



HAL
open science

La coquille de *Comptopallium radula* (Bivalvia; Pectinidae), archive eulérienne haute-fréquence de la variabilité de l'environnement côtier tropical (Océan Pacifique)

Julien Thébault

► **To cite this version:**

Julien Thébault. La coquille de *Comptopallium radula* (Bivalvia; Pectinidae), archive eulérienne haute-fréquence de la variabilité de l'environnement côtier tropical (Océan Pacifique). Océan, Atmosphère. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2005. Français. NNT: . tel-00012033

HAL Id: tel-00012033

<https://theses.hal.science/tel-00012033>

Submitted on 24 Mar 2006

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE DE DOCTORAT

présentée par

Julien THÉBAULT

Pour l'obtention du titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Spécialité : Océanologie Biologique

**LA COQUILLE DE *COMPTOPALLIUM RADULA* (BIVALVIA; PECTINIDAE),
ARCHIVE EULÉRIENNE HAUTE-FRÉQUENCE DE LA VARIABILITÉ DE
L'ENVIRONNEMENT CÔTIER TROPICAL (OCÉAN PACIFIQUE)**

Soutenue le 9 décembre 2005, devant le jury composé de :

Mme Catherine JEANDEL

Mlle Marie-Alexandrine SICRE

Mr Renaud FICHEZ

Mr James E. CLOERN

Mr Jacques CLAVIER

Mr Laurent CHAUVAUD

Directrice de Recherche CNRS, Toulouse

Directrice de Recherche CNRS, Gif/Yvette

Directeur de Recherche IRD, Marseille

Directeur de Recherche USGS, Californie

Professeur UBO, Brest

Chargé de Recherche CNRS, Brest

Rapporteuse

Rapporteuse

Examineur

Examineur

Co-directeur de thèse

Co-directeur de thèse

REMERCIEMENTS

Que de chemin parcouru depuis cet été 1978, où j'ai découvert la mer à Saint-Briac, dans le cadre somptueux de la Côte d'Émeraude ! Depuis, cette irrésistible attirance pour l'océan n'a cessé de guider mes pas, pour en arriver finalement à cette thèse de doctorat d'océanologie biologique, soutenue le 9 décembre 2005 devant mes collègues, mes amis et ma famille. La rédaction de ce manuscrit de thèse est l'aboutissement d'un long parcours, semé d'embûches, ponctué de hauts et de bas, de moments de joie, de doutes, et d'expériences merveilleuses. Cette véritable aventure n'a bien évidemment pas été vécue en solitaire et c'est donc pour moi un immense plaisir que de remercier tous ceux qui m'ont, d'une façon ou d'une autre, accompagné ou aidé pour en arriver là aujourd'hui. Certains par leurs conseils et leurs connaissances scientifiques, d'autres par leur soutien et leur présence dans les moments les plus pénibles.

Je tiens en tout premier lieu à remercier Mesdames Catherine Jeandel et Marie-Alexandrine Sicre d'avoir accepté la lourde tâche de rapporter sur ce manuscrit. Je suis extrêmement honoré par cette marque de reconnaissance à l'égard de mon travail, tant leur expérience et leurs compétences en géochimie marine sont reconnues au niveau international, particulièrement dans le domaine de l'utilisation de proxies comme traceurs des environnements passés et présents. Catherine, merci de m'avoir notamment fait part de vos remarques pointues sur la problématique du baryum. Marie-Alexandrine, vous ne pouviez être présente le jour de ma soutenance mais j'espère que nous aurons un jour l'occasion de nous rencontrer.

C'est également avec un immense plaisir que je remercie Monsieur James Cloern de m'avoir fait l'honneur de commenter ce manuscrit rédigé pour plus des $\frac{3}{4}$ en français. Jim, tu as fait beaucoup plus que parcourir ce manuscrit, en témoigne l'extrême pertinence de tes commentaires et réflexions le jour de la soutenance. Au-delà de ce travail d'examineur (qui s'apparentait d'ailleurs presque à un travail de rapporteur !), tu m'as également donné de précieux conseils au cours de ces 6 mois passés à Brest, tant sur la publication de mes résultats que sur la façon de gérer l'après-thèse. Un grand merci Jim... et chapeau bas !

Je tiens à adresser mes plus sincères remerciements à Monsieur Renaud Fichez pour avoir accepté de prendre part à ce jury de thèse et de le présider. Renaud, tu as accepté de participer à ce projet dès le début en ayant une entière confiance en moi, tu as toujours été à l'écoute et disponible pour tenter de résoudre les petits soucis du quotidien lors de mon travail de terrain à Nouméa, et tu as également su me prodiguer de précieux conseils lorsque j'en avais besoin. Pour tout cela : merci !

J'en arrive maintenant aux deux personnes qui sont à l'origine de ce projet de thèse, qui ont été à mes côtés pendant ces 3 années, et qui sont pour beaucoup dans la réussite de ce travail. Je veux parler de mes deux co-directeurs de thèse, Messieurs Jacques Clavier et Laurent Chauvaud. Je leur dois énormément à tous les deux et les mots vont me manquer pour exprimer la profonde reconnaissance que j'ai pour eux. Essayons quand même...

Jacques, la force tranquille. Toujours à l'écoute, d'une rapidité incroyable dans les corrections des différents papiers et de ce manuscrit, tu m'as apporté une aide inestimable tout au long de cette thèse. Malgré les 20 000 km qui nous ont séparé pendant 1 an ½, la pluridisciplinarité de tes connaissances scientifiques mais surtout ton humanité t'ont toujours permis de me conseiller avec sagesse, y compris dans les moments de doute. Et c'est avec un immense plaisir et beaucoup d'émotion que je t'adresse aujourd'hui mes plus sincères remerciements !

Laurent, je crois que je peux aujourd'hui te dire combien mes autres amis thésards m'ont envié pour ton encadrement ! Une pincée de fougue, mêlée à une bonne dose de rigueur et de curiosité scientifique, le tout brassé dans un grand chaudron rempli de passion pour ce métier : voici la recette "miracle" à l'origine de ce bouillonnement d'idées exceptionnel qui te caractérise. Ça a été un grand plaisir de travailler avec toi pendant cette thèse, et j'espère de tout cœur que ce n'est qu'un début... Merci pour ton encadrement sans faille, pour toutes nos discussions amicales et pour ta confiance !

Des remerciements tous particuliers reviennent également à Monsieur Gérard Thouzeau, chargé de recherche CNRS. Bien que tu n'aies pas été directement impliqué dans ce travail de thèse, je crois que je peux dire que c'est un peu grâce à toi que j'en suis là aujourd'hui. J'ai découvert le monde de la recherche et des pectinidés au cours de plusieurs stages effectués au LEMAR sous ta direction, en licence, maîtrise et DEA. Même si j'ai délaissé cette superbe coquille d'*Argopecten purpuratus*, je souhaitais te dire un grand merci pour finalement m'avoir donné l'envie de continuer dans cette voie.

Je remercie d'autre part Monsieur Bernard Stéquert, ancien directeur du Centre IRD de Bretagne, pour s'être démené il y a 4 ans afin que ce projet de thèse puisse voir le jour, et ce malgré les nombreux obstacles qui se sont dressés devant nous. Je n'oublierai jamais son aide si précieuse. Mes remerciements s'adressent également à Messieurs Christian Colin, ancien directeur du Centre IRD de Nouméa, Claude Roy, directeur du Centre IRD de Bretagne, et Laurent Mémery, directeur du LEMAR, pour m'avoir tour à tour accueilli dans leurs locaux afin que cette thèse se déroule dans les meilleures conditions.

Je n'aurais jamais pu vivre cette thèse comme une formidable aventure sans l'aide et le soutien de très nombreuses personnes que j'ai pu rencontrer et apprendre à connaître, en Nouvelle-Calédonie comme en métropole. Je tiens donc à exprimer mes plus sincères remerciements :

En Nouvelle-Calédonie

À Monsieur Alain Lapetite tout d'abord, "l'équipier des mercredis" ! Avoir travaillé avec toi sur le lagon pendant tout ce temps est une tranche de vie qui ne peut s'oublier facilement. Nous avons une telle complicité que même les pires conditions de mer ne nous ont jamais fait renoncer : il fallait absolument faire les manips avec toujours un certain enthousiasme et dans la bonne humeur, en se "battant" sans cesse contre le chrono. Cher Alain, reçois ici toute l'expression de mes amicales pensées ainsi que mes sincères amitiés !

À Monsieur Christophe Peignon, mon binôme de plongée. Loin du cadre idyllique et paradisiaque que l'on se fait généralement de la Nouvelle-Calédonie, les plongées de ma thèse se sont déroulées dans les endroits les moins fréquentables du lagon. Tu as répondu présent à chaque fois que je t'ai demandé un coup de main pour aller faire un coup de pêche ! Mais au-delà du collègue de plongée, j'ai également découvert un ami, rêveur et voyageur, et un papa comblé. Merci l'ami !

À Messieurs Olivier Pringault et Dominique Ponton, chargés de recherche à l'IRD, pour nos longues discussions et vos conseils, si prompts à remonter le moral dans les moments un peu difficiles. Et surtout pour votre amitié... J'espère vous revoir un jour sous les tropiques !

À tous les membres de l'UR Camelia, permanents ou doctorants, et particulièrement à Monsieur Ben Moreton, pour son aide si précieuse dans la compréhension de la géochimie des métaux dans le lagon, à Mademoiselle Sandrine Chifflet et Monsieur Philippe Gérard pour toutes les analyses de chimie de l'eau qu'ils ont gentiment accepté de faire pour moi. Merci à tous !

À tous les membres du Laboratoire des Moyens Analytiques du Centre IRD de Nouméa pour les analyses de concentrations en métaux dans les tissus de *Comptopallium*.

À Monsieur Miguel Clarque pour avoir tenu la plate en état de naviguer (!) pendant toute la durée de mes sorties en mer.

En France

À tous les membres du LEMAR, et tout particulièrement à Monsieur Yves-Marie Paulet pour ses avis éclairés et éclairants sur bon nombre de sujets dans lesquels j'ai, un jour ou l'autre,

rencontré des difficultés d'interprétation. Mais également aux amis thésards du labo, notamment Briva, Sophie, Joëlle, Sorcha, Jona, et les autres...

À tous les membres du LASAA, particulièrement Monsieur Eric Morize, pour leur aide précieuse lors de la révélation des marquages à la calcéine.

À l'équipe du LCABIE de Pau, et notamment Mademoiselle Aurélie Barats et Messieurs David Amouroux et Christophe Pécheyran, pour la semaine passée avec eux à faire parler la coquille de *Comptopallium* sous la menace du laser ! Les discussions entre Palois et Bretons, aux caractères tous bien trempés, peuvent parfois provoquer quelques étincelles mais je suis heureux que les mèches se soient finalement éteintes.

À Messieurs François Michaud et Gérard Siquin, de l'Université de Bretagne Occidentale pour leur aide et leur patience lors des analyses DRX et MEB.

Et finalement à Madame Ouedraogo, pour m'avoir donné l'envie de poursuivre mes études dans cette voie...

Un travail de thèse est une aventure susceptible de rapidement se transformer en épreuve sans leur écoute, leur bienveillance, sans les moments d'émotion partagés avec eux. Je veux bien entendu parler des amis. Nombreux sont ceux qui ont vécu avec moi, même à distance, les moments forts de cette thèse : Evelyne, Céline et Gwen "les trois inséparables", Armel et Jérôme "éternels binômes", Ben et Caro d'Lanhouarneau, Séverine et Micka d'Nouméa, Guigui et Béren "vives les Mauges !", Scalpa "le fou volant", Piero "le voileux", et les membres du noyau dur de la Draco Team (Alex, Guiguy, Swan, Boubou, Kéké, Fab). Merci à tous pour votre amitié !

C'est enfin avec beaucoup d'émotion que je remercie très affectueusement mes parents qui m'ont toujours soutenu tout au long de mes études, quels que soient mes choix d'orientation, et qui ont supporté cette longue absence au bout du monde. Et merci à toi p'tite Lili ! Poursuis ta route et ne renonce pas, je suis fier de toi...

Nono, ce manuscrit n'aurait jamais pu voir le jour sans toi. Ce travail de thèse est quelque part aussi le tien et je te le dédie. Tu sais mieux que quiconque tout ce qu'ont représenté ces 4 années pour nous. Tu as connu les mêmes joies et les mêmes peines que moi et les mots me manquent pour te dire ce que je ressens aujourd'hui. Alors c'est à toi que reviennent mes dernières pensées...

Lôngin ! J'allais oublier Tonton Marcel... Merci pour les moments de pur bonheur passés en ta compagnie. Mes amitiés à Dédé et Tathan !

À ZOU ET NONO ...



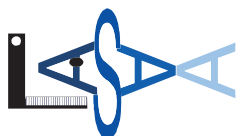
ÉQUIPES D'ACCUEIL ET SOUTIEN FINANCIER

Cette thèse de doctorat a été réalisée dans le cadre d'un partenariat entre l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD), l'Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM, "école interne" de l'Université de Bretagne Occidentale - UBO), et le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS). Trois équipes d'accueil ont ainsi été impliquées :



INSTITUT DE RECHERCHE POUR LE DÉVELOPPEMENT

Camelia



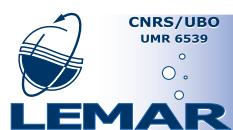
Unité de Recherche Camelia (UR 103)
Centre IRD de Nouméa
BP A5
98848 Nouméa Cedex
Nouvelle-Calédonie

Laboratoire de Sclérochronologie des Animaux Aquatiques (LASAA)
Unité de Service Chronos (US 028)
Centre IRD de Bretagne
BP 70
29280 Plouzané
France



CENTRE NATIONAL
DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE

UBO / IUEM – CNRS

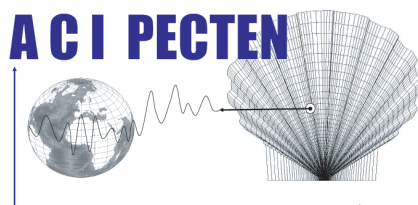


Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR)
Institut Universitaire Européen de la Mer
Technopôle Brest-Iroise
Place Nicolas Copernic
29280 Plouzané
France

La réalisation de cette thèse a d'autre part été rendue possible grâce à l'attribution d'une allocation de recherche co-financée par l'Institut de Recherche pour le Développement et la Région Bretagne.



Ce travail a également bénéficié de financements attribués dans le cadre du Programme National Environnement Côtier (PNEC, Chantier Nouvelle-Calédonie) et du programme "Action Concertée Incitative Jeunes Chercheurs" du Ministère de la Recherche et de l'Enseignement supérieur (ACI-PECTEN).



SOMMAIRE

SOMMAIRE.....	11
INTRODUCTION GÉNÉRALE	15
1^{ERE} PARTIE – PRÉSENTATION DU SITE ET DE L'ESPÈCE ÉTUDIÉS.....	25
<i>Chapitre 1 : Zone d'étude et stratégie scientifique</i>	<i>27</i>
1 - Présentation générale de la Nouvelle-Calédonie	29
2 - Le lagon sud-ouest	36
3 - Stratégie scientifique	38
<i>Chapitre 2 : Suivi environnemental.....</i>	<i>53</i>
1 - Introduction	55
2 - Matériel et méthodes	55
3 - Résultats et discussion.....	60
4 - Conclusion.....	74
2^{EME} PARTIE – CROISSANCE COQUILLIÈRE DE <i>COMPTOPALLIUM RADULA</i>	75
1 - Introduction.....	77
2 - Allométrie et gamétogénèse.....	78
3 - Méthode de marquage-recapture.....	85
4 - Comparaison des profils de croissance	93
5 - Marquage fluorescent.....	101
6 - Conclusion.....	116
3^{EME} PARTIE – ANALYSES GÉOCHIMIQUES DE LA COQUILLE DE <i>COMPTOPALLIUM RADULA</i>.....	119
<i>Chapitre 1 : Analyses isotopiques.....</i>	<i>121</i>
1 - Introduction.....	123
2 - Calibration de l'équation de paléotempérature	128
3 - Analyse des variations ontogéniques du $\delta^{18}\text{O}$: enrichissement des connaissances sur la biologie de <i>Comptopallium radula</i>	150
4 - Étude du $\delta^{13}\text{C}$ dans la coquille de <i>Comptopallium radula</i> : quel potentiel en terme de proxy paléocéanographique ?	170
5 - Conclusion.....	191
<i>Chapitre 2 : Analyses élémentaires.....</i>	<i>195</i>
1 - Introduction.....	197

2 - Analyse de la composition élémentaire de la coquille de <i>Comptopallium radula</i> : aspects méthodologiques	200
3 - La coquille de <i>Comptopallium radula</i> , archive des apports métalliques en milieu tropical minier ?.....	205
4 - Les concentrations coquillières en molybdène et baryum, proxies de la dynamique de la biomasse des organismes diazotrophes et des diatomées ?	245
5 - Conclusion.....	256
SYNTHÈSE ET DISCUSSION GÉNÉRALE.....	259
1 - Synthèse	261
2 - Réflexions, questions ouvertes	266
3 – Conclusions et perspectives	271
BIBLIOGRAPHIE.....	275
TABLE DES MATIÈRES	299
LISTE DES FIGURES.....	307
LISTE DES TABLEAUX	315
ANNEXES	319

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La zone côtière, un écosystème perturbé

L'ensemble de la communauté scientifique internationale s'accorde aujourd'hui pour dire que les activités anthropiques ont, ou auront, des conséquences sur le fonctionnement de l'ensemble des écosystèmes de la planète (McCarthy et al., 2001). Les zones côtières de l'océan mondial comptent notamment parmi les milieux soumis aux plus fortes pressions anthropiques. Elles possèdent une richesse estimée supérieure à celle de l'océan ouvert ou de l'écosystème terrestre global (Costanza et al., 1997) et présentent de ce fait une croissance démographique extrêmement élevée : plus de 20 % de la population mondiale vit à moins de 30 km des côtes, cette proportion doublant si l'on considère une bande côtière de 100 km de large (Cohen et al., 1997 ; Gommès et al., 1998).

La dégradation des zones côtières est fonction des contraintes auxquelles les activités humaines les soumettent. Ces dernières incluent notamment le bétonnage du littoral, le transport maritime, l'exploitation des ressources renouvelables et non renouvelables, etc. (Burkett et al., 2001 ; Kremer et al., 2005). L'un des impacts les plus significatifs sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers reste cependant lié aux modifications des apports en sédiments, des flux de nutriments (pouvant conduire à des phénomènes d'eutrophisation ; Cloern, 2001), de contaminants organiques et de métaux lourds.

L'impact anthropique se manifeste également sur cette zone au travers des changements climatiques¹ (McCarthy et al., 2001). A l'échelle de l'océan mondial, les répercussions de ces changements consistent, entre autres, en une élévation de la température de surface et du niveau moyen de la mer, en une diminution de l'étendue des glaces de mer et en une modification de la circulation océanique. L'élévation du niveau de la mer, due à la dilatation thermique des océans et à la fonte des calottes glaciaires, a des conséquences majeures sur les zones côtières : multiplication des inondations, intensification de l'érosion, disparition de zones humides, dégradation de milieux fragiles tels que les récifs coralliens, les atolls, les marais salants ou les mangroves.

Tous ces impacts anthropiques ont finalement pour conséquence principale la modification de la structure et du fonctionnement des écosystèmes côtiers. Les scientifiques reconnaissent désormais la nécessité d'analyser ces changements comme étant le résultat de plusieurs perturbations conjointes, mais également de considérer les nombreuses interactions potentielles entre ces perturbations (Figure 1).

¹ Par "changement climatique", nous entendons toute évolution du climat dans le temps, qu'elle soit due à la variabilité naturelle ou aux activités humaines.

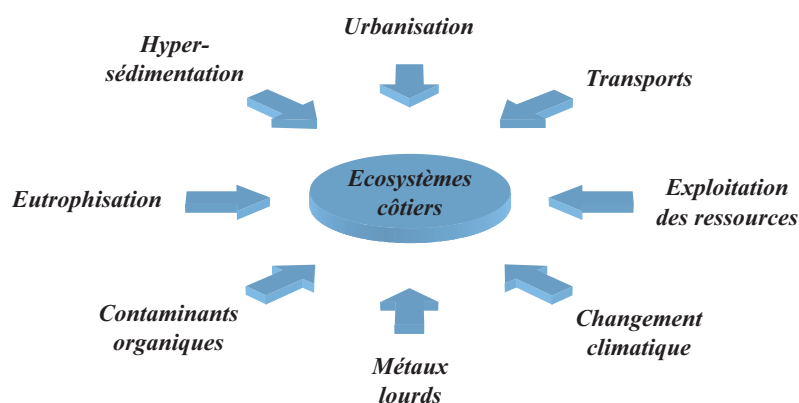


Figure 1 : Schéma rappelant les principales perturbations anthropiques affectant la structure et le fonctionnement des écosystèmes côtiers.

La détermination précise des rôles respectifs de la variabilité naturelle et de l'influence anthropique dans la modification du fonctionnement de ces écosystèmes est actuellement l'une des priorités de la communauté scientifique internationale (IMBER, 2005). Afin de prédire l'évolution de ces écosystèmes, il est nécessaire de pouvoir reconstruire la variabilité de la température de l'océan, de la productivité biologique et des apports de contaminants, au cours des périodes préindustrielle et industrielle². Autrement dit, pour savoir où l'on va, il faut savoir d'où l'on vient. Cependant, les enregistrements instrumentés sont éparés et ne sont disponibles que sur les 150 dernières années.

Reconstruction de la variabilité passée du climat et de l'environnement : la notion de proxy et d'archive

La connaissance de la variabilité climatique et environnementale avant cette période "instrumentée" ne peut être déduite qu'à partir de traceurs (enregistrement naturel). Un traceur, ou proxy³, est une variable, le plus souvent géochimique, mesurée dans une archive, et dont la valeur est une fonction d'un paramètre environnemental tel que la température, la salinité, la concentration en nutriments, en oxygène, en dioxyde de carbone, la vitesse des vents ou la productivité (Wefer et al., 1999). Ces archives de la variabilité du climat et de l'environnement sont très nombreuses à la surface de la planète. Elles sont le plus souvent caractérisées par une croissance (au sens physique du terme) s'effectuant par dépôts successifs de couches de matériel.

² La révolution industrielle correspond à une période de croissance industrielle rapide, qui marque notamment le début d'un fort accroissement de l'utilisation des combustibles fossiles et des émissions de gaz, en particulier de dioxyde de carbone fossile. Les termes "préindustriel" et "industriel" se réfèrent respectivement, d'une manière quelque peu arbitraire, aux périodes antérieure et postérieure à 1850.

³ Ce terme, malgré son origine anglo-saxonne, sera utilisé continuellement dans la suite du manuscrit. Au pluriel, nous parlerons de "proxies".

Lorsque la périodicité de dépôt de ces marques de croissance est connue, il est possible de dater chacune d'entre elles et de replacer ainsi les variations du proxy étudié sur une échelle chronologique.

En milieu continental, les archives les plus couramment utilisées sont les arbres, les glaciers, les sédiments lacustres et les spéléothèmes⁴. En milieu océanique, la recherche internationale s'est essentiellement intéressée aux sédiments et aux squelettes carbonatés d'organismes marins. C'est sur ces derniers que nous avons focalisé nos travaux.

Ces organismes (coraux, coquilles de mollusques) précipitent un squelette de carbonate de calcium (CaCO_3) sous la forme de structures périodiques (bandes, stries) qui peuvent être utilisées comme des références chronologiques (on parle de sclérochronologie⁵), procurant ainsi un enregistrement précis des variations environnementales analogue aux enregistrements dendrochronologiques (cernes des arbres) en milieu continental. Les coraux massifs sont de loin les organismes les plus étudiés dans ce contexte paléocéanographique. Leur durée de vie particulièrement longue permet en effet de reconstituer les variations de la température de surface de l'océan (Beck et al., 1992 ; Asami et al., 2005), des apports en métaux (Shen & Boyle, 1987 ; David, 2003) ou encore de la dynamique des upwellings (Lea et al., 1989 ; Reuer et al., 2003), sur plusieurs dizaines à centaines d'années. L'échelle chronologique est liée à la présence, à l'intérieur du squelette corallien, d'une alternance de bandes sombres et claires permettant d'identifier les différentes années de croissance de l'organisme (Knutson et al., 1972). Une imperfection demeure toutefois : les coraux ne permettent pas de dater les prélèvements effectués au sein d'une même année de croissance, du fait de la difficulté de mettre en évidence des bandes sub-annuelles, et notamment journalières (Risk & Pearce, 1992). Dès lors, les variations saisonnières estimées des paramètres environnementaux ne peuvent être interprétées que de façon subjective car sans repère temporel haute-fréquence. De plus, la complexité spatiale des fluctuations climatiques récentes justifie une couverture géographique la plus large possible (recommandations CNRS/INSU, 2000). Or, la répartition géographique des coraux se limite à la zone intertropicale. Il est donc indispensable de trouver d'autres enregistrements en milieu marin.

⁴ Concrétions calcaires dans les grottes. Couramment désignées par les termes "stalactites" et "stalagmites".

⁵ La sclérochronologie est la science qui permet de mesurer le temps à partir de marques naturelles enregistrées périodiquement par les pièces calcifiées de nombreux organismes (otolithes et écailles de poissons, coquilles de mollusques, etc.). Vient du grec "scleros" (dur), "chronos" (temps) et "logos" (étude).

Potentiel paléocéanographique des coquilles de bivalves

Les mollusques ne sont pas soumis aux mêmes restrictions que les coraux : ils offrent en effet une large répartition géographique (écosystèmes polaires, tempérés et tropicaux) et vivent dans une grande variété de milieux (estuaires, zones côtières, plateau continental, sources hydrothermales, etc.). A l'instar des coraux, la croissance de leur coquille s'effectue par accrétion périodique de couches successives de carbonate de calcium (Pannella & McClintock, 1968). La fréquence élevée de formation de certaines de ces marques (ex. : marques journalières) confère aux mollusques, et particulièrement aux bivalves, un potentiel considérable en terme de reconstruction haute-résolution des variations saisonnières et infra-saisonnières des conditions environnementales. L'inconvénient majeur de ces outils est leur durée de vie généralement courte. Bien que certaines espèces puissent vivre plusieurs dizaines à centaines d'années (*Arctica islandica* peut vivre jusqu'à 220 ans ; Jones, 1989), la longévité de la majorité des espèces de bivalves ne dépasse guère, en effet, quelques années.

Tout comme pour les coraux massifs, la composition élémentaire et isotopique des coquilles de bivalves peut être utilisée comme proxy de certains paramètres environnementaux (Richardson, 2001). Plusieurs études ont notamment démontré que le rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ des coquilles de bivalves était un excellent proxy de la température de l'eau (Epstein et al., 1953 ; Elliot et al., 2003 ; Chauvaud et al., 2005), à l'instar des rapports élémentaires Sr/Ca (Dodd, 1965 ; Hart & Blusztajn, 1998) et Mg/Ca (Klein et al., 1996a ; Lazareth et al., 2003). Il a également été suggéré que les variations des rapports $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (Dettman et al., 1999) et Ba/Ca (Stecher et al., 1996 ; Vander Putten et al., 2000 ; Thébault et al., soumis a) pouvaient refléter les variations de la productivité primaire de milieux côtiers. Enfin, plusieurs auteurs suggèrent que les variations des concentrations coquillières en métaux peuvent être utilisées pour retracer l'historique des apports en métaux dans l'écosystème considéré (Raith et al., 1996 ; Price & Pearce, 1997 ; Richardson et al., 2001).

