présence d'un niveau enrichi en illite (61%) et chlorite (31%) dépourvu de vermiculite à 73 cm de profondeur.

### 3.6.Géochimie inorganique



L'index CIA présente des valeurs faibles, en moyenne de 62, indiquant un faible degré d'altération. Les valeurs oscillent entre 56 et 66, mais ne présentent pas de tendance évolutive significative en fonction de la profondeur. D'une manière générale, les ratios élémentaires ne montrent pas d'évolution particulière en fonction de la profondeur, ni de la lithologie. On note cependant une augmentation des ratios Fe/Ti et K/Al au sommet de la carotte.

Le CIA suggère un niveau plus intense d'altération à 28 cm de profondeur. Néanmoins, les rapports Ti/Al et Ca/Ti sont plus faibles dans ce niveau particulier, tandis que les autres éléments ne montrent aucune variation.

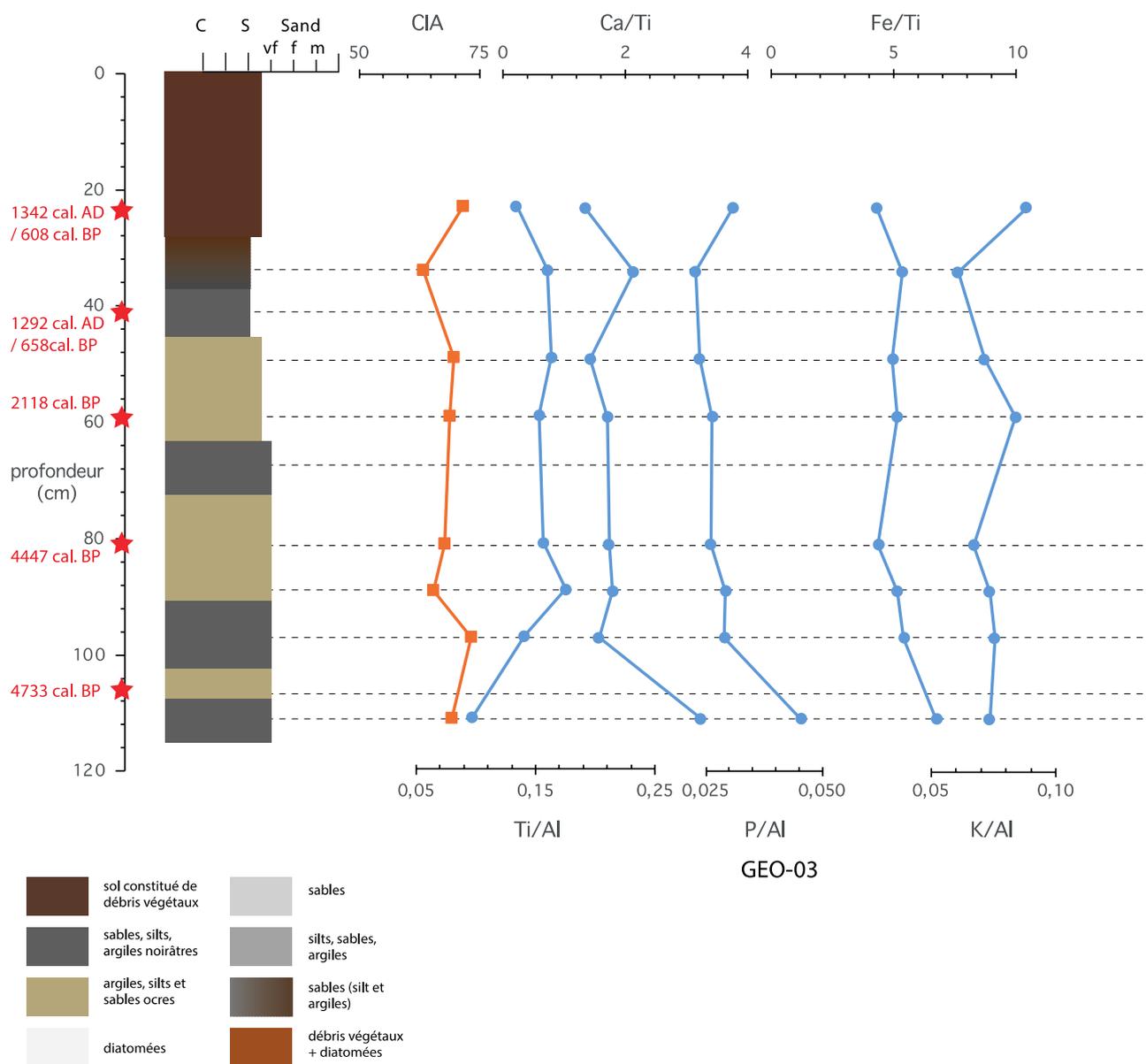


Figure 6-19 : Géochimie élémentaire de la carotte GEO-03, CIA (Chemical Index of Alteration), ratio Ti/Al, Ca/Ti, P/Al, Fe/Ti et K/Al.

Le CIA est plus élevé dans la carotte, avec une moyenne de 69, ce qui indique une altération intermédiaire, avec des valeurs variant entre 63 et 73. On n’observe pas de différences en fonction de la lithologie, ni d’évolution particulière en fonction de la profondeur.

On note une diminution du ratio Ti/Al en dessous de 90 cm de profondeur, tandis que les ratios Ca/Ti et P/Al augmentent. Le K/Al montre une légère augmentation dans le niveau supérieur de la carotte. Les autres éléments ne montrent pas d’évolution particulière avec la profondeur.

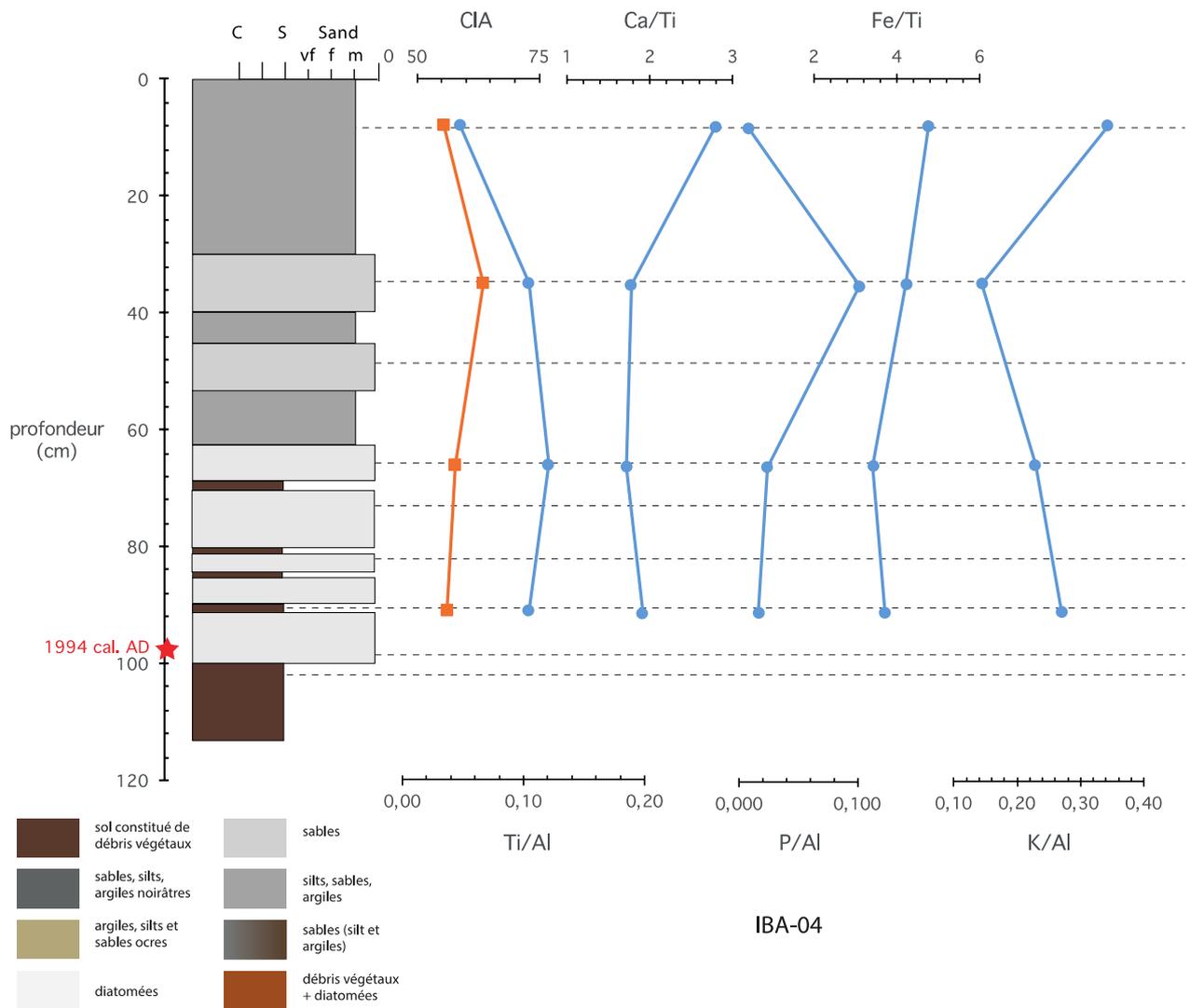


Figure 6-20 : Géochimie élémentaire de la carotte IBA-04, CIA (Chemical Index of Alteration), ratio Ti/Al, Ca/Ti, P/Al, Fe/Ti et K/Al.

Le CIA est faible sur l'ensemble de la carotte avec une valeur moyenne de 58, reflétant une altération très faible. Compte-tenu de la faible résolution, il est difficile de voir une quelconque évolution avec la profondeur ou la lithologie, hormis pour l'échantillon situé à 35 cm de profondeur pour lequel on observe une augmentation du ratio P/Al et une diminution du ratio K/Al.

## 4. Interprétation et discussion

### 4.1. Préservation des thèques dans les sédiments

Les amibes à thèque sont des proxys couramment utilisées dans les études paléoenvironnementales (Armynot du Châtelet et al., 2010; Sullivan and Booth, 2011). Néanmoins, les conditions de préservation de certaines thèques sont de nature à altérer l'interprétation des assemblages de thécamoebiens en terme de reconstitution paléoenvironnementale (*e.g.* Mitchell et al., 2008a, 2008b). La préservation des thèques est variable selon les espèces. La morphologie et la biologie des différentes espèces sont connues depuis longtemps et permettent de bien contraindre ces facteurs. L'évolution des amibes à

thèque dans le temps est donc inféodée à la qualité de préservation des différentes thèques ainsi qu'aux variations des conditions environnementales (Charman et al., 2002). De ce fait l'assemblage initial des amibes à thèque n'est pas préservé dans son intégralité (Porter and Knoll, 2000). Certaines thèques restent tout de même plus fragiles et leur degré de décomposition est plus important que pour d'autres (Payne, 2011). Ces degrés de décomposition sont notamment dépendante des caractéristiques des environnement dans lesquels vivent les amibes à thèque : par exemple, la préservation des thèques est très mauvaise dans les environnements tourbeux (Lamentowicz et al., 2009).

La composition de la thèque, et non pas son caractère de type idiome ou xénosome, est un facteur prépondérant sur la préservation des thèques. Les espèces à paroi organique, telles que le genre *Arcella*, sont les plus sujettes à la dégradation, (Breton and Tostain, 2005). Peu d'individus à paroi organique ont d'ailleurs été observés dans les carottes étudiées.

D'une manière générale la préservation des espèces à xénosomes est contrôlée par leur composition minéralogique. Les thèques d'*Euglypha* sont fortement affectées par la dissolution des plaques de silice qui composent leur thèque dans des conditions de pH acide, (e.g. Swindles and Roe, 2007). Cette caractéristique pourrait expliquer la faible présence de taxons comme *Euglypha rotunda* ou *Trinema lineare* sur la carotte MV, peut être située dans un environnement plus acide, alors que ces taxons sont présents sur le l'ensemble de l'archipel de façon abondante. De plus les taxons dont la thèque est siliceuse comme pour les genres *Euglypha*, *Corythion*, *Trinema* ou encore *Tracheleuglypha* sont susceptibles de subir une dégradation en fonction de la profondeur (Booth and Jackson, 2003; Mitchell et al., 2008d; Payne, 2007; Swindles and Roe, 2007).

Les résultats des observations et des analyses au MEB révèlent que la granulométrie semble également être un facteur important dans la distribution des espèces et la conservation des thèques. La taille moyenne des grains disponibles ( $1.47 \pm 0.66 \mu\text{m}$ ) semble un facteur limitant dans la construction des thèques à xénosomes (Armynot du Châtelet et al., 2010). En revanche, il semble que la disponibilité minéralogique ne soit pas un facteur déterminant : les mêmes espèces sont rencontrées dans des zones géographiques distinctes et semblent s'accommoder de la minéralogie locale. Les résultats des analyses chimiques au MEB (carotte AZO-STU) indiquent que les changements minéralogiques/chimiques ne sont provoquent pas de changements dans la distribution des amibes à thèque au sein d'une même carotte.

## 4.2. Zonations écologiques

Certaines espèces montrent des affinités écologiques avec différents types d'environnement, la teneur en COT ou bien encore la nature pétrographique des roches. Des zonations ont pu être déterminées à partir de l'analyse des correspondances (Detrended correspondance analysis, DCA) grâce aux assemblages d'amibes à thèque qui leur confèrent donc des caractéristiques écologiques différentes. Les sommes des espèces à idiosomes et des espèces à xénosomes ont également été représentées. L'interprétation est basée sur les espèces ayant un intérêt dans l'interprétation des données sont présentées dans cette partie : *Phryganella paradoxa* qui a une affinité particulière pour les environnements pauvre en COT, *Centropyxis sylvatica* qui est une espèce indicatrice des COT faible à moyen, et *Diffugia lucida* et *Euglypha laevis* qui excluent les environnements humides ou de souilles (Herlédan et al., in prep).

L'occurrence des différentes espèces a permis de définir de grandes zones écologiques caractéristiques dans les carottes PHO-02 et STU-AZO. Des changements ont ainsi pu être mis en évidence, et ont été interprété en fonction du type d'environnement et de la teneur en COT, en se basant sur la base de données des espèces d'amibes à thèque actuelles.

#### 4.2.1. Carotte AZO-STU

La DCA a permis de mettre en avant 3 zones différentes sur la carotte AZO-STU (Figure 6-21).

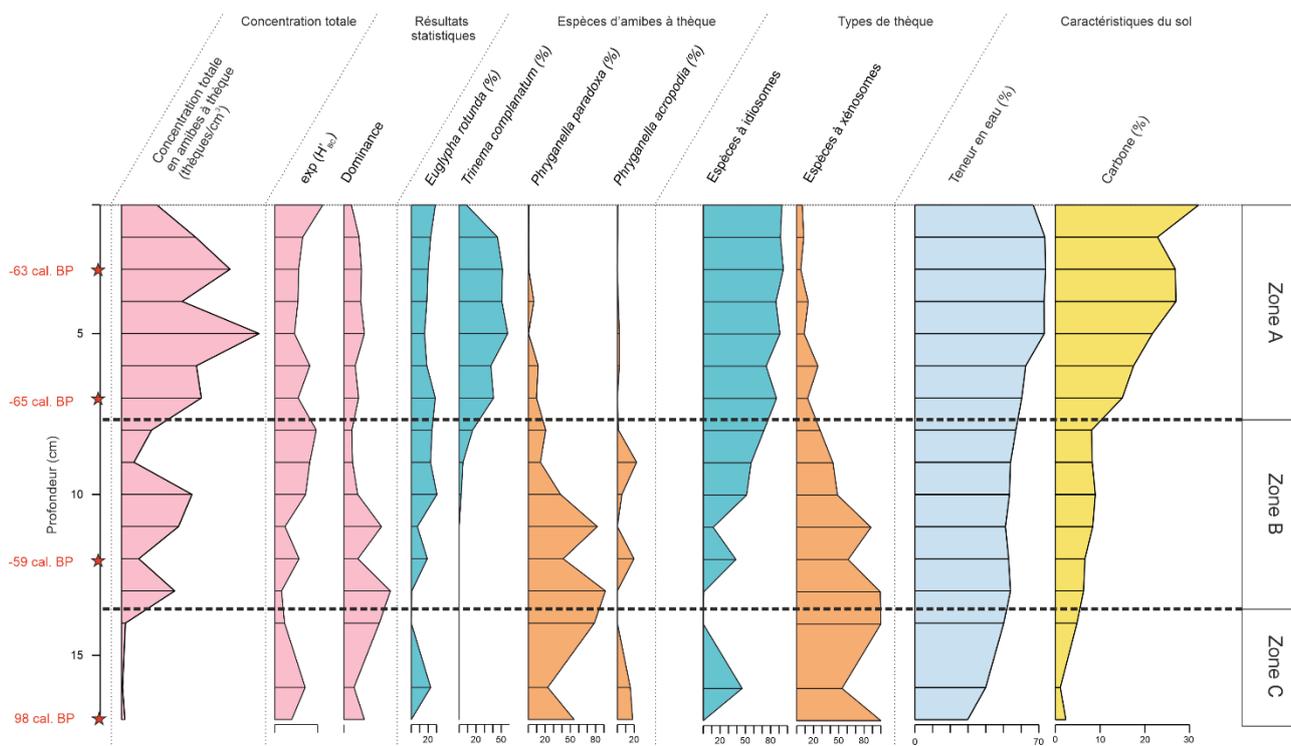


Figure 6-21 : Représentation graphique de la concentration en amibes à thèque dans la carotte (thèques/cm<sup>3</sup>), des résultats statistiques ( $Exp(H')_{BC}$  et Dominance), des pourcentages des espèces d'amibes à thèques et de la somme des types de thèque (idiosomes ou xénosomes), et des caractéristiques du sol de la carotte AZO-STU

La **zone C**, dont la base est datée à 98 cal. BP, est caractérisée par une faible concentration en amibes à thèque associée à de faibles teneurs en carbone. Un pic de diversité est observé à 16 cm, marqué par une présence importante du taxon *Euglypha rotunda* et une faible proportion de *Phryganella paradoxa*. La somme des espèces à xénosomes est globalement forte malgré un pic de présence des espèces à idiosomes à la base de la carotte. Cette zone est interprétée comme un environnement mixte associée à une teneur en COT faible. Cette correspondance écologique est définie notamment par la présence abondante de *Phryganella paradoxa* et l'absence de taxon tels que *Trinema complanatum*.

La **zone B**, entre -59 cal. BP et -65 cal. BP, est une phase de transition entre environnement de type minéral vers un environnement plus végétalisé et constitue à ce stade un environnement mixte. Cette phase est marquée par l'augmentation progressive de la teneur en COT et est associée à la diminution du taxon *Phryganella paradoxa*. Ces observations sont confortées par la présence d'*Euglypha tuberculata* qui est caractéristique d'un environnement

organique. En parallèle on observe également dans cette zone une diminution de la dominance et une diversité plus importante.

Enfin, **la zone A**, correspond à une zone plus organique et végétalisée définie par les fortes teneurs en COT. Les taxons à xénosomes laissent place aux taxons à idiosomes, plus caractéristiques des zones organiques. La concentration en amibes à thèque est plus importante dans cette zone, d'âge postérieur à -65 cal. BP.

#### 4.2.2. Carotte PHO-02

L'analyse DCA a permis de mettre en avant 4 zones différentes sur la section verticale PHO-02 (Figure 6-22). Les zones C et D sont mal contraintes en raison du faible pas d'échantillonnage.

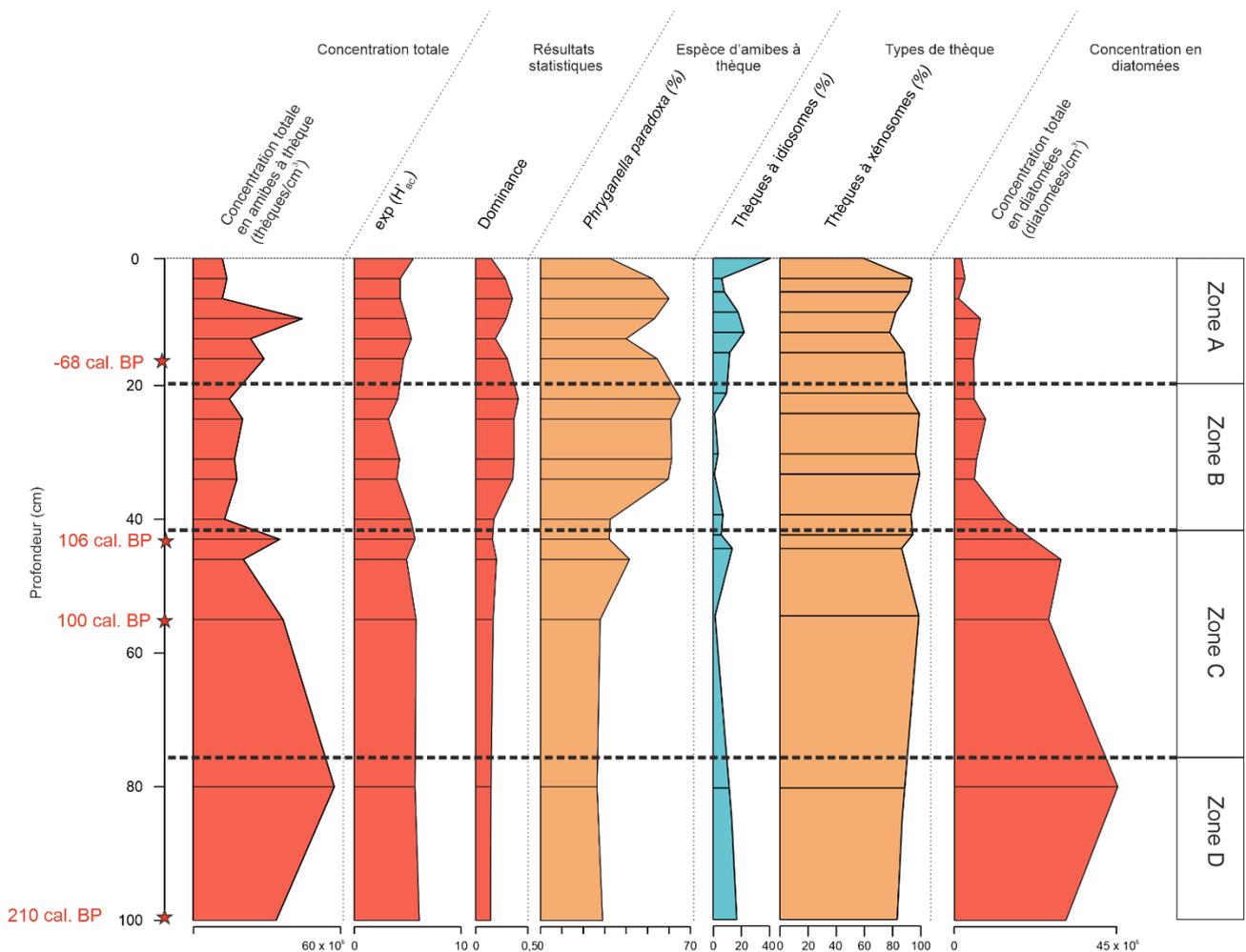


Figure 6-22 : Représentation graphique de la concentration en amibes à thèque dans la carotte (thèques/cm<sup>3</sup>), des résultats statistiques ( $Exp(H')_{BC}$  et Dominance), des pourcentages des espèces d'amibes à thèques et de la somme des types de thèque (idiosomes ou xénosomes), et des caractéristiques du sol de la section verticale PHO-02.

La **zone D**, entre 210 et 150 ans cal BP, est caractérisée par les fortes concentrations en amibes à thèque et en diatomées. La présence des taxons *Euglypha tuberculata* et *Tracheleuglypha acolla* indique un environnement humide et végétalisé. Aucune espèce ne semble dominante.

La **zone C**, se terminant vers 100 ans cal BP, est caractérisée par la diminution des concentrations en amibes à thèque et en diatomée suggérant ainsi une diminution dans l'humidité environnante. Cette zone est associée à un environnement mixte avec une diminution de la teneur en COT et l'augmentation légère de la présence du taxon *Phryganella paradoxa*. C'est à nouveau un environnement humide avec présence de végétation.

La **zone B** est quant à elle caractérisée par la diminution des concentrations en diatomées et en amibes à thèque qui atteignent un seuil bas conférant à cette zone les caractéristiques d'un environnement de zone mixte à faible teneur en COT. Cet argument est appuyé par la présence du taxon *Phryganella paradoxa* qui domine l'assemblage avec un indice de dominance élevé.

Enfin, la **zone A** est attribuée à un environnement mixte plus minéral avec une faible teneur en COT. Ce caractère écologique est représenté par la présence des taxons *Cyclopyxis eurystoma*. La proportion de *Phryganella paradoxa* et donc des espèces à xénosomes diminue vers la surface laissant tout de même place à la signature de la végétation de surface.

Les proportions des espèces à idiosomes sont faibles sur l'ensemble de la carotte ce qui pourrait caractériser un environnement de type minéral. En effet, dans ce type d'environnement, les minéraux seraient plus disponibles pour que les espèces à xénosomes puissent fabriquer leurs thèques, se développant alors préférentiellement par rapport aux espèces à idiosomes.

#### **4.3.. Reconstitution des environnements récents à partir des amibes à thèques et des caractéristiques organiques**

L'analyse conjointe des amibes à thèque et des caractéristiques chimiques et organiques a permis d'identifier des possibles changements environnementaux dans les carottes AZO-STU et PHO-02.

Dans le cas de la section verticale PHO-02, prélevée en bordure de rivière l'implantation progressive du taxon *Phryganella paradoxa* depuis 210 cal. BP en parallèle d'une diminution des concentrations en amibes à thèque et des concentrations en diatomées suggère une évolution vers un environnement plus sec, pouvant correspondre à une modification du lit de la rivière ou à une diminution des précipitations. L'ensemble des résultats acquis, notamment les changements morphologique des grains minéraux, suggèrent que le fonctionnement de la rivière a évolué au cours du temps, avec notamment une diminution du transport hydrodynamique et des conditions globalement plus sèches, qui auraient permis le développement d'une végétation typique des environnements rocailloux (Aubert de La Rue, 1932a). Ces changements pourraient résulter d'une migration du lit de la rivière, d'une diminution des précipitations ou bien d'un assèchement du milieu, lié à l'impact croissant du vent qui s'engouffre dans ces deux vallées

En ce qui concerne la carotte AZO-STU, l'augmentation des teneurs en COT (Frenot et al., 1993) suggère le développement progressif de *Azorella selago*, plante à croissance continue, indiquant une mise en place progressive de la végétation dans un contexte initialement minéral, mis en évidence par les analyses chimiques des éléments constituant les thèques des amibes à thèque. La carotte AZO-STU est située à l'intersection entre la rivière cachée et la rivière du sud.

Dans ce contexte, le développement de la végétation enregistrée dans la partie supérieure de la carotte pourrait résulter d'une modification morphologique du lit de la rivière, avec une migration du lit de la rivière qui aurait permis le développement de la végétation dans les zones exondées.

Les deux sites enregistrent une modification des conditions environnementales depuis plusieurs décennies, avec un assèchement sur différents sites de l'archipel au cours notamment sur la péninsule de Courbet et la presqu'île Ronarc'h (Damien Fourcy, communication personnelle). Ces tendances sont également en accord avec les données de Météo France qui montrent que les précipitations sur la partie Est de l'archipel sont en déclin depuis les années 1950 (Frenot et al., 2006, Armynot et al., in prep).

#### **4.4. Impact de la végétation sur les signatures organique et isotopique**

Dans le contexte des Kerguelen, il est intéressant d'évaluer l'impact potentiel de la végétation sur le développement des sols sous-jacents, notamment sur les contenus organiques en fonction de la profondeur. Les teneurs en éléments C, H, N et S sont directement influencées par la nature de végétation environnante et par la présence d'éléments végétaux (système racinaire notamment) dans les échantillons. Dans les carottes, ces teneurs sont impactées par une dégradation des éléments, notamment par le biais de différents métabolismes bactériens (Kohn, 2010). Les bactéries dégradent la matière organique- dont le COT contenu dans les échantillons – et favorisent l'assimilation du  $^{12}\text{C}$  et augmentent la proportion de  $^{13}\text{C}$  avec la profondeur comme le suggèrent les évolutions du  $\delta^{13}\text{C}$  des différentes carottes. Les activités des communautés bactériennes influencent donc les teneurs isotopiques. Les teneurs en  $\delta^{15}\text{N}$  peuvent être impactées, notamment sur les échantillons de surface, par la présence d'oiseaux marins aux alentours et notamment les déjections qu'ils entraînent (Denk et al., 2017). Elles dépendent donc de l'emplacement géographique des échantillons. Des zones comme Manchot, qui se trouve à proximité des colonies de manchots royaux de la plage de Ratmanoff, pourraient être plus facilement influencées que les autres localités.

Les échantillons de la carotte MV et de la section verticale GEO-01 montrent non seulement les teneurs les plus élevées en carbone mais également la plus faible variabilité (Figure 6-23). Ceci peut suggérer une stabilité des contributions organiques et minérales des échantillons. La teneur en carbone de la carotte AZO-STU est également importante en surface et diminue en profondeur suggérant un possible changement d'environnement avec le passage d'un environnement végétalisé en surface à un environnement minéral en profondeur. Dans les autres prélèvements verticaux, les teneurs en carbone sont très hétérogènes. La carotte GEO-03 montre une forte amplitude de variations des teneurs en carbone. Cette carotte représente l'enregistrement le plus long des sites étudiés (4733 cal. BP), et on ne peut pas écarter l'hypothèse que ces variations reflètent des changements d'environnements, notamment entre des périodes où la végétation était très développée et des périodes avec un environnement plus minéral. Les faibles teneurs en carbone qui caractérisent la carotte PHO-02 suggèrent un environnement plus minéral.

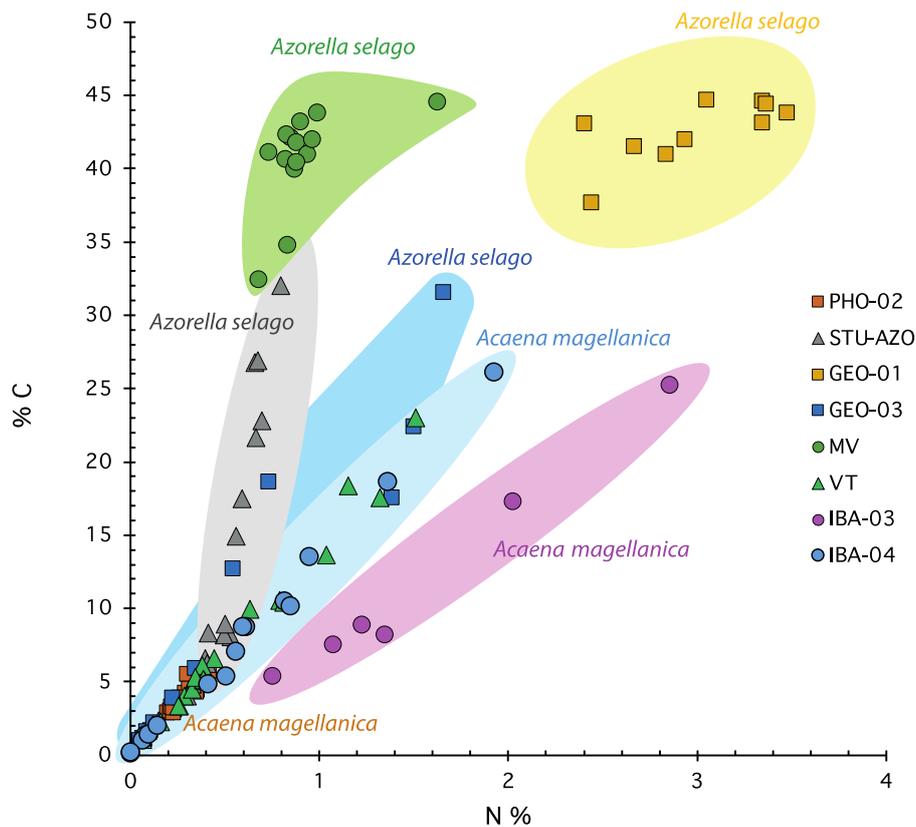


Figure 6-23 : % de carbone en fonction du % d'azote dans les différentes carottes analysées, et végétation dominante au site de prélèvement.

La comparaison des données de géochimie organiques met en évidence des différences notables entre les différents sites (Figure 6-24). Ces différences sont de nature à affecter de manière importante non seulement les caractéristiques physico-chimiques des différents (dont présence de ligands organiques, valeur de pH, etc...), les conditions d'altération des phases terrigènes mais également la préservation des amibes à thèques.

D'une manière générale, on observe que la plupart des carottes (IBA-03, IBA-04, VT, PHO-02) présentent des teneurs en C et en N proportionnelles (Figure 6-12). La carotte GEO-01 est caractérisée par des teneurs très élevées en C et en N. Enfin, on peut noter l'enrichissement relatif en C vis-à-vis de N pour les carottes MV, AZO-STU et GEO-03 (Figure 6-12).

Si on compare la végétation dominante en surface des carottes étudiées, on constate que ces différences sont cohérentes avec le type de végétation : les carottes prélevées sous une végétation dominée par *Azorella selago* sont caractérisées par les plus fortes valeurs en C, associées à des valeurs généralement faibles de N (sauf pour la carotte GEO-01). Au contraire, les carottes prélevées dans un contexte dominé par la présence d'*Acaena magellanica* présentent des teneurs proportionnelles en C et en N. Il semble donc que le type de végétation impacte de manière significative les teneurs en C et en N des différents carottes étudiées.

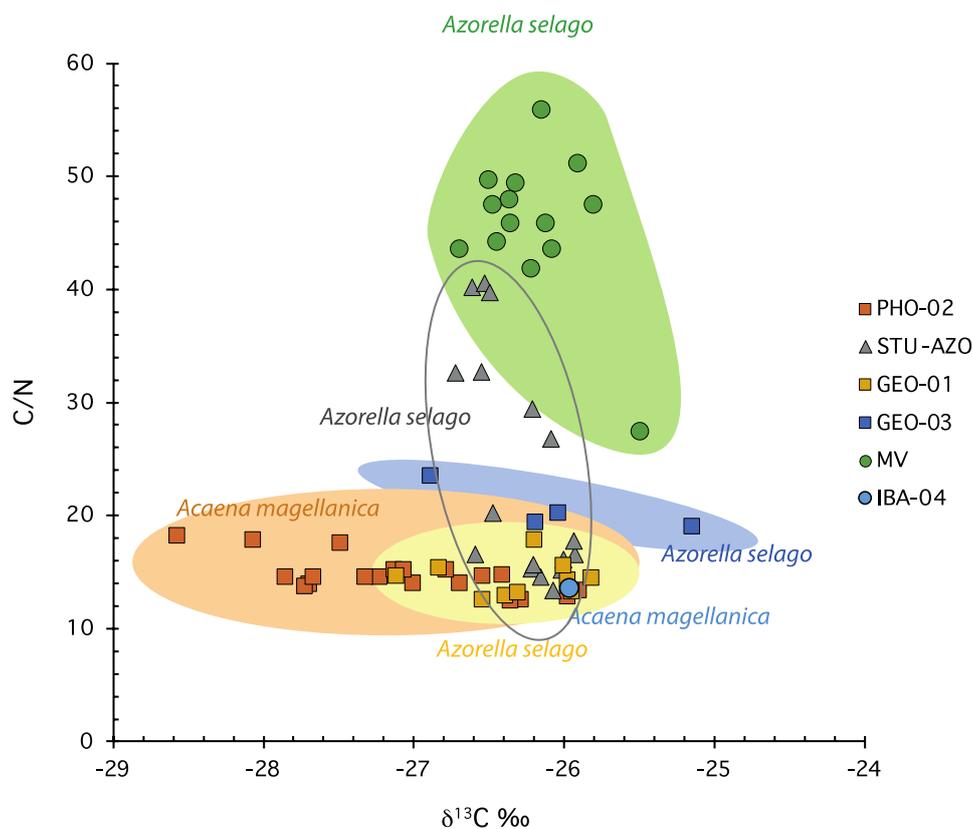


Figure 6-24 : rapport C/N en fonction du rapport isotopique du carbone dans les différentes carottes analysées, et végétation dominante au site de prélèvement.

L'évolution du rapport isotopique du carbone en fonction du rapport C/N (Figure 6-25) confirme ces observations : les carottes situées dans un contexte de végétation de type *Acaena magellanica* présentent des ratios C/N faibles et peu variables (11 à 18), des valeurs très négatives (-28,6‰ pour la carotte PHO-02) et avec une grande variabilité en  $\delta^{13}C$  (3‰), tandis que les carottes situées sous *Azorella selago* présentent au contraire des ratio C/N très variables (13 à 56) et des rapports isotopiques moins négatifs (-27,1 à -25,1‰) et avec une plus faible variabilité (2‰).

Il n'y a pas de relation claire entre les valeurs de C/N et l'âge des sédiments. On observe que les échantillons les plus récents présentent la plus large gamme de valeur du ratio C/N (15 à 56) carottes AZO-STU et MV), tandis que les valeurs de C/N semblent homogènes (entre 11 et 25) et sans tendance générale en fonction de l'âge des sédiments (entre 0 cal BP et 4733 an cal. BP).

## 4.5. Signature géochimique de la nature des matériaux terrigènes

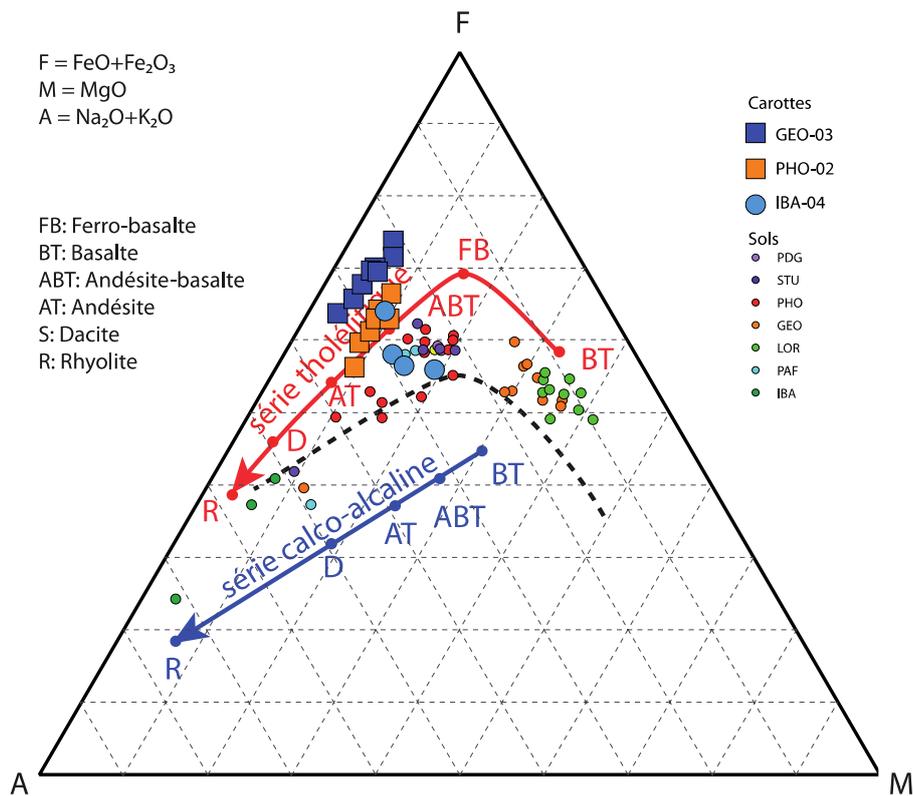


Figure 6-24 : Composition chimique des carottes étudiées et des échantillons de surface (Herlédan et al., in prep.) replacée dans le diagramme AFM.

Les analyses géochimiques des éléments majeurs (Tableau 6-S6) des différentes carottes confirment que leur fraction terrigène est largement héritée à partir des roches du substrat dont elle a gardé la signature géochimique (Figure 6-24). On voit ainsi que les carottes GEO-03 et PHO-02 sont caractérisées par une signature tholéiitique comme on peut s'y attendre compte tenu du contexte géologique des Kerguelen, dominé par les basaltes des plateaux. On note cependant que les compositions chimiques de la carotte IBA-04 sont dispersées.

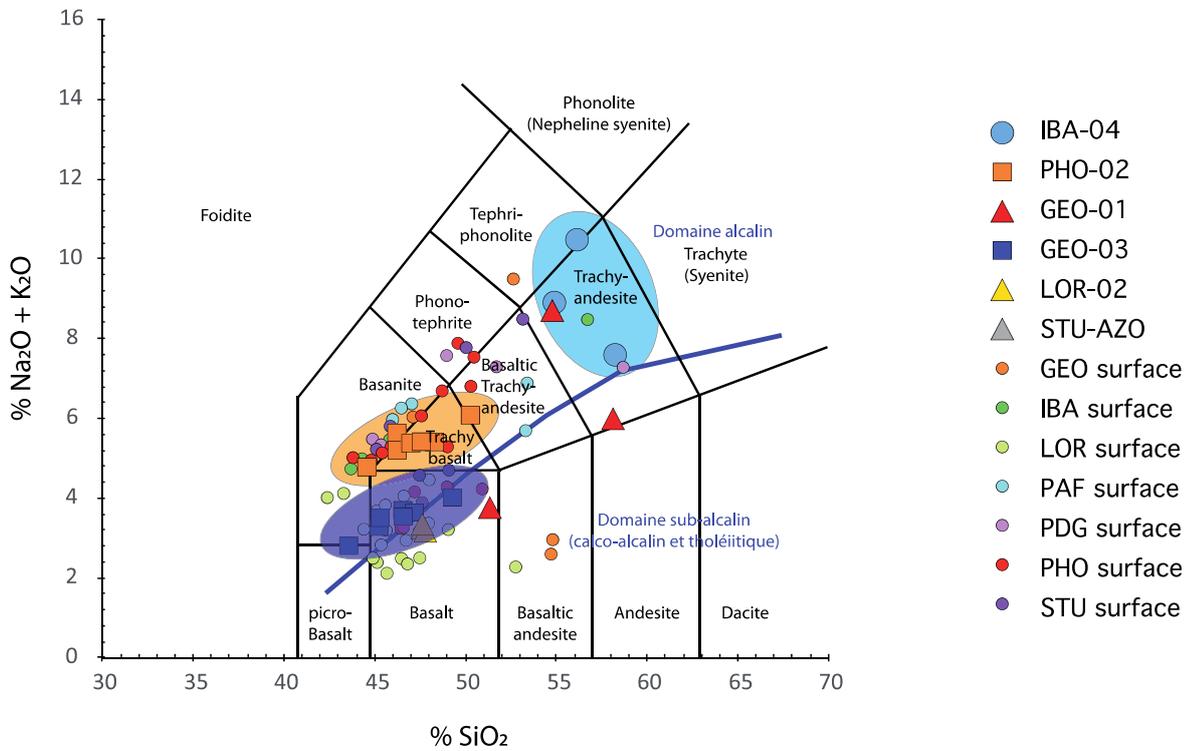


Figure 6-25 : Diagramme de Cox, ( $\text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}$ ) en fonction de  $\text{SiO}_2$ .

Le diagramme silice - alcalins (Figure 6-25) permet alors de mettre en évidence que les assemblages minéralogiques caractérisant les différents sites et dans les différentes carottes proviennent de domaines géochimiques sensiblement différents. On remarque ainsi que les signatures géochimiques de la fraction terrigène des carottes GEO-03 et LOR-02 sont caractéristiques des domaines basaltiques. La carotte PHO-02 caractérise ainsi le domaine trachy-basaltique, tandis que la carotte IBA-04 indique un substrat de type trachy-andésite. La singularité de la carotte IBA-04 peut ainsi expliquer sa composition minéralogique spécifique enrichie en illite, plus caractéristique des roches plus différenciées.

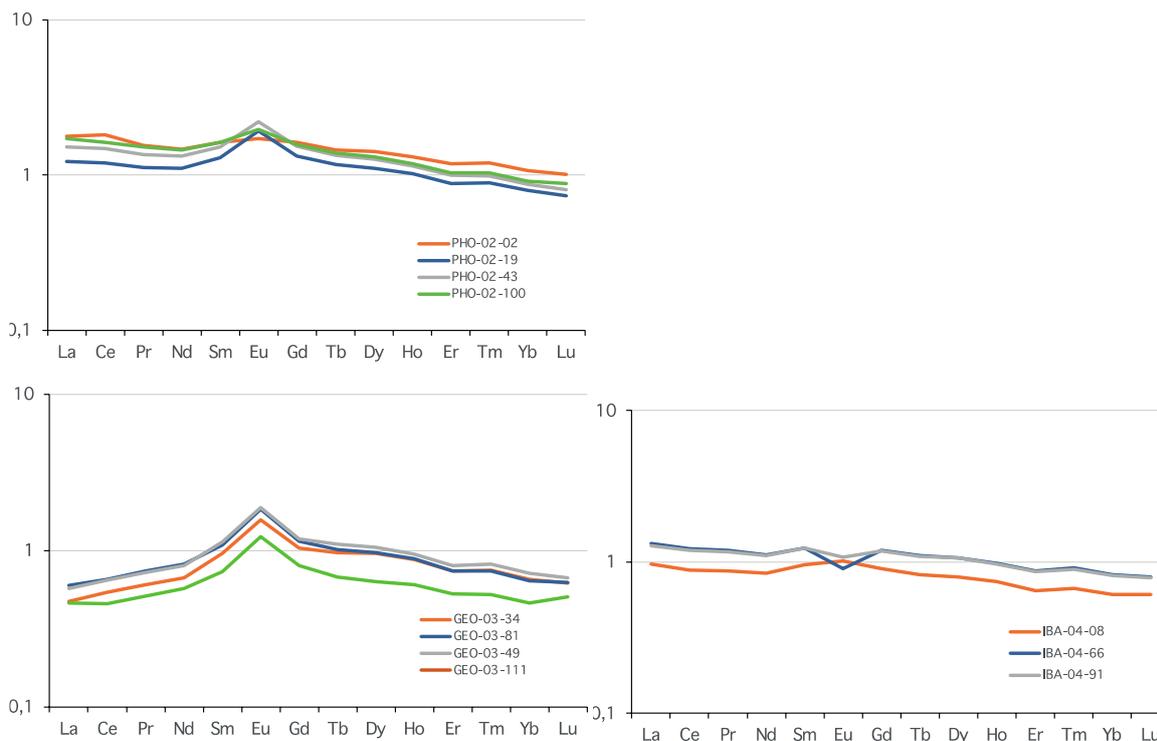


Figure 6-26 : Diagramme des lanthanides normalisés aux chondrites (McDonough & Sun, 1995) pour les 3 carottes étudiées.

