HAL
open science

Quelles origines à l'asylvatisme des îles volcaniques australes Crozet et Saint-Paul (Terres Australes et Antarctiques Françaises, océan Indien) ?

Sébastien Larrue, Julien Chadeyron, Frédéric Faucon

▶ **To cite this version:**

Sébastien Larrue, Julien Chadeyron, Frédéric Faucon. Quelles origines à l'asylvatisme des îles volcaniques australes Crozet et Saint-Paul (Terres Australes et Antarctiques Françaises, océan Indien) ?. Cybergeo : Revue européenne de géographie / European journal of geography, 2018, 10.4000/cybergeo.28917 . hal-01925795

HAL Id: hal-01925795

https://hal.science/hal-01925795

Submitted on 17 Nov 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.

Cybergeo : European Journal of Geography
Environnement, Nature, Paysage | 2018

Quelles origines à l'asylvatisme des îles volcaniques australes Crozet et Saint-Paul (Terres Australes et Antarctiques Françaises, océan Indien) ?

How to explain naturally treeless islands of Crozet and Saint-Paul (French Southern and Antarctic Lands, Indian Ocean)?

如何解释圣保罗（Saint-Paul）和克罗泽特（Crozet）（南半球和法署南极地区，印度洋）的自然无树岛屿？

Sébastien Larrue, Julien Chadeyron et Frédéric Faucon

Édition électronique
URL : http://journals.openedition.org/cybergeo/28917
DOI : 10.4000/cybergeo.28917
ISSN : 1278-3366

Éditeur
UMR 8504 Géographie-cités

Ce document vous est offert par Centre national de la recherche scientifique (CNRS)

Référence électronique
Sébastien Larrue, Julien Chadeyron et Frédéric Faucon, « Quelles origines à l'asylvatisme des îles volcaniques australes Crozet et Saint-Paul (Terres Australes et Antarctiques Françaises, océan Indien) ? », *Cybergeo : European Journal of Geography* [En ligne], Environnement, Nature, Paysage, document 842, mis en ligne le 19 janvier 2018, consulté le 18 mars 2019. URL : http://journals.openedition.org/cybergeo/28917 ; DOI : 10.4000/cybergeo.28917

Ce document a été généré automatiquement le 18 mars 2019.

© CNRS-UMR Géographie-cités 8504

Quelles origines à l'asylvatisme des îles volcaniques australes Crozet et Saint-Paul (Terres Australes et Antarctiques Françaises, océan Indien) ?

How to explain naturally treeless islands of Crozet and Saint-Paul (French Southern and Antarctic Lands, Indian Ocean)?

Sébastien Larrue, Julien Chadeyron et Frédéric Faucon

Remerciements
Nous remercions David Renault (ECOBIO UMR 6553, Rennes) pour les quelques échanges sur la question du Phylica lors du colloque Sfécologie (Marseille, 24-28 octobre 2016) et Jean-François Butaud (Botaniste, Polynésie française) pour ses rapports et informations. Enfin, nous tenons à remercier les deux rapporteurs anonymes dont les corrections et commentaires ont contribué à améliorer la qualité scientifique de cet article.

Introduction

1 L'archipel des Crozet (district de l'archipel des Crozet) et l'île de Saint-Paul (district des îles Saint-Paul et Nouvelle-Amsterdam) appartiennent au territoire des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Situées à plus de 2200 km du plus proche continent, ces îles volcaniques du sud de l'océan Indien sont parmi les plus isolées au monde (PNUE 2001). La flore vasculaire autochtone[1] des îles Crozet et Saint-Paul est extrêmement pauvre. L'île Saint-Paul ne compte pas plus de 19 plantes vasculaires autochtones (Gargominy, 2003). Parmi les îles Crozet, cette flore varie de 12 espèces sur l'île des Apôtres à 22 espèces sur l'île de la Possession (Carcaillet, 1993). La flore est souvent

représentée par des ptéridophytes et quelques angiospermes vivaces mais aucun ligneux[2] autochtone n'a été trouvé sur ces îles pour la période actuelle.

De quand date l'asylvatisme de ces îles ?

2 Des travaux portant sur les analyses polliniques réalisées dans les tourbières de la Possession (îles Crozet) montrent qu'il n'existe aucun ligneux sur ces îles depuis au moins 4570 ± 130 ans BP (Roche-Bellair, 1973). Des résultats similaires ont été obtenus en utilisant des macro-restes végétaux, les auteurs ne mentionnant aucune trace d'arbre ou d'arbuste sur l'île de la Possession depuis 5670 ± 74 ans BP (Van Der Putten *et al.,* 2008). Ces résultats montrent clairement que l'asylvatisme des îles Crozet n'a aucune origine humaine, l'absence de ligneux y étant bien antérieure aux premières navigations maritimes et contacts humains.

3 À notre connaissance, il n'existe pas de données polliniques pour l'île de Saint-Paul. Par conséquent et à ce stade, nous ne pouvons écarter la possibilité d'une origine récente à l'asylvatisme de cette île. Ce point sera examiné ultérieurement en méthodologie et discussion.

4 Les vents violents et réguliers qui balaient d'ouest en est les îles Crozet, tout comme l'ensemble des latitudes australes autour de 40° sud, sont un élément structurant la répartition des communautés végétales ; ces vents pourraient donc aussi jouer un rôle dans l'absence des arbres (Gargominy, 2003). Cependant, les îles Auckland, l'île des Antipodes, les Snarses ou encore l'île Campbell, situées sous les vents d'ouest circumpolaires des 50ème hurlants, possèdent toutes des espèces ligneuses indigènes (Johnson et Campbell, 1975 ; Malcolm et Dingwall, 1985 ; Godley, 1989 ; Ewans et Lake, 2011).

Le contexte insulaire

5 Outre les vents, il existe en fait de nombreux facteurs pouvant infléchir la richesse spécifique[3] de la flore insulaire autochtone et en ce sens le nombre d'espèces ligneuses. L'insularité impose, à divers degrés, une rupture avec le continent et un isolement physique par une surface océanique. L'océan représente ainsi un obstacle pour de nombreuses espèces végétales dont les graines et propagules n'ont pas la capacité à traverser cette barrière liquide depuis les continents (Carlquist, 1974). Le nombre d'espèces atteignant les petites îles volcaniques décroît en général avec l'augmentation des distances séparant ces îles des continents (McArthur et Wilson, 1967 ; Dahl, 1984). La flore insulaire autochtone dérive ainsi d'un petit nombre de colonisateurs (Herben, 2005) s'illustrant tout particulièrement par une "disharmonie taxonomique", *i.e.* les taxons dont les graines ne peuvent être dispersées par les oiseaux, les vents ou les courants marins sont sous-représentés sur les petites îles isolées par rapport aux taxons dont les spores et graines sont transportées plus facilement sur de grandes distances (*e.g.* Florence, 1997 ; Meyer, 2004 ; Gillespie *et al.*, 2008a,b). Ainsi, la distance des îles au continent est souvent un facteur important influençant le nombre d'espèces végétales autochtones comptabilisées sur les îles, tout comme les capacités de dispersion des taxons (Daehler, 2006). Parmi les facteurs influençant la richesse spécifique autochtone, l'altitude des îles ou l'index d'isolement géographique sont souvent des facteurs significatifs (*e.g.* Preston, 1962 ; Diamond, 1975 ; Paulay, 1994 ; Rosenzweig, 1995 ;

Ackerman *et al.*, 2007). Dans l'archipel des Galapagos, Hamilton *et al.* (1963) et Johnson et Raven (1973) ont montré que la diversité végétale était liée à l'altitude des îles. Dans ses travaux sur les îles des côtes nord-est de l'Australie, Buckley (1985) arrive aux mêmes conclusions, il en va de même pour McMaster (2005) et ses recherches sur les *West Indies*. De nombreux travaux montrent également que la superficie des îles est un facteur essentiel afin d'expliquer la richesse spécifique. Les raisons qui fondent cette relation sont encore débattues (*e.g.* Turner et Tjørve, 2005 ; Kreft *et al.*, 2008 ; Triantis *et al.*, 2015), elles ont tour à tour fait l'objet d'explications plus ou moins élaborées. Parmi ces explications, Simberloff (1976) suggérait un simple effet de taille par lequel une superficie limitée ne pouvait accueillir qu'un nombre limité d'espèces. D'autres auteurs ont montré que la diversité des habitats était corrélée à la superficie des îles (*e.g.* Connor et McCoy, 1979 ; Triantis *et al.*, 2003), laquelle diversité présentait des relations statistiques avec la richesse spécifique sur les îles (*e.g.* Deshaye et Morisset, 1988 ; Ricklefs et Lovette, 1999). Enfin, la théorie dite "de l'équilibre" au sein de laquelle le taux d'immigration et d'extinction des espèces diffère en fonction de la superficie de l'île et de sa distance au continent a été la plus utilisée afin d'expliquer les variations de la richesse spécifique (MacArthur et Wilson, 1967 ; Whittaker et Fernández-Palacios, 2007). Néanmoins, l'effet de la distance île-continent sur la richesse spécifique peut être atténué ou contrebalancé par d'autres effets, et notamment la proximité d'une île de superficie équivalente ou supérieure jouant le rôle de marchepied (*stepping-stone island*) pour la redistribution des spores, graines et propagules vers des îles périphériques (Weigelt et Kreft, 2013 ; Larrue 2014 ; Larrue *et al.* 2015). Enfin, les températures et précipitations influencent aussi le nombre d'espèces végétales sur les îles (Field *et al.*, 2008). En fait, le nombre de plantes vasculaires résulte en partie de la combinaison, à différentes échelles, de ces principaux paramètres abiotiques (Kalmar et Currie 2006 ; Triantis *et al.*, 2006, 2015) et ces facteurs sont aussi ceux permettant de définir ce que nous appelons ici un "contexte insulaire"[4].

