



HAL
open science

Changement climatique et suivi de la biodiversité marine côtière aux Iles Kerguelen

Thomas Saucède, Sébastien Motreuil, Olivier Mathieu, Anne-Lise Santoni,
Sébastien Couette, Jean-Pierre Féral

► **To cite this version:**

Thomas Saucède, Sébastien Motreuil, Olivier Mathieu, Anne-Lise Santoni, Sébastien Couette, et al..
Changement climatique et suivi de la biodiversité marine côtière aux Iles Kerguelen. 15e Rencontres
Bourgogne-Franche-Comté Nature, Changement climatique, humanité et biodiversité, 2018, Dijon,
France. pp.273-284, 10.5281/zenodo.3380472 . hal-02097586

HAL Id: hal-02097586

<https://hal.science/hal-02097586>

Submitted on 23 Feb 2024

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.

Changement climatique et suivi de la biodiversité marine côtière aux Iles Kerguelen

Thomas SAUCÈDE ¹, Sébastien MOTREUIL ¹, Olivier MATHIEU ¹, Anne-Lise SANTONI ¹, Sébastien COUETTE ¹ & Jean-Pierre FÉRAL ²

Résumé

Les habitats marins côtiers des îles subantarctiques françaises concentrent une biodiversité originale qui est aujourd'hui confrontée à des changements environnementaux dont les effets sont encore mal cernés. Comprendre l'impact de ces changements et la réponse des écosystèmes implique de mieux les connaître mais aussi d'établir un suivi régulier et à long terme sur le terrain. Le programme Proteker, n°1044 de l'Institut polaire français Paul-Émile Victor, a été développé en partenariat avec la réserve naturelle nationale des Terres australes françaises dans le but d'établir un observatoire de la biodiversité marine côtière aux Iles Kerguelen et d'y évaluer l'effet des changements environnementaux. Les études sont réalisées à différentes échelles, des espèces aux communautés et aux habitats sous-marins par des approches pluridisciplinaires qui comprennent mesures hydrographiques, cartographie d'habitats et inventaires d'espèces, analyses génétiques, écophysiological et trophiques. Ce programme a pour ambition de fournir des critères scientifiques aux gestionnaires de la réserve pour la mise en œuvre des politiques de conservation et l'application des plans de gestion.

Mots-clés : écologie marine, habitats benthiques, observatoire, subantarctique, Terres australes françaises.

Climate change and long-term monitoring of nearshore marine biodiversity in the Kerguelen Islands

Abstract

Nearshore marine habitats of the French sub-Antarctic islands concentrate a rich and unique biodiversity that is currently facing climate change and its still not well-understood and multifaceted effects. Understanding the impact of these changes and predicting the potential response of ecosystems requires advanced knowledge of marine life and the achievement of uninterrupted and long-term observing programs. The Proteker program, no. 1044 of the French Polar Institute Paul-Émile Victor, has been developed in partnership with the National Nature Reserve of French Southern Territories in order to establish an observatory of coastal marine biodiversity in the Kerguelen Islands and evaluate the potential effects of environmental changes. Studies are carried out at different scales, from species to community and habitat levels, through multidisciplinary approaches that include hydrographic measurements, habitat mapping and species inventories, genetic, ecophysiological, and trophic analyses. This program aims at providing nature managers with scientific criteria to support the production and the achievement of conservation plans.

Key words : benthic habitats, French Southern Territories, marine ecology, observatory, sub-Antarctic.

¹ UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Université Bourgogne Franche-Comté, EPHE - 6 boulevard Gabriel - 21000, Dijon - thomas.saucede@u-bourgogne.fr

² UMR CNRS 7263 IMBE, Aix Marseille Université, IRD, UAPV, Station Marine d'Endoume - Chemin de la Batterie des Lions - 13007 Marseille

Introduction

Le décret interministériel n°2016-1700 du 12 décembre 2016 étendait la superficie de la réserve naturelle nationale des Terres australes françaises (RNN Taf) à plus de 672 000 km². En grande partie marine, cette réserve devenait alors la plus grande de France (sa superficie est supérieure à celle de la métropole) et la sixième plus grande aire marine protégée de la planète. Ce décret s'inscrivait dans le cadre des engagements pris par la France à l'issue de la COP21 et donnait alors à la RNN Taf les moyens de préserver un patrimoine naturel unique.

Peu connues du grand public, les Terres australes françaises regroupent des îles subtropicales et subantarctiques situées à l'extrême sud de l'océan Indien, en limite des eaux antarctiques. Elles comptent les archipels de Crozet, de Kerguelen, ainsi que

les îles Saint-Paul et Amsterdam (figure 1). Avec plus de 300 îles et îlots entourés d'une vaste zone économique exclusive (580 000 km²), l'archipel des Kerguelen est le plus vaste des territoires subantarctiques français. Situé au cœur des cinquantièmes hurlants, à 3 500 km de La Réunion, terre habitée la plus proche, 5 000 km de l'Australie et seulement 2 000 km du continent Antarctique, il représente la principale partie émergée d'un vaste plateau océanique (le plateau de Kerguelen-Heard s'étend sur plus de 2 millions de km²). Du point de vue océanographique, l'archipel des Kerguelen se situe à la convergence des eaux froides antarctiques ($T < 2\text{ }^{\circ}\text{C}$) et des eaux plus chaudes de l'océan Indien ($T > 8\text{ }^{\circ}\text{C}$), sur le trajet du courant circum-polaire antarctique qui s'écoule d'ouest en est autour du continent Antarctique. Les températures moyennes des eaux de surface oscillent donc entre $+6\text{ }^{\circ}\text{C}$ en été (en février) et $+2\text{ }^{\circ}\text{C}$ en hiver (en août).

Éloignées des centres d'activités humaines, les îles Kerguelen constituent un sanctuaire pour la faune et la flore marines. L'isolement géographique de l'archipel et sa situation océanographique originale, à la convergence des eaux antarctiques et indiennes, ont conditionné l'évolution d'une biodiversité marine unique qui compte de nombreuses espèces endémiques. La richesse des eaux attire également les espèces de haute mer comme les éléphants de mer, les manchots royaux et de nombreuses espèces d'albatros qui s'y rassemblent en de gigantesques colonies car ces organismes y trouvent nourriture et terre ferme pour se reproduire. Les zones côtières présentent en outre des habitats marins originaux tels ceux des canyons sous-marins, des fjords, des moulières à seuil, et des forêts de laminaires géantes de l'espèce *Macrocystis pyrifera* (photographie 1).

Les écosystèmes terrestres de l'archipel portent encore les stigmates des activités humaines passées, marquées par l'exploitation des ressources naturelles : chasse aux mammifères marins au XIX^e siècle (cétacés, éléphants de mer et otaries à fourrure), pêche industrielle au XX^e siècle, tentatives d'élevage et multiples introductions d'espèces souvent involontaires (plantes invasives telles que le pissenlit, le rat, le lapin, le chat, le renne...). Les habitats marins côtiers font cependant figure d'exception. Relativement peu impactés par l'homme, ils présentent un bon état de conservation (LECOMTE et al., 2013). L'archipel revêt donc un intérêt scientifique de tout premier ordre pour les biologistes marins qui peuvent y étudier des environnements préservés et uniques au monde.