La distribution des terres rares (REE) confirme les résultats des analyses des éléments majeurs (Figure 6-26). La fraction terrigène des carottes GEO-03 et PHO-02 présente des spectres de terres rares classiques, avec une légère anomalie en Europium, suggérant la présence de plagioclase. On remarque en outre un léger enrichissement en LREE (light REE) pour la carotte PHO-02 qui n'apparaît pas sur les analyses de la carotte GEO-03. Les spectres de REE des carottes GEO-03 et PHO-02 sont en accord avec un substrat basaltique. L'enrichissement en LREE au sein de la fraction terrigène de la carotte PHO-02 souligne la différence entre basalte et trachy-basalte. Le spectre caractéristique de la carotte IBA-04, avec une légère anomalie négative en europium est en accord avec la géochimie des éléments majeurs qui indique que la roche du substrat est de nature trachytique (Figure 6-25).

#### 4.6. Signature minéralogique et géochimique : contribution respective de la nature pétrographique des roches et des conditions d'altération chimique

Une partie des échantillons contenait une fraction cristalline peu abondante, mais il a toujours été possible de quantifier l'abondance des minéraux argileux (somme des minéraux argileux) et celle des feldspaths. La comparaison de l'évolution respective de ces deux composants révèle des tendances distinctes selon les carottes étudiées. Les carottes STU-AZO et GEO-03 sont caractérisés par l'abondance des feldspaths (Figure 6-27) tandis que les carottes PHO-02 et IBA-04 comportent peu de feldspaths et beaucoup de fraction argileuse.

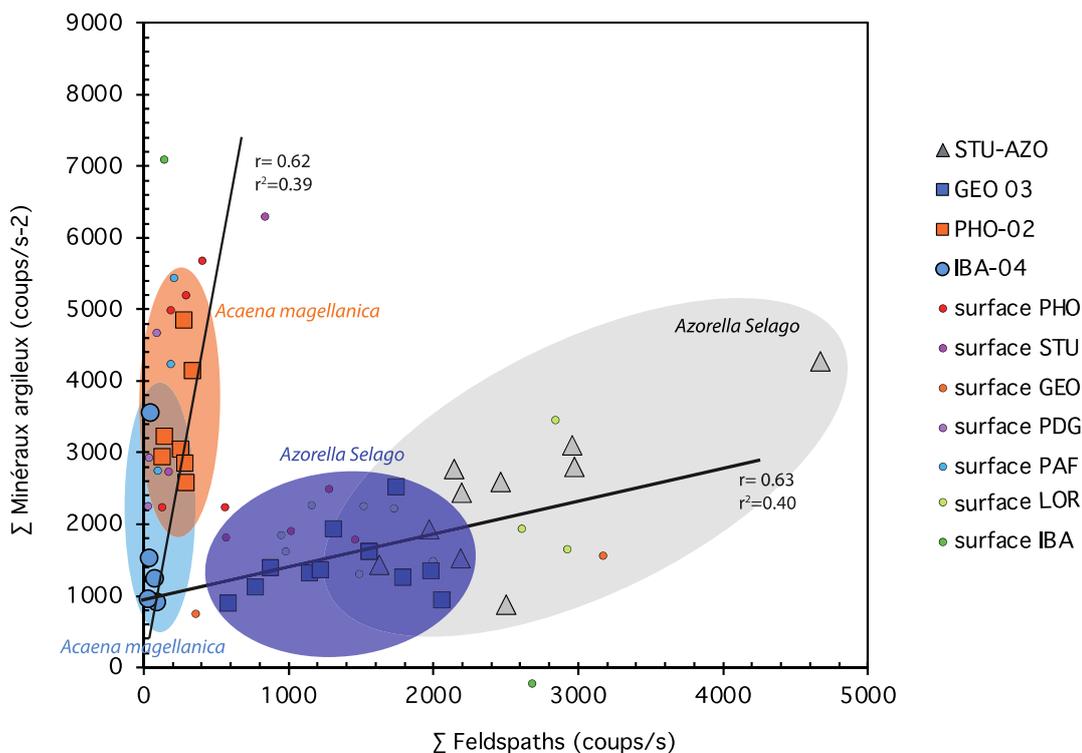


Figure 6-27 : Abondance des minéraux argileux en fonction des feldspaths (en coups/s) pour les échantillons issus des carottes et des échantillons de surface (Herlédan et al., in prep).

La quantité ainsi que la nature du matériel minéralogique composant la fraction fine des sols dépendent de plusieurs facteurs, parmi lesquels la nature pétrographique de la roche dont ces éléments minéraux est issue, l'intensité relative de l'érosion physique et de l'altération chimique (dont l'hydrolyse), les caractéristiques physico-chimiques des sols (pH, teneurs en matière organique), les conditions de précipitations et de ruissellement et la nature de la végétation sus-jacente.

Les carottes AZO-STU et IBA-03/04 ont été prélevées dans les sédiments fluvio-glaciaires quaternaires (Herlédan et al., in prep), tandis que les carottes GEO-01/03 et PHO-02 ont été prélevées dans des domaines basaltiques (Herlédan et al., in prep). Dans ce contexte, on peut donc en conclure que les proportions de minéraux argileux et de feldspaths au sein de la fraction inférieure à 2  $\mu\text{m}$  ne dépendent pas de la nature pétrographique du substrat.

Les carottes ayant les mêmes caractéristiques minéralogiques (ratio minéraux argileux/feldspaths – Figure 6-27) sont situées dans des mêmes zones géographiques ayant des caractéristiques de pluviométrie contrastées : la carotte GEO-03 est située au nord-ouest de l'archipel des Kerguelen où la pluviométrie est plus importante tandis que la carotte STU-AZO se trouve à l'est de l'archipel dans un contexte moins pluvieux ; la carotte IBA-04 est située au sud de la péninsule Courbet, tandis que la carotte PHO-02 a été prélevée au sur de la presqu'île de Ronarch. On peut donc exclure que les différences observées dans la composition minéralogique de la fraction fine résulte de différences dans les conditions de précipitations.

Par contre, on remarque que le comportement contrasté des carottes AZO-STU et GEO-03 par rapport aux carottes PHO-02 et IBA-04 semble être contrôlé, au moins partiellement, par le type de couvert végétal. En effet, les carottes présentant les teneurs les plus élevées en feldspaths sont aussi celles qui sont situées sous *Azorella*, tandis que les carottes caractérisées

par l'abondance des minéraux argileux sont celles situées sous *Acaena*. Cette observation, concordante avec la mise en évidence, via les analyses organiques, de l'impact de la végétation sur l'évolution des sols sous-jacents, suggère que la transformation des phases minérales soit contrôlée par le type de végétation. Ce contrôle semble être double, via l'action de cette végétation sur l'hydrolyse (Velde & Meunier, 2008) et donc la nature des éléments produits par cette hydrolyse (minéraux argileux versus feldspath) mais également via l'impact de la présence de composés organiques plus ou moins matures, sur la nature des ligands organiques qui jouent un rôle prépondérant sur la nature des minéraux argileux (Lagaly et al., 2006 ; Kleber et al., 2021).

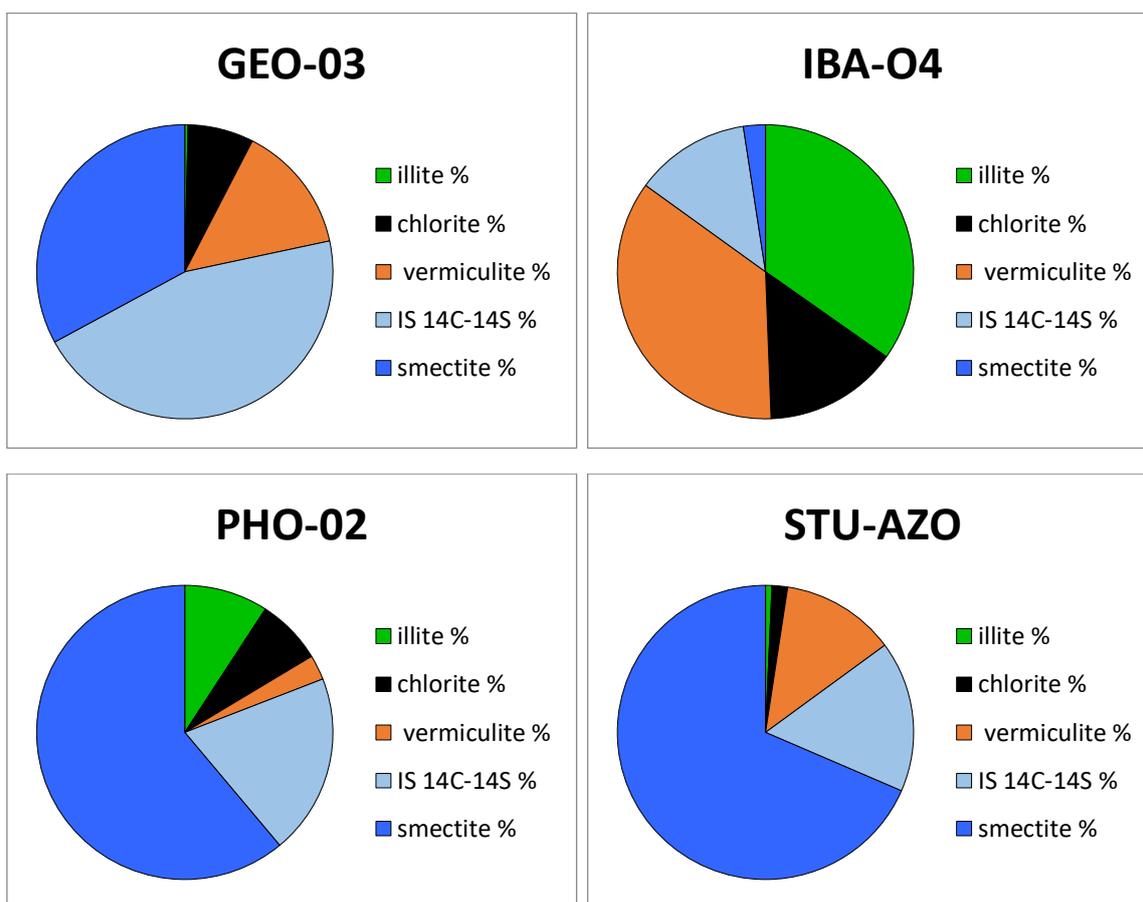


Figure 6-28 : compositions minéralogiques moyennes des carottes étudiées.

Les compositions minéralogiques moyennes des carottes étudiées indiquent que la fraction argileuse des carottes PHO-02 et STU-AZO est principalement constituée de minéraux smectitiques (Figure 6-28). En effet, les teneurs en smectite et en minéraux gonflants (14C-14S) dépassent 80% pour ces deux carottes avec une prédominance de la smectite (61 à 69%). La carotte GEO-03 est caractérisée elle aussi par une teneur moyenne en minéraux gonflants importante (78%) mais plus d'interstratifiés 14C-14S (45%) que de smectite (33%). Enfin la carotte IBA-04 se distingue par sa richesse en minéraux interstratifiés de type vermiculitique (36% de 14V-14C + vermiculite) et en illite (35%).

Ces compositions contrastées semblent plutôt en accord avec la nature géologique et pétrographique des sites étudiés : les carottes GEO-03 et PHO-02, riches en smectite et

minéraux smectitiques, sont situées dans environnement largement basaltique (basalte des plateaux, basaltes de la presqu'île de Ronarch tandis que la carotte IBA-04 riche en illite, chlorite et vermiculite se situe au sein des dépôts fluvio-glaciaires de la Péninsule Courbet. La smectite peut résulter de nombreux processus de transformation (altération de verre volcanique) ou de néoformation. Ils peuvent être considérés comme des produits classiques d'altération chimique des roches basaltiques sous climat froid et humide (Parra et al., 1991 ; Bout-Roumazeilles et al., 1997). Inversement, l'illite et la chlorite sont considérés comme des minéraux primaires, hérités de l'érosion physique des roches, ubiquistes dans les environnements glaciaires et fluvio-glaciaires (Bout-Roumazeilles et al., 1997 ; Bout-Roumazeilles et al., 2002). Ils généralement issus de l'érosion physique du substrat mais peuvent aussi dériver de l'altération de certains minéraux, comme les micas, les pyroxènes, ou les feldspaths. La vermiculite peut elle aussi être héritée ou bien résulter de processus pédogénétiques. La composition de la carotte STU-AZO semble toutefois ne pas suivre ce schéma classique : en effet, la carotte est dominée par la smectite et contient moins de 5% de minéraux primaires, alors qu'elle a été prélevée dans le domaine fluvio-glaciaires de la péninsule Courbet. Néanmoins, cette vallée encaissée traverse le domaine basaltique de la péninsule de Courbet, ce qui expliquerait alors l'abondance de la smectite dans la carotte et l'absence d'illite.

Dans le contexte de cette étude, l'érosion physique d'un substrat basaltique va fournir des éléments figurés tels que les feldspaths plagioclases (50%), les pyroxènes (25-40%) et les olivines (10-20%), associés à une matrice sous forme de verre volcanique. L'altération de ces différents minéraux va donner naissance aux principaux minéraux argileux que l'on rencontre dans les différents échantillons prélevés sur l'archipel des Kerguelen (Herlédan et al., in prep). Dans le contexte de climat froid et humide caractérisant l'archipel, l'altération des plagioclases va permettre la formation de muscovite et donc d'illite, sans toutefois permettre l'apparition de kaolinite qui nécessiterait un climat plus chaud et hydrolysant. Le verre volcanique va s'altérer en smectite, souvent mal cristallisée. Les pyroxènes, quand à eux, vont donner naissance à tout un ensemble de minéraux : chlorite, interstratifiés chlorite/smectite, vermiculite et même smectite.

La prédominance de l'illite dans la carotte IBA-04 semble en accord avec la situation géographique et le contexte sédimentaire et pétrographique de la zone de l'Isthme Bas. En effet, les sédiments y sont majoritairement fluvio-glaciaires, dans un environnement volcanique de type trachytique, impliquant un transport depuis la zone d'érosion mécanique du substrat. Compte-tenu de la faible résistance à l'altération des pyroxènes, la proportion des feldspaths va donc augmenter dans les sédiments issus de ces transports fluvio-glaciaires, et favoriser leur altération en muscovite et illite.

Plus en détail, lorsqu'on compare les abondances absolues des différents minéraux argileux (données brutes de diffraction pour éviter l'effet du bouclage à 100%) au sein de la fraction inférieure à 2 $\mu$ m (Figure 6-26), on constate des comportements contrastés selon les minéraux argileux considérés.

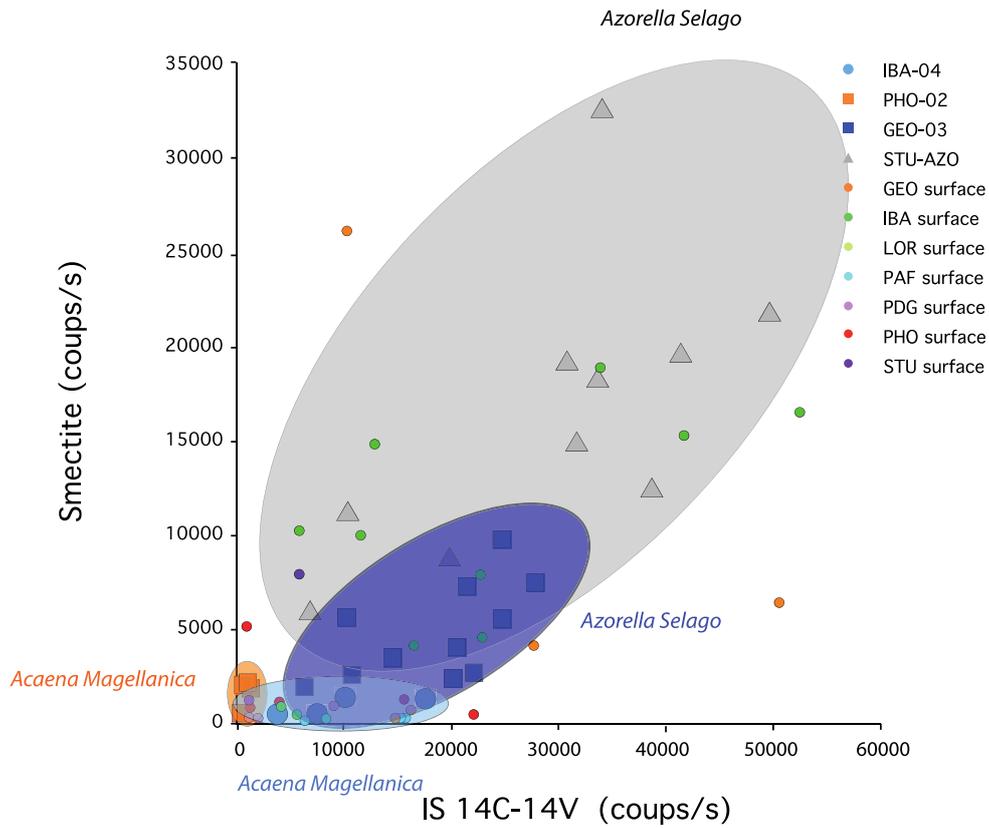


Figure 6-29 : Relation entre les intensités de diffraction de la smectite et des interstratifiés chlorite-vermiculite pour les carottes étudiées et pour les échantillons de surface (Herlédan et al., in prep.)

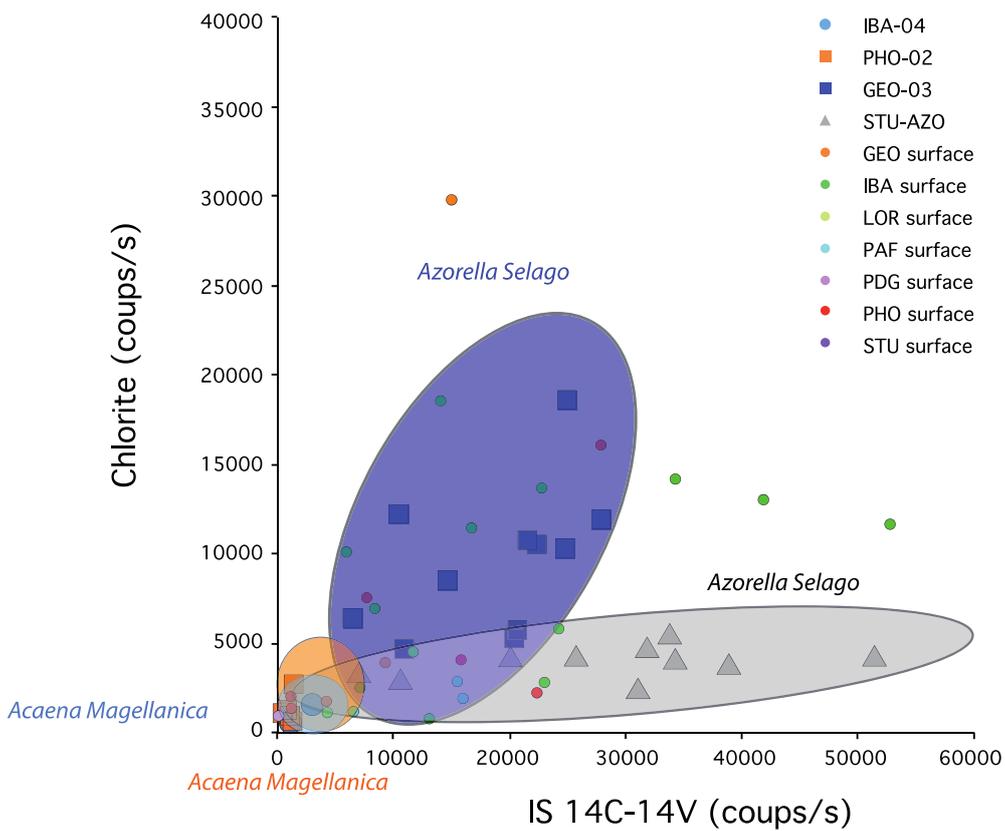


Figure 6-30 : relation entre les intensités de diffraction de la chlorite et des interstratifiés chlorite-vermiculite pour les carottes étudiées et pour les échantillons de surface (Herlédan et al., in prep.)

On remarque que les proportions de smectite et d'interstratifiés vermiculitiques sont corrélées avec un coefficient de détermination de 0.63 toutes carottes confondues, confortant l'hypothèse d'une histoire génétique commune (Figure 6-29), tandis que les relations entre la chlorite et les autres minéraux argileux semble plus complexes (Figures 6-30 et 6-31). En effet, le coefficient de détermination entre la chlorite et les interstratifiés chlorite-vermiculite est très faible ( $R^2 = 0.13$ ) lorsqu'on s'intéresse à l'ensemble des carottes étudiées, mais devient plus élevé lorsqu'on s'intéresse aux carottes individuellement : le coefficient de détermination entre la chlorite et les interstratifiés vermiculitiques atteint 0.49 pour la carotte GEO-03 et 0.41 pour la carotte AZO-STU. On voit également que la pente de la droite de régression est différente pour les deux carottes, indiquant que la quantité d'interstratifiés va croître plus vite que la quantité de chlorite pour la carotte STU-AZO (Figure 6-30).

Il semble y avoir peu d'impact du type de végétation sur la nature des minéraux au sein de la fraction minéralogique argileuse : par exemple, les carottes AZO-STU et GEO-03, toutes deux situées sous des buttes d'Azorelle, ne montrent pas la même répartition des familles d'argiles (Figures 6-30 et 6-31).

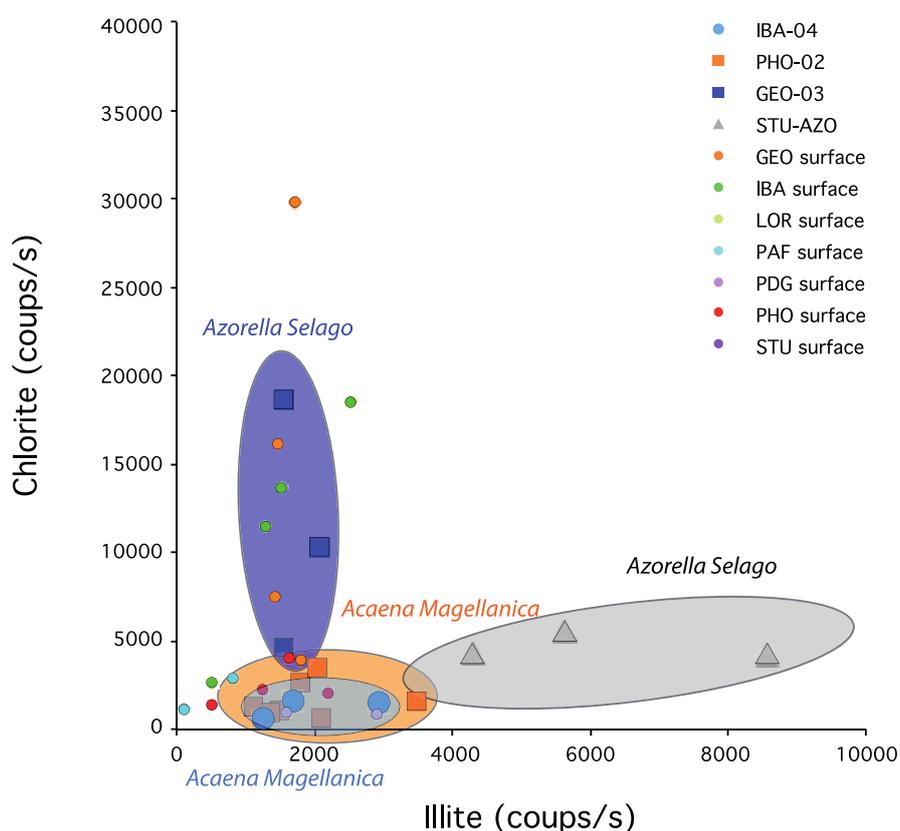


Figure 6-31 : Relation entre les intensités de diffraction de la chlorite et de l'illite pour les carottes étudiées et pour les échantillons de surface (Herlédan et al., in prep.)

Coefficient de détermination $R^2$	Illite (coups/s)	Chlorite (coups/s)	Interstratifiés 14V-14C + vermiculite	Interstratifiés 14C-14S	Smectite (+ interstratifiés 14V-14S)
I	1	0.00	NA	0,19	NA
C		1	0,13	0,49	0,00

V			1	0,28	0,63
IS				1	0,11
S					1

Tableau 6-6 : Calcul des coefficients de détermination entre les données diffractométriques brutes pour l'ensemble des carottes – NA : non applicable lorsque l'un des deux composants n'est pas présent dans les échantillons.

Coefficient de détermination R <sup>2</sup>	Illite (coups/s)	Chlorite (coups/s)	Interstratifiés 14V-14C + vermiculite	Interstratifiés 14C-14S	Smectite (+ interstratifiés 14V-14S)
I	1	0,42	NA	0,74	NA
AAAC		1	0,65	0,65	0,44
V			1	0,77	0,71
IS				1	0,87
S					1

Tableau 6-7 : Calcul des coefficients de détermination entre les données diffractométriques brutes pour les carotte AZO-STU et GEO-03

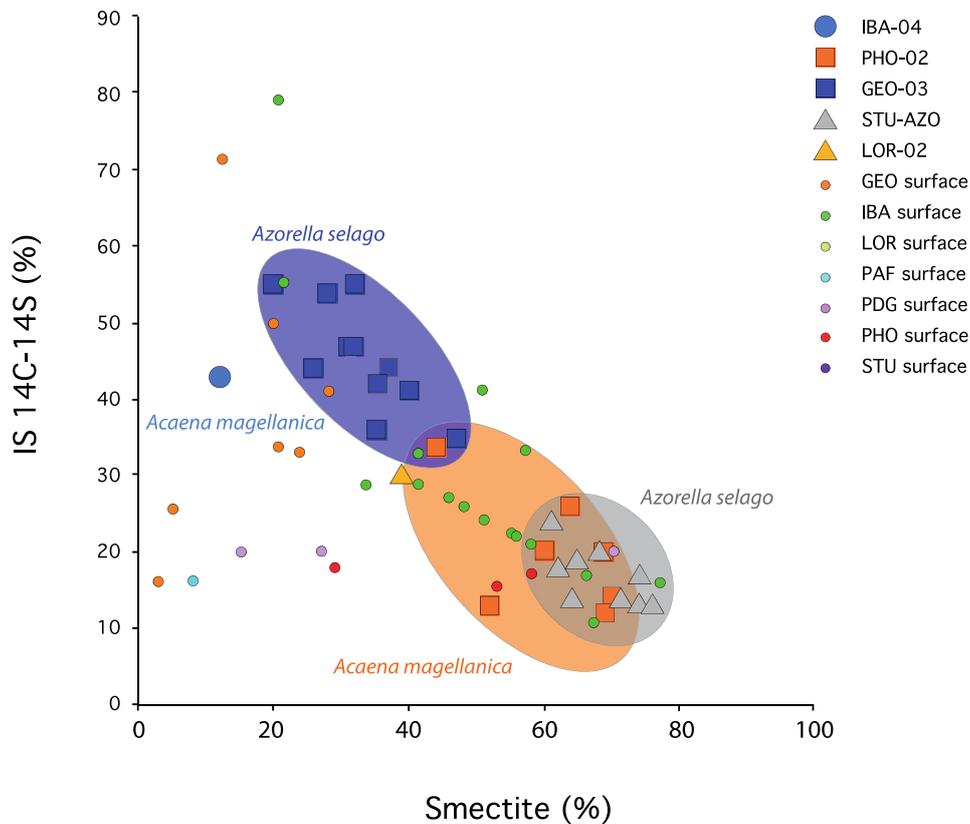


Figure 6-32 : Evolution de la teneur en smectite (%) en fonction de la teneur en minéraux interstratifiés chlorite-smectite (%)

Les carottes étudiées montrent des compositions moyennes des assemblages argileux très contrastées dont les relations génétiques semblent complexes. La comparaison des

variations respectives des différents minéraux argileux en présence (illite, chlorite, smectite, interstratifiés 14C-14S, interstratifiés 14C-14V) permet d'étudier les transformations minéralogiques au sein de la fraction argileuse.

On observe une anti corrélation entre l'abondance de la smectite et celle des interstratifiés gonflants 14C-14S, confirmant la formation de smectite à partir des interstratifiés chlorite-smectite (Figure 6-32). On peut constater que la nature de la végétation, ou bien la nature pétrographique (basaltique pour les carottes GEO-03 et PHO-02 et fluvioglaciale pour la carotte STU-AZO) ne semblent pas exercer de contrôle sur ce processus de transformation, suggérant une transformation minéralogique indépendante de la nature de la végétation et du substrat géologique. Compte-tenu du contexte géologique et de l'anti corrélation entre les deux minéraux argileux (Figure 6-32) on peut penser que les interstratifiés chlorite-smectite correspondraient à une phase de la transformation chlorite – IS 14C-14S – smectite.

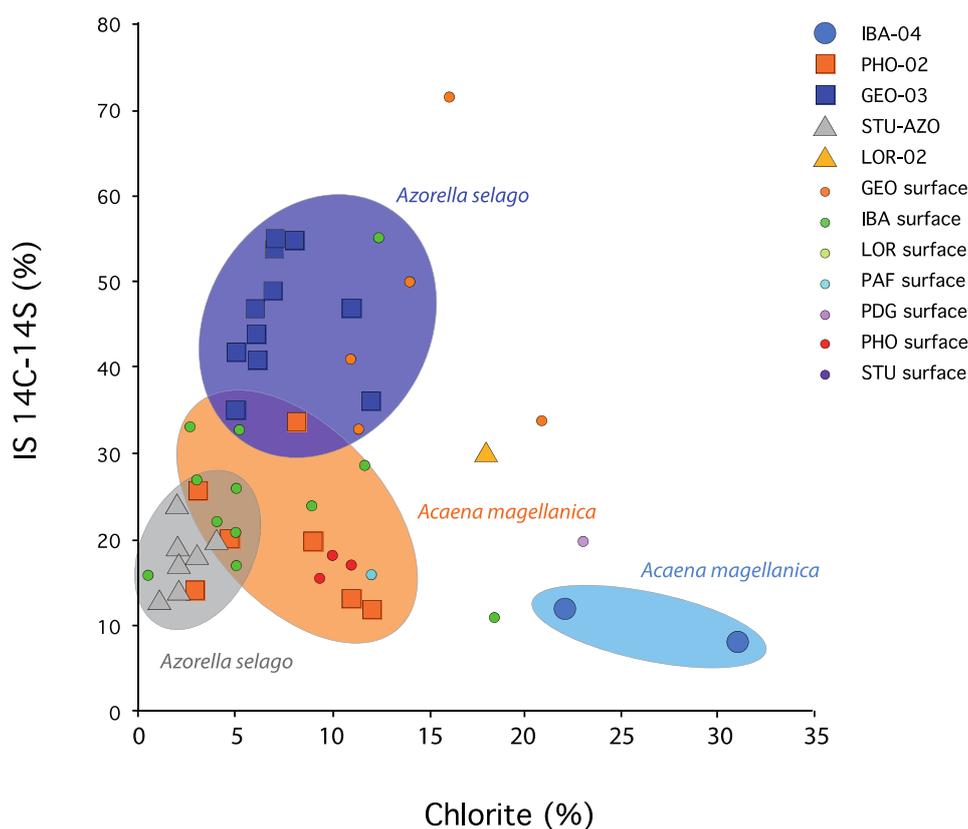


Figure 6-33 : Evolution de la teneur en chlorite (%) en fonction de la teneur en minéraux interstratifiés chlorite-smectite (%)

Lorsque l'on s'intéresse à la relation entre les teneurs en chlorite et les teneurs en interstratifiés chlorite-smectite, on distingue deux comportements différents selon les carottes considérées (Figure 6-33). La teneur en chlorite et en interstratifiés semble croître de manière proportionnelle pour les carottes AZO-STU et GEO-03, tandis que les proportions d'interstratifiés et de chlorite sont plutôt anti corrélées pour les carottes PHO-02 et IBA-04. Ces deux comportements différents semblent inféodés au type de végétation (Acaena vs. Azorella) plutôt qu'à la nature pétrographique du substrat. Ceci suggère alors que la transformation de la chlorite en interstratifiés chlorite-smectite est contrôlée, au moins pour partie, par le type de végétation sus-jacent.

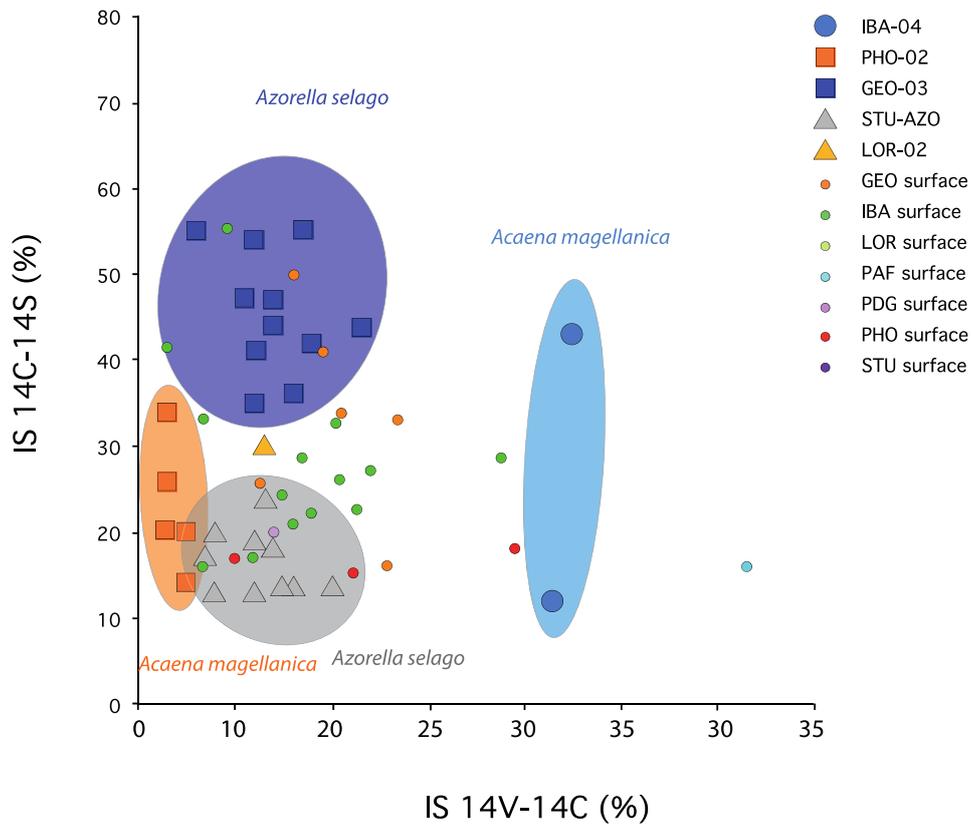


Figure 6-34 : Evolution de la teneur en interstratifiés chlorite-vermiculite (%) en fonction de la teneur en minéraux interstratifiés chlorite-smectite (%).

Les variations des teneurs en interstratifiés chlorite-smectite et chlorite-vermiculite ne montrent pas vraiment de tendance significative, ni de comportement distinct selon les carottes, selon la végétation ou selon la nature géologique des roches sous-jacentes (Figure 6-34). Ceci suggère une faible relation entre les deux types de minéraux interstratifiés, suggérant qu'ils résultent de processus distincts.

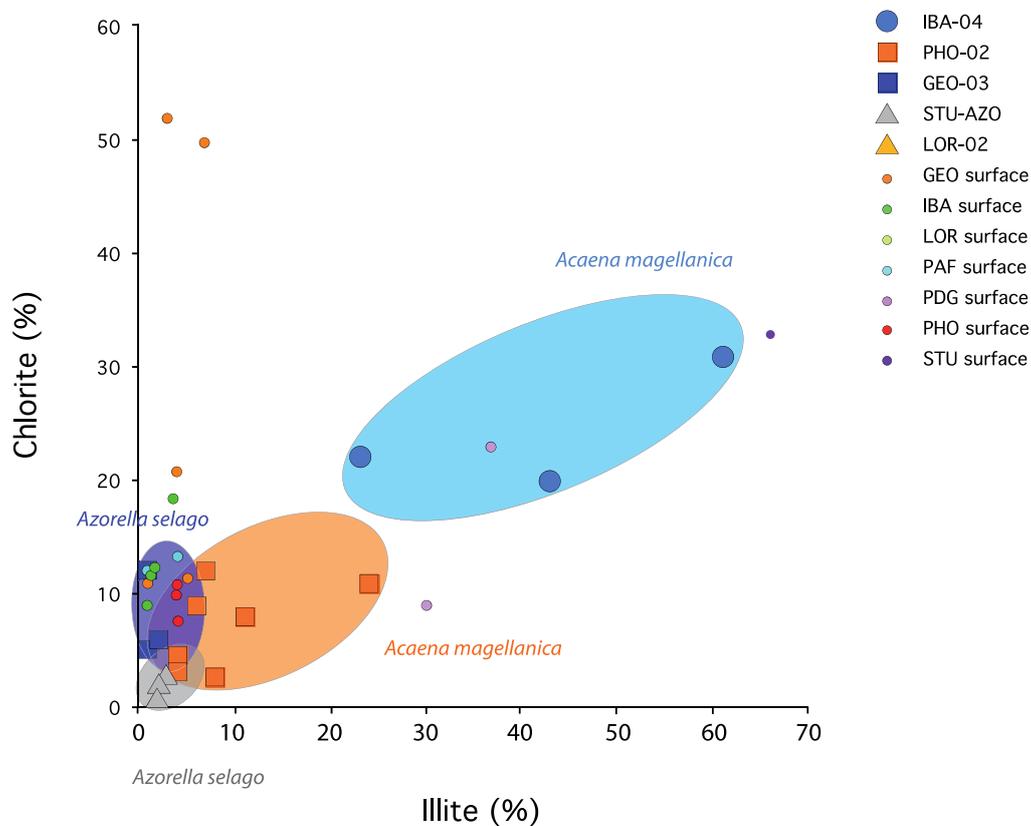
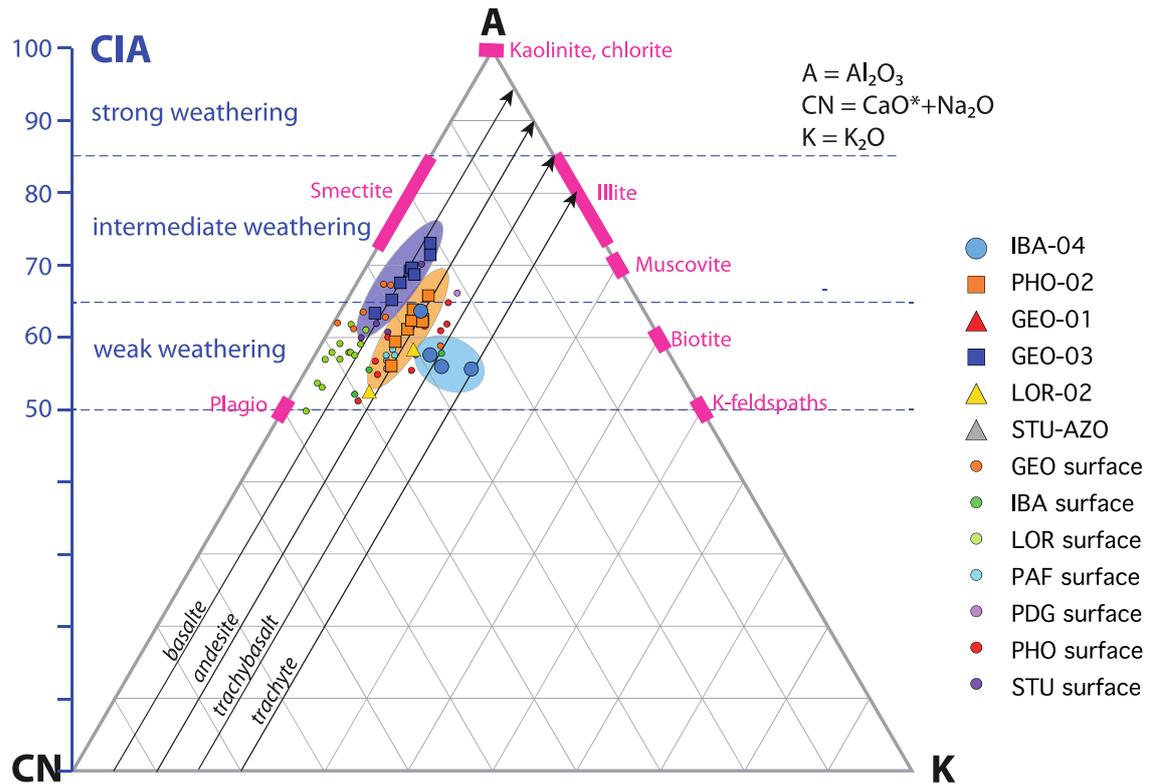


Figure 6-35 : Evolution de la teneur en chlorite (%) en fonction de la teneur en illite (%)

Les variations des teneurs respectives en illite et chlorite sont contrastées selon les carottes, notamment car les carottes GEO-03 et AZO-STU sont caractérisées par une quasi absence d'illite dans leurs assemblages argileux, tandis que la fraction argileuse des carottes PHO-02 et IBA-04 est quelque fois très riche en illite (Figure 6-35). Pour ces deux carottes, on voit très bien la relation de proportionnalité entre les teneurs en illite et chlorite. Dans le contexte géologique de l'archipel de Kerguelen, l'illite dériverait des feldspaths tandis que la chlorite proviendrait de l'altération des pyroxènes. Or, les pyroxènes sont altérés très rapidement, de manière plus précoce que les feldspaths. Ceci expliquerait que la carotte IBA-04 soit la plus riche en illite, car elle provient des terrains sédimentaires fluvio-lacustres, ayant subi un transport important depuis la zone source. Les pyroxènes, altérables très rapidement et seuls les feldspaths, plus résistants à l'altération auraient été transportés par l'activité glaciaire jusqu'aux terrains sédimentaires de l'Est de l'archipel, favorisant la présence d'illite, produit d'altération de ces feldspaths.

## 4.7. Bilan des variations des conditions d'altération au sein des carottes



Lorsqu'on confronte maintenant les données minéralogiques et géochimiques dans un diagramme ACNK, on observe que les carottes se placent sur des droites de mélange qui correspondent à la nature pétrographique des roches du substrat. La GEO-01/03 se situe sur la droite de la série basaltique, tandis que la carotte PHO-02 se place sur la série trachybasaltique (et non pas phonolitique) et que IBA-04 se situe plutôt sur la lignée trachybasaltique à trachytique Figure 6-36).

On note de plus, que la carotte GEO-03 présente les taux d'altération les plus élevés, tandis que la carotte IBA-04 est caractérisé par un faible taux d'altération.

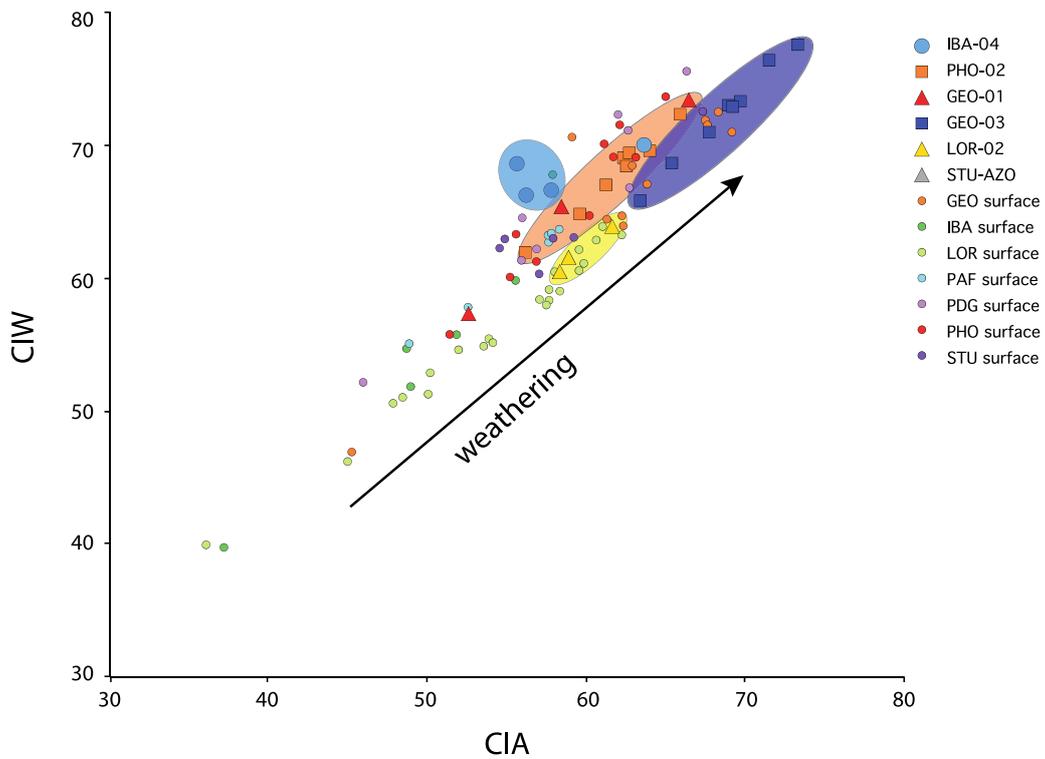


Figure 6-37 : Evolution du CIA en fonction de CIW

Sur le diagramme présentant l'évolution des rapports CIA et CIW, on voit très bien que la carotte GEO-03 est la carotte qui a subi l'altération la plus poussée, suivi de la carotte PHO-02, puis des carotte LOR-02 et IBA-04 (Figure 6-37).

