

CHANGEMENTS CLIMATIQUES et EVOLUTION DE LA BIODIVERSITE

dans les îles subantarctiques françaises

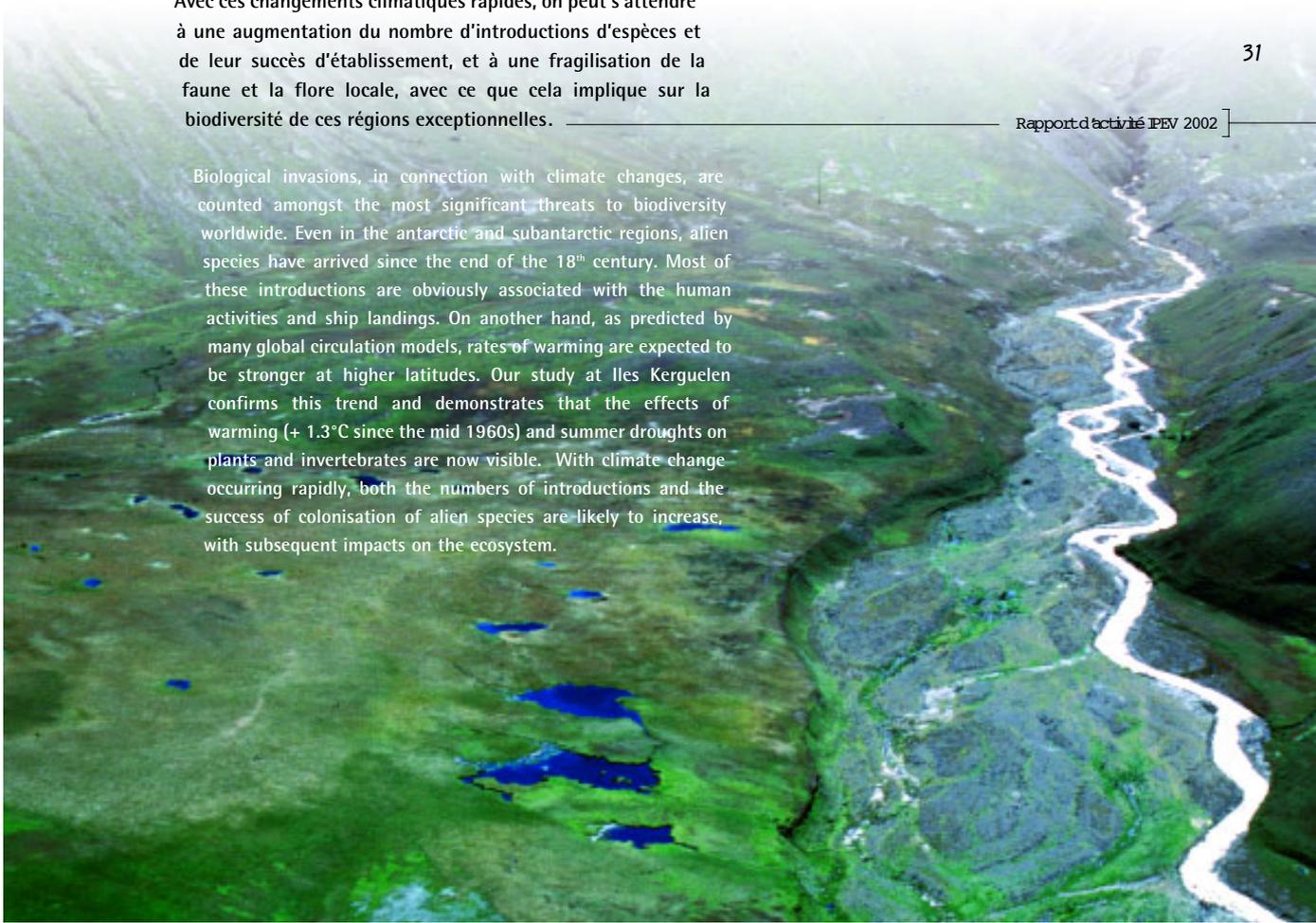


L'invasion des écosystèmes par des espèces exotiques constitue, en conjonction avec les changements climatiques, les deux plus grandes menaces pour la biodiversité mondiale. Même dans les régions antarctiques et subantarctiques, des espèces étrangères à la faune et à la flore locales ont été introduites dès la fin du XVIII^e siècle. La majorité de ces introductions sont de manière évidente associées à la fréquentation humaine et aux visites des navires. Parallèlement, comme le prédisent la plupart des modèles, les régions de hautes latitudes sont les plus sensibles aux changements climatiques. Les observations menées à Kerguelen confirment cette tendance et attestent de l'impact déjà bien visible des augmentations de températures (1,3°C depuis le milieu des années 1960) et des déficits hydriques estivaux récurrents ces dernières années. Avec ces changements climatiques rapides, on peut s'attendre à une augmentation du nombre d'introductions d'espèces et de leur succès d'établissement, et à une fragilisation de la faune et la flore locale, avec ce que cela implique sur la biodiversité de ces régions exceptionnelles.

LEBOUVIER M., FRENOT Y.,
GLOAGUEN J.C., HENNION F.,
VERNON P.

UMR Ecobio CNRS – Université de Rennes1
Programme 136 " Biosol " de l'IPEV
Station Biologique
35380 Paimpont
marc.lebouvier@univ-rennes1.fr

Biological invasions, in connection with climate changes, are counted amongst the most significant threats to biodiversity worldwide. Even in the antarctic and subantarctic regions, alien species have arrived since the end of the 18th century. Most of these introductions are obviously associated with the human activities and ship landings. On another hand, as predicted by many global circulation