6 Aussi, l'absence de ligneux sur les îles Crozet et Saint-Paul tiendrait-elle à des températures trop basses, des précipitations peu abondantes, de faibles superficie et altitude, ou encore un éloignement trop important des îles aux continents ? Ces îles australes présentent-elles un "contexte insulaire particulier" pouvant expliquer l'absence d'arbre et arbuste ou, à l'exemple de nombreux milieux, l'Homme[5] est-il responsable de l'asylvatisme de ces îles ? Cet article propose ainsi d'examiner différentes options permettant d'expliquer l'absence de ligneux sur ces îles subantarctiques.

Méthodologie

Examiner le contexte insulaire et la présence ou non des ligneux

7 Nous proposons d'examiner le contexte insulaire à travers huit facteurs géographiques pouvant influencer la richesse spécifique végétale et en ce sens le nombre d'espèces ligneuses sur ces îles subantarctiques. Ces facteurs sont : 1) l'altitude maximale de l'île, 2) sa superficie, 3) la température annuelle moyenne, 4) les précipitations annuelles, 5) la distance au continent le plus proche[6], 6) la distance à une île de superficie équivalente ou supérieure, 7) l'index d'isolement, et 8) la distance à l'Antarctique[7]. Nous avons ensuite comparé le contexte insulaire des îles Crozet et Saint-Paul à vingt autres îles australes "témoins" possédant ou non des ligneux.

Source des données géographiques et botaniques

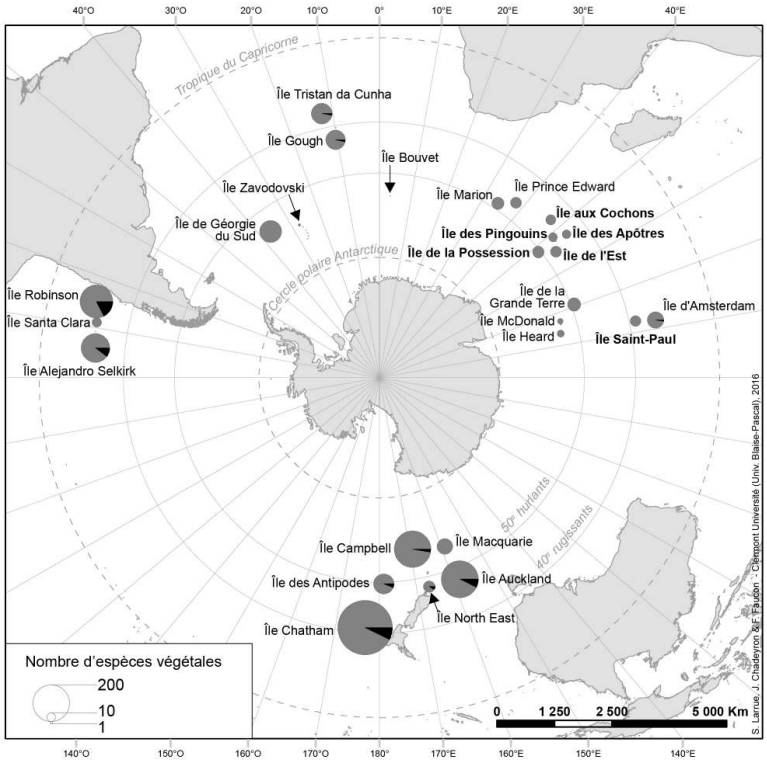
8 Les données géographiques utilisées afin de définir le contexte insulaire sont issues des bases de données suivantes. La superficie des îles ainsi que leur altitude sont issues de la base de données du Programme des Nations Unis pour l'Environnement (PNUE, www.unep.ch/islands) tandis que les températures et précipitations ont été extraites des données climatiques de l'Administration Nationale Océanique et Atmosphérique (période 1961-1990)[8]. Les distances entre les îles et les continents ont été mesurées suivant le plus court chemin orthodromique avec le logiciel Google Earth. Seules les distances au continent Antarctique dont la bordure n'est pas clairement identifiable sur les images GoogleEarth ont été mesurées en utilisant la projection *South Pole Azimuthale Equidistant* et le Système d'Information Géographique ArcGIS (version 10.2). Les limites du continent Antarctique proviennent des données cartographiques du *Global Self-consistent, Hierarchical, High-resolution Geography Database* (GSHHS, www.soest.hawaii.edu/pwessel/gshhg).

9 L'indice d'isolement du PNUE, le plus fréquemment utilisé pour estimer l'isolement géographique insulaire (*e.g.* Gillespie *et al.*, 2008a), s'exprime par :

$$I_i = (\sqrt{d_i} + \sqrt{d_a} + \sqrt{d_c}),$$

où d_i est la distance à l'île la plus proche de taille équivalente ou supérieure, d_a la distance à l'archipel le plus proche et d_c la distance à la terre continentale la plus proche (*i.e.* Amérique du Sud, Australie, ou Afrique du Sud dans cet article). Les flores vasculaires indigènes et endémiques ont été compilées essentiellement à partir de Skottsberg (1922, 1953), Johnson et Campbell (1975), Malcolm et Dingwall (1985), Godley (1989), Carcaillet (1993), Gargominy (2003), Danton *et al.* (2006), Lange (de) *et al.* (2011), et Ewans et Lake (2011). Pour chaque île, nous avons extrait de la flore vasculaire autochtone les phanérophytes (y compris les méso et nanophanérophytes constituant les *shrub* des anglo-saxons) et avons reporté leur nombre sous l'appellation espèces ligneuses (Fig. 1).

Figure 1 : Richesse spécifique de la flore vasculaire autochtone (cercle gris) et des espèces ligneuses (partie noire) sur 26 îles australes des océans Atlantique, Indien, et Pacifique. ***Native species richness of vascular flora (gray circle) and woody species (black part) on 26 austral islands of Atlantic, Indian, and Pacific Ocean.***



Analyse statistique du contexte insulaire

10 Le contexte insulaire a été caractérisé par la combinaison sous Analyse en Composante Principale (analyse multivariée ACP, XLStat® v. 2009) des huit facteurs abiotiques et spatiaux précités pour l'ensemble des îles représentées sur la Figure 1 (n=26). Nous avons observé les distances concernant la position des îles Crozet et Saint-Paul sur le graphique de l'ACP (*i.e.* au centre vs. en périphérie) permettant ainsi de définir le caractère atypique ou non de l'insularité pour ces îles. Par ailleurs, l'île témoin la plus proche des coordonnées factorielles des îles Crozet et de Saint-Paul a été relevée.

11 Le test de corrélation de Spearman (PAST® v. 3.10) a été utilisé afin d'examiner les relations statistiques entre la flore vasculaire et les facteurs abiotiques et spatiaux des îles. Enfin, parmi les facteurs étudiés, nous avons isolé celui qui expliquait le plus fortement la variance du nombre d'espèces végétales ligneuses sur les îles (régression de type "*stepwise*", XLStat® v. 2009).

Approche géohistorique complémentaire pour l'île Saint-Paul

12 Concernant l'asylvatisme de Saint-Paul, il n'existe pas de travaux publiés portant sur des analyses polliniques permettant un recul de quelques millénaires. Nous nous sommes donc tournés vers les récits des navigateurs issus des circumnavigations décrivant pour la première fois l'île Saint-Paul au 17ème siècle. Cette approche qualitative n'a d'autres objectifs que de témoigner de la présence ou non d'arbres ou d'arbustes sur l'île au

moment des premières découvertes. Pour cela, trois principaux textes anciens parmi les plus détaillés pour Saint-Paul ont été utilisés. La publication du récit de voyage de l'équipage du navire *'t Wapen van Delft* en 1626, le journal du Gouverneur Général Anthony van Diemen[9] en 1633, puis de Willem de Vlamingh (1696-1697) publié par Schilder (1985) qui représente la plus riche des contributions sur Saint-Paul.