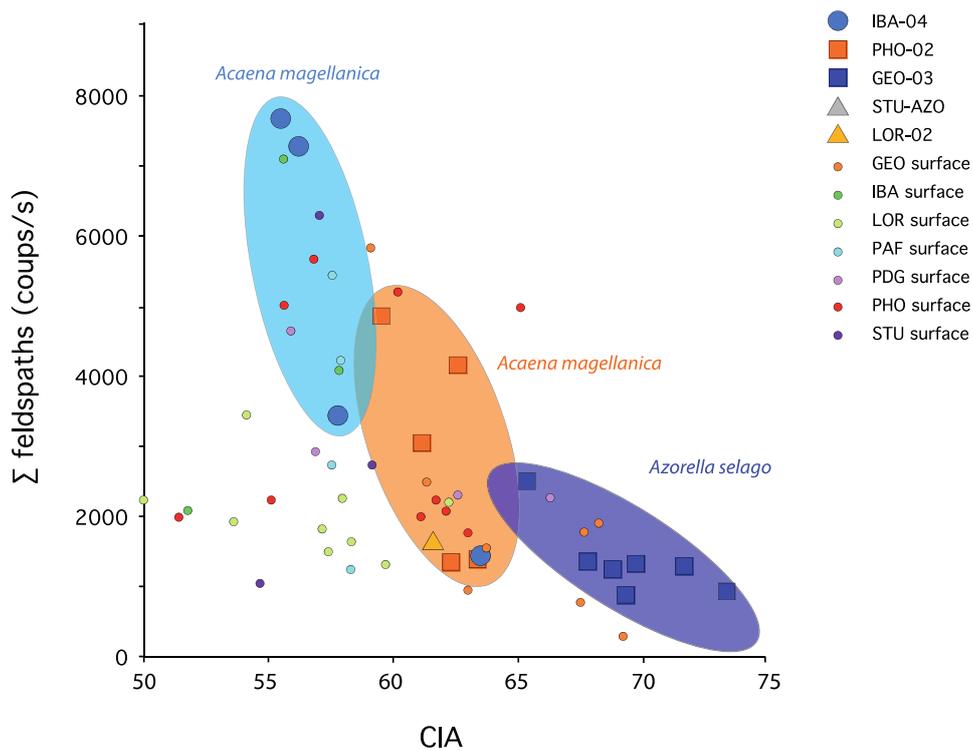


Figure 6-38 : Evolution du CIA et de l'abondance des feldspaths (coups/s)

La comparaison de l'abondance des feldspaths et du CIA permet également de mettre en exergue l'impact de l'altération sur les feldspaths, avec une diminution importante de l'abondance des feldspaths lorsque le CIA augmente (Figure 6-38). On voit que l'altération est la plus faible (CIA faible) pour la carotte IBA-04, caractérisée par l'abondance des feldspaths, tandis que la raréfaction des feldspaths dans la carotte GEO-03 s'accompagne d'une hausse du CIA. Cela traduit la disparition progressive des feldspaths au cours de l'altération. On peut noter que le CIA semble contrainte, en tout cas pour partie, par le type de végétation. Les carottes prélevées sous une végétation dominée par les *Acaena* sont moins altérées que celle située dans un environnement de type *Azorella*.

Il est maintenant intéressant de voir si l'évolution du CIA a un impact sur les assemblages minéralogiques, notamment sur les fractions argileuses dites de « transition » comme les interstratifiés.

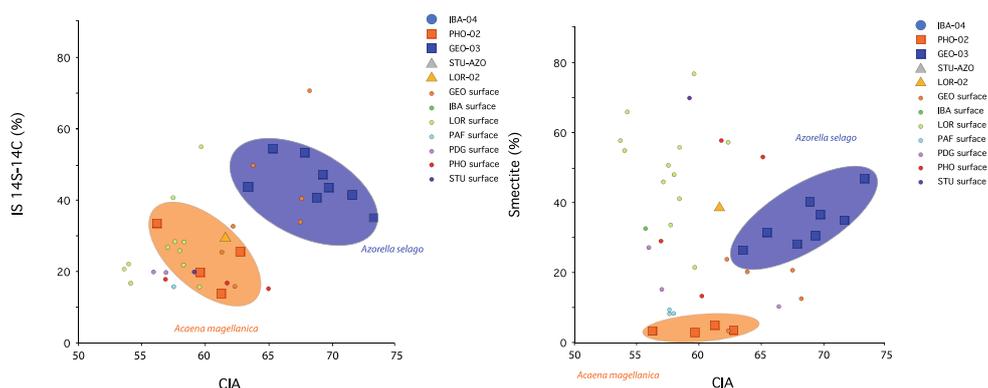


Figure 6-39 : Evolution du pourcentage des minéraux argileux (interstratifiés chlorite-smectite et smectite) et du CIA.

Si on compare l'évolution des différents minéraux argileux avec le CIA, on constate que le pourcentage de minéraux interstratifiés chlorite-smectite tend à diminuer lorsque le CIA augmente (Figure 6-39). On observe la tendance inverse pour la smectite (Figure 6-39) et pour les interstratifiés chlorite-vermiculite dans une moindre proportion. Ces observations suggèrent que la smectite est bien un produit issu de l'altération du substrat, tandis que la proportion d'interstratifiés chlorite-smectite décroît au fur et à mesure de l'altération.

Dans ce contexte, l'observation des variations temporelles des compositions des cortèges argileux dans les profils verticaux des carottes suggère peu de modifications au cours du temps :

1. En ce qui concerne la carotte GEO-03 qui recouvre presque 5000 ans, les compositions moyennes varient peu avec la profondeur et ne présentent pas de tendances marquées au cours du temps. On note cependant une légère diminution de l'altération des minéraux argileux entre 4500 et 2500 ans. Ces résultats suggèrent des conditions d'altération chimique modérée, mais constante sur l'ensemble du profil étudié, suggérant une stabilité des conditions d'hydrolyse ;
2. Pour la carotte PHO-02, on note des modifications des proportions des minéraux argileux, notamment une diminution de la proportion de smectite vers la surface au profit des interstratifiés, ce qui suggère une modification des conditions

d'altération des minéraux argileux depuis 210 ans cal. BP. Puisque la smectite se forme au cours de l'altération aux dépens des interstratifiés chlorite-smectite, cela traduirait une diminution de l'altération ;

3. En ce qui concerne la carotte AZO-STU, représentant les derniers 150 ans, il semble y avoir des conditions d'altération moins favorables à la formation de smectite entre 1755 et 2018 ans AD, puis un retour à des conditions d'altération plus soutenue depuis ;
4. Enfin l'enregistrement des 30 dernières années obtenu au site IBA-04 indiquerait une diminution de l'altération dans la partie sommitale de la carotte.

La confrontation des données géochimiques et minéralogiques indiquent une certaine stabilité des conditions d'altération globale pour les différents sites étudiés et sur les intervalles de temps considérés. Seule la fraction minéralogique inférieure à 2 $\mu$ m semble témoigner d'une légère diminution de l'hydrolyse au cours du temps.

## 5. Conclusions

Cette étude, à partir de l'utilisation conjointe des amibes à thèque, de la minéralogie des argiles et de la géochimie élémentaire et organique, a non seulement permis de mieux caractériser les principaux facteurs qui conditionnent les évolutions de ces différents paramètres, mais a également permis de mieux contraindre les relations entre ces différents paramètres ; Les résultats obtenus permettent de mieux comprendre le fonctionnement spécifique des processus environnementaux dans le domaine subantarctique/

1. L'analyse des assemblages d'amibes à thèque suggère une modification des conditions environnementales depuis plusieurs décennies, avec un assèchement sur différents sites de l'archipel, en accord l'évolution enregistrée par Météo France depuis 50 ans
2. Les résultats des analyses des amibes et de la caractérisation des constituants des xénosomes confirment que la taille granulométrique des grains disponibles est un facteur limitant dans la construction des thèques (Armynot du Châtelet et al., 2010), tandis que la nature minéralogique ne semble pas être un facteur déterminant.
3. L'analyse des données géochimiques, confrontées aux données environnementales, révèlent l'impact dominant du type de végétation sur Les caractéristiques géochimiques des sols sous-jacents ;
4. Compte tenu du contexte géologique et des processus d'altération des roches de type basaltique sous climat froid et humide, les résultats obtenus permettent de retracer les schémas de formation/transformation des différents minéraux argileux qui forment les assemblages des carottes étudiées. Les minéraux (feldspaths, phyllosilicates) constituant la fraction inférieure à 2 $\mu$ m des sédiments dérivent des minéraux présents dans les roches volcaniques :
  - a. Ils sont contrôlés en premier lieu par la pétrographie de la roche présente (basalte, trachybasalte, trachyte) et notamment par la proportion des minéraux ferromagnésiens dans la roche de départ (pyroxènes) et par la proportion des plagioclases et des feldspaths alcalins. Par exemple, les sols développés sur les trachytes (IBA-04) seront plus riches en illite qui provient de l'altération des feldspaths alcalins. Les sols développés sur les basaltes seront enrichis primordialement en chlorite (LOR-02) provenant de l'altération des pyroxènes qui sont les plus sensibles à l'altération chimique ;

- b. En second lieu, les abondances respectives des feldspaths et des minéraux argileux sont modulées par le taux d'altération. La proportion de feldspaths augmente au cours de l'altération tandis que la proportion de minéraux argileux augmente. Une partie des minéraux argileux résulterait de la transformation des feldspaths au cours de l'altération ;
- c. Le taux d'altération (CIA), et donc les proportions respectives des feldspaths et des minéraux, sont contrôlées par le type de végétation. Les sols développés sous *Azorella selago* sont plus riches en feldspaths et présentent les taux d'altération les plus faibles tandis que ceux développés sous *Acaena magellanica* sont au contraire riches en minéraux argileux et sont caractérisés par les taux d'altération les plus forts ;
- d. Certains des minéraux argileux forment des séries d'altération : la proportion de smectite augmente aux dépens des interstratifiés chlorite-smectite au cours de l'altération en fonction du CIA croissant, reflétant la transformation des interstratifiés chlorite-smectite, tandis que la proportion d'interstratifiés chlorite-smectite augmente lorsque celle de chlorite décroît. A l'inverse, certains minéraux comme les interstratifiés chlorite-vermiculite ne semblent pas être des phases intermédiaires dans la série chlorite-smectite, mais pourraient être des minéraux issus de la pédogenèse ;
- e. Enfin, on remarque que le type de végétation semble exercer un contrôle mineur lors du processus de transformation minéralogique au cours de l'altération, notamment en ralentissant la transformation de la chlorite (ou sa préservation) dans les sols développés sous *Azorella selago*.

## 6. Remerciements

Les échantillons ont été réalisés grâce au soutien et à la logistique de l'Institut Polaire Français et aux membres du programme 1200 ENVIKER. Les analyses ont pu être financées grâce au projet EC2CO et au Campus de la Mer. Un grand merci à Marion Delattre, Sandra Ventalon, Romain Abraham pour leur aide technique, Monique Gentric pour son aide administrative et Marina Hennion et Rafael Vandenhoute pour les analyses qu'ils ont pu réaliser, ainsi que Viviane Bout-Roumazeilles et Eric Armynot du Châtelet pour le dépouillement des données.

## 7. Bibliographie

- Andrews, L.O., Payne, R.J., Swindles, G.T., 2021. Testate amoebae as non-pollen palynomorphs in pollen slides: usefulness and application in palaeoenvironmental reconstruction. Geological Society, London, Special Publications 511, 151–158. <https://doi.org/10.1144/SP511-2020-34>
- Armynot du Châtelet, E., Guillot, F., Recourt, P., Ventalon, S., Tribovillard, N., 2010. Influence of sediment grain size and mineralogy on testate amoebae test construction. Comptes Rendus Geoscience 342, 710–717. <https://doi.org/10.1016/j.crte.2010.05.002>
- Aubert de La Rue, E., 1932. La flore et la faune des îles Kerguelen 29–51.

- Berthier, E., Le Bris, R., Mabileau, L., Testut, L., Rémy, F., 2009. Ice wastage on the Kerguelen Islands (49°S, 69°E) between 1963 and 2006. *J. Geophys. Res.* 114, F03005. <https://doi.org/10.1029/2008JF001192>
- Beyens, L., Chardez, D., 1987. Evidence from testate amoebae for changes in some local hydrological conditions between c. 5000 BP and c. 3800 BP on Edgeøya (Svalbard). *Polar Research* 5, 165–169. <https://doi.org/10.3402/polar.v5i2.6873>
- Blaauw, M., Christen, J.A., 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Anal.* 6. <https://doi.org/10.1214/11-BA618>
- Booth, R.K., Jackson, S.T., 2003. A high-resolution record of late-Holocene moisture variability from a Michigan raised bog, USA. *Holocene* 13 863–876.
- Booth, R.K., Lamentowicz, M., Charman, D.J., 2010. Preparation and analysis of testate amoebae in peatland palaeoenvironmental studies. *Mires and Peat* 7, 1–7.
- Breton, G., Tostain, F., 2005. Les microorganismes de l'ambre cénomanien d'Écommoy (Sarthe, France). *Comptes Rendus Palevol* 4, 31–46. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2004.11.004>
- Brindley, G.W., Brown, G., 1980. *Crystal Structures of Clay Minerals and Their X-ray Identification* : London, Mineral Society, p. 495.
- Bronk Ramsey, C., 2009. Bayesian Analysis of Radiocarbon Dates. *Radiocarbon* 51, 337–360. <https://doi.org/10.1017/S0033822200033865>
- Carignan, J., Hild, P., Mevelle, G., Morel, J., Yeghicheyan, D., 2001. Routine Analyses of Trace Elements in Geological Samples using Flow Injection and Low Pressure On-Line Liquid Chromatography Coupled to ICP-MS: A Study of Geochemical Reference Materials BR, DR-N, UB-N, AN-G and GH. *Geostandards and Geoanalytical Research* 25, 187–198. <https://doi.org/10.1111/j.1751-908X.2001.tb00595.x>
- Charman, D.J., 2001. Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae. *Quaternary Science Reviews* 20, 1753–1764. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(01\)00036-1](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(01)00036-1)
- Charman, D.J., Roe, H.M., Roland Gehrels, W., 2002. Modern distribution of saltmarsh testate amoebae: regional variability of zonation and response to environmental variables. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 17(5-6), 387-409.
- Denk, T.R.A., Mohn, J., Decock, C., Lewicka-Szczebak, D., Harris, E., Butterbach-Bahl, K., Kiese, R., Wolf, B., 2017. The nitrogen cycle: A review of isotope effects and isotope modeling approaches. *Soil Biology and Biochemistry* 105, 121–137. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.11.015>
- Dumoulin, J.-P., Comby-Zerbino, C., Delqué-Količ, E., Moreau, C., Caffy, I., Hain, S., Perron, M., Thellier, B., Setti, V., Berthier, B., Beck, L., 2017. Status Report on Sample Preparation Protocols Developed at the LMC14 Laboratory, Saclay, France: From Sample Collection to <sup>14</sup>C AMS Measurement. *Radiocarbon* 59, 713–726. <https://doi.org/10.1017/RDC.2016.116>
- Favier, V., Verfaillie, D., Berthier, E., Menegoz, M., Jomelli, V., Kay, J.E., Ducret, L., Malbêteau, Y., Brunstein, D., Gallée, H., Park, Y.-H., Rinterknecht, V., 2016. Atmospheric drying as the main driver of dramatic glacier wastage in the southern Indian Ocean. *Sci Rep* 6, 32396. <https://doi.org/10.1038/srep32396>

- Frenot, Y., Gloaguen, J.C., Picot, G., Bougère, J., Benjamin, D., 1993. Azorella selago Hook. used to estimate glacier fluctuations and climatic history in the Kerguelen Islands over the last two centuries. *Oecologia* 95, 140–144. <https://doi.org/10.1007/BF00649517>
- Frenot, Y., Lebouvier, M., Gloaguen, J.-C., Hennion, F., Vernon, P., Chapuis, J.-L., 2006. Impact des changements climatiques et de la fréquentation humaine sur la biodiversité des îles subantarctiques françaises. *belgeo* 363–372. <https://doi.org/10.4000/belgeo.12097>
- Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis 10.
- Hausser, J., Strimmer, K., 2022. Package 'entropy' : Estimation of Entropy, Mutual Information and Related Quantities. R package version 1.2.1.
- Hill, M.O., Gauch, H.G., 1980. Detrended correspondence analysis : an improved ordination technique. 2.
- Hogg, A.G., Heaton, T.J., Hua, Q., Palmer, J.G., Turney, C.S., Southon, J., Bayliss, A., Blackwell, P.G., Boswijk, G., Bronk Ramsey, C., Pearson, C., Petchey, F., Reimer, P., Reimer, R., Wacker, L., 2020. SHCal20 Southern Hemisphere Calibration, 0–55,000 Years cal BP. *Radiocarbon* 62, 759–778. <https://doi.org/10.1017/RDC.2020.59>
- Kohn, M.J., 2010. Carbon isotope compositions of terrestrial C3 plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 19691–19695. <https://doi.org/10.1073/pnas.1004933107>
- Lamentowicz, Ł., Gąbka, M., Lamentowicz, M., 2009. Species composition of testate amoebae (protists) and environmental parameters in sphagnum peatland. *Polish journal of ecology* 4, 749–759.
- Liu, B., Booth, R.K., Escobar, J., Wei, Z., Bird, B.W., Pardo, A., Curtis, J.H., Ouyang, J., 2019. Ecology and paleoenvironmental application of testate amoebae in peatlands of the high-elevation Colombian páramo. *Quat. res.* 92, 14–32. <https://doi.org/10.1017/qua.2018.143>
- Lourey, M.J., Trull, T.W., 2001. Seasonal nutrient depletion and carbon export in the Subantarctic and Polar Frontal Zones of the Southern Ocean south of Australia. *Journal of Geophysical Research : Oceans*.
- Mitchell, E.A.D., Charman, D.J., Warner, B.G., 2008a. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodivers Conserv* 17, 2115–2137. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9221-3>
- Mitchell, E.A.D., Charman, D.J., Warner, B.G., 2008b. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodivers Conserv* 17, 2115–2137. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9221-3>
- Mitchell, E.A.D., Payne, R.J., Lamentowicz, M., 2008c. Potential implications of differential preservation of testate amoeba shells for paleoenvironmental reconstruction in peatlands. *J Paleolimnol* 40, 603–618. <https://doi.org/10.1007/s10933-007-9185-z>
- Mohr, B.A.R., Gee, C.T., 1992. Late Cretaceous Palynofloras (Sporomorphs and Dinocysts) from the Kerguelen Plateau, Southern Indian Ocean (Sites 748 and 750). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, Proceedings of the Ocean Drilling Program* 120, 281–306. <https://doi.org/10.2973/odp.proc.sr.120.1992>

- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2020. Package "vegan" : Community Ecology Package. R package version 2.5-7.
- Patterson, R.T., Baker, T., Burbidge, S.M., 1996. Arcellaceans (thecamoebians) as proxies of arsenic and mercury contamination in northeastern Ontario lakes. *The Journal of Foraminiferal Research* 26, 172–183. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.26.2.172>
- Patterson, R.T., Roe, H.M., Swindles, G.T., 2012. Development of an Arcellacea (testate lobose amoebae) based transfer function for sedimentary Phosphorus in lakes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 348–349, 32–44. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.05.028>
- Payne, R., 2007. Laboratory Experiments on Testate Amoebae Preservation in Peats: Implications for Palaeoecology and Future Studies 8.
- Payne, R.J., 2011. Can testate amoeba-based palaeohydrology be extended to fens?: TESTATE AMOEBA-BASED PALAEOHYDROLOGY. *J. Quaternary Sci.* 26, 15–27. <https://doi.org/10.1002/jqs.1412>
- Philippe, M., 1998. Bois fossiles tertiaires et quaternaires de Kerguelen (océan Indien austral). *C.R.Acad.Sci. Paris. Sciences de la terre et des planètes / Earth & Planetary Sciences* 901–906.
- Porter, S.M., Knoll, A.H., 2000. Testate amoebae in the Neoproterozoic Era: evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon. *Paleobiology* 26, 360–385. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2000\)026<0360:TAITNE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)026<0360:TAITNE>2.0.CO;2)
- Sullivan, M.E., Booth, R.K., 2011. The Potential Influence of Short-term Environmental Variability on the Composition of Testate Amoeba Communities in Sphagnum Peatlands. *Microb Ecol* 62, 80–93. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9875-y>
- Swindles, G.T., Blundell, A., Roe, H.M., Hall, V.A., 2010. A 4500-year proxy climate record from peatlands in the North of Ireland: the identification of widespread summer 'drought phases'? *Quaternary Science Reviews* 29, 1577–1589. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.01.003>
- Swindles, G.T., Plunkett, G., Roe, H.M., 2007. A multiproxy climate record from a raised bog in County Fermanagh, Northern Ireland: a critical examination of the link between bog surface wetness and solar variability. *J. Quaternary Sci.* 22, 667–679. <https://doi.org/10.1002/jqs.1093>
- Swindles, G.T., Roe, H.M., 2007. Examining the dissolution characteristics of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in low pH conditions: Implications for peatland palaeoclimate studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 252, 486–496. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.05.004>
- Van der Putten, N., Verbruggen, C., Björck, S., Michel, E., Disnar, J.-R., Chapron, E., Moine, B.N., de Beaulieu, J.-L., 2015. The Last Termination in the South Indian Ocean: A unique terrestrial record from Kerguelen Islands (49°S) situated within the Southern Hemisphere westerly belt. *Quaternary Science Reviews* 122, 142–157. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.05.010>
- Van der Putten, N., Verbruggen, C., Ochyra, R., Verleyen, E., Frenot, Y., 2010. Subantarctic flowering plants: pre-glacial survivors or post-glacial immigrants? *Journal of Biogeography* 37, 582–592. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02217.x>

- Verfaillie, D., Favier, V., Dumont, M., Jomelli, V., Gilbert, A., Brunstein, D., Gallée, H., Rinterknecht, V., Menegoz, M., Frenot, Y., 2015. Recent glacier decline in the Kerguelen Islands (49°S, 69°E) derived from modeling, field observations, and satellite data. *J. Geophys. Res. Earth Surf.* 120, 637–654. <https://doi.org/10.1002/2014JF003329>
- Woodland, W.A., Charman, D.J., Sims, P.C., 1998. Quantitative estimates of water tables and soil moisture in Holocene peatlands from testate amoebae. *The Holocene* 8, 261–273. <https://doi.org/10.1191/095968398667004497>

## 8. Figures supplémentaires

Figure 6-S1 : Modèle d'âge de la carotte AZO-STU obtenu par modélisation des âges calibrés en fonction de la profondeur à l'aide de la bibliothèque Rbacon sur R remis en parallèle du log stratigraphique. La ligne rouge représente l'âge moyen calculé. Les datations  $^{14}\text{C}$  calibrées sont replacées sur le modèle d'âge. Les graphiques en haut de la Figure présentent les statistiques de calculs et le taux de sédimentation moyen.

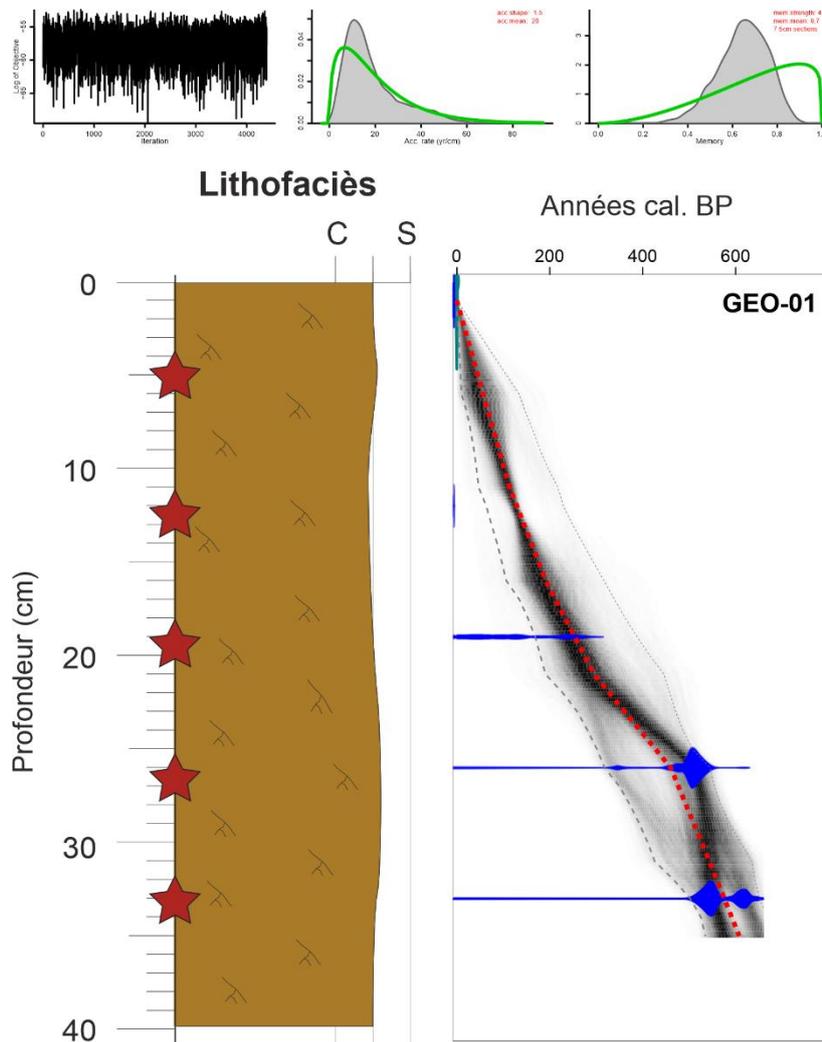


Figure 6-S2 : Modèle d'âge de la carotte AZO-STU obtenu par modélisation des âges calibrés en fonction de la profondeur à l'aide de la bibliothèque Rbacon sur R remis en parallèle du log stratigraphique. La ligne rouge représente l'âge moyen calculé. Les datations  $^{14}\text{C}$  calibrées sont replacées sur le modèle d'âge. Les graphiques en haut de la Figure présentent les statistiques de calculs et le taux de sédimentation moyen.

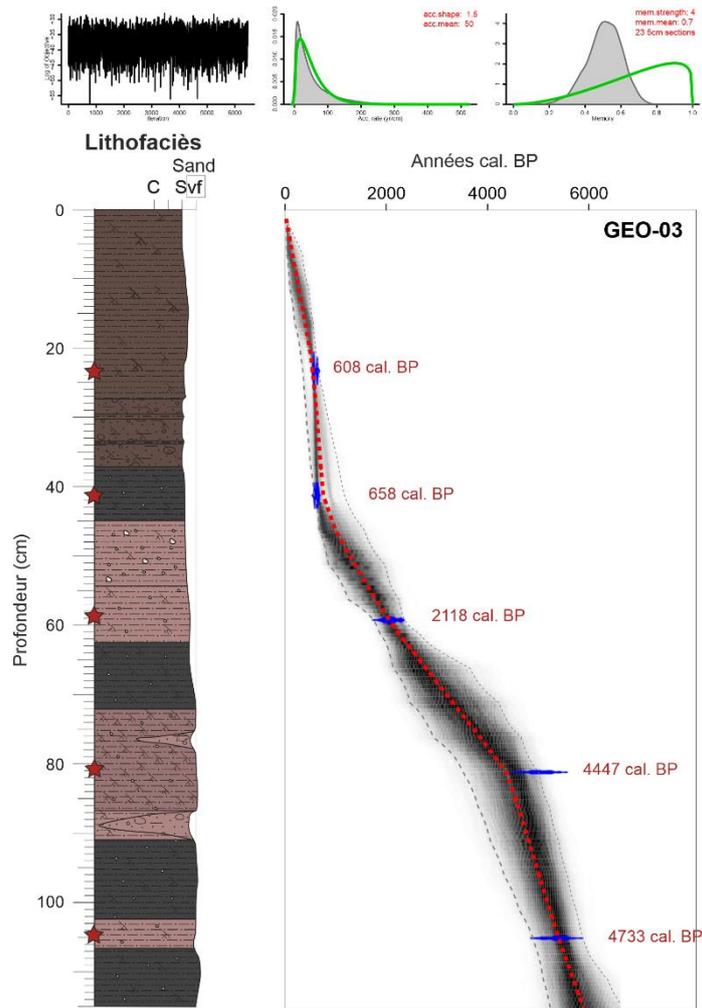


Figure 6-S3 : Modèle d'âge de la carotte GEO-03 obtenu par modélisation des âges calibrés en fonction de la profondeur à l'aide de la bibliothèque Rbacon sur R remis en parallèle du log stratigraphique. La ligne rouge représente l'âge moyen calculé. Les datations  $^{14}\text{C}$  calibrées sont replacées sur le modèle d'âge. Les graphiques en haut de la Figure présentent les statistiques de calculs et le taux de sédimentation moyen.

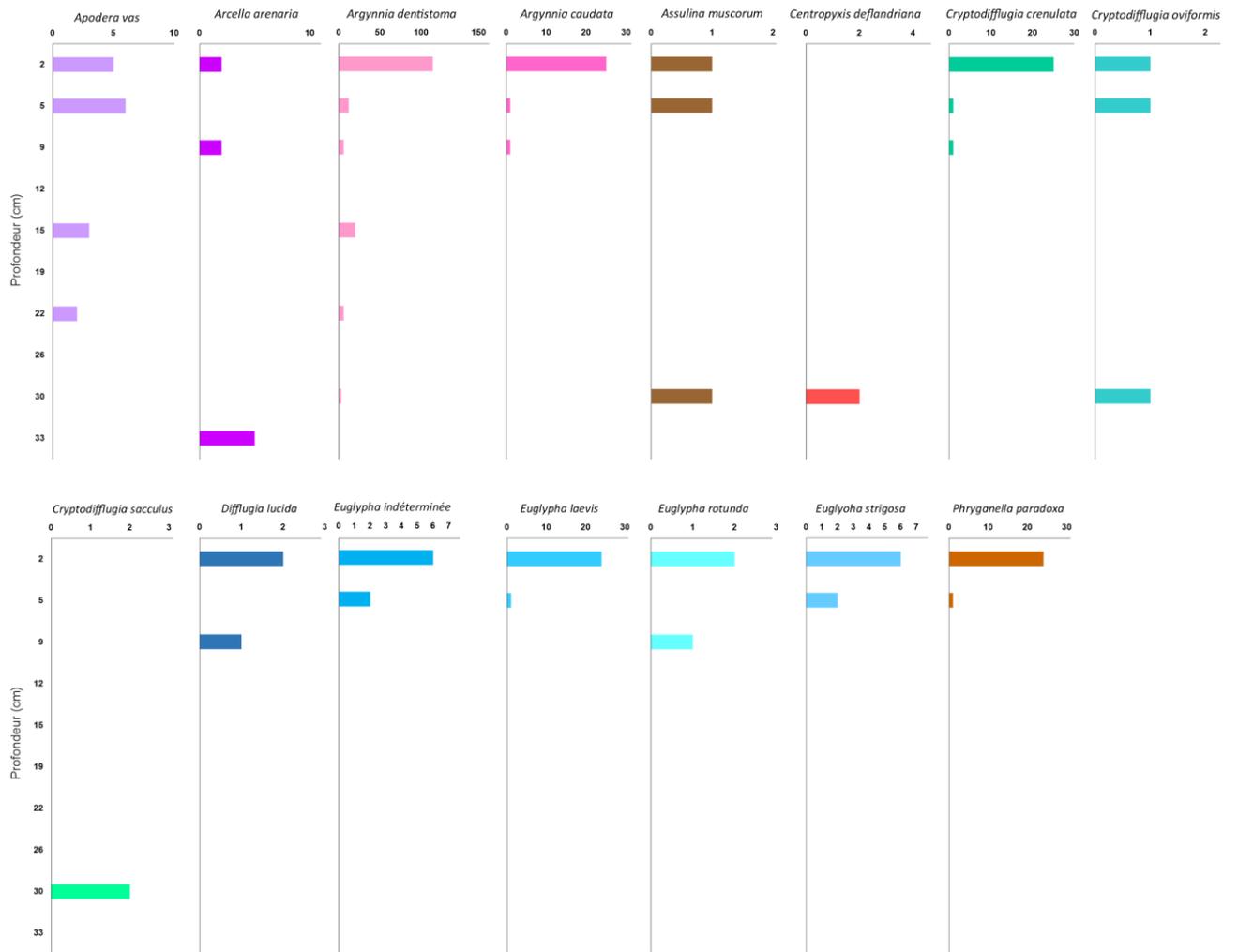


Figure 6-S4 : Comptage des amibes à thèque pour la carotte GEO-01.

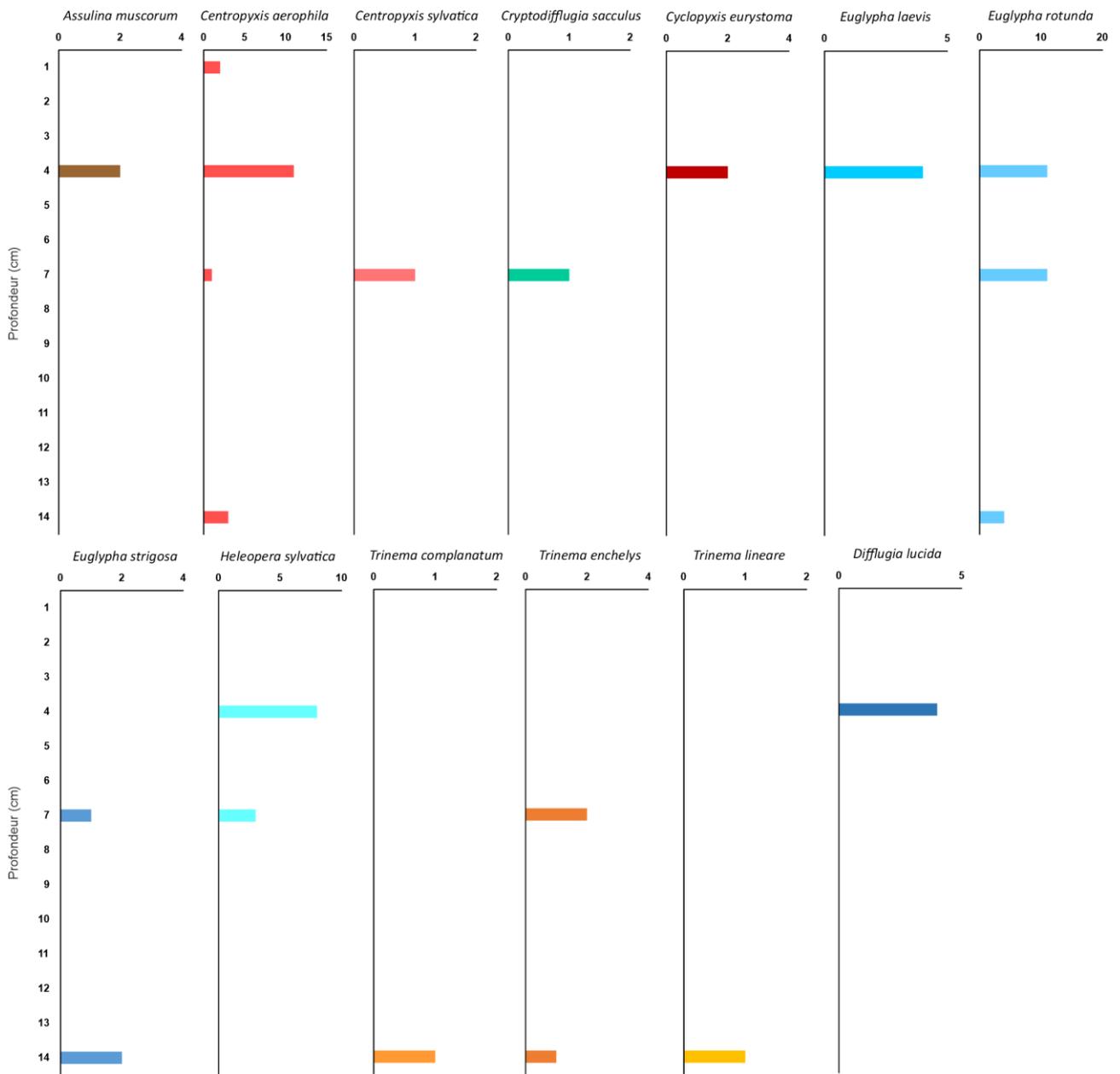


Figure 6-S5 : Comptage des amibes à thèque pour la carotte MV.

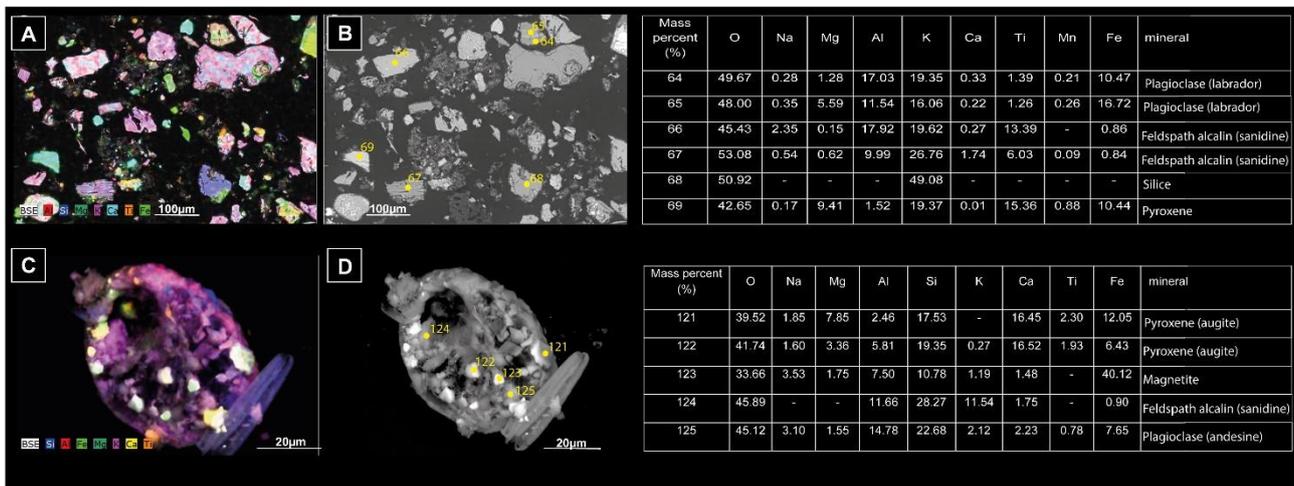


Figure 6-S6 : Comparaison des sédiments sur plot et de la composition d'une amibe à thèque dans l'échantillon STU 9-10 ; 1<sup>ère</sup> ligne : sédiment sur plot (A) Cartographie EDX MAGX215 ; (B) Image BSE MAGX215 et le tableau des compositions chimiques des éléments pointés ; 2<sup>ème</sup> ligne : *Centropyxis aerophila* ; (C) Cartographie EDX MAGX1521 ; (D) Image BSE MAGX1521), tandis que les feldspaths alcalins diminuent légèrement (de 35% à 39%).

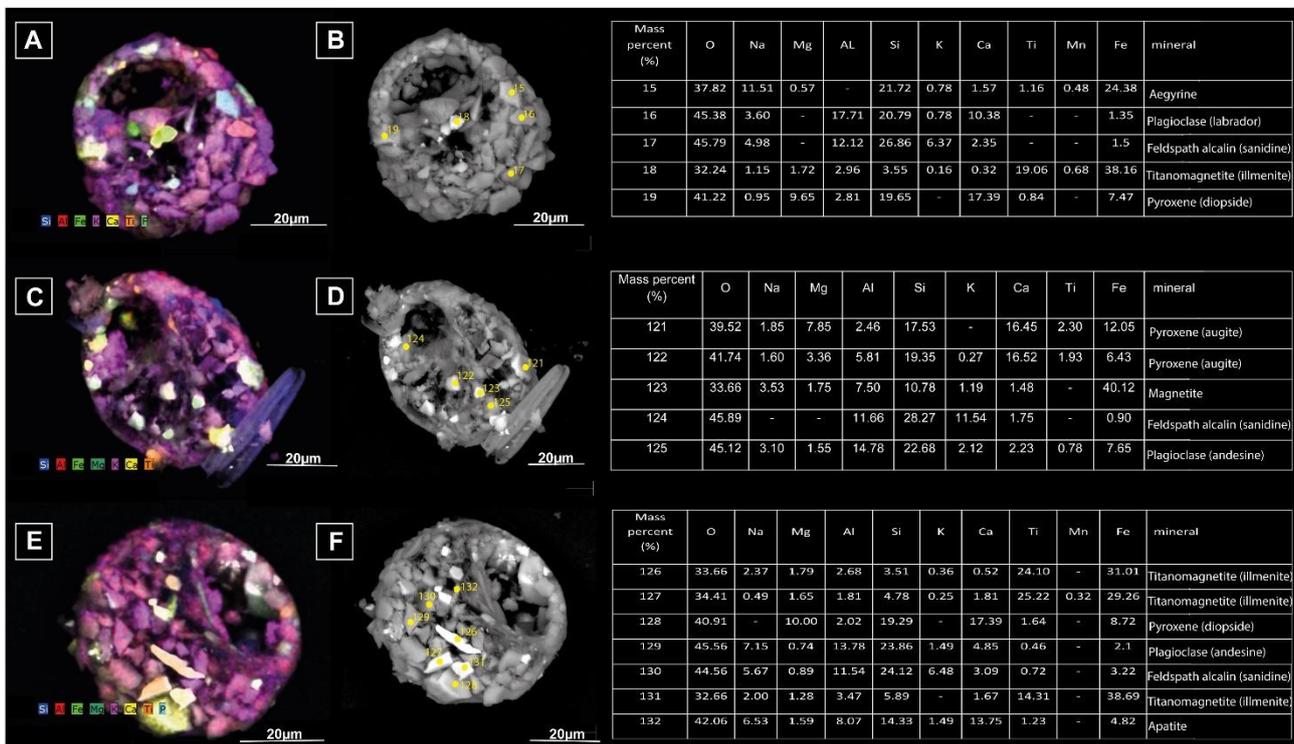


Figure 6-S7 : Evolution de la composition de la thèque de *Centropyxis aerophila* en fonction de la profondeur sur la carotte AZO-STU. (A) Cartographie EDX MAGX1741 d'une *Centropyxis aerophila* de l'échantillon AZO-STU 2-3 ; (B) Image BSE du même individu ; Tableau de la composition chimique associée ; (C) Cartographie EDX MAGX1521 d'une *Centropyxis aerophila* de l'échantillon AZO-STU 9-10 ; (D) Image BSE du même individu ; Tableau de la composition chimique associée ; (E) Cartographie EDX MAGX1915 d'une *Centropyxis aerophila* de l'échantillon AZO-STU 13-14 ; (F) Image BSE du même individu ; Tableau de la composition chimique associée





## **Conclusions et perspectives**

---

## 1. Conclusions

Ce travail de doctorat constitue une belle avancée dans la connaissance des amibes à thèque sur l'archipel de Kerguelen et de l'environnement dans lesquels elles s'épanouissent. Il avait pour objectifs de mettre à jour les connaissances sur les amibes à thèque de Kerguelen dont la première étude conséquente a été réalisée par L. Bonnet (1981) en caractérisant de manière précise les environnements dans lesquels elles se développent (caractérisation géochimique, minéralogique). Le deuxième aspect était de décrire l'évolution paléoclimatique et paléoenvironnementale de l'archipel de Kerguelen à partir d'échantillons provenant de carottes et de sections verticales non-continues.

Les travaux menés au cours de ce doctorat ont permis de dégager des conclusions sur les 5 chapitres issus des analyses :

- ✦ Les sols de l'archipel de Kerguelen présentent des caractéristiques géochimiques et minéralogiques contrastées. Les analyses montrent la signature de l'environnement géologique principal : la dominance basaltique via les analyses minéralogiques. Les conditions de pluviométrie présentes sur l'archipel mettent en avant des conditions d'altération des sols différentes selon l'emplacement.
- ✦ Les analyses menées sur les amibes à thèque ont permis de mettre à jour la base de données déjà existante avec l'observation de 107 espèces, contre 50 en 1981.
- ✦ La combinaison de ces analyses a permis de mettre en avant des espèces ubiquistes mais également des espèces indicatrices qui dépendent de l'environnement dans lequel elles se développent.
- ✦ A la suite, les analyses réalisées sur les échantillons de carottes, en accord avec les espèces indicatrices, ont permis de mettre en avant une évolution de l'environnement local dans le Val Studer et dans la Vallée de Phonolite. Ces conclusions montrent pour l'instant une influence locale mais qui pourrait être remise dans un contexte plus globale à l'échelle de l'archipel de Kerguelen mais également à l'échelle du Subantarctique.

Les analyses menées sur l'extraction ADN des amibes à thèque de l'archipel de Kerguelen n'ont pas donné de résultats. Cela suggère d'améliorer le protocole dès le moment de prélèvement pour maximiser les chances d'obtenir des résultats.

La combinaison de l'ensemble de ces résultats suggère qu'il existe des différences majeures entre l'Ouest et l'Est de l'archipel du point de vue géochimique et minéralogique, mais également du point de vue diversité des amibes à thèque.

## 2. Perspectives

A court terme, il sera intéressant de poursuivre les différents travaux débutés dans le cadre de cette thèse, notamment la description complète des amibes à thèque rencontrées pour pouvoir espérer identifier les espèces indéterminées.

Des comptages pourraient être entrepris sur des échantillons de sections verticales et voir si les évolutions locales perceptibles dans nos 2 zones d'étude sont aussi perceptibles à d'autres endroits.

De nombreux autres projets pourraient aussi voir le jour. Le programme 1200 ENVIKER dans lequel s'intègre ce travail n'en est qu'au début. Près de 700 échantillons de végétaux et de sols sont disponibles. Il serait intéressant de continuer de réaliser les différentes analyses déjà entreprises pour compléter les données déjà acquises et ainsi espérer mieux comprendre les évolutions.

Il serait intéressant d'affiner la description des différents types d'environnements pour espérer y voir des différences plus conséquentes. L'analyse des éléments majeurs n'ont ici pas donné de résultats à cause de la perte au feu de certains échantillons. De nouvelles analyses sont en cours sur les sols de la campagne de 2021-2022.

D'autres carottes ont été réalisées durant la dernière campagne d'échantillonnage en 2021-2022. Il serait intéressant de réaliser ce même genre d'analyses (comptages, analyses géochimiques et minéralogiques) et les mettre en parallèle grâce aux datations <sup>14</sup>C.

La mise en place d'une base de données sur les pollens de l'archipel de Kerguelen permettrait de réaliser des études paléo-environnementales grâce à ces marqueurs et de mettre en parallèle ces deux proxys pour ainsi voir si l'évolution des amibes à thèque peut être corrélée avec l'évolution de la végétation ou non.

D'autres campagnes d'échantillonnages pourraient être menées dans les prochaines années. Un ré-échantillonnage aux mêmes localisations que celles déjà visitées en 2019-2020 ou en 2021-2022 permettrait de voir s'il y a des variations dans la diversité sur une échelle de temps courte. Des prélèvements au niveau des échantillons analysés par L. Bonnet (1981) permettraient là de comparer des variations dans la diversité sur une échelle temporelle plus longue. De plus, la réalisation de nouveaux comptages pourraient nous faire espérer de trouver d'autres espèces sur l'archipel, déjà connues ou nouvelles.

Les analyses sur l'ADN des amibes à thèque sont toujours en cours pour trouver le protocole idéal. C'est un point qui sera notamment ré-étudier pour les prochaines campagnes, pour peut-être réaliser l'isolement des cellules directement sur le terrain pour éviter tout biais analytique.