models, rates of warming are expected to be stronger at higher latitudes. Our study at Iles Kerguelen confirms this trend and demonstrates that the effects of warming (+ 1.3°C since the mid 1960s) and summer droughts on plants and invertebrates are now visible. With climate change occurring rapidly, both the numbers of introductions and the success of colonisation of alien species are likely to increase, with subsequent impacts on the ecosystem.





UNE SITUATION D'ETUDE PRIVILEGIEE

Parmi les facteurs influençant aujourd'hui la biodiversité des régions antarctiques, l'introduction d'espèces étrangères et les changements climatiques constituent deux menaces importantes pour les espèces locales et pour le fonctionnement des écosystèmes dans leur ensemble. L'évolution actuelle de la biodiversité dans les îles subantarctiques est, à cet égard, particulièrement démonstrative, en raison des caractéristiques de ces milieux originaux :

- un faible nombre d'espèces locales, avec un taux d'endémisme élevé

Lorsque ces îles furent découvertes, à la fin du XVIII^e siècle, seules 22 plantes à fleurs poussaient à Kerguelen et 16 à Crozet (Ile de la Possession). A titre de comparaison, la flore française métropolitaine compte près de 3 000 espèces. Chez les insectes, on dénombrait de la même manière 11 espèces de diptères à Crozet et seulement 6 à Kerguelen alors que plus de 6 500 espèces appartiennent à cet ordre dans l'hexagone. A Crozet, 90 % des invertébrés autochtones sont propres à la région subantarctique de l'océan Indien et 55 % ne sont présents que sur cet archipel. L'endémisme des espèces végétales est moins strict puisque la majorité des espèces se rencontrent dans la plupart des îles situées autour du continent Antarctique. Le *Lyallia* (*Lyallia kerguelensis*), par exemple, est la seule plante supérieure réellement endémique de Kerguelen.