De toutes les familles de bivalves ayant été étudiées, les pectinidés⁶ comptent vraisemblablement parmi les plus intéressantes. Les études menées par les membres du groupe de recherche ACI-PECTEN (Action Concertée Incitative Jeunes Chercheurs 2001) ont en effet démontré que la coquille Saint-Jacques européenne, *Pecten maximus*, était un outil puissant pour décrire l'hydroclimat, puisque sa coquille enregistre quotidiennement (présence de stries de croissance journalières) de nombreuses informations hydrobiologiques nécessaires à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes côtiers et de leur climat (Chauvaud et al.,

⁶ Famille de mollusques bivalves, couramment appelés "coquilles Saint-Jacques".

1998 ; Lorrain et al., 2000 ; Chauvaud et al., 2001 ; Lorrain, 2002 ; Lorrain et al., 2004 ; Chauvaud et al., 2005). Cet outil allie, de plus, haute-fréquence (stries journalières, vitesse de croissance rapide) et larges distributions géographique (Maroc-Norvège) et bathymétrique (1-500 m). Il se présente donc comme un excellent complément aux recherches menées en paléoclimatologie.

Contexte et problématique de ce travail de thèse

Les résultats prometteurs obtenus sur l'utilisation de la coquille de *P. maximus* comme archive climatique et environnementale en Europe occidentale ont conduit les promoteurs de l'ACI-PECTEN à élargir leur champ de recherche et à développer d'autres outils de ce type. Leur objectif était notamment de vérifier si ce modèle d'étude (pectinidé) pouvait être utilisé dans d'autres environnements et écosystèmes. Leur attention s'est portée sur un écosystème tropical, les reconstructions de la variabilité climatique et environnementale dans ces régions étant jusqu'à présent exclusivement réalisées à partir de coraux massifs ou de sédiments. La Nouvelle-Calédonie a été choisie comme site atelier car les recherches qui y sont menées depuis 1946 par l'IRD (Institut de Recherche pour le Développement, ex-ORSTOM) offrent un bon niveau de connaissances scientifiques sur ses différents écosystèmes. Elle est, de plus, soumise à une forte influence anthropique (urbaine, industrielle et surtout minière). Enfin, ses récifs coralliens et mangroves sont potentiellement menacés par le réchauffement climatique et la montée du niveau de la mer. Ces raisons sont d'ailleurs celles pour lesquelles la communauté scientifique nationale s'intéresse désormais de près à la Nouvelle-Calédonie, notamment au travers du Programme National Environnement Côtier (PNEC). Ce programme vise à fournir les concepts scientifiques et les outils requis pour une gestion intégrée des zones côtières. Sur la scène internationale, le PNEC constitue la contribution française à deux actions pilotes du PIGB (Programme International Géosphère-Biosphère) : LOICZ (Land-Ocean Interactions in the Coastal Zone) et GLOBEC (Global Ocean Ecosystem Dynamics). Il est également placé sous l'égide de l'ICRI (International Coral Reef Initiative) et de GEOHAB (Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms). Ce programme est articulé autour de plusieurs chantiers. Celui de Nouvelle-Calédonie a pour objectif de déterminer l'effet des activités humaines sur le transport et la transformation des apports terrigènes et anthropiques ainsi que sur les équilibres structurels et fonctionnels des organismes et des peuplements, dans le lagon de Nouvelle-Calédonie.

Sur la base des avancées des recherches menées sur *P. maximus*, l'objectif de cette thèse est d'évaluer le potentiel de la coquille d'une espèce de pectinidé du lagon de Nouvelle-Calédonie

(*Comptopallium radula*) comme archive eulérienne haute-fréquence de la variabilité climatique et environnementale dans l'Océan Indo-Pacifique ouest, zone de distribution biogéographique de cette espèce.

Les premières questions auxquelles nous essayerons de répondre sont les suivantes : **la coquille de *C. radula*** présente-t-elle, comme celle de *P. maximus*, des **stries périodiques** à sa surface ? Le cas échéant, quelle est cette périodicité ? Les réponses à ces deux questions sont indispensables pour notre étude car elles conditionneront l'utilisation éventuelle de ces stries comme repères temporels permettant d'établir une chronologie précise des variations des traceurs géochimiques archivées dans la coquille au cours de sa croissance.

Nous nous focaliserons ensuite sur l'identification, au sein de la coquille de *C. radula*, de différents proxies des variations de l'environnement côtier afin de répondre aux questions suivantes.

- Quel est le potentiel de la coquille de *C. radula* comme **archive paléothermométrique**, dans un contexte de changement climatique global ?
- Les variations de la **productivité des eaux côtières** peuvent-elles être reconstruites à partir de la coquille de *C. radula* ? Cette problématique est importante car il est reconnu que la dynamique du phytoplancton dépend de processus physiques, chimiques et biologiques qui interagissent, dans un contexte où se conjuguent variations climatiques naturelles et perturbations anthropiques.
- La coquille de *C. radula* peut-elle être utilisée comme bio-enregistreur des **apports en métaux** issus des activités anthropiques, dans un contexte de surveillance environnementale ?

L'objectif ultime de ce travail est de parvenir à calibrer, puis à mettre en œuvre différents proxies climatiques et environnementaux, dans un contexte paléocéanographique. Il s'agit également, en retour, de faire avancer la réflexion sur l'utilisation des coquilles de pectinidés comme archives des variations de leur environnement, et notamment d'améliorer la compréhension des signaux enregistrés par *P. maximus* et d'autres espèces de pectinidés (ex. : *Adamussium colbecki*, espèce antarctique, dans le cadre du programme MACARBI, 2005-2008, IPEV/LEMAR).

Organisation du manuscrit

Cette étude est décrite au cours des 3 grandes parties de ce manuscrit.

- La **1^{ère} partie**, essentiellement **descriptive**, sera divisée en deux chapitres.
 - Le **chapitre 1** décrira la **Nouvelle-Calédonie** et plus particulièrement son lagon sud-ouest, ainsi que la stratégie scientifique adoptée au cours de cette étude (choix de l'espèce cible, choix des sites d'étude).
 - Dans le **chapitre 2**, nous présenterons, puis discuterons brièvement, les résultats d'un **suivi environnemental** hebdomadaire effectué sur les sites d'étude retenus, en vue de la calibration empirique des différents proxies étudiés dans la suite du manuscrit.
- La **2^{ème} partie** sera consacrée à l'étude de la **croissance coquillière** de *C. radula*, avec pour objectif principal l'identification de la périodicité de formation des stries chez cette espèce, pré-requis indispensable à une datation précise des enregistrements sclérochronologiques.
- La **3^{ème} partie** se focalisera sur l'extraction et l'interprétation de l'**information géochimique** archivée dans la coquille de *C. radula*. Elle sera divisée en deux chapitres.
 - Dans le **chapitre 1**, nous nous intéresserons aux variations des rapports isotopiques de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) dans la coquille, et à leur mise en relation avec les paramètres environnementaux, la motivation initiale étant de calibrer des proxies de la température et de la productivité du milieu. Le $\delta^{18}\text{O}$ sera également utilisé dans le cadre d'une approche géochimique de la croissance coquillière de *C. radula*, en complément des informations recueillies dans la 2^{ème} partie.
 - Le **chapitre 2** présentera quant à lui les variations des concentrations élémentaires dans la coquille de *C. radula*. Il visera notamment à évaluer le potentiel de cette espèce comme archive des apports en métaux dans le lagon de Nouvelle-Calédonie. Nous y présenterons également les variations des concentrations coquillières en baryum et molybdène, et leur mise en relation avec la dynamique de production de la biomasse phytoplanctonique.

Ce manuscrit s'achèvera finalement sur une dernière partie "**Synthèse et discussion générale**", qui récapitulera notamment les résultats majeurs obtenus au cours de cette étude. Une réflexion générale sera engagée sur les nombreuses questions que cette étude aura laissées en suspens, puis nous évoquerons les perspectives ouvertes par ce travail de thèse.

NB : afin que les résultats de ce travail restent facilement accessibles et puissent éventuellement être réutilisés par d'autres auteurs, ils seront tous présentés sous forme brute, dans différents tableaux regroupés en annexes de ce manuscrit.

1^{ERE} PARTIE

PRÉSENTATION DU SITE ET DE L'ESPÈCE ÉTUDIÉS

Chapitre 1

Zone d'étude et stratégie scientifique

1 - PRÉSENTATION GÉNÉRALE DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE

1.1 - Paléobiogéographie

La Nouvelle-Calédonie est un archipel d'origine gondwanienne, séparé de la côte australienne depuis 80 millions d'années. Elle correspond à la partie émergée de la Ride de Norfolk, une structure sous-marine la reliant à l'île nord de la Nouvelle-Zélande et émergeant au niveau de l'île de Norfolk. Stevens (1977) a retracé les grandes lignes de la paléobiogéographie régionale. Au Carbonifère et au Permien (350-250 millions d'années), la Nouvelle-Zélande et la Nouvelle-Calédonie se trouvaient à la périphérie du super-continent Gondwana qui regroupait l'Afrique, l'Amérique du sud, l'Antarctique, l'Inde, la Nouvelle-Zélande et l'Australie. Les données paléomagnétiques permettent de situer leur position dans les hautes latitudes, près du pôle sud. Au Trias et au début du Jurassique (250-175 millions d'années), le Gondwana s'est déplacé vers le nord, s'éloignant du pôle, avec pour conséquence un réchauffement climatique de sa marge orientale. Au Jurassique moyen et supérieur (175-135 millions d'années), il débute sa fragmentation et au début de l'ère tertiaire, la Nouvelle-Zélande et la Nouvelle-Calédonie se déplacent vers le nord en suivant le mouvement de la plaque indo-australienne, provoquant ainsi l'ouverture de la Mer de Tasman. Cette fragmentation a pour conséquence la rupture de la continuité terrestre avec le Gondwana. La Ride de Norfolk est actuellement considérée par les géologues comme un vestige de sa marge continentale (Griffiths, 1971).

1.2 - Géomorphologie

L'actuelle Nouvelle-Calédonie est un archipel situé au nord du Tropique du Capricorne dans l'Océan Pacifique ouest, au sud de la Mélanésie, à 1500 km à l'est de l'Australie, 1700 km au nord-ouest de la Nouvelle-Zélande et 18 000 km de la France métropolitaine (Figure 2). Sa zone économique exclusive (ZEE) a été évaluée à 1,45 millions de km² (Labrosse et al., 2000) et s'étire entre les latitudes 15-26°S et les longitudes 156-174°E. Les terres émergées de l'archipel (superficie de 19 100 km²) peuvent être classées en 3 grands ensembles : la Grande Terre, les îles Loyauté et dépendances, et les Chesterfield (Figure 3).

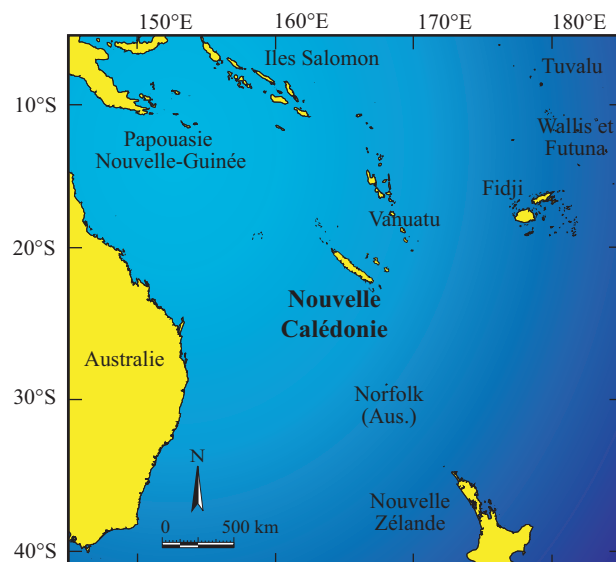


Figure 2 : Situation de la Nouvelle-Calédonie dans l'Océan Pacifique ouest, au sud de la Mélanésie.

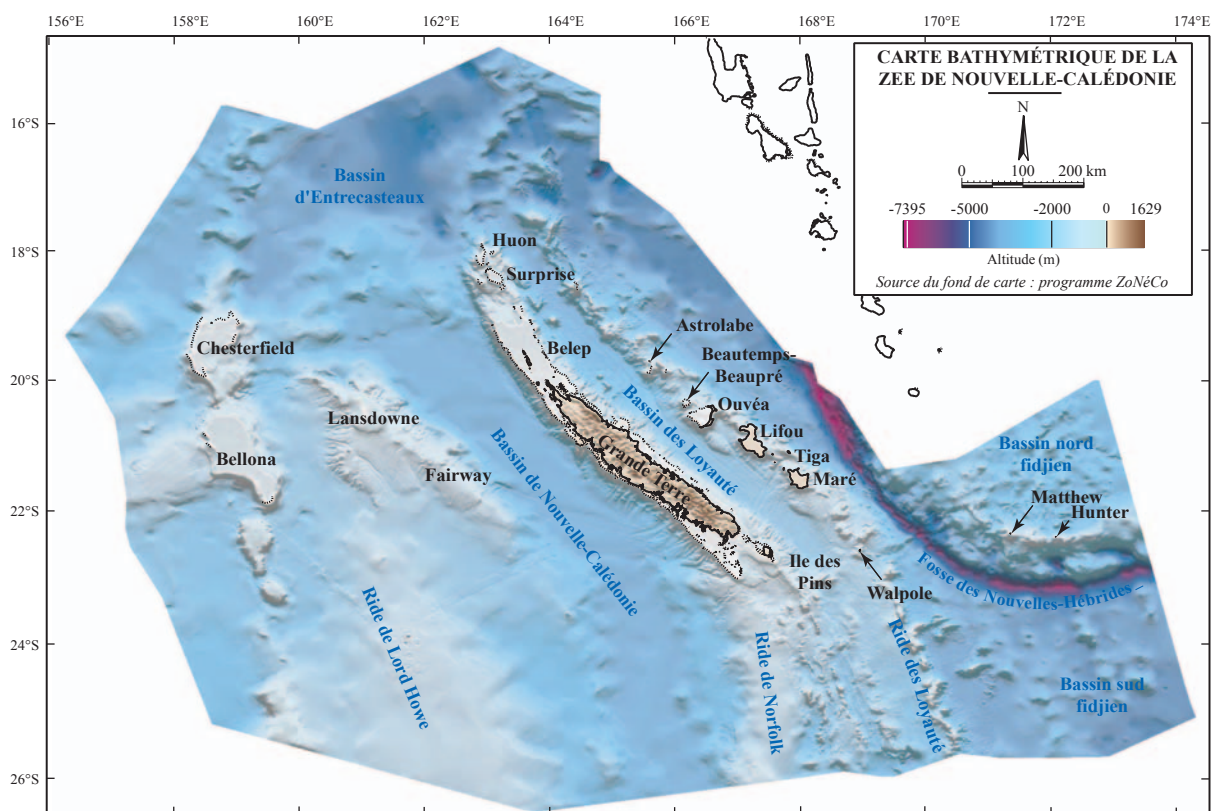


Figure 3 : Carte de la zone économique exclusive de la Nouvelle-Calédonie et dépendances (source du fond de carte : programme ZoNéCo - évaluation des ressources marines de la zone économique de Nouvelle-Calédonie).

1.2.1 - La Grande Terre

La Grande Terre s'étire sur près de 500 km pour une largeur moyenne de 50 km et une superficie de 16 900 km² (Figure 4). Elle est constituée par une étroite chaîne montagneuse orientée nord-ouest / sud-est, d'altitude moyenne de 1100 mètres (point culminant au Mont Panié à 1629 m). Cette chaîne montagneuse est fortement décentrée vers l'est, ce qui induit une dissymétrie nette entre la côte orientale, abrupte, aux vallées encaissées et bordée d'une étroite bande littorale de végétation luxuriante, et la côte occidentale, aux longs versants terminés par de grandes plaines côtières. Au sud, la chaîne se transforme en un vaste plateau de 250 m d'altitude moyenne parsemé de lacs et de rivières. Le réseau hydrographique est très dense et, à l'exception du fleuve Diahot et de la partie haute de certaines rivières (Ouaième), majoritairement organisé perpendiculairement à l'axe de l'île. Les très nombreuses rivières de la côte orientale sont bien alimentées et s'écoulent dans des cours étroits aboutissant soit en chutes ou cascades, soit en très larges embouchures. Sur la côte occidentale, les rivières sont groupées en éventail et convergent en général vers de grandes baies en un cours sinueux se terminant par une zone deltaïque souvent bordée de mangroves.

La Grande Terre est entourée d'un récif barrière de 1500 km de long, le plus long du monde après la Grande Barrière australienne, et dont la distance à la côte varie de quelques centaines de mètres à 65 km. Au nord, au-delà du "Grand Passage", existent également des récifs à structure d'atoll, peu profonds et entourés d'un récif barrière bien défini : Surprise et Huon (Figure 3). La barrière récifale délimite un vaste lagon de 21 700 km² (23 400 km² avec les atolls de Surprise et Huon ; Testau & Conand, 1983) s'étendant sur près de 800 km entre l'île des Pins au sud-est et le "Grand Passage" au nord-ouest (au-delà des îles Belep), et atteignant 50 m de profondeur. Richer de Forges (1991) subdivise ce lagon en 4 unités géographiques et morphologiques distinctes : le lagon sud-ouest, compris entre Teremba au nord et l'île des Pins au sud ; le lagon est entre le canal de la Havannah au sud et la passe d'Amos au nord ; le lagon nord, compris entre l'estuaire du Diahot au sud et le "Grand Passage" au nord qui sépare le lagon nord proprement dit de l'atoll de Surprise ; et le lagon nord-ouest, compris entre Poya et l'île de Yandé. Testau & Conand (1983) ont quant à eux calculé la superficie du lagon en le divisant en 18 zones définies principalement sur leur bathymétrie. La partie sud-ouest du lagon, du fait de sa facilité d'accès depuis la capitale Nouméa, est de loin la mieux étudiée. Un développement plus important lui sera consacré dans la section 2 de ce chapitre.

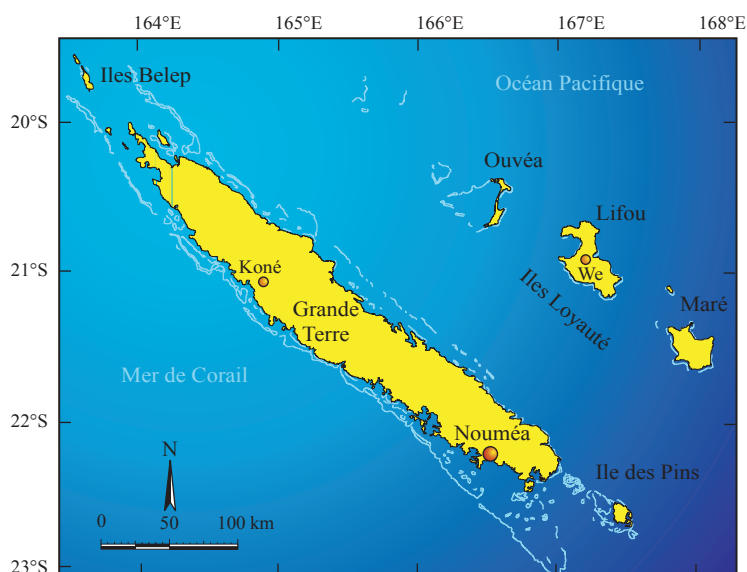


Figure 4 : Carte de la Nouvelle-Calédonie (îles Belep, Grande Terre, île des Pins, et îles Loyauté).

1.2.2 - Les îles Loyauté et dépendances

Les îles Loyauté sont d'origine corallienne et se scindent en 2 groupes : les îles surélevées (Lifou, Maré et Tige) et les atolls ou pseudo-atolls (Ouvéa, Beautemps-Beaupré, récif de l'Astrolabe ; Figure 3) :

- les îles surélevées sont de grands plateaux calcaires d'origine corallienne, entourés par un récif frangeant en général très étroit à l'exception de quelques petites baies. Il n'existe aucun récif barrière autour de ces îles. Les rivières étant absentes de ces îles, les apports terrigènes restent faibles ;
- les atolls sont de taille et nature diverse : Ouvéa est un atoll basculé d'assez grande taille (900 km²) entouré d'un récif barrière et d'une ceinture d'îlots, les Pléiades, sur deux tiers de son périmètre, le dernier tiers étant constitué par l'île principale de nature corallienne. Les autres atolls sont de taille nettement plus réduite, seul Beautemps-Beaupré étant bien fermé et possédant un îlot.

D'autres formations récifales existent au sud et à l'est des Loyauté, en particulier les récifs frangeants des îles Walpole, Matthew, et Hunter, ces deux derniers faisant partie de l'arc des Nouvelles-Hébrides et étant donc d'une nature géologique différente.

1.2.3 - Les Chesterfield

A l'ouest de la Nouvelle-Calédonie se rencontrent d'abord les atolls submergés de Fairway et Lansdowne, et, encore plus à l'ouest, les plateaux d'origine corallienne des Chesterfield et de

Bellona, également composés d'atolls plus ou moins immergés (Figure 3). Contrairement à Bellona dont le récif barrière n'émerge que sur de très petites portions à l'ouest et au sud du plateau, l'atoll de Chesterfield est bordé en quasi-totalité par un récif barrière. Ces deux plateaux sont parsemés de pinacles d'origine corallienne de taille parfois très importante, puisque certains font plus de 60 m de hauteur, cependant aucun ne dépasse la surface. Ces récifs sont à mi-distance entre la Grande Terre et l'Australie et de ce fait sont peu fréquentés.

1.3 - Géologie et extraction minière

La Grande Terre, contrairement à la plupart des îles du Pacifique, n'est pas d'origine volcanique. Près du tiers de sa surface (est et sud) est notamment caractérisé par la présence d'un massif de roches ultrabasiques (péridotites) issu de la surrection d'une nappe ophiolitique à l'Eocène supérieur (37 millions d'années). Ces roches ultrabasiques sont riches en fer et en magnésium et contiennent également du nickel, du cobalt et du chrome. Ces propriétés expliquent en partie les caractéristiques floristiques du territoire. L'exceptionnelle richesse du sous-sol calédonien a conduit les industriels à développer une extraction minière intensive dès 1876. L'exploitation à ciel ouvert s'est depuis lors considérablement accrue pour atteindre en 2000 le troisième rang mondial pour la production de nickel (Labrosse et al., 2000). D'autres métaux ont également été exploités : chrome, cuivre, fer, cobalt, manganèse, plomb, or et argent. Actuellement, l'industrie minière ne concerne quasiment plus que le nickel et le cobalt. La Nouvelle-Calédonie fournit 12,3 % de la production mondiale de nickel et possède environ 20 % des réserves mondiales. Le minerai extrait est essentiellement traité dans l'usine SLN de Doniambo à Nouméa, dont la production a atteint 56 502 tonnes en 1998. La production de minerai s'est établie à 7 525 000 tonnes en 1998, dont environ 60 % ont été exportées. L'exploitation du nickel représente environ 10 % du PIB de la Nouvelle-Calédonie mais assure, en valeur, plus de 90 % des exportations du territoire (source des données : Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie ; <http://www.gouv.nc/static/pages/nc.htm>). Elle continuera à s'intensifier dans les prochaines décennies du fait de la mise en exploitation prochaine de deux nouveaux gisements dans le nord (projet Koniambo piloté par la société minière canadienne Falconbridge) et dans le sud du territoire (projet Goro Nickel, piloté par la société minière canadienne Inco). Contrairement aux précédents, ce dernier projet utilisera un procédé hydrométallurgique (lixiviation à l'acide sulfurique) pour pouvoir traiter les latérites pauvres en nickel (< 2 %) et jusqu'alors non exploitées.

L'altération des péridotites en latérites enrichies en métaux (fer, manganèse, cobalt, chrome et nickel) et leur lessivage (apports terrigènes "naturels"), accentué par l'exploitation minière

(apports anthropiques), induit d'importants apports en métaux vers le lagon (Ambatsian et al., 1997 ; Fernandez et al., 2002 ; Fernandez et al., sous presse). Ces derniers sont accrus par la sédimentation de poussières riches en métaux dans le lagon, perdues lors du chargement des minéraliers. Du fait de la faible profondeur du lagon, ces navires ne peuvent en effet pas accoster et leur chargement se fait par des barges, à plusieurs centaines de mètres du rivage. Ces apports conduisent à une augmentation de la turbidité, provoquant une diminution de la pénétration lumineuse, et ayant des conséquences sur les récifs frangeants, mais aussi sur les communautés benthiques et pélagiques. Ils induisent également très probablement une contamination des organismes marins (Breau, 2003).

1.4 - Climatologie

1.4.1 - Saisonnalité

La Nouvelle-Calédonie est située à la limite sud de la zone tropicale océanique. Très isolée géographiquement et soumise au courant des alizés, elle bénéficie d'un climat relativement tempéré, que l'on peut qualifier de "tropical océanique". Les variations annuelles conjuguées de la position de la ceinture anticyclonique subtropicale, au sud, et de la zone de convergence intertropicale (ZCIT), au nord, déterminent au cours de l'année deux longues saisons séparées l'une de l'autre par deux courtes périodes de transition (Dandonneau et al., 1981) :

- une saison chaude et humide, dite "saison des cyclones", de mi-novembre à mi-avril. La ZCIT se situe alors dans l'hémisphère sud, sa position moyenne oscillant autour du 15^{ème} parallèle sud, entraînant un air chaud et humide et une élévation de la température des eaux océaniques jusqu'à 26-27 °C. Ces températures élevées favorisent la naissance de dépressions tropicales pouvant évoluer en cyclones avec, à l'échelle du territoire, une moyenne annuelle de 1,5 cyclones par an ;
- une courte saison de transition de mi-avril à mi-mai. La ZCIT remonte vers le nord, les perturbations tropicales sont rares et en général peu actives. La pluviosité et la température de l'air diminuent sensiblement ;
- une saison fraîche de mi-mai à mi-septembre, qui résulte du déplacement de la ZCIT au nord de l'équateur. Des dépressions d'origine polaire traversent fréquemment la Mer de Tasman et atteignent occasionnellement le territoire, pouvant provoquer des perturbations venant de l'ouest et localement dénommées "coups d'ouest". Cette saison est marquée par une pluviosité relativement forte ainsi que par une diminution de la température des eaux jusqu'à 21-22 °C (minimum annuel) ;

- une seconde saison de transition de mi-septembre à mi-novembre, la plus sèche de l'année. La ZCIT descend vers le sud, franchissant l'équateur, mais son action ne se fait pas encore sentir en Nouvelle-Calédonie. La ceinture anticyclonique subtropicale, qui atteint alors son importance maximale, protège le territoire des perturbations d'origine polaire. La température de l'air augmente progressivement, tandis que la pluviosité est à son minimum annuel. L'alizé souffle en quasi-permanence.

A ces variations saisonnières s'ajoute l'influence du phénomène climatique ENSO (El Niño Southern Oscillation). Lors de ce phénomène, la ZCIT se déplace le long de l'équateur et les eaux chaudes du Pacifique ouest-central sont déplacées vers l'est (Delcroix & Lenormand, 1997). Il en résulte une légère diminution (1-1,5 °C) des températures en saison chaude, une période de sécheresse plus longue qu'à l'accoutumée et une diminution significative de la fréquence des cyclones.