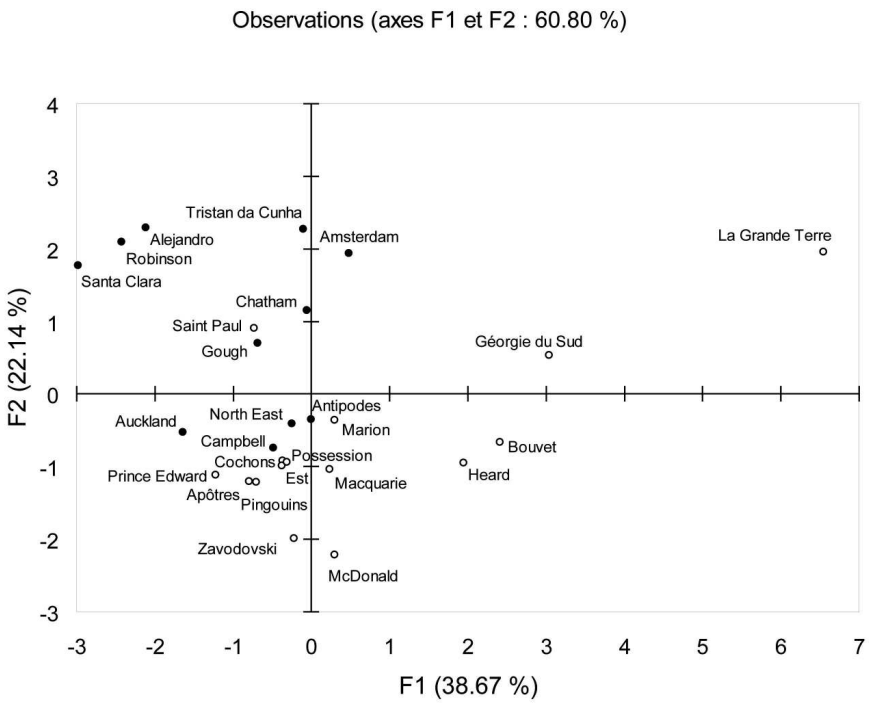
Résultats

Résultats de l'Analyse en Composante Principale (ACP)

13 Les axes factoriels F1 et F2 permettent d'expliquer 60,8% de l'inertie totale de l'échantillon. L'axe F1 est porté par l'index d'isolement (23,8%), la distance à une île de superficie équivalente ou supérieure (21%), et la superficie des îles (18,7%) tandis que l'axe F2 est tiré par la température (38,8%) et la distance à l'Antarctique (33,7%)[10]. Les distances entre les îles représentées sur les axes factoriels de l'ACP traduisent des contextes insulaires variables, notamment pour La Grande Terre (Kerguelen) dont le contexte insulaire est le plus atypique de l'échantillon. Cependant, les îles Crozet et Saint-Paul n'occupent pas de position extrême sur l'ACP mais se situent parmi les quelques îles témoins. En outre, le graphique de l'ACP place les îles Crozet au sein du groupe d'îles dépourvu d'arbre. L'île Saint-Paul se situe clairement dans un contexte insulaire proche de celui de nombreuses îles possédant des espèces ligneuses. N'ayant aucun arbre, Saint-Paul y fait figure d'exception.

14 S'appuyant sur le résultat graphique de l'ACP et au regard des facteurs sélectionnés, le contexte insulaire des îles Crozet et Saint-Paul ne présente donc pas de situation atypique.

Figure 2 : Analyse multivariée (ACP) réalisée avec 8 paramètres abiotiques et spatiaux montrant la position des îles Crozet et Saint-Paul parmi 26 îles australes possédant des ligneux (cercles noirs) ou non (cercles blancs). ***Distribution of the 26 austral islands surveyed with Principal Component Analysis (PCA). PCA included 8 abiotic and spatial factors. Black circle refers to the island with woody species while white circle refers to the treeless islands.***



Facteurs influençant le nombre de ligneux sur les îles subantarctiques

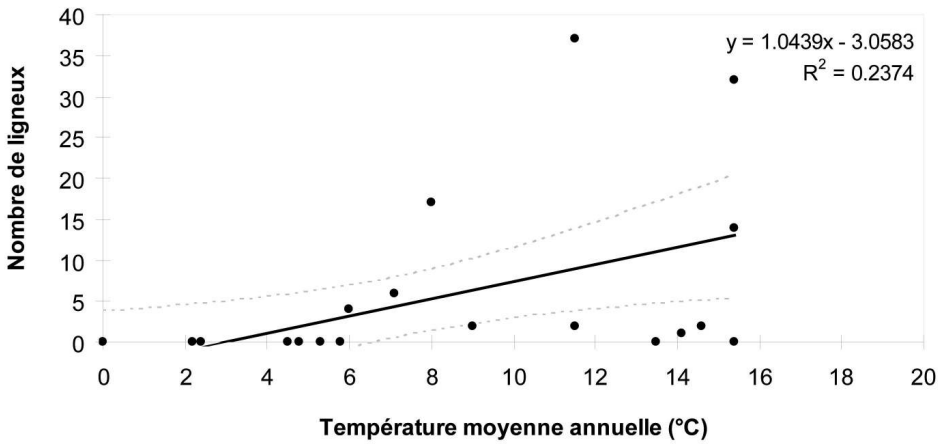
15 La matrice de corrélation de Spearman montre que la flore vasculaire des îles est corrélée positivement à la superficie (R^2 = 0.271, P < 0.01) et aux températures (R^2 = 0.333, P < 0.01) des îles (Tableau 1). Aucune relation statistique n'apparaît avec les autres facteurs. Au sein de cette flore, la richesse spécifique des espèces ligneuses est associée à la température (R^2 = 0.445, P < 0.01) et à la distance à l'Antarctique (R^2 = 0.262, P < 0.01 ; Tableau 1). Ces deux derniers facteurs ont donc une influence sur le nombre de ligneux des îles subantarctiques. Cependant et parmi les facteurs testés, seule la température explique significativement la variance de la richesse spécifique ligneuse (Fig. 3).

Tableau 1 : Résultat du test de corrélation de Spearman R² (*Seuil alpha = 0.01*) entre la richesse spécifique vasculaire et huit facteurs abiotiques et spatiaux (n=26 îles australes). *Relationships of vascular species richness and eight abiotic and spatial factors tested with Spearman's rank correlation R² (alpha = 0.01) on 26 austral islands.*

Facteurs géographiques	Superficie (km²)	Altitude maximale (m)	Temperature moyenne (°C)	Précipitations (mm)	Distance au continent (km)	Distance à une ile de taille≥(km)	Distance à l'Antarctique (km)	Index d'isolement (UNEP)
Flore vasculaire	**0.271 (0.007)***	*ns*	**0.333 (0.002)***	*ns*	*ns*	*ns*	*ns*	*ns*
Espèces ligneuses	*ns*	*ns*	**0.445 (0.000)***	*ns*	*ns*	*ns*	**0.262 (0.008)***	*ns*

()* valeur exacte de *P* ; *ns* = non significatif

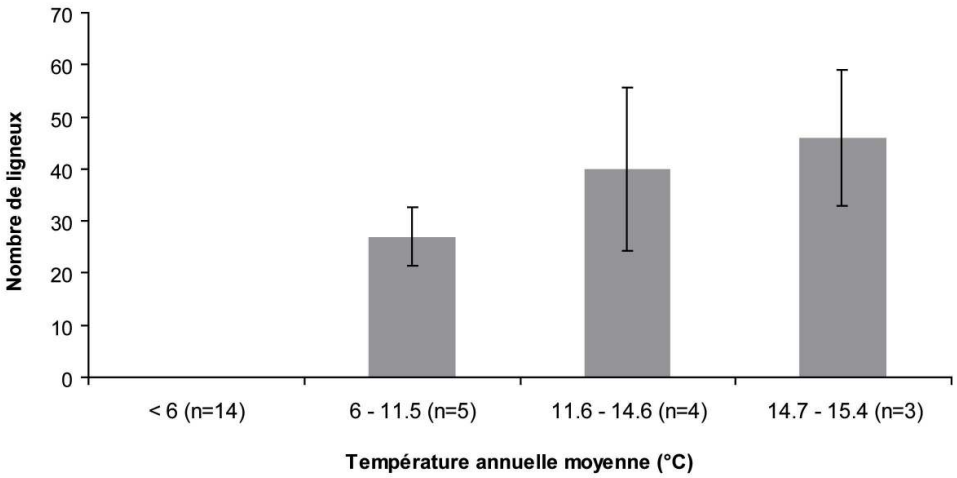
Figure 3 : Relation entre la richesse spécifique ligneuse et les températures (régression modèle *stepwise* : R² = 0.237, *P* = 0.014) sur 26 îles australes. *Relationships between woody species richness and temperature tested with stepwise regression (R² = 0.237, P = 0.014) on 26 austral islands.*



Des températures trop basses sur les îles Crozet

16 Parmi les îles étudiées, la figure 4 suggère l'apparition des premiers ligneux autour de 6° C. Ce résultat est similaire à celui de Given et Hnatiuk (1995) qui considèrent qu'il existe une limite sud de l'arbre (*southern treeless line*) autour de 5°C de température moyenne annuelle pour les îles subantarctiques de Nouvelle-Zélande et l'île Macquarie.

Figure 4 : Températures moyennes annuelles et nombre de ligneux autochtones sur 26 îles australes (les barres d'erreur correspondent à l'écart type). ***Mean daily temperature and number of native woody plants on 26 Southern islands (Error bars refer to standard deviation).***



Le cas de Saint-Paul

17 A l'exemple de l'île d'Amsterdam située à moins de 100 km et d'après les résultats de l'ACP ainsi que le seuil de température à 6°C, l'île de Saint-Paul "devrait" posséder des arbres... Saint-Paul fût découverte en même temps que l'île d'Amsterdam au 16ème siècle[11]. En 1626 l'équipage du navire *'t Wapen van Delft*, cherchant à débarquer sur l'île, est le premier à fournir une description de Saint-Paul (Schilder, 1985). L'auteur fait état de quelques arbustes sur le versant nord de l'île : "*some scrub on the north side*." (Schilder, 1985, p. 41). En 1633, une illustration du journal du Gouverneur Général Anthony van Diemen[12] reproduite dans l'ouvrage de Schilder (1985, illustration 15) présente un profil de l'île sur lequel figurent aussi quelques arbustes. Au moment des premiers contacts humains de 1626 et 1633, "au moins" une espèce ligneuse était présente sur Saint-Paul. Willem de Vlamingh est le premier à débarquer sur Saint-Paul en 1696 (Schilder, 1985). Environ 63 ans après les observations de van Diemen, de Vlamingh ne mentionne aucune existence d'arbre ou arbuste.