- des chaînes alimentaires simplifiées

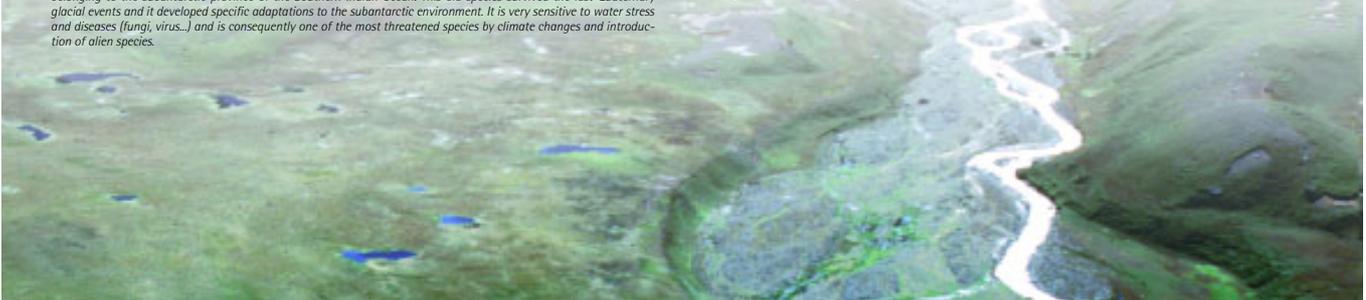
Les oiseaux et mammifères marins jouent un rôle fondamental dans le fonctionnement de ces écosystèmes en approvisionnant les milieux terrestres de quantités énormes de matières organiques d'origine océanique (plumes, fientes, cadavres...).



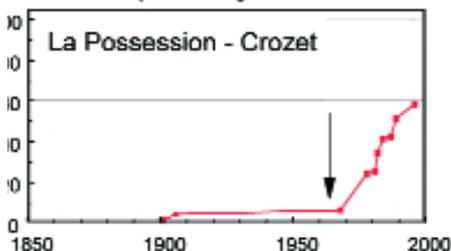
Chou de Kerguelen

La biodiversité subantarctique est marquée par son nombre restreint d'espèces autochtones et son fort taux d'endémisme. Le chou de Kerguelen par exemple, *Pringlea antiscorbutica*, espèce emblématique, ne pousse que sur les îles Marion, Crozet, Kerguelen et Heard. Il est représentatif de ce que l'on appelle la province subantarctique du sud de l'océan Indien. C'est une espèce très ancienne qui a vraisemblablement survécu aux dernières grandes glaciations, et qui présente des adaptations originales aux conditions de vie subantarctique. Très exigeante en eau et sensible aux maladies (champignons, virus...), c'est l'une des espèces les plus directement menacées par les changements climatiques actuels et les introductions d'espèces.

The subantarctic biodiversity is characterised by extremely low species richness and a high level of endemism. For example, the Kerguelen cabbage, *Pringlea antiscorbutica*, occurs only at Marion, Crozet, Kerguelen and Heard islands, belonging to the subantarctic province of the Southern Indian Ocean. This old species survived the last Quaternary glacial events and it developed specific adaptations to the subantarctic environment. It is very sensitive to water stress and diseases (fungi, virus...) and is consequently one of the most threatened species by climate changes and introduction of alien species.



Nombre d'espèces végétales introduites



Nombre d'espèces végétales introduites

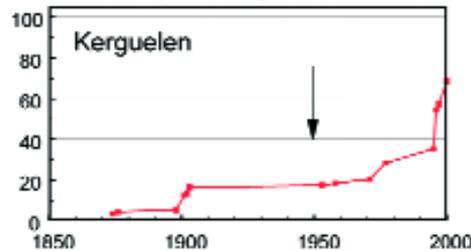


Figure 1 : Evolution du nombre d'espèces végétales introduites recensées sur l'île de la Possession (archipel Crozet) et sur Kerguelen (d'après Frenot et al., Biol. Conserv. 2001). Alors que les phoquières du XIX^e siècle ont introduit relativement peu d'espèces, le nombre des espèces étrangères s'accroît brusquement à partir de l'établissement des bases permanentes (flèches) en 1951 à Kerguelen et 1964 à Crozet.

Change in the number of introduced plant species at Ile de la Possession (Crozet archipelago) and Iles Kerguelen (modified from Frenot et al., Biol. Conserv. 2001). Whereas the sealers have introduced few species, the number of alien plants increased drastically after the settlement of the permanent research stations (arrows) in 1951 at Kerguelen and in 1964 at Crozet.



