


Thèse de Master
Année 2022-2023
Master Sciences de la Mer

« **Caractérisation morphologique et
génétique des communautés marines
médiolittorales de l'archipel des Kerguelen** »

Lucile HATEAU



Réalisée sous la responsabilité de :
Quentin JOSSART
Thomas SAUCEDE



Laboratoire Biogéosciences
Unité Mixte de Recherche 6282, CNRS, Université de Bourgogne, EPHE

A qui de droit,

L'administration du Master Sciences de la Mer de l'Université Sorbonne Université, est l'unique dépositaire des manuscrits servant à valider les Thèses de Master. Nous ne diffusons des copies que sur demande écrite, après avoir sollicité l'accord de l'auteur et du ou des responsables du stage qui a conduit à l'écriture de la Thèse. En apposant la mention ci-dessous dans la première page du manuscrit (page de couverture intérieure), nous nous engageons à ne pas diffuser le manuscrit et à transmettre toute demande à l'auteur et au responsable de stage qui la traitera indépendamment.

Alain NIERGA

Gestionnaire de la formation

SORBONNE UNIVERSITE
FACULTE SCIENCES et INGENIERIE
MASTER SCIENCES DE LA MER
Tour 46 - 46/00 - Etage 1 - BC 6
4 place JUSSIEU
75252 PARIS Cedex 05

Avertissement/Disclaimer

Cette Thèse de Master a été réalisée de manière indépendante, pour remplir une partie des conditions d'obtention du titre de Master Sciences de la Mer de l'Université Sorbonne Université. Aucune autre assistance ou source que celles mentionnées n'ont été utilisées. Aucune donnée ne pourra être prise de ce manuscrit sans l'approbation de l'auteur et du responsable de stage.

This Master Thesis has been independently composed for the partial fulfillment of the title of Master of Science in Marine Sciences at University «Sorbonne Université». No other than the indicated aid and sources have been used. It has not been presented to any other examination board. No data can be taken out of this manuscript without prior approval of the author and the thesis-promoter.

Sommaire

Remerciements

Liste des figures et tableaux

Liste des symboles et abréviations utilisés dans le texte

1	Introduction	1
2	Matériels et méthodes	4
2.1	Sites d'étude et protocole d'échantillonnage	4
2.2	Analyses morphologiques	6
2.3	Analyses génétiques.....	6
2.4	Analyses statistiques	8
2.4.1	Matrice d'abondance : taxons et groupes trophiques	8
2.4.2	Effort d'échantillonnage et diversité.....	8
2.5	Biogéographie et phylogéographie	9
3	Résultats.....	10
3.1	Diversité taxinomique et groupes fonctionnels	10
3.2	Effort d'échantillonnage et diversité des sites d'études	13
3.3	Structures des communautés et répartition spatiale	17
3.3.1	Composition des phyla et composition en espèces	17
3.3.2	Groupes fonctionnels.....	20
3.4	Biogéographie et phylogéographie	21
4	Discussion	23
4.1	Diversité taxinomique et groupes fonctionnels	23
4.2	Diversité des sites d'études et structure des communautés.....	26
4.3	Biogéographie et phylogéographie	27
4.4	Lien avec la zone subtidale.....	29
5	Conclusion et perspectives.....	29

Références bibliographiques

Annexes

Remerciements

En premier lieu, je tiens à exprimer ma profonde gratitude envers mes superviseurs de stage, Thomas Saucède et Quentin Jossart, qui m'ont offert l'opportunité de réaliser ce stage et ont fait preuve d'une bienveillance remarquable à mon égard. Leur soutien a grandement contribué à mon développement professionnel et personnel, en m'initiant au monde fascinant de la macrofaune benthique de l'archipel de Kerguelen. Je souhaite également exprimer ma sincère reconnaissance pour leur patience et leur accompagnement tout au long de cette expérience. Leur formation approfondie sur les techniques de barcoding et de tri des différents morphotypes a été précieuse.

Un remerciement particulier est adressé à Yann Lelièvre pour ses conseils scientifiques éclairés, ainsi que pour m'avoir prodigué de précieux conseils sur la découverte de la région de Bourgogne Franche-Comté.

Je souhaite également remercier les TAAFs pour avoir permis la réalisation du projet et rendu ce stage possible.

Je tiens également à exprimer ma reconnaissance envers Sebastian Rosenfeld pour son aide précieuse dans la différenciation des espèces appartenant au genre *Siphonaria*.

Bien sûr, je ne saurais oublier de saluer chaleureusement mes collègues de bureau, Léa et Arthur, qui étaient également en stage. Leur bonne humeur et nos discussions ont grandement participé à rendre cette expérience agréable.

Un grand merci à ma famille pour leur soutien constant et pour avoir pris le temps de me rendre visite à plusieurs reprises pendant cette période.

Enfin, je remercie l'ensemble de l'équipe enseignante de Sorbonne université qui m'a encadré au cours de ces deux formidables années de master, et qui a su me transmettre sa passion et ses connaissances sur les Sciences De la Mer.

Liste des figures et tableaux

N° de figure	Légende courte
Figure 1	Carte de Kerguelen
Figure 2	Abondance relative des espèces tous sites confondus
Figure 3	Répartition des espèces dans la zone d'étude (nombre d'espèces en fonction du nombre de quadrats)
Figure 4	Courbes de raréfaction
Figure 5	Diagramme rang-fréquence
Figure 6	Diagramme de Venn : Nombre d'espèces spécifiques à chacun des sites et partagées entre les sites
Figure 7	Abondances relatives des phyla selon les sites
Figure 8	Abondance relative des espèces présentes dans 1, 2 et 3 sites
Figure 9	Analyse en composantes principales basée sur les données d'abondance des espèces en fonction des quadrats
Figure 10	Classification Hiérarchique
Figure 11	Abondance relative des groupes fonctionnels (trophiques) selon les sites
Figure 12	Réseaux d'haplotypes

N° de tableau	Légende courte
Tableau I	Taxons trouvés dans la zone d'étude
Tableau II	Indices de diversité alpha
Tableau III	Indices de diversité bêta
Tableau IV	Répartitions géographiques des dix espèces identifiées au niveau spécifique

N° d'annexe	Légende courte
Annexe 1	Amorces et conditions de PCR utilisées pour chaque taxon lors du barcoding de l'ADN
Annexe 2	Quadrat déployé lors de l'investigation <i>in situ</i>
Annexe 3	Taxons trouvés dans la zone d'étude, succès du barcoding et groupes fonctionnels
Annexe 4	Calculs des indices de diversité
Annexe 5	Planche taxinomique
Annexe 6	Abondance des espèces selon les sites
Annexe 7	Abondance des espèces selon les quadrats

Liste des symboles et abréviations utilisés dans le texte

Liste des symboles :

Symbole	Description
RS	Richesse spécifique
H'	Indice de diversité de Shannon
J	Indice de diversité de Piélou
1- λ	Inverse de l'indice de Simpson
Chao1	Estimateur Chao1

Liste des abréviations :

Abréviation	Description
ABGD	Automatic Barcode Gap Discovery
ACP	Analyse en Composantes Principales
BDS	Baie des Swains
BIN	Barcode Index Number
BOLD	Barcode Of Life Data System
COI	Cytochrome c Oxidase subunit I
GBIF	Global Biodiversity Information Facility
PCR	Réaction en chaîne par polymérase
TAE	Tris / Acétate / EDTA
WoRMS	World Register of Marine Species

Liste des codes des espèces citées dans le texte :

Codes	Description
AMP.A	Calliopoidea sp.
AMP.B	Lysianassidae sp.
AMP.F	Amphipoda sp.2
ANE.A	Clitellata sp.
ANE.B	Polychaeta sp.1
ANE.H	Polychaeta sp.2
ANE.N	<i>Pseudonereis</i> sp.
ANE.P	Errantia sp.
BIV.E	<i>Lasaea consanguinea</i> (Smith, 1879)
BIV.H	<i>Kidderia minuta</i> (Dall, 1876)
GAS.A	<i>Laevitorina caliginosa</i> (Gould, 1849)
GAS.F	<i>Siphonaria fuegiensis</i> (Güller, Zelaya & Ituarte, 2016)
ISO.A	Sphaeromatidae sp.
ISO.C	Isopoda sp.
NEMAT.A	Nematoda sp.
PLA.A	Rhabditophora sp.1
PLA.B	Rhabditophora sp.2

1 Introduction

La zone côtière, à l'interface entre la terre et la mer, est un environnement d'une importance capitale à l'échelle mondiale. Cette zone dynamique et complexe abrite une myriade d'écosystèmes tels que les mangroves, les récifs coralliens, les marais salants et les zones intertidales (Fernandino *et al.*, 2018). Habitats essentiels pour de nombreuses espèces, les zones côtières fournissent également d'innombrables services écosystémiques (Luisetti *et al.*, 2014). Cependant, elles font face à des perturbations qui menacent leur intégrité et leur durabilité. Les pressions anthropiques, telles la pollution, la surexploitation des ressources et les changements climatiques, ont des répercussions dévastatrices sur ces écosystèmes fragiles (Luisetti *et al.*, 2014). La zone intertidale correspond à la zone de balancement des marées, c'est-à-dire, la partie de la zone côtière qui est alternativement immergée et émergée en fonction des marées. Elle est plus communément appelée estran (« *seashore* » ou « *foreshore* » en anglais). Elle s'étend depuis la limite supérieure de l'étage supralittoral jusqu'à la limite inférieure de l'étage infralittoral (Vadon et Foucault, 2012). L'étage médiolittoral quant à lui, se trouve entre la marée haute et la marée basse de moyennes vives-eaux (Vadon et Foucault, 2012). A marée basse, les espèces médiolittorales sont soumises à de forts niveaux d'énergie physique (causés entre autres par les vagues et les courants de marées), une dessiccation, un stress thermique, ainsi que des variations de salinité importantes (Mann, 2009). Grâce à des adaptations physiologiques, comportementales ou encore morphologiques, de nombreuses espèces ont pu s'établir dans ce milieu contraignant (Benedetti et Trussell, 2013). Une partie de ces espèces est propre à la zone intertidale qui n'est pas simplement une extension de leur zone de distribution subtidale (Fielding *et al.*, 1994). Les écosystèmes intertidaux sont considérés comme des sentinelles des changements globaux compte tenu des effets cumulés de nombreux impacts naturels et anthropiques sur ces milieux (Griffiths et Waller, 2016, Thyrring et Peck, 2021). Aux hautes latitudes, et notamment en région subantarctique, les conséquences des changements globaux se manifestent notamment par des modifications de l'aire de distribution des espèces natives et génèrent des conditions parfois favorables à l'implantation et au développement d'espèces non indigènes et potentiellement invasives (Griffiths et Waller, 2016; Helmuth *et al.*, 2006; López-Farrán *et al.*, 2021). Dans ce contexte, un état des lieux de la composition et de la

structure des communautés intertidales est dès lors primordial afin de détecter de potentiels changements futurs.

La biodiversité intertidale en Antarctique et en subantarctique est encore largement méconnue par rapport à la plupart des régions des basses latitudes (Griffiths et Waller, 2016). Certaines études suggèrent que la diversité des régions subantarctiques et Antarctiques serait appauvrie par rapport à celles des latitudes moins élevées, alors que d'autres travaux montrent au contraire que cette perception évolue progressivement (Griffiths et Waller, 2016 ; Thyrring et Peck, 2021). A l'échelle locale (d'un site par exemple), les communautés intertidales sont influencées par de nombreux facteurs biotiques et abiotiques qui déterminent leur composition. Parmi ces facteurs, la température, la déshydratation, les rayons UV, la salinité, l'exposition aux vagues et aux courants, les dynamiques littorales, la présence d'habitats biogéniques (e.g. microhabitats), ainsi que la nature des substrats jouent un rôle essentiel (Thyrring et Peck, 2021). Une méta-analyse de Thyrring et Peck (2021) suggère également une faible proportion de prédateurs en intertidal subantarctique par rapport aux autres régions du monde, traduisant une probable moindre importance des interactions biotiques de type top-down à cette latitude. La prise en compte de la complexité de toutes ces variables est cruciale pour une compréhension approfondie de la dynamique des communautés intertidales (Thyrring et Peck, 2021). La zone subantarctique se caractérise par la prédominance des milieux insulaires (Gressitt et Weber, 1959). Selon la théorie de l'équilibre insulaire développée par MacArthur et Wilson (1967), la richesse spécifique des îles est fortement conditionnée par la taille de l'île et diminue avec l'isolement géographique et la distance entre les îles, avec le continent ou avec les plateaux continentaux. La théorie de l'équilibre insulaire ne tient pas compte de l'hétérogénéité locale des habitats (Brown *et al.*, 1998), mais malgré cette limite, elle reste largement utilisée, notamment pour la définition d'aires marines protégées (Renault, 2021).

Les îles Kerguelen (48°30'–50°S, 68°27'–70°35'E), forment un archipel subantarctique français (Terres Australes et Antarctiques Françaises) situé à un carrefour entre régions biogéographiques, et à la limite entre l'océan Austral et l'océan Indien. Les îles Kerguelen sont la partie Nord émergée du vaste plateau Kerguelen-Heard (2 millions de km²) dont les parties émergées les plus anciennes datent d'environ 40 millions d'années (Cottin *et al.*, 2011.). La Grande Terre, l'île principale, se distingue par son trait de côte très découpé et ses falaises

abruptes, témoins d'une érosion glaciaire importante (Arnaud 1974 et Hodgson *et al.*, 2014). Cette région isolée (située à 4100 km au sud-est de l'Afrique du sud, 4000 km à l'ouest de l'Australie, et à 2000 km au nord du continent Antarctique, Arnaud 1974) est confrontée à de nombreux défis liés au changement climatique. Les écosystèmes marins et côtiers de ces îles sont particulièrement menacés, car les espèces qui y résident se sont longtemps adaptées aux conditions froides et stables de ces régions (Waller *et al.*, 2017, Convey et Peck 2019). L'inventaire des espèces marines sur le plateau de Kerguelen a débuté par l'expédition du HMS Challenger en 1873 (Féral *et al.*, 2017), mais ce sont les nombreuses campagnes de collecte d'organismes benthiques de la seconde moitié du XX^{ième} siècle, telles que celles menées par Arnaud, Délepine, Hureau et Rannou entre 1961 et 1970 qui ont majoritairement contribué aux connaissances actuelles, malgré tout encore lacunaire (Améziane et Hemery, 2011). Les organismes intertidaux représentent une faible proportion des échantillons prélevés et étudiés au cours de ces campagnes. En 2016, Griffiths et Waller ont réalisé une méta-analyse de la macrofaune intertidale de l'océan Austral, en se basant sur les données bibliographiques antérieures. Ces travaux préliminaires suggèrent que l'archipel des Kerguelen présente une diversité marine intertidale élevée par rapport à celle d'autres îles subantarctiques de plus petite taille et plus récentes (e.g. île Marion, île Macquarie). Cependant, la faune et la flore intertidales de Kerguelen présenteraient un nombre réduit d'espèces et de groupes fonctionnels par rapport aux régions tempérées et tropicales (Lawrence et McClintock, 1987).

Afin d'étudier la composition des communautés médiolittorales de Kerguelen, un inventaire taxinomique précis et vérifiable est bien entendu essentiel. Cependant, plusieurs problèmes majeurs peuvent survenir et rendre cette tâche délicate : 1) diminution de l'expertise taxinomique avec perte de connaissances au fil des générations (Tautz *et al.*, 2003 ; De Broyer et Danis, 2011) ; 2) littérature taxinomique souvent difficilement accessible ; 3) nombreux échantillons précédemment collectés restés non triés et non décrits (Kaiser *et al.*, 2013) ; 4) biais d'intérêt pour l'étude de certains groupes taxinomiques peu étudiés (e.g. nématodes, Tautz *et al.*, 2003). Ces limites illustrent les obstacles à surmonter pour une meilleure évaluation de la biodiversité intertidale dans l'océan Austral.

D'importants progrès techniques et méthodologiques ont été réalisés au cours de la dernière décennie en matière d'échantillonnage (e.g. imagerie, normalisation des méthodes)

et d'analyses (e.g. approches génétiques et isotopiques), ce qui a considérablement contribué à l'amélioration des connaissances sur la biodiversité et l'écologie de la macrofaune de l'océan Austral (Kaiser *et al.*, 2013; Gutt *et al.*, 2018; Saucède *et al.*, 2021). Ces avancées ont permis, par exemple, la détection d'espèces cryptiques, la clarification de synonymies, une meilleure connaissance des aires de distribution des espèces, ainsi que de leur histoire évolutive (Kaiser *et al.*, 2013). Les analyses génétiques ont une importance cruciale, en particulier pour les groupes peu étudiés et pour lesquels l'identification morphologique est complexe, tels que les plathelminthes ou les némertes (Pante *et al.*, 2015 ; Jossart *et al.*, 2021). Grâce à ces analyses, il est possible de surmonter les limites liées à l'identification morphologique et d'obtenir des informations précieuses sur la diversité génétique et la phylogénie de ces groupes.

Ce stage s'intègre dans le programme de recherche pluridisciplinaire n°1044 Proteker de l'Institut français Paul-Émile Victor. Ce programme a pour objectif de réaliser des suivis écologiques des habitats marins côtiers à Kerguelen et d'améliorer les connaissances sur ces habitats grâce à des analyses taxinomiques, génétiques et écologiques (Féral *et al.*, 2017). Ces suivis ont pour but d'évaluer et de prédire l'impact du changement climatique à partir d'un état des lieux de référence (« *baseline* »), afin de permettre la mise en place de mesures de protection et de conservation (Saucède *et al.*, 2022). Le présent travail a pour but d'analyser la diversité, la composition et la structuration des communautés médiolittorales en trois sites des Kerguelen, à l'aide d'une approche intégrative basée sur une analyse taxinomique (sur base morphologique) et moléculaire (par barcoding, Cytochrome c Oxidase subunit I, COI). Il a aussi pour but de permettre la comparaison entre communautés à l'échelle locale et avec d'autres zones de l'océan Austral (échelle régionale), afin d'en définir l'originalité et fournir une première caractérisation de leur diversité et de leurs affinités biogéographiques.

2 Matériels et méthodes

2.1 Sites d'étude et protocole d'échantillonnage

L'échantillonnage a eu lieu entre novembre et décembre 2021 dans le cadre de la 9^{ième} campagne PROTEKER (Saucède *et al.*, 2022). Le peu de données environnementales disponibles concernent le secteur de l'unique base scientifique de l'archipel, Port-aux-Français. Les marées sont semi-diurnes, le marnage journalier maximum en 2021 était de 214,13 cm, le marnage minimum de 45,1 cm, et le marnage moyen de 132,7 cm (calculs réalisés à partir des données NIVMER de Calzas et Techniné, 1992, du 01/01/2021 au

31/12/2021, contenant une mesure toutes les 2 minutes). Sur ce même site, les températures de surface de l'eau varient entre 0,07°C et 12,13°C, avec une moyenne annuelle de 5,08°C en 2021 (calculs réalisés à partir des données NIVMER de Calzas et Techniné, 1992, contenant une mesure toutes les 2 minutes). Ces données corroborent les informations de la littérature (Hureau 1976 ; Cantera et Arnaud 1984).