Discussion

De l'asylvatisme des Crozet

18 L'absence d'arbre aux îles Crozet serait donc liée aux températures légèrement trop basses, situées autour de 5°C. Cependant, le climat des îles subantarctiques a connu des périodes plus chaudes que l'actuel surtout entre 3790 et 2750 ans BP, puis de nouveau entre 1670 et 710 ans BP (*e.g.* Strother *et al.*, 2015) sans pour autant que ne s'opère une colonisation par les ligneux. Par ailleurs, le même constat est fait aux îles Kerguelen (Bellair, 1970 ; Young et Schofield, 1973), Prince Edward (Yeloff *et al.*, 2007), ou encore en Géorgie du Sud où l'on ne retrouve pas de reste ligneux de 9520 ± 80 ans BP à nos jours (Van Der Putten *et al.*, 2004, 2011). A contrario, Strother *et al.* (2015) montrent la présence de pollens issus d'espèces arborées telles que *Nothofagus*, *Podocarpus* et *Ephedra* en Géorgie

du Sud entre 2210 et 1670 ans BP et juste après 710 ans BP, soit durant des périodes légèrement plus froides que l'actuel. D'après les auteurs, ces pollens ne résultent pas d'individus *in situ* mais auraient été amenés d'Amérique du Sud lors d'épisodes climatiques caractérisés par un renforcement des vents d'ouest. Truswell *et al.* (2005) ont utilisé la palynologie afin de caractériser la paléo-flore de l'île Heard (archipel de Heard-et-MacDonald) il y a 5 millions d'années, *i.e.* soit bien avant les grandes glaciations du Quaternaire. La végétation était alors dominée par les fougères de la famille des Dicksoniaceae[13] (42,5%) mais ces taxons ont aujourd'hui disparu de l'île Heard. Il est intéressant de noter que les auteurs trouvent notamment de petites quantités de pollens issus de deux genres ligneux : *Nothofagus* et *Podocarpus/Prumnopitys* (1,5%) qu'ils associent à des advections extérieures et non à des individus présents sur l'île bien avant les glaciations du Quaternaire. Ce transport des pollens à grande distance avait d'ailleurs conduit Van Der Putten *et al.* (2012) à s'interroger sur la validité de la palynologie afin de caractériser les paléoclimats des îles subantarctiques.

Les capacités de dispersion des taxons

19 En contexte insulaire océanique, une modification des températures ou des précipitations donneront un changement d'abondance au sein des espèces déjà présentes mais n'entraîneront pas forcément le recrutement de nouveaux arrivants si les vecteurs ou les capacités de dispersion des espèces continentales restent inchangés. Cela se vérifie sur les îles subantarctiques où les variations climatiques des derniers millénaires ont entraîné des modifications des ratios des spores de bryophytes et ptéridophytes ainsi que des pollens d'angiospermes sans que l'on ne constate l'arrivée de nouvelles espèces végétales sur ces îles (*e.g.* Bellair, 1970 ; Roche-Bellair, 1973 ; Barrow, 1976 ; Schalke et Van Zinderen Bakker, 1967 ; Selkirk *et al.*, 1983 ; Strother *et al.*, 2014).

20 Outre les températures qui conditionnent certes les capacités de germination et le développement physiologique des plantes (Chen *et al.*, 1999 ; Richardson *et al.*, 2000 ; Baskin et Baskin, 2014), la condition première pour la colonisation végétale des îles nous semble correspondre à l'arrivée effective des graines et autres propagules. Cette posture participe du "syndrome insulaire" qui illustre, indépendamment de toutes considérations climatiques, que les flores des îles isolées connaissent souvent un déséquilibre taxonomique avec une surreprésentation des ptéridophytes et bryophytes dont les spores traversent aisément le filtre océanique en comparaison aux végétaux supérieurs dont les graines sont plus difficilement transportables sur de grandes distances par les vents ou les oiseaux (Carlquist, 1974 ; Lonsdale, 1999 ; Florence, 2007). Enfin, l'absence sur les îles de mycorhizes symbiotiques nécessaires au développement de certaines espèces ligneuses pourrait aussi expliquer ce déséquilibre (de Lange *et al.*, 2011).

21 Aussi, avons-nous tendance à attribuer cette absence de ligneux sur l'archipel des Crozet à des températures relativement basses (expliquant 23,7% de la variance, Fig. 3), mais aussi et surtout à une probable incapacité des graines des taxons ligneux et/ou des mycorhizes propre à ces latitudes australes d'atteindre ces îles depuis les continents ou d'autres îles sources.

22 La présence d'une seule et unique espèce ligneuse indigène sur l'île volcanique d'Amsterdam bénéficiant pourtant d'une température moyenne de 14°C et d'un total de précipitations de 1800 mm/an, semble accréditer cette position.

L'arbuste *Phylica arborea* sur l'île Amsterdam

23 *Phylica arborea* Thouars [Rhamnaceae] est un arbuste pouvant atteindre 6 à 7 m de hauteur, il est souvent décrit comme étant le seul ligneux autochtone des Terres Australes et Antarctiques Françaises. On le rencontre uniquement sur l'île d'Amsterdam (océan Indien Sud), et à plus de 7500 km à la même latitude sur les îles de Tristan da Cunha et Gough (archipel de Tristan da Cunha, océan Atlantique Sud) dont l'espèce est originaire (Jouventin, 1994 ; Richardson, 2001). Il existe environ 180 espèces du genre *Phylica* se situant majoritairement en Afrique australe, premier centre de dispersion du genre *Phylica* vers les îles océaniques (Milton *et al.*, 1993 ; Richardson, 1999). Lors de leur voyage à bord du H.M.S. Challenger (en 1773-76), Thomson et Murray (1885) rencontrent le genre *Phylica*[14] sur l'archipel Tristan da Cunha, l'île d'Amsterdam, La Réunion (Bourbon dans le texte), Maurice et peut-être Madagascar (Thomson et Murray, 1885). Mais l'espèce *P. arborea* est bien la seule à être présente à la fois sur les îles de Tristan da Cunha, Gough et l'île d'Amsterdam située à plus de 7500 km (Richardson, 1999). Les graines de *P. arborea* sont lisses, petites, sphériques et ne sont pourvues d'aucun artefact permettant la dispersion par les vents, ni munies de barbillons, crochets ou glue permettant la dispersion par exozoochorie[15]. Les graines sont cependant enrobées d'une pulpe pouvant faciliter la dispersion par endozoochorie (notamment les oiseaux). Sur Tristan da Cunha et Gough, les fruits sont consommés par des pinsons : "*it bears berries of about the size of sweet-peas, which are eaten by the Finch living in the islands*" (Thomson et Murray, 1885, p. 254). Ainsi, la dispersion naturelle des graines de *P. arborea* jusqu'à l'île d'Amsterdam pourrait se faire par l'intermédiaire des oiseaux pris accidentellement dans les vents d'ouest ou par exozoochorie, *i.e.* des graines mélangées à de la terre pouvant être collée aux pattes ou au plumage des oiseaux (notamment des albatros à bec jaune qui nidifient à la fois sur l'île de Gough et l'île d'Amsterdam (Todd et Genevois, 2006)). La piste la plus prometteuse est celle impliquant l'oiseau de mer Skua subantarctique (*Catharacta antarctica*) connu pour ses déplacements entre les îles et prédateur de nombreux passereaux (Ryan et Moloney, 1991). En effet, des fruits de *P. arborea* ont été observés dans des restes de passereaux régurgités par les Skuas (Milton *et al.*, 1993).

24 D'un autre côté, une aire de distribution présentant une telle disjonction spatiale pourrait aisément s'expliquer par une introduction humaine[16] (accidentelle ou volontaire) issue des premiers navigateurs ayant touché l'archipel de Tristan da Cunha puis mis le cap sur l'île d'Amsterdam où ils auraient débarqué ou fait naufrage. Cette hypothèse a d'autant plus d'intérêt que l'archipel de Tristan da Cunha et l'île d'Amsterdam se situent « à proximité » des routes maritimes suivies par les nombreux navires de la Compagnie néerlandaise des Indes orientales (VOC) ayant fréquentés ces eaux entre les 17ème et 18ème siècles. Cependant, l'hypothèse d'une introduction humaine de *P. arborea* sur l'île d'Amsterdam n'est pas très convaincante.