Figure 1. Archipels de la réserve naturelle nationale des Terres australes françaises : Crozet, Kerguelen et les îles Saint-Paul et Amsterdam. L'extension géographique de la réserve autour des îles est indiquée en trait bleu.



Photographie 1. Forêt sous-marine formée par la lamineaire géante *Macrocystis pyrifera*. Les frondes de cette algue peuvent atteindre 50 m de longueur et constituer de denses couverts végétaux en zone côtière. De nombreux organismes marins dépendent de ces habitats pour vivre.

Comme dans toutes les mers du globe, ce patrimoine naturel est confronté à des changements environnementaux dont les effets sont encore mal cernés. Des observations récentes indiquent que les régions subantarctiques subissent d'importantes modifications environnementales associées au retrait des glaciers, à l'augmentation de la température de l'air, la diminution des précipitations, la fréquence accrue des événements extrêmes, ou encore l'augmentation de la vitesse des vents (SMITH, 2002 ; MÉLICE et al., 2003 ; ROUAULT et al., 2005 ; LE ROUX & MCGEOCH, 2008). Ces changements seraient associés à un glissement vers le sud du courant circumpolaire antarctique et de ses systèmes frontaux qui bordent les îles subantarctiques (ALLAN et al., 2013). En domaine marin, les conséquences en sont l'acidification des eaux, la chute de la salinité, des changements dans la localisation des courants et des fronts marins, des glissements saisonniers. Ainsi, les études menées dans les îles subantarctiques du Prince Édouard (sous souveraineté sud-africaine) font toutes état d'une augmentation de la température des eaux de surface de plus de 1 °C au cours des 50 dernières années (MÉLICE et al., 2003 ; ANSORGE et al., 2009, 2014). Des conséquences significatives peuvent être attendues sur les communautés marines locales dans lesquelles de nombreuses espèces, adaptées aux eaux froides, ont des capacités de régulation limitées ou très coûteuses d'un point de vue énergétique (STENNI et al., 2017 ; GUTT et al., 2018 ; CÁRDENAS et al., 2018). S'y ajoute l'impact de polluants atmosphériques et des menaces liées aux activités de pêche et plus généralement, aux activités humaines qui hors des bases scientifiques risquent de perturber et dégrader les milieux par la production de déchets et les modes de production d'énergie. Ces changements peuvent créer des conditions favorables aux espèces invasives, volontairement ou involontairement introduites (SMITH, 2002 ; PENDLEBURY & BARNES-KEOGHAN, 2007 ; ALLAN et al., 2013 ; KARGEL et al., 2014 ; MOLINOS et al., 2015 ; BYRNE et al., 2016 ; SCHEFFER et al., 2016). Le patrimoine naturel des Taf concentre donc d'importants enjeux de conservation. Pourtant, flore et faune marines y sont encore mal connues malgré les travaux qui y sont menés depuis les années 1970.

Fort de ce constat, le programme Proteker de l'Institut polaire français Paul-Émile Victor (IPEV) a été conçu pour mettre en place un observatoire de la biodiversité marine côtière par une approche pluridisciplinaire comprenant des mesures océanographiques, des suivis des communautés marines benthiques, mais aussi des analyses génétiques, trophiques et écophysiologiques afin de mieux connaître les espèces marines et étudier leur sensibilité aux changements environnementaux (FÉRAL et al., 2016). Outre l'inventaire et le suivi des communautés benthiques, il a aussi pour ambition de fournir des critères scientifiques aux gestionnaires en charge de la mise en œuvre des politiques de conservation.

Un peu d'histoire

L'archipel des Kerguelen fût découvert en 1772 par l'explorateur et marin breton Yves-Joseph DE KERGUÉLEN DE TRÉMAREC qui y fit débarquer un marin pour en prendre possession au nom du roi de France, Louis XVI. Baptisé alors « France Australe », l'archipel prendra finalement le nom de son découvreur après le passage de James COOK en 1776. Les chasseurs baleiniers et phoquiens qui fréquentèrent les lieux au XIX^e siècle utiliseront le nom plus évocateur d'îles de la Désolation, en référence au rude climat et aux paysages désolés de l'archipel. Pendant près d'un siècle et demi, les Kerguelen verront l'exploitation de leurs ressources naturelles et en particulier la chasse à la baleine, aux éléphants de mer et aux otaries à fourrure, ainsi que des tentatives d'élevage du mouton entre les deux guerres mondiales. Un siècle s'écoulera entre la découverte des Kerguelen et la première expédition scientifique. Menée entre le 7 décembre 1873 et le 31 janvier 1874 par WYVILLE THOMSON à bord du HMS Challenger, elle ne sera suivie que par très peu de recherches sur les organismes marins avant les années 1960. L'unique base scientifique de l'archipel, Port-aux-Français, est créée en 1949 par décision d'un certain F. Mitterrand, alors ministre des Outre-mer. Une fois construite, la base sera continuellement occupée et verra arriver de façon ininterrompue de nombreuses missions scientifiques. De 1961 à 1970, les premières missions de biologie marine permettent d'étudier la faune et la flore marines. Paul GRUA réalisera les premières explorations des fonds marins en plongée sous-marine à l'occasion de deux campagnes réalisées en 1962 et 1963, apportant les premiers éléments de connaissance des espèces benthiques côtières (GRUA, 1971, 1973, 1974). La construction

d'un petit laboratoire en 1968 puis l'arrivée de la vedette la Japonaise en 1970 permettent le développement des programmes scientifiques (DESBRUYÈRES & GUILLE, 1973 ; ARNAUD, 1974). De 1970 à 2000, le programme Benthos-Mac lancé par Alain GUILLE puis piloté par Jean-Pierre FÉRAL permet d'acquérir les premières données quantitatives sur la faune marine des fonds sédimentaires et de mieux connaître les adaptations physiologiques et les mécanismes qui régissent la biodiversité marine (MAGNIEZ, 1980 ; POULIN & FÉRAL, 1996 ; POULIN et al., 2002). La plongée sous-marine est alors systématiquement pratiquée pour l'observation, l'échantillonnage, ou l'expérimentation. L'arrivée du chalutier La Curieuse permettra dès 1990 d'étendre les investigations à toutes les côtes des Kerguelen, à l'exception de la côte ouest, battue par les forts vents d'ouest (FÉRAL et al., 2016).

Identification de sites de suivi et instrumentation

Interpréter les changements environnementaux et prédire leur impact sur la vie marine nécessite de pouvoir disposer de données environnementales enregistrées en continu. Cet objectif ne peut être atteint qu'en mettant en place un dispositif d'observation sur le long terme et en des sites de référence précisément choisis (KENNICUTT et al., 2016 ; GUTT et al., 2018). Trois campagnes de terrain réalisées aux Kerguelen entre 2011 et 2014 ont permis d'identifier neuf stations de suivi. Elles ont été choisies dans les différents secteurs géographiques de l'archipel, en des sites accessibles et représentatifs des principaux habitats côtiers des Kerguelen (figure 2).