# Références bibliographiques

- Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Lane, C.E., Lukeš, J., Bass, D., Bowser, S.S., Brown, M.W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., le Gall, L., Lynn, D.H., McManus, H., Mitchell, E.A.D., Mozley-Stanridge, S.E., Parfrey, L.W., Pawlowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C.L., Smirnov, A., Spiegel, F.W., 2012. The Revised Classification of Eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.* 59, 429–514. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x>
- Andrews, L.O., Payne, R.J., Swindles, G.T., 2021. Testate amoebae as non-pollen palynomorphs in pollen slides: usefulness and application in palaeoenvironmental reconstruction. *Geological Society, London, Special Publications* 511, 151–158. <https://doi.org/10.1144/SP511-2020-34>
- Armynot du Châtelet, E., Bernard, N., Delaine, M., Potdevin, J.-L., Gilbert, D., 2015. The mineral composition of the tests of 'testate amoebae' (Amoebozoa, Arcellinida): The relative importance of grain availability and grain selection. *Revue de Micropaléontologie* 58, 141–154. <https://doi.org/10.1016/j.revmic.2015.05.001>
- Armynot du Châtelet, E., Guillot, F., Recourt, P., Ventalon, S., Tribovillard, N., 2010. Influence of sediment grain size and mineralogy on testate amoebae test construction. *Comptes Rendus Geoscience* 342, 710–717. <https://doi.org/10.1016/j.crte.2010.05.002>
- Aubert de La Rue, E., 1932a. La flore et la faune des îles Kerguelen 29–51.
- Aubert de La Rue, E., 1932b. Étude Géologique et Géographique de l'archipel de Kerguelen. *Revue de Géographie Physique et de Géologie Dynamique*. Fase. 1 & 2, Paris 1982., Fasc. 1 et 2. ed.
- Badenhausser, I., Chambrin, L., Lebouvier, M., 2020. Guide d'identification des plantes des îles sub-Antarctiques Crozet et Kerguelen. Angiospermes., 1ère édition, Imprimerie Nouvelle Biard. ed.
- Beny, F., Toucanne, S., Skonieczny, C., Bayon, G., Ziegler, M., 2018. Geochemical provenance of sediments from the northern East China Sea document a gradual migration of the Asian Monsoon belt over the past 400,000 years. *Quaternary Science Reviews* 190, 161–175. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.04.032>
- Berthier, E., Le Bris, R., Mabileau, L., Testut, L., Rémy, F., 2009. Ice wastage on the Kerguelen Islands (49°S, 69°E) between 1963 and 2006. *J. Geophys. Res.* 114, F03005. <https://doi.org/10.1029/2008JF001192>
- Beyens, L., Chardez, D., 1995. An Annotated List of Testate Amoebae Observed in the Arctic between the Longitudes 27° E and 168° W. *Archiv für Protistenkunde* 146, 219–233. [https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(11\)80114-4](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(11)80114-4)
- Beyens, L., Chardez, D., 1987. Evidence from testate amoebae for changes in some local hydrological conditions between c. 5000 BP and c. 3800 BP on Edgeøya (Svalbard). *Polar Research* 5, 165–169. <https://doi.org/10.3402/polar.v5i2.6873>
- Beyens, L., Meisterfeld, R., 2002. Protozoa: Testate Amoebae, in: Smol, J.P., Birks, H.J.B., Last, W.M., Bradley, R.S., Alverson, K. (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake*

- Sediments. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 121–153. [https://doi.org/10.1007/0-306-47668-1\\_7](https://doi.org/10.1007/0-306-47668-1_7)
- Bhandari, A.K., Kumar, A., Singh, G.K., 2012. Feature Extraction using Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): A Case Study of Jabalpur City. *Procedia Technology* 6, 612–621. <https://doi.org/10.1016/j.protcy.2012.10.074>
- Blaauw, M., Christen, J.A., 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Anal.* 6. <https://doi.org/10.1214/11-BA618>
- Bonnet, L., 1981. Thécamoebiens (Rhizopoda testacea) (Bulletin du Comité National Français des Recherches Antarctiques).
- Bonnet, L., 1981. Thécamoebiens (Rhizopoda testacea). *BCNFRA* 48, 23–32.
- Bonnet, L., 1953. Contribution à l'étude des rhizopodes testacés de la région d'Orédon (Hautes-Pyrénées). *Bulletin Soc. Hist. Nat. Toulouse*.
- Booth, R.K., Jackson, S.T., 2003. A high-resolution record of late-Holocene moisture variability from a Michigan raised bog, USA. *Holocene* 13 863–876.
- Booth, R.K., Lamentowicz, M., Charman, D.J., 2010. Preparation and analysis of testate amoebae in peatland palaeoenvironmental studies. *Mires and Peat* 7, 1–7.
- Borchers, A., Voigt, I., Kuhn, G., Diekmann, B., 2011. Mineralogy of glaciomarine sediments from the Prydz Bay–Kerguelen region: relation to modern depositional environments. *Antarctic science* 23, 164–179. <https://doi.org/10.1017/S0954102010000830>
- Bourrelly, P., Couté, A., Thérézien, Y., 1978. Algues d'eau douce des îles Kerguelen et Crozet: Avec 2 tableaux dans le texte. *SIL Proceedings, 1922-2010* 20, 2347–2350. <https://doi.org/10.1080/03680770.1977.11896876>
- Breton, G., Tostain, F., 2005. Les microorganismes de l'ambre cénomanien d'Écommoy (Sarthe, France). *Comptes Rendus Palevol* 4, 31–46. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2004.11.004>
- Brindley, G.W., Brown, G., 1980. *Crystal Structures of Clay Minerals and Their X-ray Identification* : London, Mineral Society, p. 495.
- Bronk Ramsey, C., 2009. Bayesian Analysis of Radiocarbon Dates. *Radiocarbon* 51, 337–360. <https://doi.org/10.1017/S0033822200033865>
- Burki, F., Sandin, M.M., Jamy, M., 2021. Diversity and ecology of protists revealed by metabarcoding. *Current Biology* 31, R1267–R1280. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.066>
- Cáceres, M.D., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90, 3566–3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- Caillère, S., 1959. Étude minéralogique de quelques matériaux glaciaires de l'archipel de Kerguelen. *bulmi* 82, 404. <https://doi.org/10.3406/bulmi.1959.5363>
- Carignan, J., Hild, P., Mevelle, G., Morel, J., Yeghicheyan, D., 2001. Routine Analyses of Trace Elements in Geological Samples using Flow Injection and Low Pressure On-Line Liquid Chromatography Coupled to ICP-MS: A Study of Geochemical Reference Materials BR, DR-N, UB-N, AN-G and GH. *Geostandards and Geoanalytical Research* 25, 187–198. <https://doi.org/10.1111/j.1751-908X.2001.tb00595.x>

- Certes, A., 1889. Protozoaires, Gauthier-Villars et Fils, Imprimeurs-Libraires. ed, Mission scientifique du Cap Horn. 1882–1883. Paris.
- Chamley, H., 1989. Clay mineralogy, Springer. ed. Berlin, Germany.
- Chardez, D., 1984. L'ingestion de Rhizopodes Thécamoebiens par *Thecamoeba terricola*. *Acta Protozoologica, International Journal of Protozoology* 23, 161–164.
- Chardez, D., 1967a. Histoire naturelle des Protozoaires Thécamoebiens. Première partie. Les naturalistes belges 484–588.
- Chardez, D., 1967b. L'eau et les microorganismes indicateurs de pollution. *Revue Verviétoise d'Histoire Naturelle*.
- Chardez, D., 1960. Introduction à l'étude des thécamoebiens du sol. Extrait du Bulletin de l'Institut Agronomique des Stations de Recherches de Gembloux T. XXVIII.
- Charman, D.J., 2001. Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae. *Quaternary Science Reviews* 20, 1753–1764. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(01\)00036-1](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(01)00036-1)
- Charman, D.J., Hendon, D., Woodland, W.A., 2000. The identification of testate amoebae (Protozoa : Rhizopoda) in peats, in: *Technical Guide, Quaternary Research Association*.
- Charman, D.J., Roe, H.M., Roland Gehrels, W., 2002. Modern distribution of saltmarsh testate amoebae: regional variability of zonation and response to environmental variables. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 17(5-6), 387-409.
- Civel-Mazens, M., Crosta, X., Cortese, G., Michel, E., Mazaud, A., Ther, O., Ikehara, M., Itaki, T., 2021. Antarctic Polar Front migrations in the Kerguelen Plateau region, Southern Ocean, over the past 360 kyrs. *Global and Planetary Change* 202, 103526. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2021.103526>
- Coffin, M.F., 2002. Kerguelen Hotspot Magma Output since 130 Ma. *Journal of Petrology* 43, 1121–1137. <https://doi.org/10.1093/petrology/43.7.1121>
- Congedo, L., 2021. Semi-Automatic Classification Plugin: A Python tool for the download and processing of remote sensing images in QGIS. *JOSS* 6, 3172. <https://doi.org/10.21105/joss.03172>
- Coûteaux, M.-M., Munsch, A., Ponge, J.-F., 2011. Le genre *Euglypha*: essai de taxinomie numérique 34.
- Decloître, L., 1964. Thécamoebiens de la XIIème expédition antarctique française (No. 259), *Territoire des Terres Australes et Antarctiques Françaises*.
- Decloître, L., 1960. Thécamoebiens de la 8ème expédition antarctique française (*Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle* No. 2ème série, Tome 32, n°3).
- Delaine, M., 2016. Composition des thèques d'amibes xénosomiques : utilisation potentielle comme bio-indicateur des dépôts de particules d'origine atmosphérique.
- Denk, T.R.A., Mohn, J., Decock, C., Lewicka-Szczebak, D., Harris, E., Butterbach-Bahl, K., Kiese, R., Wolf, B., 2017. The nitrogen cycle: A review of isotope effects and isotope modeling approaches. *Soil Biology and Biochemistry* 105, 121–137. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.11.015>
- Duckert, C., Blandenier, Q., McKeown, M., Hohaia, H., Luketa, S., Wilmshurst, J., Lara, E., Mitchell, E.A.D., 2021. Superficially described and ignored for 92 years, rediscovered and

emended: *Apodera angatakere* (Amoebozoa: Arcellinida: Hyalospheniformes) is a new flagship testate amoeba taxon from Aotearoa (New Zealand). *J Eukaryotic Microbiology* 68. <https://doi.org/10.1111/jeu.12867>

- Dufrene, M., Legendre, P., 1997. Species Assemblages and Indicator Species : The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs* 345–366.
- Dumoulin, J.-P., Comby-Zerbino, C., Delqué-Količ, E., Moreau, C., Caffy, I., Hain, S., Perron, M., Thellier, B., Setti, V., Berthier, B., Beck, L., 2017. Status Report on Sample Preparation Protocols Developed at the LMC14 Laboratory, Saclay, France: From Sample Collection to <sup>14</sup>C AMS Measurement. *Radiocarbon* 59, 713–726. <https://doi.org/10.1017/RDC.2016.116>
- Duncan, R.A., 2002. A time frame for construction of the Kerguelen plateau and broken ridge. *Journal of Petrology* 43, 1109–1119. <https://doi.org/10.1093/petrology/43.7.1109>
- Ehrenberg, 1838. On fresh water carps. *Barbus* spp. *Curr. Sci.* 789–790.
- Eisenhauer, N., Bender, S.F., Calderón-Sanou, I., de Vries, F.T., Lembrechts, J.J., Thuiller, W., Wall, D.H., Zeiss, R., Bahram, M., Beugnon, R., Burton, V.J., Crowther, T.W., Delgado-Baquerizo, M., Geisen, S., Kardol, P., Krashevskaya, V., Martínez-Muñoz, C.A., Patoine, G., Seeber, J., Soudzilovskaia, N.A., Steinwandter, M., Sünemann, M., Sun, X., van der Heijden, M.G.A., Guerra, C.A., Potapov, A., 2022. Frontiers in soil ecology—Insights from the World Biodiversity Forum 2022. *J of Sust Agri & Env* sae2.12031. <https://doi.org/10.1002/sae2.12031>
- Ellison, R.L., 1995. Paleolimnological analysis of Ullswater using testate amoebae. *J Paleolimnol* 13, 51–63. <https://doi.org/10.1007/BF00678110>
- Favier, V., Verfaillie, D., Berthier, E., Menegoz, M., Jomelli, V., Kay, J.E., Ducret, L., Malbêteau, Y., Brunstein, D., Gallée, H., Park, Y.-H., Rinterknecht, V., 2016. Atmospheric drying as the main driver of dramatic glacier wastage in the southern Indian Ocean. *Sci Rep* 6, 32396. <https://doi.org/10.1038/srep32396>
- Frenot, Y., Gloaguen, J.C., Cannavacciuolo, M., Bellido, A., 1998. Primary succession on glacier forelands in the subantarctic Kerguelen Islands. *Journal of Vegetation Science* 9, 75–84. <https://doi.org/10.2307/3237225>
- Frenot, Y., Gloaguen, J.C., Picot, G., Bougère, J., Benjamin, D., 1993. *Azorella* selago Hook. used to estimate glacier fluctuations and climatic history in the Kerguelen Islands over the last two centuries. *Oecologia* 95, 140–144. <https://doi.org/10.1007/BF00649517>
- Frenot, Y., Lebouvier, M., Gloaguen, J.-C., Hennion, F., Vernon, P., Chapuis, J.-L., 2006. Impact des changements climatiques et de la fréquentation humaine sur la biodiversité des îles subantarctiques françaises. *belgeo* 363–372. <https://doi.org/10.4000/belgeo.12097>
- Galimov, E.M., 2000. Carbon isotope composition of Antarctic plants. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 64, 1737–1739. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(99\)00328-2](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(99)00328-2)
- Gilbert, D., Amblard, C., Bourdier, G., Francez, A.-J., Mitchell, E.A.D., 2000. Le régime alimentaire des Thécamoébiens (Protista, Sarcodina) 57–68.
- Giret, A., 1983. Le plutonisme océanique intraplaque. Exemple de l'Archipel Kerguelen. *Terres australes et antarctiques françaises*, Paris.

- Giret, A., Weis, D., Grégoire, M., Mattielli, N., Moine, B., Michon, G., Scoates, J., Tourpin, S., Delpech, G., Gerbet, M.-C., Doucef, S., Ethien, R., Cottin, J.-Y., 2003. L'archipel des Kerguelen, les plus vieilles îles dans le plus jeune océan.pdf. *Géologues* 15–23.
- González-Miguéns, R., Soler-Zamora, C., Villar-Depablo, M., Todorov, M., Lara, E., 2021. Multiple convergences in the evolutionary history of the testate amoeba family Arcellidae (Amoebozoa: Arcellinida: Sphaerothecina): when the ecology rules the morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* zlab074. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab074>
- Gremmen, N.J.M., van de Vijver, B., Frenot, Y., Lebouvier, M., 2007. Distribution of moss-inhabiting diatoms along an altitudinal gradient at sub-Antarctic Îles Kerguelen. *Antarctic Science* 19, 17–24. <https://doi.org/10.1017/S0954102007000041>
- Grospietsch, T., 1961. Beitrag zur ökologie der testaceen rhizopoden von Marion Island. pp. 411–423.
- Grospietsch, T., 1958. Wechseltierchen (Rhizopoden).
- Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis 10.
- Hausser, J., Strimmer, K., 2022. Package 'entropy' : Estimation of Entropy, Mutual Information and Related Quantities. R package version 1.2.1.
- Heal, O.W., 1965. Observations on testate amoebae (Protozoa : Rhizopoda) from Signy island, South Orkney islands 43–47.
- Heger, T.J., Mitchell, E.A.D., Ledeganck, P., Vincke, S., Van de Vijver, B., Beyens, L., 2009. The curse of taxonomic uncertainty in biogeographical studies of free-living terrestrial protists: a case study of testate amoebae from Amsterdam Island. *Journal of Biogeography* 36, 1551–1560. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02094.x>
- Hill, M.O., Gauch, H.G., 1980. Detrended correspondance analysis : an improved ordination technique. 2.
- Hogg, A.G., Heaton, T.J., Hua, Q., Palmer, J.G., Turney, C.S., Southon, J., Bayliss, A., Blackwell, P.G., Boswijk, G., Bronk Ramsey, C., Pearson, C., Petchey, F., Reimer, P., Reimer, R., Wacker, L., 2020. SHCal20 Southern Hemisphere Calibration, 0–55,000 Years cal BP. *Radiocarbon* 62, 759–778. <https://doi.org/10.1017/RDC.2020.59>
- Hoogenraad, H.R., De Groot, A.A., 1955. Thekamoebe Moosrhizopoden aus Südamerika. , 45, 346– 366. *Archiv für Hydrobiologie* 45, 346–366.
- Jaeger, A., Jaquemet, S., Phillips, R., Wanless, R., Richard, P., Cherel, Y., 2013. Stable isotopes document inter- and intra-specific variation in feeding ecology of nine large southern Procellariiformes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 490, 255–266. <https://doi.org/10.3354/meps10436>
- Jomelli, V., Mokadem, F., Schimmelpfennig, I., Chapron, E., Rinterknecht, V., Favier, V., Verfaillie, D., Brunstein, D., Legentil, C., Michel, E., Swingedouw, D., Jaouen, A., Aumaitre, G., Bourlès, D.L., Keddadouche, K., 2017. Sub-Antarctic glacier extensions in the Kerguelen region (49°S, Indian Ocean) over the past 24,000 years constrained by 36 Cl moraine dating. *Quaternary Science Reviews* 162, 128–144. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.03.010>
- Jung, W., 1942. Illustrierte Thekamöben – Bestimmungstabellen I. Die Systematik der Nebelinen. , 95, 357– 390. *Archiv für Protistenkunde* 95, 357–390.

- Kassambara, A., 2020. ggpubr: “ggplot2” Based Publication Ready Plots. R package version 0.2.5.
- Kassambara, A., Mundt, F., 2017. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.5.
- Kim, J.H., Ahn, I.-Y., Lee, K.S., Chung, H., Choi, H.-G., 2007. Vegetation of Barton Peninsula in the neighbourhood of King Sejong Station (King George Island, maritime Antarctic). *Polar Biol* 30, 903–916. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0250-2>
- Kohn, M.J., 2010. Carbon isotope compositions of terrestrial C3 plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 19691–19695. <https://doi.org/10.1073/pnas.1004933107>
- Kolde, R., 2019. pheatmap: Pretty Heatmaps\_.
- Kosakyan, A., Gomaa, F., Lara, E., Lahr, D.J.G., 2016. Current and future perspectives on the systematics, taxonomy and nomenclature of testate amoebae. *European Journal of Protistology* 55, 105–117. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2016.02.001>
- Kostianoy, A.G., Ginzburg, A.I., Frankignoulle, M., Delille, B., 2004. Fronts in the Southern Indian Ocean as inferred from satellite sea surface temperature data. *Journal of Marine Systems* 45, 55–73. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2003.09.004>
- Kuhn, M., 2008. Building Predictive Models in R Using the caret Package. *Journal of Statistical Software*, 28(5), 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v028.i05>.
- Lamentowicz, Ł., Gałka, M., Lamentowicz, M., 2009. Species composition of testate amoebae (protists) and environmental parameters in sphagnum peatland. *Polish journal of ecology* 4, 749–759.
- Lansac-Tôha, F., Velho, L., Costa, D., Simoes, N., Alves GM, 2014. Structure of the testate amoebae community in different habitats in a neotropical floodplain. *Lansac\_Toha\_2014.pdf*. *Braz. J. Biol.* 74, 181–190.
- Lee, Y.I., Lim, H.S., Yoon, H.I., 2009. Carbon and nitrogen isotope composition of vegetation on King George Island, maritime Antarctic. *Polar Biol* 32, 1607–1615. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0659-5>
- Leidy, J.M.D., 1879. Fresh-water Rhizopods of North America (United States Geological Survey of the Territories).
- Liu, B., Booth, R.K., Escobar, J., Wei, Z., Bird, B.W., Pardo, A., Curtis, J.H., Ouyang, J., 2019. Ecology and paleoenvironmental application of testate amoebae in peatlands of the high-elevation Colombian páramo. *Quat. res.* 92, 14–32. <https://doi.org/10.1017/qua.2018.143>
- Lourey, M.J., Trull, T.W., 2001. Seasonal nutrient depletion and carbon export in the Subantarctic and Polar Frontal Zones of the Southern Ocean south of Australia. *Journal of Geophysical Research : Oceans*.
- Marcisz, K., Kołaczek, P., Gałka, M., Diaconu, A.-C., Lamentowicz, M., 2020. Exceptional hydrological stability of a Sphagnum-dominated peatland over the late Holocene. *Quaternary Science Reviews* 231, 106180. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106180>

- Mattheeussen, R., Ledeganck, P., Vincke, S., Beyens, L., 2005. Habitat Selection of Aquatic Testate Amoebae Communities on Qeqertarsuaq (Disko Island), West Greenland.
- Meisterfeld, R., 2002. Testate amoebae with filopodia 1054–1084.
- Meisterfeld, R., 1977. The Horizontal and Vertical Distribution of Testacea (Rhizopoda, Testacea) in Sphagnum. *Archea Hydrobiology* 3, 319–356.
- Meyer, D., Dimitriadou, E., Hornik, K., Weingessel, A., Leisch, F., and the Probability Theory Group (Formerly: E1071), 2017. e1071: Misc Functions of the Department of Statistics, R package version 1.6-8, <https://CRAN.R-project.org/package=e1071>.
- Mitchell, E.A.D., Charman, D.J., Warner, B.G., 2008a. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodivers Conserv* 17, 2115–2137. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9221-3>
- Mitchell, E.A.D., Charman, D.J., Warner, B.G., 2008b. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodivers Conserv* 17, 2115–2137. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9221-3>
- Mitchell, E.A.D., Payne, R.J., Lamentowicz, M., 2008c. Potential implications of differential preservation of testate amoeba shells for paleoenvironmental reconstruction in peatlands. *J Paleolimnol* 40, 603–618. <https://doi.org/10.1007/s10933-007-9185-z>
- Mitchell, E.A.D., Payne, R.J., Lamentowicz, M., 2008d. Potential implications of differential preservation of testate amoeba shells for paleoenvironmental reconstruction in peatlands. *J Paleolimnol* 40, 603–618. <https://doi.org/10.1007/s10933-007-9185-z>
- Mohr, B.A.R., Gee, C.T., 1992. Late Cretaceous Palynofloras (Sporomorphs and Dinocysts) from the Kerguelen Plateau, Southern Indian Ocean (Sites 748 and 750). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, Proceedings of the Ocean Drilling Program* 120, 281–306. <https://doi.org/10.2973/odp.proc.sr.120.1992>
- Mortimer, E., McGeoch, M.A., Daniels, S.R., Van Vuuren, B.J., 2007. Growth form and population genetic structure of *Azorella selago* on sub-Antarctic Marion Island. *Antarctic Science* 1–10.
- Murray, 1910. On microscopic life at Cape Royds. *British Antarctic Expedition 1907–09, William Heinemann. ed, Reports on the scientific investigations. Biology. London.*
- Nougier, J., 1970. Contribution à l'étude géologique et géomorphologique des îles Kerguelen.
- Ogden, C.G., Hedley, R.H., 1980. An atlas of freshwater testate amoebae, British Museum (Natural history) Oxford University press.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2020. Package “vegan” : Community Ecology Package. R package version 2.5-7.
- Parra, M., Chapuy, B., Pons, J.-C., Latouche, C., 1990. Nature et origine des formations argileuses d'un environnement de source thermo-minérale aux îles Kerguelen (Océan Indien Austral). *Applied Clay Science* 203–216.
- Patterson, R.T., Baker, T., Burbidge, S.M., 1996. Arcellaceans (thecamoebians) as proxies of arsenic and mercury contamination in northeastern Ontario lakes. *The Journal of Foraminiferal Research* 26, 172–183. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.26.2.172>
- Patterson, R.T., Roe, H.M., Swindles, G.T., 2012. Development of an Arcellacea (testate lobose amoebae) based transfer function for sedimentary Phosphorus in lakes.

- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 348–349, 32–44.  
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.05.028>
- Payne, R., 2007. Laboratory Experiments on Testate Amoebae Preservation in Peats: Implications for Palaeoecology and Future Studies 8.
- Payne, R.J., 2011. Can testate amoeba-based palaeohydrology be extended to fens?: TESTATE AMOEBAS-BASED PALAEOHYDROLOGY. *J. Quaternary Sci.* 26, 15–27.  
<https://doi.org/10.1002/jqs.1412>
- Penard, E., 1913. Rhizopodes d'eau douce. Deuxième expédition française 1908-1910, commandée par le Dr. Jean Charcot 30.
- Penard, Eugène, 1911. Sarcodinia, Rhizopodes d'eau douce. British Antarctic Expedition, 1907-1909 I, part 6, 203–263.
- Penard, E., 1911. Rhizopodes d'eau douce. British Antarctic Expedition 1907–09 6.
- Penard, E., 1902. Faune rhizopodique du bassin du Léman .. 718.
- Philippe, M., 1998. Bois fossiles tertiaires et quaternaires de Kerguelen (océan Indien austral). *C.R.Acad.Sci. Paris. Sciences de la terre et des planètes / Earth & Planetary Sciences* 901–906.
- Porter, S.M., Knoll, A.H., 2000. Testate amoebae in the Neoproterozoic Era: evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon. *Paleobiology* 26, 360–385.  
[https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2000\)026<0360:TAITNE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)026<0360:TAITNE>2.0.CO;2)
- Putnam, A.E., Denton, G.H., Schafer, J.M., Barrell, D.J.A., Andersen, B.G., Finkel, R.C., 2010. Glacier advance in southern middle-latitudes during the Antarctic Cold Reversal. *Nature Geoscience*. <https://doi.org/10.1038/ngeo962>
- Qin, Y., Mitchell, E.A.D., Lamentowicz, M., Richard, P., Lara, E., Gu, Y., Huang, X., Wang, H., 2013. Ecology of testate amoebae in peatlands of central China and development of a transfer function for paleohydrological reconstruction. *J. Paleolimnol.*
- R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Richet, P., Cottin, J.-Y., Dyon, J., Maury, R., Villeneuve, N., Guillot, P.-L., Mairine, P., Michon, G., 2007. Guide des volcans d'Outre-Mer, BRGM éditions et éditions Belin. ed, Guides savants.
- Richters, F., 1908. Die fauna der moosrasen des Gaussbergs und einiger südlicher Inseln. Deutsche Südpolar Exp., 1901-1903. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.2166>
- Richters, F., 1908a. Beitrag zur Kenntnis der Moosfauna Australiens und der Inseln des Pazifischen Ozeans. *Zoologische Jahrbücher* 26, 196–213.
- Richters, F., 1908b. Moosbewohner. Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901–1903 6, 1–16.
- Richters, F., 1908c. Die Fauna der Moosrasen des Gaussbergs und einiger südlicher Inseln. Deutsche Südpolar-Expedition 1901–1903 9, 259–302.
- Richters, F., 1907. Die Fauna der Moosrasen der Gaussbergs und einiger südlicher Inseln. Deutsche Südpolar-Expedition, 1901-1903 9, 259-302.

- Richters, F., 1904. Vorläufiger Bericht über die antarktische Moosfauna, Verhandlungen der Deutschen Zool.
- Simova, A., Jirousek, M., Singh, P., Hajkova, P., Hajek, M., 2022. Ecology of testate amoebae along an environmental gradient from bogs to calcareous fens in East-Central Europe: development of transfer functions for palaeoenvironmental reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- Singer, D., Kosakyan, A., Pillonel, A., Mitchell, E.A.D., Lara, E., 2015. Eight species in the *Nebela collaris* complex: *Nebela gimlii* (Arcellinida, Hyalospheniidae), a new species described from a Swiss raised bog. *European Journal of Protistology* 51, 79–85. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2014.11.004>
- Smith, H.G., 1982. The terrestrial protozoan fauna of South Georgia. *Polar Biol* 1, 173–179.
- Smith, H.G., 1975. Protozoaires terricoles de l'île de Possession. *Revue Ecologie, Biologie, Sol* 2, 523–530.
- Smith, H.G., Headlan, R.K., 1983. The population ecology of soil testate rhizopods on the sub-Antarctic island of South Georgia. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 20, 269–286.
- Smith, H.G., Headland, 1983. Population ecology of soil testate rhizopods on the subantarctic island of South Georgia.
- Smith, Humphrey G., Wilkinson, D.M., 2007. Not all free-living microorganisms have cosmopolitan distributions? the case of *Nebela* (Apodera) *vas Certes* (Protozoa: Amoebozoa: Arcellinida). *J Biogeography* 34, 1822–1831. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01733.x>
- Smith, H.G., Wilkinson, D.M., 2007. Not all free-living microorganisms have cosmopolitan distributions – the case of *Nebela* (Apodera) *vas Certes* (Protozoa: Amoebozoa: Arcellinida). *J Biogeography* 34, 1822–1831.
- Smith, Humphrey G., 1992. Distribution and ecology of the testate rhizopod fauna of the continental Antarctic zone. *Polar Biol* 12. <https://doi.org/10.1007/BF00236985>
- Sombetzki-Lengagne, D., 2003. La protection de l'environnement dans les Terres australes et antarctiques françaises : le projet de création d'une réserve naturelle des terres australes. *rjenv* 28, 307–317. <https://doi.org/10.3406/rjenv.2003.4168>
- Stout, J.D., Heal, O.W., 1967. Protozoa. *Soil Biology*. Academic Press, London, UK 149–196.
- Sudzuki, 1964. Microfauna of the Antarctic region, Langhovde.
- Sullivan, M.E., Booth, R.K., 2011. The Potential Influence of Short-term Environmental Variability on the Composition of Testate Amoeba Communities in Sphagnum Peatlands. *Microb Ecol* 62, 80–93. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9875-y>
- Suzuki, R., Shimodaira, H., 2006. Pvclust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering. *Bioinformatics* 22, 1540–1542. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl117>
- Swindles, G.T., Blundell, A., Roe, H.M., Hall, V.A., 2010. A 4500-year proxy climate record from peatlands in the North of Ireland: the identification of widespread summer 'drought phases'? *Quaternary Science Reviews* 29, 1577–1589. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.01.003>
- Swindles, G.T., Plunkett, G., Roe, H.M., 2007. A multiproxy climate record from a raised bog in County Fermanagh, Northern Ireland: a critical examination of the link between bog

surface wetness and solar variability. *J. Quaternary Sci.* 22, 667–679. <https://doi.org/10.1002/jqs.1093>

Swindles, G.T., Roe, H.M., 2007. Examining the dissolution characteristics of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in low pH conditions: Implications for peatland palaeoclimate studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 252, 486–496. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.05.004>

Thiry, M., Carrillo, N., Franke, C., Martineau, N., 2013. Technique de préparation des minéraux argileux en vue de l'analyse par diffraction des Rayons X et introduction à l'interprétation des diagrammes 39.

Thompson, D.W.J., Solomon, S., Kushner, P.J., England, M.H., Grise, K.M., Karoly, D.J., 2011. Signatures of the Antarctic ozone hole in Southern Hemisphere surface climate change. *Nature Geosci* 4, 741–749. <https://doi.org/10.1038/ngeo1296>

Tolonen, K., 1986. Rhizopod analysis, in: *Holocene Paleoecology and Paleohydrology*, John Wiley & Sons Ltd.

Tomizono, S., 2022. boxplotdbl: Double Box Plot for Two-Axes Correlation.

Travé, J., 1976a. Investigation on the Land Microarthropods of the Kerguelen Archipelago- Quantitative data. *Quatrième Congrès Intern. d'Acarologie*.

Travé, J., 1976b. Recherches sur les Microarthropodes terrestres de l'Archipel de Kerguelen. *Revue Ecology and Biology of Soil* 13, 55–67.

Travé, J.-L., 1977. Recherches sur les Microarthropodes Terrestres de l'Archipel de Kerguelen - Etude quantitative globale. *Proc. of the third Symposium on antarctic Biology, Adaptation within antarctic Ecosystems*.

Van der Putten, N., Verbruggen, C., Björck, S., Michel, E., Disnar, J.-R., Chapron, E., Moine, B.N., de Beaulieu, J.-L., 2015. The Last Termination in the South Indian Ocean: A unique terrestrial record from Kerguelen Islands (49°S) situated within the Southern Hemisphere westerly belt. *Quaternary Science Reviews* 122, 142–157. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.05.010>

Van der Putten, N., Verbruggen, C., Ochyra, R., Verleyen, E., Frenot, Y., 2010. Subantarctic flowering plants: pre-glacial survivors or post-glacial immigrants? *Journal of Biogeography* 37, 582–592. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02217.x>

Vanhöffen, E., 1912. Tiere und Pflanzen der Heard-Insel. *Deutsche Südpolar Exp.*, 1901-1903.

Verfaillie, D., Charton, J., Schimmelpfennig, I., Stroebele, Z., Jomelli, V., Bétard, F., Favier, V., Cavero, J., Berthier, E., Goosse, H., Rinterknecht, V., Legentil, C., Charrassin, R., Aumaître, G., Bourlès, D.L., Keddadouche, K., 2021. Evolution of the Cook Ice Cap (Kerguelen Islands) between the last centuries and 2100 CE based on cosmogenic dating and glacio-climatic modelling. *Antarctic Science* 33, 301–317. <https://doi.org/10.1017/S0954102021000080>

Verfaillie, D., Favier, V., Dumont, M., Jomelli, V., Gilbert, A., Brunstein, D., Gallée, H., Rinterknecht, V., Menegoz, M., Frenot, Y., 2015. Recent glacier decline in the Kerguelen Islands (49°S, 69°E) derived from modeling, field observations, and satellite data. *J. Geophys. Res. Earth Surf.* 120, 637–654. <https://doi.org/10.1002/2014JF003329>

Verfaillie, D., Favier, V., Gallée, H., Fettweis, X., Agosta, C., Jomelli, V., 2019. Regional modeling of surface mass balance on the Cook Ice Cap, Kerguelen Islands (49°S, 69°E). *Journal of Geophysical Research: Earth Surface* 124, 1000–1015. <https://doi.org/10.1029/2018JF004700>

$\mathcal{S} \circ S$ ,  $\mathcal{E} \circ E$ ). *Clim Dyn* 53, 5909–5925.  
<https://doi.org/10.1007/s00382-019-04904-z>

- Vincke, S., 2006. Diversity and ecology of the testate amoebae fauna of Île de la Possession (Crozet Archipelago, sub-Antarctica). Antwerpen, Anvers.
- Vincke, Sofie, de VIJVER, B.V., Gremmen, N., Beyens, L., 2006a. The Moss Dwelling Testacean Fauna of the Strømness Bay (South Georgia) 11.
- Vincke, Sofie, de VIJVER, B.V., Nijs, I., Beyens, L., 2006b. Changes in the Testacean Community Structure Along Small Soil Profiles 12.
- Vincke, Sofie, Gremmen, N., Beyens, L., Van de Vijver, B., 2004a. The moss dwelling testacean fauna of Île de la Possession. *Polar Biol* 27, 753–766. <https://doi.org/10.1007/s00300-004-0655-8>
- Vincke, S., Gremmen, N., Beyens, L., Van de Vijver, B., 2004a. The moss dwelling testacean fauna of île de la Possession. *Polar Biol* 27, 753–766.
- Vincke, Sofie, Ledeganck, P., Beyens, L., Van De Vijver, B., 2004b. Soil testate amoebae from sub-Antarctic Îles Crozet. *Antarctic science* 16, 165–174. <https://doi.org/10.1017/S0954102004001993>
- Vincke, S., Ledeganck, P., Beyens, L., Van de Vijver, B., 2004b. Soil testate amoebae from sub-Antarctic Îles Crozet. *Antarctic Science* 16, 165–174.
- Vincke, Sofie, van de Vijver, B., Mattheeussen, R., Beyens, L., 2004c. Freshwater Testate Amoebae Communities from Île de la Possession, Crozet Archipelago, Subantarctica. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36, 584–590. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2004\)036\[0584:FTACFL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2004)036[0584:FTACFL]2.0.CO;2)
- Vincke, S., Van de Vijver, B., Mattheeussen, R., Beyens, L., 2004c. Freshwater Testate Amoebae Communities from Île de la Possession, Crozet Archipelago, Subantarctica. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36, 584–590.
- Vincke, S., Van de Vijver, B., Nijs, I., Beyens, L., 2006. Changes in the Testacean Community Structure Along Small Soil Profiles. *Acta Protozoologica* 45, 395–406.
- von Grospietsch, Th., 1971. Beitrag zur Okologie den Testaceen Rhizopoden von Marion Island, in: van Zinderen-Bakker, E.M., Winterbottom, J.M., Dyer, R.A. (Eds.), *Marion and Prince Edward Islands. Report of the South African Biological and Geological Expedition 1965-1966*. AA Balkema, Cape Town, pp. 411–419.
- Wailes, G.H., 1913. Freshwater rhizopoda from North and South America. , 32, . *Journal of the Proceedings of the Linnean Society: Zoology* 32, 201– 218.
- Wanner, M., Birkhofer, K., Fischer, T., Shimizu, M., Shimano, S., Puppe, D., 2020. Soil Testate Amoebae and Diatoms as Bioindicators of an Old Heavy Metal Contaminated Floodplain in Japan. *Microb Ecol* 79, 123–133. <https://doi.org/10.1007/s00248-019-01383-x>
- Whittle, Alex, Amesbury, M.J., Charman, D.J., Hodgson, D.A., Perren, B.B., Roberts, S.J., Gallego-Sala, A.V., 2019a. Salt-Enrichment Impact on Biomass Production in a Natural Population of Peatland Dwelling Arcellinida and Euglyphida (Testate Amoebae). *Microb Ecol* 78, 534–538. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1296-8>
- Whittle, Alex, Amesbury, M.J., Charman, D.J., Hodgson, D.A., Perren, B.B., Roberts, S.J., Gallego-Sala, A.V., 2019b. Salt-Enrichment Impact on Biomass Production in a Natural Population of Peatland Dwelling Arcellinida and Euglyphida (Testate Amoebae). *Microb Ecol* 78, 534–538. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1296-8>

- Whittle, A., Amesbury, M.J., Charman, D.J., Hodgson, D.J., Perren, B.B., Roberts, S.J., Gallego-Sala, A.V., 2019. Salt-Enrichment Impact on Biomass Production in a Natural Population of Peatland Dwelling Arcellinida and Euglyphida (Testate Amoebae). *Microbial Ecology* 78, 534–538.
- Wickham, H., 2017. tidyverse, collection of package for data science.
- Wickham, H., 2009. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York.
- Wilkinson, D.M., 1994. A review of the biogeography of the protozoan genus *Nebela* in the southern temperate and Antarctic zones. *Area* 26, 150–157.
- Woodland, W.A., Charman, D.J., Sims, P.C., 1998. Quantitative estimates of water tables and soil moisture in Holocene peatlands from testate amoebae. *The Holocene* 8, 261–273. <https://doi.org/10.1191/095968398667004497>
- Yeates, G.W., Foissner, W., 1995. Testate amoebae as predators of nematodes. *Biol Fert Soils* 20, 1–7. <https://doi.org/10.1007/BF00307834>
- Zapata, J., Fernandez, L., 2011. Morphology and Morphometry of *Apodera* vas (Certes, 1889) (Protozoa: Testacea) from Two Peatlands in Southern Chile. *Acta Protozoologica* 47, 389–395.
- Zapata, J., Fernández, L., 2008. Morphology and Morphometry of *Apodera* vas (Certes, 1889) (Protozoa: Testacea) from Two Peatlands in Southern Chile. *Acta Protozoologica* 7.
- Zapata, J., Fernandez, L., 2008. Morphology and Morphometry of *Apodera* vas (Certes, 1889) (Protozoa: Testacea) from Two Peatlands in Southern Chile. *Acta Protozoologica* 47, 389–395.
- Zapata, J., Rudolph, E., 1986. *Tecamebas* del río Damas (40(34' S; 73(08' W), , 2 (1986), pp. 65–82. *Chile Biota* 2, 65–82.
- Zheng, X., Amesbury, M.J., Hope, G., Martin, L.F., Mooney, S.D., 2019. Testate amoebae as a hydrological proxy for reconstructing water-table depth in the mires of south-eastern Australia. *Ecological Indicators* 96, 701–710. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.019>



# Annexes

---











## Annexe 2. Planche photo des différentes formes microscopiques observées sur les lames





## Annexe 4. Comptages bruts des amibes à thèque sur la carotte PHO-02

Échantillon	Profondeur (cm)	Arcella arenaria	Assulina muscurum	Centropyxis aerophila	Centropyxis plagiotoma	Centropyxis platystoma	Centropyxis indet 1	Cyclopyxis eurystoma	Cyclopyxis eurystoma petit	Cryptodiffugia crenulata	Cryptodiffugia sacculus	Diffugia lucida	Euglypha leavis	Eglypha rotunda	Euglypha ind1	Euglypha ind2	Heleopera petricola	Tracheuglypha acolla	Padangia wailesi	Phryganella paradoxa	Trinema enchelys	Trinema lineare	Total	Lycopodes comptés	Diatomées	
PHO-02-01	2	8		14	12	1		10	9			7	7	13		1		2	1	43	10	20	132	407	1895	
PHO-02-02	5	14		15	10	12		8	13			8	3	2						69	1	2	132	354	2587	
PHO-02-03	7	10		10	4	10		10	4			9	6	2				2	1	90		1	150	463	1343	
PHO-02-04	10	18		18	12	4		10	1			16	15	6				2	1	75		1	141	117	2118	
PHO-02-05	13	16		16	10	12		8	10			9	12	14						60	2	5	150	236	3680	
PHO-02-06	16	1		1	10	10		15	4			4	11	2						79		3	145	185	2484	
PHO-02-07	19																									
PHO-02-08	22	10		10	8	8		7	3			9	11	1						96	1	1	147	367	5035	
PHO-02-09	25	8		8	4	4		7	7			9	1							56			92	168	3640	
PHO-02-10	28																									
PHO-02-11	31	9		9	7	7		7	12	1		14	3	1						87			142	310	4773	
PHO-02-12	34	7		7	7	7		14	9			6								68			114	235	3283	
PHO-02-13	37																									
PHO-02-14	40	24		24	2	6		17	19		1	10	7	1						42			129	371	13157	
PHO-02-15	43	14		14	4	7		8	6			13						4		28	1	1	87	91	4965	
PHO-02-16	45	7		7	2	15		4	8			9	5					11	1	52			125	225	16698	
PHO-02-17	48																									
PHO-02-18	55	25		25	6	17		5	8			34						1		41			147	148	9712	
PHO-02-19	85	4		4	2	12		6	2			6						3		14	1		53	34	3870	
PHO-02-20	100	1		1	22	3		7	4			23						7		45			155	169	13116	

## Annexe 5. Comptages bruts des amibes à thèque sur la carotte GEO-01

Échantillon	Profondeur (cm)	Apodera vas	Arcella arenaria	Argynnia dentistoma	Argynnia caudata	Assulina muscorum	Centropyxis deflandriana	Cryptodiffugia crenulata	Cryptodiffugia oviformis	Cryptodiffugia sacculus	Diffugia lucida	Euglypha indéterminée	Euglypha leavis	Euglypha rotunda	Euglypha strigosa	Phryganella paradoxa	Total	Lycopodes comptés
GEO-01-01	2	5	2	114	25	1		1			2	6	24	3			183	1068
GEO-01-02	5	6		12	1	1						2	1				23	136
GEO-01-03	9		2	6	1						1						10	282
GEO-01-04	12																0	
GEO-01-05	15	3		20				1	1								25	1068
GEO-01-06	19																0	
GEO-01-07	22	2		6												2	10	513
GEO-01-08	26																0	
GEO-01-09	30			3		1	2			1			1	1			9	871
GEO-01-10	33		5							2							7	457

## Annexe 6. Comptages bruts des amibes à thèque sur la carotte MV

Échantillons	Profondeur (cm)	<i>Assulina muscorum</i>	<i>Centropyxis aerophila</i>	<i>Centropyxis sylvatica</i>	<i>Cryptodiffugia sacculus</i>	<i>Cyclopyxis eurystrom</i>	<i>Diffugia lucida</i>	<i>Euglypha leavis</i>	<i>Euglypha rotunda</i>	<i>Euglypha strigosa</i>	<i>Heleopera sulvatica</i>	<i>Trinema complanatum</i>	<i>Trinema enchelys</i>	<i>Trinema lineare</i>	Total	Lycopodes comptés
MV-00-01	1		2												2	1010
MV-01-02	2															
MV-02-03	3															
MV-03-04	4	2	11			2	4	2	11		8				40	1682
MV-04-05	5															
MV-05-06	6															
MV-06-07	7		1	1	1			7	11	1	3		2		25	1185
MV-07-08	8															
MV-08-09	9															
MV-09-10	10															
MV-10-11	11															
MV-11-12	12															
MV-12-13	13															
MV-13-14	14		3						4	2		1	1	1	9	1313



## **Annexe 7. Cartes d'identité des différents taxons rencontrés**

Une fiche descriptive a été réalisée pour chaque taxon d'amibe à thèque dont l'espèce a été déterminée à l'exception des individus qui n'ont pas pu être identifiées où seulement le genre a été déterminé. La longueur de la coquille des individus a été estimée à partir de données issues de la bibliographie (en  $\mu\text{m}$ ) ou de la mesure de plusieurs individus d'une même espèce dans le cadre de cette étude (précision spécifiée sur les différentes fiches). Les individus non identifiés et certains individus rares n'ont pas été décrits par manque d'informations à leur sujet. L'écologie de chaque espèce a été déterminée par le biais du test de Kruskal-Wallis définissant ainsi les environnements dans lesquels ces espèces sont dominantes.

Certaines images ont été acquises sur les amibes à thèque des lames étudiées par L. Bonnet (précision indiquée si tel est le cas).

## ***Apodera vas* (Certes, 1889)**

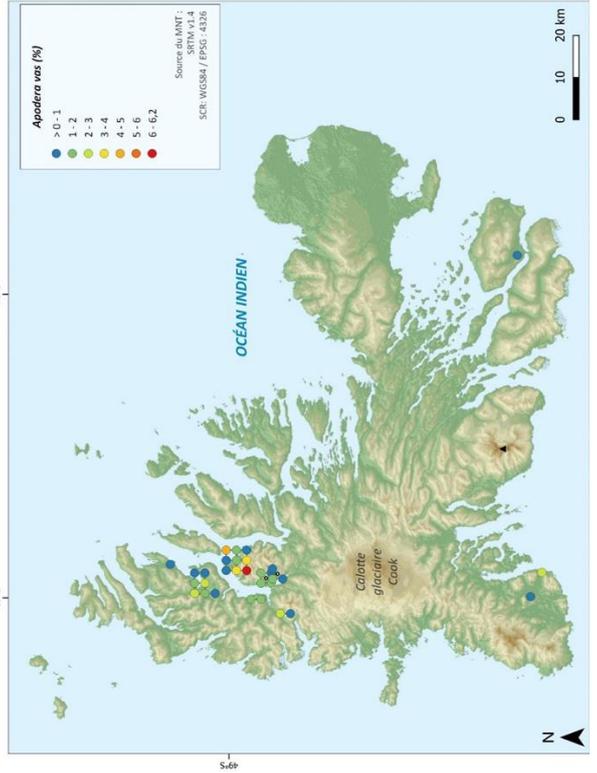
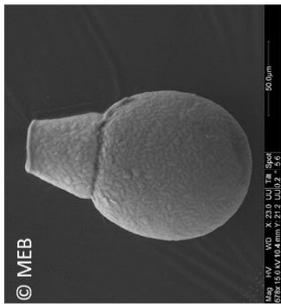
**Diagnose** : Coquille sphérique/ellipsoïdale, constriction à la jonction entre le col et le corps. La taille du col est variable mais jamais supérieure à la longueur du corps. Présence d'une ouverture de forme ovale à l'extrémité du col. Couleur hyaline, jaunâtre, brune. La coquille est composée d'idiosomes de pseudochitine.