Les îles Kerguelen présentent de nombreuses côtes rocheuses où la faune médiolittorale a été prélevée à marée basse en trois sites contrastés géographiquement et en termes d'exposition (figure 1) : Port-aux-Français (devant Biomar -49,3533 ; 70,2178), l'Anse de l'Echouage (-49,3514 ; 70,2231), et la Baie des Swains (BDS, -49,5499 ; 69,7752). Port-aux-Français et l'Anse de l'Echouage se situent au fond du Golfe du Morbihan qui est une baie semi-protégée, tandis que le site de BDS est plus exposé (Arnaud 1974). Des quadrats (annexe 1) de 25 cm de côté ont été disposés aléatoirement dans des zones de substrats rocheux mixtes principalement constitués de cailloux d'après la classification granulométrique de Wentworth (1924) modifiée (4 – 64 mm, Schoeneberger *et al.*, 2002). Pour chacun des sites, 6 répliques ont été effectués le long de transects de 200m environ. Tous les organismes présents dans les quadrats ont été prélevés et conservés dans de l'éthanol à -20°C. Un échantillonnage opportuniste, visant à collecter des espèces absentes des quadrats a été réalisé (dans la zone où les quadrats avaient été préalablement disposés).

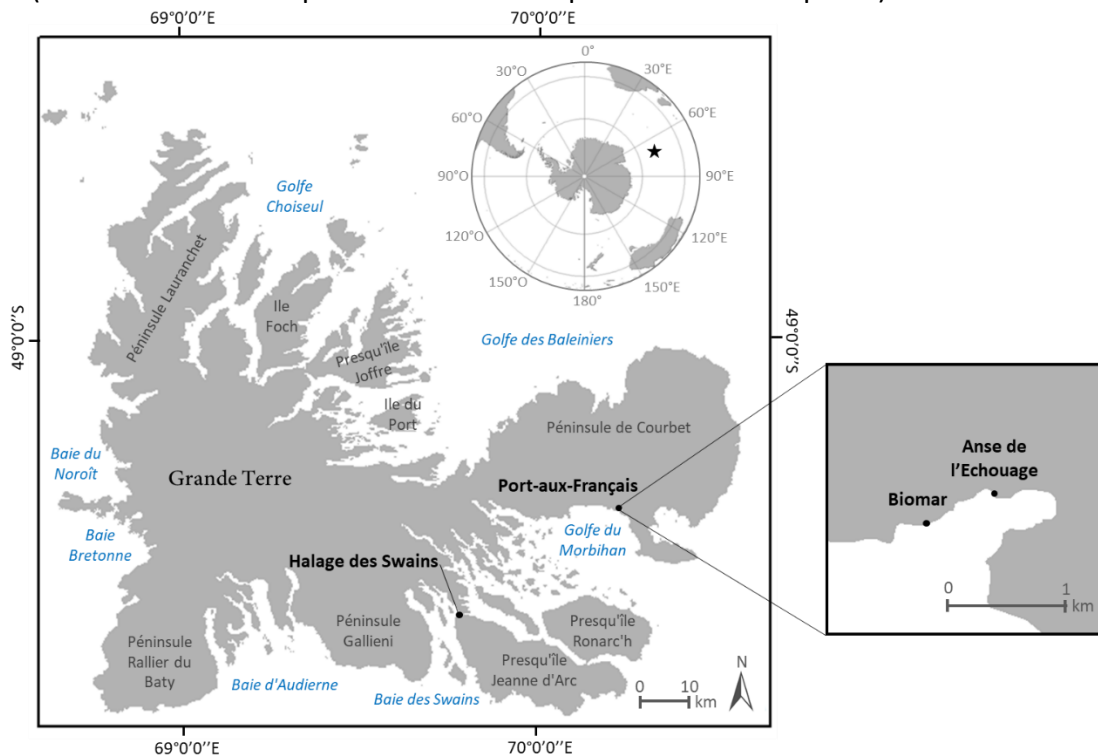


Figure 1. Cartes de Kerguelen (et sa position dans l'océan Austral indiquée par une étoile) et des sites d'échantillonnage (en gras)

2.2 Analyses morphologiques

Préalablement aux analyses morphologiques, une analyse bibliographique a été réalisée pour recenser les espèces de la macrofaune intertidale précédemment décrites à Kerguelen. Pour ce faire, la base de données de Griffiths et Waller (2016), répertoriant les espèces intertidales en Antarctique et en subantarctique à partir de données bibliographiques, a été vérifiée et complétée en se référant à la littérature.

Les échantillons prélevés ont été passés au tamis ayant des mailles de 1mm afin de ne retenir que la macrofaune (Rumohr, 1990). Un tri des spécimens par morphotype a ensuite été réalisé. Un à neuf spécimens de chaque morphotype ont été photographiés à l'aide d'une loupe binoculaire (Leica LK300 LED) ou d'un appareil photo (Olympus E-M1MarkII muni d'un objectif macro de 60 mm). Les photographies ont été utilisées pour documenter les échantillons, et faciliter l'identification des spécimens. L'abondance de chaque morphotype a été déterminée dans chaque quadrat par comptage de tous les spécimens collectés. L'identification et l'abondance des morphotypes ont été ajustées dans un second temps à la suite des résultats obtenus grâce aux analyses génétiques et morphologiques combinées (voir partie 2.3).

2.3 Analyses génétiques

Les spécimens isolés de chaque morphotype ont ensuite fait l'objet d'une analyse génétique. Ces dernières ont été réalisées sur la sous unité I de la cytochrome c oxydase (COI) du génome mitochondrial (région de 658 paires de bases). Cette région est utilisée comme code-barre universel chez les animaux, permettant ainsi l'identification des espèces (Kher *et al.*, 2011).

Dans un premier temps, les spécimens ont été disséqués afin de prélever un échantillon de tissu. Ensuite, les extractions d'ADN ont été réalisées en suivant le protocole de « *salting out* » de Sunnucks et Hales (1996). Ce protocole comprend plusieurs étapes clés : la lyse des cellules (action d'une protéinase K), la précipitation des protéines (par le NaCl), puis la précipitation et la purification de l'ADN à l'aide d'éthanol. La présence d'ADN dans les échantillons après l'extraction a été vérifiée en effectuant une électrophorèse sur gel d'agarose (gel 1%).

Par la suite, l'ADN a été amplifié par réaction en chaîne par polymérase (PCR). Les conditions de la PCR comprenaient 40 cycles, chaque cycle consistant en une dénaturation

thermique de l'ADN (30 secondes à 94°C), une hybridation des amorces (30 secondes à 45-55°C en fonction des taxons, voir annexe 2) et une élongation (45 secondes à 72°C). Ces cycles ont été précédés par une étape de dénaturation initiale de 3 minutes à 94°C et suivis d'une étape d'élongation finale de trois minutes à 72°C. L'enzyme polymérase utilisée pour ces PCR était l'AccuStart II Taq DNA Polymerase (Quantabio). Les amorces utilisées étaient soit universelles (Folmer *et al.*, 1994), soit spécifiques à un taxon donné (lorsque les amorces universelles n'ont pas donné de résultats concluants). Les amorces utilisées et les conditions de PCR sont résumées dans l'annexe 2 pour chaque taxon. Le succès des amplifications a également été vérifié par électrophorèse sur gel d'agarose (gel 1%).

Les produits PCR ont ensuite été envoyés à l'entreprise Genewiz (Allemagne) pour être séquencés par méthode Sanger (Behjati et Tarpey, 2013). Les séquences obtenues ont été traitées à l'aide du logiciel Geneious Prime (2023.1) (Kearse *et al.*, 2012). Ces séquences ont été comparées aux bases de références disponibles sur GenBank (Benson *et al.*, 2012) et le *Barcode Of Life Data System* (BOLD) (Ratnasingham et Hebert, 2007), permettant d'obtenir d'éventuelles précisions et de comparer aux identifications morphologiques.

Chaque spécimen a été identifié au niveau taxinomique le plus bas possible en utilisant à la fois des caractéristiques morphologiques et les résultats génétiques obtenus. Les morphotypes barcodés ont été nommés préliminairement en se référant aux bases de données de référence (e.g. BOLD). Les identifications taxinomiques ont ensuite été vérifiées et confirmées en examinant la morphologie des spécimens et en effectuant une étude bibliographique. Les morphotypes pour lesquels les analyses génétiques n'ont pas fonctionné ont été identifiés grâce à leur morphologie et à la littérature disponible. Ils ont reçu une identification taxinomique à un niveau d'identification plus général lorsque l'identification de l'espèce n'était pas possible. Un nom de genre et d'espèce n'a pas pu être attribué à tous les morphotypes (certains n'étant pas référencés dans les bases de données ou dans la littérature). Cependant, les identifications finales correspondent toutes à des espèces supposées (morphologie) ou confirmées (par la génétique et la littérature).

2.4 Analyses statistiques

2.4.1 Matrice d'abondance : taxons et groupes trophiques

Les abondances des espèces et des taxons ont été caractérisées par une approche quantitative basée sur les individus échantillonnés dans les quadrats (voir section 2.2). Les groupes fonctionnels ont été identifiés sur la base de leurs caractéristiques trophiques grâce à une revue bibliographique détaillée (annexe 3). Chaque morphotype a été assigné à l'un des groupes fonctionnels suivants : dépositores, brouteurs, prédateurs, charognards ou suspensivores. Huit taxons ont été exclus de l'analyse des groupes fonctionnels car leur attribution trophique n'a pas pu être déterminée (annexe 3) : *Errantia* sp. (ANE.P), *Pseudonereis* sp. (ANE.N), *Polychaeta* sp.1 (ANE.B), *Polychaeta* sp.2 (ANE.H), *Amphipoda* sp.1 (AMP.F), *Calliopoidea* sp. (AMP.A), *Lyssianassidae* sp. (AMP.B), *Nematoda* sp. (NEMAT.A).

2.4.2 Effort d'échantillonnage et diversité

La qualité de l'effort d'échantillonnage a été vérifiée à l'aide de courbes de raréfaction réalisées pour les trois sites d'échantillonnage à l'aide du package R iNEXT (version 3.0.0, Hsieh *et al.*, 2016).

La diversité alpha a été quantifiée à l'aide d'indices calculés sur R (version 2023.3.1.446) en utilisant les packages SpadeR (version 0.0.1, Chao *et al.*, 2016) et vegan (version 2.6.4, Dixon, 2003) : richesse spécifique, indice de Shannon, indice de Pielou, inverse de l'indice de Simpson, ainsi que l'estimateur Chao1 (annexe 4). La richesse spécifique correspond au nombre d'espèces présentes dans le milieu considéré. L'indice de Shannon permet d'exprimer la diversité spécifique d'un peuplement étudié en prenant en compte la richesse spécifique et l'abondance relative des espèces. L'indice d'équitabilité de Pielou, est calculé à partir de la valeur maximale de l'indice de Shannon et permet de mesurer la répartition des individus au sein des espèces. Il s'agit d'un paramètre utile pour comparer des dominances potentielles entre sites, car il est indépendant de la richesse spécifique et traduit le degré de diversité atteint par un peuplement. Les indices de Shannon et de Pielou sont sensibles aux espèces rares. L'indice de Simpson mesure la probabilité que deux individus tirés au hasard dans un échantillon appartiennent à la même espèce. Cet indice accorde plus de poids aux espèces abondantes par rapport aux espèces rares. L'estimateur de Chao1 estime le nombre

d'espèces non observées à partir de celles observées une ou deux fois, fournissant ainsi une estimation du nombre total d'espèces présentes (Chao *et al.*, 2016).

Pour évaluer la similarité/dissimilarité entre les échantillons, différents indices de diversité bêta ont été calculés. L'indice de dissimilarité de Sørensen permet de mesurer la dissimilarité entre deux échantillons en prenant en compte à la fois les espèces communes aux deux échantillons et celles présentes dans un seul. La dissimilarité bêta peut être décomposée en deux composantes : la dissimilarité bêta Simpson et la dissimilarité bêta Nestedness. La dissimilarité bêta Simpson reflète le renouvellement des espèces entre échantillons, c'est-à-dire le remplacement d'espèces d'un échantillon à l'autre. La dissimilarité bêta Nestedness mesure l'emboîtement entre échantillons, et permet de savoir si les sites les plus diversifiés contiennent également les espèces présentes dans les sites moins riches (Smith *et al.*, 2021).

3.4.2 Analyses multivariées

Compte tenu des résultats préliminaires indiquant une trop faible richesse et abondance des espèces à Baie des Swains (voir section résultats), ce site n'a pas été inclus pour les analyses multivariées. Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée après transformation de Hellinger (faible poids donné aux espèces rares - Legendre et Gallagher, 2001) sur les données d'abondance des espèces pour chaque quadrat des deux sites de Port-aux-Français (Biomar et de l'Anse de l'Echouage) à l'aide des packages *ade4* (version 1.7.22) et *Factoextra* (version 1.0.7). Le nombre de composantes principales à retenir a été déterminé par la méthode du Broken Stick (Jackson, 1993). L'identification de groupes de quadrats ayant une diversité comparable a été réalisée par classification hiérarchique en utilisant la méthode de Ward.D2 (Murtagh et Legendre, 2014). Afin de déterminer le nombre optimal de groupes, la méthode du coude et du coefficient de silhouette moyen (qualité du groupement) a été utilisée. L'incertitude de l'analyse hiérarchique a été déterminée par rééchantillonnage bootstrap (1000 itérations) à l'aide du package *Pvclust* (version 2.2.0).

2.5 Biogéographie et phylogéographie

Les analyses morphologiques et génétiques ont permis d'identifier dix taxons jusqu'au niveau spécifique déjà connus de la littérature. Ces espèces ont été retenues pour réaliser des analyses biogéographiques préliminaires. Pour ce faire, la distribution des espèces a été inventoriée à l'aide des bases de données telles que le *Global Biodiversity Information Facility*

(GBIF), BOLD ou le *World Register of Marine Species* (WoRMS), et comparée/complétée avec des articles scientifiques propres à certaines espèces.

Dans un second temps, les séquences disponibles de ces espèces (e.g. même *Barcode Index Number* BIN, Ratnasingham et Hebert, 2013) ont été récupérées depuis la base de données BOLD, à condition que les zones géographiques d'échantillonnage aient été spécifiées. Ce qui est le cas des gastéropodes *Siphonaria fuegiensis* (Güller, Zelaya & Ituarte, 2016), *Siphonaria lateralis* (Gould, 1846), et *Laevilitorina caliginosa* (Gould, 1849), du bivalve *Mytilus platensis* (Orbigny, 1942) et de l'étoile de mer *Anasterias rupicola* (Verrill, 1876). Les séquences ont ensuite été alignées à l'aide du logiciel MEGA11 en utilisant l'algorithme Muscle (Edgar, 2004). Des réseaux d'haplotypes (méthode Templeton Crandall Singh) (Templeton *et al.*, 1992) ont été créés à l'aide du logiciel PopART 1.7 (Leigh et Bryant, 2015). Ces analyses ont permis d'estimer le degré de divergence entre haplotypes. De plus, dans le cas de *Mytilus cf. platensis*, la méthode *Automatic Barcode Gap Discovery* (ABGD) (Puillandre *et al.*, 2012) a été utilisée afin de délimiter les séquences en groupes correspondant à des espèces candidates.

3 Résultats

3.1 Diversité taxinomique et groupes fonctionnels

Au cours de cette étude, 3264 spécimens ont été examinés, appartenant à un total de 35 espèces (tableau I, annexe 5), dont 32 ont été échantillonnées dans les quadrats et trois à l'extérieur, de manière opportuniste. Ces espèces se répartissent dans neuf phyla différents : Annelida (8 espèces), Arthropoda (6 espèces), Chordata (1 espèce), Cnidaria (2 espèces), Echinodermata (1 espèce), Mollusca (12 espèces), Nemertea (2 espèces), Nematoda (1 espèce), et Plathelminthes (2 espèces).

Parmi ces neuf phyla, trois ont une abondance relativement élevée : Arthropoda (62,41%) et Mollusca (20,62%), suivis des Annelida (8,33%) puis des Plathelminthes (7,32%). En revanche, cinq embranchements sont rares, représentant une abondance inférieure à 1% : Nemertea (0,74%), Echinodermata (0,21%), Chordata (0,18%), Cnidaria (0,12%) et Nematoda (0,06%).

Parmi les 35 espèces identifiées morphologiquement et/ou génétiquement, dix correspondent à des espèces déjà connues des bases de références et de la littérature, il a donc été possible de leur attribuer un nom de genre et d'espèce. Le barcoding moléculaire a fonctionné sur 22 espèces au total (annexe 3).

Les données d'abondance des espèces ont été résumées en annexe 6 et 7. L'isopode Spharomatidae sp. (ISO.A) est l'espèce la plus abondante (35,91% d'abondance relative, figure 2) et la plus répandue (présence dans 14 quadrats sur 18, figure 3 & tableau I). D'autres espèces sont largement répandues (présentes dans au moins la moitié des quadrats), telles que l'amphipode Calliopoidea sp. (AMP.A, 13 quadrats), le plathelminthe Rhabditophora sp. (PLA.A, 14 quadrats), l'oligochète Clitellata sp. (ANE.A, 12 quadrats) et le gastéropode *Laevilitorina caliginosa* (GAS.A, 9 quadrats). Ces espèces font également partie des neuf espèces les plus abondantes (entre 5% et 11,4% d'abondance relative), à l'exception du microbivalve *Lasaea consanguinea* (Smith, 1879, BIV.E) et Isopoda sp. (ISO.C) qui sont présents dans moins de 9 quadrats (3 et 4 quadrats respectivement). *Lasaea consanguinea*, et Isopoda sp. ont donc une abondance locale importante mais sont relativement peu répandues. Les espèces rares (abondance <5%, Mouillot *et al.*, 2013) représentent plus de 80% du total des espèces. Les espèces très rares (présentes dans un seul quadrat) correspondent à 34,38% des espèces (soit 11 espèces), avec des abondances comprises entre 0,03% et 0,15%.

Parmi les groupes trophiques (annexe 3), les déposivores sont les plus abondants (64,15%), suivis des suspensivores (16,07%), des prédateurs (10,20%), des brouteurs (8,49%), puis des charognards (1,09%). Les suspensivores et les prédateurs représentent la plus grande diversité des espèces (30 % des espèces), suivis des brouteurs (19%), des déposivores et des charognards (11 %).