Les séries de données environnementales enregistrées en continu, à haute résolution et sur le long terme, sont nécessaires pour améliorer les prévisions de changement climatique, produire des modèles écologiques robustes et générer des scénarios



Figure 2. Archipel des Kerguelen et localisation des neuf sites de suivi du programme Proteker (étoiles bleues). Les sites sont répartis autour de l'archipel des Kerguelen, dans le Golfe du Morbihan à l'est [sites de la base de Port-aux-Français et Îlot Channer, Île Suhm, Île Longue et Île Haute], la Baie d'Audierne au sud [Fjord des Portes Noires et Île du Prince de Monaco], le Golfe des Baleiniers [Îlot des Trois Bergers] et le Golfe Choiseul [Port Christmas] au nord. La côte ouest, inaccessible et dangereuse, n'a pu être équipée.

réalistes de réponse des espèces et des communautés aux changements environnementaux (KENNICUTT et al., 2016 ; GUTT et al., 2018 ; CÁRDENAS et al., 2018). C'est notamment le cas en zones côtières où des espèces aux capacités thermorégulatrices limitées sont particulièrement exposées aux changements de température (STENNI et al., 2017 ; GUTT et al., 2018 ; CÁRDENAS et al., 2018 ; RICHERSON et al., 2018). Dans le cadre du programme Proteker, des enregistreurs de température HOBO® Water Temp Pro v2 et de conductivité HOBO® U-24 C (pour en déduire les valeurs de salinité) ont donc été installés à 5, 10 et 15 m de profondeur dans les différents sites de suivi. Ils ont été disposés dans un boîtier de protection en PVC, fixés à une tige filetée et scellés dans le substrat rocheux. Ils ont une autonomie de deux (conductivité) à six ans (température) pour une fréquence d'une mesure par heure.

Étude des variations de température

Seule la température a été mesurée de façon continue sur l'ensemble des sites. Après chaque campagne de terrain, les données recueillies sont régulièrement publiées en ligne sur le site dédié au programme (www.proteker.net). Les données de conductivité ne sont mesurées en continu sur l'ensemble des sites du Golfe du Morbihan que depuis 2017. Les données de température obtenues nous renseignent sur les variations saisonnières et annuelles ; elles indiquent aussi l'existence de forts contrastes entre sites, en particulier entre les sites situés à l'intérieur de la grande baie formée par le Golfe du Morbihan et ceux des côtes sud et nord de l'archipel, sous influence des eaux du large (figure 3). Les maximales estivales enregistrées atteignent jusqu'à +9,3 °C, en février, dans le Golfe du Morbihan à 5 m de profondeur (Île Longue, figure 3), alors qu'elles sont plus basses dans les sites situés hors du golfe (+7,2 °C à l'Îlot des Trois Bergers, figure 3). Ces fortes valeurs sont le résultat de fortes et soudaines augmentations ponctuelles des températures qui gagnent plusieurs degrés en quelques jours, ces fortes anomalies positives des températures semblant plus fréquentes ces dernières années. À l'inverse, le refroidissement des eaux est continu et régulier à partir d'avril (figure 3). Dans l'ensemble, les minimales sont similaires dans tous les sites, qu'ils soient situés à l'intérieur ou à l'extérieur du golfe, les minimales étant de +2,1 ± 0,7 °C à l'Île Longue et de +2,4 ± 0,8 °C à l'Îlot des Trois Bergers (figure 3). Globalement, les amplitudes de température les plus élevées ont donc été mesurées dans le Golfe du Morbihan. À noter qu'au cours de trois hivers successifs (2012-2014), les minimales enregistrées ont été plus froides d'un degré chaque année (de +3 à +1 °C) pour finalement remonter et se stabiliser à +2,5 °C depuis l'hiver 2015. L'étude des températures renseigne donc sur l'existence de variations pluriannuelles significatives qui devront être pris en compte dans de futurs modèles d'évolution climatique.

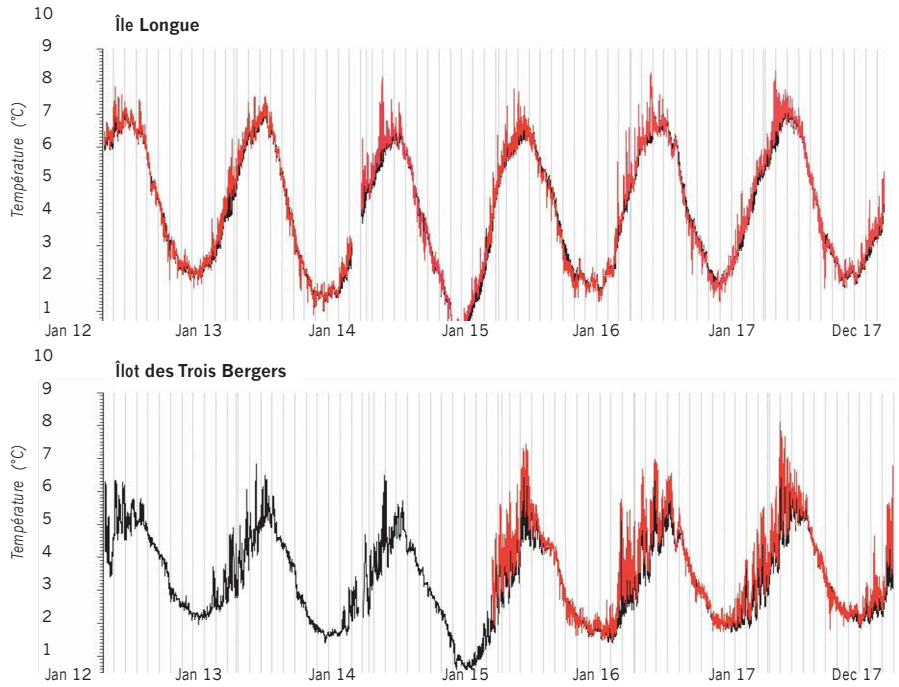


Figure 3. Enregistrement à haute fréquence (une mesure par heure) de la température de l'eau de mer à 5 m (courbes rouges) et 15 m (courbes noires) de profondeur à l'intérieur du Golfe du Morbihan (site de l'île Longue) et sur la côte nord (site de l'îlot des Trois Bergers) au cours de six années, de janvier 2012 à décembre 2017.

Dynamiques de recrutement sur les fonds marins

Les substrats artificiels sont couramment utilisés en domaine marin pour analyser les processus de colonisation (ou recrutement) par les organismes sessiles et leur dynamique de croissance dans des conditions environnementales changeantes (SUTHERLAND, 1974 ; STANWELL-SMITH & BARNES, 1997 ; BOWDEN et al., 2006). D'autre part, la combinaison de substrats artificiels et d'enregistreurs de température et de salinité permet un suivi précis des processus de colonisation en fonction des variations de ces paramètres. Dans ce but, des placettes de recrutement ont été disposées à proximité des enregistreurs de température et de conductivité, à 10 m de profondeur, aux différents sites de suivi (figure 4). Elles sont composées de huit carreaux d'argile indépendants les uns des autres et qui peuvent être prélevés individuellement selon un protocole préétabli (FÉRAL et al., 2016).