1.4.2 - Moyennes (1971-2000)

Les mesures effectuées par Météo-France entre 1971 et 2000 à la station du Faubourg Blanchot (Nouméa, 22°16'60"S 166°27'20"E, altitude = 69 m) permettent de calculer des moyennes mensuelles et annuelles de précipitations et force du vent (vitesse du vent tri-horaire : la vitesse moyenne est calculée en faisant la moyenne de 8 observations tri-horaires à 2h, 5h, 8h, 11h, 14h, 17h, 20h et 23h).

La moyenne annuelle des précipitations à Nouméa est de 1058 mm.an⁻¹. Les précipitations sont maximales en mars (moyenne mensuelle : 148,7 mm) et minimales en septembre (moyenne mensuelle : 40,7 mm). Du fait de la dissymétrie induite par la position de la chaîne centrale, la côte orientale, au vent, enregistre des précipitations bien supérieures (jusqu'à 3000 mm.an⁻¹) à celles de la côte occidentale, sous le vent. La variabilité interannuelle des précipitations est de plus très importante, pouvant varier du simple au quintuple.

Les alizés d'est à sud-est constituent le régime dominant des vents, soufflant toute l'année avec une vitesse moyenne annuelle de 5,2 m.s⁻¹. Ces vents sont relativement réguliers ; faibles la nuit, ils se lèvent vers 9h et atteignent leur intensité maximale vers 14h. Ils soufflent plus de 250 jours par an à Nouméa. Ils sont les plus puissants pendant la saison chaude (moyenne janvier : 5,8 m.s⁻¹), dépassant alors fréquemment 10 m.s⁻¹ l'après-midi, tandis que la saison fraîche est la moins venteuse (moyenne juin-juillet : 4,6 m.s⁻¹), excepté lors des "coups d'ouest" où les vents peuvent alors dépasser 20 m.s⁻¹ pendant quelques heures.

La température moyenne annuelle de l'air s'établit autour de 22-24 °C avec des extrêmes peu marqués (maximum 26 °C en janvier-février, minimum 20 °C en juillet-août), à l'exception de

quelques records historiques (température minimale : 2,3 °C à Bourail le 17 juin 1965 ; température maximale : 39,9 °C à Boulouparis le 8 janvier 2002).

2 - LE LAGON SUD-OUEST

2.1 - Géomorphologie

Le lagon sud-ouest tel que nous le considérons dans cette étude correspond à la zone 1 décrite par Testau & Conand (1983) et ne représente qu'une petite partie (37 %) du lagon sud-ouest décrit au sens large par Richer de Forges (1991). La définition du lagon sud-ouest que nous utilisons s'appuie notamment sur des données bathymétriques et a d'autre part été utilisée par de très nombreux autres auteurs. Il couvre 2066 km² (dont 5 % occupés par les édifices récifaux ; Chardy et al., 1988) entre le sud de la baie de Saint-Vincent au nord et l'île Ouen au sud (Figure 5). Sa profondeur moyenne est de 21 m. Largement ouvert au niveau de la corne sud, les eaux océaniques peuvent y pénétrer. Du large vers la côte, ce lagon sud-ouest est constitué :

- d'un récif barrière émergeant à marée basse, entrecoupé de passes plus profondes que le reste du lagon, vestiges d'anciens lits des différentes rivières du sud de l'île : passe de Saint-Vincent (50 m), passe de Uitoé (60 m), passe de Dumbéa (70-80 m) et passe de Boulari (50-70 m) ;
- d'un lagon externe subdivisé en un arrière récif peu profond (5-10 m) encombré de pinacles coralliens et en un plateau corallien (20 m de profondeur moyenne) constituant la plus grande aire du lagon, entrecoupé de chenaux pouvant atteindre 40 m de profondeur et rejoignant les différentes passes ;
- d'un lagon interne constitué de baies peu profondes ;
- d'un récif frangeant large de quelques mètres, bordant la côte aux endroits exposés à la houle. C'est en général un platier mort, abrasé, plus ou moins cimenté qui émerge à marée basse.

2.2 - Hydrodynamisme et hydrologie

La marée est de type semi-diurne à inégalité diurne avec un marnage de l'ordre de 0,3 m en mortes-eaux, atteignant 1,5 m en vives-eaux. L'onde de marée se propage généralement du sud-est vers le nord-ouest mais son influence sur la circulation des eaux lagunaires dépend principalement de la géomorphologie (Douillet, 1998). La courantologie du lagon sud-ouest est relativement bien connue depuis la validation d'un modèle tridimensionnel destiné à mieux comprendre le transport sédimentaire (Douillet et al., 2001). Ces auteurs montrent notamment que les facteurs contrôlant la circulation des eaux du lagon sont d'abord le vent, puis la marée. Plus précisément, ce modèle a

permis de mettre en évidence l'importance prépondérante du vent sur les processus de sédimentation et d'érosion des zones peu profondes du lagon, ainsi que l'influence majeure de la marée sur le transport particulaire, le brassage vertical des eaux lagunaires et le processus de sédimentation dans les zones où l'influence du vent est faible (Douillet et al., 2001). Lorsque les alizés soufflent du sud-est (régime de vent le plus fréquent), les eaux lagunaires sont repoussées vers le nord-ouest et remplacées par les eaux océaniques oligotrophes du bassin de Nouvelle-Calédonie qui entrent dans le lagon par la corne sud. Cette forte influence océanique maintient des conditions oligotrophes dans la majeure partie du lagon, à l'exception de quelques baies anthropisées, et assure un renouvellement particulièrement rapide des eaux lagunaires, quel que soit le vent, avec en moyenne et sur l'ensemble du lagon sud-ouest un temps de résidence d'environ 11 jours (Bujan et al., 2000). En revanche, lorsque le vent est orienté à l'ouest, la courantologie induite pousse les eaux océaniques dans le lagon par les passes pour ensuite les faire ressortir par le sud du lagon (Douillet et al., 2001). Ce régime de vent confine les eaux côtières dans les baies et limite leur renouvellement.

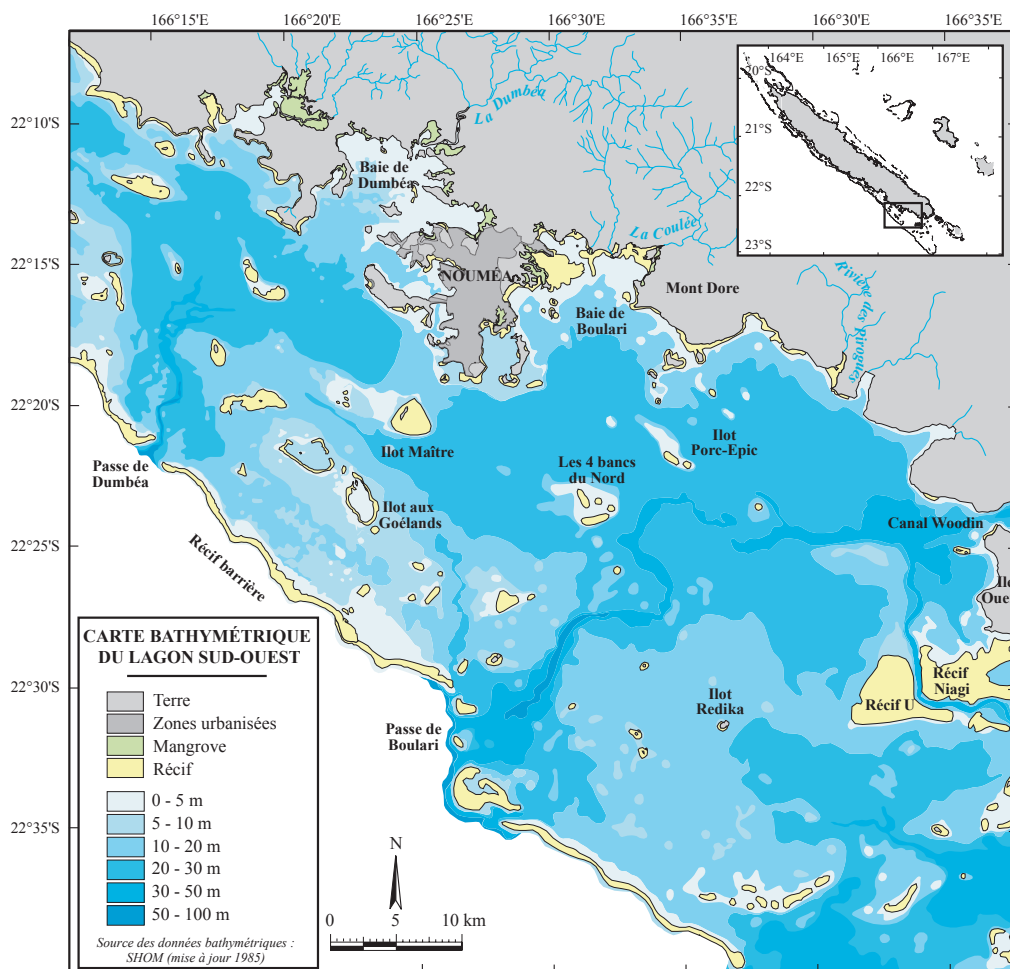


Figure 5 : Carte bathymétrique du lagon sud-ouest.

La température de l'eau du lagon sud-ouest tend à être 1 à 2 °C plus basse que celle de l'océan de surface en hiver, et 1 à 2 °C plus élevée en été. La salinité est généralement proche de celle de l'océan mais les fortes pluies peuvent provoquer des dessalures locales en surface dans les baies abritées et les estuaires (Labrosse et al., 2000).

Trois principaux cours d'eaux débouchent dans le lagon sud-ouest : la Rivière des Pirogues au sud, la Coulée, et la Dumbéa au nord. Leurs débits sont généralement assez faibles avec une moyenne annuelle de $5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ pour la Dumbéa, pouvant atteindre 300 à $350 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ lors de dépressions tropicales durant la saison chaude (Pinazo et al., 2004).

2.3 - Sédimentologie

Les fonds meubles du lagon sud-ouest se structurent en trois grandes unités sédimentaires : les fonds envasés près de la côte et dans les parties les plus profondes du lagon, les fonds de sable gris dans la zone intermédiaire, et les fonds de sable blancs près du récif barrière. Ces différents fonds représentent 35, 50 et 15 % de la surface du lagon sud-ouest, respectivement. Leur classification a été établie à partir de la granulométrie des sédiments et de la composition des biocénoses macrozoobenthiques (Chardy & Clavier, 1988 ; Chardy et al., 1988), puis validée par d'autres paramètres tels que l'activité métabolique benthique (Boucher & Clavier, 1990 ; Boucher et al., 1994 ; Clavier & Garrigue, 1999) ou les communautés macrophytiques (Garrigue, 1995). La biodiversité des communautés benthiques associées à ces fonds est exceptionnellement riche : elle fera l'objet d'un développement dans la section 3.1.1 de ce chapitre.

3 - STRATÉGIE SCIENTIFIQUE

La mise en place d'une stratégie de recherche adaptée aux objectifs énoncés dans l'introduction de ce manuscrit fut le premier point crucial d'une telle étude. Cette stratégie comportait quatre grandes étapes dont les deux premières (sélection de l'espèce cible et choix des sites d'étude) furent les plus importantes, conditionnant la réussite des deux suivantes, à savoir la mise en place des expérimentations et analyses, et l'évaluation du potentiel de l'espèce sélectionnée comme archive de la variabilité de l'environnement sur les sites choisis.

3.1 - Sélection de l'espèce

Les résultats prometteurs obtenus au LEMAR (Brest) sur l'utilisation des coquilles de pectinidés (*Pecten maximus*, *Argopecten purpuratus*) pour la calibration de proxies des conditions environnementales (Chauvaud, 1998 ; Chauvaud et al., 1998 ; Lorrain et al., 2000 ; Lorrain,

2002 ; Lorrain et al., 2004 ; Chauvaud et al., 2005 ; Thébault et al., soumis *a*) nous ont incité à focaliser la recherche de l'espèce cible sur cette famille de mollusques bivalves (lamellibranches). Cette sélection reposait sur un ensemble de sept critères biologiques et écologiques. L'espèce devait :

- présenter à sa surface une striation comparable à celle de *P. maximus* et *A. purpuratus* (critère n°1) ;
- être de taille suffisante et avoir un taux de croissance assez élevé pour permettre des analyses géochimiques à haute-résolution sur la coquille (critère n°2) ;
- être relativement sédentaire et limiter ses déplacements à l'échelle du mètre ou de la dizaine de mètres, condition *sine qua non* à la calibration d'un capteur eulérien des variations de l'environnement (critère n°3) ;
- être assez répandue et présenter un nombre d'individus suffisamment important sur un site donné afin de pouvoir multiplier les analyses et étudier la variabilité interindividuelle (critère n°4) ;
- avoir une aire de répartition biogéographique relativement large pour permettre des implications de l'étude hors de la Nouvelle-Calédonie (critère n°5) ;
- pouvoir être récoltée facilement sans avoir recours à des moyens lourds de chalutage ou de dragage (critère n°6) ;
- être tolérante à l'exposition aux apports terrigènes et anthropiques (critère n°7).

3.1.1 - Biodiversité benthique

Pour des raisons géologiques, géographiques et hydroclimatiques, la Nouvelle-Calédonie présente une très grande biodiversité, tant marine que terrestre. Ceci est notamment dû à l'isolement de cet archipel suite à sa séparation de la côte australienne au début de l'ère tertiaire (cf. section 1.1 de ce chapitre). La grande diversité d'écosystèmes présents dans le lagon (îlots coralliens, récifs frangeants, herbiers de phanérogames, champs de caulerpales, zones de mangroves ; Richer de Forges, 1991) offre une forte biodiversité spécifique dont la connaissance est encore loin d'être complète (Richer de Forges, 1998). Les récifs coralliens, bien que ne recouvrant qu'une part infime de la surface de l'océan mondial (environ 617 000 km² ; Smith, 1978), figurent parmi les écosystèmes les plus diversifiés au monde et sont à ce titre parfois comparés aux forêts tropicales humides (Reaka-Kudla, 1997). Ainsi, sur les 219 000 espèces marines actuellement répertoriées dans les zones côtières, 93 000 sont présentes dans les récifs coralliens. Cependant, cette estimation ne représenterait que 10 % de la diversité spécifique réelle des écosystèmes récifaux-lagonaires (Reaka-Kudla, 1997).

La biodiversité marine du lagon de Nouvelle-Calédonie a fait l'objet de nombreuses recherches depuis la fin du XIX^{ème} siècle (se référer à Richer de Forges (1991) pour l'historique des missions les plus importantes). Une base de données a été initiée dans le cadre du programme LAGON (opération "bionomie benthique") du Centre ORSTOM de Nouméa (1984-1989), avec pour objectif de réaliser une synthèse de tous les inventaires faunistiques effectués dans les lagons de Nouvelle-Calédonie. Cette base, encore incomplète, a permis de recenser 3514 espèces d'invertébrés benthiques et de macrophytes, dont 709 espèces de mollusques appartenant à 195 genres et 62 familles (Richer de Forges & Hoffschir, 2000). Ces peuplements benthiques se répartissent sur les trois grandes unités sédimentaires décrites précédemment (cf. section 2.3 de ce chapitre), chacune d'entre elles étant dominée par un grand type de communauté : les organismes filtreurs sur les fonds envasés, les macrophytes sur les fonds de sable gris, et les organismes dépositivores sur les fonds de sable blancs (Chardy et al., 1988). Parmi les mollusques, la richesse spécifique des bivalves apparaît beaucoup plus faible que celle des gastéropodes (468 espèces de gastéropodes recensés dans la base de données de Richer de Forges & Hoffschir (2000) contre 83 espèces de bivalves). Cinq familles de bivalves composent majoritairement les fonds meubles du lagon sud-ouest, étant présentes dans plus de 40 % des dragages effectués par Richer de Forges (1991) dans le cadre du programme LAGON : les vénéridés (69,23 %), les cardiidés (61,33 %), les pectinidés (56,96 %), les arcidés (54,26 %), et les tellinés (44,49 %).

3.1.2 - Les pectinidés de Nouvelle-Calédonie

Les pectinidés forment donc numériquement, mais aussi pondéralement, une composante non négligeable des peuplements benthiques. Trente espèces de pectinidés ont ainsi été recensées dans les lagons de Nouvelle-Calédonie (Dijkstra et al., 1989 ; Dijkstra et al., 1990a ; Dijkstra et al., 1990b ; Figure 6 et Tableau 1).

Les espèces les plus fréquentes dans le lagon sud-ouest de la Grande Terre sont *Mimachlamys gloriosa*, *Bractechlamys vexillum*, *Mimachlamys senatoria* et *Juxtamusium coudeini* (Dijkstra et al., 1989). Cinq espèces présentent d'autre part un intérêt commercial du fait de leur grande taille : *Amusium balloti*, *Annachlamys kuhnholtzi*, *B. vexillum*, *Comptopallium radula* et *M. gloriosa*. Elles ont donc logiquement fait l'objet d'études plus approfondies portant notamment sur leur répartition, sur leur biologie (reproduction, croissance, mortalité), et pour certaines d'entre elles, sur l'évaluation des stocks (Clavier & Laboute, 1987 ; Clavier et al., 1989 ; Clavier et al., 1990 ; Clavier, 1991 ; Lefort, 1991 ; Lefort & Clavier, 1992 ; Lefort, 1994 ; Lefort & Clavier, 1994).

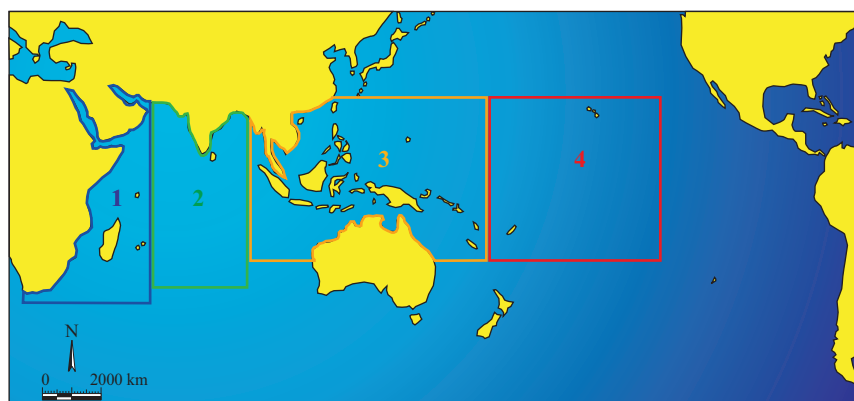


Figure 6 : Carte de l'Océan Indien et de l'Océan Pacifique, délimitant 4 grandes zones biogéographiques de répartition des pectinidés inventoriés dans les lagons de Nouvelle-Calédonie.

Tableau 1 : Liste des espèces de pectinidés inventoriés dans les lagons de Nouvelle-Calédonie et des îles Chesterfield (d'après Dijkstra et al., 1989 ; Dijkstra et al., 1990a ; Dijkstra et al., 1990b).

Espèces ¹	Description	H _∞ (mm) ²	Zones de répartition ³
<i>Amusium balloti</i>	Bernardi, 1861	110	3
<i>Anguipecten lamberti</i>	Souverbie & Montrouzier, 1874	40	3, 4
<i>Anguipecten picturatus</i>	Dijkstra, 1995	35	3
<i>Annachlamys iredalei</i>	Powell, 1958	45	3
<i>Annachlamys kuhnholtzi</i>	Bernardi, 1860	70	3
<i>Argopecten rehderi</i>	Grau, 1960	10	3
<i>Bractechlamys vexillum</i>	Reeve, 1853	50	3
<i>Chlamys (Scaeo-chlamys) livida</i>	Lamarck, 1819	75	1, 3
<i>Chlamys coruscans</i>	Hinds, 1845	10	3
<i>Comptopallium radula</i>	Linnaeus, 1758	95	3, 4
<i>Coralichlamys madreporarum</i>	Sowerby II, 1842	20	1, 3, 4
<i>Cryptopecten bullatus</i>	Dautzenberg & Bavay, 1912	20	1, 3, 4, Ile de Pâques
<i>Cryptopecten nux</i>	Reeve, 1853	10	1, 2, 3, 4
<i>Excellichlamys spectabilis</i>	Reeve, 1853	25	1, 2, 3
<i>Glorichlamys elegantissima</i>	Deshayes, 1863	15	1, 2, 3
<i>Glorichlamys quadrilirata</i>	Lischke, 1870	20	1, 2, 3, 4
<i>Gloripallium pallium</i>	Linnaeus, 1758	50	1, 2, 3
<i>Hemipecten forbesianus</i>	Adams & Reeve, 1849	25	1, 2, 3
<i>Juxtamusium coudeini</i>	Bavay, 1903	25	3
<i>Juxtamusium maldivensis</i>	Smith, 1903	20	1, 2, 3
<i>Laevichlamys deliciosa</i>	Iredale, 1939	10	3
<i>Laevichlamys squamosa</i>	Gmelin, 1791	20	1, 2, 3, Ile de Pâques
<i>Laevichlamys wilhelminae</i>	Bavay, 1904	15	3
<i>Mimachlamys gloriosa</i>	Reeve, 1853	75	1, 2, 3
<i>Mimachlamys senatoria</i>	Gmelin, 1791	45	1, 2, 3
<i>Mirapecten rastellum</i>	Lamarck, 1819	25	1, 3
<i>Pecten (Serratovola) tricarinatus</i>	Anton, 1839	25	3
<i>Pedum spondyloideum</i>	Gmelin, 1791	35	1, 2, 3
<i>Semipallium amicum</i>	Smith, 1885	25	3, 4
<i>Semipallium kengaluorum</i>	Dijkstra, 1986	20	3, 4

¹ Noms ayant actuellement cours, tirés de la base de données "OBIS Indo-Pacific Molluscan Database".

² Valeurs issues de Lefort (1991).

³ Se référer à la Figure 6 pour la définition des zones. Observations avérées, reportées dans la base OBIS.

Parmi toutes ces espèces de pectinidés, seul *C. radula* répond à la majorité des critères de sélection énoncés précédemment (cf. section 3.1 de ce chapitre). C'est donc sur cette espèce que portent les travaux de cette thèse.

3.1.3 - Etat des connaissances sur *Comptopallium radula*

C. radula (synonyme fréquent : *Decatopecten radula* (Linnaeus, 1758) ; Nom commun FAO : pétoncle râpé / flatribbed scallop ; Carpenter & Niem, 1998) a une répartition biogéographique couvrant l'Océan Pacifique et l'Océan Indien (Nouvelle-Calédonie, Vanuatu, Australie, Philippines, Indonésie, Iles Salomon, Tonga, Samoa ; Figure 7), ouvrant ainsi des perspectives d'étude très étendues (critère n°5). Cette espèce se distingue très nettement des autres grands pectinidés du lagon par son habitat. Elle vit en effet sur des substrats vaseux à sablo-vaseux, entre 0,5 et 15 m de profondeur (plus couramment entre 0,5 et 5 m), et affectionne particulièrement les fonds de baies (critère n°7) alors que les autres espèces se rencontrent sur les fonds de sable gris qui occupent en général la partie intermédiaire du lagon. L'habitat côtier et peu profond de *C. radula* en fait donc une espèce relativement facile d'accès en plongée (critère de sélection n°6). On la trouve sous des blocs de corail massifs ("patates") et sous des coraux branchus (ex. : *Acropora* spp.), les individus se tenant le plus souvent à la périphérie de ces structures coralliennes, légèrement enfouis, seule la ceinture de tentacules sensoriels ponctuée de nombreux yeux turquoise pouvant être distinguée. On les rencontre également sur des banquettes de coraux morts. Ils sont rarement isolés, fréquemment groupés à plusieurs sous un même abri (critère n°4), et *a priori* sédentaires (critère n°3), aucune observation directe de la mobilité de l'espèce à l'âge adulte n'ayant été reportée (Dijkstra et al., 1989). Les juvéniles, à l'inverse des adultes, sont fixés par un byssus sur divers supports (majoritairement des coraux).

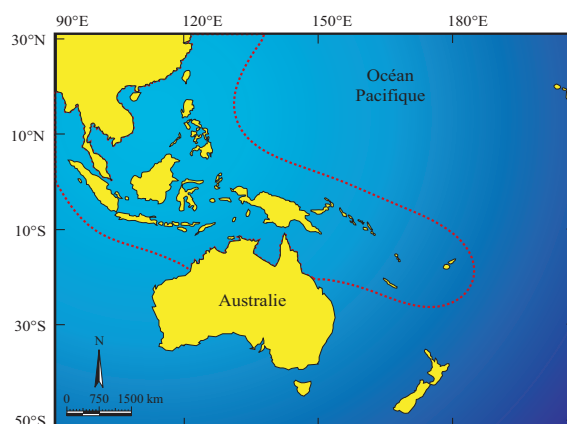


Figure 7 : Carte de répartition biogéographique de *Comptopallium radula*. Sa distribution couvre l'Océan Indo-Pacifique ouest de l'Inde aux Samoa. Elle s'étend au nord jusqu'au Japon et au sud jusqu'en Nouvelle-Calédonie (source : Carpenter & Niem, 1998).

Des travaux menés antérieurement sur cette espèce dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie ont permis de préciser les caractéristiques de sa biologie (reproduction, croissance, mortalité) ainsi que d'estimer l'importance des stocks naturels en vue d'une exploitation commerciale (Lefort, 1991 ; Lefort, 1994 ; Lefort & Clavier, 1994). Sa croissance coquillière, étudiée à partir d'individus marqués, a notamment été décrite selon le modèle de Von Bertalanffy. Ce modèle estime la hauteur maximale (H_{∞}) à 92,4 mm (Lefort, 1994), faisant de cette espèce l'un des plus grands pectinidés du lagon de Nouvelle-Calédonie (critère n°2). Des individus mesurant jusqu'à 99 mm ont cependant déjà été observés (Dijkstra et al., 1989). En revanche, le taux de croissance de *C. radula* ($K = 0,35 \text{ an}^{-1}$; Lefort, 1994) apparaît relativement faible comparé à celui d'autres pectinidés du lagon calédonien, comme *M. gloriosa* ($H_{\infty} = 73,9 \text{ mm}$; $K = 1,02 \text{ an}^{-1}$; Lefort, 1994), *A. balloti* ($H_{\infty} = 98,7 \text{ mm}$; $K = 1,20 \text{ an}^{-1}$; Clavier, 1991), ou *B. vexillum* ($H_{\infty} = 47,4 \text{ mm}$; $K = 1,86 \text{ an}^{-1}$; Lefort, 1991). Le taux annuel de mortalité naturelle (fraction du stock présent en début d'année qui mourra avant la fin de l'année) est quant à lui de l'ordre de 0,47 (Lefort, 1994).

La reproduction de *C. radula* a également été étudiée de manière approfondie (Lefort & Clavier, 1994). Bien que la sex-ratio globale ne diffère pas significativement de 1:1, il existe des variations de ce rapport par classe de taille. La proportion des mâles est plus importante que celle des femelles jusqu'à la taille de première maturité sexuelle, correspondant aux plus petits individus présentant une gonade mature, et estimée à 60 mm. Les effectifs des sexes s'équilibrent ensuite autour de cette taille puis les femelles deviennent numériquement dominantes, mettant ainsi en évidence un hermaphrodisme protandre. L'espèce est capable de se reproduire toute l'année, avec parfois plusieurs pontes par mois, mais présente toutefois une activité reproductrice maximale pendant la saison chaude (décembre à février), la quantité de gamète émise dépendant essentiellement de la température du lagon (Lefort & Clavier, 1994).