L'abondance des prédateurs, des charognards, des suspensivores et des déposivores est principalement régie par une espèce qui domine à plus de 60%, Spharomatidae sp. dans le cas des déposivores, *Lasaea consanguinea* pour les suspensivores, Rhabditophora sp. pour les prédateurs et Monostilifera sp.1 pour les charognards (annexe 3). En ce qui concerne les brouteurs, deux espèces sont dominantes, *Laevilitorina caliginosa* (47,64%) et *Siphonaria fuegiensis* (33,05%).

Tableau I. Taxons trouvés dans la zone d'étude. Nombre de sites (maximum = 3) où l'espèce a été trouvée à l'intérieur ou à proximité des quadrats. % quadrats : pourcentage de quadrats où l'espèce a été trouvée (sur les 18 quadrats étudiés, 1 quadrat = 5,56%). L'abondance relative est donnée en considérant tous les quadrats (tous les sites) confondus. OPP : échantillonnage opportuniste.

Taxons (classés par phylum et classe)	Code	Nombre de site(s)	% quadrats	Abondance relative (%)
Annelida - Clitellata				
Clitellata sp.	ANE.A	3	66,67	7,87
Annelida - Polychaeta				
Errantia sp.	ANE.P	1	5,56	0,15
<i>Pseudonereis</i> sp.	ANE.N	1	5,56	0,03
Polychaeta sp.1	ANE.B	1	22,22	0,21
Polychaeta sp.2	ANE.H	1	5,56	0,03
Sedantaria sp.	ANE.Q	OPP	/	/
Serpulidae sp.1	ANE.R	OPP	/	/
Serpulidae sp.2	ANE.O	1	5,56	0,03
Arthropoda - Amphipoda				
Amphipoda sp.1	AMP.C	2	16,67	4,84
Amphipoda sp.2	AMP.F	OPP	/	/
Callioptoidea sp.	AMP.A	3	72,22	11,4
Lysianassidae sp.	AMP.B	2	11,11	0,09
Arthropoda - Isopoda				
Isopoda sp.	ISO.C	1	22,22	10,17
Sphaeromatidae sp.	ISO.A	3	77,78	35,91
Chordata - Actinopterygii				
<i>Harpagifer kerguelensis</i> (Nybelin, 1947)	VER.A	1	11,11	0,18
Cnidaria - Anthozoa				
Actinaria sp.1	CNI.A	1	5,56	0,03
Actinaria sp.2	CNI.B	1	5,56	0,09
Echinodermata - Asteroidea				
<i>Anasterias rupicola</i> (Verrill, 1876)	AST.A	1	22,22	0,21
Mollusca - Bivalvia				
<i>Aulacomya atra</i> (Molina, 1782)	BIV.A	1	16,67	0,12
<i>Aulacomya</i> sp.	BIV.B	2	11,11	0,06
Bivalvia sp.1	BIV.C	1	22,22	0,58
Bivalvia sp.2	BIV.I	1	5,56	0,03
<i>Kidderia minuta</i> (Dall, 1876)	BIV.H	1	11,11	3,98
<i>Lasaea consanguinea</i> (Smith, 1879)	BIV.E	1	16,67	8,3
<i>Mytilus cf. platensis</i> (Orbigny, 1842)	BIV.D	2	22,22	0,4
Mollusca - Gastropoda				
<i>Laevilitorina caliginosa</i> (Gould, 1849)	GAS.A	2	50,00	3,4
<i>Siphonaria fuegiensis</i> (Güller, Zelaya & Ituarte, 2016)	GAS.F	2	27,78	2,36
<i>Siphonaria lateralis</i> (Gould, 1846)	GAS.B	2	44,44	1,26
Mollusca - Polyplacophora				
<i>Hemiarthridae</i> sp.1	CHI.A	1	5,56	0,03
<i>Hemiarthrum setulosum</i> (Carpentier, 1876)	CHI.B	1	11,11	0,09
Nematoda				
Nematoda sp.	NEMAT.A	1	5,56	0,06
Nemertea - Hoplonemertea				
Monostilifera sp.1	NEM.A	2	38,89	0,7
Monostilifera sp.2	NEM.C	1	5,56	0,03
Platyhelminthes				
Rhabditophora sp.1	PLA.A	3	72,22	7,26
Rhabditophora sp.2	PLA.B	1	5,56	0,06

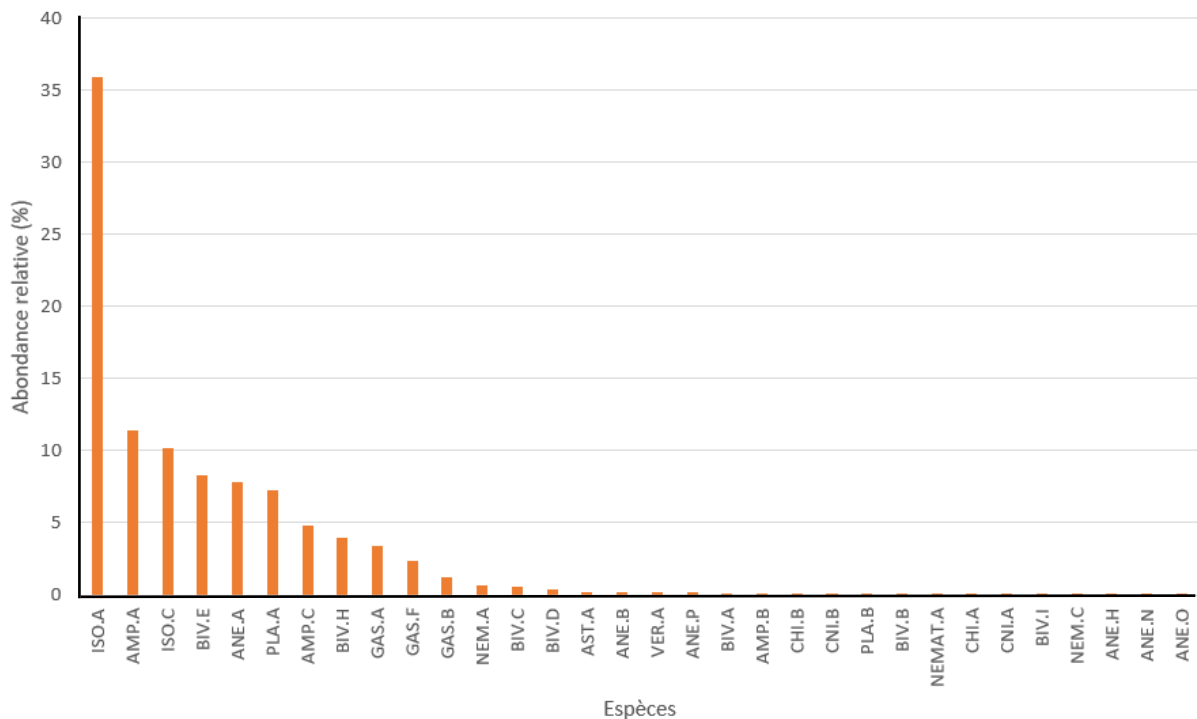


Figure 2. Abondance relative des espèces tous sites confondus. Le code des espèces est indiqué dans le tableau I.

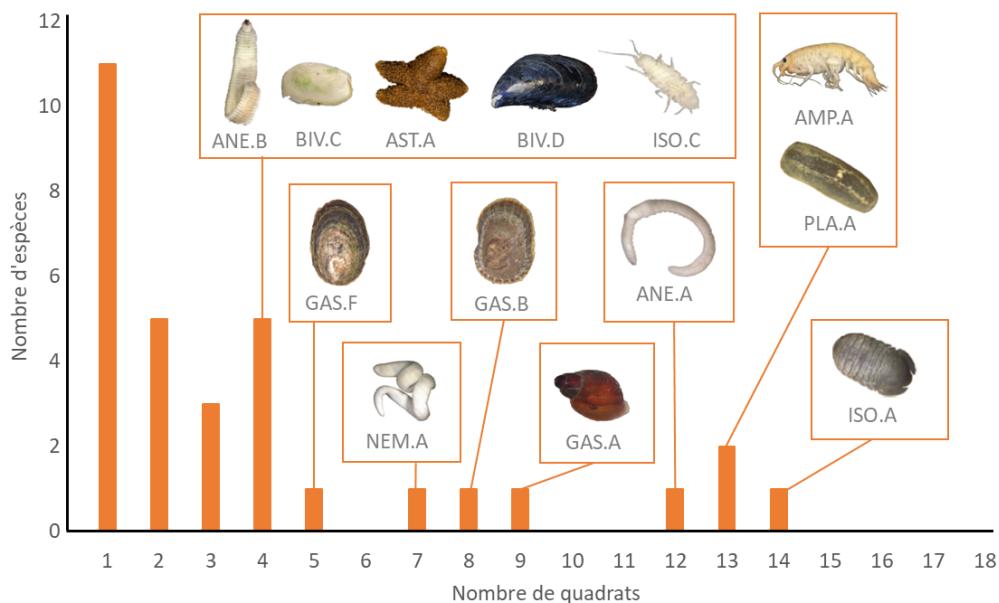


Figure 3. Répartition des espèces dans la zone d'étude. Nombre d'espèces en fonction du nombre de quadrats, les espèces illustrées étant celles qui sont présentes dans le plus de quadrats.

3.2 Effort d'échantillonnage et diversité des sites d'études

Des courbes de raréfaction (figure 4) ont été calculées pour chaque site. La courbe de Baie des Swains (BDS) atteint rapidement un plateau, ce qui indique qu'un effort d'échantillonnage plus important aurait eu peu d'impact sur le nombre d'espèces détectées. En effet, à BDS, la

richesse spécifique est de 5 et l'estimateur chao1 est de 5 ± 0 (tableau II), cela suggère que la diversité des espèces à BDS est faible (avec une seule espèce supplémentaire trouvée en opportuniste). Il est important de noter que la variance est nulle, ce qui peut être dû à un échantillonnage insuffisant ou à une faible variabilité dans les données. Pour Biomar, la courbe indique qu'un effort d'échantillonnage plus poussé aurait pu permettre de trouver de nouvelles espèces. En effet, à Biomar, l'estimateur Chao1 est de $37 (\pm 14)$, tandis que la richesse spécifique observée est de 22. Le nombre d'espèces présentes dans la communauté a probablement été sous-estimé, et d'autres espèces auraient pu être trouvées avec un effort d'échantillonnage plus important. De plus, dans ce site, l'échantillonnage opportuniste a permis de trouver 2 espèces supplémentaires, mais ce chiffre est encore loin des 13 espèces qui auraient potentiellement pu être obtenues. L'Anse de l'Echouage est un cas intermédiaire entre Biomar et BDS, avec une courbe qui atteint quasiment un plateau. L'estimateur Chao1 suggère qu'il pourrait y avoir $23 (\pm 3)$ espèces à l'Anse de l'Echouage alors que la richesse spécifique est de 21. La richesse spécifique a donc bien été estimée au sein de la communauté, de plus, une espèce supplémentaire a été échantillonnée hors quadrat dans ce site. En d'autres termes, la majeure partie de la diversité a été découverte dans ces trois sites, avec toutefois un sous-échantillonnage à Biomar. A noter que 1786 individus ont été échantillonnés à l'Anse de l'Echouage, contre 775 à Biomar et 703 à BDS.

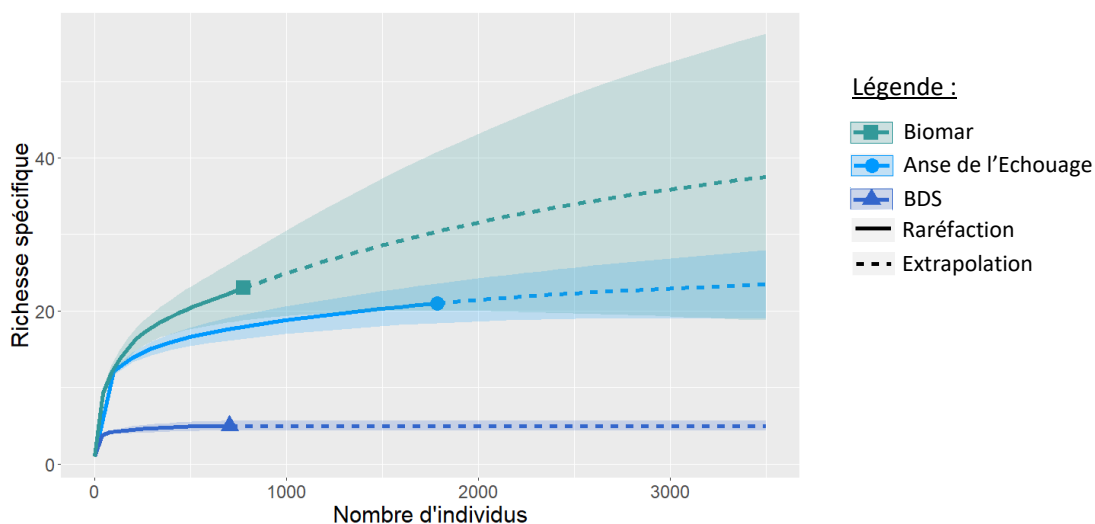


Figure 4. Courbes de raréfaction des trois sites d'étude

Les indices de diversité alpha (résumés dans le tableau II) indiquent que Biomar présente la richesse spécifique la plus élevée avec 22 espèces, suivi de près par l'Anse de l'Echouage avec 21 espèces, puis par BDS avec 5 espèces.

La diversité mesurée par les indices de Shannon, de Piélou et l'inverse de l'indice de Simpson est plus élevée pour le site de l'Anse de l'Echouage ($H' = 2,045$, $J = 0,672$, $1-\lambda = 0,811$), suivi de Biomar ($H' = 1,903$, $J = 0,616$, $1-\lambda = 0,764$), puis de BDS ($H' = 0,945$, $J = 0,587$, $1-\lambda = 0,518$). Ces résultats suggèrent une plus grande diversité et une répartition des abondances plus équilibrée à l'Anse de l'Echouage, suivi de Biomar et BDS. Globalement, tous les sites montrent la même tendance avec une répartition des abondances plutôt équilibrée.

Tableau II. Indices de diversité : Richesse spécifique (RS), indice de Shannon (H'), Indice de Piélou (J), inverse de l'indice de Simpson ($1-\lambda$), estimateur du Chao1 (Chao1), les nouvelles espèces échantillonnées hors quadrats en opportuniste (OPP)

Sites	Diversité α					OPP
	RS	H'	J	$1-\lambda$	Chao1	
Anse de l'Echouage	21	2,045	0,672	0,811	23 \pm 3	1
Biomar	22	1,903	0,616	0,764	37 \pm 14	2
BDS	5	0,945	0,587	0,518	5 \pm 0	1
Tous sites confondus	32	2,174	0,626	0,823	40 \pm 8	4

Un diagramme rang-fréquence (figure 5) a été utilisé pour représenter la distribution des espèces dans les différents sites, et confirme les observations obtenues par les indices de diversité alpha. Ainsi l'équirépartition de l'abondance des espèces à l'Anse de l'Echouage peut être visualisée, le sous-échantillonnage à Biomar et la faible richesse spécifique à BDS sont également représentés. De plus, il est intéressant de constater que l'abondance des espèces rares est plus importante à Biomar qu'à BDS.

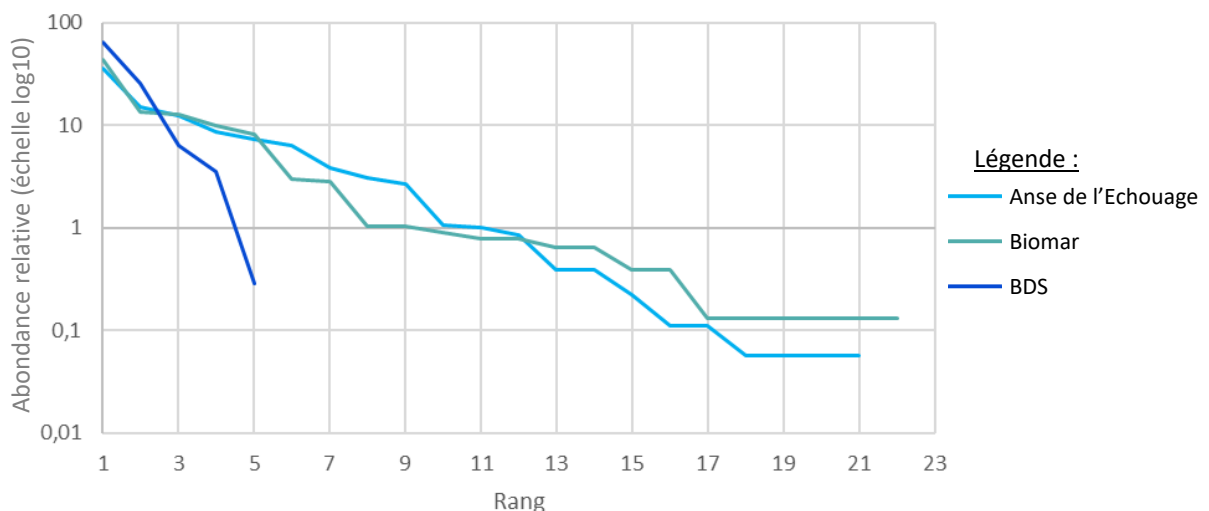


Figure 5. Diagramme rang-fréquence. Le rang représente la position occupée par une espèce dans un classement par ordre décroissant des fréquences de chaque espèce. L'espèce la plus abondante est d'ordre 1.

Les indices de dissimilarité bêta ont été calculés (tableau III) et un diagramme de Venn (figure 6) a été réalisé pour comparer la diversité entre les sites.

Entre les sites de Biomar et de l'Anse de l'Echouage, la dissimilarité bêta de Sørensen est de 0,442, ce qui indique qu'il existe une dissimilarité notable entre les deux sites. La dissimilarité bêta de Simpson (97%), suggère que la majeure partie de la dissimilarité totale entre les deux sites est attribuable à un renouvellement d'espèces (turnover) d'un site à l'autre (chaque site contient des espèces propres). La faible dissimilarité bêta de Nestedness (3%) indique que les espèces présentes dans le moins diversifié (Anse de l'Echouage) ne sont pas toutes présentes dans le site le plus diversifié (Biomar). En effet, les deux sites partagent 12 espèces communes, contre 10 espèces propres à Biomar et 9 à l'Anse de l'Echouage (figure 6).

La diversité bêta entre les sites d'Anse de l'Echouage avec BDS d'une part, et entre Biomar et BDS d'autre part indique des tendances similaires. La dissimilarité bêta de Sørensen est relativement élevée dans les deux cas (0,692 pour l'Anse de l'Echouage et BDS, et 0,704 pour Biomar et BDS). La dissimilarité bêta de Simpson représente une faible proportion de la dissimilarité (28,9% pour l'Anse de l'Echouage et BDS, et 28,4% pour Biomar et BDS) par rapport à la dissimilarité bêta de Nestedness (71,1% pour l'Anse de l'Echouage et BDS, et 71,6% pour Biomar et BDS). Cela signifie qu'une grande proportion de la dissimilarité entre les deux sites est due au fait que les espèces présentes à BDS (le site le moins diversifié) sont aussi présentes à l'Anse de l'Echouage et Biomar (les sites les plus diversifiés). Autrement dit, les espèces de BDS sont une superposition des espèces des deux autres sites. En effet, les trois sites ont 4 espèces communes, mais BDS a seulement une espèce supplémentaire qui lui est propre, contre 17 pour l'Anse de l'Echouage, et 18 pour Biomar (figure 6).