Plusieurs carreaux sont prélevés et renouvelés chaque année à chaque site afin de pouvoir générer des séries temporelles de placettes vieilles d'un à quatre ans. Lors de chaque prélèvement, la faune et la flore fixées sont photographiées, récoltées, et dénombrées. Elles sont actuellement en cours d'identification macroscopique et de séquençage par métabarcoding. Les photographies sont analysées pour quantifier la richesse et la couverture respective des espèces à l'aide de logiciels d'analyse d'image. Les résultats doivent permettre d'évaluer les différentes étapes du processus de colonisation sur une période d'au moins huit années et analyser les variations spatiale et temporelle de la dynamique des peuplements.

Les premières analyses réalisées sur quatre premières années indiquent que le processus de recrutement des organismes sessiles est généralement assez lent, en particulier au cours de la première année, alors que des espèces pionnières telles que les ascidies encroûtantes ou les algues calcifiantes sont bien installées dans tous les sites au bout de deux ans. La richesse en espèces augmente clairement au cours des quatre années mais la densité de couverture reste faible en comparaison des denses peuplements présents sur les fonds rocheux autour du dispositif. Cela souligne la dynamique relativement lente du peuplement et de la croissance des communautés sessiles dans les eaux froides des Kerguelen. Les placettes de certains sites présentent des couvertures plus denses que d'autres dès la première année (comme à l'île Suhm), mais la richesse spécifique reste similaire entre sites. Les dynamiques de croissance des organismes recrutés diffèrent donc sensiblement entre sites. Une forte mortalité a été notée à l'issue de la troisième année (fin 2016), entraînant une

chute de la richesse spécifique et de la surface couverte des placettes sur tous les sites. Cette mortalité a affecté de façon sélective certains organismes, tels que les ascidies pédonculées, alors que d'autres n'ont pas été affectés, comme les colonies encroûtantes pionnières d'ascidie et les algues calcifiantes. Pour le moment, il n'a pas été possible de rattacher cet événement à un phénomène climatique ou biologique particulier.

Prises de vues et inventaire d'espèces

Sur chacun des sites, le suivi des communautés benthiques est mis en œuvre à l'aide de prises de vues sous-marines réalisées selon différents protocoles pré-définis. Chaque année, chacune des huit placettes de recrutement de chaque site est prise en photo, qu'elle soit prélevée ou non, afin de renseigner la dynamique de colonisation (voir au-dessus). À proximité immédiate du dispositif des placettes, des photos quadras sont réalisées sur les tombants rocheux afin d'en caractériser les peuplements et pouvoir les comparer

à ceux des placettes. Enfin, des photos et transects vidéos sont également réalisés et géoréférencés sur l'ensemble des tombants rocheux, entre 5 et 15 m de profondeur, afin d'en établir une cartographie précise. Ce travail de prises de vues sous-marines est complété par des échantillonnages ciblés des principaux organismes composant les communautés étudiées (espèces abondantes, communes et structurantes) afin de les identifier. L'objectif est de caractériser les différents habitats benthiques côtiers et leurs assemblages d'espèces afin de constituer une ligne de base pour leur suivi futur. L'inventaire des espèces récoltées sur chaque site est en cours de publication sous forme d'un guide de terrain illustré et d'une base de données de distribution accessibles en ligne (figure 5).

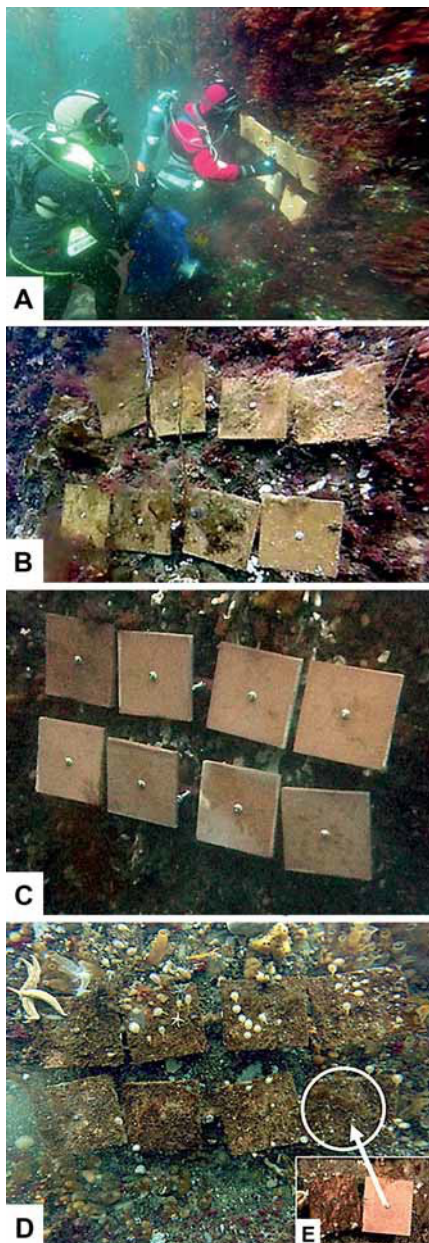


Figure 4. Placettes de recrutement. A. Installation des placettes sur un tombant à l'îlot Channer en décembre 2014. B. Placettes de l'île Haute, en décembre 2014, après un an. C. Placettes de l'île Suhm en décembre 2013. D. Placettes de l'île Suhm en décembre 2014, après un an. E. Placette vierge installée à l'île Suhm en remplacement d'une placette prélevée pour analyse. De forts contrastes dans les dynamiques de recrutement entre sites sont visibles (comparer B et D).