Chez les invertébrés, les décomposeurs sont donc largement dominants, en nombre d'espèces et en abondance, alors que d'autres maillons sont peu représentés : les prédateurs sont quasi absents et les herbivores réduits à quelques charançons. Jusqu'à une période récente, aucun mammifère terrestre herbivore ou carnivore n'avait fréquenté ces îles.

- une influence humaine récente mais déterminante

Bien que tardive, à partir de la fin du XVIII^e siècle, et aujourd'hui encore limitée, la fréquentation humaine a bouleversé les communautés végétales et animales de ces îles. Une synthèse récente sur la flore introduite des îles Crozet et Kerguelen nous a permis de montrer que peu d'espèces ont été apportées par les phoquières et les baleiniers. Le nombre des espèces étrangères s'installant dans ces îles augmente en revanche de manière spectaculaire dès l'établissement des bases permanentes dans les années 1950-1960 (Figure 1) et cette augmentation se poursuit actuellement. La quasi totalité de ces espèces introduites appartient à la flore des régions tempérées de l'hémisphère nord et en particulier à la flore française. Toutes les espèces récemment introduites sont présentes sur les bases et celles qui ont colonisé l'ensemble des îles sont assez peu nombreuses. Citons par exemple le pâturin annuel (*Poa annua*), graminée aujourd'hui présente sur presque toutes les îles péri-antarctiques ou le pissenlit (*Taraxacum officinale*) à Kerguelen. La localisation préférentielle sur les bases et l'origine européenne des espèces introduites montrent à l'évidence que les navires ravitailleurs constituent le principal vecteur d'introduction. Le nombre des invertébrés introduits est moins élevé mais leur impact sur la végétation et les invertébrés subantarctiques est important (pucerons s'attaquant à la flore et susceptibles de transmettre

des maladies virales, insectes prédateurs éliminant localement l'entomofaune autochtone, etc...). Enfin, les introductions, accidentelles ou volontaires, de mammifères tels que le rat noir sur l'île de la Possession ou le lapin et le chat à Kerguelen, ont un impact majeur sur le fonctionnement des systèmes écologiques.

- des conditions climatiques contraignantes, en évolution sensible

Les rigueurs climatiques propres à ces régions constituent un frein à l'installation de nouvelles espèces. Le climat, avec ses fortes précipitations et ses faibles amplitudes thermiques saisonnières autour de températures proches de 0°C, joue en effet un rôle prépondérant dans les possibilités d'établissement de la faune et de la flore. Si ces conditions ne sont pas extrêmes, elles n'en sont pas moins limites pour des espèces originaires de régions plus tempérées. Or les modifications climatiques actuelles, observées à Kerguelen, sont en train de changer la donne. Les enregistrements réalisés par Météo France depuis plus de 50 ans sur la base de Port-aux-Français mettent en évidence un changement significatif des conditions climatiques au cours des dernières décennies (Figure 2). Les températures moyennes annuelles ont augmenté de 1,3°C depuis le milieu des années 1960 et le nombre de jours de gel a diminué de 20 à 30 jours par an en moyenne au cours des 20 dernières années. Les précipitations elles aussi ont diminué, à la fois en quantité et en fréquence. Le déficit hydrique est particulièrement important en été, période pendant laquelle les sols sableux de faible profondeur de certaines îles de l'est de l'archipel ne disposent plus d'une réserve hydrique suffisante pour subvenir aux besoins de la végétation qui manifeste, localement, des signes évidents de stress hydrique.