Tableau III. Indices de dissimilarité β : de Sørensen, de Simpson, de Nestedness

	Indice de dissimilarité β		
	Sørensen	Simpson	Nestedness
Biomar - Anse de l'Echouage	0,442	0,429 (97,0%)	0,013 (3,0%)
Anse de l'Echouage - BDS	0,692	0,200 (28,9%)	0,492 (71,1%)
BDS - Biomar	0,704	0,200 (28,4%)	0,504 (71,6%)

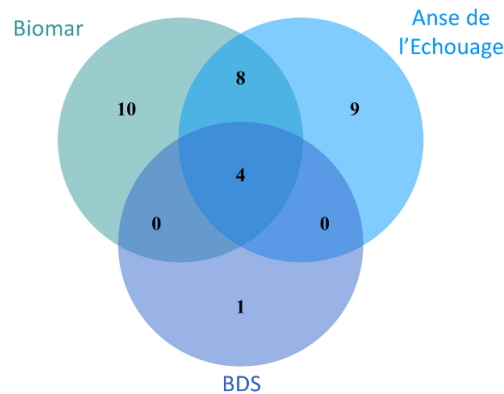


Figure 6. Diagramme de Venn représentant le nombre d'espèces spécifiques à chacun des sites et partagées entre les sites

Tous ces résultats suggèrent que Biomar et l'Anse de l'Echouage présentent une plus grande diversité et une répartition plus équilibrée des espèces. De plus, les ensembles d'espèces diffèrent entre les sites, avec des niveaux de dissimilarité allant de modérés (entre Biomar et l'Anse de l'Echouage) à élevés (BDS en comparaison avec les 2 autres sites). Cette dissimilarité peut être expliquée par des variations dans la composition des espèces, la richesse spécifique et les schémas de présence-absence des espèces.

3.3 Structures des communautés et répartition spatiale

3.3.1 Composition des phyla et composition en espèces

À l'Anse de l'Echouage, on observe la présence de cinq phyla parmi les neuf observés au total (voir figure 6), tandis que Biomar en compte huit et BDS seulement quatre. Les Arthropoda dominent en termes d'abondance à l'Anse de l'Echouage et Biomar, représentant respectivement 57% et 67% de l'ensemble, suivis par les Mollusca (32% et 14%). BDS se distingue par l'absence totale de Mollusca, mais les Arthropoda restent également dominants dans ce site, représentant 71% de l'ensemble. Les plathelminthes sont l'autre phylum le plus abondant (6%, 13% et 4% respectivement), suivis par les Annelida, qui présentent une abondance équivalente à l'Anse de l'Echouage et Biomar (4%), mais atteignent 26% à BDS. Les autres phyla (Chordata, Cnidaria, Echinodermata, Nematoda et Nemertea) ont une abondance cumulée inférieure à 5% dans chaque site (1% à l'Anse de l'Echouage, 3% à Biomar, 0,3% à BDS).

L'abondance élevée des Annélida à BDS (voir figure 7) est attribuée à une seule espèce d'oligochètes (voir figure 7). En revanche, à l'Anse de l'Echouage et à Biomar, bien que l'abondance des annélides soit moins élevée qu'à BDS, on trouve davantage d'espèces.

Les espèces les plus abondantes sont généralement présentes dans les trois sites (Figure 8). En revanche, les espèces les moins abondantes ont tendance à être celles qui sont spécifiques à un seul site. Trois espèces présentes dans un seul site affichent néanmoins une abondance très élevée. C'est le cas, à l'Anse de l'Echouage avec les microbivalves *Kidderia minuta* (Dall, 1876, BIV.H) représentant 7% de l'abondance totale du site, et les microgasteropodes *Lasea consanguinea* (Smith, 1879, 15%), ainsi qu'à Biomar avec les isopodes *Isopoda* sp (43%). Parmi les espèces très rares définies précédemment, 4 sont présentes à l'Anse de l'Echouage (abondance de 0,28%), 6 à Biomar (abondance de 1,55%) et 9 à BDS (abondance de 0,28%).

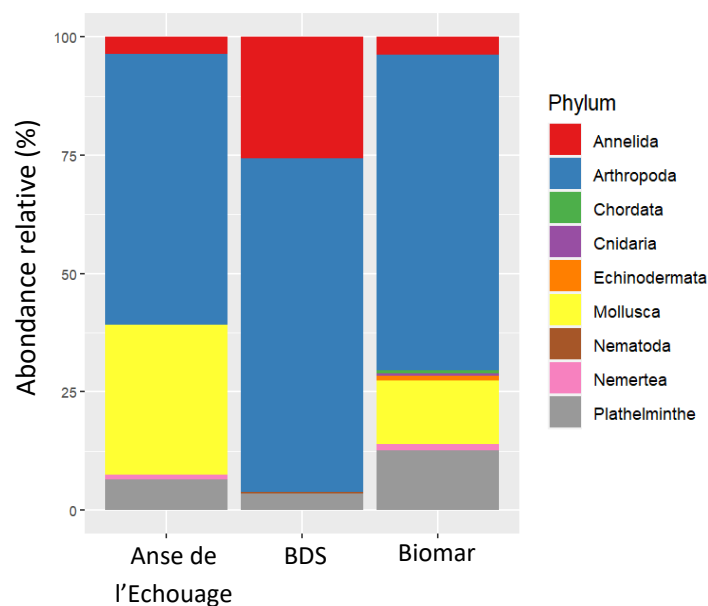


Figure 7. Abondances relatives des phyla selon les sites

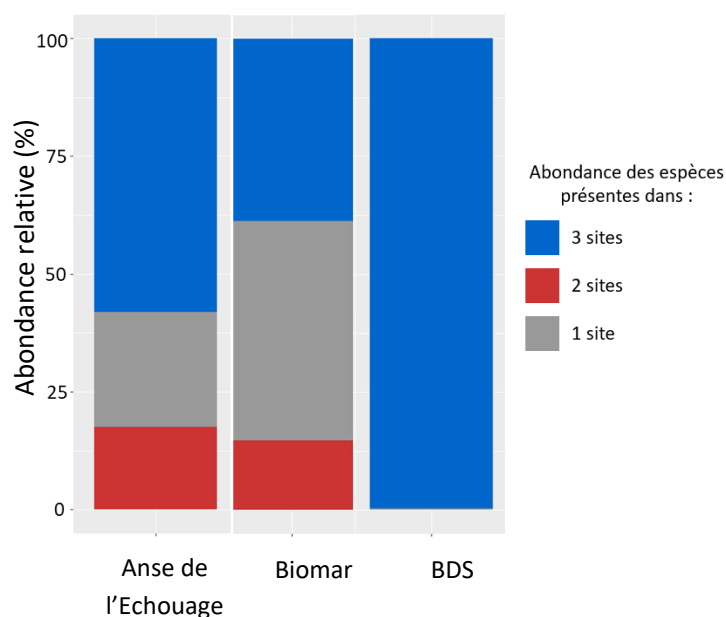


Figure 8. Abondance relative des espèces présentes dans un, deux et trois sites en fonction des sites

Baie des Swains a été enlevée des analyses multivariées en raison de sa particularité (faible richesse spécifique, avec la majorité des espèces présentes avec les 2 autres sites, tableau II, figure 5). De plus, 3 quadrats de BDS sont composés d'une seule espèce (avec une abondance comprise entre 2 et 4). Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée à partir des données issues des quadrats de Biomar et de l'Anse de l'Echouage. Les deux premiers axes de l'ACP représentent 54,7 % de la variance en composition des espèces (figure 9). Cette ACP permet de visualiser que certains quadrats d'un même site présentent des compositions différentes alors que d'autres semblent plus similaires (par exemple, les quadrats 2, 3 et 4 d'Anse de l'Echouage). On peut néanmoins observer que les quadrats des deux sites sont relativement différents entre eux. Les espèces contribuant le plus à la variance sont *Isopoda* sp. (ISO.C), *Sphaeromatidae* sp (ISO.A), *Lasea consanguinea* (BIV.E) et *Clitellata* sp. (ANE.A) suivies de *Calliopioida* sp. (AMP.A), *Amphipoda* sp.1 (AMP.C), *Laevilitorina caliginosa* (GAS.A), *Siphonaria fuegiensis* (GAS.F), *Kidderia minuta* (BIV.H) et *Rhabditophora* sp.1 (PLA.A), avec les codes correspondants résumés dans le tableau I).

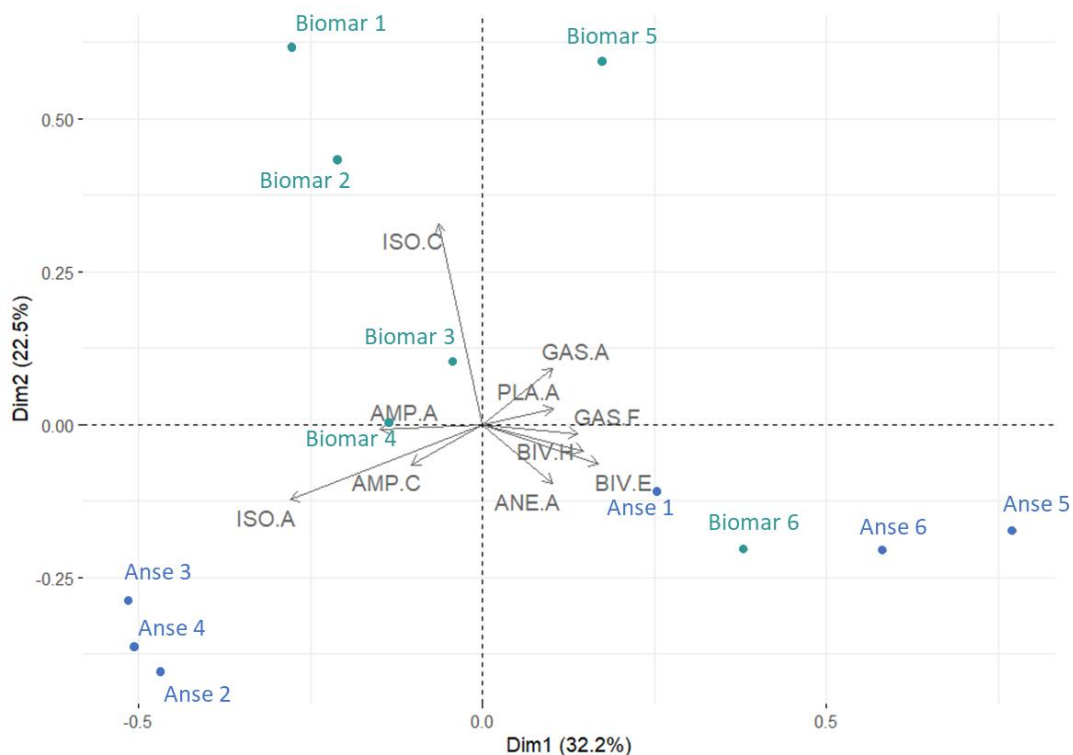


Figure 9. Analyse en composantes principales (ACP) basée sur les données d'abondance des espèces des quadrats. Seules les 10 espèces avec la plus forte contribution aux 2 premières dimensions ont été affichées. Les quadrats sont représentés par des points noirs (avec comme nom le site « Anse » pour l'Anse de l'Echouage, et un numéro allant de 1 à 6 pour différencier les quadrats). Les espèces sont représentées par des flèches bleues (le code des espèces est indiqué dans le tableau I)

La méthode de regroupement de Ward effectuée sur les 6 premières dimensions de l'ACP (92% de la variance totale) a mis en évidence 7 groupes optimaux de quadrats (figure 10), ce qui suggère une certaine hétérogénéité entre sites et au sein des sites. Cependant, la classification montre deux ensembles de quadrats bien séparés par site, à l'exception du quadrat 1 d'Anse de l'Echouage et du quadrat 4 de Biomar. Les valeurs p approximatives non biaisées (AU) ainsi que les valeurs de bootstrap standard indiquent un fort support pour certains regroupements (par exemple pour les quadrats 3 et 2 d'Anse de l'Echouage), mais également de faibles supports (comme pour le quadrat 6 de Biomar et 1 d'Anse de l'Echouage).

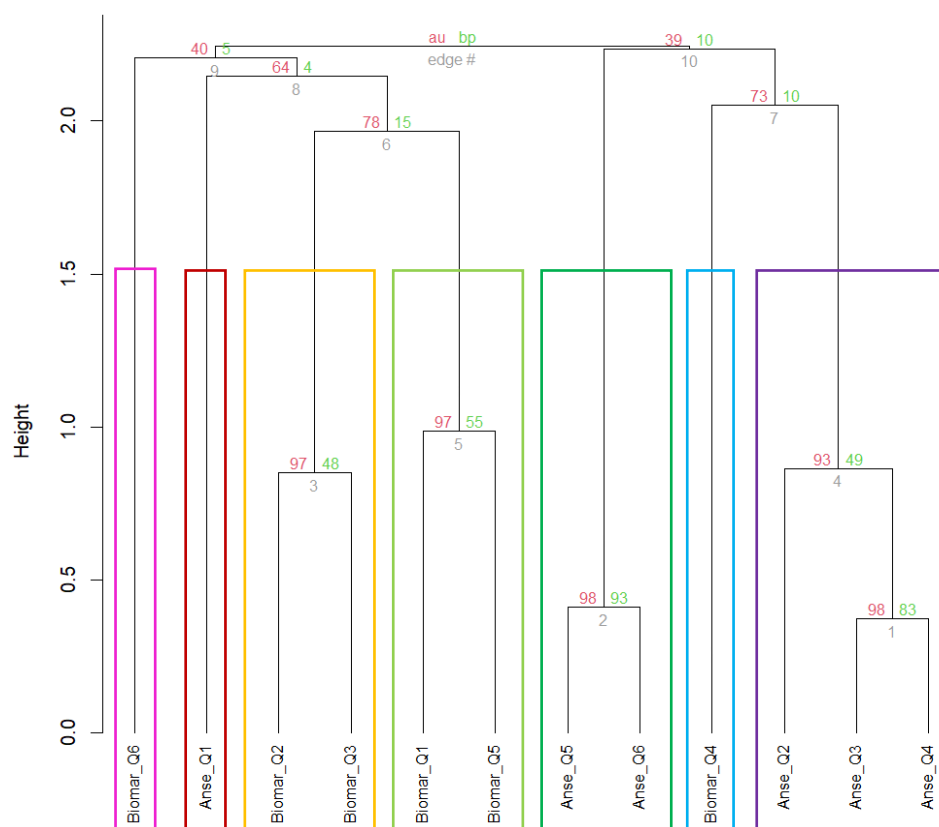


Figure 10. Classification Hiérarchique réalisée sur les 6 premières composantes principales de l'ACP, les 7 groupes suggérés ont été encadrés, les valeurs de bootstrap standard des nœuds ont été indiquées en vert, les chiffres en rouge représentent les p-valeurs approximatives non biaisées (AU) (les p-valeurs AU supérieures à 95% indiquent les groupes significatifs).

3.3.2 Groupes fonctionnels

Tous les groupes fonctionnels, à savoir les brouteurs, les charognards, les déposivores, les prédateurs et les suspensivores, étaient présents à la fois à l'Anse de l'Echouage et à Biomar (figure 11). En revanche, BDS présente une diversité fonctionnelle beaucoup plus limitée, avec

une absence de brouteurs, de charognards et de suspensivores. Dans les trois sites, on observe une domination des déposivores, représentant 49% à l'Anse de l'Echouage, 64% à Biomar et 96% à BDS. Une particularité d'Anse de l'Echouage est sa forte abondance de suspensivores, atteignant 31%, tandis qu'ils sont quasiment absents à Biomar (1%).

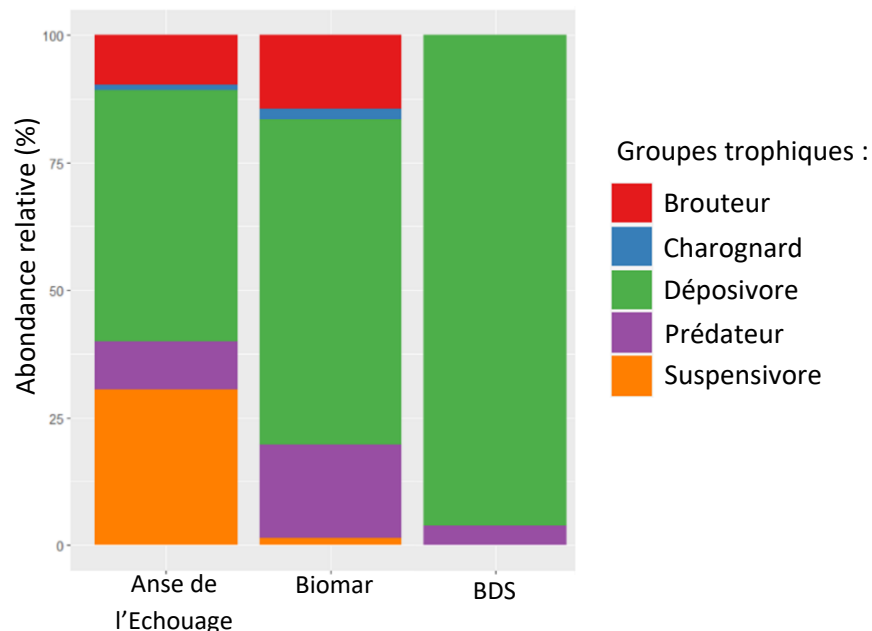


Figure 11. Abondance relative des groupes fonctionnels (trophiques) selon les sites

3.4 Biogéographie et phylogéographie

Les analyses biogéographiques réalisées sur des bases bibliographiques, morphologiques et génétiques mettent en évidence différents patterns de répartition géographique selon les 10 taxons identifiés jusqu'au niveau spécifique (tableau IV, figure 12). Premièrement, les espèces échantillonnées dans la zone intertidale de Kerguelen et dont la distribution géographique a été étudiée sont également présentes dans d'autres régions biogéographiques et ne sont donc pas endémiques de Kerguelen. Cependant, toutes ces espèces semblent endémiques de l'océan Austral (*sensu lato* : sud 45°S), à l'exception des moules *Mytilus* cf. *platensis* et *Aulacomya atra* (Molina, 1782) qui sont plus largement distribuées dans l'hémisphère sud. Certaines ont une distribution dans les îles subantarctiques (e.g. *Kidderia minuta*), et la région magellanique (e.g. *Anasterias rupicola* a une distribution dans les îles subantarctiques et magellaniques), ou encore à la fois dans le subantarctique et l'Antarctique (e.g. *Laevilitorina caliginosa*). Le poisson *Harpagifer kerguelensis* (Nybelin,

1947), semble, quant à lui, restreint à Kerguelen et à l'île d' Heard (située à 400 km au sud-est de Kerguelen).