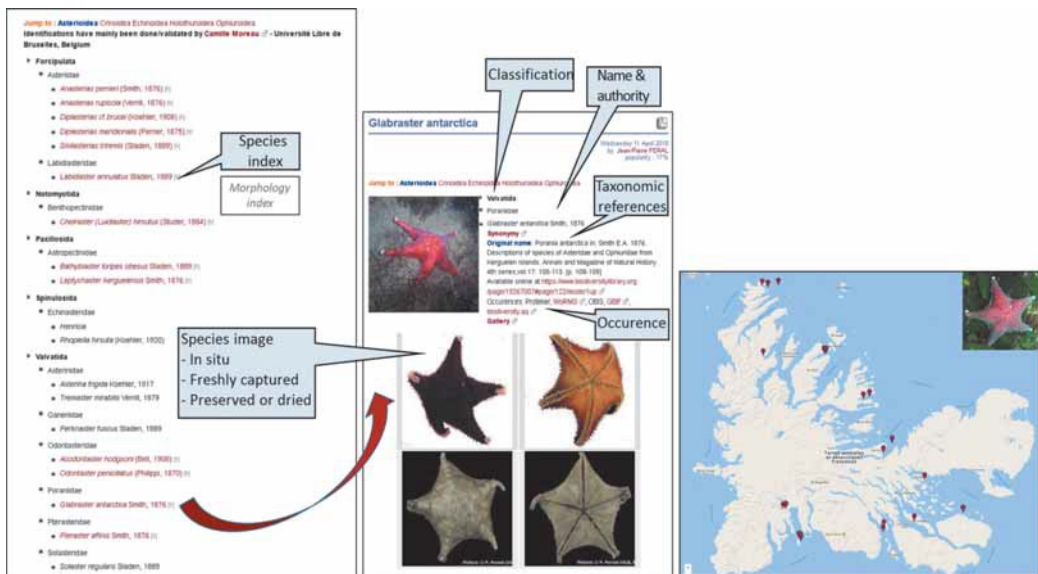


Figure 5. Guide de terrain en ligne (www.proteker.net) donnant accès à l'illustration et la distribution des espèces côtières d'invertébrés marins inventoriées dans l'archipel des Kerguelen : exemple de l'étoile de mer *Glabaster antarctica* Smith, 1876. En sélectionnant l'onglet "Asteroidea", un menu déroulant donne accès aux différentes espèces d'étoile de mer recensées autour de l'archipel. Divers liens mènent ensuite à des informations d'ordre taxinomique, systématique, et de distribution géographique dans l'archipel et plus largement, dans le reste de l'océan grâce à des liens vers les bases de données internationales déjà existantes. Les espèces sont illustrées par des photos de spécimens vivants pris dans leur milieu de vie, mais aussi de spécimens fraîchement prélevés et conservés en collection.

Étude de la structuration génétique des espèces

L'inventaire des espèces marines présentes dans les habitats côtiers des Kerguelen a été associé à des études phylogéographiques ciblées permettant d'analyser la structuration génétique d'un certain nombre d'espèces (échinodermes, mollusques, décapodes, poissons et algues) et mieux en comprendre l'origine et l'évolution. Il s'agit aussi de mieux cerner le rôle des facteurs environnementaux actuels et des traits d'histoire de vie de ces espèces (mode de reproduction et de dispersion) dans leur structuration génétique. Ces connaissances sont essentielles pour évaluer la vulnérabilité des espèces aux changements environnementaux car celle-ci dépend de la connectivité entre populations et des dynamiques démographiques à l'échelle de l'océan, critères importants à prendre en compte pour la désignation des aires marines protégées et leur gestion (GERBER et al., 2003 ; PALUMBI, 2004).

Les premiers résultats indiquent qu'une partie de la faune marine côtière des Kerguelen présente des niveaux d'endémisme et d'isolement importants. Certaines espèces communes, tel l'oursin *Abatus cordatus*, sont endémiques de l'archipel et des espèces de gastéropode montrent un certain degré d'isolement par rapport aux populations d'autres îles subantarctiques comme l'archipel de Crozet (GONZÁLEZ-WEVAR et al., 2017). À l'inverse, d'autres espèces de crinoïdes, oursins, bivalves et gastéropodes présentent une bonne connectivité entre régions subantarctiques éloignées (HEMERY et al., 2013 ; PIERRAT et al., 2013 ; SAUCÈDE et al., 2015 ; GONZÁLEZ-WEVAR et al., 2018). Ces résultats contrastés seront bientôt complétés par les études en cours qui visent à mieux caractériser les relations existant entre les espèces et les populations des zones côtières de Kerguelen et celles des autres îles subantarctiques (îles Marion, Crozet, Heard et McDonald).

Écologie trophique

Diversité, structure et stabilité des écosystèmes sont en grande partie conditionnées par la nature des interactions entre espèces, et en particulier par les relations de prédation et de compétition pour les ressources. L'étude des réseaux trophiques permet donc d'évaluer la dynamique et la stabilité d'écosystèmes soumis à des changements environnementaux (POLIS & WINEMILLER, 1996 ; POST, 2002 ; NORKKO et al., 2007). Parmi les méthodes d'étude aujourd'hui disponibles, l'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) est relativement facile à mettre en œuvre. Cette approche a suscité beaucoup d'intérêts, compte tenu de la complexité des réseaux trophiques, du peu de données de terrain souvent disponibles, et de la difficulté à quantifier les interactions et les flux de biomasse dans les systèmes naturels (NORKKO et al., 2007 ; MICHEL et al., 2016). L'analyse de marqueurs trophiques intégratifs ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) permet d'identifier les ressources trophiques utilisées par les organismes, de caractériser leur place dans le réseau trophique, ou encore de visualiser leur plasticité trophique. Couplées à des analyses des contenus digestifs, ces méthodes permettent non seulement de décrire aussi efficacement que possible les interactions écologiques dictant la structure des réseaux trophiques (NYSSSEN et al., 2005) mais aussi de cerner les niches trophiques (ou niches isotopiques) des consommateurs.

Au cours de quatre campagnes de terrain, de 2012 à 2017, des prélèvements des principaux consommateurs primaires et secondaires (invertébrés marins) ainsi que de leurs diverses sources de nourriture potentielles (particules organiques en suspension dans l'eau de mer, débris organiques du sédiment, méiofaune, macro-algues...) ont été réalisés sur chaque site et à différentes profondeurs. Des analyses trophiques ont été réalisées et complétées par des dispositifs expérimentaux en aquarium réalisés dans le petit laboratoire de biologie marine de Port-aux-Français. Couplées à l'étude des contenus digestifs et à l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$), ces études doivent permettre d'identifier les sources trophiques utilisées par les espèces, de quantifier les taux d'ingestion, de caractériser les niches trophiques ainsi que les principaux liens trophiques existant entre espèces.

Les premiers résultats obtenus contribuent à améliorer notre connaissance de l'écologie des espèces étudiées. À titre d'exemple, trois espèces d'oursins communes des habitats côtiers de Kerguelen ont été ciblées : *Sterechinus diadema*, *Ctenocidaris nutrix* et *Abatus cordatus* (figure 6).

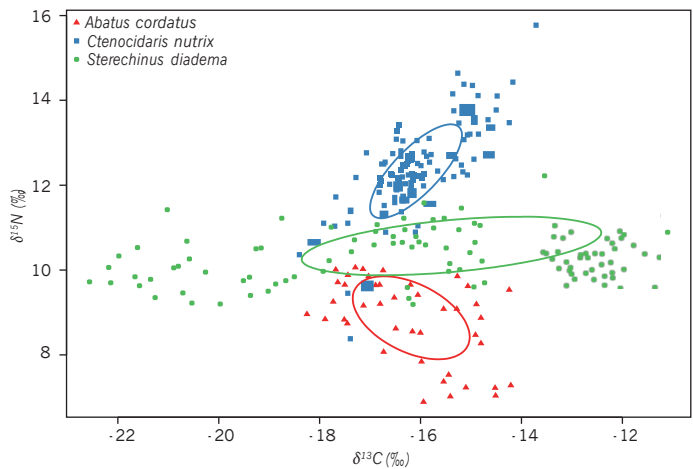


Figure 6. Rapport des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) pour trois espèces d'oursin (*Abatus cordatus* en rouge, *Ctenocidaris nutrix* en bleu, *Sterechinus diadema* en vert) permettant de définir leurs niches isotopiques (ellipses de couleur) et de les utiliser comme proxies des niches trophiques. Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées pour l'espèce en bleu témoignent d'un régime alimentaire carnivore. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus dispersées pour l'espèce en vert témoignent d'une plus large niche trophique et d'un régime alimentaire omnivore.