**Taille** : 132-195 µm (mesures de l'étude)

**Écologie** : Sols végétalisés, Zones mixtes végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : présence majoritaire au Nord-Ouest, sur la presque île de la société de Géographie

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui,



## ***Apodera vas* var. *longicollis* (Grospietsch, 1971)**

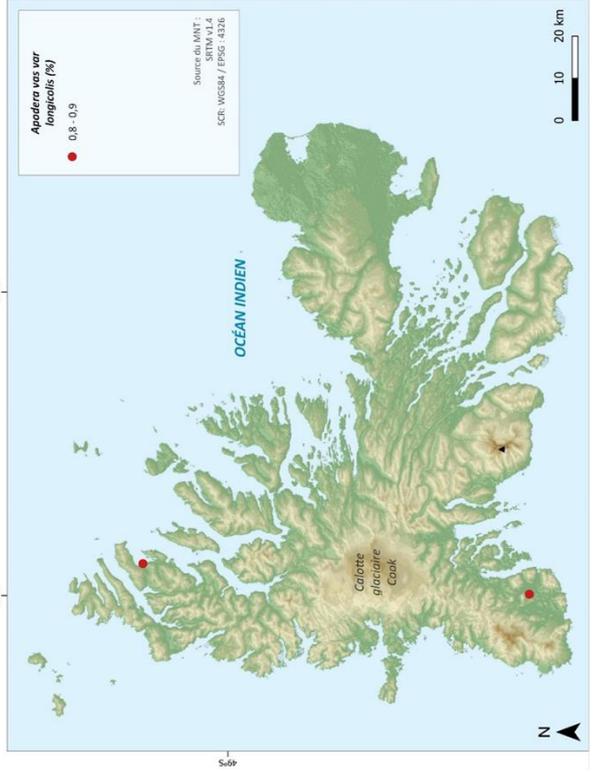
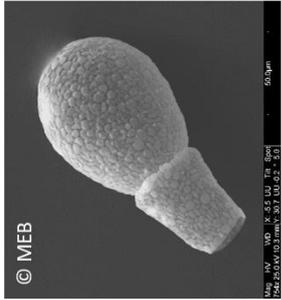
**Diagnose** : Même diagnose que pour *Apodera vas* avec la longueur du col plus grande.

**Taille** : 170-190 µm

**Écologie** : Sols végétalisés, Zones mixtes végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : ponctuelle sur la péninsule du Loranchet et sur la péninsule Rallier du Baty

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non





## ***Galeripora arenaria* (Greeff, 1866)**

**Diagnose :** Coquille sphérique en vue apicale, invaginée, en forme de dôme en vue latérale. Couleur plutôt jaunâtre à brune. Le pseudostome se trouve au centre et est entouré par 8 à 16 pores. Coquille organique.

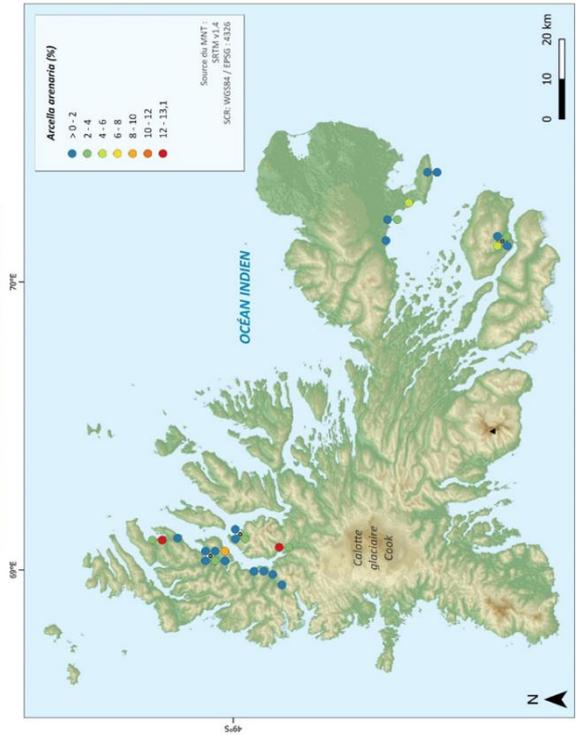
**Taille :** 75-130 µm

**Écologie :** Souille et zone humide, sol végétalisé et zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** Présente dans différentes localités mais elle est retrouvée de façon plus importante au Nord-Ouest (Anse aux choux, Port-Matha et Vallée du mont Flusin)

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui

**Espèce présentée dans l'étude sous le nom :** *Arcella arenaria*



## ***Galeripora discoides* (Erhenberg, 1871)**

**Diagnose :** Coquille jaune à brune de forme sphérique. Forme conique en vue latérale peu profond. Surface constituée de petits pores. Ouverture invaginée, circulaire et bordée d'une petite lèvre.

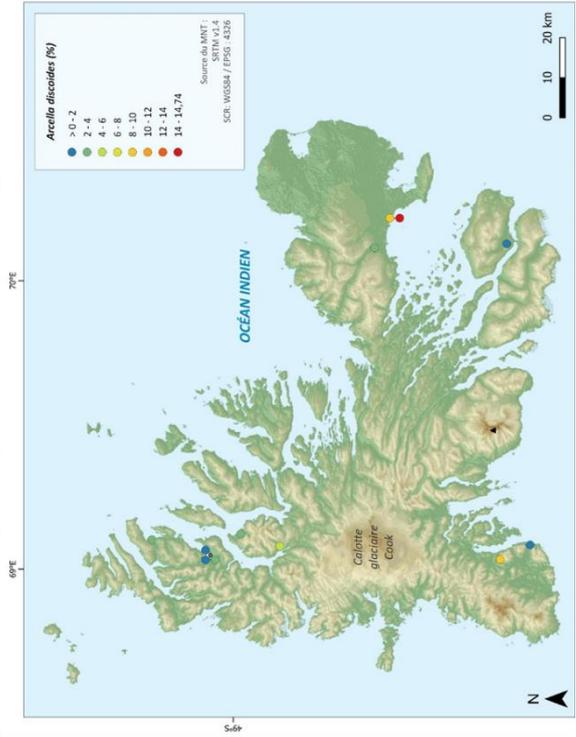
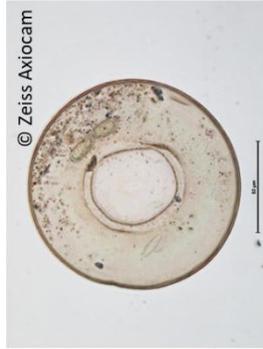
**Taille :** 100-150 µm

**Écologie :** Souille et zone humide, zone mixte végétaux/roches, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** majoritairement autour de Port-aux-Français et sur la péninsule Rallier du Baty

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non

**Espèce présentée dans l'étude sous le nom :** *Arcella discoides*



## ***Assulina collaris* (Kufferath, 1933)**

**Diagnose :** Coquille ovoïde, généralement brunâtre à brune. Recouverte d'écaillés elliptiques superposées disposées en rangées diagonales alternées. Ouverture ovale étroite, lisse. Coquille organique.

**Taille :** 30-50 µm

**Écologie :** Sol végétalisé, Zones mixte végétaux/sols

**Localisation sur l'archipel :** présence ponctuelle sur la péninsule du Loranchet (Port-Matha) et dans la Vallée Phonolite

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non

## ***Assulina muscorum* (Greeff, 1888)**

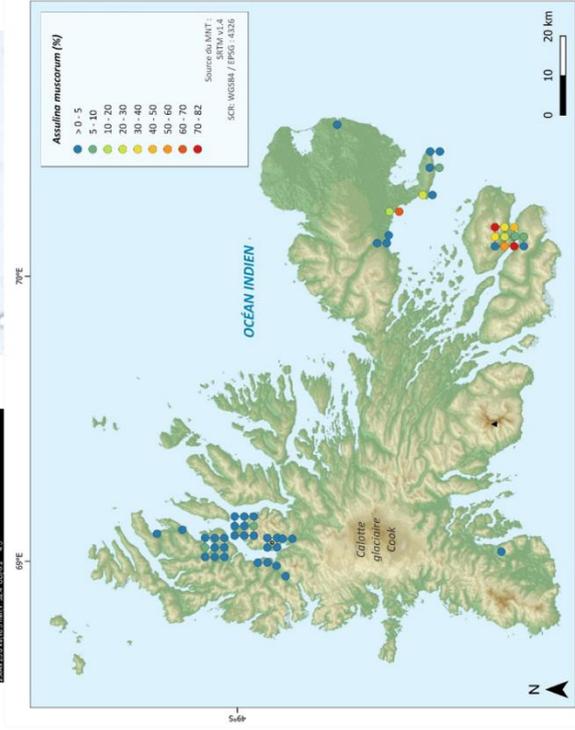
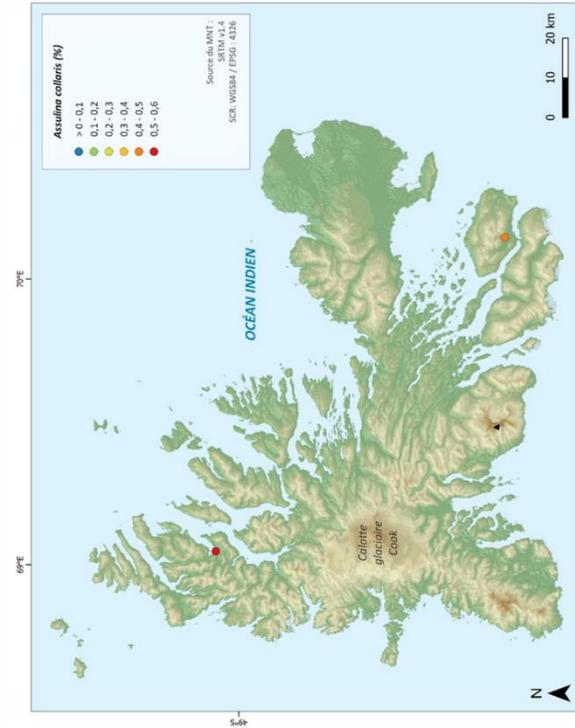
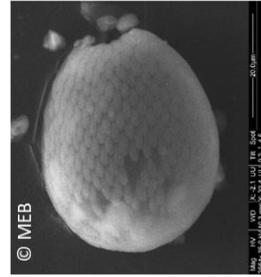
**Diagnose :** Coquille ovoïde, généralement brunâtre à brune. Présence d'écaillés elliptiques superposées disposées en rangées diagonales alternées. Ouverture ovale étroite, crênelée. Coquille organique (Anderson and Cowling, 1994)

**Taille :** 33 à 60 µm (mesures de l'étude)

**Écologie :** Sol végétalisé, Zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** présence majoritaire dans la vallée Phonolite et autour de Port-aux-Français

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



### ***Assulina seminulum* (Erhenberg, 1848)**

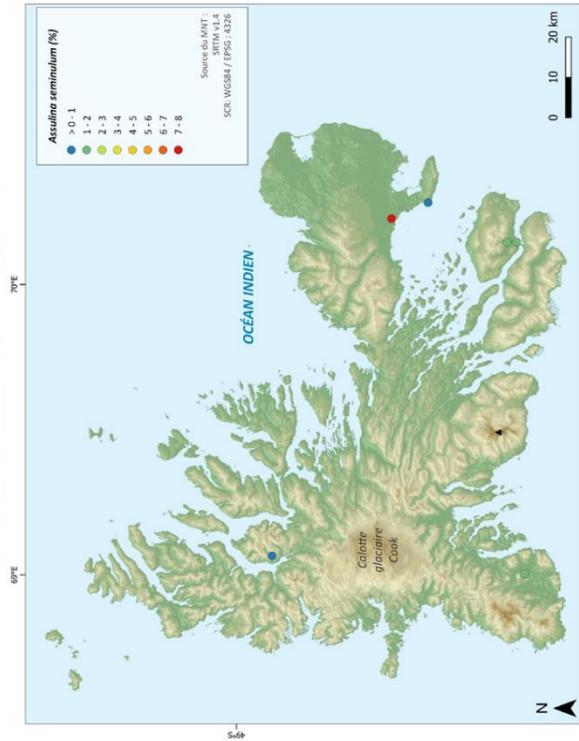
**Diagnose :** Coquille ovoïde, généralement brunâtre à brune. Recouverte d'écaillles elliptiques superposées disposées en rangées diagonales alternées. Ouverture ovale étroite, crénelée, plus étroite qu'*Assulina muscorum*. Coquille organique.

**Taille :** 60-150 µm

**Écologie :** Sols végétalisés, Zones mixtes végétaux/sols

**Localisation sur l'archipel :** présence ponctuelle sur la péninsule du Loranchet (Port-Matha) et dans la Vallée Phonolite

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non



### ***Centropyxis aculeata* (Erhenberg, 1838)**

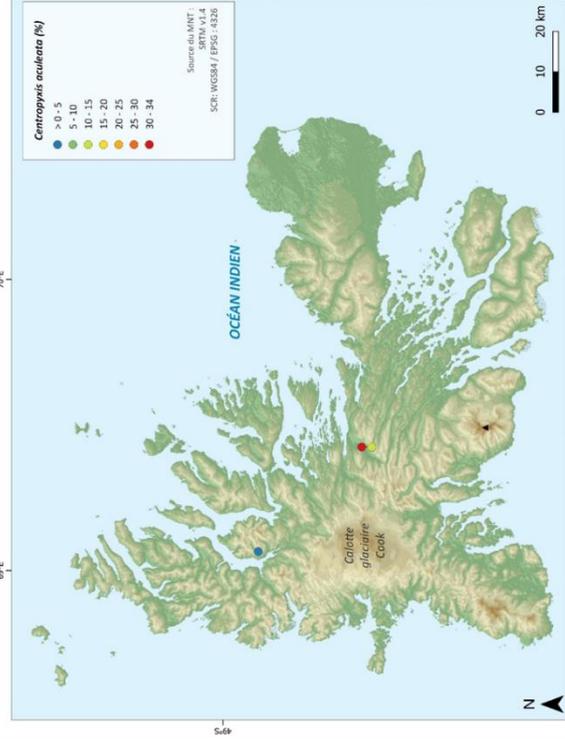
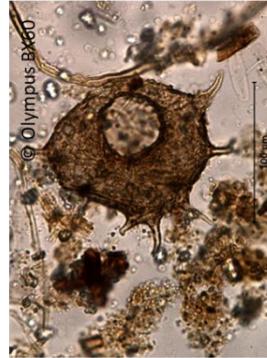
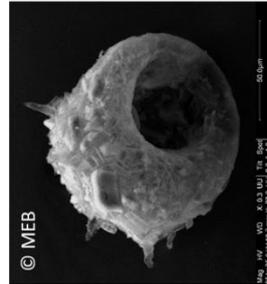
**Diagnose :** Coquille ovoïde ou circulaire de forme variable, de couleur jaune à brune avec quelques épines latérales à l'opposé du pseudostome. La surface est lisse autour du pseudostome. Ouverture invaginée ovale et latérale.

**Taille :** 92-178 µm

**Écologie :** Sol végétalisé, zone mixte végétaux/roches (+ source eau chaude)

**Localisation sur l'archipel :** espèce dominante à Val Travers, présente également dans la vallée du glacier Alouette

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non



## ***Centropxyxis aerophila* (Deflandre, 1929)**

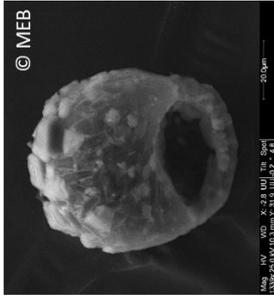
**Diagnose** : Coquille de taille petite à moyenne, souvent circulaire. Le pseudostome est de forme semi-circulaire. Surface chitineuse irrégulière avec des débris organiques ou des petits grains de minéraux bruns.

**Taille** : 40-85 µm

**Écologie** : Roches, zone mixte végétaux/roches, zone mixte végétaux/sols, sol végétalisé

**Localisation sur l'archipel** : pic de présente à Manchot, présence dans toutes les autres zones sauf sur la péninsule Rallier du Baty

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Centropxyxis cassis* (Wallich, 1864)**

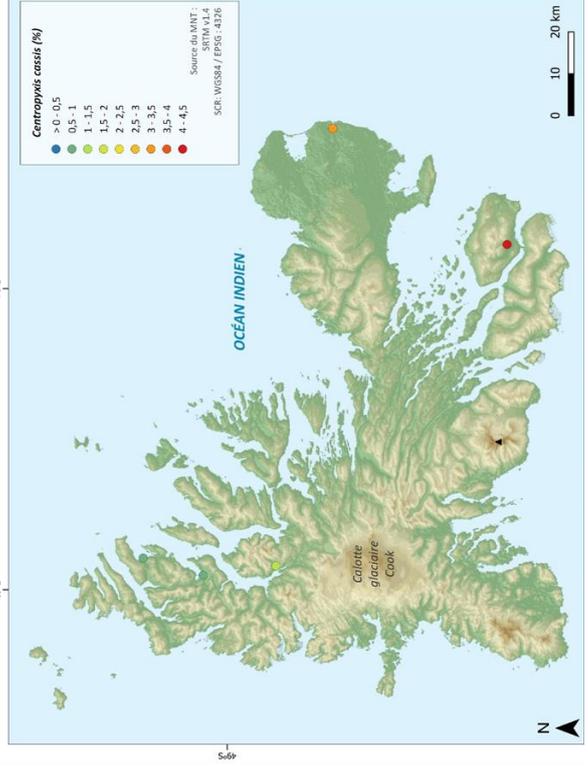
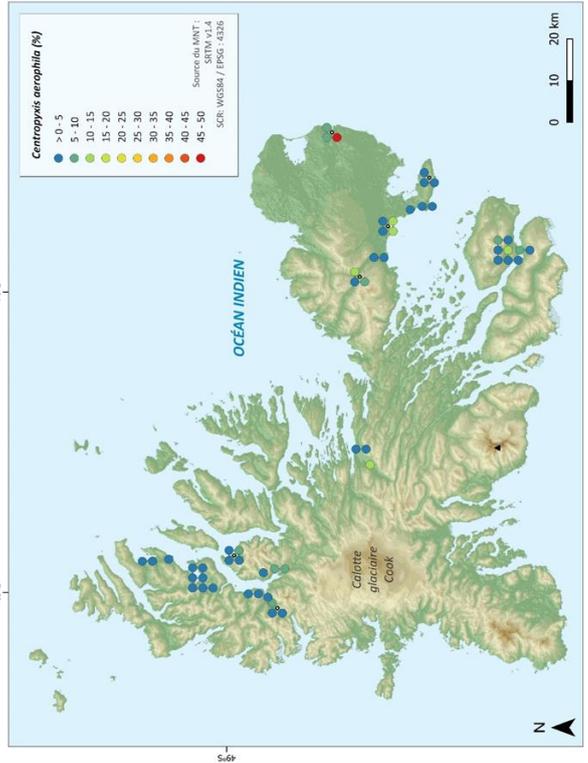
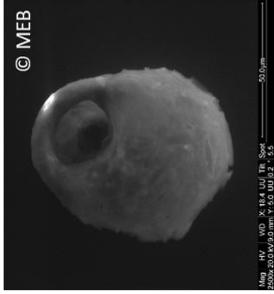
**Diagnose** : coquille brune, ovoïde. Côtés généralement parallèles plus semi-circulaires. Coquille sphérique qui, en vue latérale s'amincit vers le pseudostome. Surface lisse autour du pseudostome.

**Taille** : 80-90 µm

**Écologie** : Souille et zone humide, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : présence majoritaire dans la vallée Phonolite et autour de Port-aux-Français

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Centropyxis deflandriana* (Bonnet, 1959)**

**Diagnose :** Thèque ovoïde allongée, claire. Le pseudostome est située à l'extrémité. Large puis se rétrécit vers le pseudostome lui donnait un caractère trapue.

**Taille :** 50-70 µm

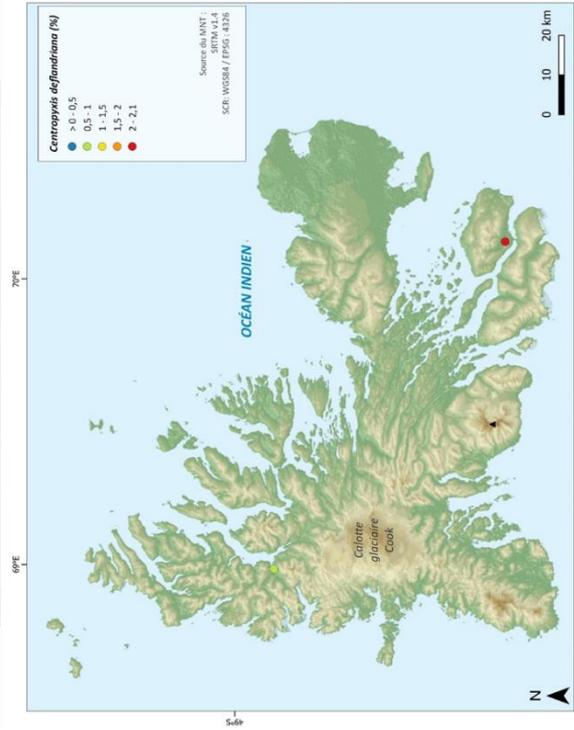
**Écologie :** Zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** rencontrée uniquement dans la vallée Phonolite (tête d'Homme)

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Oui



50µm



## ***Centropyxis plagiostoma* (Bonnet et Thomas, 1955)**

**Diagnose :** Coquille principalement circulaire en position ventrale et dorsale, souvent plus large que longue. Coquille plus rugueuse sur la face postérieure que ventrale.

**Taille :** 55-100 µm

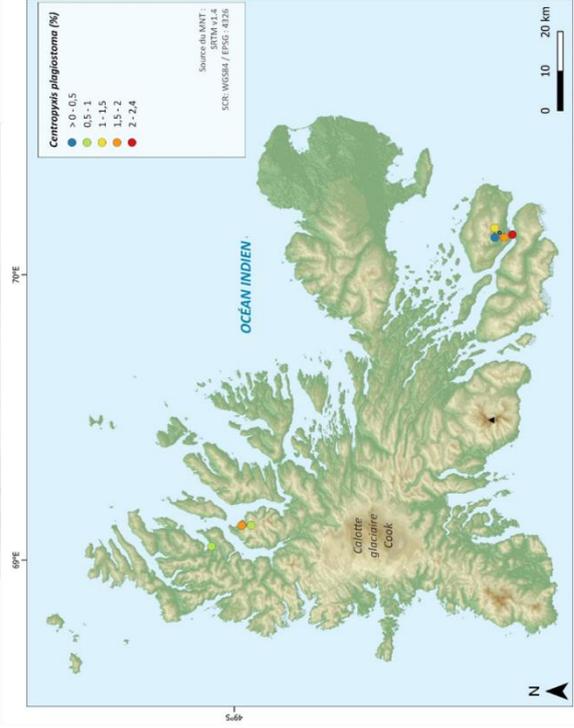
**Écologie :** zone mixte végétaux/roches, sol végétalisé

**Localisation sur l'archipel :** localisée principalement dans la Vallée de Phonolite et présente également à Port-Cenis

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Oui



50µm



## *Centropxyis platystoma* (Penard, 1890)

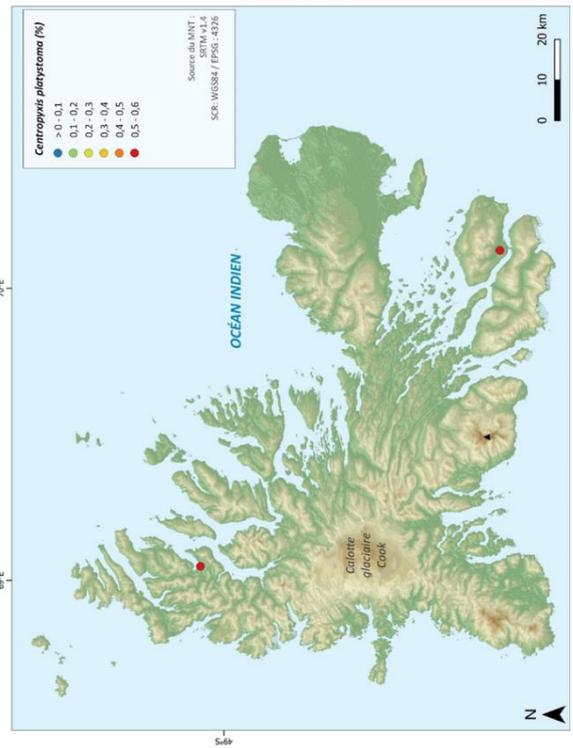
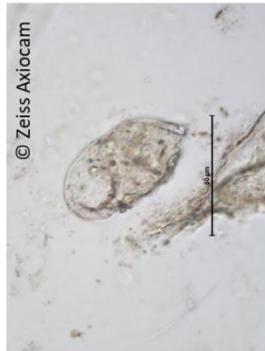
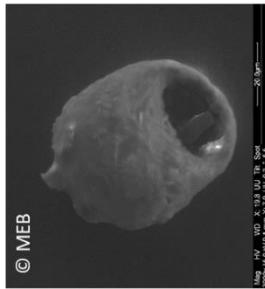
**Diagnose :** Coquille de taille moyenne, dont la forme est variable, elliptique ou ovoïde. Plutôt large vue de face mais aplatie en vue latérale. Le pseudostome se trouve au bord de la coquille et est de forme semi-sphérique. Le fond de la coquille contient parfois des grains plus grossiers.

**Taille :** 70-90 µm

**Écologie :** Zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** présente uniquement à Port-Matha et au niveau de la tête d'Homme

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non



## *Centropxyis sylvatica* (Bonnet et Thomas, 1955)

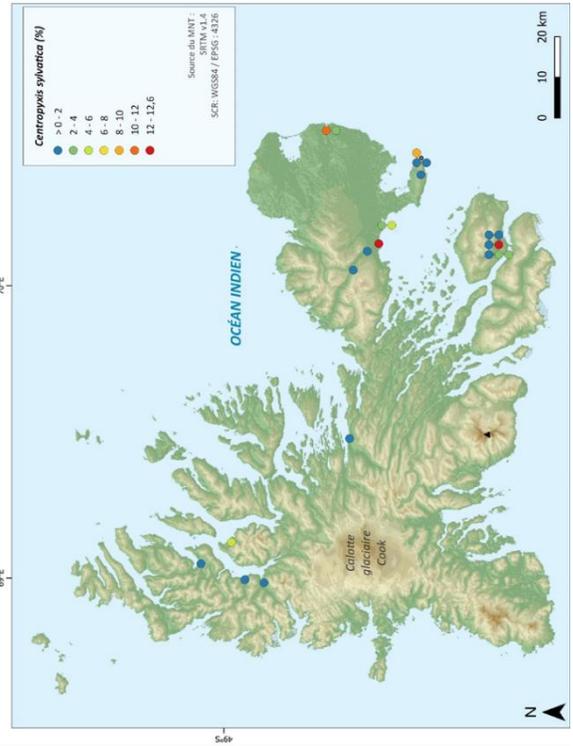
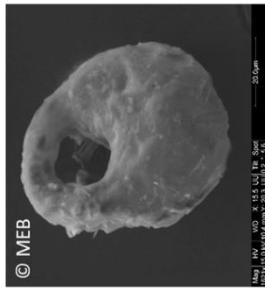
**Diagnose :** Thèque ovale à circulaire assez large. La position postérieure est incurvée. Le pseudostome est elliptique ou ovale. La lèvre autour du pseudostome est épaisse. Surface composée d'une matrice organique avec la présence de particules minérales.

**Taille :** 65-100 µm

**Écologie :** Roche, sol rocailleux, sol mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** présence majoritaire à l'embonchure de la rivière du Sud, dans la vallée Phonolite et également du côté de Manchot

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Corythion delamarei* (Bonnet et Thomas, 1960)**

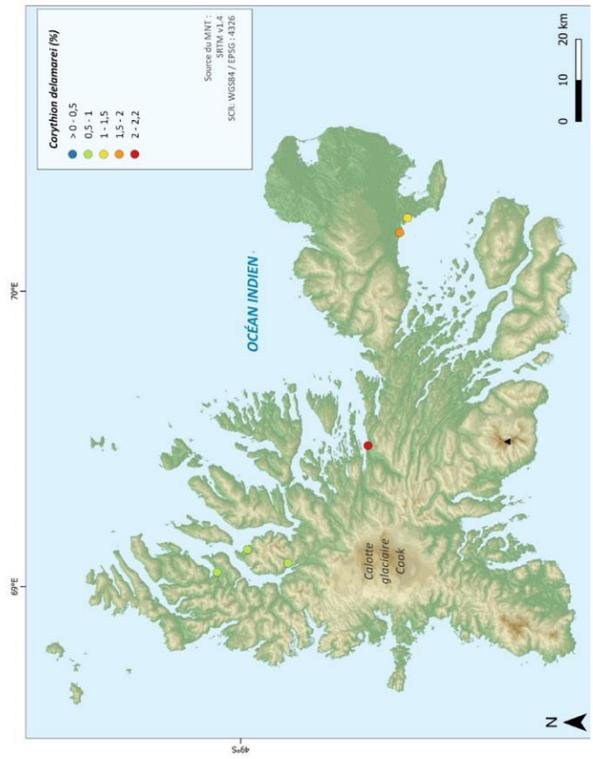
**Diagnose** : Coquille de petite taille, de forme ovoïde allongée. Ouverture oblique au bout de la thèque. Recouverte de plaques ovales.

**Taille** : 23-27 µm

**Écologie** : sol rocailleux, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : espèce présente ponctuellement au niveau de Bon Temps, de Port-aux-Français et également au Nord-Ouest

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Corythion dubium* (Taranek, 1871)**

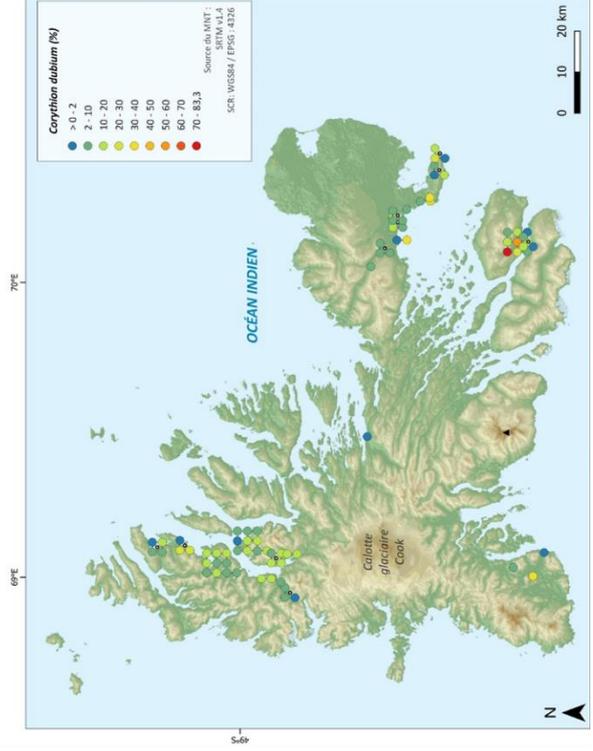
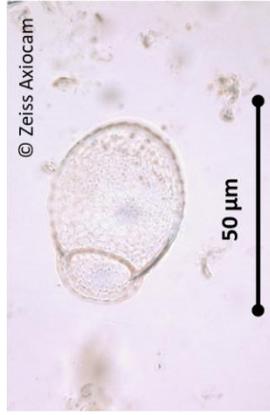
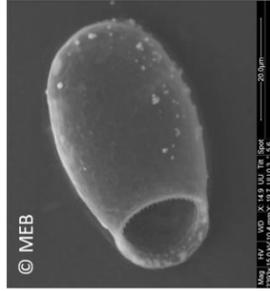
**Diagnose** : Coquille ovoïde composées d'environ 400 plaques. Ouverture oblique au bout de la thèque. La surface est recouverte de plaques ovales. Le pseudostome est entouré d'environ 30 plaques tout autour, où une petite dent se trouve sur chacune d'entre elles.

**Taille** : 37-40 (mesures de l'étude) ; 33-43 µm

**Écologie** : Roche, fellfield, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : espèce ubiquiste présente dans toutes les localités avec des proportions plus importantes dans la vallée de Phonolite

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Corythion dubium* (petite taille)**

**Diagnose :** Même diagnose que pour *Corythion dubium* mais de plus petite taille.

**Taille :** 19-27 µm (mesures de l'étude)

**Écologie :** sol rocailleux, sol végétalisé, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** espèce présente en faible proportion sur l'archipel avec une présence plus importante au niveau de Port-aux-Français

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui

## ***Trachelocorythion pulchellum* (Penard, 1890)**

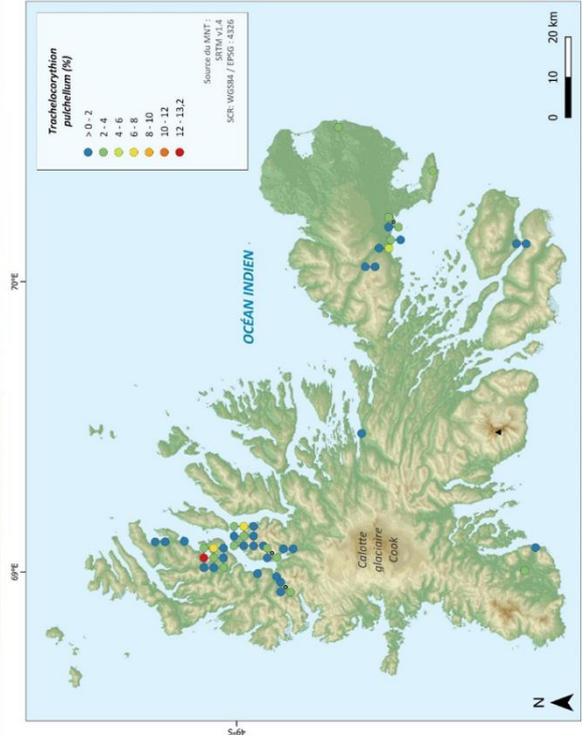
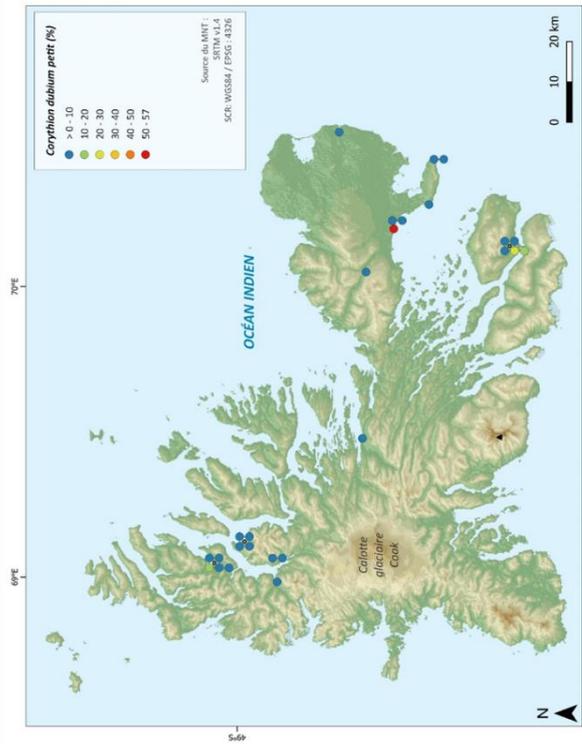
**Diagnose :** Coquille ovoïde compressée dont la base est tronquée. Ouverture lisse avec un petit col. Translucide.

**Taille :** 24-31 µm (mesures de l'étude) ; 20-35 µm

**Écologie :** zone mixte végétaux/sols, zone mixte végétaux/roches, sol végétalisé

**Localisation sur l'archipel :** espèce présente dans toutes les zones de l'archipel avec des proportions plus importantes à Port-Mathia et Port-Cenis

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## *Cryptodiffugia angulata* (Playfair, 1917)

**Diagnose** : Petite thèque ovale anguleuse, transparente. Les côtés sont aplatis avec la partie la plus large de la thèque qui se trouve au milieu. Surface de la coquille lisse.

**Écologie** : Souille

**Localisation sur l'archipel** : espèce rencontrée uniquement sur l'isthme bas

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non

## *Cryptodiffugia crenulata* (Playfair, 1917)

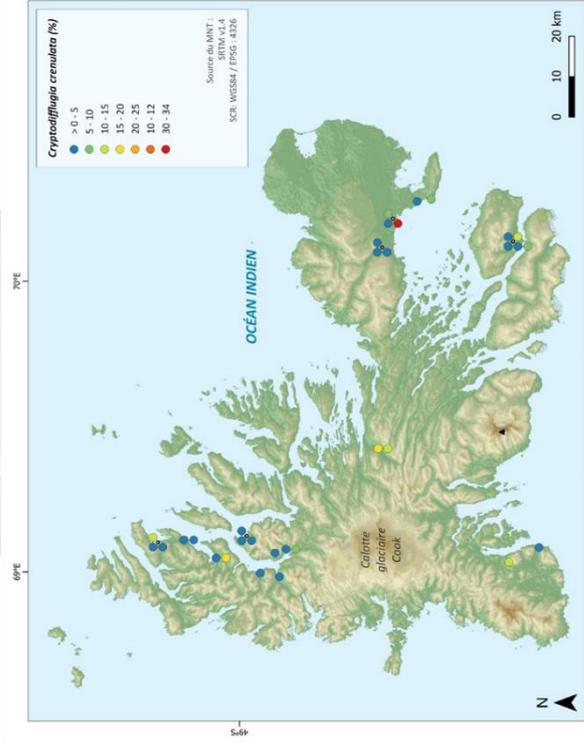
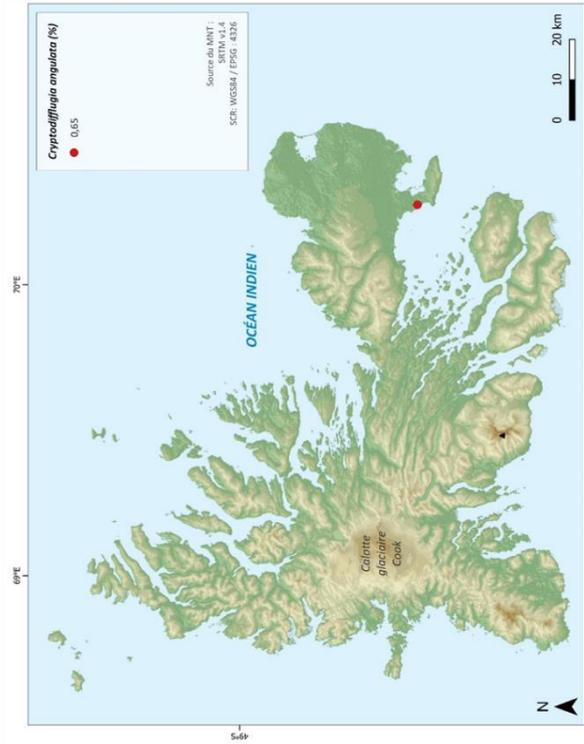
**Diagnose** : coquille ovoïde de petite taille, dont la base est tronquée. La membrane est lisse, épaisse, chitineuse et jaune pâle. La coquille est crénelée sur toute sa surface.

**Taille** : 15-20 µm

**Écologie** : Souille et zone humide, sol végétalisé, zone mixte végétaux/roche

**Localisation sur l'archipel** : espèce présente dans toutes les zones de l'archipel avec un pic de proportion à Port-aux-Français, mais également bien présente à Val-Travers et Port-Mathia

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non



## *Cryptodiffugia compressa* (Penard, 1902)

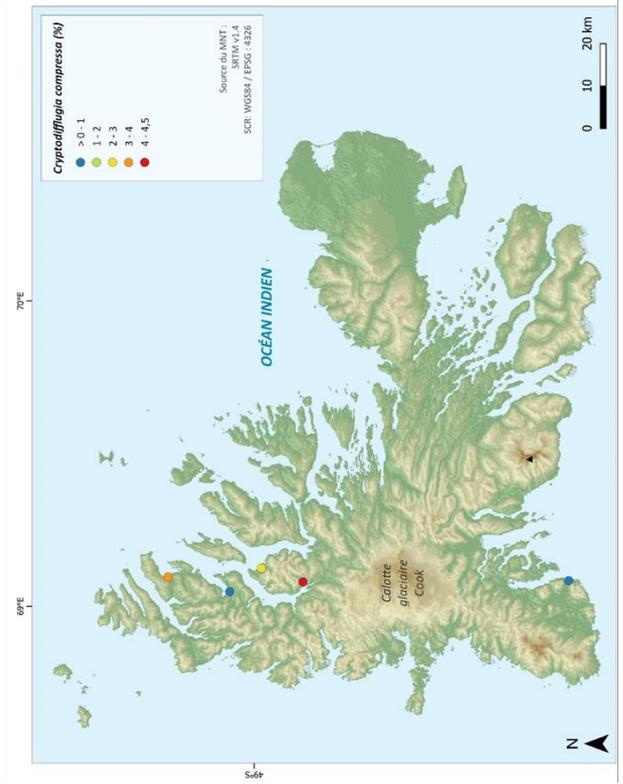
**Diagnose** : Coquille ovoïde, large à circulaire comprimée en section verticale. De couleur brunâtre à jaunâtre. L'ouverture est circulaire ou elliptique.

**Taille** : 15-35 µm

**Écologie** : Sol végétalisé, zone mixte végétaux/roches, zone mixte végétaux/sols

**Localisation sur l'archipel** : espèce rencontrée uniquement à l'Ouest dans des proportions plus importantes au Nord-Ouest

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Non



## *Cryptodiffugia minuta* (Playfair, 1917)

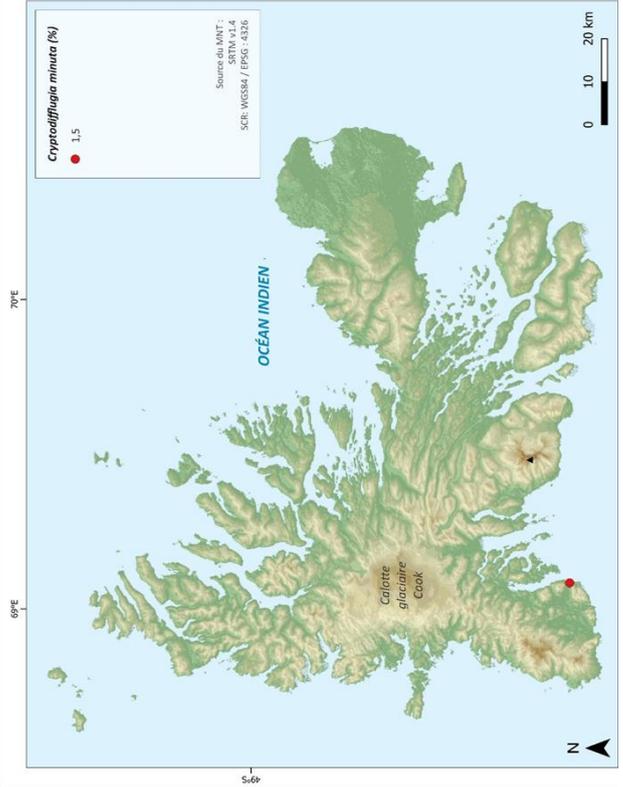
**Diagnose** : Coquille minuscule, ovale ou circulaire avec un fond arrondi. Les bords convergent vers le pseudostome très étroit par rapport à la largeur de la coquille. Membrane épaisse et lisse.

**Taille** : 8-13 µm

**Écologie** : zone mixte végétaux/sols

**Localisation sur l'archipel** : espèce uniquement rencontrée sur la péninsule Rallier du Baty (bate de Larmor)

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Non



## *Cryptodiffugia oviformis* (Penard, 1902)

Diagnose :

Écologie : Souille et zone humide, zone mixte végétaux/roches et sol végétalisé

Localisation sur l'archipel : espèce retrouvée dans toutes les zones de l'archipel à l'exception d'une très faible proportion au Sud-Est. Les pics de proportions sont situés sur la presque île de la Société de Géographie.

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Oui



## *Cryptodiffugia pusilla* (Playfair, 1917)

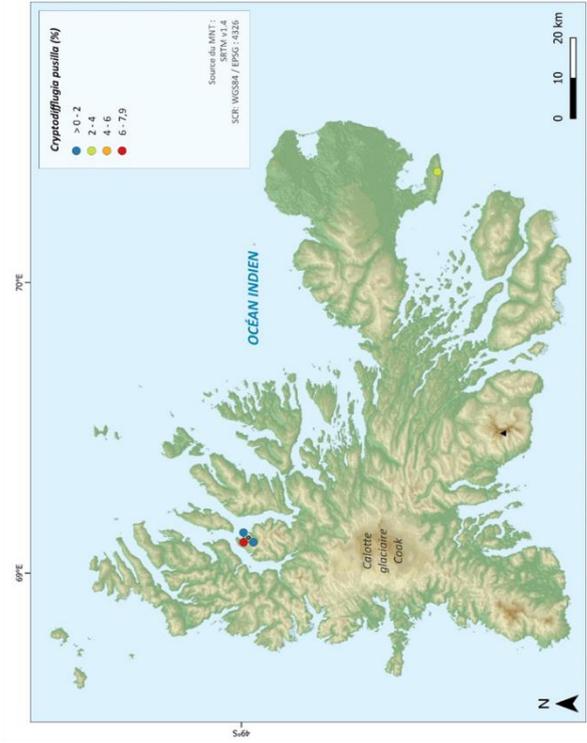
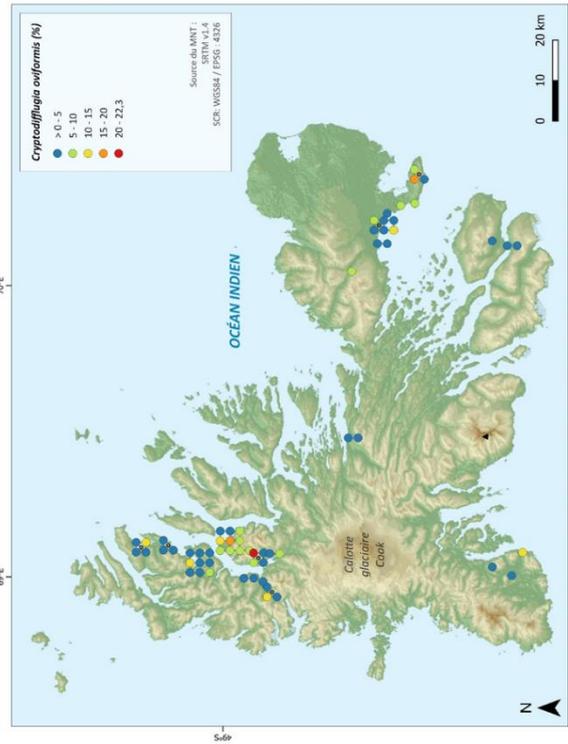
Diagnose : coquille très petite, aussi large que haute avec un fond largement arrondi. Les côtés sont presque parallèles. La largeur du pseudostome représente la largeur de la coquille. La surface est lisse, épaisse, chitineuse.