Tableau IV. Répartitions géographiques des dix espèces identifiées au niveau spécifique, réalisées à partir des bases de référence BOLD, WoRMS, et GBIF. La zone Antarctique correspondant à la zone située au sud du front polaire, les îles subantarctiques (au sud du front subtropical et au nord de la zone Antarctique) ont été séparées de la région magellanique. La région magellanique a été définie comme étant la Terre de Feu, les Malouines et le sud de la Patagonie. L'Amérique du Sud comprend tous les pays de l'Amérique du Sud, hors région magellanique. Le sud de l'Afrique comprend les pays suivants : l'Afrique du Sud et la Namibie. L'Océanie comprend l'Australie, la Tasmanie, et la Nouvelle-Zélande (hors océan Austral).

	Zone Antarctique	Îles subantarctiques	Zone magellanique	Amérique du Sud (hors zone magellanique)	Sud de l'Afrique	Océanie
<i>Anasterias rupicola</i>		+	+			
<i>Aulacomya atra</i>		+	+	+	+	
<i>Harpagifer kerguelensis</i>		+				
<i>Hemiarthrum setulosum</i>	+	+				
<i>Kidderia minuta</i>		+				
<i>Laevilitorina caliginosa</i>	+	+	+			
<i>Lasaea consanguinea</i>	+	+				
<i>Mytilus platensis</i>	+	+	+	+		+
<i>Siphonaria fuegiensis</i>		+	+			
<i>Siphonaria lateralis</i>		+	+	+		

Des réseaux d'haplotypes ont été construits pour les espèces *Siphonaria lateralis*, *Siphonaria fuegiensis*, *Anasterias rupicola*, *Laevilitorina caliginosa* et *Mytilus platensis* (figure 12). Le réseau d'haplotypes pour *Siphonaria fuegiensis* et *Siphonaria lateralis* confirme qu'il s'agit de deux espèces distinctes présentes en sympatrie dans plusieurs régions. *Anasterias rupicola* montre une affinité pour les régions subantarctiques et magellaniques. Les individus récoltés lors de la campagne Proteker 9 partagent le même haplotype que d'autres individus des îles Kerguelen (également échantillonnés à Biomar), ainsi que de Crozet et du Chili (Terre de Feu). Comme suggéré précédemment, *Laevilitorina caliginosa* est largement distribuée, à la fois dans le subantarctique et en Antarctique. La moule *Mytilus platensis* présente une répartition plus étendue dans l'hémisphère sud. Deux clades majeurs peuvent être mis en évidence (10 paires de bases entre eux), un premier distribué en Australie (Tasmanie incluse) et l'autre dans le subantarctique et en Antarctique (Kerguelen, Crozet, îles Shetland du Sud, île Marion, Péninsule Antarctique ouest). L'analyse ABGD confirme ces deux clades comme espèces hypothétiques (ainsi que potentiellement une subdivision possible au sein du clade australien).

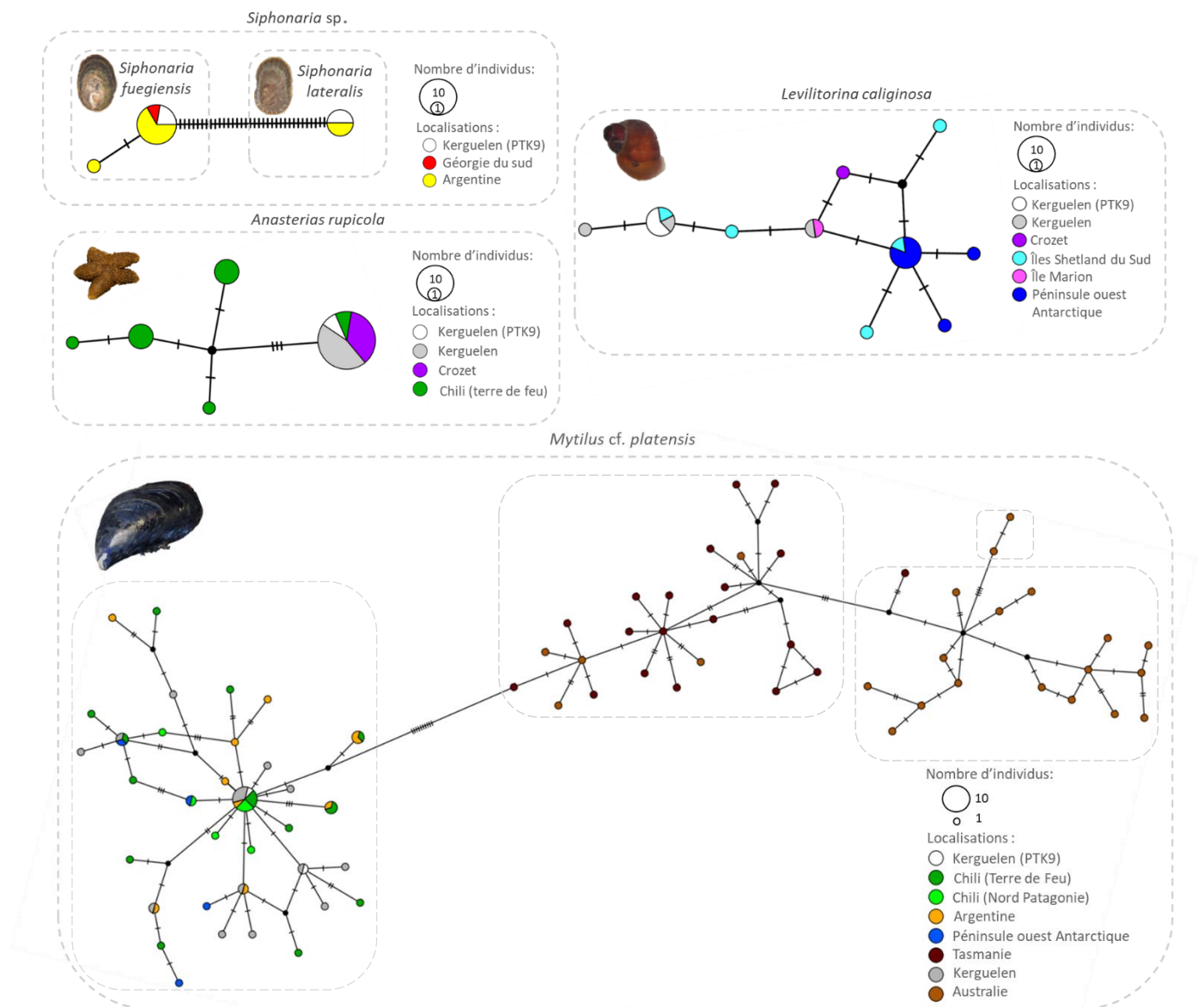


Figure 12. Réseaux d'haplotypes basé sur 14 séquences CO1 (556 pb) pour *Siphonaria fuegiensis* et *S. lateralis*, 27 séquences (583 pb) pour *Anasterias rupicola*, 20 séquences (546 pb) pour *Laevilitorina caliginosa*, et 97 séquences de *Mytilus cf. platensis* (578 pb). Des couleurs différentes indiquent des localités différentes. La couleur blanche correspond aux individus échantillonnés pendant la mission Proteker 9 (dont il est question dans ce travail), tandis que le gris correspond à d'autres campagnes d'échantillonnage à Kerguelen. La taille des cercles indique le nombre d'échantillons présentant l'haplotype (1 cercle = 1 haplotype). Les points noirs symbolisent un haplotype non détecté durant l'étude. Une barre entre deux haplotypes indique une substitution nucléotidique. Pour *Mytilus cf. platensis*, les rectangles sont les espèces « potentielles » suggérées par ABGD.

4 Discussion

4.1 Diversité taxinomique et groupes fonctionnels

À partir de plus de 3200 spécimens issus de trois sites d'étude des Kerguelen, un total de 32 espèces (plus trois hors quadrats) et neuf phyla, a été dénombré dans ce travail. Les courbes de raréfaction et l'estimateur Chao1 suggèrent la possibilité de découvrir davantage

de nouvelles espèces avec un effort d'échantillonnage plus important (estimant le nombre total d'espèces à 40 ± 8).

Au niveau des phyla, la méta-analyse menée par Griffiths et Waller (2016) indique une plus grande richesse spécifique au sein des arthropodes, des mollusques puis des annélides dans la zone subantarctique intertidale par rapport à d'autres taxons. Ces résultats concordent avec ceux obtenus dans notre étude à Kerguelen, dans laquelle les trois taxons les plus diversifiés sont les mollusques, suivis des annélides et des arthropodes. De manière surprenante, quelques phyla n'ont pas été retrouvés dans ce travail, à savoir les bryozoaires et les éponges. L'absence de ces derniers pourrait s'expliquer par un échantillonnage réalisé hors des mares intertidales, qui représentent un habitat favorable pour celles-ci (Jossart *et al.* 2023).

Parmi les 32 espèces répertoriées dans les quadrats, dix d'entre elles ont été identifiées au plus bas niveau taxinomique possible (*Anasterias rupicola*, *Aulacomya atra*, *Lasea consanguinea*, *Harpagifer kerguelensis*, *Hermatium setulosum*, *Laevilitorina caliginosa*, *Kidderia minuta*, *Mytilus cf. platensis*, *Siphonaria fuegiensis*, *Siphonaria lateralis*). L'ensemble de ces dix espèces a déjà été répertorié à Kerguelen (Arnaud, P.M. 1974; Lawrence et McClintock, 1987; Griffiths et Waller, 2016; González-Wevar *et al.*, 2018). Des noms de genres et d'espèces n'ont pas pu être attribués aux 22 espèces candidates restantes ; elles feront l'objet d'une investigation supplémentaire par des experts taxinomistes. De plus, certains groupes déjà répertoriés à Kerguelen n'ont pas été trouvés dans notre étude. Outre l'exemple des phyla mentionnés ci-dessus (bryozoaires et éponges), nous pouvons également citer une absence d'holothuries, d'ophiures, d'échinides, ou encore de tuniciers (Arnaud 1974). Certaines espèces que nous nous serions attendus à trouver sont le néo-gastéropode *Trophon albolabratulus* (Arnaud 1974), le malacostracé *Halicarcinus planatus* (Arnaud 1974), le polychète terrebilidé *Cirratulus cirratus* (Arnaud 1974) ou encore l'holothurie *Pentactella laevigata* (Lawrence et McClintock, 1987). Il est peu probable que tous ces taxons soient absents des sites échantillonnés. Une explication plausible de leur absence pourrait être que leur rareté aurait conduit à ne pas les trouver lors de l'échantillonnage, ce qui est en accord avec les résultats obtenus à partir des courbes de raréfaction et de l'estimateur Chao1 mentionnés plus tôt. Griffiths et Waller (2016) ont recensé environ 70 espèces présentes en zone intertidale à Kerguelen à partir d'une revue bibliographique (contre une quarantaine à l'île Marion, ou encore une vingtaine à l'île Macquarie). Ces résultats soulignent la diversité élevée à Kerguelen par rapport à d'autres îles subantarctiques. Ceci peut s'expliquer par le fait

que l'archipel de Kerguelen est de grande taille en comparaison aux autres îles subantarctiques (MacArthur et Wilson, 1967). Nous avons obtenu quasiment deux fois moins d'espèces que cette méta-analyse, ce qui n'est pas surprenant, en partie en raison de l'inclusion d'un plus grand nombre de sites et d'une plus grande étendue géographique dans cette méta-analyse, comprenant des échantillonnages le long de la côte sud de l'île ainsi que de la côte nord. De plus, notre analyse se limite à la zone médiolittorale. Certaines espèces ont également parfois pu être décrites plusieurs fois, sous des noms différents entre les études, gonflant artificiellement la diversité totale de la méta-analyse.

Une grande variabilité dans l'abondance et les occurrences de ces 32 espèces a été trouvée. Quatre espèces étaient très répandues et abondantes : *Rhabditophora sp.1* (ver plat), *Clitellata sp.* (oligochète), *Calliopioida sp.* (amphipode) et *Sphaeromatidae sp* (isopode). L'abondance élevée de ces espèces pourrait indiquer quelles sont persistantes dans les communautés écologiques des sites étudiés (Magurran et Henderson, 2003). Les isopodes *Sphaeromatidae* sont connus pour être présents en grand nombre en zone intertidale à Kerguelen (Grua, 1962). La plupart des espèces restantes (26 espèces, soit 81,25% des espèces) étaient, quant à elles, des espèces rares (abondance inférieure à 5%) et peu fréquentes (présentes dans moins de 9 quadrats), à l'exception de *L. consanguinea* qui est rare mais présente dans la moitié des quadrats. Les mollusques gastéropodes *S. fuegiensis* et *S. lateralis* ont ainsi été définis comme étant des espèces rares. Cependant, ces deux espèces typiques de la zone médiolittorale peuvent être très abondantes dans d'autres microhabitats favorables (e.g. fissure des roches, Arnaud, 1974). Connaître l'abondance relative des différentes espèces peut donner un aperçu du type de fonctionnement d'une communauté. Ainsi, l'observation de deux espèces coexistantes en de nombreux endroits, mais jamais à des densités élevées, pourrait suggérer un phénomène de compétition entre celles-ci (Verberk, 2012). Un tel patron n'a pas pu être mis en évidence dans cette étude. Cela pourrait indiquer une compétition faible pour l'espace et les ressources dans la zone médiolittorale de Kerguelen (les facteurs limitants étant principalement abiotiques). Cette hypothèse devrait toutefois être confirmée par un échantillonnage plus exhaustif.

Au niveau des groupes trophiques, une méta-analyse menée par Thyrring et Peck (2021), a mis en évidence que la diversité spécifique en zone intertidale est plus élevée chez les suspensivores aux hautes latitudes, en comparaison à la diversité spécifique des prédateurs et des brouteurs. Cependant, les résultats de la présente étude indiquent que la diversité des

suspensivores et des prédateurs est équivalente, et est supérieure à celles des autres groupes fonctionnels. La présence d'un nombre moins élevé de suspensivores que dans la méta-analyse peut être attribuée à l'absence d'éponges et de bryozoaires (voir ci-dessus) mais aussi de bivalves au site BDS, un point que nous aborderons dans la section suivante.

4.2 Diversité des sites d'études et structure des communautés

Les trois sites étudiés sont contrastés en termes de diversité. L'Anse de l'Echouage et Biomar sont les plus diversifiés, avec une répartition plutôt homogène, en comparaison à BDS qui a une composition beaucoup plus pauvre en espèces. À l'exception de BDS qui a une seule espèce qui lui est propre (Nematoda sp), l'Anse de l'Echouage et Biomar ont une importante proportion d'espèce qui leurs sont propres (entre 43 et 45%). La biodiversité des sites est donc distincte et la dissimilarité considérable.

Les analyses ont également permis de mettre en avant un contraste dans les abondances de certaines espèces entre sites. Ainsi, BDS se démarque des autres sites par la forte abondance des oligochètes. Une hypothèse qui pourrait expliquer cette distribution (et la faible richesse spécifique à ce site) serait la potentielle proximité d'un cours d'eau sur ce site. Or, de nombreuses espèces d'oligochètes sont connues pour être euryhalines (Leitão *et al.*, 2015). D'autre part, l'absence en zone subtidale de la laminaire géante *Macrocystis pyrifera* à proximité de BDS, contrairement aux deux autres sites, ou encore la plus forte exposition aux vents et à la houle du large pourraient également expliquer la singularité de ce site (observations de terrain pluriannuelles par T. Saucède). De manière générale, BDS peut donc être considéré comme un site plus perturbé que les deux autres sites étudiés. BDS accueilleraient donc une communauté plus jeune (début de succession) que Biomar et l'Anse de l'Echouage (qui ont des communautés plus stables en comparaison avec BDS) (Frontier, 1976). Un résultat surprenant est l'absence de mollusque à BDS. Plusieurs explications pourraient être proposées pour l'expliquer, tels des paramètres abiotiques non propices au développement de ces derniers (e.g. variations de salinité trop importantes), un manque de disponibilité de nourriture (algues ou particules en suspension) ou une prédation intense sur des mollusques (par exemple, par les oiseaux marins).

Bien que les analyses multivariées aient montré que les quadrats étaient assez dissemblables entre les sites, une certaine hétérogénéité intra-site a aussi été constatée. Celle-ci peut être attribuée au fait que les sites partagent plusieurs espèces en commun. Une

autre explication complémentaire pourrait être la petite taille des quadrats. Les écosystèmes peuvent présenter une variabilité spatiale importante, ce qui signifie que les caractéristiques biologiques, physiques et chimiques peuvent varier d'un endroit à l'autre, même à petite échelle. Les quadrats étant petits, ils peuvent ne pas capturer pleinement cette variabilité et peuvent donc donner lieu à des mesures différentes d'un quadrat à l'autre.

4.3 Biogéographie et phylogéographie

Selon les analyses biogéographiques des dix espèces connues des bases de références et de la littérature, différents patterns de répartition géographique ont pu être mis en évidence. À l'exception des moules (*Mytilus cf. platensis* et *Aulacomya atra*) qui sont plus largement distribuées dans l'hémisphère sud, les autres espèces semblent endémiques de l'océan Austral (*sensu lato* : sud 45°S). Les patterns de distribution contrastés entre espèces médiolittorales peuvent s'expliquer par des traits d'histoire de vie différents (e.g. tolérance physiologiques, capacités de dispersion). L'importance de la capacité de dispersion comme facteur explicatif des patterns biogéographiques a été mise en évidence chez plusieurs invertébrés benthiques (Moreau *et al.*, 2017). En effet, les espèces avec des larves planctoniques à longue durée de vie ont tendance à avoir une distribution plus large que les espèces qui incubent leur progéniture, en raison de leur potentiel de dispersion plus élevé. Cependant, certaines espèces incubantes peuvent aussi avoir une large distribution et une connectivité importante entre populations géographiquement éloignées (Helmuth *et al.*, 1994). C'est notamment le cas de *S. lateralis* et *S. fuegiensis* pour lesquelles une dispersion à longue distance est supposée par dérive sur des radeaux de laminaires (González-Wevar *et al.*, 2018). Le recrutement est plus susceptible d'aboutir à l'issue d'une dispersion sur de longues distances lorsque les organismes sont incubants (Arnaud 1974). Des exemples d'organismes incubants trouvés dans notre inventaire sont *S. lateralis* et *S. fuegiensis*, le microgastéropode *L. caliginosa*, les bivalves *Lasea consanguinea* et *Kidderia minuta*, ainsi que l'étoile de mer *Anasterias rupicola* (Arnaud 1974). Le chiton *Hermathrium setulosum* incube également ses œufs et larves dans ses cavités branchiales. À l'inverse, *Harpagifer kerguelensis*, *Mytilus cf. platensis* et *Aulacomya atra*, sont des disperseurs qui libèrent leurs œufs ou leurs larves directement dans l'eau sans prendre soin de leur progéniture.