Dans l'ensemble, les différences de position trophique et de stratégie alimentaire sont susceptibles de moduler la capacité de chaque espèce à faire face aux changements environnementaux. *S. diadema* semble être une espèce omnivore capable de consommer une grande variété de sources de nourriture. Par conséquent, il semble probable que, face aux changements de disponibilité de sources de nourriture spécifiques, cette plasticité trophique pourrait lui permettre de déplacer son régime alimentaire vers d'autres sources, permettant à cette espèce un certain degré de résilience. *C. nutrix* manifeste une nette préférence pour la consommation de matière d'origine animale. Des modifications dans l'abondance et la nature de la faune benthique pourraient donc nuire à son alimentation. Enfin, *A. cordatus* semble avoir une faible plasticité trophique et se nourrir principalement des particules organiques du sédiment. Des modifications des flux de matière organique depuis la surface vers le fond pourraient mettre cette espèce en danger de pénurie alimentaire. Ces résultats préliminaires constituent une première caractérisation des principales structures des réseaux trophiques, condition indispensable pour évaluer leur résilience face aux changements environnementaux.

Modélisation de la sensibilité des espèces aux changements environnementaux

Les espèces marines des régions polaires sont réputées sensibles aux changements environnementaux, notamment aux variations de température, d'acidité des eaux et de disponibilité de leurs ressources nutritives (ORR et al., 2005 ; BARNES & PECK, 2008). Les espèces endémiques des îles subantarctiques sont particulièrement vulnérables à ces changements environnementaux si elles n'ont pas la possibilité de disperser et migrer vers des zones refuge aux conditions plus favorables (BEN RAIS LASRAM et al., 2010). Modéliser la distribution des espèces et des communautés en fonction de leur environnement de vie est une approche aujourd'hui largement employée en écologie, en biogéographie et en biologie de la conservation. Les méthodes de modélisation disponibles permettent : (i) d'estimer la niche écologique des espèces, (ii) d'interpoler les données de présence connues à l'ensemble des aires de distribution en fonction des données environnementales disponibles, et (iii) d'évaluer les modifications de distribution potentielles associées aux changements environnementaux.

Les modèles de distribution d'espèces sont souvent limités à l'analyse des corrélations spatiales existant entre la distribution des espèces et certains facteurs de l'environnement. D'autre part, beaucoup reposent sur le postulat que les relations entre les espèces et leur environnement sont à l'équilibre, une condition rarement vérifiée (et vérifiable), et particulièrement discutable dans un contexte de changements environnementaux. L'évolution des relations entre distribution des espèces et conditions environnementales doit alors être complétée par des approches mécanistiques reposant sur l'étude de processus métaboliques. De telles approches consistent à intégrer l'analyse des traits fonctionnels des espèces dans des modèles dynamiques (KOOIJMAN, 2010), ce qui nécessite une bonne compréhension de la physiologie des espèces aux différents stades de leur développement (KEARNEY & PORTER, 2009).

Aux Kerguelen, des modèles de distribution ont été élaborés pour évaluer la vulnérabilité potentielle de certaines espèces aux changements environnementaux (GUILLAUMOT et al., 2018). L'effet des variations de température, de la salinité et de l'acidité des eaux sur leur métabolisme a été évalué grâce à des dispositifs expérimentaux réalisés dans le laboratoire de Port-aux-Français. Ils doivent permettre de fournir de nouvelles données pour alimenter des modèles de réponse dynamiques des espèces à différents facteurs de stress et affiner les prévisions de sensibilité de ces espèces aux changements environnementaux.

Discussion

La récente extension de la RNN Taf s'est aussi accompagnée de changements dans les modalités de gestion des zones côtières des Kerguelen puisque celles-ci se trouvent maintenant classées en zone de protection renforcée. Cette zone peut être considérée comme biologiquement vierge car aucune espèce marine ne semble avoir été introduite

dont l'impact en mer n'est pas encore évalué (LECOMTE et al., 2013). Les eaux environnantes constituent des habitats de reproduction essentiels pour de nombreuses espèces d'oiseaux et de mammifères marins. Elles fournissent également des zones de nourricerie pour de nombreux poissons, dont des espèces exploitées commercialement.

La RNN Taf a pour objectif de protéger et préserver les espaces naturels des Terres australes françaises et assurer le maintien de leur diversité biologique. Un plan de gestion détermine les actions prioritaires à mener en vue de la protection de ces milieux naturels et la préservation d'espèces et d'habitats remarquables ou en voie de disparition. L'étroite collaboration entre la communauté scientifique, l'IPEV et les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) constitue une condition indispensable à la bonne gestion du patrimoine naturel classé. Les travaux menés par les laboratoires de recherche dans le cadre des projets soutenus par l'IPEV apportent aux TAAF de nombreuses données indispensables aux politiques de gestion.

Le programme Proteker s'appuie également sur un réseau national et international de collaborations scientifiques (Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie, Université Libre de Bruxelles, universités chiliennes de Santiago, Valdivia et Punta Arenas...). Il fait partie de la zone atelier antarctique du CNRS (ZATA) et participe aux programmes ANTOS (Antarctic Nearshore and Terrestrial Observing System) et ISSA (Integrated Science for the Sub-Antarctic) du Scientific Committee on Antarctic Research (SCAR), organisme en charge de coordonner la recherche scientifique internationale en Antarctique dont nombre de recommandations en matière de conservation ont été intégrées au traité sur l'Antarctique.

Quelques perspectives

Initié en 2011, le programme Proteker a été prolongé jusqu'en 2018 et fait actuellement l'objet d'une demande de renouvellement pour quatre ans (2019-2022) afin de compléter et développer l'observatoire mis en place. La prochaine étape doit consister à compléter le suivi des sites instrumentés par l'enregistrement de paramètres supplémentaires (pH, oxygène et turbidité). En particulier, de nouveaux capteurs pourraient être installés et alimentés par une source d'énergie durable (système hybride photovoltaïque - éolien terrestre). La cartographie des habitats benthiques doit être poursuivie pour analyser les assemblages benthiques où les placettes de recrutement ont été établies. L'inventaire des espèces présentes à proximité des sites surveillés doit être achevé afin de finaliser le guide de terrain illustré et la base de données accessibles en ligne. Enfin, les analyses phylogéographiques, trophiques et écologiques seront complétées par les projets de recherche en cours. Atteindre tous ces objectifs implique de pouvoir disposer de moyens à la mer adaptés, et notamment d'un navire approprié pour accéder aux sites éloignés de la base de Port-aux-Français et à partir duquel des outils peuvent être déployés et les activités de plongée réalisées. Les résultats du programme contribueront à améliorer les connaissances scientifiques nécessaires à la mise en œuvre du plan de gestion actuel de la RNN Taf. À terme, il est prévu que les personnels de la réserve soient formés aux techniques propres à la plongée scientifique et à l'écologie marine afin de prendre en charge l'observatoire mis en place et assurer le suivi régulier de ses sites.