Taille : 10-13 µm

Écologie : zone mixte végétaux/roches

Localisation sur l'archipel : uniquement à Port-Cenis

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Non



## *Cryptodiffugia sacculus* (Playfair, 1917)

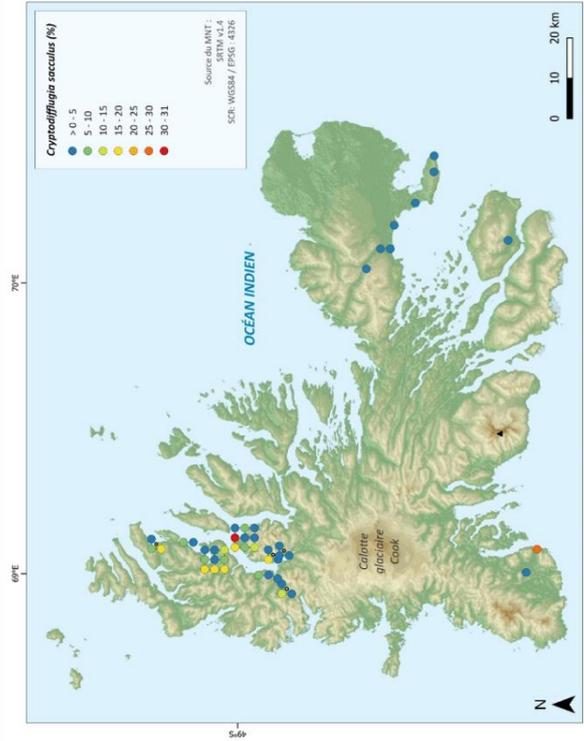
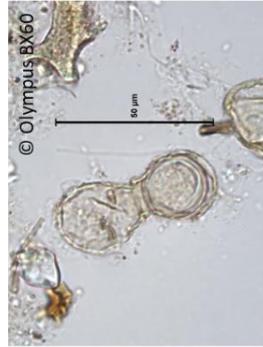
**Diagnose** : Coquille incolore a brunâtre, forme pyrroïde avec un col distinct autour du pseudostome. La surface est composée de matériel organique avec quelques minéraux. Le pseudostome est circulaire. Ces individus ont souvent été trouvés par deux en phase de reproduction sur l'archipel.

**Taille** : 20-30 µm

**Écologie** : Sol végétalisé, zone mixte végétaux/roche et zone mixte végétaux/sols

**Localisation sur l'archipel** : espèce présente majoritairement dans le Nord-Ouest, avec une proportion plus importante à Port-Cenis, mais également en baie de Larmor

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Non



## *Cyclopyxis eurystoma* (Deflandre, 1929)

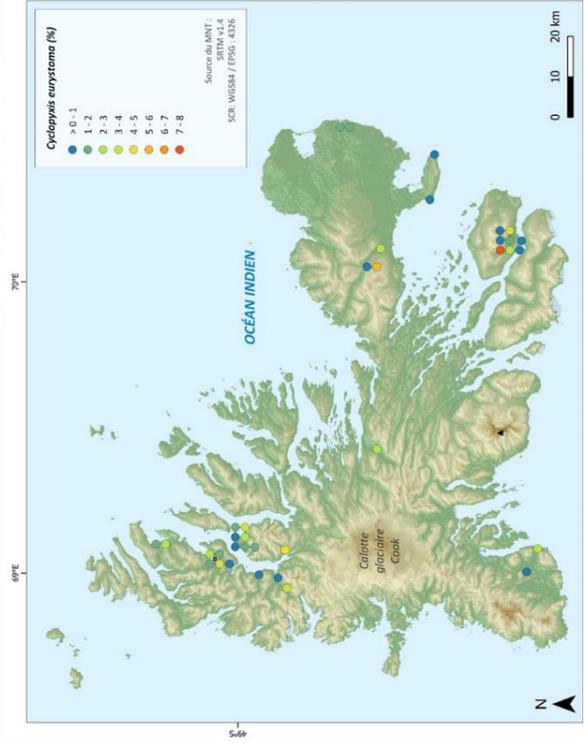
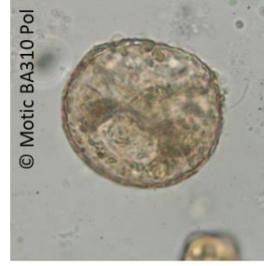
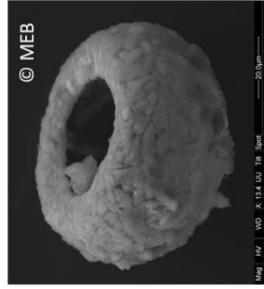
**Diagnose** : Coquille jaune ou brune, circulaire et hémisphérique en vue latérale. La surface de la coquille est rugueuse mais lisse autour du pseudostome.

**Taille** : 60-70 µm

**Écologie** : Sol végétalisé, zone mixte végétaux/roche et zone mixte végétaux/sols

**Localisation sur l'archipel** : espèce bien présente au Nord-Ouest de l'archipel et également au Sud-Est où elle présente un pic de proportion

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Non





## *Diffugia bryophila* (Penard, 1902)

**Diagnose** : Coquille translucide pyriforme ou ovoïde allongée. La coquille s'amincit vers le pseudostome. Elle est composée de nombreux minéraux mais peut également être composée de frustules de diatomées ou de plaques siliceuses.

**Taille** : 95-130 µm

**Écologie** : sol rocailleux, zone mixte végétaux/sols

**Localisation sur l'archipel** : espèce présente uniquement dans l'anse aux Phoques

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Oui

## *Diffugia dujardini* (Chardez, 1957)

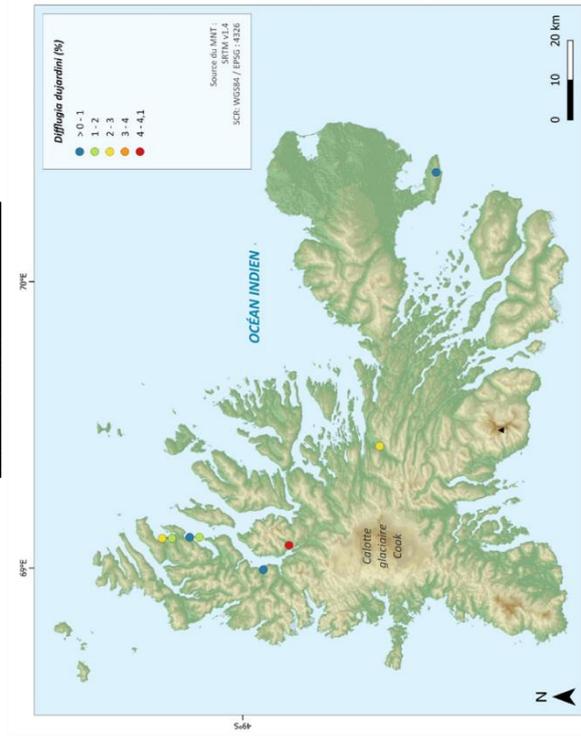
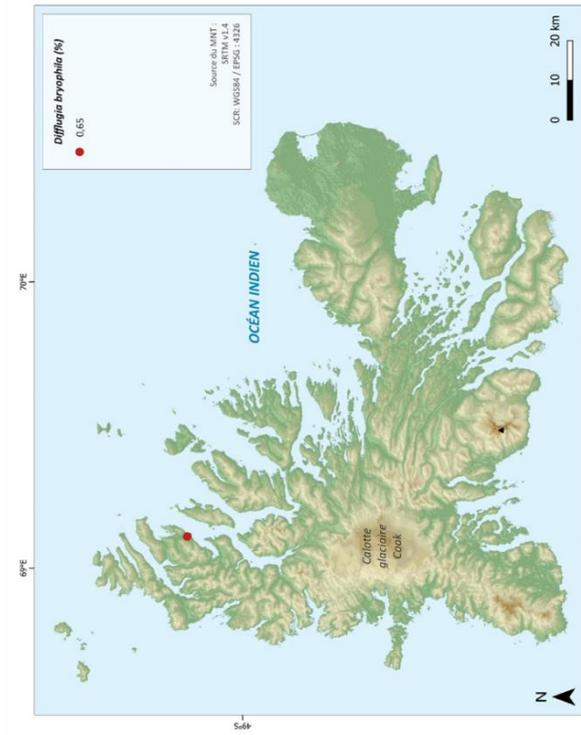
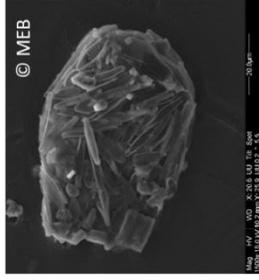
**Diagnose** : Coquille sphérique ou ovoïde, Plus longue que large. C'est une coquille organique sont les minéraux et les diatomées la compose.

**Taille** : 45-60 µm

**Écologie** : Souille et zone humide, sol végétalisé

**Localisation sur l'archipel** : espèce présente au Nord-Ouest, principalement dans la vallée du glacier Flusin, mais également à Val Travers et sur la presqu'île du Prince de Galles

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Oui



## *Diffugia globulosa* petite (Dujardin, 1837)

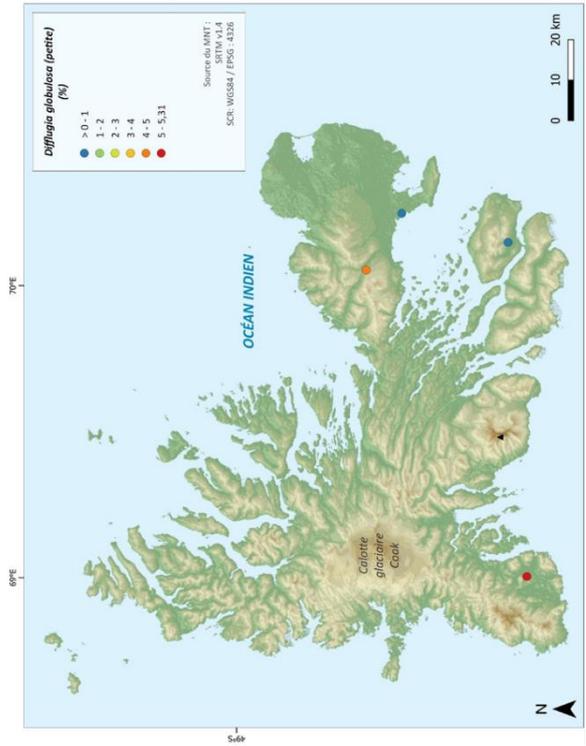
**Diagnose** : Coquille hyaline clair à brun foncé, sphérique, composée de particules de quartz mais peut également inclure des diatomées. Pseudostome large et circulaire entouré de particules qui forment un col tout autour.

**Taille** : 60-70 µm

**Écologie** : sol rocailleux, zone mixte végétaux/sols, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : espèce présente uniquement en proportion plus importante sur la péninsule Rallier du Baty, mais également dans le Val Studer. Présente aussi sur l'isthme bas et dans la vallée de Phonolite

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Oui



## *Diffugia lucida* (Penard, 1890)

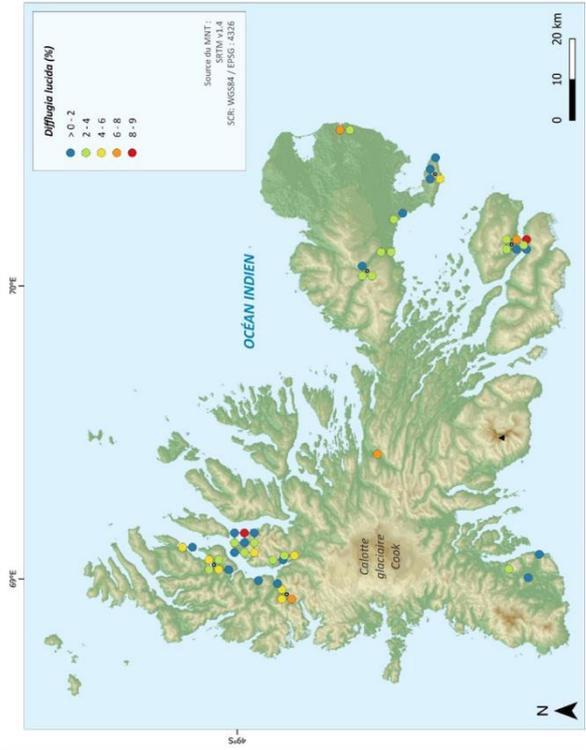
**Diagnose** : Coquille hyaline, allongée, arrondie en bout et presque de la même largeur tout du long. Pseudostome elliptique.

**Taille** : 60-70 µm

**Écologie** : Roche, zone mixte végétaux/roches, sol rocailleux

**Localisation sur l'archipel** : espèce ubiquiste présente dans de nombreux échantillons avec des proportions plus importantes au Nord-Ouest et au Sud-Est

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Oui



## *Diffugia microstoma* (Thomas, 1954)

**Diagnose :** Thèque ovoïde ou hémisphérique construit à partir de grains petits à tailles moyennes. Les xénosomes sont disposés de façon à former une surface lisse. La coquille est large et le pseudostome est petit et circulaire, localisé à une extrémité.

**Taille :** 70-105 µm

**Écologie :** fellfield, sol rocailleux, zone mixte végétaux/sols, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** espèce présente sur la péninsule du Loranchet, dans le Val Studer et en proportion plus importante dans la vallée de Phonolite

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non

## *Diffugia pulex* (Penard, 1890)

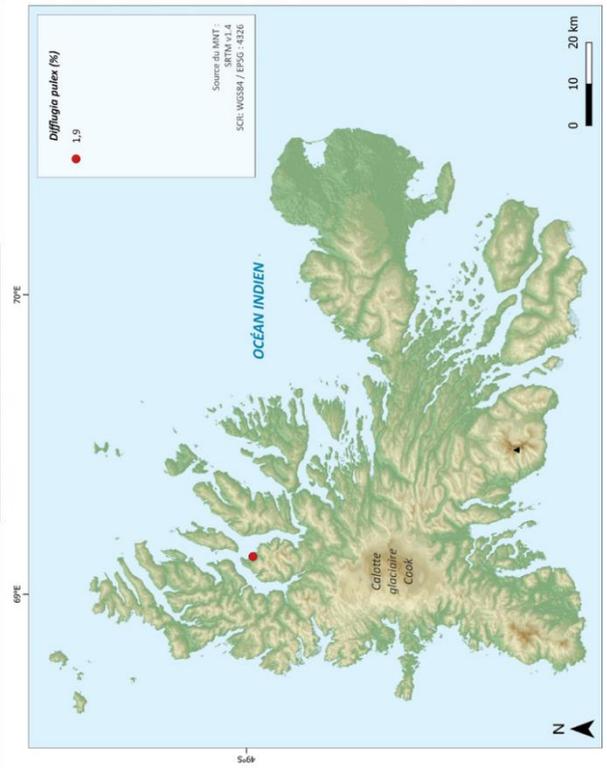
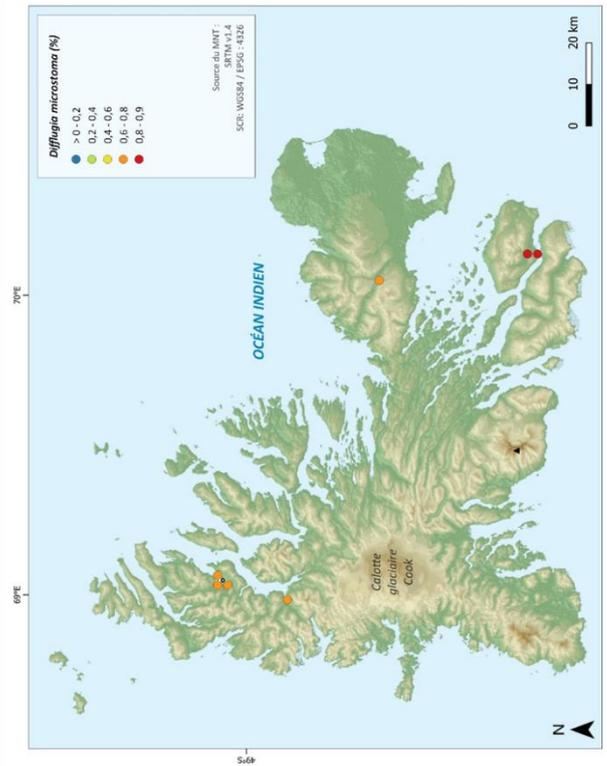
**Diagnose :** Coquille pyriforme avec un col distinct de la coquille par un resserrement au niveau du pseudostome. Couvert de minéraux. Pseudostome circulaire.

**Taille :** 30 µm

**Écologie :** Zone mixte végétaux/roche

**Localisation sur l'archipel :** espèce présente uniquement sur Port-Cenis

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non



### *Diffugia urceolata* (Carter, 1864)

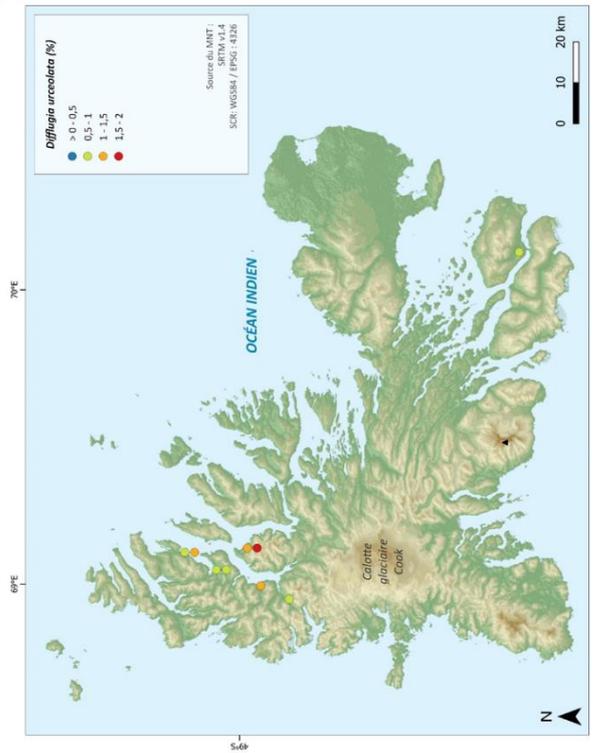
**Diagnose** : Thèque large, ovoïde ou sphérique. Le pseudostome est circulaire et presque aussi large que la thèque. La thèque est composée de quelques minéraux.

**Taille** : 150µm

**Écologie** : sol végétalisé, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : espèce présente dans la vallée de Phonolite et de façon plus importante au Nord-Ouest dans des proportions plus fortes à Port-Cenis

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non



### *Diplochlamys fragilis* (Penard, 1909)

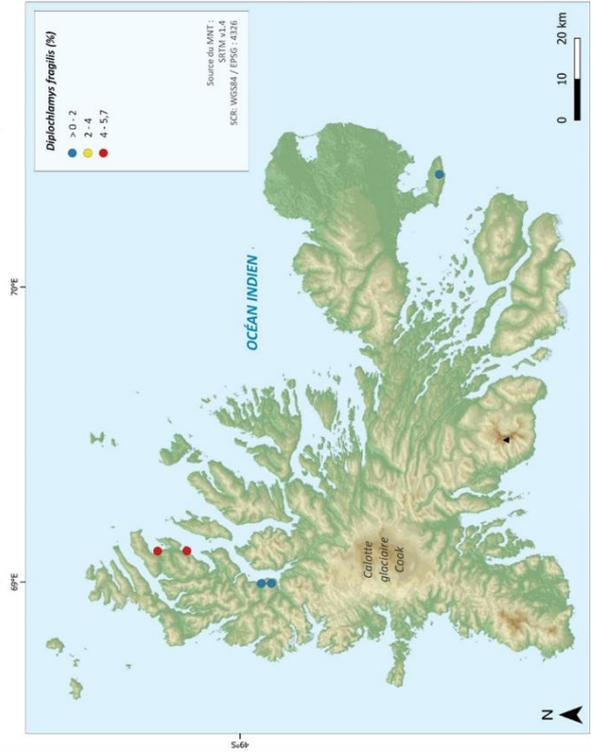
**Diagnose** : Coquille ronde, hémisphérique. Couleur jaunâtre-grisâtre. Le matériel dans la cellule est bien visible. Couche externe composée de débris déposés.

**Taille** : 90 µm

**Écologie** : Souille et zone humide

**Localisation sur l'archipel** : espèce présente au Nord-Ouest dans la baie Caillé et dans l'anse aux choux en proportion plus importante qu'au Val du Retour et que sur la presqu'île du Prince de Galles

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



### ***Edaphonobiotus campascoides*(Schönborn, Foissner & Meisterfeld, 1983)**

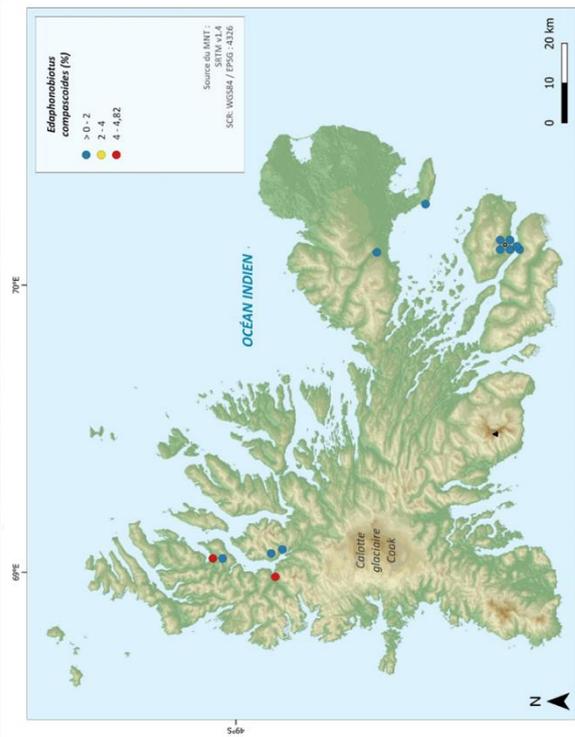
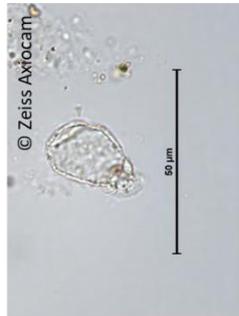
**Diagnose** : Forme de la thèque allongée comme le genre *Trinema* avec des plaques de silice et du matériel agglutiné dans la région du pseudostome qui forme un col à la thèque.

**Taille** : 30 µm

**Écologie** : felled, sol végétalisé, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : espèce présente dans la vallée de Phonolite et de façon plus importante au Nord-Ouest dans des proportions plus fortes sur la péninsule du Loranchet

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non



### ***Euglypha bryophila* (Penard, 1909)**

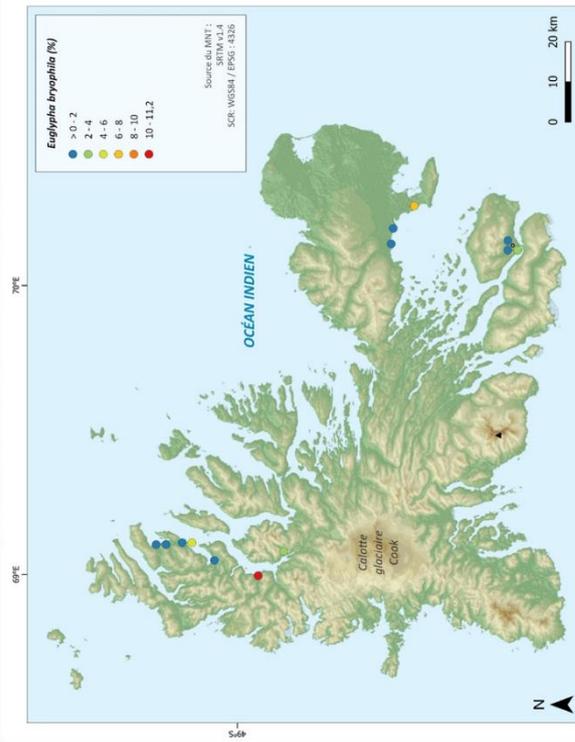
**Diagnose** : Coquille de forme très régulière, allongée. Le bout de la thèque est arrondi et porte des épines longues, pointues et incurvées. Le pseudostome est bordé par 6 plaques ayant chacune une dent avec une dent petite dent latérale.

**Taille** : 50 µm

**Écologie** : Souille et zone humide, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : espèce présente à l'Est et au Nord-Ouest sur la péninsule du Loranchet

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## *Euglypha ciliata* (Erhenberg, 1848)

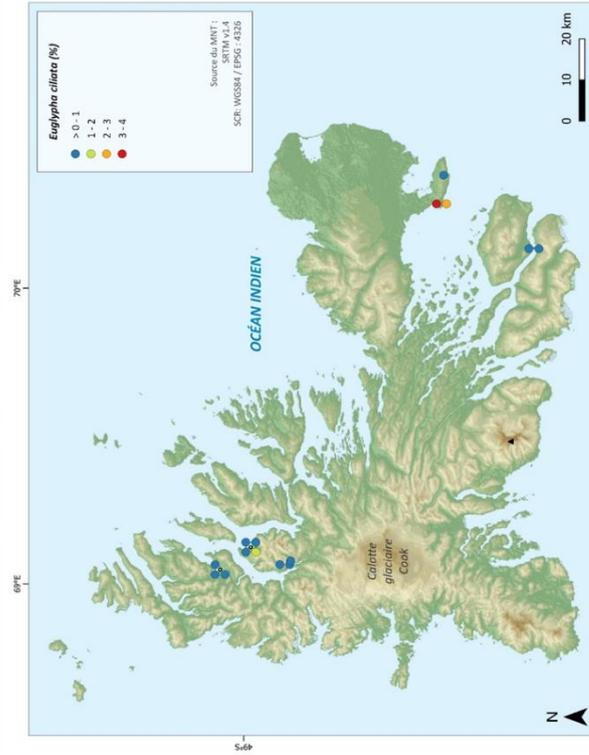
**Diagnose** : Coquille ovoïde, compressée. Pseudostome circulaire, bordé par des dents tout autour.

**Taille** : 60-100 µm

**Écologie** : sol végétalisé, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : espèce présente au Nord-Ouest et à l'Est dans des proportions plus importantes sur la presqu'île du Prince de Galles

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Oui



## *Euglypha compressa* (Carter, 1864)

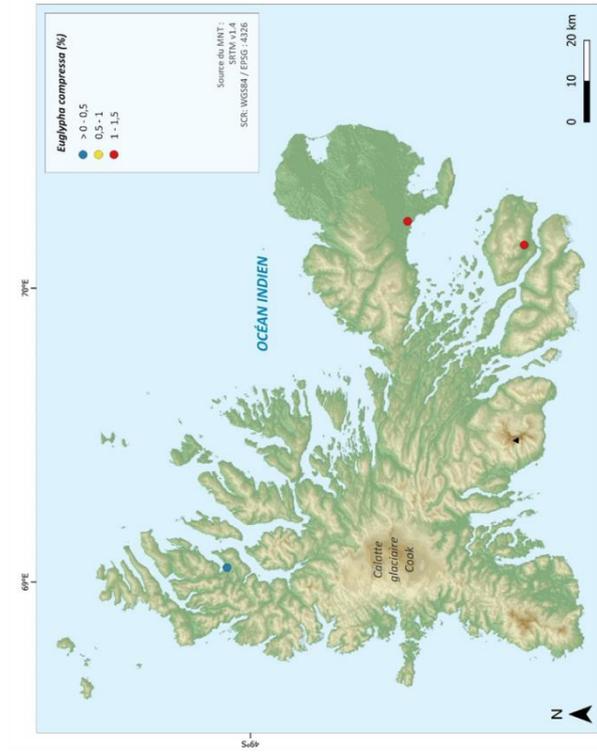
**Diagnose** : Coquille large, oviforme, elle est tronquée et compressée vers le pseudostome. Composée de plaque siliceuse et présence de longues épines épaissies.

**Taille** : 70-130 µm

**Écologie** : Fellfield, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : présente ponctuellement à Port-Matha et de façon plus importante à Port-aux-Français et dans la vallée de Phonolite

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Oui



## ***Euglypha cristata* (Leidy, 1874)**

**Diagnose** : Coquille fine et allongée, régulière dans sa forme, avec un long col. Présence d'épines sur le fond arrondi de la thèque. Peu de plaques sur la coquille. Pseudostome circulaire.

**Taille** : 30-70 µm

**Écologie** : sol végétalisé, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : espèce présente au Nord-Ouest mais plus abondante au niveau de Val Travers

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non

## ***Euglypha cuspidata* (Bonnet, 1959)**

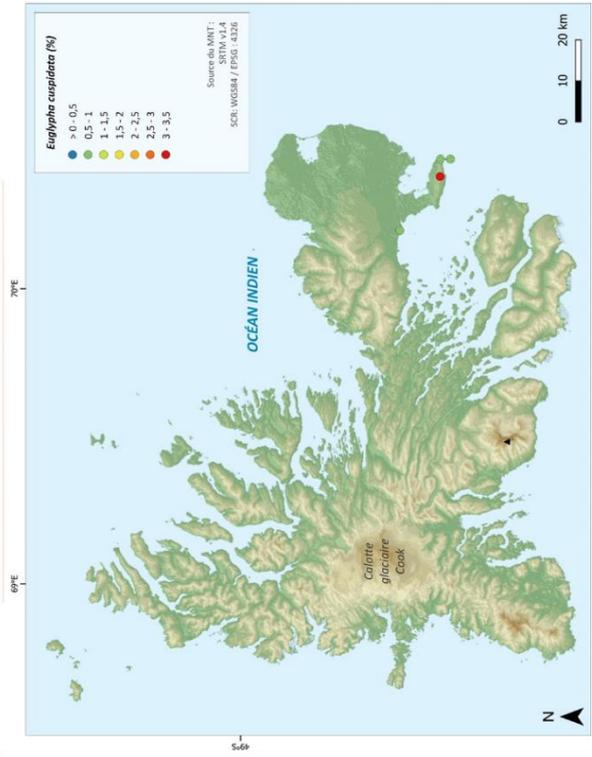
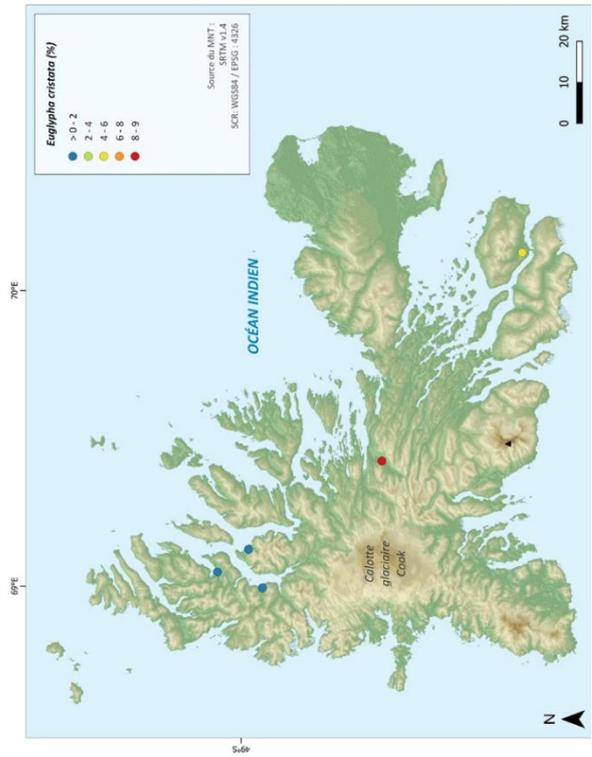
**Diagnose** : Petite coquille, translucide de forme ovoïde et ellipsoïde en vue latérale. Le pseudostome est petit et dispose de nombreuses petites plaques autour. Les dents formes de belles pointes.

**Taille** : 30-35 µm

**Écologie** : Roche, sol végétalisé

**Localisation sur l'archipel** : espèce uniquement présente sur la presqu'île du Prince de Galles

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Euglypha laevis* (Ehrenberg, 1845)**

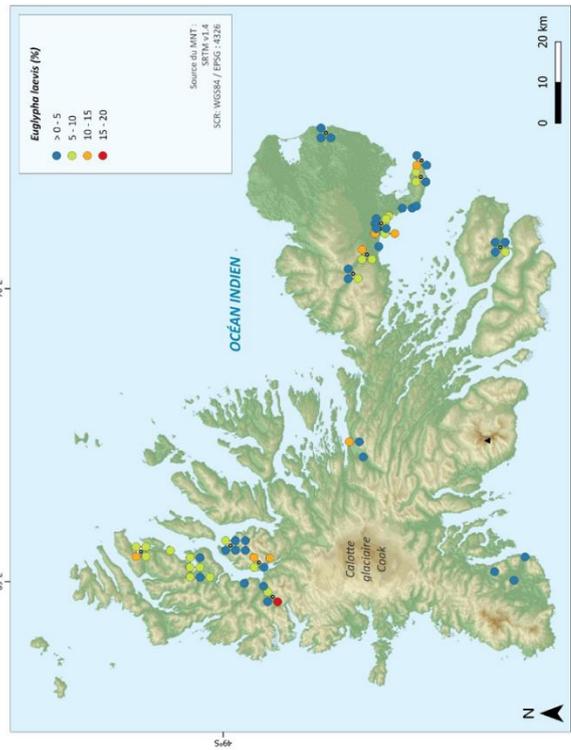
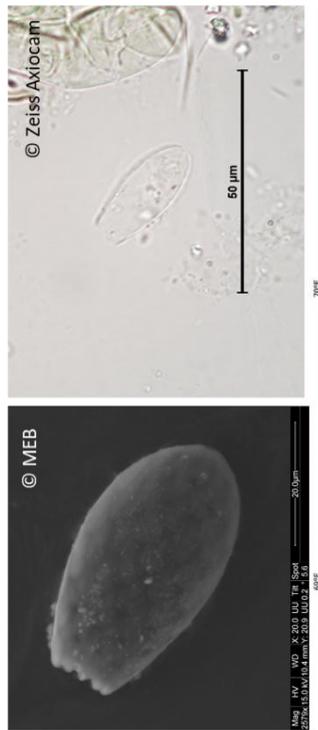
**Diagnose :** Coquille de petite taille, de forme ovoïde. Pseudostome elliptique à sub-circulaire.

**Taille :** 21-27 (mesures de l'étude)

**Écologie :** sol végétalisé, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** espèce ubiquiste présente en bonne proportion à l'Est mais de façon plus importante au Nord-Ouest

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non



## ***Euglypha polylepis* (Bonnet et Thomas, 1965)**

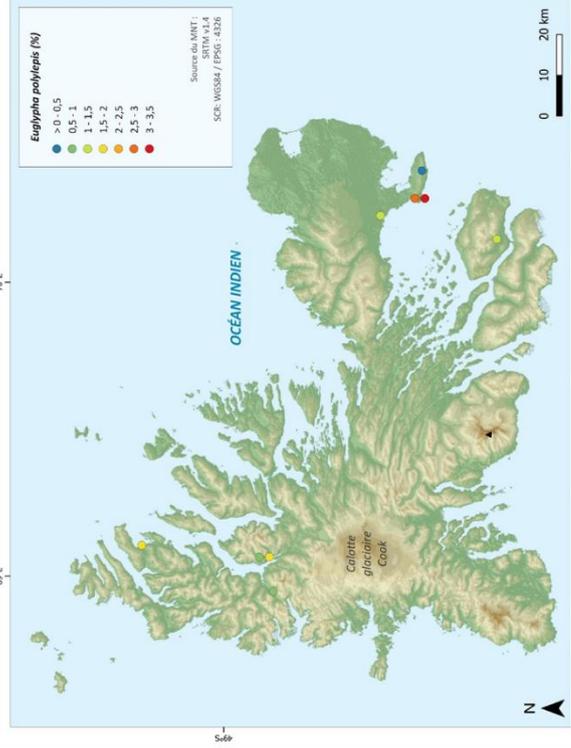
**Diagnose :** Coquille large, arrondie au bout. Présence d'épines sur la coquille. Le pseudostome est ellipsoïde à semi-circulaire et est entouré de 7 dents de part et d'autre.

**Taille :** 62-69 µm (mesures de l'étude)

**Écologie :** Zone mixte végétaux/roches, sol végétalisé

**Localisation sur l'archipel :** espèce présente au Nord-Ouest et à l'Est avec des pics de proportions sur la presque île du Prince de Galles

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non





## ***Euglypha tuberculata* (Dujardin, 1841)**

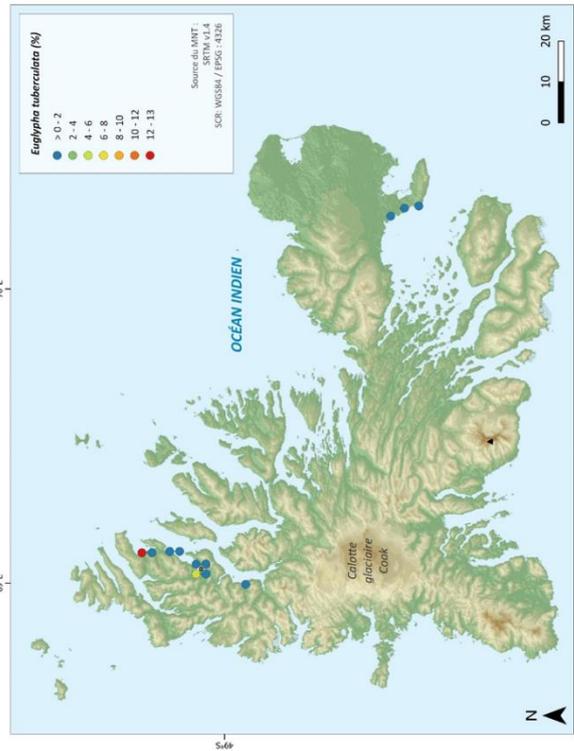
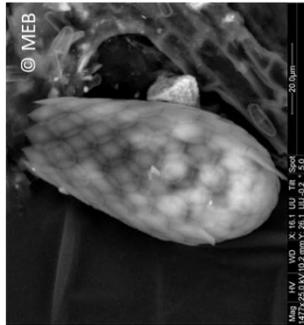
**Diagnose :** Coquille ovoïde, pseudostome circulaire. Il est bordé par une rangée d'écaillés dentelées. Les écaillés de la coquilles sont circulaires.

**Taille :** 60-100 µm

**Écologie :** sol végétalisé, souille et zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** espèce présente à l'Est sur l'isthme bas et sur la péninsule du Loranchet avec un pic de proportion dans l'anse aux choux à l'extrême Nord

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Heleopera petricola* (Leidy, 1879)**

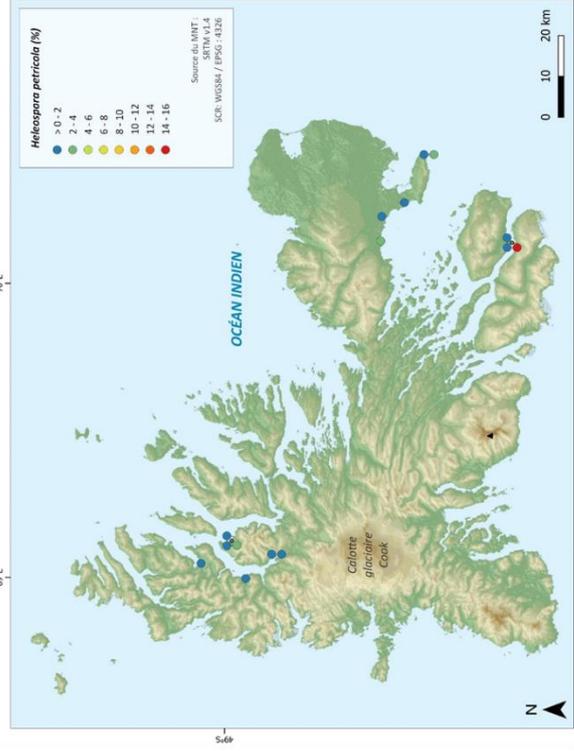
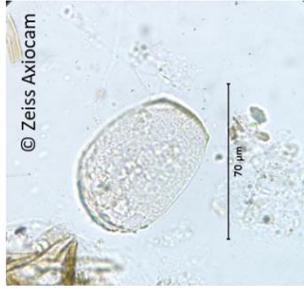
**Diagnose :** Coquille fortement comprimée notamment proche du pseudostome. Elle est étroite en vue latérale mais large en vue de face. Couverture irrégulière. Grains plus grossiers souvent localisés sur le fond de la coquille.

**Taille :** 70-150 µm

**Écologie :** Sol végétalisé, souille et zone humide, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** présente au Nord-Ouest et au Nord-Est, et pic de proportion au Sud-Est dans la vallée de Phonolite

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## *Heleopera sylvatica* (Penard, 1890)

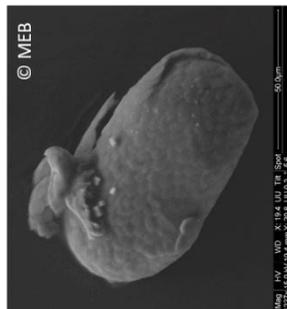
**Diagnose** : Coquille légèrement jaunâtre, ovoïde et assez large. Elle est aplatie en vue latérale. Composée de plaques siliceuses venant d'autres organismes ou de xénosomes. Le pseudostome est légèrement convexe en forme de fente elliptique.

**Taille** : 50-75 µm

**Écologie** : sol végétalisé, zone mixte végétaux/roches, souille et zone humide

**Localisation sur l'archipel** : espèce peu présente sur l'archipel. Les proportions les plus importantes sont au Nord-Ouest, notamment au niveau du lac Ring

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Oui



## *Microchlamys patella* (Claparède & Lachmann, 1859)

**Diagnose** : Coquille de couleur claire à jaunâtre en forme de coupe. La paroi est alvéolée, la coquille est pliée sur la face ventrale. Petite ouverture au centre.

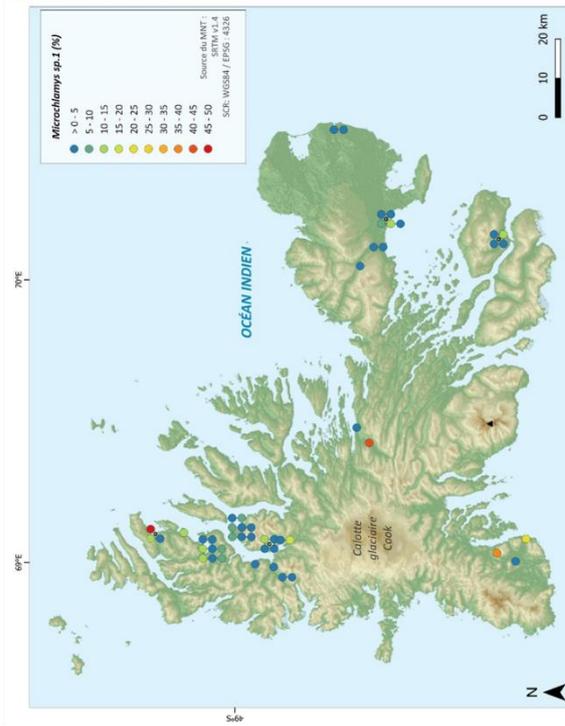
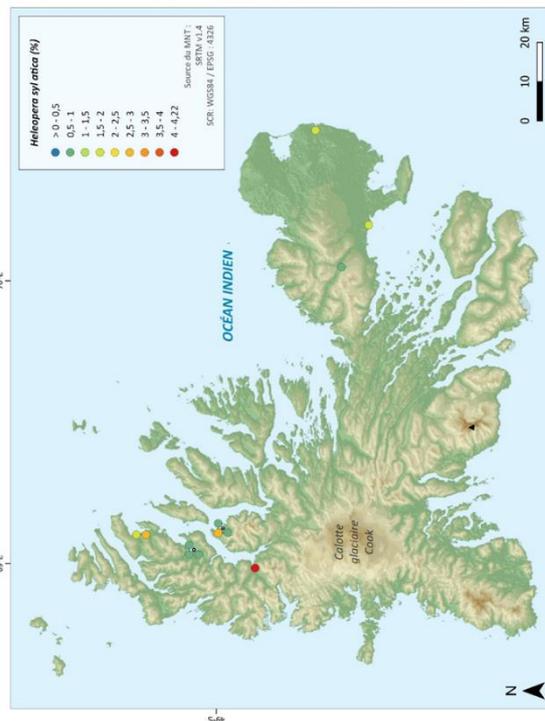
**Taille** : 35-55 µm

**Écologie** : Sol végétalisé, souille et zone humide et zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : espèce bien présente sur l'archipel avec des proportions plus importantes au Nord-Ouest, notamment dans l'anse aux choux

Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ? Non

© Zeiss Axiocam



## ***Nebela tincta* (Leidy, 1879)**

**Diagnose :** Coquille ovoïde ou elliptique. Elle est légèrement jaunâtre à brunâtre. Présence de petits pores latéraux. Coquille composée de plaques ovales ou circulaires.