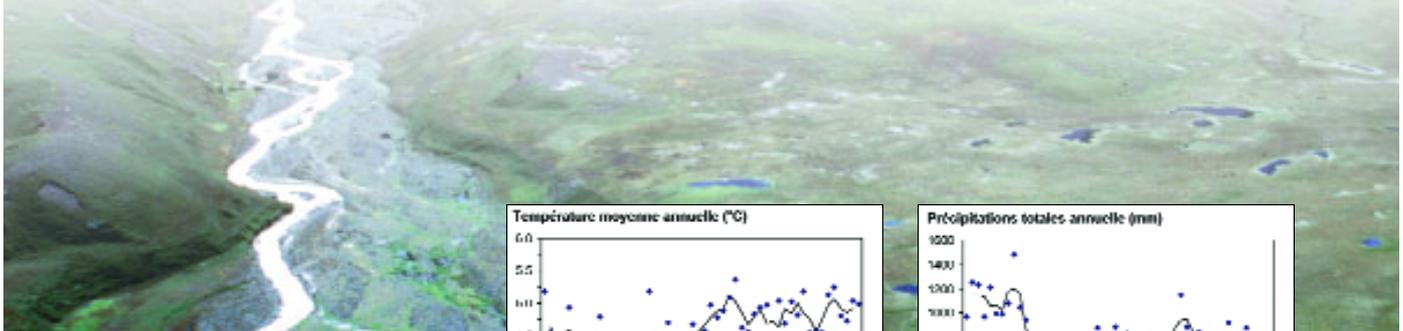
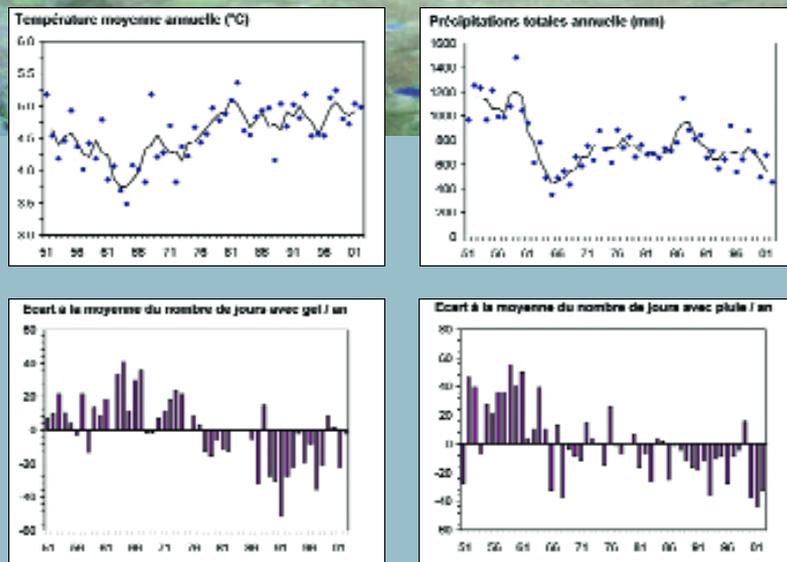


Figure 2 : Evolution des températures moyennes annuelles et des précipitations à Port-aux-Français (îles Kerguelen). Les figures du haut font apparaître les valeurs annuelles moyennes des températures et des précipitations ainsi que les moyennes mobiles sur 3 ans. Les histogrammes du bas illustrent les écarts à la moyenne du nombre de jours de gel et du nombre de jours de pluie calculés sur la période 1951-2002 (Données Météo France).

Changes in temperature and precipitation at Port-aux-Français (Iles Kerguelen) over the 1951-2002 period (Météo-France records). Top: mean annual temperatures (left) and total annual precipitation (right), yearly records and 3 years running means. Bottom: changes in the number of day with frost (left) and in the number of rainy days (right) per year (deviation from the mean).





DES RESULTATS MARQUANTS

Retrait des glaciers

A Kerguelen, les oscillations glaciaires qui existaient depuis la fin du Petit Age Glaciaire (il y a un peu plus de 200 ans) ont fait place à partir des années 1970 à un retrait rapide et continu de l'ensemble des fronts glaciaires. Le Glacier Ampère, dans le sud-ouest de l'archipel, n'échappe pas à cette règle et la position de son front se situe actuellement à plus de 5 km de sa position en 1974 (Figure 3). Des tourbes mises à jour par le retrait des glaces ont été datées au ^{14}C : elles démontrent que la zone du front actuel était déglacée il y a 10 000 ans, période d'optimum climatique ayant succédé à la dernière grande glaciation de cette région. Le caractère exceptionnel de la déglaciation actuelle réside donc moins dans son ampleur que dans la vitesse avec laquelle elle se produit.