Il est important de mentionner que ces distributions géographiques sont partiellement impactées par des biais taxinomiques (synonymies et les noms invalides). Par exemple, dans

la littérature, *Siphonaria lateralis* est largement connue sous le nom invalide de *Kerguelenella lateralis*. De même *Anasterias rupicola* et *Anasterias antarctica* sont probablement, selon des données génétiques, une seule et même espèce (avec deux noms valides). Le nom *A. rupicola* a été utilisé pour décrire les individus trouvés en subantarctique. De plus, de mauvaises identifications taxinomiques causées par de fortes similarités morphologiques peuvent être reprises dans les bases de données et réutilisées par d'autres utilisateurs, entraînant potentiellement un effet boule de neige dans les erreurs. Par exemple, dans le numéro d'index code-barre de la base de référence BOLD (BIN : Barcode Index Number, Ratnasingham et Hebert, 2013), les moules *Mytilus* cf. *platensis* de cette étude (BIN : AAA4735) étaient nommées sous cinq appellations différentes (*Mytilus chilensis*, *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilus edulis*, *Mytilus platensis* et *Mytilus* sp.). Nous avons tranché pour le nom de *Mytilus* cf. *platensis* car une étude de connectivité génétique récente indique que les moules des îles Kerguelen appartiendraient à une lignée de *M. platensis*, un clade sœur de *M. edulis* (Fraïsse et al., 2017). Une autre étude suggère que les moules de Kerguelen pourraient également être des hybrides entre les moules *M. platensis* et *M. chilensis* (Zbawicka et al., 2019). Ces études sur *Mytilus platensis* suggèrent (comme nos résultats de réseaux d'haplotypes) qu'il pourrait y avoir deux espèces : l'une serait distribuée en Antarctique et dans le subantarctique, et l'autre serait également distribuée en Océanie. Concernant les moules striées appartenant au genre *Aulacomya*, nos analyses suggèrent que nous avons deux espèces : *Aulacomya atra* (similarité de 100% avec d'autres séquences de bold) et *Aulacomya* sp. (ayant une similarité comprise entre 69% et 79% avec *Aulacomya atra*). Les données bibliographiques indiquent la présence d'une seule espèce de ce genre à Kerguelen (*A. atra*), et cela suggère qu'*Aulacomya* sp. pourrait potentiellement être une nouvelle espèce.

De nombreuses espèces subtidales de l'océan Austral, auparavant considérées comme largement distribuées, se sont maintenant révélées être des complexes d'espèces cryptiques ayant une distribution plus restreinte (González -Wevar et al., 2018 ; Jossart et al., 2019). Dans notre étude, l'exemple d'*Hemiarthrum setulosum* est un cas intéressant. La distribution géographique supposée de ce chiton s'étend de l'Antarctique jusqu'aux îles subantarctiques en passant par la région magellanique. Cependant, nos données génétiques indiquent qu'il pourrait s'agir de deux espèces distinctes. Les spécimens identifiés ont une similarité de 89 % avec des individus de péninsule Antarctique également identifiés comme étant *Hemiarthrum setulosum* et présentant 97% de similarité avec des individus de Crozet. Cela suggère

l'existence d'une espèce Antarctique distincte de l'espèce subantarctique. Des analyses supplémentaires, incluant des spécimens d'autres localités, sont toutefois nécessaires afin de mieux comprendre le nombre d'espèces existant au sein du genre *Hemiarthrum*, ainsi que leur distribution.

4.4 Lien avec la zone subtidale

Notre étude indique la présence de onze espèces répertoriées une seule fois dans les quadrats (et 4 de manière opportuniste, hors des quadrats). Ces espèces, très rares en zone médiolittorale pourraient être des espèces subtidales exploitant la zone intertidale de manière opportuniste et temporaire, par exemple pour s'alimenter ou pour échapper à la prédation, Griffiths *et al.*, 2009. Globalement, la faune intertidale à Kerguelen semble en partie différenciée de la faune subtidale. Parmi les dix espèces répertoriées dans la littératures, quatre semblent spécifiques à la zone intertidale : *Lasea consanguinea* (Davenport *et al.*, 1995), *Mytilus cf. platensis* (Arnaud 1974), *S. fuegiensis* et *S. lateralis* (González-Wevar *et al.*, 2018). D'autres espèces plus abondantes dans la zone intertidale peuvent également s'étendre jusqu'à la partie peu profonde du subtidale, telles que *Harpagifer kerguelensis* (Schwob *et al.*, 2023), *Kidderia minuta* (Levicoy *et al.*, 2021) ou *Laevilittorina caliginosa* (González-Wevar *et al.*, 2022). *Anasterias rupicola* peut également être retrouvée dans le subtidal peu profond dans des zones très abritées, conditions qui peuvent justement être retrouvées dans le Golfe du Morbihan (Lawrence et McClintock, 1987). Un autre cas intéressant est la distribution relative des deux espèces de moules *Aulacomya atra*, et *Mytilus platensis*. *Aulacomya atra*, est une espèce abondante en zone subtidale à Kerguelen, mais qui peut toutefois être présente en zone intertidale. Lawrence et McClintock (1987) ainsi que Arnaud (1974), ont observé une relation inverse entre les densités d'*Aulacomya atra* et de *Mytilus platensis*. Dans la présente étude, il y a en effet plus de *Mytilus platensis* que d'*Aulacomya atra*, ce qui peut s'expliquer par le fait que l'échantillonnage ait été réalisé en zone intertidale.

5 Conclusion et perspectives

Cette étude améliore la connaissance de la diversité de la macrofaune médiolittorale à Kerguelen, et fournit également des informations sur la structure des communautés. Trente-deux espèces ont été recensées et analysées dans les quadrats. La majorité d'entre elles, est rare et seulement quatre espèces avaient une distribution et une abondance importante

(Rabbitophora sp.1, Clitellata sp., Calliopoidea sp., et Sphaeromatidae sp.). Parmi les trois sites étudiés, l'Anse de l'Echouage et Biomar avaient la plus grande diversité, tandis que BDS avait une très faible richesse spécifique (avec une seule espèce propre à ce site). Une hétérogénéité partielle au sein des sites a été observée, qui peut être due à la variabilité entre quadrats. Des analyses biogéographiques ont permis de mettre en évidence l'affinité des espèces échantillonnées au sein de l'océan Austral, certaines espèces ayant une distribution subantarctique (e.g. *Anasterias rupicola*), tandis que d'autres sont plus ubiquistes et sont retrouvées à la fois en Antarctique et dans les îles subantarctiques (e.g. *Laevilitorina caliginosa*). Le poisson *Harpagifer kerguelensis* a quant à lui une distribution plus restreinte (Kerguelen et île Heard). Les données collectées au cours de cette étude, comprenant des occurrences géographiques des espèces, des séquences moléculaires et des images, seront ultérieurement intégrées à des bases de données en lignes. Ainsi, ces données pourront participer à une meilleure compréhension de ces espèces, notamment concernant leur distribution géographique ou de leur position phylogénétique (Ratnasingham et Hebert, 2013). Une base de référence représentative des communautés médiolittorales Antarctiques et subantarctiques permettra de détecter des changements et des altérations de l'écosystème qui peuvent être causés par l'introduction d'espèces invasives et des changements globaux (Griffiths et Waller, 2016). Dans ce contexte et au vu des résultats obtenus, la campagne d'échantillonnage de PROTEKER10 (novembre et décembre 2022) a permis de réaliser de nouveaux échantillonnages, avec un site supplémentaire et un effort plus important, avec dix quadrats par site, contre six dans la présente étude. Il serait enfin intéressant d'étudier plus précisément les facteurs abiotiques (e.g. température, vent, salinité, courant) qui contrôlent la structure des communautés médiolittorales et pourraient expliquer les différences observées dans leur composition. Il est crucial de développer une compréhension approfondie du caractère unique, de la diversité et des interactions au sein des communautés intertidales. Cela permettra non seulement de comprendre la biologie et l'écologie de ces communautés, mais également d'évaluer leur vulnérabilité face aux multiples conséquences des changements globaux. Une telle évaluation est essentielle pour formuler des politiques de conservations pertinentes.

Références bibliographiques

- Améziane, N., Eléaume, M., Hemery, L., F., M., Hemery, A., Hauteceur, M., Dettaï, A., 2011. Biodiversity of the benthos off Kerguelen Islands: overview and perspectives., in: the Kerguelen plateau, Marine Ecosystem and Fisheries. pp. 157–167.
- Arnaud, P.M., 1974. Contribution à la bionomie marine benthique des régions antarctiques et subantarctiques. *Tethys*. 6, 465-65
- Behjati, S., Tarpey, P.S., 2013. What is next generation sequencing? *Archives of Disease in Childhood, Education and Practice*. 98, 236–238. <https://doi.org/10.1136/archdischild-2013-304340>
- Benedetti-Cecchi, L., 2014. Intertidal Rocky Shores. pp. 203–225.
- Benson, D.A., Cavanaugh, M., Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D.J., Ostell, J., Sayers, E.W., 2013. GenBank. *Nucleic Acids Research*. 41, D36–D42. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1195>
- Brown, J.H., Lomolino, M.V., 1998. *Biogeography*. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. *Journal of Mammalogy*. 80, 1385–1389. <https://doi.org/10.2307/1383194>
- Calzas, M., Téchiné, P., Testut, L., 1992. NIVMER, <https://doi.org/10.18142/135>
- Cantera, J.F., Arnaud, P.M., 1984. Les gastéropodes prosobranches des îles Kerguelen et Crozet (sud de l'océan Indien) comparaison écologique et particularités biologiques. *Comité National Français des Recherches Antarctiques*. 56, 1-169
- Carpenter, P.P., 1876. In: J.H. Kidder, *Contributions to the natural history of Kerguelen Island, made in connection with the United States "Transit-of-Venus" Expedition, 1874-1875, II*. *Bulletin of the United States National Museum*, pp. 42–48
- Chao, A., Ma, K., Hsieh, T.C., Chiu, C.-H., 2016. User's Guide for Online Program SpadeR (Species-richness Prediction And Diversity Estimation in R). <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.20744.62722>
- Convey, P., Peck, L.S., 2019. Antarctic environmental change and biological responses. *Sci. Adv.* 5, eaaz0888. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz0888>
- Cottin, J.-Y., MiChon, G., DelpeCh, G., 2011. The Kerguelen volcanic Plateau: the second largest oceanic Igneous Province (LIP) on earth and a witness of the Indian Ocean opening. *The Kerguelen Plateau: marine ecosystem and fisheries, The Kerguelen Plateau: Marine Ecosystems and Fisheries*, p. 29-42

- Dall, W. H. (1876). Mollusks. In: J.H. Kidder, Contributions to the natural history of Kerguelen Island, made in connection with the United States "Transit-of-Venus" Expedition, 1874-1875, II. Bulletin of the United States National Museum, pp. 42–48
- Davenport, J., Chown, S.L., 1995. Air-breathing by tightly-closed intertidal molluscs: benefits of small size to *Laevitorina caliginosa* (Gould, 1846) and *Lasaea consanguinea* Smith, 1879 living at Husvik, South Georgia. J. Mollus. Stud. .61, 292–294. <https://doi.org/10.1093/mollus/61.2.292>
- De Broyer, C., Danis, B., 2011. How many species in the Southern Ocean? Towards a dynamic inventory of the Antarctic marine species. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 58, 5–17. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.10.007>
- Dixon, P., 2003. vegan, a package of R functions for community ecology. Journal of Vegetation Science. 14, 927–930. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02228.x>
- Edgar, R.C., 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. Nucleic Acids Research. 32, 1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Féral, J.-P., Poulin, E., González-Wevar, C.A., Améziane, N., Guillaumot, C., Develay, E., Saucède, T., 2017. Long-term monitoring of coastal benthic habitats in the Kerguelen Islands: a legacy of decades of marine biology research. Presented at the Symposium on Kerguelen Plateau Marine Ecosystem and Fisheries, Australian Antarctic Division, p. 383. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3249143>
- Fernandino, G., Elliff, C.I., Silva, I.R., 2018. Ecosystem-based management of coastal zones in face of climate change impacts: Challenges and inequalities. Journal of Environmental Management. 215, 32–39. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.03.034>
- Fielding, P.J., Weerts, K.A., Forbes A.T., 1994. Macroinvertebrate communities associated with intertidal and subtidal beds of *Pyura stolonifera* (Heller) (Tunicata: Ascidiacea) on the Natal coast. African Zoology. 29, 46–53. https://doi.org/10.10520/AJA00445096_722
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R., 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates Molecular Marine Biology and Biotechnology. 3, 294–299.
- Fraïsse, C., Haguenaer, A., Gérard, K., Anh-Thu Weber, A., Bierne, N., Chenuil, A., 2017. Fine-grained habitat-associated genetic connectivity in an admixed population of mussels in the small isolated Kerguelen Islands. Evolutionary Biology. <https://doi.org/10.1101/239244>

- Frontier, S. 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *Journal de Recherche Océanographique*, pp 35-48.
- González-Wevar, C.A., Segovia, N.I., Rosenfeld, S., Ojeda, J., Hüne, M., Naretto, J., Saucède, T., Brickle, P., Morley, S., Féral, J.-P., Spencer, H.G., Poulin, E., 2018. Unexpected absence of island endemics: Long-distance dispersal in higher latitude sub-Antarctic *Siphonaria* (Gastropoda: Euthyneura) species. *Journal of Biogeography*. 45, 874–884. <https://doi.org/10.1111/jbi.13174>
- González-Wevar, C.A., Segovia, N.I., Rosenfeld, S., Maturana, C.S., Jeldres, V., Pinochet, R., Saucède, T., Morley, S.A., Brickle, P., Wilson, N.G., Spencer, H.G., Poulin, E., 2022. Seven snail species hidden in one: Biogeographic diversity in an apparently widespread periwinkle in the Southern Ocean. *Journal of Biogeography*. 49, 1521–1534. <https://doi.org/10.1111/jbi.14453>
- Gould, A. A., 1849. Descriptions of new species of shells, brought home by the U. S. Exploring Expedition. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, pp. 83.
- Gould, A. A. 1846., Descriptions of new shells, collected by the United States Exploring Expedition. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, pp. 153
- Gressitt, J., Weber, N., 1959. Bibliographic Introduction to Antarctic-Subantarctic Entomology. *Pacific Insects*. 1, 441–480.
- Griffiths, H.J., Barnes, D.K.A., Linse, K., 2009. Towards a generalized biogeography of the Southern Ocean benthos. *Journal of Biogeography*. 36, 162–177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01979.x>
- Griffiths, H.J., Waller, C.L., 2016. The first comprehensive description of the biodiversity and biogeography of Antarctic and Sub-Antarctic intertidal communities. *J. Biogeogr.* 43, 1143–1155. <https://doi.org/10.1111/jbi.12708>
- Grua, Paul., 1962. Invertébrés de l'infralittoral rocheux dans l'Archipel de Kerguelen. *Comité National Français des Recherches Antarctiques*. 30, 89-111
- Güller, M., Zelaya, D.G., Ituarte, C., 2015. How many *Siphonaria* species (Gastropoda: Euthyneura) live in southern South America? *J. Mollus. Stud.* <https://doi.org/10.1093/mollus/eyv036>
- Gutt, J., Isla, E., Bertler, A.N., Bodeker, G.E., Bracegirdle, T.J., Cavanagh, R.D., Comiso, J.C., Convey, P., Cummings, V., De Conto, R., De Master, D., di Prisco, G., d'Ovidio, F., Griffiths, H.J., Khan, A.L., López-Martínez, J., Murray, A.E., Nielsen, U.N., Ott, S., Post, A., Ropert-Coudert, Y., Saucède, T., Scherer, R., Schiaparelli, S., Schloss, I.R., Smith, C.R., Stefels, J., Stevens, C., Strugnell, J.M., Trimborn, S., Verde, C., Verleyen, E., Wall, D.H., Wilson, N.G., Xavier, J.C., 2018.