3.1.4 - Description de la coquille de *Comptopallium radula*

La coquille de *C. radula* est plus haute que longue et les deux valves présentent une convexité différente, la valve supérieure (valve gauche) étant beaucoup plus aplatie. Les spécimens immatures ont une coquille quasiment équilatérale, mais une légère oblicité vers la gauche apparaît avec l'âge. Les deux valves ont des côtes radiaires très prononcées, élevées, et elles-mêmes composées de 3 à 5 raies plus fines. Les inter-côtes radiaires sont profondes, de même largeur que les côtes radiaires, et comportent aussi des raies plus fines (Figure 8). Une macro-striation concentrique apparaît clairement à l'œil nu sur les côtes et inter-côtes, devenant plus grossière avec l'âge. Ces macro-stries sont apparemment semblables à celles de *P. maximus*

(critère de sélection n°1). Le terme "strie" ("striae" en anglais ; se référer à Richardson (2001) pour la terminologie) sera désormais utilisé systématiquement pour faire référence à ces structures. Notons également à titre indicatif qu'un autre type de striation est présent sur la coquille de *C. radula*. Invisibles à l'œil nu, ces micro-stries concentriques traversent également côtes et inter-côtes. Elles ne sont visibles au microscope que sur les parties les plus anciennes (au niveau de l'umbo). Cette micro-striation disparaît brutalement avec l'âge, au profit de la macro-striation. Cette disparition est plus précoce sur les côtes que sur les inter-côtes (Figure 9).

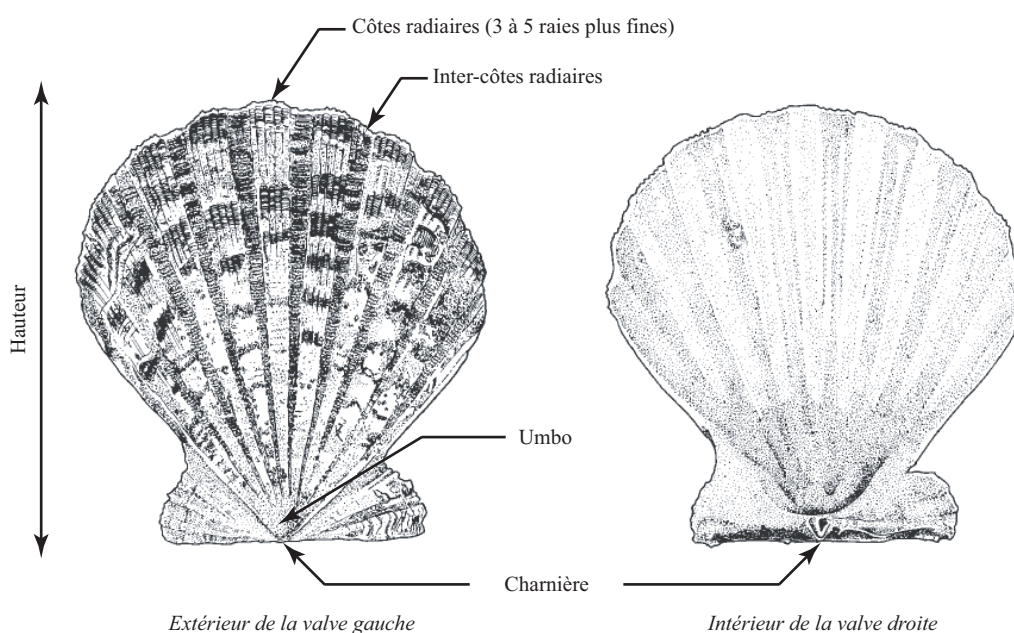


Figure 8 : Présentation des deux valves de la coquille de *Comptopallium radula* (d'après Lamprell & Whitehead, 1992).

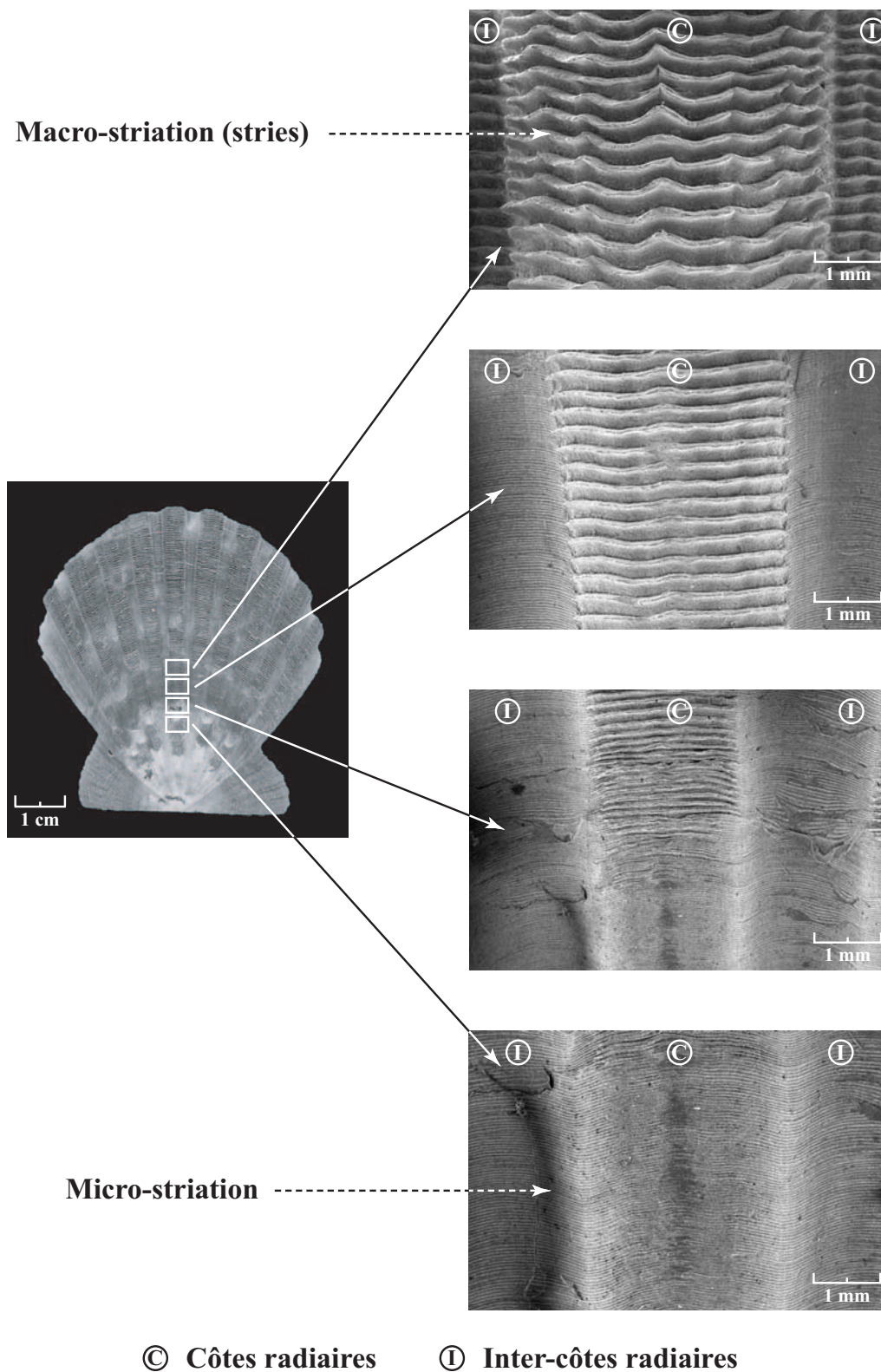


Figure 9 : Photographie (microscope optique) de la surface externe de la valve gauche de *Comptopallium radula*. Les 4 agrandissements réalisés au microscope électronique à balayage (photographies de droite) présentent distinctement les deux types de striation concentriques.

3.2 - Présentation des sites d'étude

L'espèce ayant été sélectionnée, la deuxième étape de notre stratégie scientifique a consisté à identifier des sites sur lesquels effectuer un suivi environnemental haute-fréquence. Après une phase de prospection en plongée sur 17 stations réparties aux abords de la péninsule de Nouméa (cf. Annexe 4), deux sites ateliers ont été retenus : l'un dans la baie de Sainte-Marie, l'autre dans la baie de Koutio (Figure 10). Ces deux stations ont été sélectionnées dans un premier temps pour leurs fortes densités de *C. radula*, puis pour leur configuration contrastée, tant au niveau spatial qu'au niveau de la quantité et de la nature des apports en métaux auxquels ils sont soumis (terrigenes, industriels, urbains ; Figure 11). Ces deux stations ont également été retenues pour leur proximité du Centre IRD de Nouméa, présentant ainsi l'avantage de pouvoir être échantillonnées au cours d'une même journée à bord d'une petite plate en aluminium, seule embarcation capable de naviguer sans danger au milieu des massifs coralliens caractéristiques des petits fonds qui composent le biotope de *C. radula*. Cette proximité avec le laboratoire permettait également de traiter les échantillons dans un délai très court (moins de 2 heures) après les prélèvements.

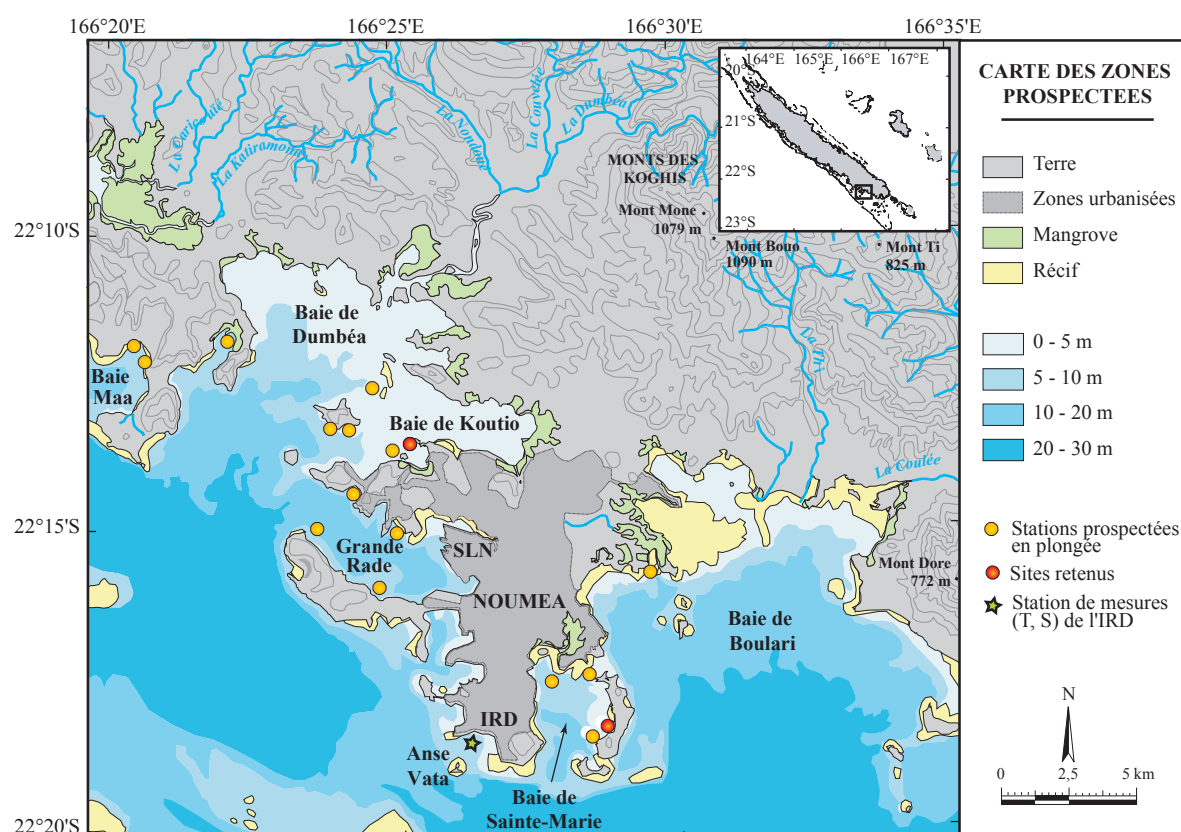


Figure 10 : Carte des stations prospectées en plongée dans le but de trouver des gisements de *Comptopallium radula*. Sont également indiquées les positions des sites retenus pour le suivi environnemental, du Centre IRD et de l'une de ses stations de mesures de la température et de la salinité du lagon (Anse Vata).

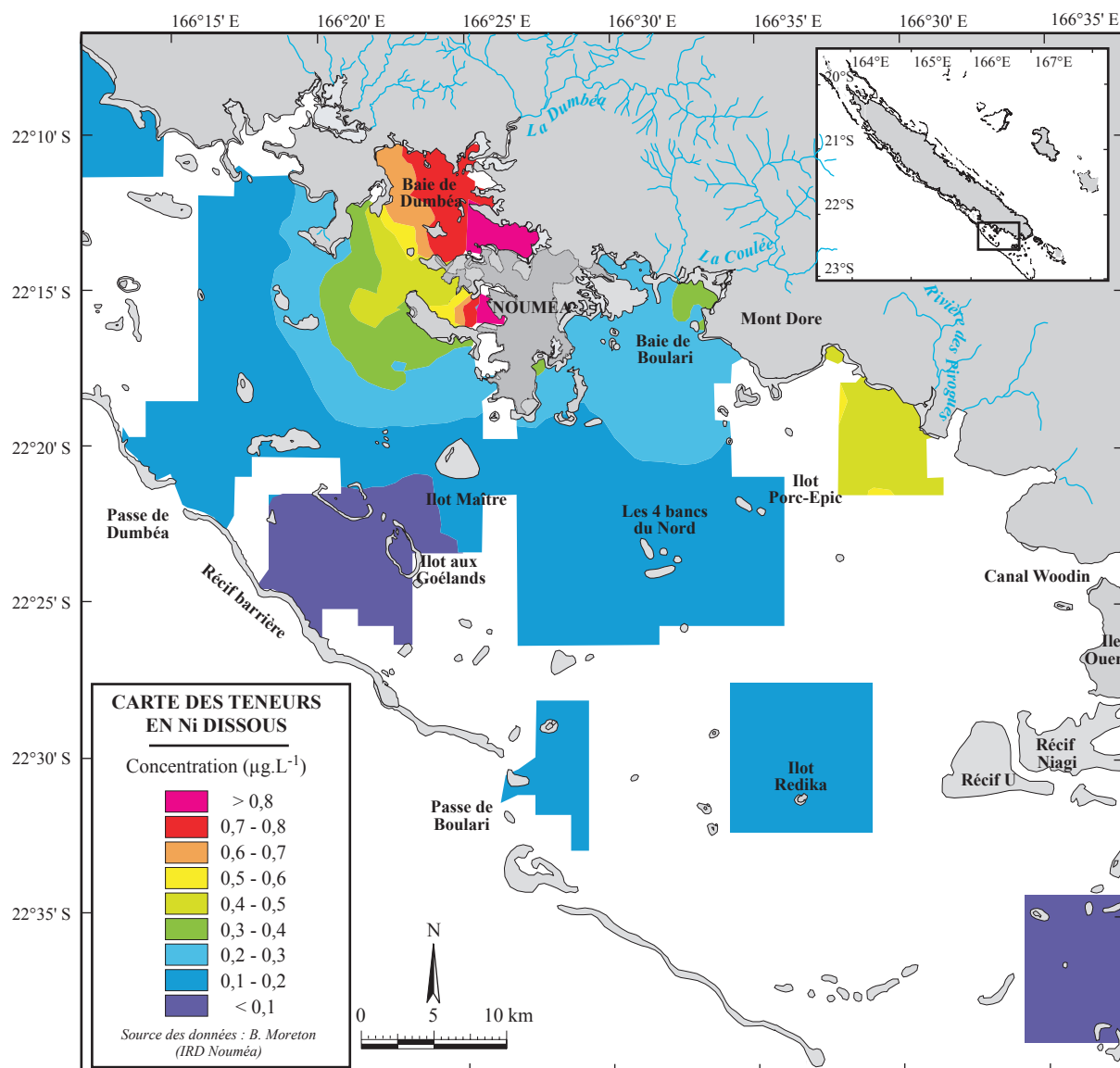


Figure 11 : Carte des concentrations en nickel dissous dans le lagon sud-ouest (B. Moreton, comm. pers.), illustrant le contraste entre la baie de Sainte-Marie et la baie de Koutio.

3.2.1 - La baie de Sainte-Marie

Cette baie est située au sud-est de la péninsule de Nouméa (Figure 10). Délimitée à l'est par l'îlot Sainte-Marie (inhabité), elle est ouverte au sud sur le lagon sud-ouest et connectée au nord-est à la baie de Boulari par la passe de Ouémo. Elle est bordée de récifs frangeants. Sur le plan sédimentologique, elle se caractérise par une forte hétérogénéité des substrats meubles et durs, avec la présence de zones vaseuses, de zones sableuses à champs de caulerpales, et de champs coralliens plus ou moins envasés. La majeure partie des fonds de cette baie est constituée de sédiments contenant plus de 60 % de carbonates (Figure 12). L'étude de l'hydrodynamisme de la baie indique que sous les conditions de vent dominantes (alizés de sud-est), le courant de fond

entre dans la baie par la passe de Ouémo puis s'évacue vers la sortie sud en longeant la rive ouest (Douillet, 2001 ; Figure 13). Il existe d'autre part une cellule de rétention en fond de baie, liée à la présence d'un îlot artificiel.

Les bords nord et ouest sont fortement anthropisées (quartiers de Ouémo, Vallée des Colons, Faubourg Blanchot, N'Géa et Val Plaisance), et déversent près de 6000 m³ d'eaux usées non traitées chaque jour, entraînant notamment une eutrophisation de la partie nord et un fort envasement du récif frangeant du fond de la baie (Jacquet, 2005). Ces rejets sont caractérisés par des teneurs élevées en zinc et en cuivre. Le lessivage des sols de la colline du Ouen Toro, au sud-ouest de la baie, induit également des apports terrigènes non négligeables sur le bord ouest. Les caractéristiques hydrodynamiques évoquées ci-dessus tendent cependant à confiner ces apports anthropiques et terrigènes à la partie nord et au bord ouest, limitant ainsi leur dispersion sur l'ensemble de la baie. Les parties centrale et orientale sont toutefois soumises à des apports en métaux modérés d'origine terrigène, arrivant de la baie de Boulari via la passe de Ouémo (Fernandez et al., sous presse), et dans une moindre mesure, issus du lessivage des sols de l'îlot Sainte-Marie (Figure 13).

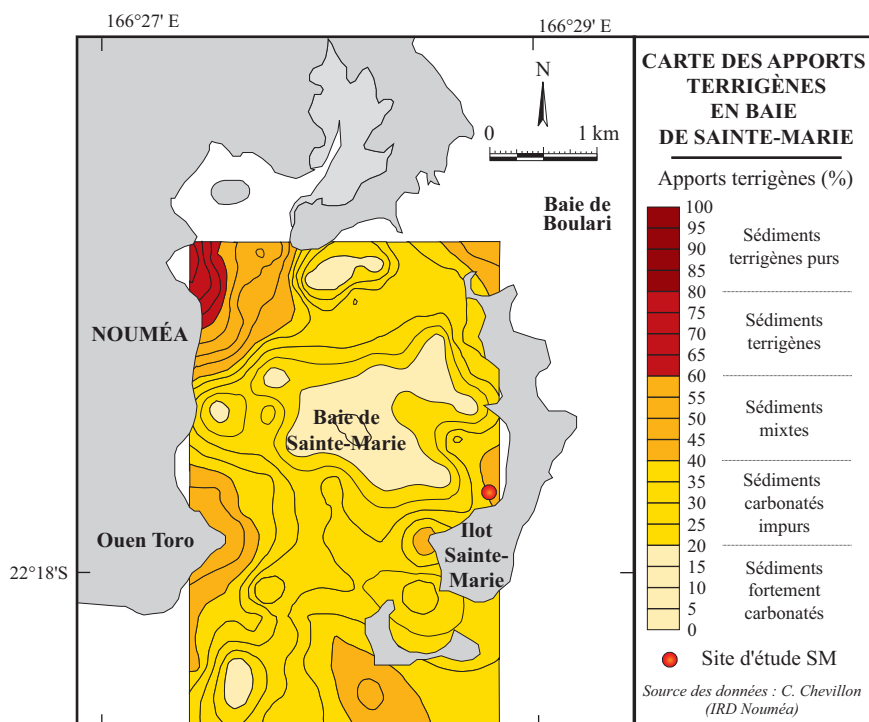


Figure 12 : Carte des apports terrigènes en baie de Sainte-Marie (C. Chevillon, comm. pers.).

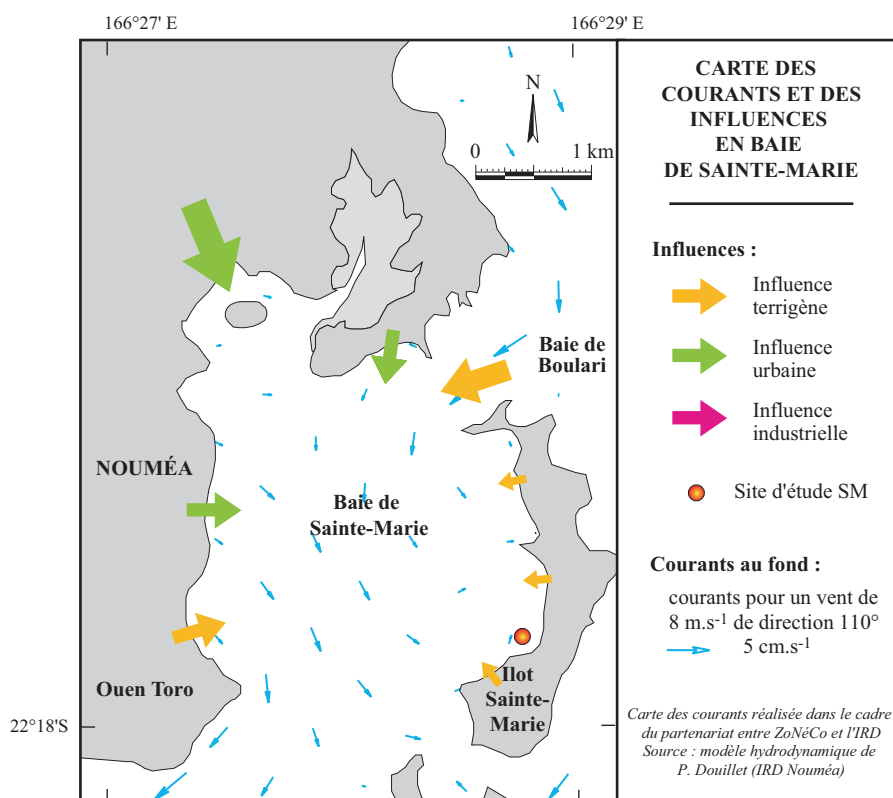


Figure 13 : Carte des courants de fond générés en baie de Sainte-Marie par un alizé (110°) de 8 m.s⁻¹ (Douillet, 2001). L'origine et l'importance des apports métalliques sont également représentées.

Le site atelier, noté SM (22°18'219"S 166°28'888"E), est situé au sud-est de la baie, au bord de l'îlot Sainte-Marie (Figure 13). Du fait de cette situation, il est totalement abrité des vents dominants. Il est d'autre part relativement épargné par les apports anthropiques et terrigènes provenant des rives nord et ouest. Il peut cependant être considéré comme étant sous l'influence modérée des courants chargés de matériel terrigène provenant de la baie de Boulari et de l'îlot Sainte-Marie. Sa profondeur moyenne est de 5 m. Le fond est sablo-vaseux, parsemé de bouquets de coraux branchus posés à même le fond ou bien sur des banquettes de coraux morts. La première prospection sur cette station a permis à 1 plongeur de trouver 63 spécimens de *C. radula* en 85 minutes (moyenne de 44 coquilles par heure et par plongeur).

3.2.2 - La baie de Koutio

Cette baie est située au nord-ouest de la péninsule de Nouméa (Figure 10). Délimitée au sud par la presqu'île de Ducos, elle est largement ouverte à l'ouest sur la baie de Dumbéa, elle-même ouverte sur le lagon sud-ouest. Sur le plan sédimentologique, elle se caractérise par des substrats fortement envasés du fait de l'influence terrigène relativement marquée de la rivière Dumbéa. Elle

est de plus parsemée de quelques champs coralliens. Le pourcentage de carbonates dans les sédiments varie de 0 à 80 % (Figure 14).

D'un point de vue courantologique (courants de fonds ; Figure 15), la baie de Koutio est sous la double influence de la rivière Dumbéa et du lagon sud-ouest. L'existence d'une cellule de convection à l'embouchure de la Dumbéa limite, dans une certaine mesure, la dispersion de ses eaux chargées de matériel terrigène. Toutefois, son panache peut occasionnellement atteindre la marge ouest de la baie de Koutio en cas de débits importants ou d'inversion du régime des vents. L'arrivée d'eaux oligotrophes du lagon sud-ouest est également assez marquée (Figure 15).

La presqu'île de Ducos est fortement industrialisée (plus grande zone industrielle de Nouméa, présence d'un dépotoir) et urbanisée (lotissements de Tindu et Kaméré). Les rejets associés à cette anthropisation ne subissent aucun traitement épuratoire avant de se déverser dans la baie de Koutio (Figure 15). La Dumbéa, dont le bassin versant (220 km²) s'étale sur les roches ultrabasiques du massif sud de la Grande Terre, est aussi à l'origine d'apports terrigènes importants, particulièrement riches en Cr, Co, Fe, Mn, et Ni (Ambatsian et al., 1997).

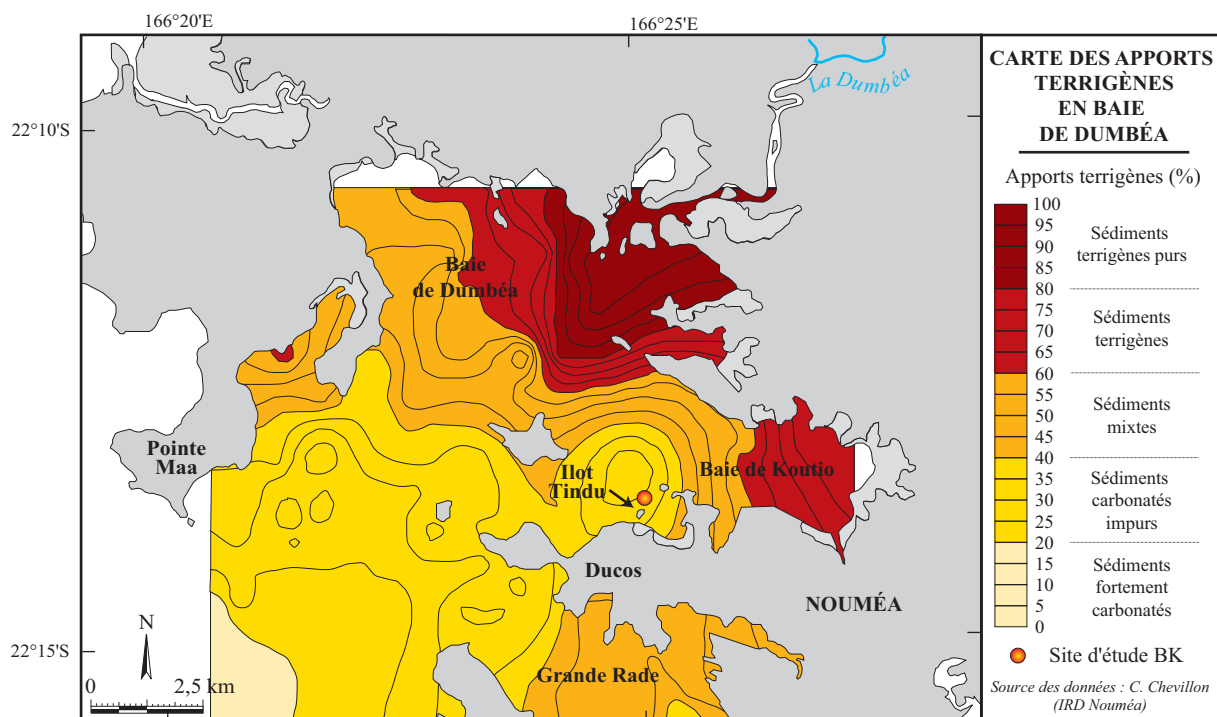


Figure 14 : Carte des apports terrigènes en baie de Dumbéa et en baie de Koutio (C. Chevillon, comm. pers.).