25 En effet, outre une dispersion possible par les oiseaux et le classement de *P. arborea* en espèce autochtone par les botanistes et biologistes (*e.g.* Jolinon, 1985 ; Jouventin, 1994 ; Micol et Jouventin, 1995 ; Georges, 1999 ; Richardson, 2001 ; Gargominy, 2003), l'île d'Amsterdam était boisée avant les premiers contacts humains. L'île fut découverte en 1522 par Sébastien del Cano qui accompagnait la circumnavigation de Magellan mais le Néerlandais Willem de Vlamingh est officiellement le premier navigateur à poser le pied sur l'île d'Amsterdam en 1696 (Vélain, 1893 ; Richards, 1984). Willem de Vlamingh était à

la recherche d'éventuels survivants du navire *Ridderschap van Holland* qui avait fait naufrage en 1694 alors qu'il faisait route vers Batavia (Schilder, 1985). Le 3 décembre 1696, de Vlamingh stipule que l'île d'Amsterdam est suffisamment boisée "*to get firewood as much as one desires and wants, be it even to supply 1000 ships*", il y rencontre des "broussailles" (*scrub* dans le texte) et des arbres dont certains présentaient des troncs "*as big as a man's waist*" (Schilder, 1985, p. 46). De Vlamingh définit cet arbre comme abondant et ressemblant au limettier (*lime-trees* dans le texte ; Schilder, 1985 p. 47). Une illustration de 1696 par Victor Victorszoon[17] montre l'île d'Amsterdam entièrement couverte d'une forêt dense jusqu'à mi-pente (Musée Maritime Prins Hendrick, Rotterdam)[18]. Il est communément admis que l'espèce ligneuse observée par les premiers navigateurs est *P. arborea* (*e.g.* Jouventin, 1994). En 1793, cette forêt de *Phylica* existait toujours, elle était encore décrite par Barrow (1805) comme un fourré impénétrable. À la fin du 20ème siècle, il ne subsistait plus que quelques pieds épars de *P. arborea* et un bois protégé situé sur la côte est et couvrant environ 0,2% de la surface totale de l'île (Jouventin, 1994 ; Georges, 1999). Cette réduction drastique fut le résultat des prélèvements en bois, des incendies déclenchés par les baleiniers et des destructions occasionnées par les nombreuses introductions animales accidentelles[19] ou volontaires dont notamment les lapins et les bovins (Micol et Jouventin, 1995). Aujourd'hui, des programmes de reboisement en *Phylica* sont en cours sur l'île d'Amsterdam.

26 La présence de *P. arborea* sur l'île d'Amsterdam avant les premiers contacts humains témoigne toutefois d'une surprenante capacité de dispersion. Cette présence est d'autant plus étonnante que *P. arborea* est absent des inventaires botaniques réalisés sur l'île voisine de Saint-Paul pourtant située à moins de 100 km au sud et dans des conditions climatiques similaires.

Où sont passés les arbustes de l'île Saint-Paul ?

27 A la différence des îles Crozet, le résultat graphique de l'ACP montre que l'île Saint-Paul se situe dans un contexte insulaire similaire à l'île d'Amsterdam et à de nombreuses îles possédant des ligneux autochtones. Il est donc surprenant de constater que Saint-Paul ne compte aucune espèce ligneuse indigène dont notamment aucun *Phylica*. La première explication qui vient à l'esprit est évidemment l'action directe ou indirecte de l'Homme sur la disparition des ligneux, hypothèse d'autant plus probable que des arbustes étaient évoqués sur Saint-Paul au moment des premières descriptions de l'île en 1626 et 1633.

28 Les hommes d'équipage de Willem de Vlamingh sont les premiers à explorer l'île en 1696 (Schilder, 1985). Johannes Brenner, assistant de Vlamingh, écrit après avoir parcouru l'île : "*... no human being would be able to come on the island or find any wood or anything else there since the island is so steep all over...*" (Schilder, 1985, p. 44). Le 2 décembre 1696, l'auteur du journal de bord du *Nijptangh* (un des trois navires de l'expédition conduite par de Vlamingh) écrit : "*... we sowed peas and mustardseed in six different places. This sowing was done to make this barren island, which produced nothing but reeds, more serviceable as a refuge for possible castaways*" (Schilder, 1985, p. 45).

29 Plus aucun ligneux ne subsiste sur l'île Saint-Paul en 1696. Les raisons de cette disparition peuvent être nombreuses allant des incendies d'origine humaine aux prélèvements en bois (non documenté) ou encore de l'introduction accidentelle des rats suite à des naufrages survenus entre 1633 et 1696 (non documenté). Cependant, si les hommes de Vlamingh ne trouvent trace d'aucune occupation humaine sur Saint-Paul ni restes de

naufrage, ils mentionnent une activité volcanique jamais décrite par les navigateurs précédents. L'équipage remarque "de la fumée" provenant d'un bassin d'eau très chaude située sur le versant ouest de l'île (Schilder, 1985). Le 2 décembre 1696, le journal de bord du *Nijptangh* rapporte des observations sur les incendies : "*Round about* [Saint-Paul] *we found many birds lying dead in the ashes of burnt reeds, suffocated by the smoke*." (Schilder, 1985, p. 45). Après le 17ème siècle et tout au long du 18ème siècle, l'île Saint-Paul a manifesté de nombreux signes d'activité volcanique (Péron, 1824). En 1793, l'île était " *dans un si complet état d'embrasement souterrain qu'en la contemplant du pont du vaisseau pendant la nuit on voyait des flammes sortir en différents points dans les parties crevassées du crat ère*" (récit du commandant Macartney cité par Vélain (1893, p. 331)). Cette importante éruption est la dernière répertoriée sur l'île.

30 Outre les éruptions volcaniques et la destruction directe des espèces végétales par les coulées de lave ou les retombées pyroclastiques, les manifestations volcaniques impliquent aussi des rejets gazeux et des phénomènes d'hydrothermalisme conduisant à une augmentation des températures et de l'acidité des sols (*e.g.* Delfin *et al.*, 1996 ; Abe et Hasegawa, 2007). Sur l'île de Miyake-jima (Japon), Abe et Hasegawa (2007) montrent que les gaz volcaniques (principalement le SO_2) sont responsables de la disparition des arbres et arbustes. Sur de petites îles, l'activité volcanique peut éradiquer de nombreuses espèces natives (Whittaker *et al.*, 2008). Á titre d'exemple, l'île volcanique Matthew (Nouvelle-Calédonie, Pacifique sud) ne possède aujourd'hui que 15 espèces végétales indigènes dont aucun arbre (Butaud, 2013). A contrario, la petite île volcanique de Hunter située à 75 km de Matthew possède 30 espèces végétales indigènes dont quelques arbres à large distribution dans le Pacifique sud (Butaud et Jacq, 2015). La pauvreté floristique de l'île Matthew est probablement liée à l'activité volcanique qui a « renouvelé » les espèces lors des dernières éruptions volcaniques des années 1940 (Butaud J.-F., com. pers.).

31 Contrairement à ce que l'on observe fréquemment en milieu insulaire, l'Homme ne nous semble pas responsable de la disparition des arbres indigènes sur Saint-Paul. Le volcanisme du 17ème siècle nous paraît plus à même d'expliquer la disparition d'une ou plusieurs espèces ligneuses sur cette petite île de l'Océan Indien.

Conclusion

32 Parmi les huit facteurs géographiques étudiés, la superficie des îles et la température annuelle moyenne influencent le nombre d'espèces vasculaires autochtones sur les îles subantarctiques. Ce résultat est similaire à ce que l'on observe sur d'autres îles du domaine tempéré ou tropical. Nos résultats montrent que la présence d'espèces ligneuses sur les îles subantarctiques est significativement liée à la moyenne annuelle des températures, lesquelles traduisent l'existence d'une saison végétative suffisamment longue ou pas. Aux îles Crozet, ces températures semblent trop basses. Cependant, le facteur température explique moins de 24% de la variance du nombre d'espèces ligneuses. Cela signifie que d'autres paramètres entrent en jeu et notamment les capacités de dispersion des taxons ligneux dont il est toujours difficile d'estimer les distances.

33 Contrairement aux îles Crozet qui n'ont jamais possédé le moindre arbre ou arbuste autochtone depuis au moins 5670 ans BP, la petite île Saint-Paul possédait une ou plusieurs espèces ligneuses lors des premières découvertes humaines du 17ème siècle. Ce résultat est conforme au rendu graphique de l'Analyse en Composante Principale qui

place Saint-Paul parmi les îles subantarctiques possédant des arbustes. Sur la base des observations dont nous disposons, les navigateurs ne sont cependant pas responsables de la disparition d'une ou plusieurs espèces d'arbustes sur Saint-Paul. En matière d'érosion de la biodiversité insulaire, ce point est suffisamment rare pour être souligné. Les aléas naturels peuvent aussi conduire à la disparition des espèces sur les îles. Sur le principe du rasoir d'Ockham et avant que ne soient effectués les premiers relevés botaniques, nous pensons que des épisodes volcaniques survenus entre 1633 et 1696 sont à l'origine de la disparition des arbustes sur la petite île Saint-Paul.

BIBLIOGRAPHIE

Abe, H., Hasegawa, M., 2007, "Impact of volcanic activity on a plant-pollinator module in an island ecosystem: the example of the association of *Camellia japonica* and *Zosterops japonica*", *Ecological Research,* No.23, 141-150.

Ackerman J.D., Trejo-Torres J.C., Crespo-Chuy Y., 2007, "Orchids of the West Indies: predictability of diversity and endemism", *Journal of Biogeography*, No.34, 779-786.

Barrow J., 1805, *Voyage en Chine par John Barrow*. Paris : F. Buisson, 392 p.