Depuis 1992, nous avons entrepris une étude sur la colonisation végétale des terrains récemment déglacés dans la Plaine Ampère. Cette séquence, dont l'histoire a pu être reconstituée avec précision sur les 200 dernières années, est l'une des plus complètes disponibles dans le Subantarctique. C'est pourquoi la Plaine Ampère est devenue, pour les écologistes terrestres,

un site de référence qui a été utilisé depuis sa mise en place par des chercheurs français et étrangers de nombreuses disciplines (pédologues, botanistes, lichénologistes, zoologistes, microbiologistes...).

Pour quelques dixièmes de degrés en plus...

Chez les insectes, nous suivons depuis plusieurs années les fluctuations d'abondance et d'activité de la mouche bleue, *Calliphora vicina*. C'est une mouche cosmopolite, qui a su conquérir tous les biotopes, des tropiques aux régions arctiques, grâce à des mécanismes d'adaptation mettant en jeu des diapauses larvaires et imaginales lui permettant de s'établir dans des milieux souvent contraignants. Or, de façon singulière, elle n'a été observée sur les îles Kerguelen qu'en 1978, après une introduction accidentelle sur la base de Port-aux-Français, et elle est toujours absente des îles Crozet. S'il est probable que les capacités de dispersion de cette mouche ne lui permettent pas de parcourir la distance qui sépare ces îles du continent le plus proche, il est également vraisemblable que tous les navires qui ont fait escale dans ces îles ont eu la possibilité d'introduire, accidentellement, *Calliphora vicina*. Alors, pourquoi a-t-elle autant de mal à s'installer sous ces latitudes ? En tenant compte des caractéristiques biologiques de cette mouche et des seuils thermiques de développement de ses différents stades, nous avons déterminé la quantité minimale d'énergie annuelle nécessaire au déroulement complet de son cycle. En confrontant ce résultat aux températures pour la période 1951-2001 à Kerguelen, nous montrons que ce seuil énergétique n'est régulièrement atteint que depuis le début des années 1980 et que l'établissement de *Calliphora vicina* avant cette époque était donc improbable.

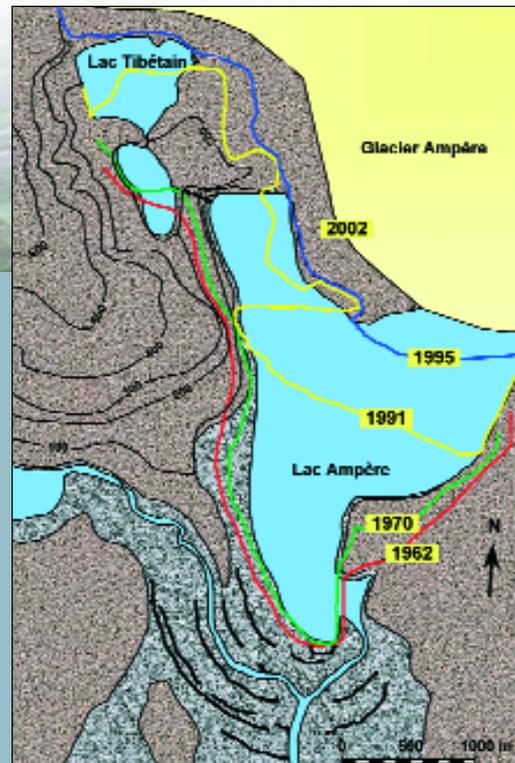


Figure 3 : Positions du front du Glacier Ampère, à Kerguelen, entre 1962 et 2002. Les positions de 1962 et 1970 sont fournies par Vallon (1997, Z. Gletscher, Glazialgeol. 13, 37-55). À l'avant du glacier, les arcs morainiques résultent des phases successives de retrait et d'avancée du glacier depuis la fin du Petit Age Glaciaire, il y a un peu plus de 200 ans. A partir des années 1970, le retrait a été continu, sans aucune période d'interruption.