**Taille :** 90-95 µm

**Écologie :** zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** espèce présente uniquement dans la vallée de Phonolite

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non

## ***Padaungiella lageniformis* (Penard, 1890)**

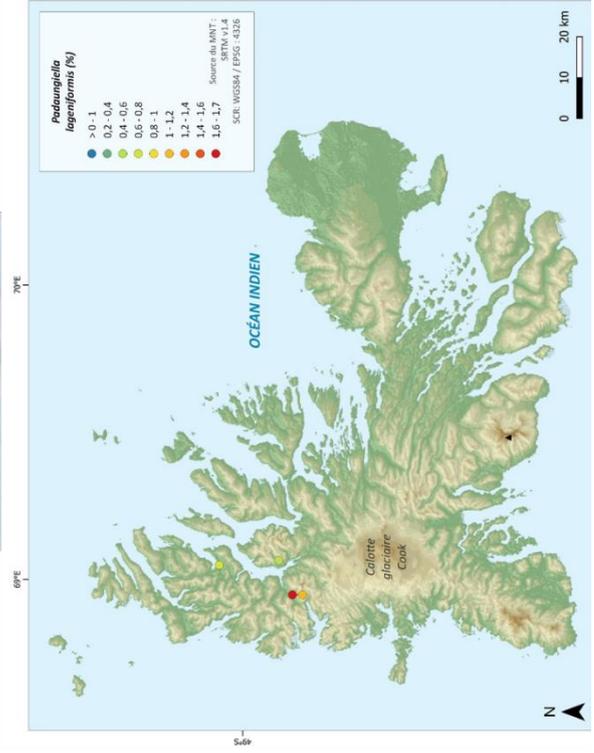
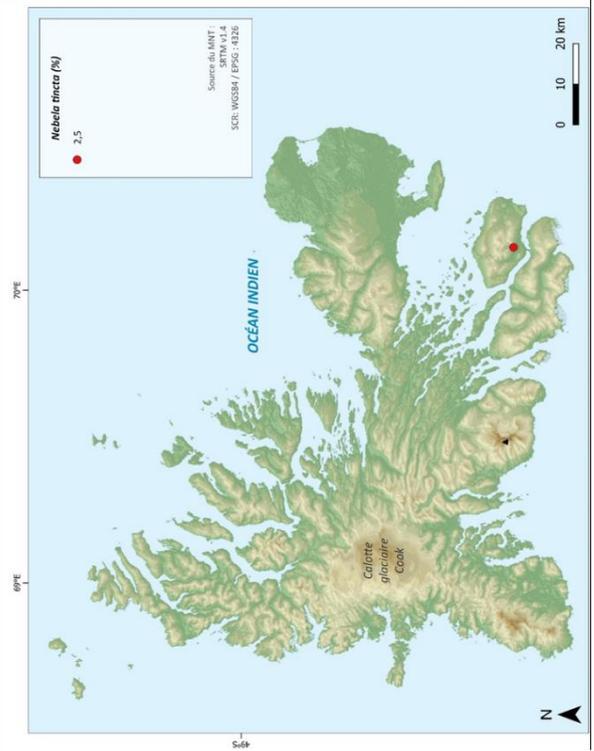
**Diagnose :** Coquille lagéniforme. Le corps est large et est prolongé par un col tubulaire plus étroit. Il est formé de grandes plaques elliptiques entremêlés avec des petites écailles polygonales.

**Taille :** 100-145 µm ; 106-134 µm (mesures de l'étude)

**Écologie :** Zone mixte végétaux/roches, sol végétalisé

**Localisation sur l'archipel :** espèce présente uniquement au niveau du lac Ring

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## *Padaungiella tubulata* (Brown, 1911)

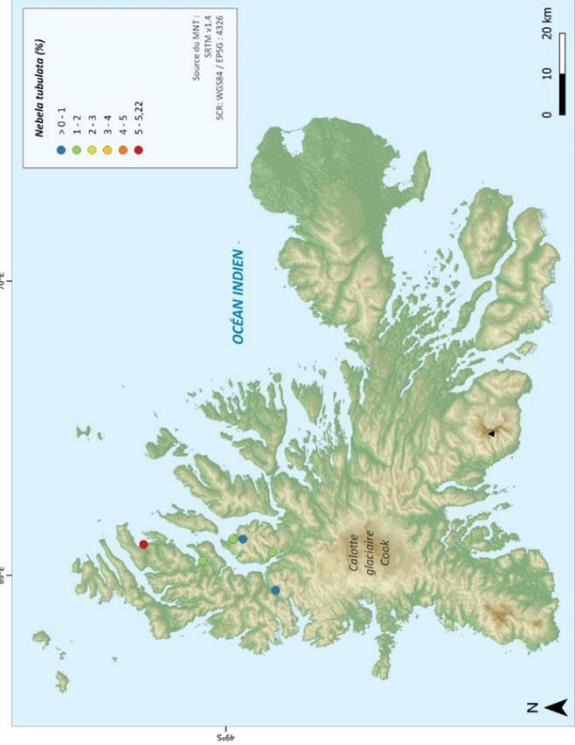
**Diagnose** : Coquille incolore à jaunâtre lagéniforme avec un col mince. Composée de plaques circulaires. Pseudostome circulaire.

**Taille** : 65-75 µm

**Écologie** : souille et zone humide, sol végétalisé et zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : Espèce présente uniquement dans le Nord-Ouest avec le maximum des proportions à l'extrême Nord, dans l'anse aux choux

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## *Padaungiella wailesi* (Deflandre, 1936)

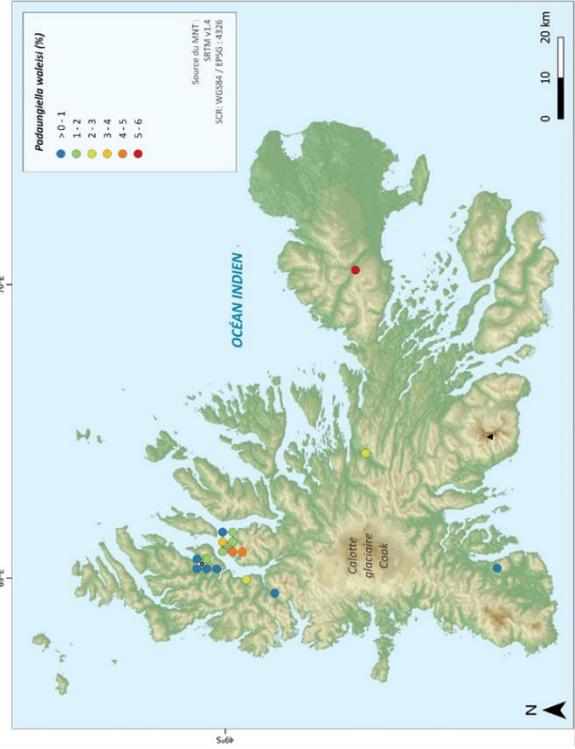
**Diagnose** : Corps de la coquille large, lagéniforme prolongé par un col tubulaire plus large que *Padaungiella tubulata*.

**Taille** : 75-100 µm

**Écologie** : Zone mixte végétaux/roches, sol végétalisé, sol rocaillieux

**Localisation sur l'archipel** : Espèce principalement localisée au Nord-Ouest avec des proportions importantes sur la presqu'île de la Société de Géographie et un pic de proportion dans le Val Studer.

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non



## ***Paraquadrula irregularis* (Wallich, 1863)**

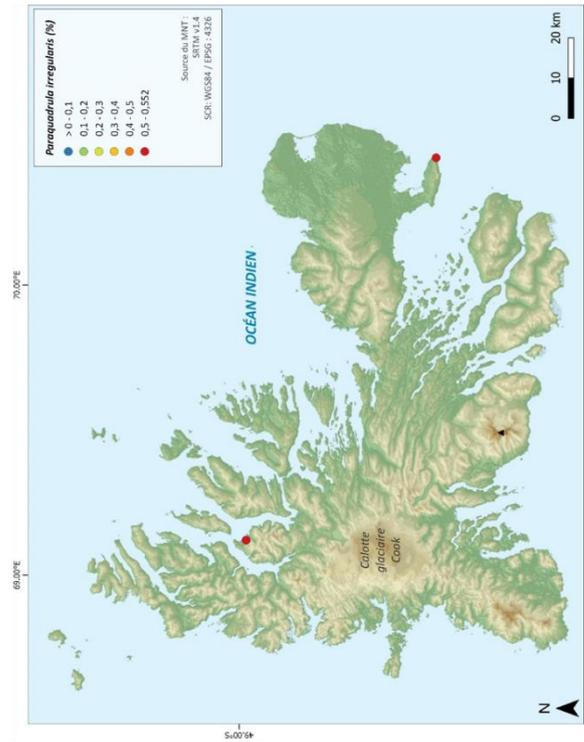
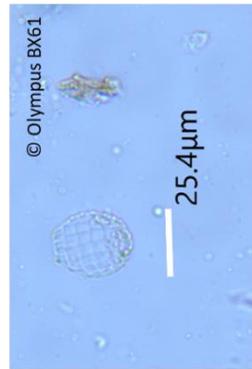
**Diagnose :** Thèque transparente de forte ronde/ovale, légèrement compressée. Elle est composée de plaques de calcites carrés ou rectangulaires alignées.

**Taille :** 25-50 µm

**Écologie :** Zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** Espèce présente uniquement à Port-Cenis et à Pointe-Suzanne sur la presqu'île du Prince de Galles

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Phryganella acropodia* (Hertwig & Lesser, 1874)**

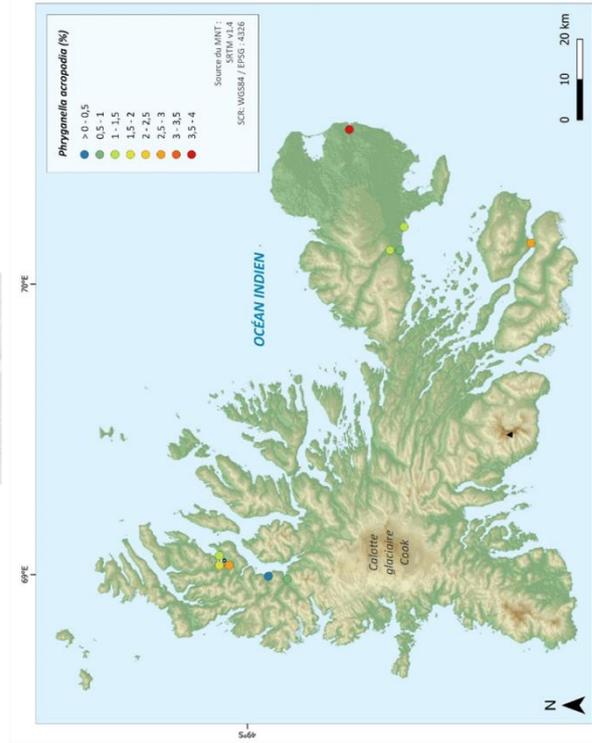
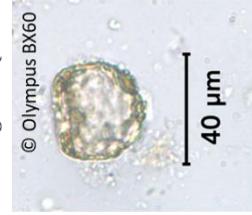
**Diagnose :** Coquille circulaire, hémisphérique en vue latérale avec un petit bord invaginé. Thèque composée de grains minéraux de petite taille incorporés dans la matrice.

**Taille :** 30-50 µm

**Écologie :** Sol végétalisé, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** Localisée essentiellement au Nord de l'archipel, on la retrouve sur la péninsule du Loranchet, à l'embouchure de la rivière du Sud, à Port-aux-Français et en proportion plus importante du côté de Manchot. Elle est aussi présente sur le Halages de Naufragés au Sud-Est.

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Phryganella paradoxa* (Penard, 1902)**

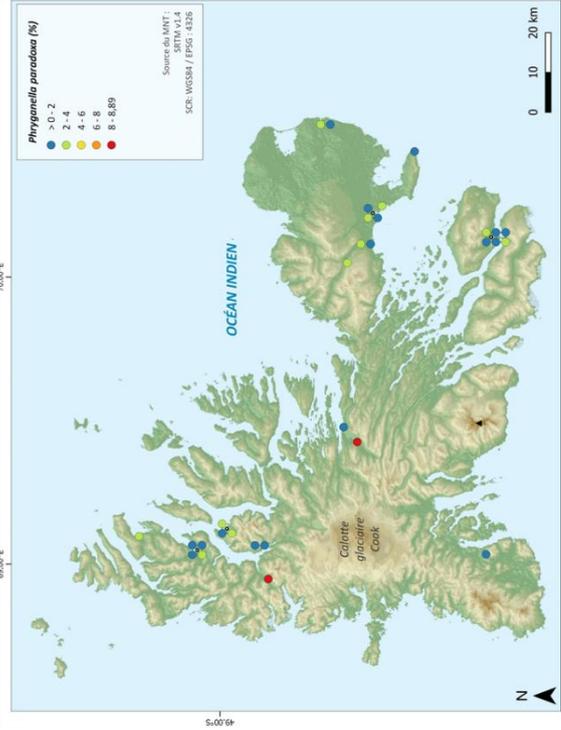
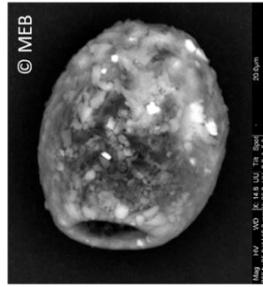
**Diagnose** : Coquille circulaire à ovoïde incolore à jaunâtre ou brunâtre. Coquille composée de plaque de silice et autres matériaux disponibles.

**Taille** : 20-40 µm 40-45 µm (mesures de l'étude)

**Écologie** : Zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : Espèce présente dans les différentes zones de l'archipel avec des pics de présence dans des vallées reculées : Lac Ring et Val Travers.

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Schwabia terricola* (Bonnet & Thomas, 1955)**

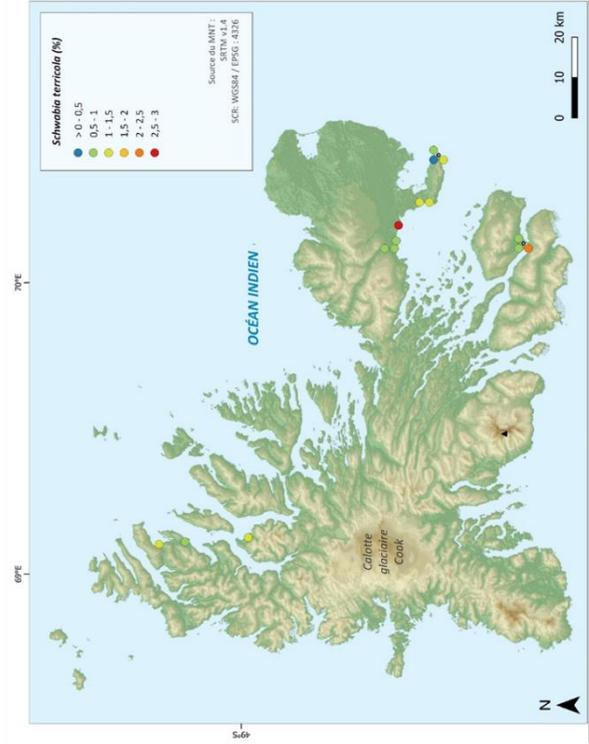
**Diagnose** : Coquille parfaitement ovoïde, de couleur jaunâtre. Elle est incrustée de xénosomes siliceux en particulier autour du pseudostome circulaire.

**Taille** : 80-90 µm

**Écologie** : Sol végétalisé, souille, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel** : Espèce présente au Nord-Ouest et à l'Est avec un pic de proportion au niveau de Port-aux-Français.

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Plagiopyxis declivis* (Bonnet, 1955)**

**Diagnose :** Coquille hémisphérique, face ventrale couverte de xénosomes lisses, face dorsale couverte de xénosomes rugueux. La lèvre ventrale se prolonge dans la coquille. Pseudostome difficile à observer.

**Taille :** 60-80 µm

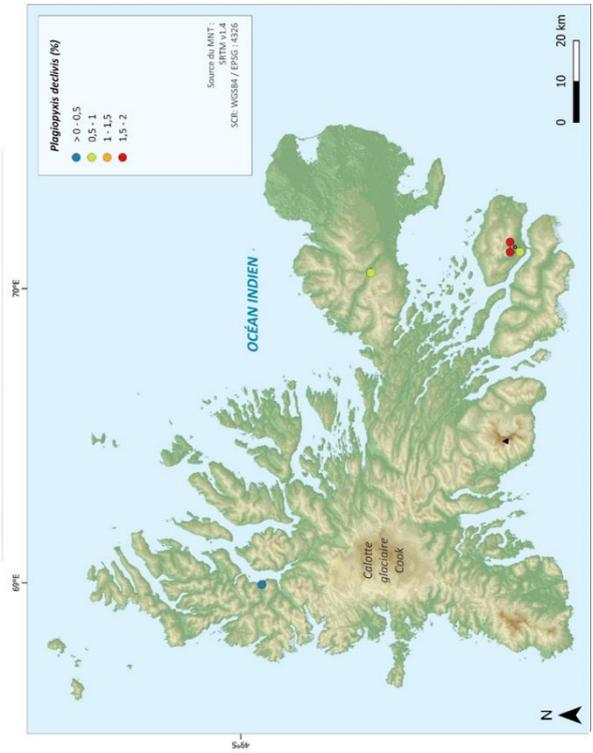
**Écologie :** Fellfield, sol rocailleux, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** Présente au niveau du Val du Retour et en proportion plus importante au niveau de la Vallée de Phonolite au Sud-Est

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



© Collection Bonnet (1981)



## ***Plagiopyxis labiata* (Penard, 1910)**

**Diagnose :** Coquille brunâtre circulaire en vue ventrale et ovale en vue latérale. Le pseudostome est en forme de croissant.

**Taille :** 70-80 µm

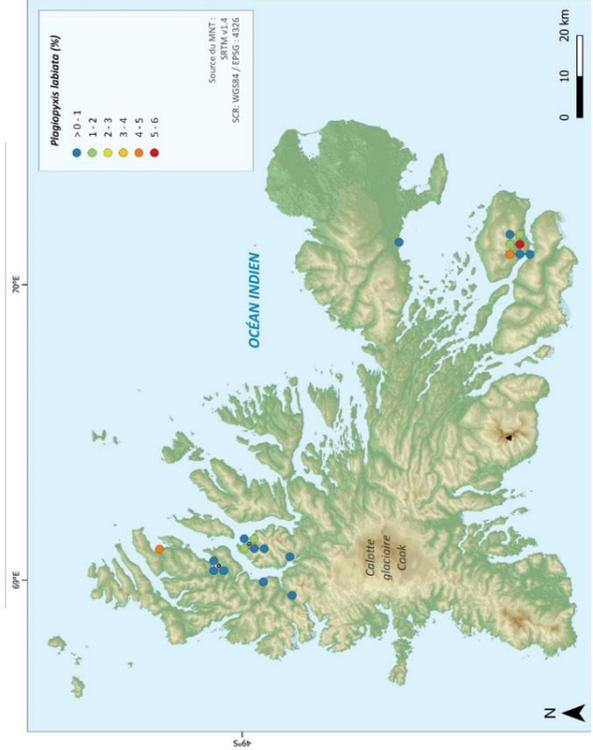
**Écologie :** Fellfield, sol rocailleux, zone mixte végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** Espèce présente au Nord-Ouest en proportion importante dans l'anse aux choux. Peu présente au Nord-Est (Embouchure Rivière du Sud). Présente au Sud-Est avec un pic de proportion.

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



© Collection Bonnet (1981)



## ***Tracheleuglypha acolla* (Bonnet and Thomas, 1955)**

**Diagnose** : Coquille ovoïde, translucide composée de grandes écailles ovales de silice. Section circulaire. Les flancs suivent une courbe vers le pseudostome qui forme un étranglement formant un petit col droit avec une ouverture ronde.

**Taille** : 34-42 µm (mesure de l'étude)

**Écologie** : Sols végétalisés, Zones mixtes végétaux/sols et fellfields

**Localisation sur l'archipel** : présence majoritaire au niveau de Manchot, de Port-aux-Français et également du côté de Bontemps, de l'anse aux choux et de la Vallée de Phonolite

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Tracheleuglypha dentata* (Vejdovsky, 1928)**

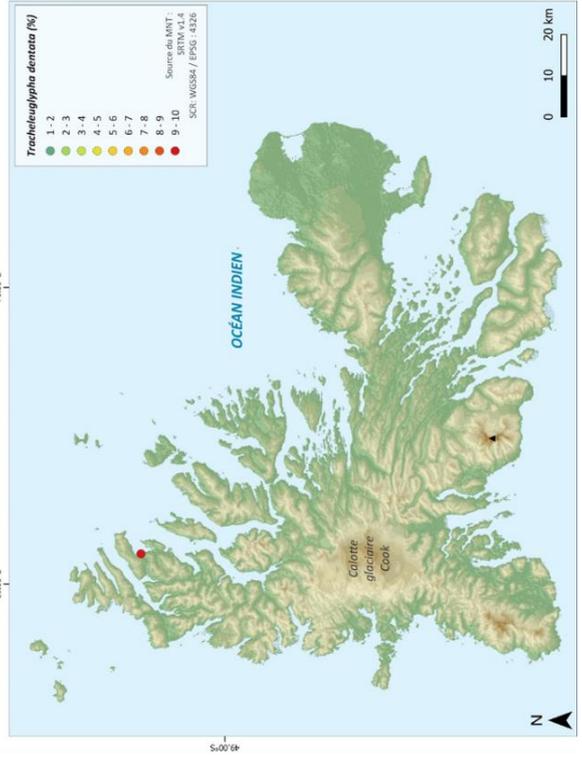
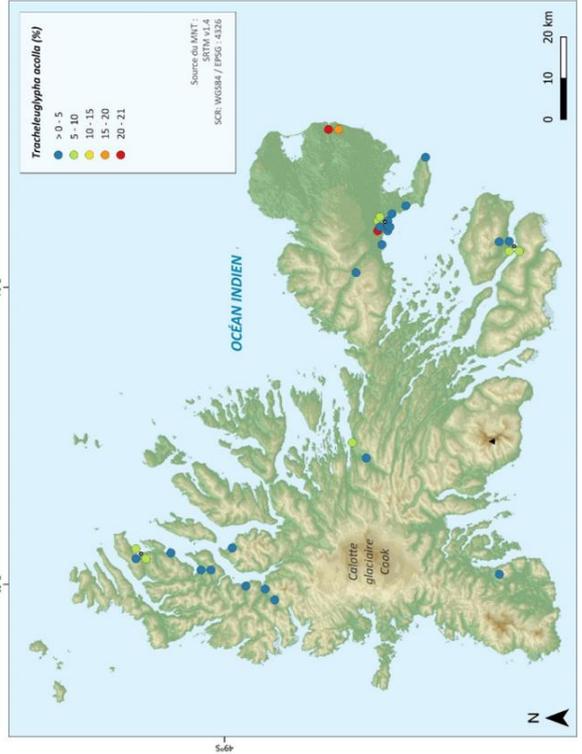
**Diagnose** : Coquille ovoïde de la même morphologie que *Tracheleuglypha acolla*, mais présence de dents autour du pseudostome circulaire.

**Taille** : 30-40 µm

**Écologie** : Souille et zone humide

**Localisation sur l'archipel** : Uniquement au niveau de l'anse aux choux au Nord-Est de l'archipel

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non



### ***Trigonopyxis microstoma* (Hoogenraad and De Groot, 1948)**

**Diagnose :** Coquille relativement grande, circulaire. La face ventrale est plate et composée d'une petite dépression au centre qui constitue le pseudostome, de forme irrégulière entouré d'une lèvre.

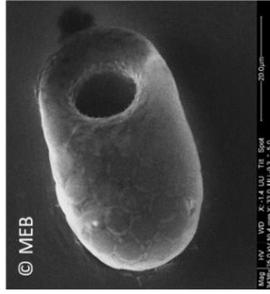
**Taille :** 34-42 µm

**Écologie :** Sols végétalisés, Zones mixtes végétaux/sols et fellfields

**Localisation sur l'archipel :** présence majoritaire au niveau de Manchot, de Port-aux-Français et également du côté de Bontemps, de l'anse aux choux et de la Vallée de Phonolite

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui

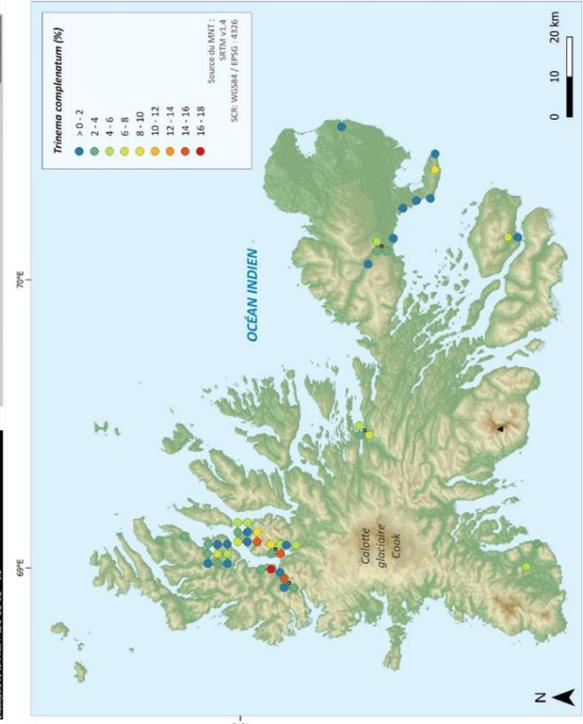
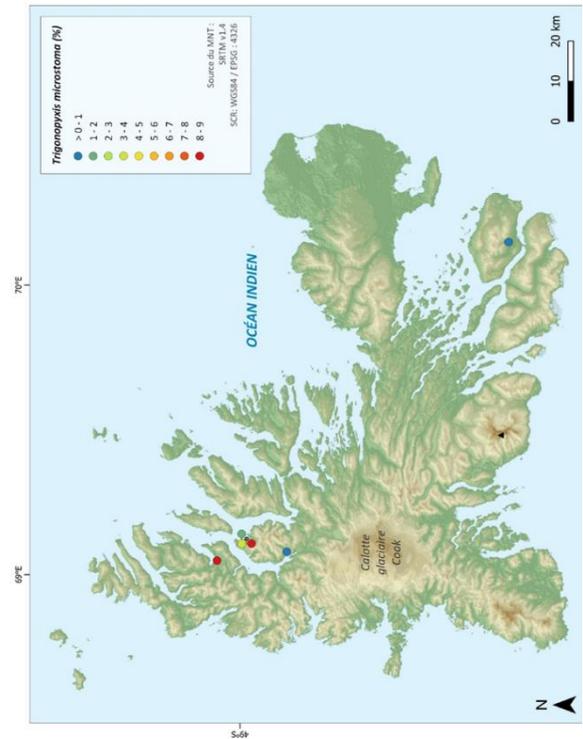
© MEB



© MEB



© Leica DMI 3000



### ***Trinema complanatum* (Penard, 1890)**

**Diagnose :** Coquille elliptique large, presque rectangulaire avec des coins arrondis. Coquille composée de plaques circulaires. Le pseudostome est circulaire, large et invaginée, entouré de petites dents tout autour.

**Taille :** 47-53 µm (mesures de l'étude)

**Écologie :** Sols végétalisés, Zones mixtes végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** présence majoritaire dans la vallée Phonolite et autour de Port-aux-Français

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non

## ***Trinema enchelys* (Bonnet and Thomas, 1955)**

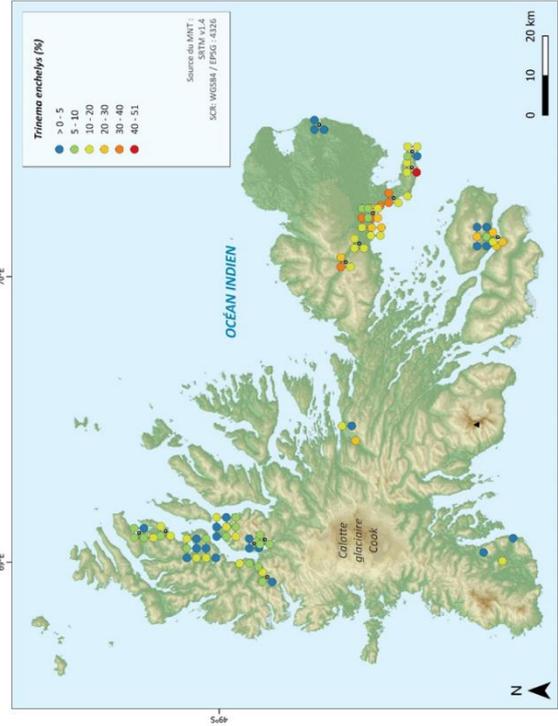
**Diagnose :** Coquille ovoïde, composée de grandes plaques circulaires. Le pseudostome est circulaire et est entouré de petites dents.

**Taille :** 32-43 µm (mesures de l'étude)

**Écologie :** Sols végétalisés, Zones mixtes végétaux/sols et fellfields

**Localisation sur l'archipel :** présence majoritaire au niveau de Manchot, Port-aux-Français et également du côté de Bontemps, de l'anse aux choux et de la Vallée de Phonolite

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Trinema lineare* (Penard, 1890)**

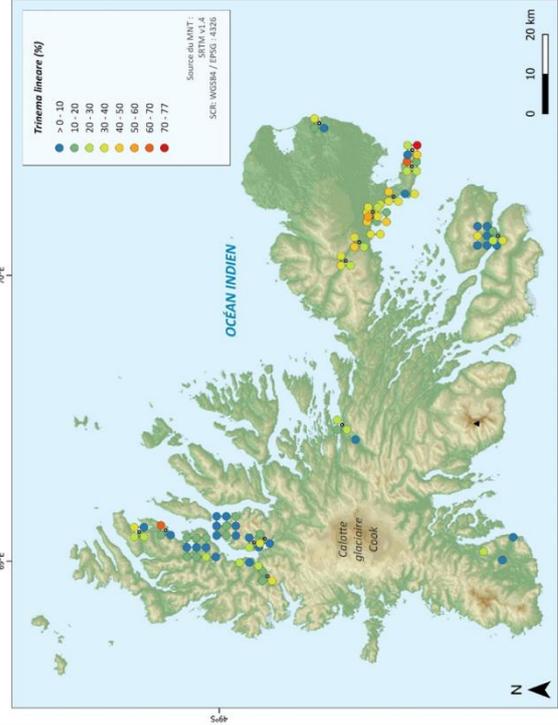
**Diagnose :** Coquille elliptique composée de plaques circulaires. Le pseudostome est de biais à l'extrémité de la coquille. Il est circulaire entouré de petites dents. Plus petite que *Trinema enchelys*.

**Taille :** 20-26 µm (mesures de l'étude) ; 15-30 µm

**Écologie :** Sols végétalisés, Zones mixtes végétaux/roches

**Localisation sur l'archipel :** présence majoritaire dans la vallée Phonolite et autour de Port-aux-Français

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Oui



## ***Wailesella eborancensis* (Wailes & Penard, 1911)**

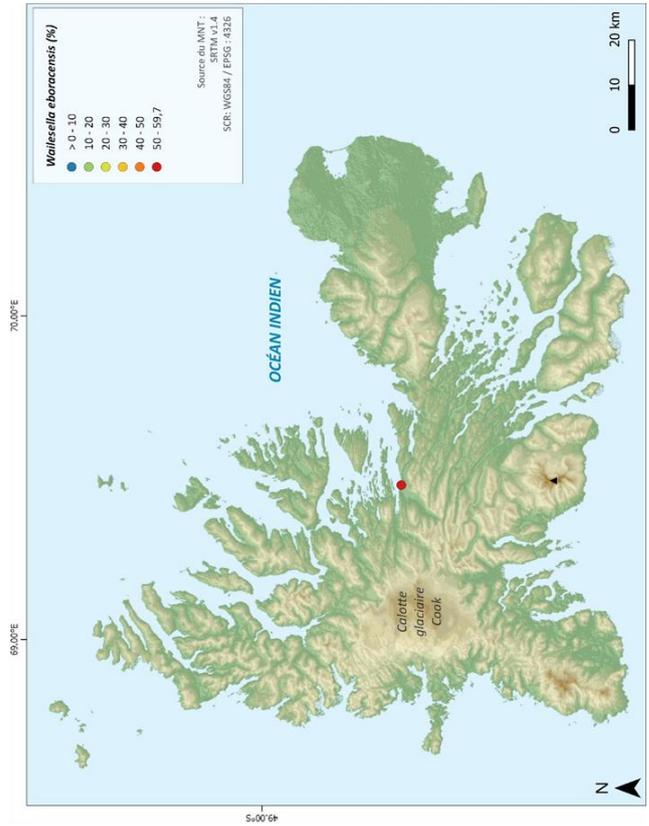
**Diagnose** : Coquille ovale, marron, marron-rougeâtre ou marron-jaunâtre, chitineuse. Ouverture circulaire au bout.

**Taille** : 20-28  $\mu\text{m}$

**Écologie** : Sols végétalisés, Zones mixtes végétaux/sols et feilfields

**Localisation sur l'archipel** : uniquement du côté de l'exutoire du Lac Bontemps

**Déjà observée sur l'archipel de Kerguelen (Bonnet, 1981) ?** Non



**Annexe 8. Récapitulatif des observations faites des lames de Bonnet réanalysées. Cases jaunes : Espèces observées par Bonnet et lors de la réanalyse ; Cases oranges : Espèces observées uniquement par Bonnet ; Cases bleues : Espèces observées uniquement dans cette réanalyse ; Cases violettes : Espèce observée lors de la réanalyse dans les lames montées Bonnet mais non décrites dans la publication de 1981.**

Informations sur les échantillons

Site (Travé, 1976)	Date	Longitude	Latitude	Numero d'échantillon	Numero MNHG	Hygrométrie instantannée	Nature de l'environnement (Bonnet, 1981)	Richesse spécifique	<i>Arcella arenaria</i>	<i>Assulina muscorum</i>	<i>Centropyxis aerophila</i>	<i>Centropyxis aerophila sphagnicola</i>	<i>Centropyxis cascis</i>	<i>Centropyxis constricta</i>	<i>Centropyxis deflandiana</i>	<i>Centropyxis globulosa</i>	<i>Centropyxis cf. plagiostoma</i>	<i>Centropyxis plagiostoma tericola</i>	<i>Centropyxis sylvatica minor</i>	<i>Corythion delamarei</i>	<i>Corythion dubium</i>	<i>Corythion dubium aerophila</i>	<i>Corythion pulchellum</i>	<i>Cydropyxis eustoma parvula</i>	<i>Diffugia baadifera</i>	<i>Diffugia bryophila</i>	<i>Diffugia dujardini</i>	<i>Diffugia luada</i>	<i>Diffugiella oviformis fusca</i>		
Baie et Cap Molloy	01/1973	70.07	-49.36	44	128251	7	Mousses saxicoles	11	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Baie et Cap Molloy	01/1973	70.07	-49.36	51	128252	45	Mousses sur sol dégradé	13	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Baie et Cap Molloy	01/1973	70.07	-49.36	52	128253	NAN	Mousses saxicoles	9	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Baie et Cap Molloy	01/1973	70.07	-49.36	57	128254	68	Mousses saxicoles	10	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	66	128255	48	Mousses sur sols stépiques	10	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	67	128256	47	Mousses sur sols stépiques	10	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	71	128257	74	Mousses saxicoles	15	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	72	128258	62	Mousses saxicoles	16	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	75	128259	NAN	Mousses saxicoles	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	76	128260	52	Mousses sur sols stépiques	13	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	77	128261	56	Mousses sur sols stépiques	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	81	128262	37	Mousses saxicoles	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	82	128263	14	Mousses saxicoles	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	85	128264	79	Mousses sur sol dégradé	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	86	128265	NAN	Mousses sur sol dégradé	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	88	128266	84	Phanerogames non saxicoles	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	89	128267	99	Mousses sur sol dégradé	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	90	128268	90	Phanerogames non saxicoles	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	91	128269	20	Mousses sur sol dégradé	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	92	128270	25	Mousses sur sol dégradé	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.01	-49.27	93	128271	50	Mousses sur sol dégradé	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.98	-49.44	98	128272	53	Mousses sur sol non dégradé	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.98	-49.44	103	128273	14	Mousses saxicoles	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.98	-49.44	104	128274	43	Mousses saxicoles	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.98	-49.44	112	128275	48	Mousses sur sols stépiques	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.86	-49.44	115	128276	64	Mousses sur sols stépiques	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.86	-49.44	117	128277	61	Mousses saxicoles	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.86	-49.44	118	128278	48	Mousses saxicoles	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.86	-49.44	119	128279	51	Mousses sur sol non dégradé	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.90	-49.52	130	128281	49	Mousses halophiles	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.90	-49.52	131	128282	82	Mousses halophiles	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.42	-49.22	136	128283	NAN	Mousses sur sol dégradé	9	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.42	-49.22	141	128284	NAN	Mousses sur sol dégradé	11	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	70.56	-49.24	135	128286	30	Mousses sur sol dégradé	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	163	128288	80	Mousses saxicoles	12	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	168	128289	80	Mousses saxicoles	12	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	170	128290	40	Mousses saxicoles	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	177	128291	NAN	Mousses sur sol hydromorphe non dégradé	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	181	128292	NAN	Mousses sur sol hydromorphe non dégradé	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	182	128293	NAN	Mousses sur sol hydromorphe dégradé	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	181	128294	24	Mousses sur sol hydromorphe dégradé	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	185	128295	61	Mousses sur sol hydromorphe dégradé	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	187	128296	70	Mousses saxicoles	12	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	188	128297	40	Mousses sur sol dégradé	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	189	128298	47	Mousses saxicoles	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	190	128299	60	Phanerogames non saxicoles	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Val Studer	01/1973	69.99	-49.36	191	128300	65	Mousses sur sol dégradé	12	0	0	0	0</																			



## Annexe 9. Analyse génétique des amibes à thèque de Kerguelen

### A. Introduction

Les amibes à thèque sont présentes dans les sols, dans les zones humides, dans les cours d'eau et dans les tourbières du monde entier. Actuellement, 2000 espèces d'amibes à thèque ont été décrites dans le monde (Mitchell et al., 2008b).

Cette diversité est probablement sous-estimée car les différences morphologiques intraspécifiques sont importantes. Il pourrait potentiellement exister plus de 4000 espèces d'amibes à thèque sur Terre (Smith et al., 2008). Les différences morphologiques peuvent être de l'ordre de la taille de la thèque, de la forme, de la taille et du nombre d'idiosomes mais aussi de leur composition (e.g. siliceux, protéiques, agglutinés ou calcaires ; (Oliverio et al., 2014). Les espèces trouvées dans les différentes localités de l'Hémisphère Sud sont généralement cosmopolites et retrouvées dans d'autres localisations (McKeown et al., 2021).

En effet, les divergences morphologiques sont dépendantes des différentes espèces et fortement impactées par les variations des conditions environnementales (Wanner et al., 1997). Chaque famille ou genre dispose d'une morphologie type. Les espèces dont les thèques sont composées d'idiosomes ont des morphologies plus variables que les thèques à xénosomes (Lüftenegger et al., 1988). Par exemple les espèces appartenant au genre Euglyphidae ont toutes le même morphotype. Cependant, au sein de cette famille, la taille des espèces varie, le nombre de dents autour du pseudostome mais également la disposition des idiosomes sur la thèque (Coûteaux et al., 2011; Heger et al., 2011; Meisterfeld, 2002). Lors de la description des amibes à thèques dans les échantillons, certains détails ne sont pas forcément visibles au microscope optique. Des études au microscope électronique à balayage sont alors réalisées et permettent d'observer les individus plus en détail. Cependant, certaines espèces sont toujours difficiles à identifier et entraînent une mauvaise taxonomie. Cela peut en effet compromettre les études paléo-écologiques réalisées à partir des amibes à thèque (Payne, 2011). Ainsi, pour compléter les nombreuses descriptions d'amibes à thèque, des analyses plus approfondies sont réalisées. Les analyses génétiques ont permis de montrer que des traits morphologiques, qui ont été négligés dans les descriptions traditionnelles pourraient être re-définis (Kosakyan et al., 2013).

Depuis les dernières décennies, de nombreuses études sont menées sur les analyses de métabarcoding ADN afin d'identifier plus précisément les différentes espèces, notamment par le développement de séquençage à haut débit. Grâce à cette technique, certaines espèces ont ainsi pu être distinguées à critères morphologiques égaux, alors que l'utilisation du microscope électronique à balayage ne permet pas toujours leur distinction (Heger et al., 2011). Il a été montré que l'utilisation du Cytochrome oxydase I (COI) permettrait de distinguer ces espèces chez les amibes à thèque (Heger et al., 2011; Nassonova et al., 2010). Des analyses ARNr ont déjà permis de classer plus précisément certaines espèces, qui étaient précédemment classées dans la même famille (Heger et al., 2010; Lara et al., 2007; Wylezich et al., 2002; Yoon et al., 2006). Les analyses ADN sont plus performantes et permettent d'amplifier et de découvrir de nouvelles espèces. Plusieurs études phylogénétiques sur la famille des Hyalospheniidae ont précédemment montré que le genre Nebela est paraphylétique et devrait être divisé en

plusieurs genres basés sur la forme de la coquille (Kosakyan et al., 2016). Il est possible que de nouvelles Unité Taxonomique Opérationnelle (OTU) soient associées à des espèces qui n'ont pas encore été décrites et qui pourraient être influencées par l'environnement (Seppey et al., 2016).

L'étude actuelle a montré que la diversité d'amibes à thèque sur l'archipel de Kerguelen dénombre 107 espèces différentes dont 33 espèces indéterminées. Parmi les espèces indéterminées, des études sur la génétique permettraient de voir de façon plus précise si de nouvelles espèces ont été décrites. L'ensemble des espèces étudiées dans ce chapitre faisait initialement partie de la famille des Nebela. Les analyses génétiques ont permis de préciser leur place dans un arbre de consensus de vraisemblance des Arcellinidae et des Hyalospheniidae (Lara et al., 2008). Pour exemple, l'espèce *Apodera vas* auparavant *Nebela vas*, *Argynnina dentistoma*, auparavant *Nebela dentistoma*, et l'espèce *Padaungiella lageniformis* auparavant appelée *Nebela lageniformis* ont toutes les trois été replacées dans cet arbre et ont ainsi été classées suivant de nouvelles familles. Ce sont les analyses génétiques qui ont permis de montrer qu'elles n'appartenaient pas à la même famille (Lara et al., 2008). La diversité spécifique a donc été sous-estimée en ne se fiant qu'à la morphologie des individus.

La diversité morphologique augmente avec l'effort d'échantillonnage. Les études, plus nombreuses dans l'hémisphère nord, dévoilent une diversité plus importante que dans l'hémisphère sud (Smith et al., 2008). Il s'agit dans ce chapitre de voir si les séquences génétiques obtenues sur l'archipel de Kerguelen permettent de mettre en avant la présence de nouvelles espèces cryptiques, que la morphologie ne permettrait pas de mettre en évidence, notamment d'espèces endémiques à l'archipel.

## **B. Matériel et méthodes spécifiques**

### **a. Localisation des échantillons**

Les échantillons étudiés dans ce chapitre proviennent de l'archipel de Kerguelen (Figure 9.1). Ils sont localisés sur la péninsule du Loranchet (Cabane Ring et Port Matha), sur la Presqu'île de la Société de Géographie (Port-Cenis et Vallée du Glacier de l'Alouette) et dans la Vallée de Phonolite (Tête d'Homme et Rivière de l'éléphant).

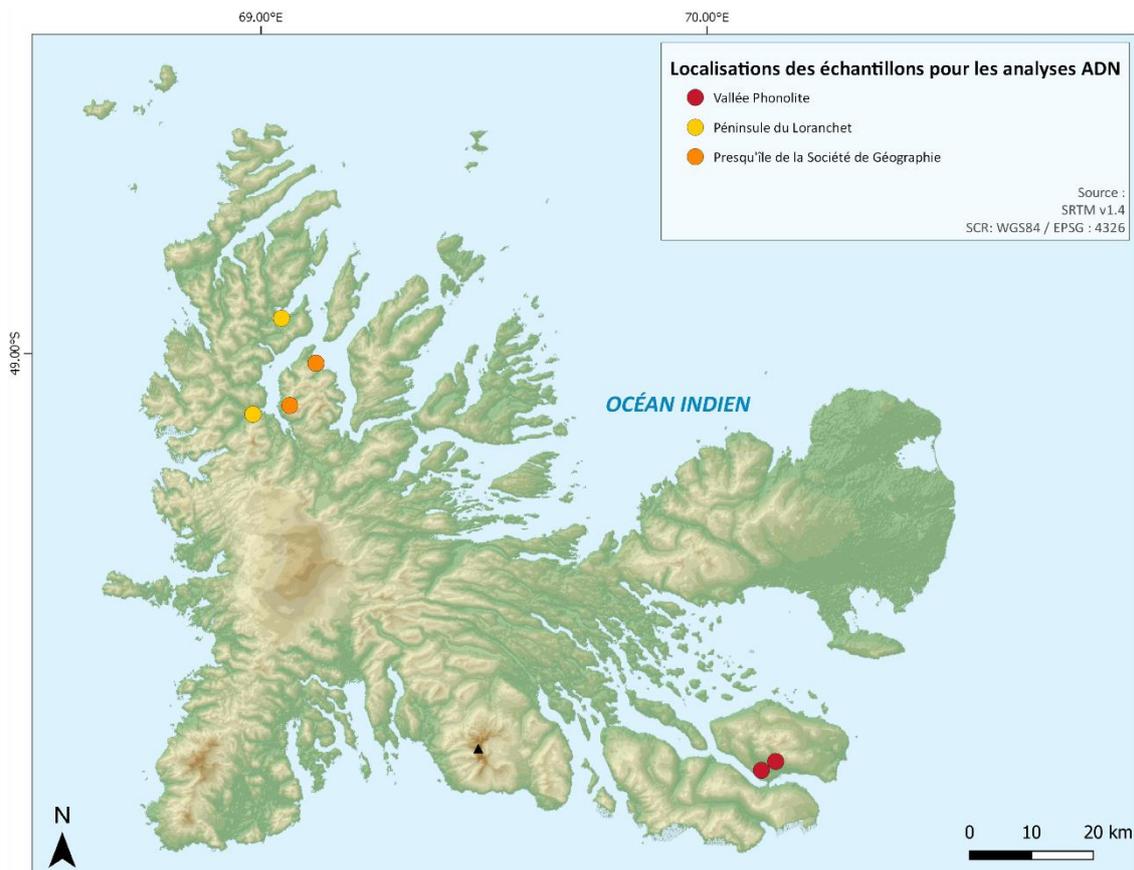


Figure 9.1 - Localisation des échantillons étudiés pour l'extraction d'ADN

## b. Traitement sur le terrain

Pour anticiper les analyses génétiques réalisées sur ces échantillons, les échantillons ont été manipulés afin de le préserver au maximum d'une contamination extérieure. Au retour de chaque excursion sur le terrain, les échantillons ont été directement traités au laboratoire Biomar de façon à ce que l'ADN conservée soit la plus fraîche et préservée possible. Les filtrats  $<150\ \mu\text{m}$  et  $>150\ \mu\text{m}$  ont été respectivement conditionnés dans des tubes contenant du Lifeguard pour conserver le matériel cellulaire et également dans des tubes contenant 2 mL d'eau (avant la congélation de ses tubes, ils ont été ouverts régulièrement pour oxygéner les échantillons). Seuls les échantillons de la campagne de 2019-2020 ont ainsi été conditionnés pour réaliser ces analyses.

## c. Transport, acheminement et conditionnement des échantillons

Les échantillons, une fois conditionnés dans les tubes de *Lifeguard* ont été placés au congélateur à  $-20^{\circ}\text{C}$ . Ils ont été conservés dans un conteneur à  $-18^{\circ}\text{C}$  durant toute la durée de leur acheminement en métropole. Le trajet de retour des échantillons a été allongé suite à la

pandémie mondiale. Les échantillons ne sont arrivés au laboratoire à Lille que 6 mois après leur prélèvement.