Barrow C.J., 1976, "Palynological studies in South Georgia: I. Pollen and spore morphology of the native vascular species", *British Antarctic Survey Bulletin*, No.43, 63-75.

Baskin C.C., Baskin J.M., 2014, *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Second edition. San Diego: Elsevier/Academic Press.

Bellair N., 1970, "Palynologie d'une tourbière de Pointe-Denis (péninsule Courbet, Kerguelen)", *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire*, Vol. 7, No.1, 49-51.

Buckley R.C., 1985, "Distinguishing the effects of area and habitat types on Island plant species richness by separating floristic elements and substrate types and controlling for island isolation", *Journal of Biogeography*, No.12, 527-535.

Butaud, J.-F., Jacq F., 2015, *Parc Naturel de la mer de Corail. Îles éloignées. Guide floristique*, Nouméa, Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie.

Butaud, J.-F., 2013, "Flore, formations végétales et enjeux de conservation des îles de Walpole, Matthew et Hunter (Nouvelle-Calédonie)", *Conservation International*. Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie. Rapport 137 p.

Carcaillet C., 1993, "Les plantes allochtones envahissantes de l'archipel Crozet, Océan Austral", *Revue d'Ecologie Terre & Vie*, No.48, 3-20.

Carlquist, S.J., 1974, *Island biology*, New York, Columbia University Press.

Chen J., Saunders S.C., Crow T.R., Naiman R.J., Brosofske K.D., Mroz G.D., Brookshire B.L., Franklin J.F., 1999, "Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology", *BioScience*, No.49, 288-297.

Connor E.F., McCoy E.D., 1979, "The statistics and biology of the species-area relationship", *The American Naturalist*, No.113, 791-833.

Daehler C.C., 2006, "Invasibility of tropical islands by introduced plants: Partitioning the influence of isolation and propagule pressure", *Preslia,* No.78, 361-374.

Dahl A.L., 1984, "Biogeographical Aspects of Isolation in the Pacific", *Ambio,* No.13, 302-305.

Danton P., Perrier C., Martinez de Reyes, G. 2006, "Nouveau catalogue de la flore vasculaire de l'archipel Juan Fernández (Chili), Nuevo catálogo de la flora vascular del Archipiélago Juan Fernández (Chile)", *Acta Botanica Gallica*, No.153, 399-587.

Delfin, F.G., Villarosa, H.G., Layugan, D.B., Clemente, V.C., Candelaria, M.R, Ruaya, J.R., 1996. "Geothermal exploration of the pre-1991 Mount Pinatubo hydrothermal system", In : Newhall, C.G., Pungongbayan, R.S. Eds.), *Fire and Mud: Eruptions and Lahars of Mount Pinatubo, Philippines.* Philippine Institute of Volcanology and Seismology, Quezon City and University of Washington Press, Seattle, 197-212.

Deshaye J., Morisset P., 1988, "Floristic richness, area, and habitat diversity in a hemiarctic archipelago", *Journal of Biogeography*, No.15, 747-758.

Diamond J.M., 1975, "The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves", *Biological Conservation*, No.7, 129-146.

Ewans R., Lake S., 2011, *Snares Islands vegetation monitoring plots 1987 to 2010*, Te Anau : Department of Conservation, New Zealand.

Field R., Hawkins B.A., Cornell H.V., *et al.* 2008, "Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis", *Journal of Biogeography*, No.36, 132-147.

Florence J., 1997, *Flore de la Polynésie française*, Paris : Institut de Recherche pour le Développement (IRD).

Florence, J., 2007, *La Polynésie française : de l'histoire des plantes qui y poussent*. Note : Institut de Recherche pour le Développement (IRD)/Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Paris.

Gargominy O. (Ed.), 2003, *Biodiversité et conservation dans les collectivités françaises d'outre-mer*, Collection Planète Nature. Comité français pour l'UICN, Paris : France.

Gillespie R.G., Claridge E.M., Roderick G.K., 2008a, "Biodiversity dynamics in isolated island communities: Interaction between natural and human-mediated processes", *Molecular Ecology*, No.17, 45-57.

Gillespie R.G., Claridge E.M., Goodacre S.L., 2008b, "Biogeography of the fauna of French Polynesia: diversification within and between a series of hot spot archipelagos", *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences*, No.363, 3335-3346.

Gillespie R.G., 2002, "Biogeography of spiders on remote oceanic islands of the Pacific: archipelagoes as stepping stones?", *Journal of Biogeography*, No.29, 655-662.

Godley E.J., 1989, "The flora of Antipodes Island, New Zealand", *Journal of Botany*, No.27, 531-564.

Given D. R., Hnatiuk R., 1995, "Subantarctic Islands: Australia and New Zealand", In : Davis S.D., Heywood V.H., Hamilton A.C. (Eds) *Centres of Plant Diversity*. Vol. 2. Asia, Australasia, and the Pacific. Cambridge : WWF/IUCN Publications Unit, 516-518.

Hamilton T.H., Rubinoff I., Barth R.H. *et al.,* 1963, "Species abundance: Natural regulation of insular variation", *Science*, No.142, 1575-1577.

Herben T., 2005, "Species pool size and invasibility of island communities: a null model of sampling effects", *Ecology Letters*, No.8, 909-917.

Inchausti P., Weimerskirch H., 2001, "Risks of decline and extinction of the endangered Amsterdam albatross and the projected impact of long-line fisheries", *Biological Conservation*, No.100, 377-386.

Johnson M.P., Raven P.H., 1973, "Species number and endemism: The Galapagos archipelago revisited", *Science*, No.179, 893-895.

Johnson P.N., Campbell D.J., 1975, "Vascular Plants of the Auckland Islands", *New Zealand Journal of Botany*, No.13, 665-720.

Jolinon J.C., 1985, Rapport préliminaire de la mission botanique aux îles Saint-Paul et Nouvelle Amsterdam. Rapport décembre 1984-mars 1985. Terres Australes et Antarctiques Françaises, Paris.

Jouventin P., 1994, "Past, present and future of Amsterdam Island, Indian Ocean." In : Nettleship D.N., Burger J., Gochfeld M. (Eds) *Seabirds on islands: threats, case studies and action plans*, Cambridge, BirdLife International (BirdLife Conservation Series n°1), 122-132.

Kalmar A., Currie D.J., 2006, "A global model of island biogeography", *Global Ecology and Biogeography*, No.15, 72-81.

Kreft H., Jetz W., Mutke J., Kier G., Barthlott W., 2008, "Global diversity of island floras from a macroecological perspective", *Ecology Letters*, No.11, 116-127.

Lange (de) P.J., Heenan P.B., Rolfe J.R., 2011, *Checklist of vascular plants recorded from Chatham Islands*, Wellington, Department of Conservation, Hawke's Bay Conservancy.

Larrue S., Butaud J.-F., Dumas P., Ballet S., 2015, "Native plant species richness on Eastern Polynesia's remote atolls: Which abiotic factors influence its spatial pattern ?", *Progress in Physical Geography*, No.40, 112-134.

Larrue S., 2014, "Cyclones influence native plant diversity on 22 remote high islands of French Polynesia and Pitcairn (eastern Polynesia)", *Physical Geography*, Vol. 35, No.6, 497-513.

Larrue S. (Ed.), 2013, *Biodiversity and Societies in the Pacific Islands*, Université Aix-Marseille, Presses universitaires de Provence (PUP) / Australian National University (ANUe), Collection confluent des Sciences.

Lonsdale W.M., 1999, "Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility", *Ecology,* No.80, 1522-1536.

Malcolm R.C., Dingwall P.R., 1985, *Conservation of Islands in the Southern Ocean: A Review of the Protected Areas of Insulantarctica*, Gland, IUCN.

McArthur R.H., Wilson E.O., 1967, *The theory of island biogeography*, Princeton, University Press.

McMaster R.T., 2005, "Factors influencing vascular plant diversity on 22 islands off the coast of eastern North America", *Journal of Biogeography*, No.32, 475-492.

Meyer J.-Y., 2004, "Threat of invasive alien plants to native flora and forest vegetation of Eastern Polynesia", *Pacific Science*, No.58, 357-375.

Micol T., Jouventin P., 1995, "Restoration of Amsterdam Island, south Indian Ocean, following control of feral cattle", *Biological Conservation*, No.73, 199-206.

Milton S.J., Ryan P.J., Moloney C.L., Cooper J., Dean W.R.J., Meideros A.C., 1993, "Disturbance and demography of *Phylica arborea* (Rhamnaceae) on the Tristan-Gough group of islands", *Botanical Journal of Linnean Society*, No.111, 55-70.

Nylander J.A.A., Olsson U., Alström P., Sanmartin I., 2008, "Accounting for phylogenetic uncertainty in biogeography: A bayesian approach to dispersal-vicariance analysis of the thrushes (Aves: *Turdus*)", *Systematic Biology*, No.57, 257-268.

Paulay G., 1994, "Biodiversity on oceanic islands: its origin and extinction", *American Zoologist*, No.34, 134-144.

Péron F., 1824, *Mémoires du Capitaine Péron sur ses Voyages,* Paris, Brissot-Thivars Libraire, Tome I.

Programme des Nations Unies pour l'Environnement, PNUE, 2001. *Island Directory*. Disponible depuis : http://www.unep.ch/islands/isldir.htm.

Preston F.W., 1962, "The canonical distribution of commonness and rarity: part I", *Ecology*, No.43, 185-215.