Figure 3 : Locations of the Glacier Ampère snout between 1962 and 2002. Data for 1962 and 1970 are provided by Vallon (1997, Z. Gletscher, Glazialgeol. 13, 37-55). In front of the glacier, morainic arcs reveal the oscillations of the snout after the end of the Little Ice Age, about 200 years ago. After the 1970s, retreat was continuous.



Cette étude temporelle a été complétée par une approche spatiale. En effet, *Calliphora vicina* est absente de la partie ouest de l'archipel, en particulier du site proche du Glacier Ampère que nous visitons chaque année. L'analyse des données de températures enregistrées sur ce site depuis 5 ans a permis de démontrer que sur cette période, le seuil énergétique nécessaire au cycle de la mouche bleue n'a jamais été atteint. Ce résultat valide donc celui obtenu sur le plan temporel et démontre l'importance du facteur climatique dans les possibilités d'établissement de nouvelles espèces. Il souligne également le fait que sous ces latitudes, où les températures varient en moyenne entre 2 et 8°C, un réchauffement climatique de quelques dixièmes de degrés a des effets beaucoup plus sensibles que dans des régions plus tempérées.

De la même manière, certaines espèces végétales introduites trouvent dans le climat subantarctique, des conditions limites pour leur reproduction. Ainsi, une achillée (*Achillea ptarmica*) qui n'a jamais été vue en fleur à Crozet depuis 1982, date de sa première observation, a présenté quelques boutons floraux en 1998 ; la houlque laineuse (*Holcus lanatus*) montre également des fluctuations importantes, d'une année sur l'autre, dans sa production de graines. Ces observations suggèrent que des espèces aujourd'hui cantonnées à des sites restreints, en raison d'une production de graines nulle ou limitée, pourraient, avec quelques dixièmes de degrés supplémentaires, augmenter considérablement leur pouvoir de dissémination et constituer, de ce fait, une menace réelle pour la flore locale.

Les effets de ces modifications du climat sont analysés au niveau de certaines espèces autochtones particulièrement menacées, tel que le chou de Kerguelen *Pringlea antiscorbutica*, par l'étude de réponses physiologiques et la recherche de marqueurs de stress. Ces travaux, amorcés dans le cadre du programme IPEV 340 (Ecophysiologie du chou de Kerguelen, responsable R. Douce, Centre d'Etudes Nucléaires, Grenoble) se poursuivent aujourd'hui au sein du programme 136. L'impact des changements climatiques et des espèces introduites sur la structure et la dynamique des communautés végétales est aussi abordé dans le cadre du programme IPEV

276 (Biologie et gestion de mammifères introduits dans l'archipel de Kerguelen. Restauration des systèmes écologiques, responsable J.L. Chapuis, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris).

Nous commençons aujourd'hui à entrevoir les grandes tendances de l'évolution actuelle de la biodiversité subantarctique, sous l'action conjuguée des activités humaines et des changements climatiques. Nos résultats mettent en évidence l'absolue nécessité de disposer d'observations sur le long



Pissenlit - Sur les îles Crozet ou Kerguelen, la majeure partie des plantes étrangères ont été introduites sur les bases. La plupart restent cantonnées à leur site d'introduction et ne s'étendent pas. Quelques unes, cependant, s'échappent hors des bases (comme ici le pissenlit, *Taraxacum officinale*), et certaines peuvent constituer une menace pour les communautés originelles.