#### **d. Espèces sélectionnées pour l'extraction de l'ADN**

Des individus de différentes familles et ordres d'amibes à thèque ont été isolés : de la famille des Hyalospheniidae, des Euglyphidae, des Assulinidae, des Arcellidae et des Centropyxidae et de l'ordre des Arcellinidae (Tableau 9.1). Au total, ce sont 90 individus qui ont été isolés sur 10 échantillons conservés dans le Lifeguard et 1 échantillon conservé dans de l'eau. Les analyses ont été effectuées préférentiellement sur des individus de la famille des Hyalospheniidae car c'est le protocole d'extraction d'ADN utilisé qui est le plus abouti à Neuchâtel.

*Tableau 9.1 - Tableau des différentes espèces isolées au sein des échantillons*

N°échantillon	Localisation	Espèces isolées
112 LOR 03-03	Cabane Ring (Péninsule du Loranchet)	1 - <i>Pa daungiella lageniformis</i> 2 - <i>Apodera vas</i> 3 - <i>Apodera vas</i> 4 - <i>Apodera vas</i> 5 - <i>Euglypha rotunda</i> 1 - <i>Euglypha rotunda</i>
155 LOR 07-06	Port Matha (Péninsule du Loranchet)	1 - <i>Apodera vas</i> 2 - <i>Apodera vas</i> 3 - <i>Arcella arenaria</i> 4 - <i>Arcella arenaria</i> 5 - <i>Apodera vas</i> 6 - <i>Apodera vas</i> 7 - <i>Pa daungiella lageniformis</i> 8 - <i>Apodera vas</i> 9 - <i>Apodera vas</i> 10 - <i>Argynnia dentistoma</i>
159 LOR 07-10	Port Matha (Péninsule du Loranchet)	1 - <i>Apodera vas</i> 2 - <i>Apodera vas</i> 3 - <i>Apodera vas</i> 4 - <i>Apodera vas</i> 5 - <i>Apodera vas</i> 6 - <i>Apodera vas</i> 7 - <i>Apodera vas</i> 8 - <i>Apodera vas</i> 9 - <i>Apodera vas</i> 10 - <i>Apodera vas</i> 11 - <i>Apodera vas</i> 12 - <i>Apodera vas</i> 13 - <i>Apodera vas</i> 14 - <i>Apodera vas</i> 15 - <i>Apodera vas</i> 16 - <i>Apodera vas</i> 17 - <i>Apodera vas</i> 18 - <i>Apodera vas</i> 19 - <i>Apodera vas</i> 20 - <i>Apodera vas</i> 21 - <i>Apodera vas</i> 22 - <i>Apodera vas</i> 23 - <i>Apodera vas</i> 24 - <i>Apodera vas</i> 25 - <i>Apodera vas</i> 26 - <i>Apodera vas</i> 27 - <i>Apodera vas</i>
162 GEO 01-03	Port Cenis (Presqu'île de la Société de Géographie)	1 - <i>Apodera vas</i> 2 - <i>Apodera vas</i> 3 - <i>Apodera vas</i> 4 - <i>Apodera vas</i> 5 - <i>Pa daungiella lageniformis</i> 6 - <i>Pa daungiella lageniformis</i> 7 - <i>Apodera vas</i> 8 - <i>Apodera vas</i> 9 - <i>Apodera vas</i> 10 - <i>Apodera vas</i> 11 - <i>Apodera vas</i> 12 - <i>Argynnia dentistoma</i> 13 - <i>Apodera vas</i> 14 - <i>Apodera vas</i> 15 - <i>Apodera vas</i> 16 - <i>Apodera vas</i> 17 - <i>Apodera vas</i> 18 - <i>Apodera vas</i> 19 - <i>Apodera vas</i> 20 - <i>Apodera vas</i> 21 - <i>Apodera vas</i> 22 - <i>Apodera vas</i> 23 - <i>Apodera vas</i> 24 - <i>Apodera vas</i> 25 - <i>Apodera vas</i> 26 - <i>Apodera vas</i> 27 - <i>Apodera vas</i>
166 GEO 01-07	Port Cenis (Presqu'île de la Société de Géographie)	1 - <i>Apodera vas</i> 2 - <i>Apodera vas</i> 3 - <i>Apodera vas</i> 4 - <i>Apodera vas</i> 5 - <i>Pa daungiella lageniformis</i> 6 - <i>Pa daungiella lageniformis</i> 7 - <i>Apodera vas</i> 8 - <i>Apodera vas</i> 9 - <i>Apodera vas</i> 10 - <i>Apodera vas</i> 11 - <i>Apodera vas</i> 12 - <i>Argynnia dentistoma</i> 13 - <i>Apodera vas</i> 14 - <i>Apodera vas</i> 15 - <i>Apodera vas</i> 16 - <i>Apodera vas</i> 17 - <i>Apodera vas</i>
167 GEO 01-08	Vallée du glacier de l'Alouette (Presqu'île de la Société de Géographie)	1 - <i>Apodera vas</i> 2 - <i>Apodera vas</i> 3 - <i>Apodera vas</i> 4 - <i>Apodera vas</i> 5 - <i>Apodera vas</i> 6 - <i>Apodera vas</i> 7 - <i>Apodera vas</i> 8 - <i>Apodera vas</i>
184 GEO 03-05	Vallée du glacier de l'Alouette (Presqu'île de la Société de Géographie)	1 - <i>Apodera vas</i> 2 - <i>Euglypha rotunda</i> 3 - <i>Euglypha rotunda</i> 4 - <i>Pa daungiella lageniformis</i> 5 - <i>Euglypha rotunda</i> 6 - <i>Pa daungiella lageniformis</i>

## **e. Traitement au laboratoire des Biologie des sols à Neuchâtel, Suisse**

Tous les essais sur les extractions d'ADN ont été réalisés au Laboratoire de Biodiversité du sol de Neuchâtel, sous la direction du professeur Edward Mitchell. Les analyses ont été réalisées sous les conseils d'Amandine Pillonel (technicienne), de Coralie (apprentie) et de Clément Duckert (doctorant). Un séjour d'un mois à Neuchâtel a été réalisé entre juin et juillet 2021 pour effectuer des essais.

## **f. Isolement des cellules d'amibes à thèque**

Dans un premier temps, les échantillons ont été décongelés pour pouvoir les étudier. La première phase a été d'isoler des amibes à thèque encore en vie au moment du prélèvement, car ce sont ces cellules qui contiennent potentiellement l'ADN la plus intacte possible. Elles se distinguent des autres amibes par l'observation au microscope de la cellule et des différents éléments la composant. Les amibes sont isolées à l'aide d'un microscope Leica DMI 3000 D à l'aide d'un pinceau fin. Elles sont prélevées par une micropipette de 10  $\mu\text{L}$  en tâchant d'éliminer le maximum de matériel autour (matière organique, champignons). Les individus isolés sont conservés individuellement dans 50  $\mu\text{L}$  de thiocyanate de guanidine dans un microtube de 0,5 mL. Cette substance est utilisée pour lyser des cellules pour en extraire l'ADN. S'ensuivent différentes étapes pour séparer les brins d'ADN, les hybrider et les agrandir.

## **g. Extraction de l'ADN**

Les tubes sont placés dans un bloc chauffant à 65°C pour une durée de 30min pour permettre de chauffer l'échantillon et de condenser l'ADN (Figure 9.2 ; A). Une fois le cycle de chauffe terminé, 50  $\mu\text{L}$  d'isopropanol (50  $\mu\text{L}$ ) sont ajoutés dans chaque tube pour permettre la précipitation de l'ADN. Les tubes sont mélangés délicatement (en retenant tous les tubes dans la main, les mettre tête en haut et tête en bas délicatement plusieurs fois) pour éviter de dénaturer l'ADN. Les tubes sont ensuite placés au congélateur toute une nuit. Le lendemain, les échantillons passent trois fois à la centrifugeuse (Figure 9.2 ; B). A chaque fois, le surnageant est éliminé et placé dans un bidon « déchet ». Après la première centrifugation, le culot est mélangé avec de l'éthanol à 70% et en recentrifugé. Après la seconde centrifugation, le culot est redilué dans de l'éthanol à 100%. Une dernière centrifugation est nécessaire pour éliminer l'éthanol et les tubes sont placés sous le flux laminaire le temps que les dernières gouttes d'éthanol s'évaporent.



Figure 9.2 - A : Bloc chauffant ; B : Centrifugeuse

## h. Analyses PCR

Les échantillons sont ensuite préparés en suivant un protocole pour la PCR (Polymerase Chain Reaction) ou réaction de polymérisation en chaîne. C'est une technique d'amplification enzymatique qui permet d'obtenir un grand nombre de fragments d'ADN de l'ordre du milliard après une succession d'étapes de chauffage des échantillons dans un thermocycleur (Figure 9.3, Tableau 9.2). Deux PCR successives sont réalisées pour amplifier au maximum le signal ADN. Le programme de PCR suivi est défini en fonction des familles des individus. Ici, c'est le protocole pour les Hyalospheniidae qui a été utilisé. Les cellules sont soumises à ces différentes étapes durant 35 cycles successifs.



Figure 9.3 - Thermocycleur

Tableau 9.2 - Étapes de la PCR au thermocycleur

Processus	T (°C)	Durée
Dénaturation	98°C	01:00
Dénaturation	98°C	00:15
Hybridation	45°C	00:30
Élongation	72°C	00:30
Cycles : <b>35x</b>		
Élongation	72°C	10:00
	10°C	infini

Pour réaliser la PCR, il faut dans un premier temps préparer un mélange réactionnel. Il contient de l'eau, le Buffer, du MgCl<sub>2</sub>, les primers Forward et Reverse, les dNTP (Désoxyribonucléotide triphosphate) et la Phusion. Ce sont les différents éléments qui vont dénaturer, hybrider et amplifier l'ADN. Les amorces (Primers) ont été sélectionnées de façon expérimentale. Elles doivent être complémentaires aux brins d'ADN attendus et orientés dans le bon sens de façon à permettre la synthèse d'ADN. Elles sont spécifiques et ciblent un gène en particuliers.

Le cycle de la PCR se découpe en trois étapes :

- La dénaturation : le chauffage à 98°C entraîne la séparation des deux brins d'ADN par la rupture des liaisons hydrogène.
- L'hybridation : l'abaissement des températures à 45°C et 72°C entraîne l'hybridation des amorces (Primers) sur les brins d'ADN. Ce sont de courts morceaux de séquences d'ADN conçus pour se lier à la séquence génétique spécifique. La température permet aux liaisons hydrogène de se reformer.
- L'élongation : la Phusion qui est une enzyme polymérase ajoutée dans le mélange complète la synthèse du brin d'ADN

Une fois les deux PCR réalisées, les tubes sont récupérés et utilisés pour l'étape suivante ou placés au frigo.

## **i. Lecture des résultats de la PCR**

Les résultats du bon fonctionnement des PCR sont contrôlés par électrophorèse sur gel d'agarose. Le gel d'agarose est préparé à partir d'agarose et de tampon TBE (Tris, Borate, EDTA) qui est un tampon de migration. Il est ensuite versé dans un moule spécifique avec la présence de peigne pour permettre de former des puits au séchage et ainsi y mettre les solutions préparées. Pour observer la migration des différents échantillons, une goutte de Midori green, une solution tampon est mélangée à chaque échantillon. Ensuite, le gel est placé dans la cuve d'électrophorèse et le programme est lancé. C'est une technique de séparation des acides nucléiques chargés négativement sous l'effet d'un champ électrique et permettent ainsi d'observer l'ADN amplifié. Lors de la migration, les bandes ADN se forment sur le gel à différents niveaux en fonction de la masse de la molécule.

Pour pouvoir observer ces bandes, le gel est placé dans un transilluminateur UV. La lumière UV révèle la migration grâce à la présence du Midori green.

## j. Paramètres des différentes séries analysées

Cinq séries d'analyses ont été réalisées sur les amibes à thèque de Kerguelen. Chaque série correspond à la réalisation de plusieurs expériences effectuées sur les mêmes individus, c'est-à-dire la succession de différentes PCR tout en changeant certains paramètres. Pour toutes les analyses, ce sont les amorces LCOI 1490 et HCOX qui ont été utilisés respectivement pour l'avant (Forward) et pour l'arrière (Reverse) pour la première PCR. Pour la seconde, ce sont les amorces LCOI 1490 (Forward) et HCOX R1190 (Reverse).

### 1. Paramètres de la série n°1

Dans cette série, ce sont 6 cellules (2 *Argynnia dentistoma* et 4 *Apodera vas*) de deux localités différentes qui ont été isolées et analysées (Figure 9.4). La première expérience a suivi le protocole de base. Le programme a été lancé avec 35 cycles (Tableau 9.3). Les expériences suivantes se portent uniquement à partir de dilution des échantillons de la PCR1. Pour la deuxième expérience, la PCR 1 a été diluée 20 fois. Pour la troisième expérience, la quantité de PCR1 prélevée a été 3 fois plus importante que pour l'expérience 2. La quatrième expérience est identique à la deuxième. Et la cinquième expérience a porté sur les échantillons de la PCR1 non diluée.

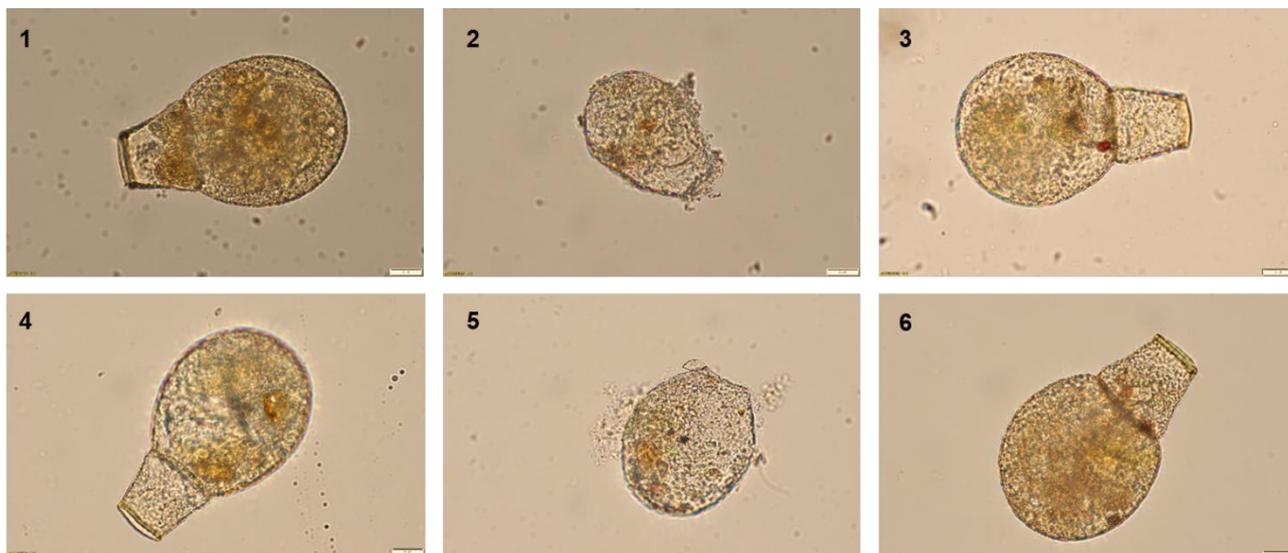


Figure 9.4 - Individus isolés et traités dans la première série d'expérience : 1, 3, 4 et 5 : *Apodera vas* ; 2 et 5 : *Argynnia dentistoma*

Tableau 9.3 - Paramètres utilisés pour les différentes expériences de la série 1

Série 1	Échantillons : 159 (2), 166 (4)		
Expérience 1	Dilution		10x
	Cycles		35
	PCR1	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1400
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
Primer Reverse		HCOX R1190	
Expérience 2	Dilution		20x
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
Expérience 3	Dilution		10x
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
	Remarques		Quantité d'ADN PCR 1 prélevée plus importante
Expérience 4	Dilution		10x
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
	Remarques		Identique à la PCR2 de la 1ère expérience
Expérience 5	Dilution		/
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
	Remarques		Echantillon PCR 1 concentré

## 2. Paramètres de la série n°2

Dans cette deuxième série, ce sont 6 cellules (1 *Padaungiella lageniformis* et 5 *Apodera vas*) de la presqu'île de la Société de Géographie et de la Vallée de Phonolite qui ont été isolées et analysées (Figure 9.5). Les expériences sont identiques aux quatre premières expériences de la série 1 (Tableau 9.4).

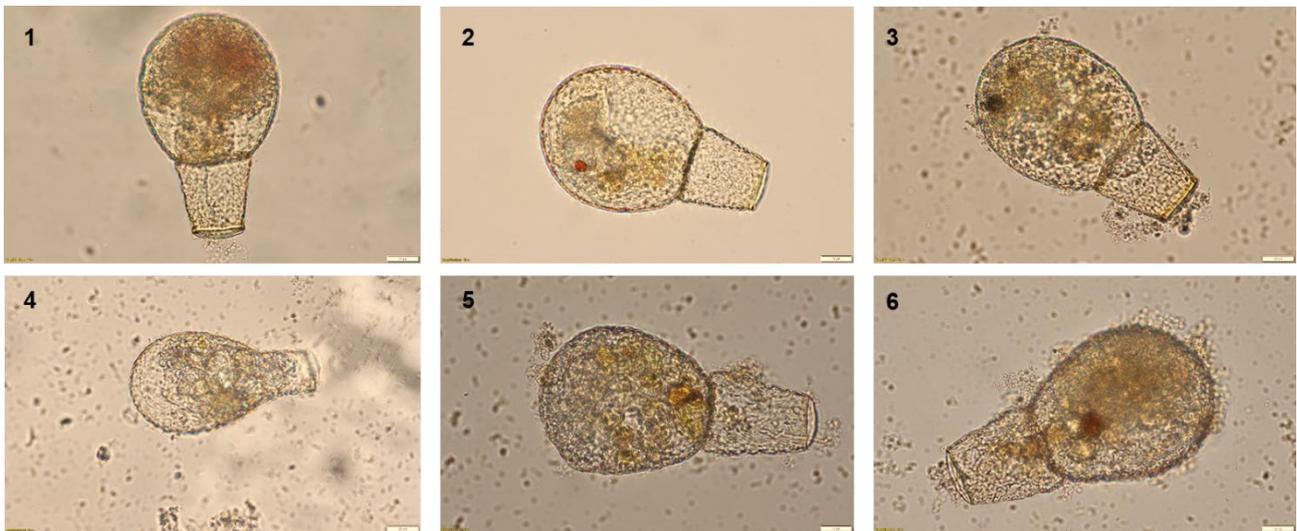


Figure 9.5 - Individus isolés et traités dans la seconde série d'expérience 1, 2, 3, 5 et 6 : Apodera vas ; 4 : Padaungiella lageniformis

Tableau 9.4 - Paramètres utilisés pour les différentes expériences de la série 2

Série 2	Echantillons : 166 (2), 184 (2), 196 (2)		
<b>Expérience 1</b>	Dilution		10x
	Cycles		35
	PCR1	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1400
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
Primer Reverse		HCOX R1190	
Expérience 2	Dilution		20x
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
<b>Expérience 3</b>	Dilution		10x
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
	Remarques		<b>Quantité d'ADN PCR 1 prélevée plus importante</b>
Expérience 4	Dilution		10x
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
	Remarques		Identique à la PCR2 de la 1ère expérience

### 3. Paramètres de la série n°3

Pour cette troisième série, ce sont 12 cellules d'Apodera vas provenant de la péninsule du Loranchet qui ont été isolées et analysées (Figure 9.6). Les cellules ont d'abord été pré-isolées puis elles ont été extraites dans la Guanidine par Clément Duckert, doctorant du laboratoire. La première expérience a suivi le protocole de base (Tableau 9.5). Pour la seconde expérience, les

tubes de la PCR1 ont été dilués 25 et 50 fois. Pour les troisièmes et quatrièmes expériences, les tubes de la PCR1 n'ont pas été dilués. La quantité prélevée de la PCR1 était plus importante pour la troisième expérience. Pour la cinquième expérience, ce sont les tubes de l'expérience 2 qui ont été réutilisés en ajoutant 5 cycles supplémentaires.

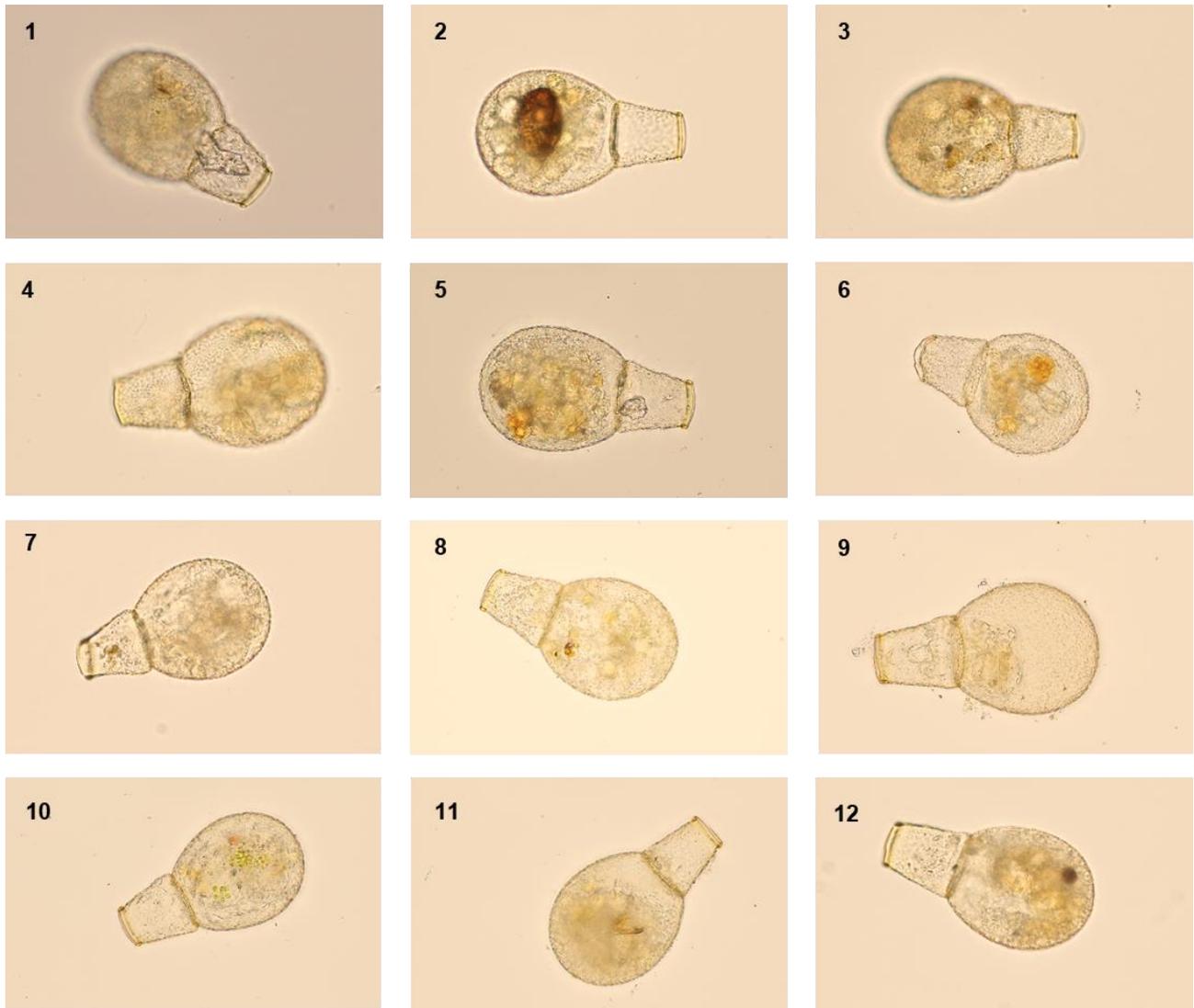


Figure 9.6 - Individus isolés et traités dans la troisième série d'expérience ; 1 à 12 : *Apodera vas*

Tableau 9.5 - Paramètres utilisés pour les différentes expériences de la série 3

Série 3	Echantillons : 162 (12)		
Expérience 1	Dilution		10x
	Cycles		35
	PCR1	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1400
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
Primer Reverse		HCOX R1190	
Expérience 2	Dilution		25x et 50x
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
Expérience 3	Dilution		PCR 1 non diluée
	Cycles		x35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
	Remarques		Quantité d'ADN PCR 1 prélevée plus importante
Expérience 4	Dilution		PCR 1 non diluée
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
Expérience 5	Dilution		/
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
	Remarques		Tubes expérience 2 + 5 cycles

#### 4. Paramètres de la série n°4

Pour cette quatrième série, ce sont 6 cellules d'*Apodera* vas provenant de la péninsule du Loranchet qui ont été isolées et analysées (Figure 9.7). La première expérience de cette série a été réalisée par Coralie Belgrano, apprentie du laboratoire. La première expérience a suivi le protocole de base (Tableau 9.6). Pour la seconde expérience, les tubes de la PCR1 ont été dilués 25 et 50 fois. Pour les troisièmes et quatrième expériences, les tubes de la PCR1 n'ont pas été dilués. La quantité prélevée de la PCR1 était plus importante pour la troisième expérience.

Pour la cinquième expérience, ce sont les tubes de l'expérience 2 qui ont été réutilisés en ajoutant 5 cycles supplémentaires.

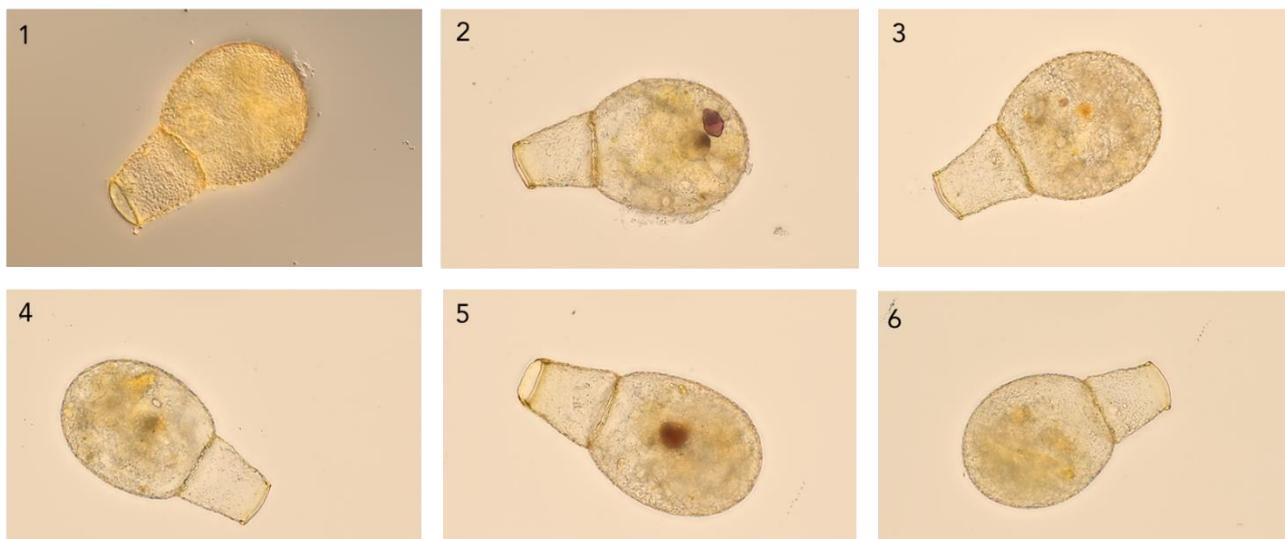


Figure 9.7 - - Individus isolés et traités dans la quatrième série d'expérience ; 1 à 6 : Apodera vas

Tableau 9.6 - Paramètres utilisés pour les différentes expériences de la série 4

Série 4	Echantillons : 162 (12)		
Expérience 1	Dilution		10x
	Cycles		35
	PCR1	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1400
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
Primer Reverse		HCOX R1190	
Expérience 2	Dilution		20x
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
Expérience 3	Dilution		PCR 1 non diluée
	Cycles		x35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
	Remarques		Quantité d'ADN PCR 1 prélevée plus importante
Expérience 4	Dilution		10x
	Cycles		35
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
	Remarques		Identique à la PCR2 de la 1ère expérience

## 5. Paramètres de la série n°5

Pour cette cinquième série, ce sont 8 cellules d'Apodera vas provenant de la presqu'île de la Société de Géographie et conservées dans de l'eau qui ont été isolées et analysées (Figure 9.8). La première expérience a suivi le protocole de base (Tableau 9.7). Pour la seconde et la troisième expérience, les PCR 1 ont été diluées 20 fois. Pour la quatrième expérience, la PCR 1

a été diluée 20 fois mais la quantité prélevée a été plus importante. Enfin, pour la cinquième expérience, la PCR 2 de la première expérience a été ré-effectuée.

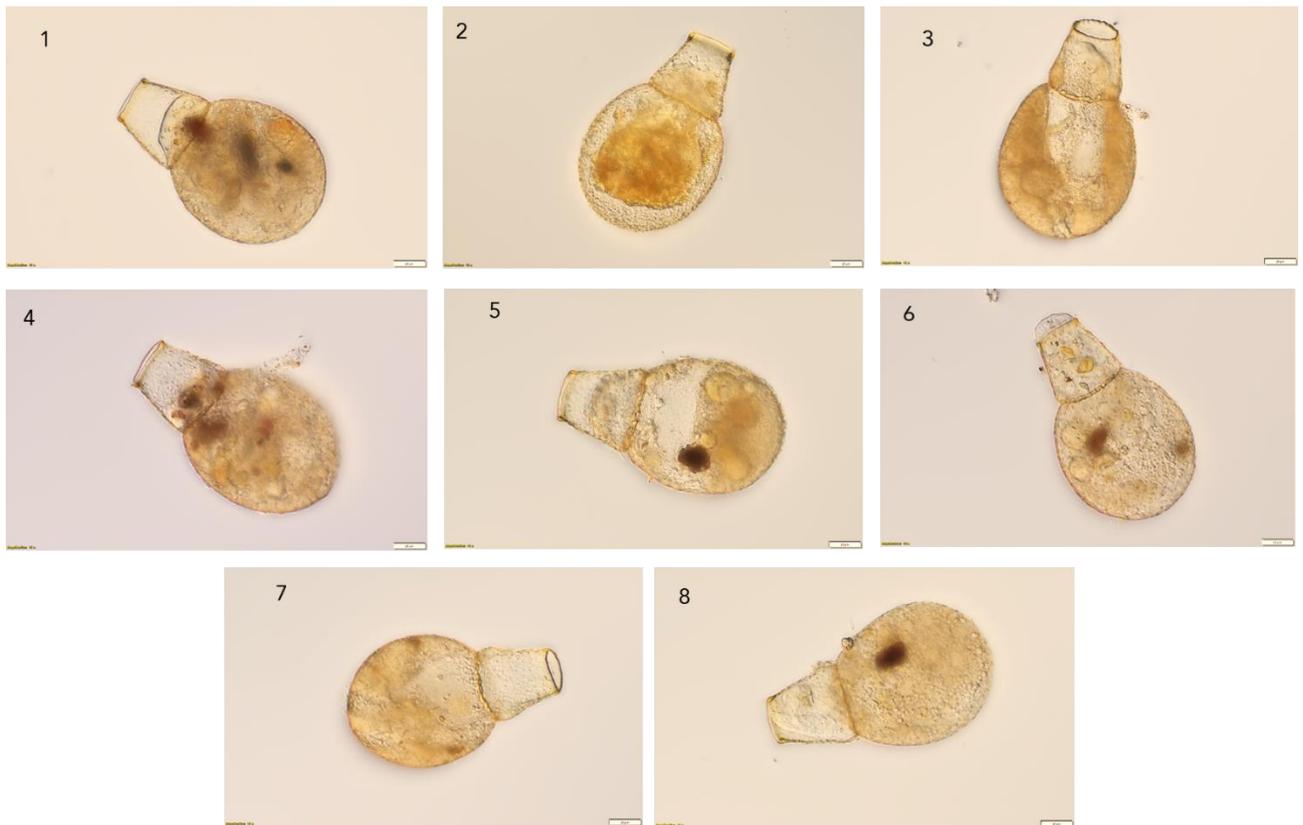


Figure 9.8 - Individus isolés et traités dans la cinquième série d'expérience ; 1 à 8 : *Apodera vas*

Tableau 9.7 - Paramètres utilisés pour les différentes expériences de la série 5

Série 5	Echantillons : 167 (8)		
<b>Expérience 1</b>	Dilution		<b>10x</b>
	Cycles		<b>35</b>
	PCR1	Primer Forward	<b>LCOI 1490</b>
		Primer Reverse	<b>HCOX R1400</b>
	Cycles		<b>35</b>
	PCR2	Primer Forward	<b>LCOI 1490</b>
Primer Reverse		<b>HCOX R1190</b>	
<b>Expérience 2</b>	Dilution		<b>20x</b>
	Cycles		<b>35</b>
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
<b>Expérience 3</b>	Dilution		<b>20x</b>
	Cycles		<b>35</b>
	PCR2	Primer Forward	<b>LCOI 1490</b>
		Primer Reverse	<b>HCOX R1190</b>
	Remarques		<b>2ème essai</b>
<b>Expérience 4</b>	Dilution		<b>20x</b>
	Cycles		<b>35</b>
	PCR2	Primer Forward	LCOI 1490
		Primer Reverse	HCOX R1190
	Remarques		<b>Quantité d'ADN PCR 1 prélevée plus importante</b>
<b>Expérience 5</b>	Dilution		<b>10x</b>
	Cycles		<b>35</b>
	PCR2	Primer Forward	<b>LCOI 1490</b>
		Primer Reverse	<b>HCOX R1190</b>
	Remarques		<b>Identique à la PCR2 de la 1ère expérience</b>

### C. Résultats : lecture des gels d'agarose au transilluminateur

Après la réalisation des analyses PCR, les migrations sur le gel d'agarose passé à l'électrophorèse ne montrent aucune trace d'ADN, à l'exception de la première expérience de la première série, où quelques traces apparaissent. Seules les photographies des gels de cette première série sont ainsi présentées ici (Figure 9.9). Cependant, ces traces sont aussi présentes dans le tube témoin.

L'intervention d'autres expérimentateurs, Clément Duckert et Coralie Belgrano, n'a pas non plus donné de résultats pour les séries 3 et 4. Les échantillons analysés dans la série n°5, préalablement conservés dans de l'eau, n'ont pas montré de résultats.

Série n°1

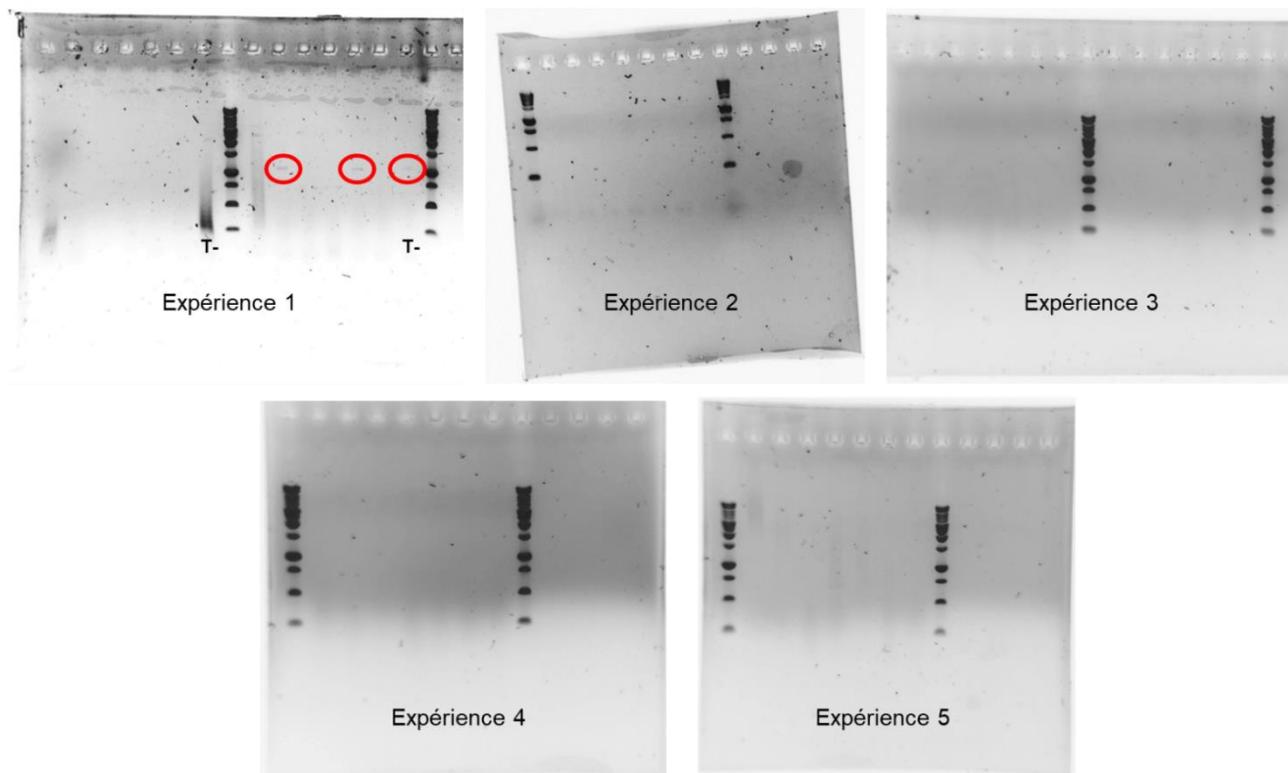


Figure 9.9 - Photographies des gels d'agarose passé au transilluminateur pour révéler la migration des différents échantillons. Les bandes de migration qui apparaissent correspondent à l'échelle « Ladder Bentouch 1 kb ». Les zones entourées en rouge correspondent aux échantillons probablement contaminés lors des expériences.

## D. Discussions et perspectives

Les observations ne montrent pas de résultats concluants sur la présence de bandes d'ADN sur les cellules d'amibes à thèque de Kerguelen. Plusieurs causes sont plausibles :

- La PCR est une technique d'analyse délicate et nécessite qu'il n'y ait aucune contamination. De nombreuses analyses peuvent ainsi être faussées ;
- Des erreurs dans les manipulations de biologie moléculaire ;
- Une mauvaise conservation des échantillons depuis Kerguelen ;
- Un problème de conservation de l'ADN avant le conditionnement.

### a. Facteurs de manipulations

Dans les échantillons de la première série, des bandes sont apparues sur le gel de la première expérience. Néanmoins, la présence de la bande dans le couloir de migration du témoin montre une probable contamination lors des manipulations. La moindre erreur peut

impacter lourdement les analyses en biologie moléculaire. Pour contrôler ce facteur de risque, plusieurs tests ont été réalisés. Pour éviter les éventuels biais dans les différentes manipulations en laboratoire, des tests ont été réalisés par plusieurs protagonistes sur les mêmes échantillons. Clément Duckert, doctorant, a isolé des cellules d'amibes à thèque en vérifiant bien si la cellule était visible et semblait contenir le matériel nucléaire dans la thèque. Coralie Belgrano, apprentie au laboratoire de biodiversité du Sol a quant à elle réalisé les PCR permettant de valider qu'il n'y a pas eu d'erreur dans le protocole et la manipulation des différents produits. C'est la seule hypothèse qui a pu être vérifiée en laboratoire.

## **b. Facteurs de conservation de l'ADN avant le conditionnement**

Sur le terrain, les échantillons ont été prélevés précautionneusement à l'aide de gants, de façon à limiter toute contamination extérieure des échantillons. Ces échantillons ont été le plus souvent conditionnés le soir-même du jour de prélèvement. Cependant, ce temps a été variable selon la localisation des échantillons. Pour les échantillons de Port-aux-Français, Val Studer et une partie de ceux d'Isthme bas, ils ont été conditionnés le soir même au laboratoire de Biomar. Pour les échantillons prélevés sur la péninsule du Loranchet et de la presqu'île de la Société de Géographie, ils ont également été conditionnés le soir même à bord du N/O *La Curieuse* bien que les conditions de travail soient plus difficiles. Certaines fois, les échantillons sont restés jusqu'à 3 jours hors sol et conservés dans un sachet plastique avant d'être conditionnés. Ce délai entre le moment de prélèvement et le conditionnement dans le *Lifeguard* a peut-être été trop long et n'a ainsi pas permis de fixer l'ADN.

## **c. Facteurs de conditionnement et d'acheminement des échantillons**

Les échantillons ont été conservés dans du *Lifeguard* pour fixer l'ADN des cellules. Ce liquide devrait normalement préserver l'expression génétique des amibes à thèque. Certaines études ont montré la présence de séquences d'ADN sur les amibes à thèque conservées dans du *Lifeguard* mais elles sont peu nombreuses (González-Miguéns et al., 2022; Hamard et al., 2021; Seppey, 2017)

## **d. Perspectives**

Amandine Pillonel revoie actuellement le protocole pour pouvoir prétendre à obtenir des résultats sur les échantillons de Kerguelen. D'autres tests pourraient également être mis en place pour tenter d'obtenir des brins d'ADN. Un test de l'ADN environnementale permettrait de voir s'il y a des signaux d'une ou plusieurs espèces. Les séquences obtenues seraient comparées

à une base de données déjà existante. L'idéal serait de pouvoir isoler les cellules concernées par les analyses ADN directement sur l'archipel de Kerguelen et de les conserver dans la Guanidine à -18°C jusqu'au retour en métropole. Cela permettrait de conserver l'ADN et la garder la plus fraîche et complète possible. De plus, les analyses de barcoding d'ADN sont très coûteuses en temps et en argent. Il faut affiner le protocole avant de lancer de nombreuses autres analyses.

De nouveaux prélèvements devraient être effectués durant les prochaines années en fixant directement l'ADN des amibes à thèque. Tout le matériel nécessaire serait embarqué jusqu'à Port-aux-Français pour isoler les cellules sur place et les placer directement dans des tubes de Guanidine pour amplifier ce signal s'il est présent. Ces nouveaux tests permettraient de répondre de façon plus précise aux différentes hypothèses émises.





## **Biodiversité des amibes à thèque et environnements de l'archipel de Kerguelen : caractérisation actuelle et évolution récente sous contrainte climatique**

Cette thèse a pour objectif de décrire la diversité actuelle des amibes à thèque sur l'archipel de Kerguelen en fonction du climat et du contexte environnemental et d'en comprendre l'évolution récente des 260 dernières années par une approche paléoenvironnementale couplant observations microscopiques, sédimentologie et géochimie. Situé au niveau du front polaire dans la zone subantarctique, l'archipel de Kerguelen est soumis à des conditions climatiques extrêmes de vent et de précipitations tout en étant préservé des impacts anthropiques directs. Il constitue en cela un environnement naturel idéal pour étudier l'impact des changements climatiques globaux sur l'environnement.

Deux campagnes scientifiques sur l'archipel de Kerguelen en 2019, puis en 2021 ont permis de récolter des échantillons de végétaux actuels (essentiellement de bryophytes et d'azorelles), des sols sous-jacents et des carottes de sols. Les échantillons étudiés ont été sélectionnés afin de refléter la diversité géographique et géologique de l'archipel, en termes de pluviométrie (contraste ouest-est), de nature sédimentaire (sol organique, sédiments alluviaux, etc.) et de contexte pétrographique (basaltes - phonolites). Les observations optiques des communautés d'amibes à thèque se développant dans les échantillons de végétaux (101 échantillons) ont permis de constituer une nouvelle base de données des amibes à thèque de l'archipel. Des analyses sédimentologiques et géochimiques (teneur en eau, analyses élémentaires et isotopiques, minéralogie) ont été réalisées en parallèle sur 485 échantillons de sols afin de caractériser les paramètres environnementaux.

Ce travail a ainsi permis de mettre à jour et de compléter la base de données de 1981 qui était de 50 espèces avec la description de 107 espèces d'amibes à thèque. Les analyses sédimentologiques des sols ont révélé des différences significatives en termes d'altération entre l'Ouest et l'Est de l'archipel, reflétant des régimes de précipitations contrastés. Cette tendance se retranscrit également dans les assemblages d'amibes à thèque dont la diversité, variable selon le type d'environnement, est bien plus importante à l'Ouest. Le couplage de ces différentes observations a permis de mettre en évidence les affinités écologiques de certaines espèces avec des environnements spécifiques, qui dépendent principalement de la teneur en eau du sédiment, du type d'environnement et de la végétation, permettant ainsi de définir des espèces indicatrices. L'utilisation de cette approche pour reconstituer les paléoenvironnements récents à partir des différentes carottes de sols a permis de mettre en évidence des évolutions locales de l'environnement, qui pourraient être attribuables au changement climatique récent. Cette étude démontre la pertinence des amibes à thèque non seulement comme indicateur environnemental mais également pour retracer l'évolution récente des conditions paléoenvironnementales sous contrainte climatique.

Mots clés : Changements environnementaux, Amibes à thèque, Kerguelen, Iles subantarctiques, Biodiversité, Climat

---

## **Biodiversity of testate amoebae and environment of Kerguelen archipelago: current characterization and recent evolution under climatic constraints**

The objective of this PhD is to describe the current diversity of testate amoebae on the Kerguelen archipelago depending on climate and environmental context and to understand the recent evolution of the last 260 years by a paleoenvironmental approach combining microscopic observations, sedimentology and geochemistry. Located at the polar front in the sub-Antarctic zone, the Kerguelen archipelago is subject to extreme wind and precipitation conditions while being preserved from direct anthropic impacts. This makes it an ideal natural environment to study the impact of global climate change on the environment.

Two scientific campaigns on the Kerguelen archipelago in 2019 and 2021 have allowed us to collect samples of current plants (mainly bryophytes and azorelles), underlying soils and soil cores. The samples studied were selected to reflect the geographical and geological diversity of the archipelago, in terms of rainfall (west-east contrast), sedimentary nature (organic soil, alluvial sediments, etc.) and petrographic context (basalts - phonolites). Optical observations of the testate amoebae communities growing in the plant samples (101 samples) have allowed us to build a new database of testate amoebae in the archipelago. Sedimentological and geochemical analyses (water content, elemental and isotopic analyses, mineralogy) were carried out in parallel on 485 soil samples in order to characterize the environmental parameters.

This work has allowed to update and complete the 1981 database of 50 species with the description of 107 species of testate amoebae. Sedimentological analyses of soils revealed significant differences in terms of weathering between the western and eastern parts of the archipelago, reflecting contrasting rainfall patterns. This trend is also reflected in the testate amoebae assemblages whose diversity, variable according to the type of environment, is much greater in the west. The coupling of these different observations has made it possible to highlight the ecological affinities of certain species with specific environments, which depend mainly on the water content of the sediment, the type of environment and the vegetation, thus allowing the definition of indicator species. The use of this approach to reconstruct recent paleoenvironments from the different soil cores has allowed us to highlight local changes in the environment, which could be attributable to recent climate change. This study demonstrates the relevance of testate amoebae not only as an environmental indicator but also for tracing the recent evolution of paleoenvironmental conditions under climatic constraints.

Keywords: Environmental changing, Testate amoebae, Kerguelen, Subantarctic islands, Biodiversity, Climate