Richards R., 1984, "The maritime fur trade: sealers and other residents on St Paul and Amsterdam Islands", *The Great Circle*, No.6, Vol. 1, 24-42; Vol. 2, 93-109.

Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J., 2000, "Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions", *Diversity and Distributions*, No.6, 93-107.

Richardson J.E., Weitz F.M., Fay M.F., Cronk Q.C.B., Linder H.P., Reeves G., Chase M.W., 2001, "Phylogenetic analysis of *Phylica* L. (Rhamnaceae) with an emphasis on island species: evidence from plastid trnL-F and nuclear internal transcribed spacer (ribosomal) DNA sequences", *Taxon*, No.50, 405-427.

Richardson J.E., 1999, *Molecular systematics of the genus* Phylica *L. with an emphasis on the island species*. Edimbourg : Université d'Edimbourg. Thèse, 253 p.

Ricklefs R.E., Lovette I.J., 1999, "The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups", *Journal of Animal Ecology*, No.68, 1142-1160.

Roche Bellair N., 1973, "Palynology and dating of a section of Possession Island, Crozet Islands", *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Academie des Sciences, Serie D: Sciences Naturelles*, Vol. 276, No.5, 713-716.

Rosenzweig M.L., 1995, *Species Diversity in Space and Time*, Cambridge, Cambridge University Press.

Rosindell J., Phillimore A.B., 2011, "A unified model of island biogeography sheds light on the zone of radiation", *Ecology Letters*, No.14, 552-560.

Ryan PC., Moloney CL., 1991, "Prey selection and temporal variation in the diet of Subantarctic Skuas at Inaccessible Island, Tristan da Cunha", *Ostrich*, No.62, 52-58.

Schilder G., 1985, *Voyage to the Great South Land. Willem de Vlamingh 1696-1697*, Sydney, Royal Australian Historical Society.

Simberloff D.S,. 1976, "Experimental zoogeography of islands: effects of island size", *Ecology*, No.57, 629-648.

Skottsberg C., 1953, "The vegetation of the Juan Fernandez Islands", *Natural History of the Juan Fernandez and Easter Islands*, No.2, 793-960.

Skottsberg C., 1922, "The phanerogams of the Juan Fernandez Islands", *Natural History of the Juan Fernandez and Easter Islands*, No.2, 95-240.

Strother S.L., Salzmann U., Roberts S.J., Hodgson D.A., Woodward J., Nieuwenhuyze W.V., Elie Verleyen E., Vyverman W., Moreton S.G., 2015, "Changes in Holocene climate and the intensity of

Southern Hemisphere Westerly Winds based on a high-resolution palynological record from sub Antarctic South Georgia", *The Holocene*, No.25, 263-279.

Tjørve E., Tjørve K.M.C., 2011, "Subjecting the theory of the small island effect to Ockham's Razor", *Journal of Biogeography*, No.38, 1834-1839.

Todd F.S., Genevois F., 2006, *Oiseaux et Mammifères antarctiques et des îles de l'océan austral*. Paris, Kameleo.

Thomson W.C., Murray J., 1885, *Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-76*, Edinburgh, Neill and Company.

Triantis K.A., Economo E.P., Guilhaumon F. *et al*., 2015, "Diversity regulation at macro-scales: species richness on oceanic archipelagos", *Global Ecology and Biogeography*, No.24, 594-605.

Triantis K.A., Vardinoyannis K., Tsolaki E., Botsaris I., Lika K., Mylonas M., 2006, "Re-approaching the small island effect", *Journal of Biogeography*, No.33, 914-923.

Triantis K.A., Mylonas M., Lika K. et al., 2003, "A model for the species–area–habitat relationship", *Journal of Biogeography*, No.30, 19-27.

Truswell E.M., Quilty P.G., McMinn A., Macphail M.K., Wheller, G.E., 2005, "Late Miocene vegetation and palaeoenvironments of the Drygalski Formation, Heard Island, Indian Ocean: evidence from palynology", *Antarctic Science*, No.17, 427-442.

Turner W.R., Tjørve E., 2005, "Scale-dependence in species–area relationships", *Ecography*, No.28, 1-10.

Van der Putten N., Verbruggen C., Bjorck S. *et al*., 2012, "Is palynology a credible climate proxy in the sub-Antarctic?", *The Holocene*, No.10, 1113-1121.

Van der Putten N., Mauquoy D., Verbruggen C., Björck S., 2011, "Subantarctic peatlands and their potential as palaeoenvironmental and palaeoclimatic archives", *Quaternary International*, No.268, 65-76.

Van der Putten N., Hebrard J.P., Verbruggen C., de Vijver B.V., Disnar J. R., Spassov S., de Beaulieu J.L., De Dapper M., Keravis D., Hus J., Thouveny N., Frenot Y., 2008, "An integrated palaeoenvironmental investigation of a 6200 year old peat sequence from Ile de la Possession, Iles Crozet, sub-Antarctica", *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, No.270, 179-195.

Van der Putten N., Stieperaere H., Verbruggen C., Ochyra, R., 2004, "Holocene palaeoecology and climate history of South Georgia (sub-Antarctic) based on a macrofossil record of bryophytes and seeds", *The Holocene*, No.3, 382-392.

Vélain C., 1893, "Les îles Saint-Paul et Amsterdam (Océan Indien)", *Annales de Géographie*, t. 2, No.7, 329-354.

Voelker G., Rohwer S., Bowie R.C.K., Outlaw D.C., 2007, "Molecular systematics of a speciose, cosmopolitan songbird genus: defining the limits of, and relationships among, the *Turdus* thrushes", *Molecular Phylogenetics and Evolution,* No.42, 422-434.

Weigelt P., Kreft H., 2013, "Quantifying island isolation - insights from global patterns of insular plant species richness", *Ecography*, No.36, 417-429.

Whittaker, R.J., Triantis, K.A., Ladle, R.J., 2008, "A general dynamic theory of oceanic island biogeography", *Journal of Biogeography*, No.35, 977-994.

Whittaker R.J., Fernández-Palacios J.M., 2007, *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*, Oxford, Oxford University Press.

Yeloff D., Mauquoy D., Barber K., Way S., van Geel B., Turney C.S.M., 2007, "Volcanic ash deposition and long-term vegetation change on Subantarctic Marion Island", *Arctic Antarctic and Alpine Research*, No.39, 500-511.

Young S.B., Schofield E.K., 1973, "Pollen evidence for Late Quaternary climate changes on Kerguelen Islands", *Nature*, No.245, 311-312.

ANNEXES

Annexe 1 : Tableaux complémentaires de l'analyse multivariée (ACP ; Figure 2) réalisée avec 8 paramètres abiotiques et spatiaux sur 26 îles australes.

Annexe 1.1. Corrélations entre les variables et les facteurs

Variables	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8
Superficie (km²)	0,762	0,236	0,404	-0,079	-0,189	0,391	0,057	0,047
Altitude maximale (m)	0,538	0,373	0,635	0,077	-0,176	-0,360	-0,041	-0,020
Température annuelle moyenne (°C)	-0,497	0,830	-0,080	0,088	-0,058	0,157	-0,056	-0,140
Précipitation annuelle (mm)	-0,232	-0,299	0,521	0,722	0,210	0,124	-0,062	-0,003
Distance au continent (km)	0,531	-0,169	-0,575	0,507	-0,302	0,005	-0,101	0,012
Distance à une île de taille ≥ (km)	0,808	0,389	-0,155	-0,193	0,327	0,027	-0,161	0,039
Distance à l'Antarctique (km)	-0,502	0,773	-0,144	0,319	0,019	-0,067	0,064	0,141
Index d'isolement (UNEP)	0,858	0,147	-0,244	0,323	0,192	-0,065	0,177	-0,073

Annexe 1.2. Contributions des variables (%) sur les axes factoriels

Variables	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8
Superficie (km²)	18,777	3,150	12,728	0,598	10,180	46,113	3,909	4,546
Altitude maximale (m)	9,346	7,844	31,523	0,566	8,878	38,965	2,023	0,856
Température annuelle moyenne (°C)	7,970	38,893	0,501	0,741	0,957	7,425	3,741	39,772
Précipitation annuelle (mm)	1,739	5,038	21,227	50,095	12,670	4,640	4,571	0,021
Distance au continent (km)	9,113	1,612	25,868	24,637	26,121	0,008	12,338	0,304
Distance à une île de taille ≥ (km)	21,089	8,546	1,868	3,588	30,581	0,218	30,941	3,168
Distance à l'Antarctique (km)	8,153	33,703	1,616	9,755	0,104	1,343	4,846	40,479
Index d'isolement (UNEP)	23,814	1,214	4,669	10,020	10,510	1,288	37,631	10,854

Annexe 1.3. Contributions des observations (%)