At Îles Kerguelen and Crozet, alien plant species generally arrived at the research stations. Most of them survive here and do not expand out from the initial locality. Few species spread outside the stations (e.g. the dandelion, *Taraxacum officinale*) but some of them threaten the native communities.

terme pour pouvoir 1) surveiller l'évolution de cette biodiversité et notamment l'introduction de nouvelles espèces ou la raréfaction d'espèces autochtones, 2) évaluer les conséquences de l'évolution des communautés sur le fonctionnement de ces écosystèmes fragiles et 3) apporter aux gestionnaires les informations nécessaires à la mise en place de mesures garantissant la conservation de ces milieux exceptionnels.



CONTEXTE NATIONAL ET INTERNATIONAL

Le soutien apporté par l'Institut polaire à ces recherches, leur intégration dans une Zone-Atelier du CNRS (Zone Atelier de Recherches sur l'Environnement Antarctique et Subantarctique, responsable Pierre Jouventin, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Montpellier), permettent d'envisager l'acquisition sur le long terme de données écologiques permettant d'analyser l'évolution de la biodiversité des îles subantarctiques françaises. Sur le plan international, nos recherches sont intégrées au programme RiSCC (Regional sensitivity to climate change in antarctic terrestrial ecosystems) mis en place par le SCAR (Scientific Committee on Antarctic Research). Ce programme, à la création duquel nous avons participé depuis 1998, est axé sur l'étude simultanée, par des méthodes standardisées, de l'impact des changements climatiques sur des écosystèmes de référence répartis le long d'un transect latitudinal traduisant un gradient climatique : Crozet, Marion, Macquarie, Kerguelen, Heard, Géorgie du Sud, Péninsule Antarctique et Continent Antarctique (zones côtières et Victoria Land).

Aubert, S., Assard, N., Boutin, J.P., Frenot, Y. and Dorne, A.J., 1999 : Carbon metabolism in the subantarctic Kerguelen cabbage *Pringlea antiscorbutica* R. Br.: environmental controls over carbohydrates contents and relation to phenology. *Plant, Cell and Environment*, 22 : 243-254.

Dufeu, M., Martin-Tanguy, J. and Hennion, F., 2003 : Temperature-dependent changes of amine levels during early seedling development of the cold-adapted subantarctic crucifer *Pringlea antiscorbutica*. *Physiologia Plantarum*, 118 : 164-172.

Frenot, Y., Gloaguen, J.C. & Tréhen, P., 1997. Climate change in Kerguelen islands and colonization of recently-deglaciated areas by *Poa kerguelensis* and *Poa annua*. Cambridge University Press : In Battaglia B., Valencia J., Walton D.W.H. (Eds), "Antarctic Communities : Species, Structure and Survival", 358-366 pp.

Frenot, Y., Gloaguen, J.C., Cannavacciuolo, M. and Bellido, A., 1998 : Primary succession on glacier forelands in the Kerguelen Islands (Subantarctic). *Journal of Vegetation Science*, 9 : 75-84.

Frenot, Y., Gloaguen, J.C., Van de Vijver, B. and Beyens, L., 1997 : Datation de quelques sédiments tourbeux holocènes et oscillations glaciaires aux Iles Kerguelen. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie*, 320 : 567-573.

Frenot, Y., Gloaguen, J.C., Massé, L. & Lebouvier, M., 2001. Human activities, ecosystem disturbance and plant invasions in subantarctic Crozet, Kerguelen and Amsterdam Islands. *Biological Conservation*, 101 : 33-50.

Hennion, F. & Martin-Tanguy, J., 2000. Amines of the subantarctic crucifer *Pringlea antiscorbutica* are responsive to temperature conditions. *Physiologia Plantarum*, 109: 232-243.

Hullé, M., Pannetier, D., Simon, J.C., Vernon, P. & Frenot, Y., 2003. Aphids of sub-Antarctic îles Crozet and Kerguelen : species diversity, host range and spatial distribution. *Antarctic Science*, 15 : 203-209.

Sinclair, B.J., Vernon, P., Klok, C.J. and Chown, S.L., 2003 : Insects at low temperature: an ecological perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 18 : 257-262.