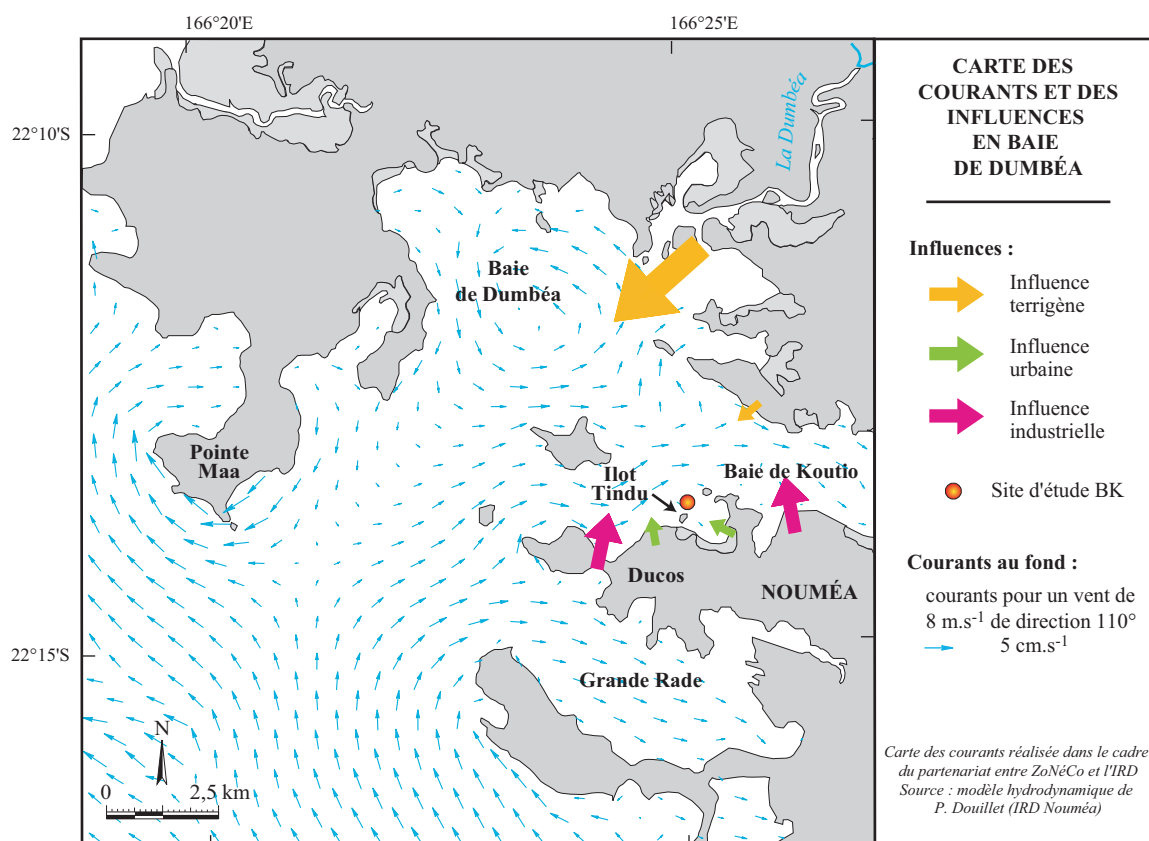


Figure 15 : Carte des courants de fond générés en baie de Dumbéa par un alizé (110°) de 8 m.s⁻¹ (Douillet, 2001). L'origine et l'importance des apports métalliques en baie de Koutio sont également représentées.

Le site atelier, noté BK (22°13'450"S 166°25'326"E), est situé à la sortie sud-ouest de la baie de Koutio, près de l'îlot Tindu (Figure 15). Malgré la présence de la petite péninsule de Kaméré, ce site est relativement exposé aux vents dominants. En tenant compte de l'influence modérée mais significative de la rivière Dumbéa, ce site peut être considéré comme étant sous une triple influence : terrigène, industrielle, et urbaine. Sa profondeur moyenne est de 3 m. Le fond est très envasé, parsemé de bouquets de coraux branchus posés à même le fond ou bien sur des banquettes de coraux morts. L'abondance des patates de corail y rend la navigation hasardeuse. De nombreux débris (pièces métalliques, bouteilles de verre, etc.) jonchent également le fond du site. La première prospection sur cette station a permis à 4 plongeurs de trouver 98 spécimens de *C. radula* en 48 minutes (moyenne de 31 coquilles par heure et par plongeur).

Chapitre 2

Suivi environnemental

1 - INTRODUCTION

L'objectif principal de cette thèse est d'utiliser les variations de la composition isotopique et élémentaire de la coquille de *Comptopallium radula* comme archives des variations de l'environnement côtier dans l'Océan Indo-Pacifique ouest. L'utilisation de tels proxies dans un contexte paléocéanographique nécessite au préalable une phase de calibration de ces outils. L'objectif est de relier les variations de ces différents traceurs géochimiques dans la coquille aux variations de paramètres environnementaux mesurés dans des environnements bien caractérisés, à savoir les deux sites ateliers du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie (cf. 1^{ère} partie, chapitre 1, section 3.2). Une fois cette étape de calibration réalisée, ces proxies pourront potentiellement être utilisés dans n'importe quel milieu abritant des coquilles de *C. radula* et renseigner ainsi sur les conditions environnementales qui prévalaient au cours de leur vie, qu'ils soient contemporains ou fossiles.

La calibration de ces proxies requiert donc : (1) une phase de caractérisation minutieuse de l'environnement des sites de la baie de Sainte-Marie (site SM) et de la baie de Koutio (site BK), consistant en un suivi environnemental haute-fréquence pendant un peu plus d'un an, puis (2) une phase d'analyse de l'information géochimique archivée dans la coquille de spécimens de *C. radula* pêchés sur chacun de ces sites à la fin de ce suivi environnemental.

L'objectif de ce chapitre est de décrire le suivi effectué, la méthode de mesure des paramètres analysés, puis de présenter et de discuter brièvement les résultats de ces analyses. La mise en relation des variations de ces paramètres avec l'information géochimique coquillière sera présentée dans la 3^{ème} partie de ce manuscrit.

2 - MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 - Stratégie d'échantillonnage

Le suivi environnemental des deux sites d'étude, SM et BK, a débuté le 18/06/2002 et s'est poursuivi jusqu'au 17/09/2003 avec une fréquence d'échantillonnage hebdomadaire. Jacquet et al. (soumis) ont étudié les variations de différents paramètres physiques (température, salinité et turbidité), chimiques (sels nutritifs) et biologiques (production bactérienne, chlorophylle *a*) au cours de 4 cycles de 24 heures sur la station N12 située en fond de baie de Sainte-Marie (22°17'40"S 166°27'44"E). L'objectif de leur étude était de vérifier si des mesures discrètes de ces différents paramètres, toujours réalisées à la même heure, pouvaient être extrapolées à l'échelle de la journée. Leurs résultats indiquent que cette extrapolation peut se faire avec une approximation raisonnable hors période d'instabilité météorologique, mais ces tendances sont très sévèrement

affectées par le régime des vents. Le cycle de marée, en revanche, ne semble pas jouer de rôle majeur dans les variations infra-journalière de ces paramètres. Il a donc été décidé d'effectuer le suivi environnemental des deux sites SM et BK chaque semaine à la même heure de la journée plutôt que de les faire au même moment de la marée, le marnage étant relativement faible. Les sorties ont eu lieu tous les mercredi aux alentours de 8h30 pour le site SM, c'est-à-dire avant que les alizés ne se lèvent pour faciliter la traversée de la baie de Sainte-Marie, parfois très houleuse pour une plate aluminium, et aux alentours de 13h45 pour le site BK.

La méthodologie employée lors de chaque sortie comprenait (dans cet ordre) :

- un prélèvement d'eau de mer pour l'analyse des concentrations en oxygène dissous, en carbone et azote organique particulaire, en pigments chlorophylliens, en sels nutritifs, ainsi que pour la détermination de la composition isotopique du carbone inorganique dissous. Ce prélèvement est effectué à l'aide d'une bouteille Niskin de 5 L à 1 m au-dessus du fond, considérant que cette tranche d'eau est relativement représentative des conditions régnant dans le biotope de *C. radula*. Nous verrons que cette première approximation sur ce que sont les propriétés de l'eau de fond est erronée. Pour une calibration précise des proxies des paramètres physico-chimiques de l'eau environnant *C. radula*, il nous aurait fallu caractériser l'environnement proche des coquilles, c'est-à-dire échantillonner les 5 à 10 premiers centimètres au-dessus du sédiment, échantillonnage très délicat à réaliser pour d'évidentes raisons pratiques. Après le prélèvement d'eau, la bouteille Niskin est gardée à l'abri de la chaleur dans une glacière. Elle est ensuite ramenée le plus rapidement possible au laboratoire du Centre IRD de Nouméa pour éviter des changements trop importants des paramètres physico-chimiques (intervalle entre le prélèvement et le traitement de la bouteille de 1,5 à 2 h). La grande majorité des protocoles expérimentaux relatifs aux analyses de ces différents paramètres chimiques sont décrits en détail par Chifflet et al. (2004) ;

- un profil vertical de température, salinité, fluorescence et turbidité, effectué à l'aide d'une sonde multi-paramètres. Ce profil est réalisé après le prélèvement d'eau pour éviter la remise en suspension induite par le contact de la sonde avec le fond ;

- la relève et la pose en plongée d'un système de mesure *in situ* des concentrations en métaux dissous (fraction biodisponible).

De plus, l'analyse des concentrations sédimentaires en métaux lourds (fraction biodisponible) a été effectuée une fois par mois sur chaque site. Enfin, une sonde mouillée au fond de chaque site a permis un enregistrement en continu de la température.

Par souci de clarté, de concision et afin d'éviter les redondances dans ce manuscrit, la méthodologie employée pour l'analyse de la composition isotopique du carbone inorganique dissous et pour la mesure des concentrations en métaux (dissous et sédiment), ainsi que les

résultats de ces analyses ne sont pas présentés dans ce chapitre. Ils feront l'objet de développements séparés dans la 3^{ème} partie de ce manuscrit.

Il convient également de noter que certains des paramètres mesurés, notamment la composition de la matière organique particulaire et les concentrations en silicates, ne seront pas utilisés dans la suite du manuscrit. Ils sont toutefois présentés dans ce chapitre à titre informatif puisqu'ils contribuent à l'enrichissement des séries temporelles de mesures des paramètres hydrologiques dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie.

2.2 - Paramètres physiques

2.2.1 - Paramètres météorologiques

Différents paramètres météorologiques ont été enregistrés par le centre Météo-France de Nouméa (cf. 1^{ère} partie, chapitre 1, section 1.4.2). Le vent peut être mesuré de différentes façons. Celle retenue pour notre étude consiste en une mesure du vent toutes les 3 heures (à 2h, 5h, 8h, 11h, 14h, 17h, 20h, et 23h) pendant 10 minutes. Une moyenne de la direction (exprimée en °) et de la vitesse (exprimée en $m.s^{-1}$) est ensuite calculée pour chacune des 8 séries de mesures journalières. La direction du vent retenue comme étant représentative de la direction moyenne sur la journée est celle du couple direction/vitesse ayant, parmi les 8 couples de mesures, la vitesse la plus élevée. La vitesse du vent retenue comme étant représentative de la vitesse moyenne sur la journée est la moyenne des vitesses des 8 couples direction/vitesse. Les précipitations sont cumulées sur 24 heures et exprimées en mm d'eau par jour.

D'autre part, les débits moyens journaliers, exprimés en $m^3.s^{-1}$, des 3 principales rivières débouchant dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie (Dumbéa, Rivière des Pirogues, Coulée) ont été mesurés par l'Observatoire de la Ressource en Eau (division de la "Direction des Affaires Vétérinaires, Alimentaires et Rurales" du gouvernement de la Nouvelle-Calédonie).

2.2.2 - Température, salinité, fluorescence et turbidité

Des profils verticaux ont été réalisés chaque semaine sur chacun des deux sites au moyen d'une sonde multi-paramètres Sea-Bird SBE 19 (Sea-Bird Electronics, Bellevue, Washington), ayant une fréquence d'acquisition de 2 Hz, et permettant de mesurer simultanément la profondeur, la température, et la conductivité. Cette dernière est convertie ultérieurement en salinité, reportée sur l'échelle pratique de salinité (PSS, Practical Salinity Scale). Un fluorimètre (WETLabs - WETStar) et un turbidimètre (SeaPoint) ont été ajoutés sur la sonde pour compléter la caractérisation de la masse d'eau. Le fluorimètre donne une valeur de fluorescence *in situ* (unités

arbitraires) proportionnelle à la concentration en chlorophylle *a* dans le milieu. Cette mesure est cependant biaisée par la présence d'autres pigments dans l'eau, par une luminosité variable et par la présence de particules détritiques. Les valeurs de fluorescence doivent donc être calibrées par des mesures des concentrations en chlorophylle *a* après filtration d'eau de mer (cf. section 2.3.2 de ce chapitre). Le turbidimètre fournit une approximation de la charge en matière en suspension, exprimée en FTU (Formazine Turbidity Unit). Les profils saisonniers des variations de fluorescence et turbidité sont présentés en annexe 5.

Un suivi plus précis de la température a également été effectué à partir du 07/08/2002 sur les deux sites par le biais de sondes EBI-85A (ebro Electronic GmbH & Co. KG, Ingolstadt, Germany) mouillées à 30 cm au-dessus du sédiment, à 4 m de profondeur sur le site SM (marée de 0,2 m) et à 2,3 m de profondeur sur le site BK (marée de 0,2 m). Ces sondes sont programmées pour enregistrer une valeur de température par heure.

2.2.3 - Oxygène dissous

La méthode utilisée pour la mesure de la concentration en oxygène dissous est un dosage en retour basé sur la méthode de Winkler modifiée par Carpenter (1965). Trois échantillons sont collectés dans des erlenmeyers en verre de 100 mL à col rodé large, munis de bouchons en verre rodé à base conique. La conservation du prélèvement se fait par fixation immédiate de l'oxygène dissous sous forme d'un précipité d'hydroxyde de manganèse après ajout d'une première solution de chlorure de manganèse puis d'une deuxième solution de potasse iodurée. Les flacons sont conservés plusieurs mois sous l'eau, le bouchon maintenu par un élastique. Le dosage en retour se fait ensuite sur un titrateur automatique (Titroprocesseur 686 Metrohm) après ajout d'une solution d'acide sulfurique 8 N dissolvant le précipité, puis d'une solution de thiosulfate à 0,01 mol.L⁻¹. Les résultats sont ensuite exprimés en mg.L⁻¹.

2.3 - Matière particulaire et pigments chlorophylliens

2.3.1 - Carbone et azote organique particulaire

Le matériel particulaire est collecté par filtration (dépression de -600 à -800 mbar) sur des filtres en microfibre de verre Whatman GF/F (porosité 0,7 µm, diamètre 25 mm), préalablement grillés au four (Thermolyne 30400) à 450 °C pendant 4 heures afin de détruire toute trace de matière organique pouvant biaiser l'analyse. Le volume filtré dépend de la concentration en matière en suspension mais est généralement de 1 L. Une fois la filtration terminée, le filtre est plié en deux et placé dans une feuille de papier aluminium préalablement calcinée. L'ensemble est

ensuite placé à l'étuve à 50 °C. Une fois les filtres secs, la feuille de papier aluminium est repliée et stockée dans un dessiccateur jusqu'au passage sur un analyseur CHN Perkin Elmer 2400. La méthode d'analyse utilisée reprend le principe de la chromatographie en phase gazeuse. Schématiquement, la première étape est une combustion de la matière organique particulaire en présence d'oxygène et à haute température (925 °C). Les gaz formés sont ensuite réduits à 640 °C sous forme élémentaire (CO₂ et N₂). Une fois refroidis, ces gaz sont captés par différents détecteurs conductimétriques. Mesurées en équivalent carbone et équivalent azote, les concentrations en carbone organique particulaire (COP) et azote organique particulaire (NOP) sont finalement exprimées en µg.L⁻¹.

2.3.2 - Chloropigments

Trois échantillons de 100 mL sont filtrés sur des filtres en microfibre de verre Whatman GF/F (porosité 0,7 µm, diamètre 25 mm), sous une dépression de -100 mbar. Après filtration, les filtres sont placés dans des tubes Eppendorf de 1,5 mL, puis stockés au congélateur à -40 °C jusqu'à analyse. L'extraction des pigments (chlorophylle *a* et phéopigments) s'effectue ensuite dans les 2 mois selon une méthode fluorimétrique adaptée de Yentsch & Menzel (1963). Les filtres sont immergés dans un solvant (7 mL de méthanol à 95 %) qui assure l'extraction des pigments chlorophylliens. Ces pigments sont ensuite excités par un faisceau lumineux à 450 nm sur un fluorimètre Turner Designs TD700, et la fluorescence émise est mesurée à 670 nm. Sur chaque extrait, la fluorescence est mesurée avant et après acidification à l'acide chlorhydrique (70 µL à 0,3 mol.L⁻¹). La diminution de fluorescence observée entre les deux lectures permet d'estimer le pourcentage relatif de Chl *a* par rapport à la somme Chl *a* + phéopigments. Les concentrations en Chl *a* et phéopigments sont exprimées en µg.L⁻¹.

2.4 - Sels nutritifs

2.4.1 - Ammonium

La mesure de la concentration en ammonium (NH₄⁺) est basée sur une méthode fluorimétrique utilisant l'ortho-phthaldialdéhyde (Holmes et al., 1999). Les échantillons sont soutirés de la bouteille Niskin juste après ceux pour l'analyse de l'oxygène dissous. Trois échantillons de 40 mL sont collectés dans des flacons en verre borosilicaté Schott de 60 mL munis de bouchons en polypropylène (préalablement lavés à l'acide chlorhydrique 10 % pendant une nuit). Immédiatement, 2 mL de réactif (borate de soude + sulfite de sodium + ortho-phthaldialdéhyde) sont ajoutés et les flacons sont agités puis placés à l'obscurité. La réaction de

complexation est totale au bout de 6 heures. Le dérivé iso-indol formé est ensuite dosé dans les 18 heures sur un fluorimètre Turner Designs TD700. La concentration en ammonium est exprimée en $\mu\text{mol.L}^{-1}$.

2.4.2 - Nitrates, nitrites et phosphates

Un échantillon d'eau de mer est collecté à partir de la Niskin dans un flacon Nalgene de 60 mL en polypropylène (préalablement lavé à l'acide chlorhydrique 10 % pendant 4 heures minimum). Ce flacon est ensuite conservé à $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ jusqu'à l'analyse des ions nitrates, nitrites, et phosphates. Pour les composés azotés, la méthode d'analyse retenue est fondée sur le dosage des ions nitrites obtenus par réduction des ions nitrates. On mesure donc en réalité la somme des concentrations nitrates+nitrites ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$). L'analyse est effectuée selon la méthode de Raimbault et al. (1990) au moyen d'un auto-analyseur (Bran+Luebbe Autoanalyzer III). Les concentrations en nitrates+nitrites sont exprimées en $\mu\text{mol.L}^{-1}$. Les concentrations en phosphates (PO_4^{3-}) sont déterminées sur le même auto-analyseur mais selon la méthode mise au point par Murphy & Riley (1962). Elles sont exprimées en $\mu\text{mol.L}^{-1}$.

2.4.3 - Silicates

Au pH habituel de l'eau de mer ($\approx 8,2$), le silicium dissous se trouve à 95 % sous la forme de silicates (acide orthosilicique $\text{Si}(\text{OH})_4$). Un échantillon d'eau de mer est collecté dans un flacon Nalgene en suivant exactement le même protocole que pour le dosage des ions nitrates, nitrites, et phosphates. La méthode qui sert de référence est celle de Mullin & Riley (1955), modifiée par Fanning & Pilson (1973) : les silicates réagissent avec les ions molybdates pour former un hétéropolyacide, l'acide silicomolybdique. Ce complexe jaune est ensuite réduit par un mélange de "métol" (sulfate de méthyl-amino-4-phénol) et de sulfite de sodium pour former le bleu de méthylène. La densité optique de ce complexe est mesurée à 810 nm sur l'auto-analyseur Bran+Luebbe. Les concentrations en silicates sont également exprimées en $\mu\text{mol.L}^{-1}$.

3 - RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1 - Météorologie

De janvier 2002 à septembre 2003, la vitesse moyenne journalière du vent tri-horaire a varié de $1,4$ à $11,4\text{ m.s}^{-1}$, avec une valeur moyenne de $5,1\text{ m.s}^{-1}$ (Figure 16). Les moyennes mensuelles mesurées sur cette période sont conformes à celles mesurées entre 1971 et 2000, la saison la plus

venteuse étant la saison cyclonique (mi-novembre à mi-avril) et la plus calme la saison fraîche (mi-mai à mi-septembre). Les mois de novembre 2002 et juillet 2003 ont toutefois été un peu plus venteux que la normale. A l'inverse, ceux de janvier et mars 2002 ont été plus calmes qu'à l'accoutumée. La valeur maximale a été enregistrée lors du passage du cyclone Erica le 14/03/2003. Erica a atteint sa puissance maximale à 160 km à l'ouest de la Grande Terre, avec une pression au centre estimée à 920 hPa, des vents moyens estimés à 215 km.h⁻¹ et des rafales atteignant 320 km.h⁻¹. Il s'est un peu affaibli au moment de toucher la Grande Terre au niveau de Koné. L'oeil du cyclone est passé sur Nouméa le 14/03/2003 à midi : les rafales atteignaient alors 56 m.s⁻¹. Deux autres cyclones ont influencé la météorologie d'une partie du territoire au cours de la période d'étude, sans toutefois atteindre la puissance d'Erica : Beni, qui a légèrement affecté le nord, l'est et les îles Loyautés le 30/01/2003, et Gina, qui a effleuré les îles Belep le 09/06/2003. Leur influence ne s'est pas ressentie sur Nouméa.

Les alizés d'est à sud-est (80-150°) constituent le régime dominant des vents, avec des vitesses comprises, la majeure partie du temps, entre 5 et 8 m.s⁻¹ (Figure 17). Ils représentent 47 % des directions de vents observées. Les vents les plus puissants (vitesse du vent > 8 m.s⁻¹) soufflent du sud-est (140°). Les vents de secteur ouest-sud-ouest (230-270°), ou "coups d'ouest", représentent 12 % des vents et constituent le régime dominant après les alizés. La fréquence des vents ayant des vitesses inférieures à 2 m.s⁻¹ est de 5,7 %. Ces périodes de calmes sont surtout localisées en deuxième partie de nuit et en début de journée (de 2h à 8h).

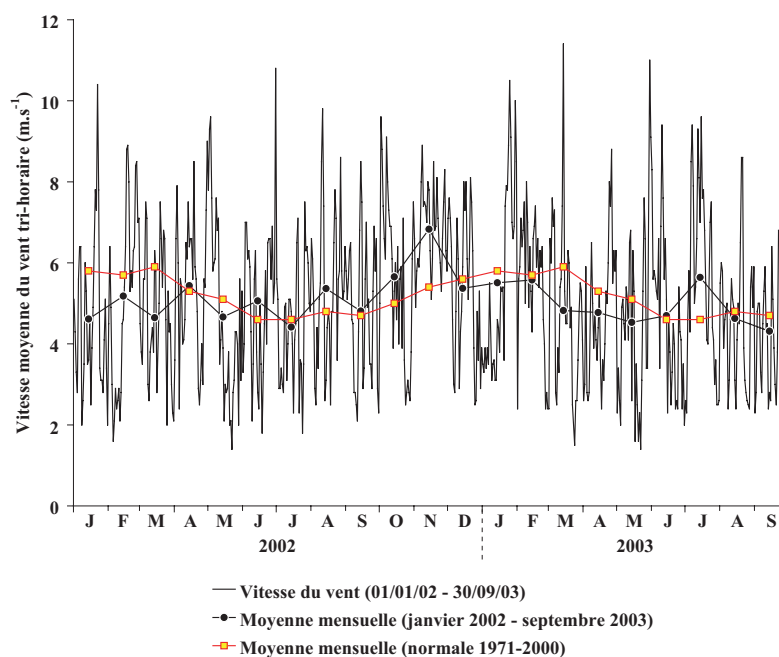


Figure 16 : Evolution saisonnière (valeurs journalières et moyennes mensuelles) de la vitesse moyenne du vent tri-horaire de janvier 2002 à septembre 2003, mesurée par la station Météo-France du Faubourg Blanchot (Nouméa). La normale des moyennes mensuelles est également représentée pour la période pour la période 1971-2000.

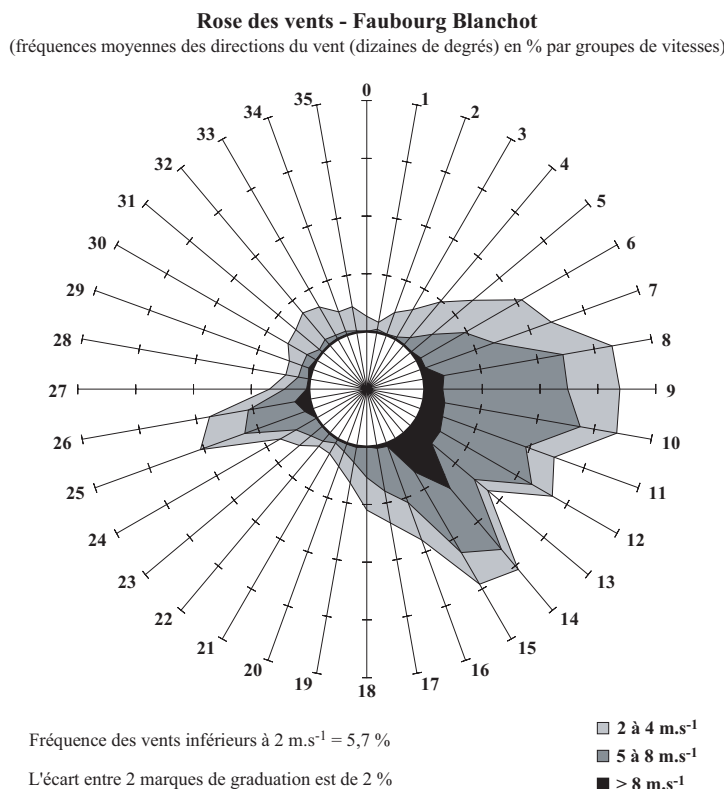


Figure 17 : Rose des vents tracée à partir des données de direction du vent tri-horaire, mesurées à la station Météo-France du Faubourg Blanchot (Nouméa) du 18 juin 2002 au 17 septembre 2003.