Ecologue marin, maître de conférences à l'Université de Bourgogne, il est en charge du programme PROTEKER depuis 2015.



Sébastien MOTREUIL

Ecologue marin et terrestre, ingénieur d'études au CNRS, plongeur scientifique classe 2B, il est chef de mission sur le programme PROTEKER.



Olivier MATHIEU

Géochimiste, maître de conférences à l'Université de Bourgogne, il est spécialiste des analyses isotopiques.



Anne-Lise SANTONI

Chimiste, ingénieure d'études à l'Université de Bourgogne, elle est en charge des analyses isotopiques.



Sébastien COUETTE

Paléontologue, maître de conférences à l'École Pratique des Hautes Etudes, il intervient dans le traitement des données et l'analyse d'images.



Jean-Pierre FÉRAL

Ecologue marin, directeur de recherche au CNRS, il a initié le programme PROTEKER en 2011.

Remerciements

Proteker est un programme de recherche de l'Institut polaire français Paul-Émile Victor (n°1044). Nous remercions la réserve naturelle nationale des Terres australes françaises pour son aide logistique et humaine précieuse sur le terrain. Nous sommes particulièrement reconnaissants aux équipes opérationnelles de l'IPEV et des TAAF pour l'organisation de la logistique sur la base de Port-aux-Français et à bord du navire Marion-Dufresne. Nous souhaitons en particulier remercier les capitaines et les membres d'équipage du Commerson et de La Curieuse sans qui le programme n'aurait jamais pu être mis en œuvre.

Bibliographie

- ALLAN E.L., FRONEMAN P.W., DURGADOO J.V., MCQUAID C.D., ANSORGE I.J. & RICHOUX N.B. 2013. Critical indirect effects of climate change on sub-Antarctic ecosystem functioning. *Ecology and Evolution* 3(9): 2994-3004. doi:10.1002/ece3.678
- ANSORGE I.J., DURGADOO J.V. & PAKHOMOV E.A. 2009. Dynamics of physical and biological systems of the Prince Edward Islands in a changing climate. *Papers and Proceedings of the Tasmanian Royal Society* 143: 15-18.
- ANSORGE I.J., DURGADOO J.V. & TREASURE A.M. 2014. Sentinels to climate change. The need for monitoring at South Africa's Subantarctic laboratory. *South African Journal of Science*, 110(1/2). doi: org/10.1590/sajs.2014/a0044
- ARNAUD P.M. 1974. Contribution à la biomonie benthique antarctique et subantarctique. *Téthys* 6: 469-653.
- BARNES D.K.A. & PECK L.S. 2008. Vulnerability of Antarctic shelf biodiversity to predicted regional warming. *Climate Research* 37: 149-163.
- BEN RAIS LASRAM F., GUILHAUMON F., ALBOUY C., SOMOT S., THUILLER W., MOULLOT D. 2010. The Mediterranean Sea as a "cul-de-sac" for endemic fishes facing climate change. *Global Change Biology* 16(12): 3233-3245.
- BOWDEN D.A., CLARKE A., PECK L.A. & BARNES D.K.A. 2006. Antarctic sessile marine benthos: colonisation and growth on artificial substrata over three years. *Marine Ecology Progress Series* 316: 1-16. doi: 10.3354/meps316001
- BYRNE M., GALL M., WOLFE K. & AGÜERA A. 2016. From pole to pole: the potential for the Arctic seastar *Asterias amurensis* to invade a warming Southern Ocean. *Global Change Biology* 22(12): 3874-3887. doi: 10.1111/gcb.13304
- CÁRDENAS C.A., GONZÁLEZ-ARAVENA M. & SANTIBÁÑEZ P.A. 2018. The importance of local settings: within-year variability in seawater temperature at South Bay, Western Antarctic Peninsula. *PeerJ* 6: e4289. doi: 10.7717/peerj.4289
- DESBRUYÈRES D. & GUILLÉ A. 1973. La faune benthique de l'archipel de Kerguelen. Premières données quantitatives. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences. Série D: Sciences Naturelles* 276: 633-636.
- FÉRAL J.-P., SAUCÈDE T., POULIN E., MARSCHAL C., MARTY G., ROCA J.-C., MOTREUIL S. & BEURIER J.-P. 2016. PROTEKER: implementation of a submarine observatory at the Kerguelen islands (Southern Ocean). *Underwater Technology* 34(1): 1-8. doi: 10.3723/ut.34.003
- GERBER L.R., BOTSFORD L.W., HASTINGS A. et al. 2003. Population models for marine reserve design: A retrospective and prospective synthesis. *Ecological Applications* 13(supp.): 47-64.
- GONZÁLEZ-WEVAR C.A., HÜNE M., SEGOVIA N.I., NAKANO T., SPENCER H., CHOWN S.L., SAUCÈDE T., JOHNSTONE G., MANSILLA A. & POULIN E. 2017. Following the Antarctic Circumpolar Current: Patterns and processes in the biogeography of the limpet *Nacella* (Mollusca: Patellogastropoda) across the Southern Ocean. *Journal of Biogeography* 44(4): 861-874. doi: 10.1111/jbi.12908
- GONZÁLEZ-WEVAR C.A., SEGOVIA N.I., ROSENFELD S., OJEDA J., HÜNE M., NARETTO J., SAUCÈDE T., BRICKLE P., MORLEY S., FÉRAL J.-P., SPENCER H.G. & POULIN E. 2018. Long-distance dispersal in higher latitude sub-Antarctic Siphonaria (Gastropoda: Euthyneura) species. *Journal of Biogeography* 45(4): 874-884. doi: 10.1111/jbi.13174
- GRUA P. 1971. Invertébrés de l'infralittoral rocheux dans l'archipel de Kerguelen. Tome I : Introduction écologique. Hydraires, Bryozoaires, Amphineures, Prosobranches, Eponges calcaires, Pycnogonides. *CNFRA* 30: 1-66.
- GRUA P. 1973. Invertébrés de l'infralittoral rocheux dans l'archipel de Kerguelen. Tome II : Polychètes, Cirripèdes, Isopodes, Tanaidacés, Décapodes, Ascidies. *CNFRA* 32: 1-74.
- GRUA P. 1974. Invertébrés de l'infralittoral rocheux dans l'archipel de Kerguelen. Tome III : Némertes, Opisthobranches, Bivalves, Amphipodes, Holothurides, Echinides, Astérides, Ophiuroïdes. *CNFRA* 35: 1-44.
- GUILLAUMOT C., FABRI-RUIZ S., MARTIN A., ELÉAUME M., DANIS B., FÉRAL J.-P. & SAUCÈDE T. 2018. Benthic species of the Kerguelen Plateau show contrasting distribution shifts in response to environmental changes. *Ecology and Evolution* 8(12): 6210-6225. doi: 10.1002/ece3.4091
- GUTT J., ISLA E., BERTLER A.N., BODEKERO G.E., BRACEGIRDLE T.J., CAVANAGH R.D. et al. 2018. Cross-disciplinary in the advance of Antarctic ecosystem research. *Marine Genomics* 37: 1-17. doi: 10.1016/j.margen.2017.09.006
- HEMERY L., ELÉAUME M., ROUSSEL V., AMÉZIANE N., GALLUT C., STEINKE D., CRUAUD C., COULOUX A. & WILSON N.G. 2013. Comprehensive sampling reveals circumpolarity and sympatry in seven mitochondrial lineages of the Southern Ocean crinoid species *Promachocrinus kerguelensis* (Echinodermata). *Molecular Ecology* 21: 2502-2518.
- KARGEL J.S., BUSH A.B.G., COGLEY J.G., LEONARD G.J., RAUP B.H., SMIRAGLIA C., PECCI M. & RANZI R. 2014. A world of changing glaciers: Summary and climatic context. In: KARGEL J.S., LEONARD G.J., BISHOP M.P., KÅAB A. & RAUP, B.H. (eds.). *Global Land Ice Measurements from Space*. Springer, Berlin Heidelberg: 781-840. doi: 10.1007/978-3-540-79818-7_33
- KEARNEY M. & PORTER W. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12: 334-350.
- KENNICUTT M.C., KIM Y.D., FINNEMORE-ROGAN M., ANANDAKRISHNAN S. et al. 2016. Delivering 21st century Antarctic and Southern Ocean science. *Antarctic Science* 28: 407-423. doi: 10.1017/S0954102016000481
- KOOLMAN S.A.L.M. 2010 *Dynamic Energy Budget theory for metabolic organisation*. Cambridge Univ Press, New York, 514 p.
- LECOMTE F., BEALL E., CHAT J., DAVAINÉ P. & GAUDIN P. 2013. The complete history of salmonid introductions in the Kerguelen Islands, Southern Ocean. *Polar Biology* 36: 457-475. doi: 10.1007/s00300-012-1281-5
- LE ROUX P.C. & MCGEOCH M.A. 2008. Changes in climate extremes, variability and signature on sub-Antarctic Marion Island. *Climatic Change* 86: 309-329. doi: 10.1007/s10584-007-9259-y
- MAGNIEZ P. 1980. Modalité de l'incubation chez *Abatus cordatus*, oursin endémique des Iles Kerguelen. In: JAN-GOUX M. (ed.) *Echinoderms: Present and Past, Proceedings of the European Colloquium on Echinoderms, Brussels (BE)*. Balkema, Rotterdam: 399-403.