Observations (Iles n=26)	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8
Alejandro (Juan Fernandez)	5,575	11,442	1,505	3,779	0,254	2,200	5,451	0,892
Auckland (Aucklands)	0,322	0,367	0,303	1,100	0,000	1,157	1,742	3,896
aux Cochons (Crozet)	0,168	1,848	0,309	0,469	0,002	0,190	0,000	0,005
Bouvet	7,221	0,960	5,856	6,653	14,073	8,832	3,293	2,243
Campbell	0,289	1,199	0,086	1,686	0,469	0,199	1,535	5,892
Chatham (Chatham Islands)	0,005	2,882	6,850	0,156	1,861	3,332	6,587	2,501
d'Amsterdam (Saint-Paul et Nlle Amsterdam)	0,811	8,192	9,608	1,926	0,579	0,510	0,621	13,709
de la Possession (Crozet)	0,174	2,106	0,462	0,549	0,663	0,227	0,273	0,020
de l'Est (Crozet)	0,125	1,924	0,656	0,623	0,890	0,735	0,372	0,140
des Antipodes (Iles des Antipodes)	0,044	0,272	2,850	0,050	0,972	0,031	0,776	1,540
des Apôtres (Crozet)	0,794	3,129	0,014	0,251	0,073	1,352	0,039	1,135
des Pingouins (Crozet)	0,624	3,193	0,008	0,280	0,065	1,062	0,024	0,228
Géorgie du Sud (Géorgie du Sud)	11,507	0,611	20,776	1,877	1,017	0,824	0,041	4,486
Gough (Tristan da Cunha)	0,592	1,054	0,578	21,866	7,834	0,818	0,006	0,183
Heard (Heard-et-MacDonald)	4,713	1,967	1,914	2,839	21,629	37,010	30,978	8,476
La Grande Terre (Kerguelen)	53,269	8,322	0,402	1,203	0,040	26,124	2,524	28,774
Macquarie	0,068	2,323	0,865	8,537	0,544	0,001	1,032	12,761
Marion (Prince Edward)	0,107	0,278	5,136	3,234	25,886	0,058	6,614	0,157
McDonald (Mac Donald)	0,107	10,614	3,511	1,329	6,938	0,565	8,730	0,313
North East (Snares)	3,370	0,602	0,009	0,961	0,105	5,341	3,710	0,120
Prince Edward (Prince Edward)	1,865	2,706	4,713	2,393	5,118	1,420	1,908	1,398
Robinson (Juan Fernandez)	7,344	9,580	0,839	5,538	0,011	0,028	5,309	2,685
Saint Paul (Saint-Paul et Nlle Amsterdam)	0,659	1,800	9,335	1,288	7,172	1,174	3,955	7,333
Santa Clara (Juan Fernandez)	11,029	6,782	0,140	6,877	0,001	2,162	3,978	9,355
Tristan da Cunha (Tristan da Cunha)	0,014	11,205	0,117	9,962	1,517	12,220	2,772	7,978
Zavodovski (Sandwich du Sud)	0,060	8,616	0,017	0,905	0,307	0,540	0,244	22,040

() appartenance archipélaire de l'Ile

NOTES

1. La flore vasculaire autochtone englobe les espèces végétales indigènes et endémiques ayant spontanément colonisé les îles sans introduction humaine (volontaire ou accidentelle). Elle comprend les ptéridophytes, les angiospermes et les gymnospermes.

2. Les ligneux sont des végétaux vasculaires angiospermes ou gymnospermes allant des mégaphanérophytes (arbres) au nanophanérophytes comprenant les arbustes et arbrisseaux aussi appelés "ligneux bas" ou *shrub* chez les anglo-saxons.

3. Nombre total des espèces végétales rencontrées.

4. Dans le sens biogéographique du terme.

5. L'Homme est ici celui des naufragés ou des baleiniers exploitant le bois de feu. S'y ajoutent aussi toutes les introductions d'animaux portant atteintes aux espèces végétales dont notamment les rats, les lapins, bovins, porcs, ovins ou caprins.

6. Hors Antarctique.

7. Cette distance pourrait donner des informations sur l'englacement de certaines îles durant le maximum glaciaire et l'éradication des communautés végétales (pouvant contribuer à la pauvreté floristique actuelle).
8. ftp://ftp.atdd.noaa.gov/pub/GCOS/WMO-Normals/TABLES/
9. Journal conservé aux Archives Générale de La Hague et dont l'illustration est reproduite dans l'ouvrage de Schilder.
10. Tableaux de contribution des variables et des corrélations entre variables initiales et facteurs joint en annexe 1.
11. À noter qu'à partir de 1789, certains navigateurs britanniques ont inversé les noms de Saint-Paul et Amsterdam et ceci jusqu'au 19ème siècle (Velain, 1883 ; Schilder, 1985).
12. Journal conservé aux Archives Générale de La Hague et dont l'illustration est reproduite dans l'ouvrage de Schilder.
13. Les Dicksoniaceae comportent plusieurs espèces de fougères dites « arborescentes » et sont très répandues en Nouvelle-Zélande, Australie et Tasmanie.
14. *Phylica nitida* dans le texte pour l'archipel de Tristan da Cunha et l'île d'Amsterdam corrigé en *P. arborea* par les botanistes contemporains.
15. Sur la base des observations fournies par le jardin botanique de Roscoff (Bretagne, France) qui possède un exemplaire de *P. arborea*.
16. Les introductions d'espèces en milieu insulaire sont amplement connues et documentées. Les sociétés ont largement modifié l'aire de répartition de nombreuses espèces animales et végétales conduisant entres autres à une importante modification des communautés végétales, aux « invasions biologiques » et à leurs conséquences.
17. Il était l'artiste peintre et le cartographe du vaisseau *Geelvink* commandé par Willem de Vlamingh en 1696-1697.
18. Illustration reproduite dans l'ouvrage de Schilder (1985, illustration 17).
19. Notamment l'introduction accidentelle des rats dont on sait aujourd'hui tout l'impact sur les flores insulaires (*e.g.* Larrue, 2013).

RÉSUMÉS

Les îles volcaniques subantarctiques des Crozet et de Saint-Paul ne possèdent aucun arbre ou arbuste autochtone. Cette absence est d'autant plus étonnante que certaines îles australes situées dans la zone des 50ème hurlants possèdent des ligneux autochtones. Le "contexte insulaire" des îles Crozet et Saint-Paul serait-il à l'origine du phénomène ?
Nous avons examiné huit facteurs géographiques pouvant influencer le nombre d'espèces ligneuses sur 26 îles volcaniques subantarctiques incluant les Crozet et Saint-Paul. Nos résultats montrent que la température moyenne annuelle explique 23,7% de la variance du nombre de ligneux sur les îles étudiées. L'absence d'arbre et d'arbuste sur les îles Crozet est en partie liée aux températures annuelles inférieures à 6°C. Cependant, les capacités de dispersion des espèces ligneuses australes et la difficulté des graines à atteindre ces îles nous paraissent jouer aussi un rôle fondamental. L'Analyse en Composante Principale (ACP) montre que le contexte insulaire de Saint-Paul ne diffère pas des îles possédant des ligneux indigènes. L'asylvatisme de Saint-Paul ne peut être expliqué par la spécificité de son contexte insulaire. Des arbustes y étaient observés en

1626 et 1633 mais l'activité volcanique de la fin du 17ème siècle semble avoir éliminé les ligneux autochtones sur l'île Saint-Paul avant que ne soient effectués les premiers relevés botaniques.

Remote islands of Saint-Paul and Crozet (Indian Ocean) are among the most isolated islands in the world. Neither native trees nor shrubs have been reported on these Subantarctic Islands. Both regular and high wind speed that characterize these southern latitudes are considered the main factor to explain the origin of these treeless islands. However, this explanation seems unlikely because some southern islands in the "Roaring Forties" harbor many native woody species. In this article, we studied the insular context of Crozet archipelago and Saint-Paul island by means of eight geographic factors compared to 26 other Subantarctic Islands harboring native woody species or not. Factors used as potential predictors that may contribute to the naturally treeless island included island area (km²), island elevation (km), mean daily temperature (°C) and precipitation (mm), as well as the distance from the nearest continent (km), the distance to the nearest similar island (km), the distance to the Antarctic, and index of isolation (UNEP). Spearman's rank correlation coefficient, stepwise regression analysis and bar diagrams were used to assess the relative influence of these factors on woody native species richness. Results show that the spatial pattern of woody species richness was significantly influenced by mean daily temperature ($R^2 = 0.237$, $P = 0.014$) with a threshold of treeless island phenomenon below ca. 6°C. However, seed dispersal abilities of woody southern species could play an important role to explain these naturally treeless islands. Principal Component Analysis (PCA) shows that the treeless phenomenon of Saint Paul cannot be explained by a "particular insular context" or low temperature. Shrubs were observed in 1626 and 1633 on the island of Saint Paul but volcanic activity in the late 17th century has potentially eliminated native trees on Saint Paul before the first botanical surveys were carried out.

INDEX

geographyun 908, 926, 250
Keywords : biogeography, island, vegetation, physical geography, geohistory
Mots-clés : biogéographie, île, végétation, géographie physique, géohistoire

AUTEURS

SÉBASTIEN LARRUE

Maître de conférences, Université Clermont Auvergne (UCA), GEOLAB-CNRS, UMR 6042, Département de Géographie, F-63057 Clermont-Ferrand, France
sebastien.larrue@uca.fr

JULIEN CHADEYRON

Assistant ingénieur géomaticien, Université Clermont Auvergne (UCA), Département de Géographie, F-63057 Clermont-Ferrand, France
julien.chadeyron@uca.fr

FRÉDÉRIC FAUCON

Maître de conférences, Université Clermont Auvergne, Département de Géographie, F-63057 Clermont-Ferrand, France
frederic.faucon@uca.fr