Les précipitations présentent une saisonnalité bien marquée avec des cumuls mensuels variant de 7,8 mm en octobre 2002 à 205,2 mm en mars 2003 (Figure 18). La saison sèche s'étalant de la mi-septembre à la mi-novembre 2002 a été plus sèche que la normale (données 1971-2000). A l'inverse, les saisons cycloniques 2002 et 2003 (mi-novembre à mi-avril) ont été caractérisées par une pluviosité plus importante que la normale 1971-2000. Le cumul journalier maximal enregistré sur la période d'étude est de 92,6 mm (15/07/2003). Les cumuls enregistrés lors du cyclone Erica ont atteint 57,4 mm.

Les débits des 3 principales rivières débouchant dans le lagon sud-ouest présentent les mêmes variations saisonnières que les précipitations (Figure 19). Ils sont faibles de juillet à août 2002, minimaux d'octobre à mi-décembre 2002, puis présentent une série de pics bien marqués de mi-décembre 2002 à mi-juillet 2003. De ces 3 cours d'eau, la Dumbéa est celui ayant les débits les plus importants. Le débit maximal a été enregistré le 15/03/2003, c'est-à-dire le lendemain du passage du cyclone Erica (Dumbéa : $215 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$; Coulée : $106 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$; Rivière des Pirogues : $119 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$). L'évènement pluvieux du 15/07/2003 se manifeste également sur ces profils par un débit très élevé le lendemain.

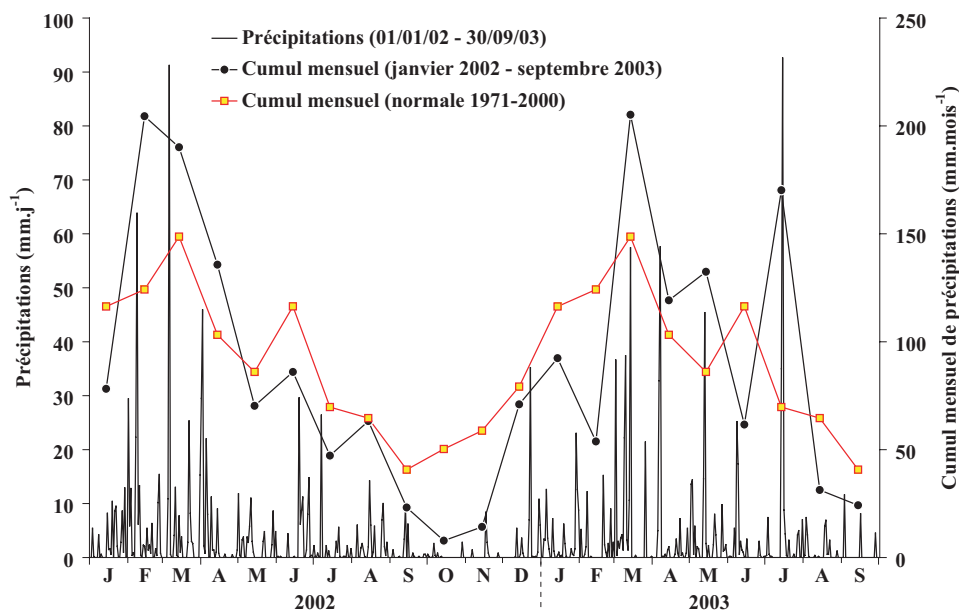


Figure 18 : Evolution saisonnière (valeurs journalières et cumuls mensuels) des précipitations de janvier 2002 à septembre 2003, mesurées par la station Météo-France du Faubourg Blanchot (Nouméa). La normale des cumuls mensuels est également représentée pour la période 1971-2000.

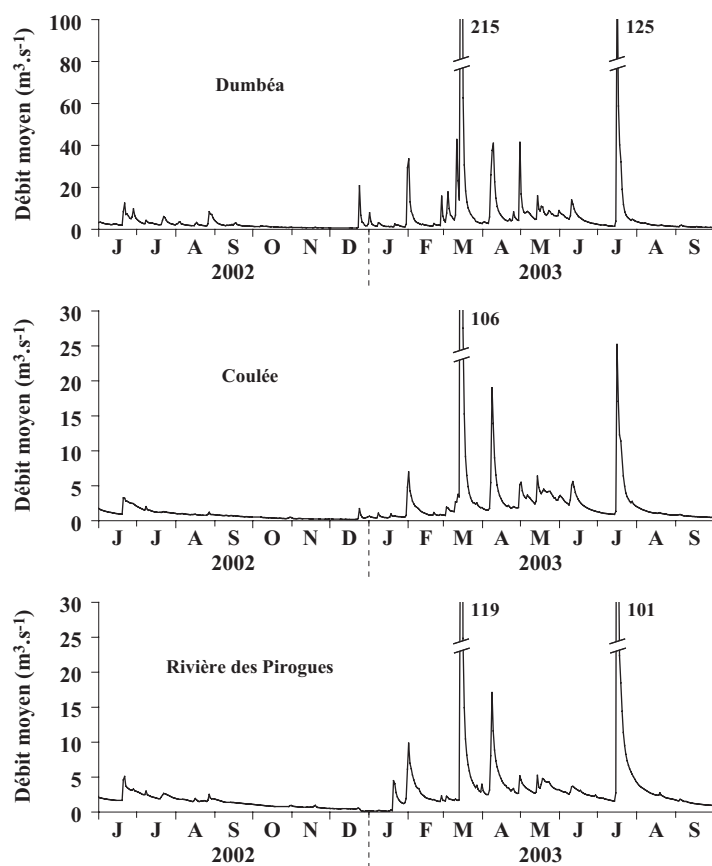


Figure 19 : Evolution saisonnière des débits moyens journaliers de la Dumbéa, de la Coulée, et de la Rivière des Pirogues, mesurés de juin 2002 à septembre 2003 par l'Observatoire de la Ressource en Eau.

D'un point de vue météorologique, la période au cours de laquelle s'est déroulée notre étude présente donc des caractéristiques relativement normales au regard de la climatologie des 30 dernières années, avec toutefois une saison sèche et une saison humide un peu plus marquée que d'habitude. Le passage du cyclone Erica sur Nouméa n'est pas un phénomène exceptionnel, la Nouvelle-Calédonie étant située dans une zone de passage de cyclones tropicaux. Dans le sud du territoire, la moyenne est de 1 cyclone tous les 4 ans. Bien que puissant, Erica n'a pas engendré de précipitations importantes en comparaison avec la plupart des autres phénomènes de ce type qui déversent généralement de 200 à 400 mm d'eau en 24 h.

3.2 - Caractérisation de l'eau de fond des deux sites

3.2.1 - Paramètres physiques

Les variations saisonnières de la température, de la salinité et de la concentration en oxygène dissous dans l'eau de fond des deux sites sont présentées sur la Figure 20.

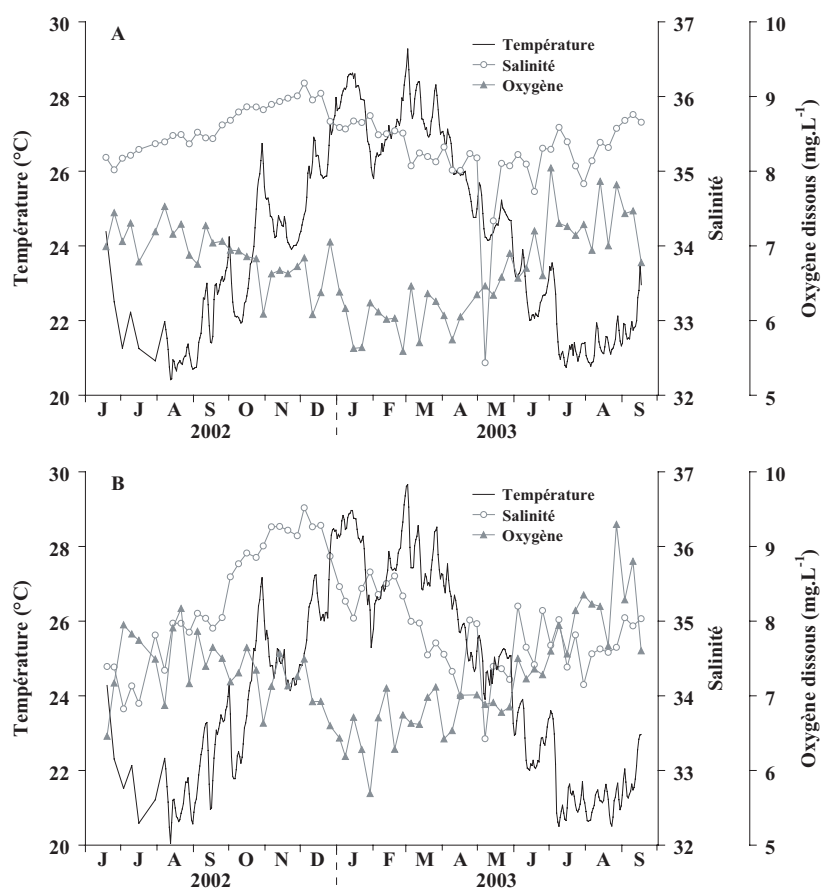


Figure 20 : Evolution saisonnière (juillet 2002 - septembre 2003) de la température, de la salinité et de la concentration en oxygène dissous dans l'eau de fond (A) du site de la baie de Sainte-Marie, et (B) du site de la baie de Koutio.

Le cycle annuel de température de l'eau de fond (mesures effectuées à 30 cm au-dessus du sédiment) présente les mêmes variations sur les deux sites, avec des valeurs minimales en juillet-août et maximales début mars. Ces valeurs s'échelonnent de 20,4 à 29,3 °C (amplitude = 8,9 °C) sur le site SM et de 20,1 à 29,7 °C (amplitude = 9,6 °C) sur le site BK. Cette différence d'amplitude est vraisemblablement due à la plus faible profondeur du site BK (3 m) comparé au site SM (5 m). Cette gamme de variation est semblable à celle mesurée dans le lagon sud-ouest entre 1997 et 2001 (Ouillon et al., sous presse).

La salinité (valeur moyenne du dernier mètre de la colonne d'eau au-dessus du sédiment) présente également des variations saisonnières sur les deux sites, avec des valeurs minimales en avril-mai, c'est-à-dire au cœur de la saison cyclonique, et maximales en novembre-décembre, c'est-à-dire au cœur de la saison sèche. Sur le site SM, éloigné de tout estuaire, la salinité varie de 32,43 à 36,18. Cette forte amplitude (3,75) est liée à la présence d'une forte dessalure le 07/05/2003. Le profil vertical de salinité effectué ce jour-là est atypique, avec une salinité de 34,5 dans les 2 premiers mètres de la colonne d'eau et la présence d'eau déssalée en-dessous (Figure 21). La sonde a été descendue jusqu'à 7 m alors que le site SM a une profondeur de 5 m : ce profil n'a donc pas été réalisé à la verticale du site d'étude mais probablement à quelques dizaines de mètres de celui-ci (dérive de l'embarcation). La couche de fond déssalée pourrait être liée à la présence d'une résurgence d'eau douce très localisée à proximité du site d'étude. Parce qu'elle n'est probablement pas représentative des conditions sur le site SM, la valeur de salinité du 07/05/2003 ne sera pas considérée lors de la calibration de l'équation de paléotempérature (cf. 3^{ème} partie, chapitre 1, section 2). La salinité sur le site BK varie de 33,43 à 36,52. Cette forte amplitude (3,09) reflète l'influence de la Dumbéa.

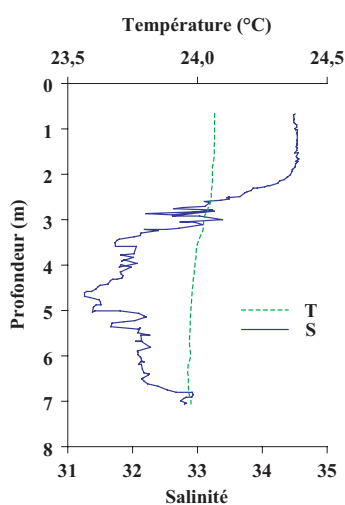


Figure 21 : Profil vertical de température et salinité effectué par la sonde CTD sur le site SM le 07/05/2003.

La concentration en oxygène dissous est fortement corrélée à la température de l'eau de fond, à la fois sur le site SM (relation linéaire négative : $r^2 = 0,642$; $p < 0,001$; $n = 64$) et sur le site BK (relation linéaire négative : $r^2 = 0,609$; $p < 0,001$; $n = 64$). Ces relations reflètent probablement les variations saisonnières d'intensité de la décomposition de matière organique à l'interface eau-sédiment. La concentration en oxygène dissous varie de 5,59 à 8,04 mg.L⁻¹ sur le site SM, et de 5,69 à 9,30 mg.L⁻¹ sur le site BK.

3.2.2 - Caractérisation de la matière particulaire

- *Baie de Sainte-Marie*

La concentration en chlorophylle *a* (Chl *a*) varie de 0,24 à 3,89 µg.L⁻¹, avec une ligne de base aux environs de 0,5 µg.L⁻¹ et plusieurs pics entre 1 et 2 µg.L⁻¹ (Figure 22.A). La concentration en Chl *a* dans nos échantillons reflète vraisemblablement à la fois la présence de phytoplancton mais également de phytobenthos remis en suspension. Clavier et al. (1995) ont en effet démontré que la matière particulaire collectée dans des pièges à sédiments situés à 2 m du fond dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie était constituée à 80 % par du matériel remis en suspension à partir du benthos. Nous emploierons donc le terme "microphyte" (phytoplancton + phytobenthos) pour faire référence à la matière végétale autochtone présente dans les échantillons prélevés en baie de Sainte-Marie et en baie de Koutio.

Le maximum de concentration est observé le 26/12/2002. La concentration en phéophytine présente une ligne de base aux environs de 0,1 µg.L⁻¹ (Figure 22.A). Un petit pic est observé le 26/12/2002 (0,71 µg.L⁻¹), en même temps que le maximum de Chl *a*, tandis que le maximum de concentration en phéopigments est atteint le 28/05/2003 (2,70 µg.L⁻¹). Le rapport de la concentration en Chl *a* sur celle en phéopigments (Chl/Phéo) est fréquemment utilisé comme indicateur de la dégradation de la matière phytoplanctonique. D'après Savoye (2001), un rapport inférieur à 1 décrit une MOP dégradée (et détritique si le rapport est inférieur à 0,5), tandis qu'un rapport supérieur à 2 décrit une MOP fraîche. Ce rapport varie de 0,62 à 8,82 sur le site SM (Figure 22.A). Il est supérieur à 2 de septembre 2002 à juin 2003. Seules deux valeurs sont inférieures à 1 (28/05/2003 et 20/08/2003). Dans l'ensemble, nous pouvons donc considérer que les microphytes présents dans nos échantillons sont relativement frais tout au long de la période d'étude.

Les variations des profils de concentration en carbone et azote organique particulaire (COP et NOP) sont proches de celles du profil de concentration en Chl *a* (Figure 22.B), suggérant que la matière organique particulaire est essentiellement composée de microphytes. La concentration en COP varie de 58,9 à 528,6 µg.L⁻¹, avec un premier pic synchrone au maximum de Chl *a*, et un

maximum le 02/07/2003. La concentration en NOP varie quant à elle de 12,4 à 72,9 $\mu\text{g.L}^{-1}$, avec un maximum synchrone au maximum de Chl *a*. Le rapport COP/NOP est fréquemment utilisé pour déterminer l'origine de la MOP présente dans la colonne d'eau. Il permet en effet de différencier le matériel terrigène (COP/NOP > 12) du plancton (COP/NOP < 10 ; voir la revue de Savoye, 2001). Dans notre étude, sa valeur moyenne est de 6,2 (gamme de variation : 1,9 à 10,5 ; Figure 22.B), c'est-à-dire assez proche de la valeur moyenne de référence qui est de 6,6 pour les microphytes (Redfield et al., 1963). Nous pouvons donc considérer que la MOP est essentiellement composée de microphytes.

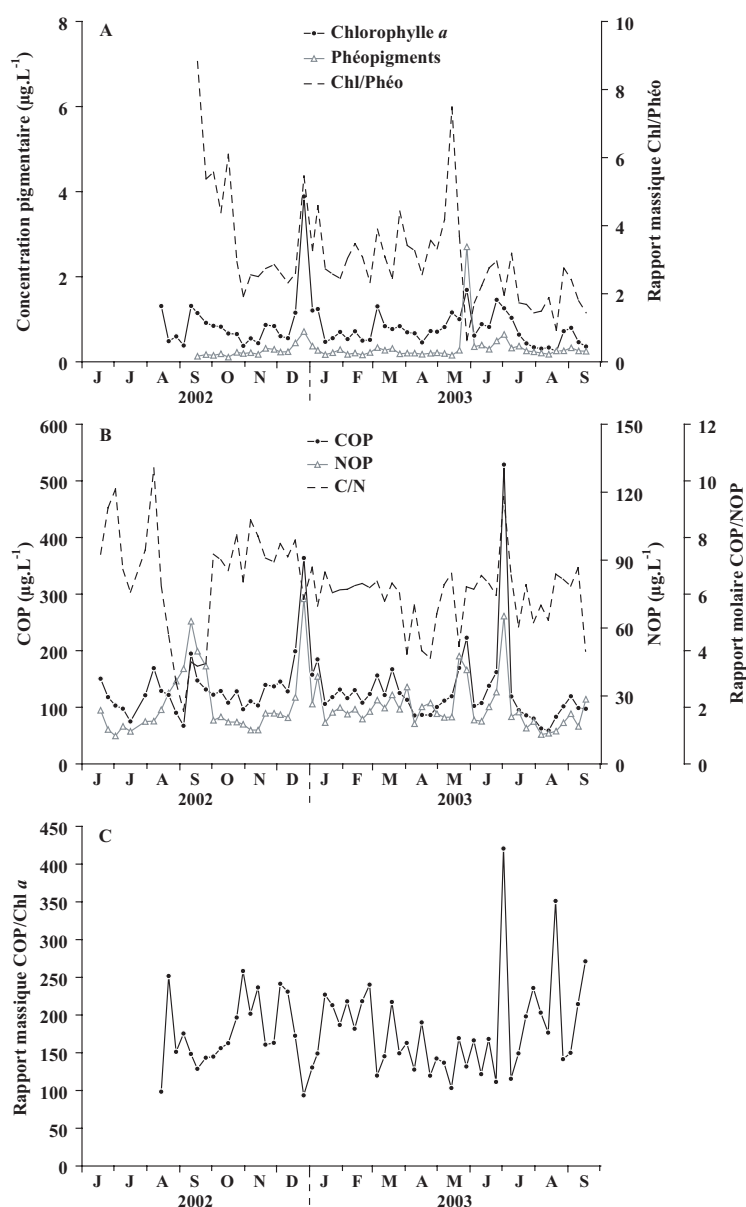


Figure 22 : Evolution saisonnière dans l'eau de fond du site de la baie de Sainte-Marie (A) des concentrations en chlorophylle *a*, phéopigments, et du rapport massique chlorophylle *a* / phéopigments, (B) des concentrations en carbone et azote organique particulaire, et du rapport molaire COP/NOP, et (C) du rapport massique COP/Chl *a*.

Enfin, le rapport massique COP/Chl *a* est à la fois indicateur de la présence ou de l'absence d'hétérotrophes parmi les autotrophes (les premiers ne contenant pas de Chl *a* en dehors de leur contenu stomacal), et de l'état de fraîcheur ou de dégradation de la MOP autotrophe (la Chl *a* se dégradant plus rapidement que le COP ; Savoye, 2001). Ainsi, un rapport COP/Chl *a* inférieur à 200 est caractéristique d'une MOP dominée par des microphytes nouvellement formés tandis que des valeurs supérieures à 200 décrivent une MOP détritique (d'origine terrestre ou microphytique) et/ou la présence d'hétérotrophes dans le milieu (Bentaleb et al., 1998). Ce rapport est relativement constant dans notre étude, avec des valeurs de l'ordre de 100 à 250, à l'exception d'un premier pic le 02/07/2003 (valeur = 420) et d'un second le 20/08/2003 (valeur = 351 ; Figure 22.C). Ces fortes valeurs pourraient signer une MOP détritique d'origine microphytique : les valeurs inférieures à 2 du rapport Chl/Phéo accrédiateraient cette hypothèse. Ce n'est cependant vraisemblablement pas la seule explication, du moins pour le pic du 02/07/2003. En effet, ce pic est synchrone au maximum de concentration en COP ($528,6 \mu\text{g.L}^{-1}$) alors que la concentration en Chl *a* n'est pas excessivement élevée ($1,26 \mu\text{g.L}^{-1}$). Ce pic de COP/Chl *a* pourrait donc également refléter la présence d'hétérotrophes mais également la présence de cellules microphytiques à rapport COP/Chl *a* élevé comme des cyanobactéries (Geider et al., 1993). Le rapport COP/Chl *a* confirme donc l'origine majoritairement microphytique de la MOP.

- *Baie de Koutio*

Le profil de concentration en Chl *a* dans l'eau de fond du site BK est très différent de celui du site SM (Figure 23.A). La concentration en Chl *a* est tout d'abord plus élevée sur le site BK, variant de $0,32$ à $7,00 \mu\text{g.L}^{-1}$ avec un maximum enregistré le 19/03/2003. D'autre part, les plus fortes biomasses chlorophylliennes sont enregistrées de décembre 2002 à janvier 2003 mais surtout de mars à mai 2003. La concentration en phéopigments présente une gamme de variation relativement réduite au cours du suivi ($0,15$ à $0,94 \mu\text{g.L}^{-1}$; Figure 23.A). Par conséquent, le rapport Chl/Phéo suit les variations de la concentration en Chl *a*, variant de $1,10$ à $9,16$ (Figure 23.A). Tout comme sur le site SM, ce rapport est supérieur à 2 de septembre 2002 à juin 2003, et compris entre $1,10$ et $2,58$ de juin à septembre 2003. Nous pouvons donc également considérer que les microphytes sont relativement frais tout au long du suivi.

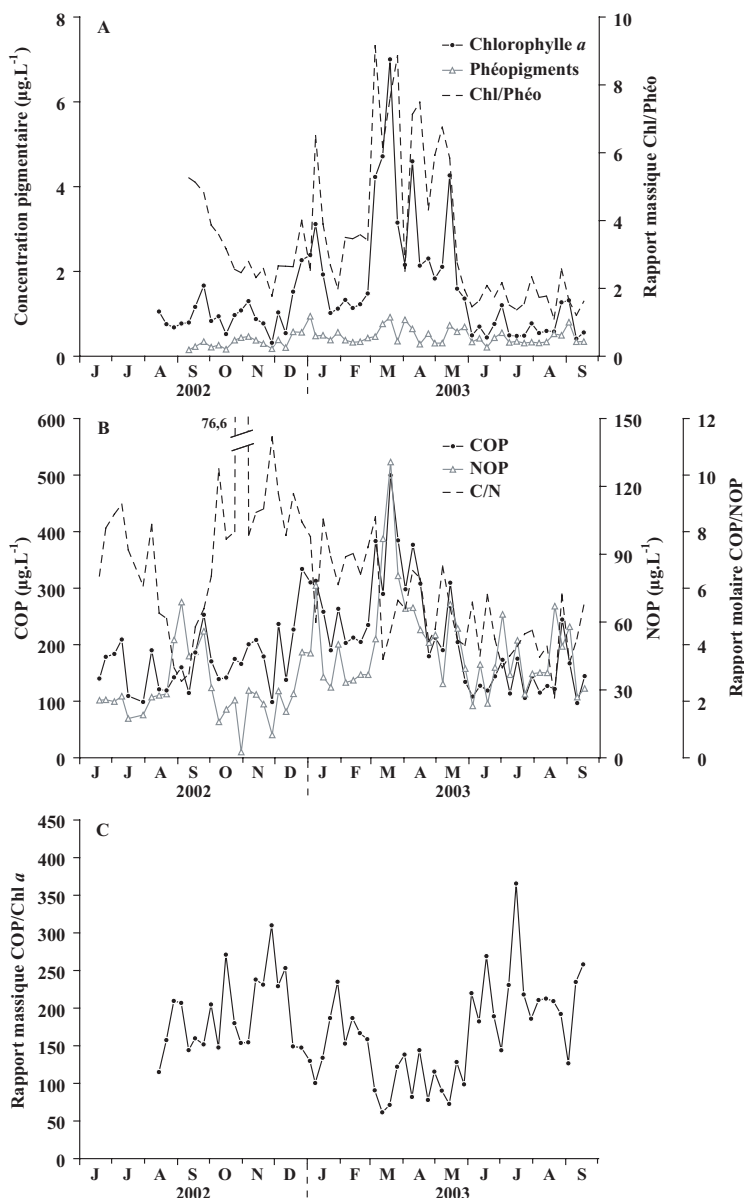


Figure 23 : Evolution saisonnière dans l'eau de fond du site de la baie de Koutio (A) des concentrations en chlorophylle *a*, phéopigments, et du rapport massique chlorophylle *a* / phéopigments, (B) des concentrations en carbone et azote organique particulaire, et du rapport molaire COP/NOP, et (C) du rapport massique COP/Chl *a*.

Les variations des profils de concentration en carbone et azote organique particulaire (COP et NOP) sont proches de celles du profil de concentration en Chl *a*, tout comme pour le site SM (Figure 23.B), suggérant là aussi que la matière organique particulaire est essentiellement composée de microphytes. La concentration en COP varie de 96,7 à 499,6 µg.L⁻¹, avec un maximum synchrone au maximum de Chl *a*. La concentration en NOP varie de 2,5 à 130,8 µg.L⁻¹, avec là aussi un maximum synchrone à celui de Chl *a*. Le rapport COP/NOP a une valeur moyenne de 7,1, proche de la valeur de Redfield et al. (1963), mais varie considérablement au cours du suivi (2,1 à 76,6), avec une valeur maximum le 30/10/2002 (Figure 23.B). Les

précipitations ainsi que le débit de la Dumbéa étaient alors à leurs minimums annuels, réfutant l'hypothèse d'une origine terrigène de la MOP. Il est admis que le phytoplancton voit son rapport COP/NOP augmenter au cours de la dégradation du fait d'une solubilisation préférentielle de l'azote (Smith et al., 1992). Cependant, la valeur du rapport Chl/Phéo au 30/10/2002 était supérieure à 2 (2,46), réfutant l'hypothèse d'une MOP caractérisée par des microphytes dégradés. L'origine de cette forte valeur reste donc inexpliquée (problème analytique ?). Quoi qu'il en soit, le rapport COP/NOP est inférieur à 10 pendant la quasi-totalité du suivi, suggérant que la MOP est essentiellement composée de plancton et plus spécifiquement, au vu des covariations entre COP, NOP et Chl *a*, de microphytes.