- Cross-disciplinarity in the advance of Antarctic ecosystem research. *Marine Genomics*. 37, 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2017.09.006>
- Helmuth, B., Veit, R.R., Holberton, R., 1994. Long-distance dispersal of a subantarctic brooding bivalve (*Gaimardia trapesina*) by kelp-rafting. *Mar. Biol.* 120, 421–426. <https://doi.org/10.1007/BF00680216>
- Helmuth, B., Broitman, B.R., Blanchette, C.A., Gilman, S., Halpin, P., Harley, C.D.G., O'Donnell, M.J., Hofmann, G.E., Menge, B., Strickland, D., 2006. Mosaic patterns of thermal stress in the rocky intertidal zone: Implications for climate change. *Ecological Monographs*. 76, 461–479. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0461:MPOTSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0461:MPOTSI]2.0.CO;2)
- Hodgson, D.A., Graham, A.G.C., Roberts, S.J., Bentley, M.J., Cofaigh, C.Ó., Verleyen, E., Vyverman, W., Jomelli, V., Favier, V., Brunstein, D., Verfaillie, D., Colhoun, E.A., Saunders, K.M., Selkirk, P.M., Mackintosh, A., Hedding, D.W., Nel, W., Hall, K., McGlone, M.S., Van der Putten, N., Dickens, W.A., Smith, J.A., 2014. Terrestrial and submarine evidence for the extent and timing of the Last Glacial Maximum and the onset of deglaciation on the maritime-Antarctic and sub-Antarctic islands. *Quaternary Science Reviews*. 100, 137–158. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.12.001>
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A., 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*. 7, 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Hureau, J.-C., 1976. Prospection en océanographie biologique et bionomie benthique aux abords des îles Kerguelen et Crozet. *Comité National Français des Recherches Antarctiques*. 39, 1-160
- Jackson, D.A., 1993. Stopping Rules in Principal Components Analysis: A Comparison of Heuristical and Statistical Approaches. *Ecology*. 74, 2204–2214. <https://doi.org/10.2307/1939574>
- Jossart, Q., Sands, C.J., Sewell, M.A., 2019. Dwarf brooder versus giant broadcaster: combining genetic and reproductive data to unravel cryptic diversity in an Antarctic brittle star. *Heredity*. 123, 622–633. <https://doi.org/10.1038/s41437-019-0228-9>
- Jossart, Q., Kochzius, M., Danis, B., Saucède, T., Moreau, C.V.E., 2021. Diversity of the Pterasteridae (Asteroidea) in the Southern Ocean: a molecular and morphological approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 192, 105–116. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa097>
- Jossart, Q., Bauman, D., Moreau, C.V., Saucède, T., Christiansen, H., Brasier, M.J., Convey, P., Downey, R., Figuerola, B., Martin, P., Norenburg, J., Rosenfeld, S., Verheye, M., Danis, B., 2023. A pioneer morphological and genetic study of the intertidal fauna of the Gerlache Strait

(Antarctic Peninsula). *Environ Monit Assess.* 195, 514. <https://doi.org/10.1007/s10661-023-11066-3>

Kaiser, S., Brandão, S.N., Brix, S., Barnes, D.K.A., Bowden, D.A., Ingels, J., Leese, F., Schiaparelli, S., Arango, C.P., Badhe, R., Bax, N., Blazewicz-Paszkowycz, M., Brandt, A., Brenke, N., Catarino, A.I., David, B., De Ridder, C., Dubois, P., Ellingsen, K.E., Glover, A.G., Griffiths, H.J., Gutt, J., Halanych, K.M., Havermans, C., Held, C., Janussen, D., Lörz, A.-N., Pearce, D.A., Pierrat, B., Riehl, T., Rose, A., Sands, C.J., Soler-Membrives, A., Schüller, M., Strugnell, J.M., Vanreusel, A., Veit-Köhler, G., Wilson, N.G., Yasuhara, M., 2013. Patterns, processes and vulnerability of Southern Ocean benthos: a decadal leap in knowledge and understanding. *Mar. Biol.* 160, 2295–2317. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2232-6>

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P., Drummond, A., 2012. Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinform.* 28, 1647–1649. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>

Kher, C.P., Doerder, F.P., Cooper, J., Ikonomi, P., Achilles-Day, U., Küpper, F.C., Lynn, D.H., 2011. Barcoding Tetrahymena: Discriminating Species and Identifying Unknowns Using the Cytochrome c Oxidase Subunit I (cox-1) Barcode. *Protist.* 162, 2–13. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2010.03.004>

Lawrence, J.M., McClintock, J.B., 1987. Intertidal Invertebrate and Algal Communities on the Rocky Shores of the Bay of Morbihan, Kerguelen (South Indian Ocean). *Mar. Ecol.* 8, 207–220. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1987.tb00184.x>

Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia.* 129, 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>

Leigh, J.W., Bryant, D., 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods. Ecol. Evol.* 6, 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>

Leitão, F., Encarnaçã, J., Range, P., Schmelz, R.M., Teodósio, M.A., Chícharo, L., 2015. Submarine groundwater discharges create unique benthic communities in a coastal sandy marine environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 163, 93–98. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.06.007>

- Levicoy, D., Rosenfeld, S., Cárdenas, L., 2021. Divergence time and species delimitation of microbivalves in the Southern Ocean: the case of *Kidderia* species. *Polar. Biol.* 44, 1365–1377. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02885-6>
- López-Farrán, Z., Guillaumot, C., Vargas-Chacoff, L., Paschke, K., Dulière, V., Danis, B., Poulin, E., Saucède, T., Waters, J. M., Gérard, K., 2021. Is the southern crab *Halicarcinus planatus* (Fabricius, 1775) the next invader of Antarctica ? *Global Change Biology.* 27(15), 3487-3504. <https://doi.org/10.1111/gcb.15674>
- Luisetti, T., Turner, R.K., Jickells, T., Andrews, J., Elliott, M., Schaafsma, M., Beaumont, N., Malcolm, S., Burdon, D., Adams, C., Watts, W., 2014. Coastal Zone Ecosystem Services: From science to values and decision making; a case study. *Science of The Total Environment.* 493, 682–693. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.05.099>
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The theory of island biogeography.* Princeton University Press, Princeton.
- Magurran, A.E., Henderson, P.A., 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature.* 422, 714–716. <https://doi.org/10.1038/nature01547>
- Mann, K. H., 2009. *Ecology of coastal waters: with implications for management.* John Wiley & Sons.
- Molina, G.I., 1782. Saggio sulla storia naturale del Chili, del Signor Abate Giovanni Ignazio Molina, pp. 202
- Moreau, C., Saucède, T., Jossart, Q., Agüera, A., Brayard, A., Danis, B., 2017. Reproductive strategy as a piece of the biogeographic puzzle: a case study using Antarctic sea stars (Echinodermata, Asteroidea). *Journal of Biogeography.* 44, 848–860. <https://doi.org/10.1111/jbi.12965>
- Mouillot, D., Bellwood, D.R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., Lavergne, S., Lavorel, S., Mouquet, N., Paine, C.E.T., Renaud, J., Thuiller, W., 2013. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLoS. Biol.* 11, e1001569. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001569>
- Murtagh, F., Legendre, P., 2014. Ward's Hierarchical Clustering Method: Clustering Criterion and Agglomerative Algorithm. *J Classif.* 31, 274–295. <https://doi.org/10.1007/s00357-014-9161-z>
- Nybelin, O., 1947. Antarctic fishes. *Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expeditions (1927-1931).* 2, 1-76.
- Pante, E., Schoelincq, C., Puillandre, N., 2015. From Integrative Taxonomy to Species Description: One Step Beyond. *Systematic Biology.* 64, 152–160. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu083>

- Puillandre, N., Lambert, A., Brouillet, S., Achaz, G., 2012. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation: ABGD, Automatic Barcode Gap. *Molecular Ecology*. 21, 1864–1877. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05239.x>
- Ratnasingham, S., Hebert, P.D.N., 2007. BARCODING: bold: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>): BARCODING. *Molecular Ecology Notes*. 7, 355–364. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x>
- Ratnasingham, S., Hebert, P.D.N., 2013. A DNA-Based Registry for All Animal Species: The Barcode Index Number (BIN) System. *PLoS ONE*. 8, e66213. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066213>
- Renault, L., 2021. La contribution des aires privées et communautaires à la conservation de la biodiversité et au développement socio-économique de Corridor Biologique Mésoaméricain. Université de Sherbrooke.
- Rumohr, H., 1990. Soft bottom macrofauna: Collection and treatment of samples. *ICES Techniques in Marine Environmental Sciences*, pp 18. <http://dx.doi.org/10.25607/OBP-244>
- Saucède, T., Eléaume, M., Jossart, Q., Moreau, C., Downey, R., Bax, N., Sands, C., Mercado, B., Gallut, C., Vignes-Lebbe, R., 2021. Taxonomy 2.0: computer-aided identification tools to assist Antarctic biologists in the field and in the laboratory. *Antarctic Science*. 33, 39–51. <https://doi.org/10.1017/S0954102020000462>
- Saucède, T., Gall, L.L., Dubois, P., 2022. Rapport de la 9ème campagne du programme IPEV n°1044 PROTEKER aux Iles Kerguelen 2021-2022. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.20207.15522>
- Schoeneberger, P.J., Wysocki, D.A., Benham, E.C., and Broderson, W.D., 2002. Field book for describing and sampling soils, Version 2.0. Natural Resources Conservation Service.
- Schwob, G., Cabrol, L., Saucède, T., Gérard, K., Poulin, E., Orlando, J., 2023. Unveiling the co-phylogeny signal between plunderfish *Harpagifer* spp. and their gut microbiomes across the Southern Ocean (preprint). *Microbiology*. <https://doi.org/10.1101/2023.04.18.537398>
- Smith, E. A., 1877. Mollusca of Kerguelen Island, pp.1-26
- Smith, C.P.A., Laville, T., Fara, E., Escarguel, G., Olivier, N., Vennin, E., Goudemand, N., Bylund, K.G., Jenks, J.F., Stephen, D.A., Hautmann, M., Charbonnier, S., Krumenacker, L.J., Brayard, A., 2021. Exceptional fossil assemblages confirm the existence of complex Early Triassic ecosystems during the early Spathian. *Sci. Rep.* 11, 19657. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-99056-8>

- Sunnucks, P., Hales, D.F., 1996. Numerous transposed sequences of mitochondrial cytochrome oxidase I-II in aphids of the genus *Sitobion* (Hemiptera: Aphididae). *Molecular Biology and Evolution*. 13, 510–524. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025612>
- Tautz, D., Arctander, P., Minelli, A., Thomas, R.H., Vogler, A.P., 2003. A plea for DNA taxonomy. *Trends in Ecology & Evolution*. 18, 70–74. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00041-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00041-1)
- Templeton, A.R., Crandall, K.A., Sing, C.F., 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics*. 132, 619–633. <https://doi.org/10.1093/genetics/132.2.619>
- Thyrring, J., Peck, L.S., 2021. Global gradients in intertidal species richness and functional groups. *Elife*, vol. 10, p. e64541 <https://doi.org/10.7554/eLife.64541>
- Vadon, C., Foucault A., 2012. Au long des rivages Côte ouest : Atlantique, Manche et Mer du Nord. Dunod.
- Verberk, W., 2012. Explaining General Patterns in Species Abundance and Distributions. *Nature Education Knowledge*. 3, 38.
- Verrill, A.E., 1876. Annelids and echinoderms. In: J. H. Kidder (Ed), *Contributions to the Natural History of Kerguelen Island made in connection with the United States Transit-of-Venus Expedition, 1874-1875*. II. Bulletin of the United States National Museum. Smithsonian Institution, Washington D.C., pp. 64–75.
- Waller, C.L., Overall, A., Fitzcharles, E.M., Griffiths, H., 2017. First report of *Laternula elliptica* in the Antarctic intertidal zone. *Polar. Biol.* 40, 227–230. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1941-y>
- Zbawicka, M., Gardner, J.P.A., Wenne, R., 2019. Cryptic diversity in smooth-shelled mussels on Southern Ocean islands: connectivity, hybridisation and a marine invasion. *Frontiers in Zoology*. 16, 32. <https://doi.org/10.1186/s12983-019-0332-y>

Annexes

Annexe 1 : Quadrat déployé lors de l'investigation *in situ*



Exemple d'un quadrat déployé
sur le site d'étude Biomar



Annexe 2 : Amorces et conditions de PCR utilisées pour chaque taxon lors du barcoding de

l'ADN

Taxon	Primers	Séquence 5' → 3'	Source	Conditions PCR - 40 cycles		
				Durée de dénaturation (94°C)	Hybridation T° - Durée	Durée d'élongation (72°C)
Annelida	F-polyHCO R-polyLCO	GAYTATWTTCAACAAATCATAAAGATATTGG TAMACTTCWGGGTGACCAAAAATCA	Carr et al. 2011	30 s	47°C - 30 s	45 s
Amphipoda	F-COC-AMP R-HC02198	CHACRAAYCAYAAAGATATTGGWAC TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	Schön et al., 2018 Folmer et al. 1994	30 s	47°C - 30 s	45 s
Chordata Actinopterygii	F-FISHCO1LBC R-FISHCO1HBC	TCAACYAATCAYAAAGATATYGGCAC ACTTCYGGGTGRCCRAARAATCA	Handy et al. 2011	30 s	55°C - 30 s	45 s
Echinodermata	LCOech1aF1 R-HC02198	TTTTTCTACTAAACACAAGGATATTGG TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	Layton et al. 2016 Folmer et al. 1994	30 s	47°C - 30 s	45s
Isopoda	F-CrustCOIF R-HC02198	TCAACAAATCAYAAAGAYATTGG TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	Teske et al. 2006 Folmer et al. 1994	30 s	47°C - 30 s	45 s
Mollusca	FCOIMoI RCOIMoI	TCWACAATCAYAAAGATATTGG ACYTCMGGRTGMCCAAAAATCA	Owada et al. 2013	30 s	45°C - 30 s	45 s
Nemertea	F-LCO1490 R-HC02198	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	Folmer et al. 1994	30 s	49°C - 30 s	45 s
Platyhelminthes	F-LCO1490 R-HC02198	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	Folmer et al. 1994	30 s	49°C - 30 s	45 s

Bibliographie associée à ce tableau :

- Carr, C.M., Hardy, S.M., Brown, T.M., Macdonald, T.A., Hebert, P.D.N., 2011. A Tri-Oceanic Perspective: DNA Barcoding Reveals Geographic Structure and Cryptic Diversity in Canadian Polychaetes. *PLoS ONE* 6, e22232. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022232>
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R., 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. 3, 294–299.
- Handy, S.M., Deeds, J.R., Ivanova, N.V., Hebert, P.D.N., Hanner, R.H., Ormos, A., Weigt, L.A., Moore, M.M., Yancy, H.F., 2011. A Single-Laboratory Validated Method for the Generation of DNA Barcodes for the Identification of Fish for Regulatory Compliance. *Journal of AOAC International*. 94, 201–210. <https://doi.org/10.1093/jaoac/94.1.201>
- Layton, K.K.S., Corstorphine, E.A., Hebert, P.D.N., 2016. Exploring Canadian Echinoderm Diversity through DNA Barcodes. *PLoS ONE*. 11, e0166118. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166118>
- Owada, M., Kasai, Y., Sato, S., Hong, J., 2013. Shell morphology and genetic characteristics of *Corbula (Potamocorbula)* spp. (Bivalvia: Corbulidae) from the waters adjacent to Japan, Korea and San Francisco Bay. *Aquat. Biol.* 19, 297–305. <https://doi.org/10.3354/ab00539>
- Schön, I., Higuti, J., Patel, T., Martens, K., 2018. Aquatic long-distance dispersal and vicariance shape the evolution of an ostracod species complex (Crustacea) in four major Brazilian floodplains.

Molecular Phylogenetics and Evolution. 121, 86–97.

<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.12.019>

Teske, P., McQuaid, C., Froneman, P., Barker, N., 2006. Impacts of marine biogeographic boundaries on phylogeographic patterns of three South African estuarine crustaceans. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 314, 283–293. <https://doi.org/10.3354/meps314283>

Annexe 3 : Taxons trouvés dans la zone d'étude, succès du barcoding et groupes fonctionnels

Taxons (classés par phylum et classe)	Code	Succès du barcoding		Groupes fonctionnels
Annelida - Clitellata				
Clitellata sp.	ANE.A	Oui	Dépositivore / Détritivore (Sardá <i>et al.</i> , 1998; Delgado <i>et al.</i> , 2003)	
Annelida - Polychaeta				
Errantia sp.	ANE.P	Oui	/	
<i>Pseudonereis</i> sp.	ANE.N	Oui	/	
Polychaeta sp.1	ANE.B	Non	/	
Polychaeta sp.2	ANE.H	Non	/	
Sedantaria sp.	ANE.Q	Non	/	
Serpulidae sp.1	ANE.R	Non	Suspensivore (Riisgård <i>et al.</i> , 2000; Taylor et Vinn, 2006)	
Serpulidae sp.2	ANE.O	Non	Suspensivore (Riisgård <i>et al.</i> , 2000; Taylor et Vinn, 2006)	
Arthropoda - Amphipoda				
Amphipoda sp.1	AMP.C	Oui	/	
Amphipoda sp.2	AMP.F	Non	/	
Calliopioidea sp.	AMP.A	Oui	/	
Lysianassidae sp.	AMP.B	Oui	/	
Arthropoda - Isopoda				
Isopoda sp.	ISO.C	Oui	Détritivore / Dépositivore (Brandt et Poore, 2003; Andrade <i>et al.</i> , 2016)	
Sphaeromatidae sp.	ISO.A	Oui	Détritivore / Dépositivore (Brandt et Poore, 2003; Andrade <i>et al.</i> , 2016)	
Chordata - Actinopterygii				
<i>Harpagifer kerguelensis</i>	VER.A	Oui	Prédateur / Charognard (Smith, 1977)	
Cnidaria - Anthozoa				
Actinaria sp.1	CNI.A	Non	Prédateur (Tsurpalo et Kostina, 2003; Schories <i>et al.</i> , 2011)	
Actinaria sp.2	CNI.B	Non	Prédateur (Tsurpalo et Kostina, 2003; Schories <i>et al.</i> , 2011)	
Echinodermata - Asteroidea				
<i>Anasterias rupicola</i>	AST.A	Oui	Prédateur (Andrade <i>et al.</i> , 2016)	
Mollusca - Bivalvia				
<i>Aulacomya atra</i>	BIV.A	Oui	Suspensivore (Ojeda <i>et al.</i> , 2014)	
<i>Aulacomya</i> sp.	BIV.B	Oui	Suspensivore (Ojeda <i>et al.</i> , 2014)	
Bivalvia sp.1	BIV.C	Oui	Suspensivore (Ojeda <i>et al.</i> , 2014)	
Bivalvia sp.2	BIV.I	Non	Suspensivore (Ojeda <i>et al.</i> , 2014)	
<i>Kidderia minuta</i>	BIV.H	Non	Suspensivore (Ojeda <i>et al.</i> , 2014; Liu <i>et al.</i> , 2015)	
<i>Lasaea consanguinea</i>	BIV.E	Non	Suspensivore (Ojeda <i>et al.</i> , 2014)	
<i>Mytilus cf. platensis</i>	BIV.D	Oui	Suspensivore (Ojeda <i>et al.</i> , 2014)	
Mollusca - Gastropoda				
<i>Laevilitorina caliginosa</i>	GAS.A	Oui	Brouteur (Ojeda <i>et al.</i> , 2014; Liu <i>et al.</i> , 2015)	
<i>Siphonaria fuegiensis</i>	GAS.F	Oui	Brouteur (Underwood, 1980; Levings et Garrity, 1984)	
<i>Siphonaria lateralis</i>	GAS.B	Oui	Brouteur (Underwood, 1980; Levings et Garrity, 1984)	
Mollusca - Polyplacophora				
<i>Hemiarthridae</i> sp.1	CHI.A	Oui	Brouteur (Schories et Kohlberg, 2016)	
<i>Hemiarthrum setulosum</i>	CHI.B	Oui	Brouteur (Schories et Kohlberg, 2016)	
Nematoda				
Nematoda sp.	NEMAT.A	Oui	/	
Nemertea - Hoplonemertea				
Monostilifera sp.1	NEM.A	Ok	Prédateur / Charognard (Mcdermott et Roe, 1985; Thiel et Kruse, 2001)	
Monostilifera sp.2	NEM.C	Ok	Prédateur / Charognard (Mcdermott et Roe, 1985; Thiel et Kruse, 2001)	
Platyhelminthes				
Rhabditophora sp.1	PLA.A	Non	Prédateur (Balsamo <i>et al.</i> , 2010; Borlado <i>et al.</i> , 2021)	
Rhabditophora sp.2	PLA.B	Non	Prédateur (Balsamo <i>et al.</i> , 2010; Borlado <i>et al.</i> , 2021)	

Bibliographie associée à ce tableau :

Andrade, C., Ríos, C., Gerdes, D., Brey, T., 2016. Trophic structure of shallow-water benthic communities in the sub-Antarctic Strait of Magellan. *Polar. Biol.* 39, 2281–2297.