- MÉLICE J.L., LUTJEHARMS J.R.E., ROUAULT M. & ANSORGE I.J. 2003. Sea-surface temperatures at the sub-Antarctic islands Marion and Gough during the past 50 years. *South African Journal of Science* 99: 363-366.
- MICHEL L.N., DAVID B., DUBOIS P., LEPOINT G. & DE RIDDER C. 2016. Trophic plasticity of Antarctic echinoids under contrasted environmental conditions. *Polar Biology* 39: 913-923.
- MOLINOS J.G., HALPERN B.S., SCHOEMAN D.S., BROWN C.J., KIESSLING W., MOORE P.J., PANDOLFI J.M., POŁO-CZANSKA E.S., RICHARDSON A.J. & BURROWS M.T. 2015. Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity. *Nature Climate Change* 6(1): 83-88. doi: 10.1038/nclimate2769
- NORKKO A., THRUSH S.F., CUMMINGS V.J., GIBBS M.M., ANDREW N.L., NORKKO J. & SCHWARZ A.-M. 2007. Trophic structure of coastal Antarctic food webs associated with changes in sea ice and food supply. *Ecology* 88: 2810-2820.
- ORR J.C., FABRY V.J., AUMONT O. et al. 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* 437: 681-686.
- PALUMBI S.R. 2004. Marine reserves and ocean neighborhoods: The spatial scale of marine populations and their management. *Annual Review of Environmental Resources* 29: 31-68.
- PENDLEBURY S.F. & BARNES-KEOGHAN L.P. 2007. Climate and climate change in the sub-Antarctic. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 141(1): 67-82.
- PIERRAT B., SAUCÈDE T., BRAVARD A. & DAVID B. 2013. Comparative Biogeography of Echinoids, Bivalves, and Gastropods from the Southern Ocean. *Journal of Biogeography* 40: 1374-1385.
- POLIS G.A. & WINEMILLER K.O. 1996. Food webs. Integration of patterns and dynamics. Chapman and Hall, London.
- POST D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703-718.
- POULIN E. & FÉRAL J.-P. 1996. Why are there so many species of brooding Antarctic echinoids? *Evolution* 50: 820-830. doi: 10.2307/2410854
- POULIN E., PALMA A.T. & FÉRAL J.-P. 2002. Evolutionary versus ecological success of developmental modes in coastal Antarctic benthic invertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 218-222. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02493-X
- RICHERSON K., DRISCOLL R. & MANGEL M. 2018. Increasing temperature may shift availability of euphausiid prey in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 588: 59-70. doi: 0.3354/meps1246
- ROUAULT M., MÉLICE J.-L., REASON C.J.C. & LUTJEHARMS J.R.E. 2005. Climate variability at Marion Island, Southern Ocean, since 1960. *Journal of Geophysical Research* 110, C05007. doi:10.1029/2004JC002492
- SAUCÈDE T., DIAZ A., PIERRAT B., SELLANES J., DAVID B., FÉRAL J.-P. & POULIN E. 2015. The phylogenetic position and taxonomic status of *Sterechinus bernasconiae* Larrain, 1975 (Echinodermata, Echinoidea), an enigmatic Chilean sea urchin. *Polar Biology* 38: 1223-1237.
- SCHEFFER A., TRATHAN P.N., EDMONSTON J.G. & BOST C.-A. 2016. Combined influence of meso-scale circulation and bathymetry on the foraging behaviour of a diving predator, the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*). *Progress in Oceanography* 141: 1-16. doi:10.1016/j.pocean.2015.10.005
- SMITH V.R. 2002. Climate change in the sub-Antarctic: An illustration from Marion Island. *Climatic Change* 52: 345-357. doi:10.1023/A:1013718617277
- STANWELL-SMITH D. & BARNES D.K.A. 1997. Benthic community development in Antarctica: recruitment and growth on settlement panels at Signy Island. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 212: 61-79. doi: 10.1016/S0022-0981(96)02754-2
- STENNI B., CURRAN M.A.J., ABRAM N.J., ORSI A., GOURSAUD S., MASSON-DELMOTTE V. et al. 2017. Antarctic climate variability on regional and continental scales over the last 2000 years. *Climate of the Past* 13:1609-1634. doi:10.5194/cp-13-1609-2017
- SUTHERLAND J.P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *The American Naturalist* 108: 859-873. doi: 10.1086/282961