Quant au rapport COP/Chl *a*, il présente des variations assez marquées, entre 61,5 et 365,5 (Figure 23.C). Il est minimal entre mars et mai 2003, au même moment que les plus fortes concentrations en Chl *a*, suggérant que durant cette période, la MOP est caractérisée par des microphytes particulièrement frais. Ce rapport est maximal le 16/07/2003, c'est-à-dire au même moment qu'une très forte crue de la Dumbéa ($125 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$; Figure 19) : il signe donc vraisemblablement une MOP détritique d'origine terrestre. La valeur relativement faible du rapport COP/NOP le 16/07/2003 (valeur = 3,94) s'expliquerait par le fait que le rapport COP/NOP des végétaux supérieurs, bien qu'initialement élevé, diminue au cours de la dégradation bactérienne du fait de l'apport de biomasse à faible COP/NOP (bactéries ; Thornton & McManus, 1994). Globalement, le rapport COP/Chl *a* indique tout de même que la MOP est majoritairement composée de microphytes.

3.2.3 - Sels nutritifs

- *Baie de Sainte-Marie*

La concentration en ammonium varie de 0,01 à $1,85 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, avec une ligne de base aux environs de $0,05 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (Figure 24.A). Elle est relativement faible d'août à décembre 2002, excepté en septembre 2002 ($1,60 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$), élevée d'avril à mai 2003, et maximale en juin 2003.

La concentration en nitrates+nitrites varie de 0 à $1,83 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, avec une ligne de base aux environs de $0,03 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (Figure 24.A). Elle présente sensiblement les mêmes variations saisonnières que la concentration en ammonium. La concentration en phosphates varie de 0 à $0,63 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, avec un maximum en septembre 2002, c'est-à-dire au même moment que des pics importants de concentration en sels azotés (Figure 24.B). Elle est également assez élevée d'avril à juin 2003. Les profils de concentrations en sels azotés et phosphates sont donc assez semblables. Les concentrations en silicates évoluent différemment (Figure 24.B). Elles "oscillent" tout au long de la période d'étude autour de $5 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (gamme de variation : 1,31 à $8,75 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$).

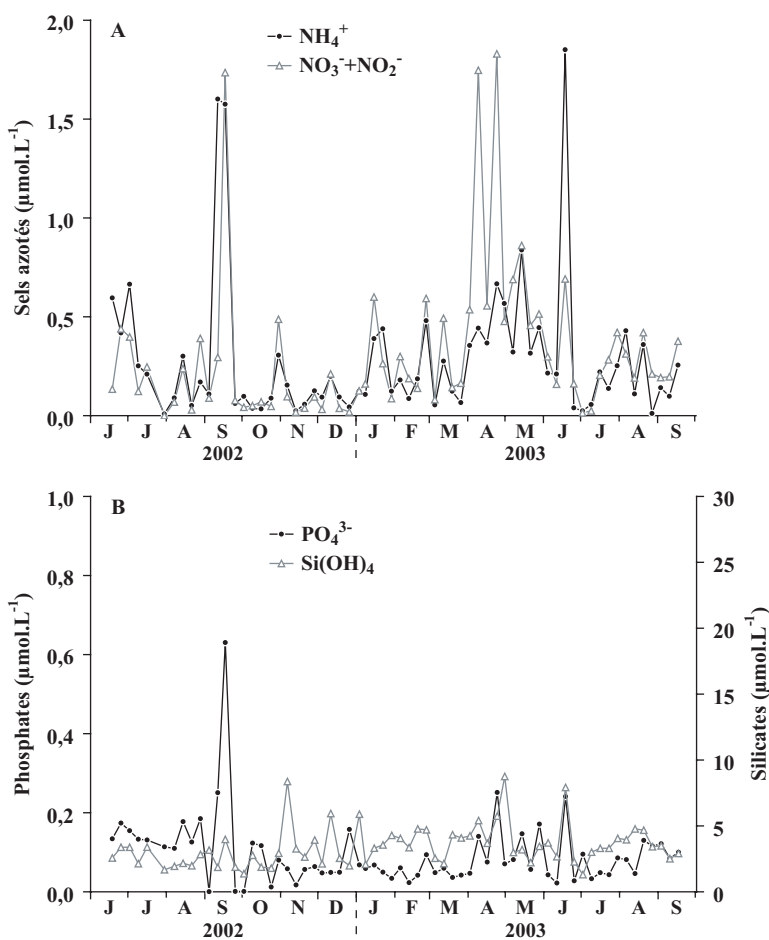


Figure 24 : Evolution saisonnière dans l'eau de fond du site de la baie de Sainte-Marie (A) des concentrations en ammonium et en nitrates+nitrites, et (B) des concentrations en phosphates et silicates.

Les variations des teneurs en nutriments sont généralement considérées comme étant contrôlées par une combinaison de processus physiques (apports d'eaux douces, remise en suspension de sédiment), géochimiques (flux de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment liés aux variations de potentiel redox dans le sédiment) et biologiques (consommation par les autotrophes, reminéralisation). Aucune relation significative n'est observée entre les variations des concentrations en sels nutritifs et celles des précipitations et débits des rivières (régression linéaire : $r^2 < 0,03$; $p > 0,18$; $n = 65$; quel que soit le sel nutritif considéré). Les pics de concentrations en sels azotés et phosphates observés en septembre 2002 ne sont en effet pas synchrones à des précipitations ou débits importants (début de la saison sèche ; Figure 19). De même, les forts débits et précipitations de mars et juillet 2003 ne sont pas non plus synchrones à des pics de ces concentrations. D'autre part, l'analyse détaillée des données de vents révèle que les pics de concentrations en sels nutritifs ne se produisent pas à des périodes de forçage physique important, excluant l'hypothèse d'une remise en suspension de sédiment. Enfin, la courantologie dans la baie de Sainte-Marie tend à isoler le site d'étude des apports en nutriments issus des rejets

d'eaux usées de la ville de Nouméa (cf. 1^{ère} partie, chapitre 1, section 3.2.1). Il est donc peu probable que les variations des concentrations en sels nutritifs sur ce site soient contrôlées par des processus physiques. Une influence des processus géochimiques à l'interface eau-sédiment et/ou de l'activité biologique serait plus probable.

Les variations de concentrations en sels nutritifs ne présentent cependant pas de relation apparente avec les variations de la biomasse chlorophyllienne (Figure 22.A). Par exemple, le pic de concentration en Chl *a* (26/12/2002) n'est pas précédé d'un pic de concentration en sels nutritifs, et inversement. Cela suggère un turn-over extrêmement rapide : par conséquent, notre pas d'échantillonnage était vraisemblablement trop lâche pour mettre en évidence la relation entre sel nutritifs et biomasse microphytique.

- *Baie de Koutio*

La concentration en ammonium varie de 0 à 1,24 $\mu\text{mol.L}^{-1}$, avec une ligne de base aux environs de 0,05 $\mu\text{mol.L}^{-1}$ (Figure 25.A). Elle diminue progressivement de juillet 2002 à fin mars 2003, à l'exception d'un pic le 29/01/2003 (1,02 $\mu\text{mol.L}^{-1}$). Elle est relativement élevée de fin avril à fin juillet 2003, et minimale le 27/08/2003. La concentration en nitrates+nitrites varie tout au long du suivi entre 0,01 et 1,14 $\mu\text{mol.L}^{-1}$, tout en présentant les mêmes variations que la concentration en ammonium (Figure 25.A). Deux valeurs extrêmement élevées se détachent néanmoins de ce profil. La première est enregistrée le 09/04/2003 (3,43 $\mu\text{mol.L}^{-1}$) et la seconde le 16/07/2003 (3,03 $\mu\text{mol.L}^{-1}$) : ces deux dates correspondent à deux crues majeures de la Dumbéa (41 et 125 $\text{m}^3.\text{s}^{-1}$, respectivement). La concentration en phosphates présente une ligne de base aux environs de 0,05 $\mu\text{mol.L}^{-1}$, ponctuée de multiples petits pics tout au long du suivi (gamme de variation : 0 à 0,45 $\mu\text{mol.L}^{-1}$; Figure 25.B). Enfin, la concentration en silicates présente un profil proche de celui de la concentration en nitrates+nitrites (Figure 25.B). Elle est minimale le 28/11/2002, c'est-à-dire à la fin de la saison sèche (2,75 $\mu\text{mol.L}^{-1}$) et présente des niveaux très élevés de la fin du mois de mars au début du mois de juin 2003 (maximum de 53,67 $\mu\text{mol.L}^{-1}$ le 09/04/2003). Elle est également relativement élevée en juillet et août 2003.

A l'inverse de ce qui se passe sur le site SM, des relations statistiquement significatives peuvent être mises en évidence entre les concentrations en sels nutritifs sur le site BK et le débit de la Dumbéa (régression linéaire : $r^2 > 0,11$; $p < 0,01$; $n = 65$; quel que soit le sel nutritif considéré). Les maximums de concentration en nitrates+nitrites et en silicates sont notamment enregistrés simultanément à une crue majeure de la Dumbéa (41 $\text{m}^3.\text{s}^{-1}$). D'autre part, l'augmentation progressive de la concentration en Chl *a* du début du mois de février jusqu'à la mi-mars 2003 est synchrone à une diminution progressive de la concentration en sels azotés, le

maximum de concentration en Chl *a* correspondant au minimum de concentration en nitrates+nitrites. Il est probable que le cyclone Erica, en augmentant considérablement le débit de la Dumbéa, ait conduit à un apport massif de sels nutritifs sur le site BK. Cependant, les concentrations en Chl *a* étaient déjà très élevées et ces sels nutritifs ont vraisemblablement été immédiatement consommés par les microphytes, expliquant ainsi l'absence de pic de concentration en sels nutritifs au moment du cyclone. Ce dernier, en induisant un forçage hydrodynamique considérable ayant pu stresser les cellules phytoplanctoniques, pourrait de plus être à l'origine de la fin du bloom de la mi-mars 2003. Quant à la crue du 09/04/2003, elle a probablement provoqué des apports importants en sels azotés en silicates et a ainsi contribué à redynamiser la production primaire (pic de Chl *a* à 4,6 $\mu\text{g.L}^{-1}$).

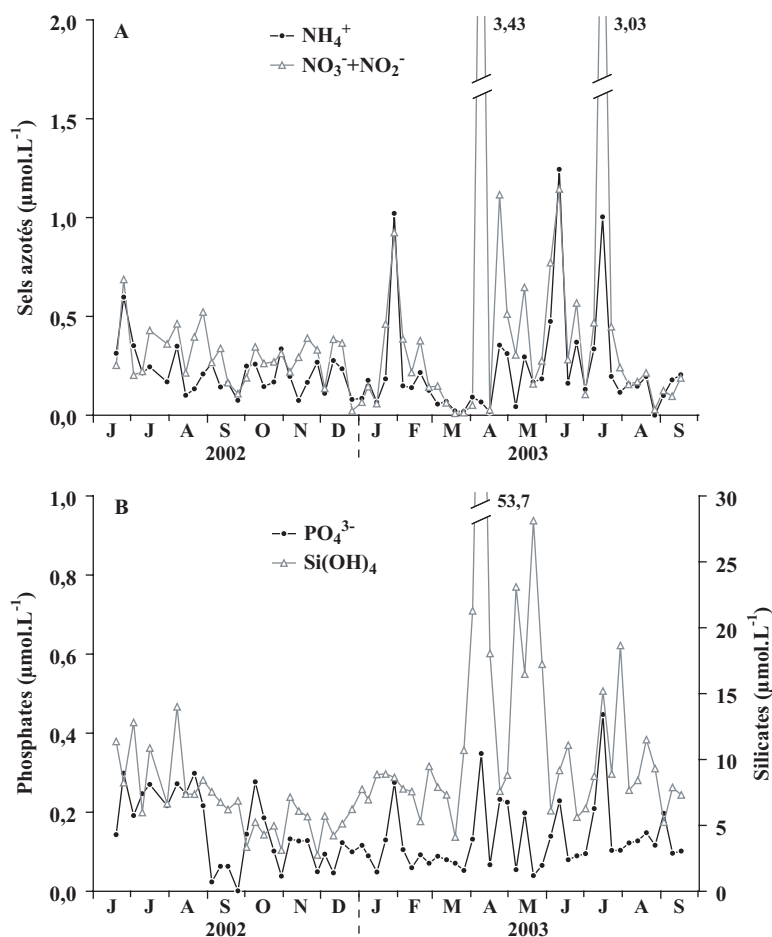


Figure 25 : Evolution saisonnière dans l'eau de fond du site de la baie de Koutio (A) des concentrations en ammonium et en nitrates+nitrites, et (B) des concentrations en phosphates et silicates.

4 - CONCLUSION

Les conditions météorologiques au cours de notre suivi environnemental ont présenté des variations semblables à celles des 30 dernières années, avec notamment des précipitations et débits fluviaux plus importants pendant la saison cyclonique et minimaux pendant la saison sèche. Cette saisonnalité a néanmoins été un peu plus marquée en 2002-2003. Ce suivi a d'autre part été marqué par un phénomène violent, mais pas exceptionnel pour la zone étudiée, à savoir le passage sur Nouméa du cyclone Erica en mars 2003.

Au niveau de la masse d'eau, le cycle annuel de concentration en oxygène dissous reflète les variations saisonnières d'intensité de la décomposition de matière organique à l'interface eau-sédiment, liées aux variations saisonnières de la température de l'eau. Quant à la salinité, elle est fortement contrôlée par la saisonnalité des précipitations. Ses variations annuelles sont cependant nettement moins importantes sur le site SM que sur le site BK, confirmant l'influence relativement marquée de la rivière Dumbéa sur ce dernier.

En ce qui concerne la matière organique particulaire, les trois indicateurs couramment utilisés pour la décrire (rapports COP/NOP, Chl/Phéo, COP/Chl *a*) indiquent qu'elle est majoritairement composée de microphytes frais (phytoplancton et/ou phytobenthos remis en suspension), et ce sur les deux sites. L'absence de suivi de la composition spécifique des microphytes ne permet cependant pas de statuer sur sa nature (diatomées, dinoflagellés, cyanobactéries ?).

Quant aux sels nutritifs, les variations de leurs concentrations seraient majoritairement contrôlées par la dynamique des autotrophes. Elles pourraient toutefois également être contrôlées par les flux de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment sur le site SM. Sur le site BK, ces concentrations sont également fortement influencées par les apports en nutriments de la Dumbéa.

2^{EME} PARTIE

**CROISSANCE COQUILLIÈRE DE
*COMPTOPALLIUM RADULA***

1 - INTRODUCTION

La surface de la planète contient de nombreuses archives géochimiques, outils précieux pour l'étude et la compréhension des causes de la variabilité climatique et paléoclimatique (Dunbar & Cole, 1999). C'est dans ce contexte que l'utilisation des squelettes carbonatés d'organismes marins s'est considérablement accrue au cours des dix dernières années, notamment grâce au développement de techniques analytiques de plus en plus performantes (cf. 3^{ème} partie de ce manuscrit) permettant d'extraire l'information géochimique archivée, par exemple dans les coraux massifs ou les coquilles de bivalves. Mais la précision de la calibration puis des reconstructions paléoenvironnementales découlant de ces analyses est étroitement liée à notre capacité à recalibrer temporellement des prélèvements effectués le long de l'axe de croissance de ces organismes. L'intérêt des coraux et des coquilles de bivalves est que ces organismes précipitent leur squelette carbonaté sous la forme de structures périodiques (bandes, stries) dont l'étude, ou sclérochronologie, a pour but de déterminer leur rythme de formation. Lorsque cette périodicité est connue, ces marques de croissance peuvent être utilisées comme de véritables références chronologiques, procurant ainsi un enregistrement précis des variations environnementales, analogue à ceux issus des cernes hivernaux des arbres en milieu continental.

La calibration de la coquille de *Comptopallium radula* comme archive des conditions environnementales requiert donc deux préalables indispensables. Il faut tout d'abord connaître le rythme de formation des stries présentes sur sa coquille (cf. 1^{ère} partie, chapitre 1, section 3.1.4), sous réserve d'une formation périodique, puis délimiter précisément, le cas échéant, les périodes d'arrêts de croissance. Depuis les travaux de Clark (1968), de nombreuses études se sont focalisées sur le rythme de formation des stries des pectinidés ; la plupart décrivent une périodicité journalière chez de nombreuses espèces (Clark, 1968 ; Wrenn, 1972 ; Clark, 1975 ; Antoine, 1978 ; Broom & Mason, 1978 ; Helm & Malouf, 1983 ; Hurley et al., 1987 ; Joll, 1988 ; Parsons et al., 1993 ; Chauvaud et al., 1998). Ainsi, chez *Pecten maximus*, les stries constituent des repères temporels permettant d'attribuer une date de formation à chaque portion de coquille, le rythme de formation des stries et les périodes d'arrêts de croissance étant parfaitement connus (Chauvaud et al., 1998). Cette caractéristique permet notamment d'utiliser cette espèce pour des reconstructions paléothermométriques extrêmement précises ($\pm 0,5$ °C ; Chauvaud et al., 2005). Il existe toutefois une multitude d'autres rythmes de formation des marques de croissance chez les bivalves. Kennish & Olsson (1975) ont par exemple identifié 6 périodicités différentes chez *Mercenaria mercenaria* (< 1 jour, 1 j, 2 j, 14 j, 28 j, 340-380 j). Par conséquent, le rythme de calcification doit être étudié minutieusement avant d'utiliser une nouvelle espèce de pectinidé

comme archive environnementale, la périodicité journalière ne pouvant, en l'état actuel des connaissances, être considérée comme une caractéristique universelle de la famille.

Plusieurs méthodes peuvent être utilisées pour déterminer la périodicité de formation des marques de croissance présentes sur les coquilles de bivalves, notamment les mesures successives d'individus marqués (Clark, 1968 ; Broom & Mason, 1978) et les techniques de capture-recapture en milieu naturel. Cette dernière méthode, permettant de mettre en relation le nombre de stries formées avec le temps écoulé entre les deux captures, a ainsi permis de mettre en évidence l'existence de stries journalière chez le pectinidé australien *Amusium balloti* (Joll, 1988). La comparaison des profils de croissance coquillière d'individus prélevés à différentes dates s'est avérée fructueuse pour la détermination du rythme de formation des stries de la coquille de *P. maximus* (Chauvaud et al., 1998). Cependant, l'utilisation de cette méthode nécessite que l'on admette l'hypothèse que la strie est un critère d'âge, donc qu'il existe une périodicité dans la formation des stries. Enfin, l'utilisation de marquages chimiques utilisant des fluorochromes a également fait l'objet de plusieurs études concluantes, notamment sur *Pecten vogdesi* (Clark, 1975) et *Placopecten magellanicus* (Hurley et al., 1987 ; Parsons et al., 1993).

Ce chapitre présente tout d'abord brièvement les résultats d'une étude des principales relations d'allométrie et de la gamétogénèse de *C. radula*. Il décrit ensuite l'étude sclérochronologique ayant pour objectifs (1) d'examiner la possibilité de l'existence d'une rythmicité de formation des stries (et le cas échéant, de la déterminer), et (2) de délimiter temporellement les éventuels arrêts de croissance se produisant au cours de la vie de l'espèce. Trois méthodes ont été testées pour atteindre les objectifs précités. Deux d'entre elles se sont révélées infructueuses. Toutefois, les résultats de ces trois techniques seront présentés et discutés au fil de ce chapitre, car elles ont malgré tout permis d'acquérir un certain nombre de connaissances sur la biologie de l'espèce.

2 - ALLOMÉTRIE ET GAMÉTOGÉNÈSE

2.1 - Introduction et rappels

La description de la croissance coquillière de *Comptopallium radula* est l'un des pré-requis les plus importants pour notre étude sur l'enregistrement de signaux isotopiques et élémentaires dans la coquille. Des connaissances sur la croissance des tissus "mous" et sur les relations d'allométrie sont également utiles pour interpréter correctement les signaux géochimiques des carbonates. Lorrain et al. (2004) ont par exemple montré que les variations ontogéniques du $\delta^{13}\text{C}$ au sein de la calcite des valves de *Pecten maximus* étaient en partie liées à une utilisation croissante, pour le processus de calcification, du carbone issu de la respiration et donc du

métabolisme de l'animal. Or la consommation d'oxygène est étroitement liée au poids total des tissus mous (Bricelj & Shumway, 1991). Cet exemple illustre la nécessité d'une bonne connaissance des relations d'allométrie, notamment la relation taille-poids. Le concept d'allométrie repose sur l'étude de la croissance relative des différentes parties d'un organisme les unes par rapport aux autres. La loi élémentaire de la croissance relative, ou loi d'allométrie simple d'Huxley (1972), s'exprime sous la forme :

$$y = b x^a$$

où (y) représente la dimension de l'organe étudié et (x) celle de l'organe de référence. Le paramètre a représente le taux de croissance relative de l'organe étudié par rapport à l'organe de référence. Selon les valeurs de a , trois différents types de croissance peuvent être définis :

- si $a = 1$, la croissance relative est dite isométrique ;
- si $a < 1$, il y a allométrie minorante : l'organe étudié s'accroît moins vite que l'organe de référence ;
- si $a > 1$, il y a allométrie majorante : l'organe étudié s'accroît plus vite que l'organe de référence.

Ainsi, lors de l'étude de la relation entre un poids (dimension 3) et une longueur (dimension 1), lorsque la masse volumique ne varie pas avec l'âge, il y a isométrie pour $a = 3$.

Cette section a pour objectif de décrire brièvement les principales relations d'allométrie existant chez *C. radula*. Elle contribue également à enrichir les connaissances sur la biologie de l'espèce, notamment sur son cycle reproducteur et sur les transferts saisonniers d'énergie entre organes.

2.2 - Méthode

Chaque mois entre le 21/08/2002 et le 27/08/2003 (à l'exception du mois de juin 2003), un lot d'une vingtaine de spécimens de *C. radula* a été pêché en plongée sur chaque site. Les individus prélevés ont été sélectionnés de manière à couvrir le spectre de taille le plus large possible (pêche sélective). A l'issue de chaque prélèvements, les individus pêchés ont été placés en dépuration dans un bac d'eau de mer (80 L) prélevée à proximité de Nouméa, et passée en continu sur un filtre Eheim (filtration mécanique sur ouate de perlon et mousse synthétique, et chimique sur charbon actif). L'oxygénation du bac a été assurée par deux diffuseurs (prise d'air équipée d'un filtre GF/F Whatman 0,45 µm). Lors de cette phase de dépuration, les individus étaient surélevés par rapport au fond pour les séparer de leurs fécès. Après 5 jours de dépuration, ils ont

été sortis de l'eau, égouttés sur papier absorbant, puis pesés sur une balance Ohaus Explorer 10⁻² g pour obtenir le poids frais total (PT) de l'individu (coquille incluse). Leur hauteur (H) a été mesurée à l'aide d'un pied à coulisse (précision = 0,1 mm).

Les individus ont ensuite été disséqués selon l'ordre suivant : 1^{er} feuillet branchial, gonade, 2^{ème} feuillet branchial, glande digestive, manteau, et muscle adducteur. Le reste des organes a également été conservé (intestin postérieur, reins, palpes labiaux, cœur, pied, stylet cristallin, tissus conjonctifs). Tout le matériel servant à la dissection (manche de bistouri, ciseaux, pinces) était en acier inoxydable (Titanox), rincé à l'eau Milli-Q (résistivité = 17,9 MΩ.cm⁻¹), nettoyé à l'éthanol technique et essuyé entre chaque spécimen. Les lames de scalpel ("carbon steel", stérile) étaient changées régulièrement (tous les 6 individus environ, ces lames ne servant qu'au prélèvement du muscle). La glande digestive a été systématiquement purgée à l'aide d'une seringue de 1 mL remplie d'eau Milli-Q et équipée d'un cathéter fin enfoncé dans la bouche de l'animal. Cette opération a été renouvelée jusqu'à ce que l'eau injectée ressorte limpide. Une fois séparés, les organes ont été égouttés sur une feuille de papier absorbant, puis pesés sur une balance Ohaus Explorer (précision 10⁻⁴ g) afin d'obtenir le poids frais du muscle, de la gonade, de la glande digestive, des branchies, du manteau et du reste des viscères. La somme de toutes ces mesures donne le poids frais des chairs (PC). Par ailleurs, le poids sec de la coquille (PCoq) a également été mesuré.

L'indice gonadique frais (IG) a été calculé pour chaque individu disséqué selon la formule suivante :

$$IG = 10^6 \times P_G / H^3$$

où P_G est le poids frais de la gonade (en g) et H la hauteur de la coquille (en mm). Une moyenne de l'IG a ensuite été calculée pour chaque mois de prélèvement.

Les équations d'allométrie décrites dans cette section relient la hauteur de la coquille au poids frais total de l'individu, au poids frais des chairs, et au poids sec de la coquille. Afin de pouvoir tester les coefficients d'allométrie *a*, la relation d'Huxley (1972) a été linéarisée par une transformation logarithmique :

$$\log y = a \log x + \log b$$

La pente *a* de cette équation a ensuite été comparée à la pente théorique d'isométrie (*a* = 3) à l'aide d'un test *t* de Student ($\alpha = 0,05$), après vérification de la normalité de la distribution des résidus (test W de Shapiro-Wilks, risque $\alpha = 0,05$).

Un test de Kruskal-Wallis a été utilisé pour vérifier l'absence de différence significative entre les poids moyens de chairs d'un prélèvement à l'autre, la normalité de la distribution des données (vérifiée par le test W de Shapiro-Wilks au risque $\alpha = 0,05$) n'étant pas respectée et ne permettant pas de procéder à une ANOVA (et ce même si l'homogénéité des variances, testée à l'aide du test de Bartlett au niveau de confiance 95 %, était vérifiée). Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel Statgraphics Plus 5.1.

2.3 - Résultats

Au total, 488 individus ont été prélevés (dont 441 disséqués), dans la gamme de taille 28,5-107,2 mm (Figure 26). Les coquilles mesurant entre 70 et 80 mm constituaient la classe de taille la plus représentée. Les principales relations d'allométrie sont détaillées sur la Figure 27. Le test sur leur pente a indique que la seule relation isométrique est celle reliant le poids frais des chairs à la hauteur de la coquille ($|t'_{ac}| < t_{\alpha/2}$; Tableau 2). Les deux autres relations ont des pentes significativement inférieures à 3, illustrant l'existence de relations allométriques minorantes.

Les organes pris en considération dans cette étude (toutes classes de taille et tous mois de prélèvement confondus) contribuent différemment au poids total des chairs. Le muscle est de loin l'organe le plus lourd chez *C. radula*, représentant en moyenne 42,3 % du poids frais total des chairs (RSD = 13,5 %) ; suivent le manteau (moyenne = 24,3 % ; RSD = 14,4 %), les branchies (moyenne = 9,7 % ; RSD = 19,3 %), la gonade (moyenne = 9,1 % ; RSD = 63,7 %), le reste des viscères (moyenne = 8,1 % ; RSD = 16,5 %) et enfin la glande digestive (moyenne = 6,5 % ; RSD = 18,4 %).

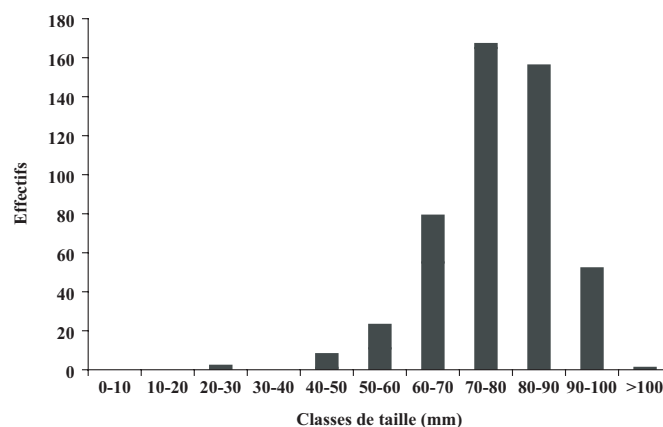


Figure 26 : Histogramme des fréquences de tailles des individus prélevés ($n = 488$).