<https://doi.org/10.1007/s00300-016-1895-0>

- Balsamo, M., Albertelli, G., Ceccherelli, V.U., Coccioni, R., Colangelo, M.A., Curini-Galletti, M., Danovaro, R., D'Addabbo, R., De Leonardis, C., Fabiano, M., Frontalini, F., Gallo, M., Gambi, C., Guidi, L., Moreno, M., Pusceddu, A., Sandulli, R., Semprucci, F., Todaro, M.A., Tongiorgi, P., 2010. Meiofauna of the Adriatic Sea: present knowledge and future perspectives. *Chemistry and Ecology*. 26, 45–63. <https://doi.org/10.1080/02757541003705492>
- Bordalo, M.D., Machado, A.L., Campos, D., Coelho, S.D., Rodrigues, A.C.M., Lopes, I., Pestana, J.L.T., 2021. Responses of benthic macroinvertebrate communities to a *Bti*-based insecticide in artificial microcosm streams. *Environmental Pollution*. 282, 117030. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117030>
- Brandt, A., Poore, G.C.B., 2003. Higher classification of the flabelliferan and related Isopoda based on a reappraisal of relationships. *Invert. Systematics*. 17, 893. <https://doi.org/10.1071/IS02032>
- Delgado, J.D., Núñez, J., Riera, R., Monterroso, Ó., 2003. Abundance and diversity patterns of annelids from intertidal sandy beaches in Iceland. *Hydrobiologia*. 496, 311–319. <https://doi.org/10.1023/A:1026121604617>
- Levings, S.C., Garrity, S.D., 1984. Grazing patterns in *Siphonaria gigas* (Mollusca, Pulmonata) on the rocky Pacific coast of Panama. *Oecologia*. 64, 152–159. <https://doi.org/10.1007/BF00376863>
- Liu, X., Wang, L., Li, S., Huo, Y., He, P., Zhang, Z., 2015. Quantitative distribution and functional groups of intertidal macrofaunal assemblages in Fildes Peninsula, King George Island, South Shetland Islands, Southern Ocean. *Marine Pollution Bulletin*. 99, 284–291. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.07.047>
- Mcdermott, J.J., Roe, P., 1985. Food, Feeding Behavior and Feeding Ecology of Nemertean. *Am. Zool.* 25, 113–125. <https://doi.org/10.1093/icb/25.1.113>
- Ojeda, J., Rosenfeld, S., Marambio, J., Rozzi, R., Mansilla, A., 2014. Patrones estacionales y espaciales de la diversidad de moluscos intermareales de bahía Róbaló, canal Beagle, Reserva de la Biosfera Cabo de Hornos, Chile. *Rev. biol. mar. oceanogr.* 49, 493–509. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572014000300007>
- Riisgård, H., Nielsen, C., Larsen, P., 2000. Downstream collecting in ciliary suspension feeders: the catch-up principle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 207, 33–51. <https://doi.org/10.3354/meps207033>
- Sardá, R., Foreman, K., Werme, C.E., Valiela, I., 1998. The Impact of Epifaunal Predation on the Structure of Macroinfaunal Invertebrate Communities of Tidal Saltmarsh Creeks. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 46, 657–669. <https://doi.org/10.1006/ecss.1997.0322>

- Schories, D., Reise, K., Sanamyan, K., Sanamyan, N., Clasing, E., Reise, A., 2011. Actinian dominated intertidal mudflats: A new case of an extraordinary rare phenomenon from Southern Chile. *Journal of Sea Research*. 65, 304–314. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.01.002>
- Schories, D., Kohlberg, G., 2016. Marine Wildlife, King George Island, Antarctica. Dirk Schories Publications, pp 128-154.
- Smith, V.R., 1977. A qualitative description of energy flow and nutrient cycling in the Marion Island terrestrial ecosystem. *Polar Record*. 18, 361–370. <https://doi.org/10.1017/S0032247400000619>
- Taylor, P., Vinn, O., 2006. Convergence in small spiral worm tubes ("*Spirorbis*") and its palaeoenvironmental implications. *Journal of the Geological Society*. 163, 225–228. <https://doi.org/10.1144/0016-764905-145>
- Thiel, M., Kruse, I., 2001. Status of the Nemertea as predators in marine ecosystems. *Hydrobiologia*. 456, 21–32. <https://doi.org/10.1023/A:1013005814145>
- Tsurpalo, A.P., Kostina, E.E., 2003. Feeding characteristics of three species of intertidal sea anemones of the South Kuril Islands. *Russian Journal of Marine Biology*. 29, 31–40. <https://doi.org/10.1023/A:1022823819872>
- Underwood, A.J., 1980. The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. *Oecologia*. 46, 201–213. <https://doi.org/10.1007/BF00540127>

Annexe 4 : Calculs des indices de diversité

Indice de Shannon :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln(p_i) \text{ et } H_{\max} = \ln(S)$$

Avec :

P_i = Pourcentage d'abondance d'une espèce présente

N_i = Nombre d'individus d'une espèce

N = Nombre total d'individus

S = Richesse spécifique

Indice d'équitabilité de Pielou :

$$J = \frac{H'}{H_{\max}}$$

Avec :

H' = Indice de Shannon

H_{\max} = Valeur maximale théorique de l'indice de Shannon (H) pour une communauté donnée

Indice de Simpson :

$$\lambda = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

Inverse de Simpson = $1/\lambda$

Avec :

S = Richesse spécifique

P_i = Pourcentage d'abondance d'une espèce présente

Estimateur de Chao1 :

$$\text{Chao1} = \hat{S}^{\geq 1} + \frac{(\hat{S}^1)^2}{2\hat{S}^2}$$

Avec

$\hat{S}^{\geq 1}$ = Le nombre d'espèces différentes observées

\hat{S}^1 = Le nombre d'espèces observées une seule fois

\hat{S}^2 = Le nombre d'espèces observées deux fois

Si aucune espèce n'est observée deux fois, le calcul utilisé est :

$$\hat{S}^{\geq 1} + \frac{\hat{S}^1(\hat{S}^1 - 1)}{2}$$

Indice de dissimilarité β de Sørensen :

$$\beta_{s\phi r} = \frac{b+c}{2a+b+c}$$

Avec :

a = Le nombre d'espèces partagées par 2 les sites

b = Le nombre d'espèces présentes dans le site 1 uniquement

c = Le nombre d'espèces présentes dans le site 2 uniquement

Indice de dissimilarité β de Simpson :

$$\beta_{sim} = \frac{\min(b,c)}{a+\min(b,c)}$$

a = Le nombre d'espèces partagées par 2 les sites

b = Le nombre d'espèces présentes dans le site 1 uniquement

c = Le nombre d'espèces présentes dans le site 2 uniquement

Indice de dissimilarité β de Nestedness :

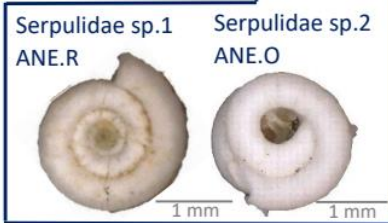
$$\beta_{nest} = \beta_{s\phi r} - \beta_{sim}$$

Annexe 5 : Planche taxinomique

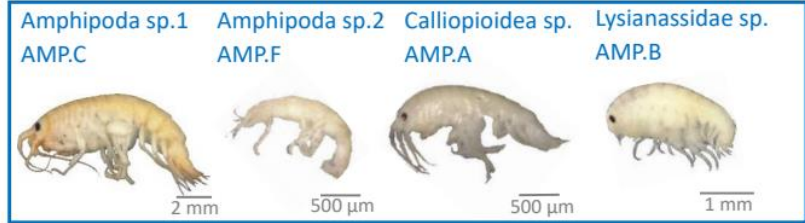
Annelida – Clitellata



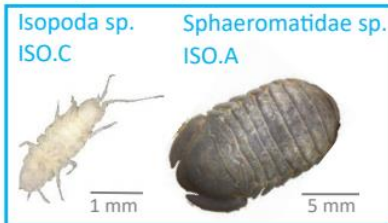
Annelida - Polychaeta



Arthropoda - Amphipoda



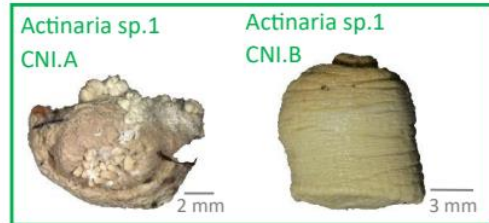
Arthropoda - Isopoda



Chordata - Actinopterygii



Cnidaria - Anthozoa



Echinodermata - Asteroidea



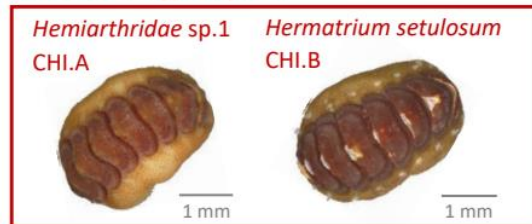
Mollusca - Bivalvia



Mollusca - Gastropoda



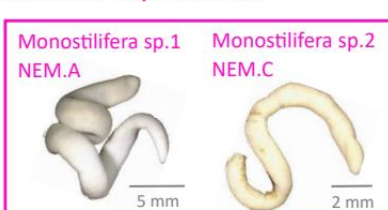
Mollusca - Polyplacophora



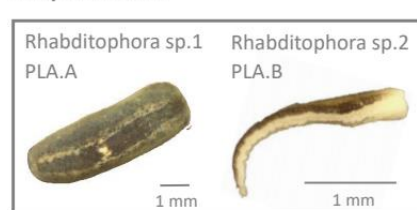
Nematoda



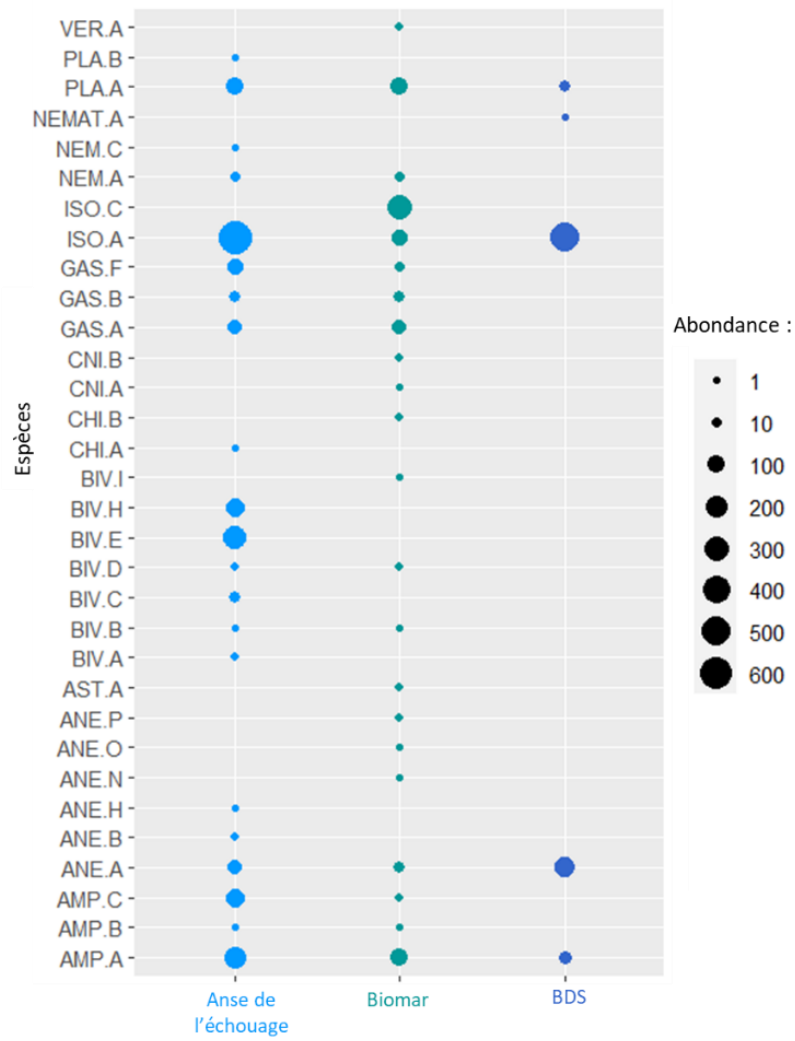
Nemertea - Hoplonemertea



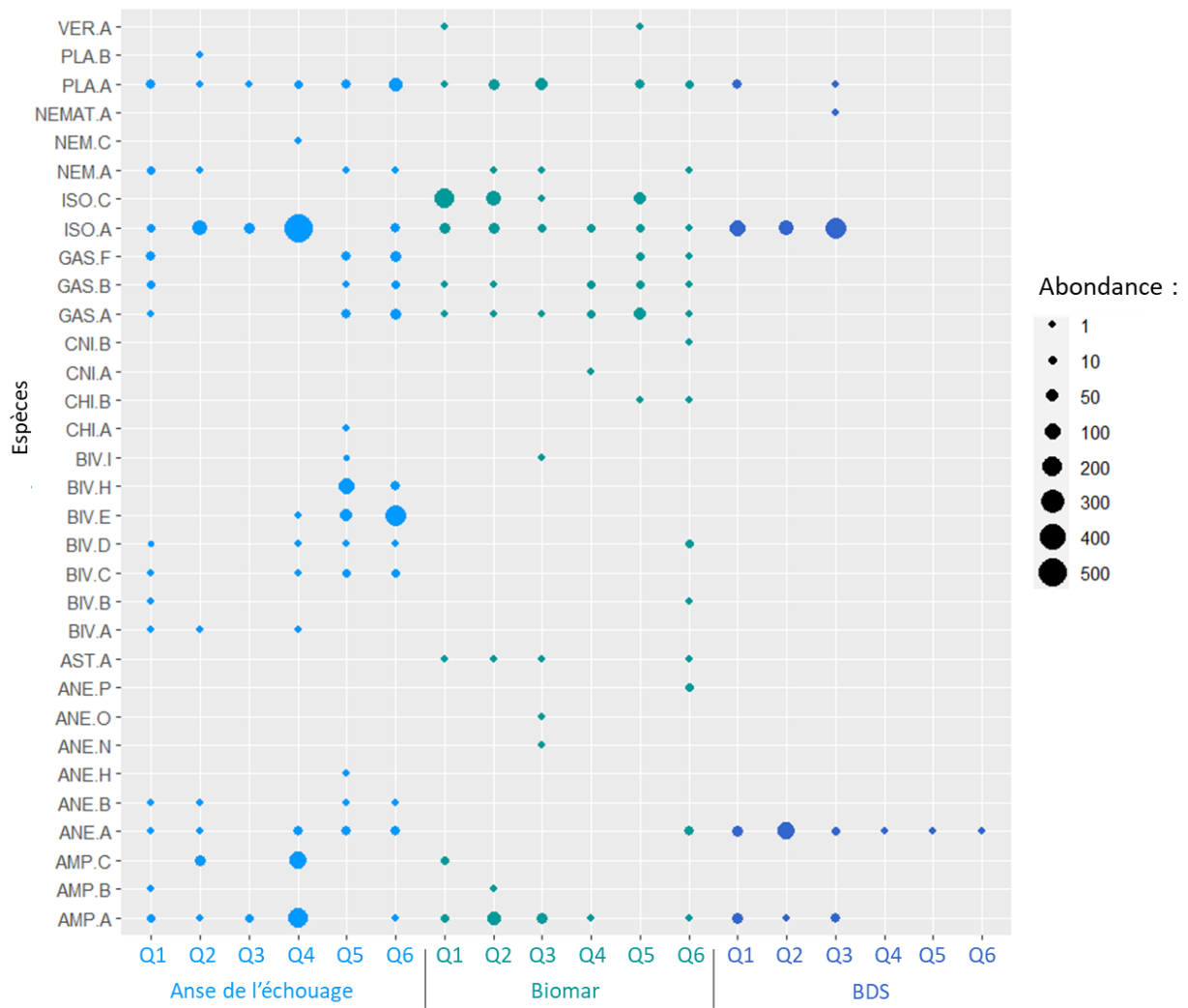
Platyhelminthes



Annexe 6 : Abondance des espèces selon les sites



Annexe 7 : Abondance des espèces selon les quadrats



Titre : Caractérisation morphologique et génétique des communautés marines médiolittorales de l'archipel des Kerguelen

Résumé : La zone médiolittorale de la région subantarctique est encore sous-explorée. Dans ce contexte, un état des lieux de la composition et de la structure des communautés intertidales subantarctiques est primordiale afin de détecter de potentiels changements futurs. Nous avons évalué la diversité, la composition des communautés, et les patterns biogéographiques de la macrofaune intertidale à trois sites, en utilisant une approche par identification morphologique, génétique et bibliographique. Trente-deux espèces ont été recensées, la majorité d'entre elles ayant été considérée comme rares (<5% d'abondance). Seulement quatre espèces avaient une distribution et une abondance importante (>5%, et présentes dans plus de la moitié des quadrats) : *Rabbitophora* sp.1, *Clitellata* sp., *Calliopioida* sp., et *Sphaeromatidae* sp. Parmi les trois sites étudiés, l'Anse de l'Echouage et Biomar avaient la plus grande diversité, tandis que BDS avait une très faible richesse spécifique (avec une seule espèce qui était propre à ce site). Une hétérogénéité au sein des sites a été observée. Des analyses biogéographiques ont permis de mettre en évidence l'affinité des espèces échantillonnées au sein de l'océan Austral, certaines ayant une distribution subantarctique (e.g. *Anasterias rupicola*), tandis que d'autres sont plus ubiquistes et sont retrouvées à la fois en Antarctique et dans îles subantarctiques (e.g. *Laevitorina caliginosa*). Le poisson *Harpagifer Kerguelensis* est quant à lui présent dans une région beaucoup plus restreinte (Kerguelen, Heard).

Mots clés : Macrofaune médiolittorale – Kerguelen – Taxinomie – Barcoding – Diversité

Title: Morphological and genetic characterisation of mediolittoral marine communities in the Kerguelen archipelago

Abstract: The mid-littoral zone of the sub-Antarctic is still little studied. In this context, an inventory of the composition and structure of sub-Antarctic intertidal communities is essential to detect potential future changes. We assessed the diversity, community composition and biogeographical patterns of the intertidal macrofauna at three sites, using a morphological, genetic, and bibliographical identification approach. Thirty-two species were recorded, the majority of which were considered rare (<5% abundance). Only four species had a significant distribution and abundance (>5%, and present in more than half the quadrats): *Rabbitophora* sp.1, *Clitellata* sp., *Calliopioida* sp., and *Sphaeromatidae* sp. Among the three sites studied, Anse de l'Echouage and Biomar had the highest diversity, while BDS had a very low species richness (with only one species that was unique to this site). Heterogeneity was observed within the sites. Biogeographical analyses highlighted the affinity of the species sampled within the Southern Ocean, with some having a subantarctic distribution (e.g. *Anasterias rupicola*), while others are more ubiquitous and are found in both Antarctica and the subantarctic islands (e.g. *Laevitorina caliginosa*). The fish *Harpagifer Kerguelensis* is found in a much more restricted region (Kerguelen-Heard).

Key words: mediolittoral macrofauna - Kerguelen - Taxonomy - Barcoding - Diversity