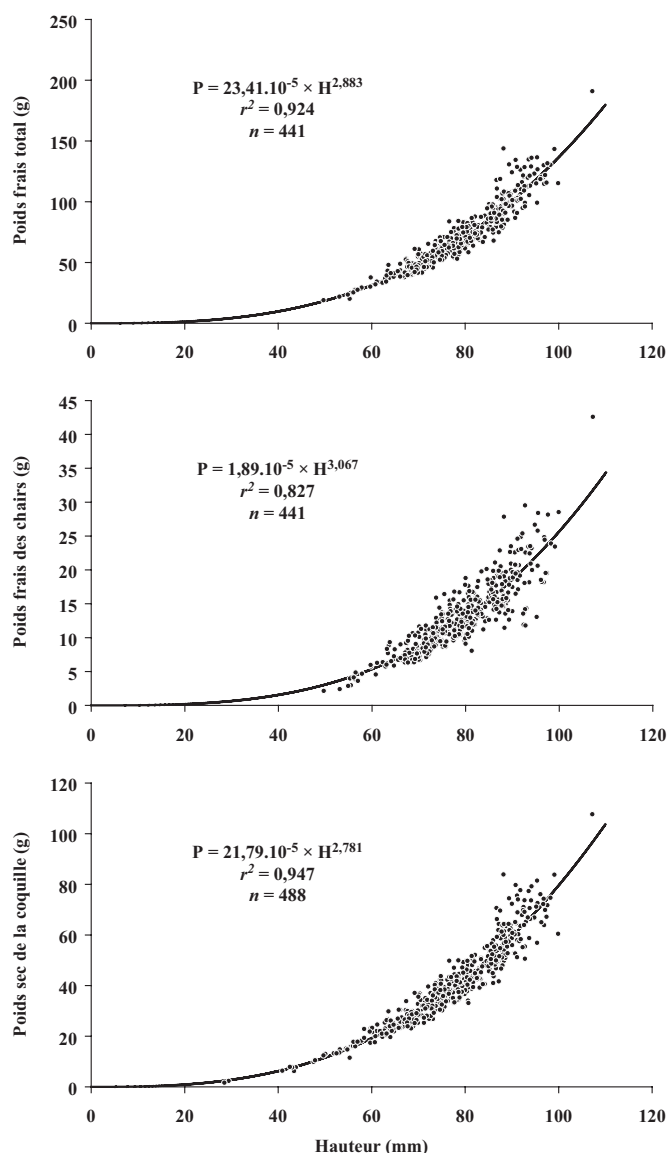


Figure 27: Principales relations d'allométrie chez *Comptopallium radula*.

Tableau 2 : Résultats des tests de comparaison des pentes des droites d'allométrie par rapport à la valeur 3. PT = poids frais total de l'individu. PC = poids frais des chairs. PCoq = poids sec de la coquille.

Relation	Modèle linéaire			Test t de comparaison de la pente à une pente théorique			
	a	B	s_a	t'_{ac}	ddl	Valeur critique $t_{\alpha/2}$	Interprétation
$\log PT = a \log H + B$	2,883	-3,631	0,040	-2,925	439	1,965	Allométrie minorante
$\log PC = a \log H + B$	3,066	-4,724	0,067	0,985	439	1,965	Isométrie
$\log PCoq = a \log H + B$	2,780	-3,660	0,030	-7,333	486	1,965	Allométrie minorante

L'évolution mensuelle du poids moyen de chaque organe a été étudiée sur la classe de taille la mieux représentée (70-80 mm ; Figure 26), afin de minimiser autant que possible les variations liées à l'âge. Le test de Kruskal-Wallis réalisé sur cette classe de taille indique l'absence de différence significative entre les poids moyens des chairs d'un mois de prélèvement à l'autre ($p = 0,128$). En conséquence, les poids moyens mensuels de chaque organe ont tous été normalisés par rapport au poids moyen global des chairs. Ces résultats montrent l'existence d'une covariation significative du poids du muscle et de la glande digestive (régression linéaire : $n = 12$; $r^2 = 0,843$; $p < 0,001$). Les variations temporelles du poids de ces deux organes sont corrélées négativement aux variations du poids de la gonade (Figure 28).

Le suivi de l'indice gonadique frais indique un développement important de la gonade d'août à fin novembre, suivi d'une ponte majeure début décembre 2002 (Figure 29). Cette ponte ne correspond qu'à une émission partielle, une deuxième ponte moins importante ayant lieu fin avril 2003, sans reprise préalable apparente de la gamétogénèse.

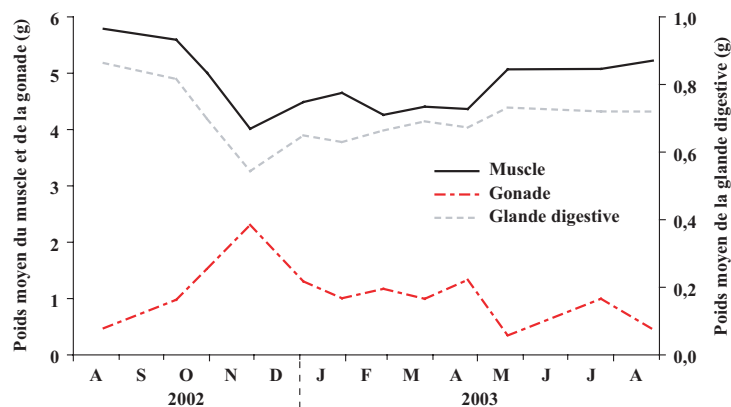


Figure 28 : Evolution mensuelle du poids frais moyen du muscle, de la gonade et de la glande digestive d'août 2002 à août 2003 (absence de prélèvement en juin 2003).

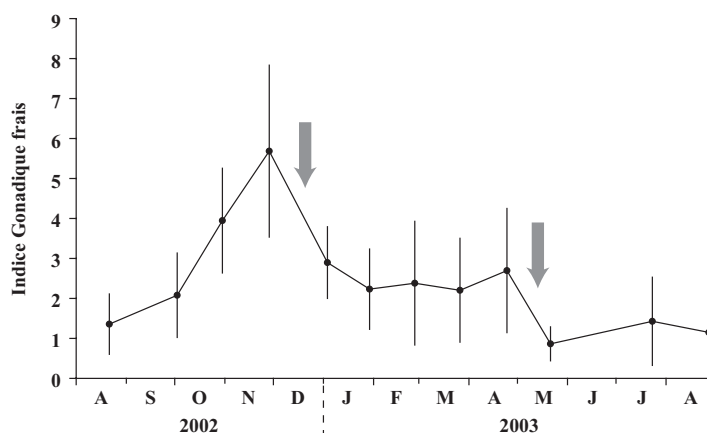


Figure 29 : Evolution de l'indice gonadique frais d'août 2002 à août 2003 (moyenne $\pm 1\sigma$). Les deux flèches représentent les principales périodes d'émission des gamètes.

2.4 - Discussion

Cette étude de la croissance relative de *C. radula* est la deuxième du genre, faisant suite à celle de Lefort (1994). Ce dernier avait également analysé les relations allométriques entre la hauteur des coquilles, le poids frais total des individus (coquille incluse) et le poids frais des chairs. Les coefficients de nos équations sont très proches et confirment l'existence d'une relation isométrique entre le poids frais des chairs et la hauteur des coquilles. En revanche, la relation allométrique minorante entre la hauteur de la coquille et le poids frais total de l'individu d'une part, et entre la hauteur et le poids sec de la coquille d'autre part (Tableau 2), indique que le poids de la coquille augmente proportionnellement moins vite que sa hauteur. En effet, si l'épaisseur moyenne de la coquille augmente bien avec l'âge, et donc avec la hauteur, le taux d'épaississement (unité d'épaisseur par unité de hauteur), en revanche, diminue.

L'évolution mensuelle de l'indice gonadique dans notre étude est également sensiblement identique à celle d'une autre étude menée en 1989-1990 (Lefort & Clavier, 1994), avec deux pontes majeures, en décembre et début mai (Figure 29). Cette similitude à 13 ans d'intervalle illustre l'existence d'un cycle de reproduction assez marqué chez *C. radula*. Toutefois, un suivi haute-fréquence de l'indice gonadique effectué par Lefort & Clavier (1994) avait mis en évidence cinq autres pontes, moins importantes, entre février et juillet 1990. Le pas de temps trop lâche de nos prélèvements masque probablement une fréquence plus élevée des pontes. Il se peut donc que les deux populations de *C. radula* que nous avons étudiées, bien que présentant un cycle reproducteur assez marqué, aient émis des gamètes à de nombreuses reprises entre décembre 2002 et juillet 2003.

Les variations mensuelles du poids du muscle, de la glande digestive et de la gonade sont assez importantes au cours de l'année, et présentent de fortes similitudes (Figure 28). Il est probable que ces phénomènes illustrent des transferts énergétiques saisonniers entre ces trois organes, qu'il est possible de synthétiser en trois grandes périodes :

- d'août à fin novembre, c'est la période de gamétogénèse (Figure 29). L'énergie requise pour ce processus est probablement transférée du muscle et de la glande digestive vers la gonade. Les poids du muscle et de la glande digestive diminuent tandis que celui de la gonade augmente considérablement (augmentation de l'IG) ;
- de décembre à fin avril, c'est la saison de reproduction. La gonade se vide progressivement de ses gamètes, notamment au cours de deux pontes principales. Le stockage énergétique dans le muscle et dans la glande digestive reprend progressivement ;
- de fin avril à août, la priorité est au stockage d'énergie dans le muscle et la glande digestive en vue de la prochaine gamétogénèse.

Ce schéma de transfert d'énergie inter-organes est assez proche de celui mis en évidence chez *P. maximus* (Saout, 2000 ; Lorrain et al., 2002), notamment grâce à l'étude des variations saisonnières du contenu lipidique et des rapports isotopique du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) dans les différents organes.

En conclusion, cette étude, bien que succincte, nous a permis d'établir les principales équations d'allométrie au sein des populations de *C. radula* étudiées dans le cadre de cette thèse, et de confirmer ainsi les résultats obtenus par Lefort (1994) sur une population de la baie de Dumbéa. Notre étude indique également l'existence d'un cycle saisonnier de reproduction chez cette espèce, la gamétogénèse se déroulant d'août à novembre et l'émission des gamètes de décembre à juillet. Le rôle du muscle et de la glande digestive en tant qu'organe de stockage de l'énergie a également pu être mis en évidence. Toutefois, une étude plus approfondie des transferts d'énergie inter-organes s'avère nécessaire afin d'affiner notre schéma d'allocation d'énergie. Cela pourrait être réalisé par le biais de l'utilisation du traçage isotopique.

Beaucoup d'individus ont été sacrifiés puis disséqués au cours de cette étude. Cela nous a permis d'acquérir de très nombreuses données biométriques sur *C. radula*. Toutefois, il nous apparaît important de mentionner que ce n'était pas le seul objectif de ces dissections. Nous verrons dans la section 4 de ce chapitre que toutes les coquilles ont été conservées, puis analysées finement, afin d'appréhender le rythme de formation des stries de *C. radula*. Mais surtout, ces dissections ont été réalisées dans le cadre d'une étude de bioaccumulation des métaux lourds dans les tissus de *C. radula* (organotropisme et variabilité spatio-temporelle). Cette étude a été réalisée en marge du sujet de cette thèse et, bien que très intéressante, n'apparaîtra donc pas dans le corps de ce manuscrit. Le lecteur pourra toutefois se référer à l'annexe 3A pour avoir un aperçu des résultats de ces analyses.

3 - MÉTHODE DE MARQUAGE-RECAPTURE

3.1 - Introduction

Les méthodes de marquage-recapture, ou mesures successives d'individus marqués, sont parmi les plus utilisées pour l'étude de la croissance absolue des organismes marins. Le principe général de ces méthodes est de capturer des individus vivants, de les marquer individuellement après les avoir mesurés, de les relâcher dans leur milieu naturel puis de les recapter à une ou plusieurs reprises selon la méthode choisie. A chaque recapture, les individus retrouvés sont à nouveau mesurés et éventuellement relâchés en vue d'une prochaine recapture. Dans le cadre de notre étude de la croissance coquillière de *Comptopallium radula*, l'objectif était de mettre en

relation le nombre de stries formées entre deux captures avec le nombre de jours écoulés entre ces deux dates. Cette méthode a notamment été utilisée avec succès pour la détermination du rythme de formation des stries du pédoncle australien *Amusium balloti* (Joll, 1988). Afin d'obtenir les données les plus complètes possible sur la croissance de l'espèce étudiée, il est nécessaire d'utiliser cette méthode :

- sur de longues périodes de temps, généralement de l'ordre de plusieurs mois à plusieurs années, permettant ainsi de déceler l'existence d'éventuelles variations saisonnières du rythme de croissance (Broom & Mason, 1978 ; Helm & Malouf, 1983 ; Owen et al., 2002a) ainsi que la présence d'arrêts de croissance saisonniers (Chauvaud et al., 1998) ;
- sur un spectre de tailles de coquilles le plus large possible pour déceler d'éventuelles variations ontogéniques dans la périodicité de formation des stries de croissance et dans la durée des éventuels arrêts de croissance saisonniers (Ivany et al., 2003).

Les deux points critiques de cette méthode sont le taux de recapture et la méthode de marquage des individus étudiés. La résolution des problèmes liés à ces deux paramètres a conduit à la diversification des méthodes de marquage-recapture qui présentent désormais un grand nombre de variantes. Afin d'obtenir les données les plus représentatives possible de la croissance de l'espèce étudiée en milieu naturel, il est préférable de relâcher les animaux dans leur biotope, où ils pourront grandir sans stress entre deux captures ; c'est notamment la méthode utilisée par plusieurs auteurs pour l'étude de la croissance du pédoncle chilien *Argopecten purpuratus* (Wolff, 1987 ; Stotz & González, 1997) et par Joll (1988) sur *A. balloti*. Cependant, le taux de recapture diminue rapidement avec le temps écoulé entre deux captures (échappement, migration, etc.), nécessitant ainsi, pour de longs suivis, le marquage d'un très grand nombre d'individus. De plus, l'effort de pêche mis en œuvre pour retrouver les individus marqués est souvent très important. L'un des moyens pour s'affranchir d'une diminution importante du taux de recapture est de relâcher les individus marqués dans un espace clos où ils pourront être retrouvés sans trop de difficulté. Ces espaces clos peuvent être des cages benthiques (Wolff, 1987) ou des filets-lanternes suspendus sous l'eau (Wolff & Garrido, 1991). Toutefois, ces deux systèmes ne représentent pas les conditions de vie normales d'espèces benthiques comme les pectinidés et peuvent induire un stress expérimental non négligeable, et par conséquent une sous-estimation de la croissance coquillière (Thébault et al., soumis a). Pour pallier ce stress, les individus peuvent être relâchés dans de grands parcs installés dans le biotope naturel de l'espèce, comme l'a fait Lefort (1994) lors de son étude sur la croissance absolue des pectinidés calédoniens *Mimachlamys gloriosa* et *C. radula*.

L'autre point délicat de ces expériences de marquage-recapture est la technique de marquage. Le marquage doit être facile à effectuer, à localiser et à lire, ne pas perturber l'animal,

ne pas augmenter son taux de prédation ou sa sensibilité aux infections et enfin être peu coûteux. Deux grandes catégories de marquages peuvent être distinguées : les marquages physiques et les marquages chimiques. Ces derniers feront l'objet d'un développement plus approfondi un peu plus loin dans cette partie (cf. section 5). Les marquages physiques consistent à attacher des étiquettes numérotées sur la coquilles des individus étudiés (voir la revue de Lemarié et al., 2000). Le choix du système de marquage doit également tenir compte de la morphologie et de biologie de l'espèce étudiée, notamment son éthologie.

L'objectif de cette section est de présenter les résultats d'une expérience de marquage-recapture (marquage physique) effectuée sur *C. radula* en vue de la détermination du rythme de formation des stries et de la délimitation temporelle des éventuelles périodes d'arrêt de croissance, sur un spectre de taille assez large pour aborder les variations ontogéniques de ces paramètres.

3.2 - Matériel et méthodes

Un grand parc expérimental a été construit afin de suivre la croissance coquillière de *C. radula* en milieu naturel. Cet enclos grillagé (6 m × 5 m) a été installé sur le site de la baie de Sainte-Marie par 3 m de fond, sur un substrat sablo-vaseux parsemé de massifs d'*Acropora* spp., au cœur du gisement naturel de *C. radula*. Les piquets en métal de 1,3 m de haut composant sa structure ont été enfoncés de 50 cm dans le sédiment. Une maille de 2 cm a été retenue pour le grillage de manière à ce que le colmatage ne soit pas trop rapide, tout en évitant que les coquilles ne s'échappent de l'enclos. Pour prévenir toute fuite des coquilles, ce grillage a d'autre part été enfoui à sa base. Une fois l'espace expérimental aménagé, la population naturelle de *C. radula* présente dans le parc a été retirée.

Au cours de chacune des 17 plongées de prospection effectuées entre le 17/05/2002 et le 03/07/2002 (cf. 1^{ère} partie, chapitre 1, section 3.2), tous les spécimens de *C. radula* observés vivants ($n = 346$) ont été pêchés, puis placés à l'Aquarium de Nouméa dans un grand bassin (diamètre 2 m, profondeur 60 cm) alimenté en continu par de l'eau de mer. Entre le 17/05/2002 et le 03/07/2002, 12 individus sont morts dans le bassin de l'Aquarium ; les autres ont été transférés au Laboratoire de Biologie Marine du Centre IRD de Nouméa et immergés dans des bacs d'eau de mer brassée par un diffuseur. Après une période d'acclimatation de 3 jours sans aucune manipulation (mortalité de 103 autres individus), les coquilles ($n = 231$) ont été mesurées avec précaution à l'aide d'un pied à coulisse (précision 0,05 mm), puis réparties en 6 classes de taille (< 70, 70-75, 75-80, 80-85, 85-90, et > 90 mm). Chaque coquille a ensuite été marquée individuellement avec une étiquette Dymo colorée (1 couleur par classe de taille) numérotée, collée à la colle cyanocrylate au niveau de l'umbo préalablement brossé et essuyé avec du papier

absorbant. La colle cyanocrylate a été choisie pour sa prise rapide et forte et l'absence de létalité sur l'individu marqué (Ross et al., 2001). L'émersion des coquilles au cours de cette phase de marquage n'a pas dépassé 5 minutes. Les 231 coquilles marquées ont ensuite été transférées le 11/07/2002 dans le parc expérimental de la baie de Sainte-Marie.

Nous avons ensuite prélevé mensuellement, dans la mesure du possible, 3 individus de chaque classe de taille en plongée dans le parc. Les individus ainsi pêchés ont ensuite été ramenés au laboratoire pour y être mesurés. L'objectif de cette double mesure était de compter le nombre de stries entre la hauteur initiale, mesurée juste avant l'immersion dans le parc, et la hauteur finale de la coquille (jour de pêche), puis de comparer ce nombre avec le nombre de jours vécus entre l'immersion dans le parc et la pêche finale.

3.3 - Résultats

L'histogramme de distribution des fréquences de tailles des 231 coquilles au moment de leur immersion dans le parc (Figure 30) indique une très nette sous-représentation des petits individus (seules 12 coquilles sur 231 mesuraient moins de 60 mm au moment de leur immersion). L'inégalité des effectifs initiaux des différentes classes de tailles a rapidement conduit à un déséquilibre au niveau du nombre de coquilles vivantes de chaque classe de tailles pêchées mensuellement (Tableau 3). Une seule coquille ayant été retrouvée le 24/04/2003, le suivi du parc a pris fin à cette date. Pendant toute la durée du suivi (287 jours), seules 139 coquilles marquées ont pu être repêchées (taux de recapture = 48,9 %), dont 113 vivantes et 26 mortes.

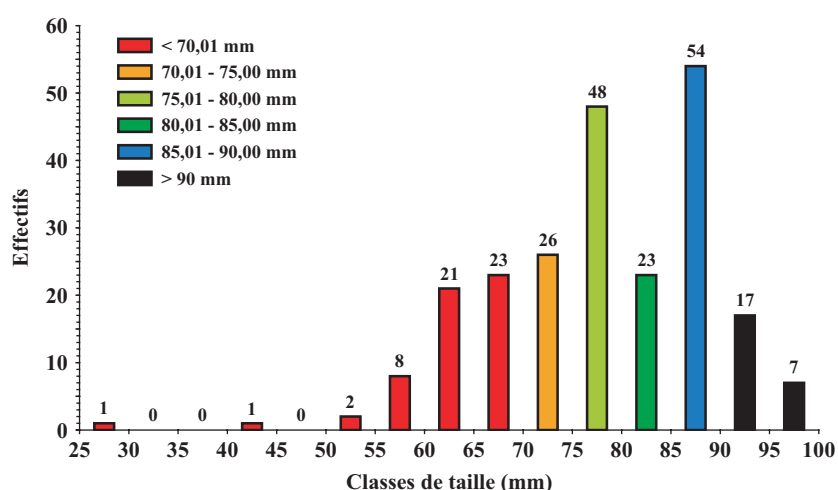








Figure 30 : Histogramme de distribution de fréquences de taille des 231 individus marqués et immergés dans le parc expérimental le 11/07/2002. Ces individus ont été répartis en 6 classes de tailles.

Tableau 3 : Dates de recapture et effectifs prélevés (individus vivants) par classe de tailles au cours du suivi (11/07/2002 – 24/04/2003).

Date \ Classe							Total
07/08/2002	2	3	3	3	3	3	17
04/09/2002	3	3	3	2	3	2	16
02/10/2002	3	3	3	3	2	3	17
30/10/2002	3	3	3	0	2	3	14
28/11/2002	4	1	2	0	3	3	13
03/01/2003	3	1	2	0	3	1	10
29/01/2003	5	0	2	0	3	0	10
26/02/2003	4	0	1	0	3	0	8
26/03/2003	4	0	0	0	3	0	7
24/04/2003	1	0	0	0	0	0	1
Total	32	14	19	8	25	15	113

Seules 33 coquilles sur 113 (dont 19 de la classe < 70 mm) ont grandi au cours de leur immersion dans le parc (Tableau 4), avec un taux moyen d'accroissement inférieur à $40 \mu\text{m.j}^{-1}$ pour 32 d'entre elles (mesurant toutes plus de 57 mm au début de l'expérience). La plus petite coquille (taille initiale = 29 mm) a grandi au rythme moyen de $96,74 \mu\text{m.j}^{-1}$ entre le 11/07/2002 et le 26/02/2003. Le taux moyen d'accroissement journalier moyen est le plus élevé pour les individus de la plus petite classe de taille (taux moyen = $17,78 \mu\text{m.j}^{-1}$) et décroît de manière exponentielle avec la taille initiale de la coquille (Figure 31).

Un à plusieurs bourrelets de croissance (resserments de stries), de largeur variable selon les individus, ont pu être observés sur chacune de ces 33 coquilles. Leur présence, conjuguée aux faibles taux d'accroissement, a empêché tout dénombrement précis du nombre de stries formées entre l'immersion dans le parc et la pêche finale des coquilles.

3.4 - Discussion

Sur les 231 coquilles immergées dans le parc au début de cette expérience, 92 n'ont jamais été retrouvées. Plusieurs hypothèses peuvent être évoquées pour expliquer ce mauvais taux de recapture. Malgré la hauteur du grillage (0,8 m), il est possible que des coquilles se soient échappées du parc en entrebâillant leurs valves rapidement (réflexe de fuite). Nos observations *in situ* confirment que de jeunes individus peuvent réaliser de tels "bonds". De plus, le remaniement du sédiment par des espèces fouisseuses (ex. crabes), par les coquilles elles-mêmes, mais aussi par les mouvements naturels de micro-turbulences à l'interface eau-sédiment, ont créé par endroits des espaces assez importants entre le bas du grillage et le substrat, d'où une fuite probable d'un certain nombre d'individus. Enfin, il est possible que certaines coquilles aient été la proie de crabes (espèces indéterminées) installés dans le parc après sa construction, conduisant à l'enfouissement progressif des débris coquilliers résultant de cette prédation.

Tableau 4 : Biométrie des 33 individus, répartis en 6 classes de taille, recapturés vivants et ayant grandi au cours des 287 jours de suivi dans le parc.

Classe de taille (mm)	Hauteur (mm) le 11/07/2002	Nombre de jours d'immersion	Hauteur finale (mm)	Accroissement (mm)	Taux de croissance moyen ($\mu\text{m}\cdot\text{j}^{-1}$)
< 70,01	28,65	230	50,90	22,25	96,74
	57,65	202	65,20	7,55	37,38
	58,85	27	59,55	0,70	25,93
	59,70	258	63,00	3,30	12,79
	60,55	176	63,00	2,45	13,92
	61,90	258	63,50	1,60	6,20
	61,90	202	63,40	1,50	7,43
	62,55	111	65,15	2,60	23,42
	64,20	176	68,00	3,80	21,59
	64,65	140	66,60	1,95	13,93
	65,30	111	68,25	2,95	26,58
	65,50	258	67,70	2,20	8,53
	66,60	202	69,70	3,10	15,35
	67,10	258	67,60	0,50	1,94
	67,15	287	69,50	2,35	8,19
	68,40	111	69,00	0,60	5,41
	68,60	230	69,00	0,40	1,74
68,60	176	69,50	0,90	5,11	
69,00	140	69,80	0,80	5,71	
					<i>Moyenne = 17,78</i>
70,01 - 75,00	70,05	111	70,40	0,35	3,15
	71,60	140	73,10	1,50	10,71
	72,20	27	72,25	0,05	1,85
	72,25	55	72,45	0,20	3,64
					<i>Moyenne = 4,84</i>
75,01 - 80,00	75,30	176	75,50	0,20	1,14
	77,90	55	77,95	0,05	0,91
	77,95	140	78,80	0,85	6,07
	78,05	27	78,10	0,05	1,85
	79,35	55	79,80	0,45	8,18
					<i>Moyenne = 3,63</i>
80,01 - 85,00	84,15	27	84,30	0,15	5,56
	84,55	27	84,60	0,05	1,85
					<i>Moyenne = 3,70</i>
85,01 - 90,00	87,30	55	87,55	0,25	4,55
	88,45	176	88,50	0,05	0,28
					<i>Moyenne = 2,41</i>
> 90,00	92,40	140	96,60	4,20	30,00

D'autre part, des coquilles sans étiquette ont été trouvées régulièrement dans le parc. Certaines d'entre elles présentaient une marque blanche bien visible au niveau de l'umbo, preuve incontestable de la perte de leur étiquette identificatrice. Ceci souligne la nécessité de poncer l'umbo avant le collage (étape non réalisée au cours de cette étude pour limiter le stress causé aux individus), et d'effectuer un double marquage. Celles ne présentant pas cette marque sont probablement rentrées dans le parc au cours de l'étude, par les mêmes mécanismes que ceux utilisés par les coquilles marquées pour s'en échapper, ou bien ont échappé au retrait initial de la population naturelle.

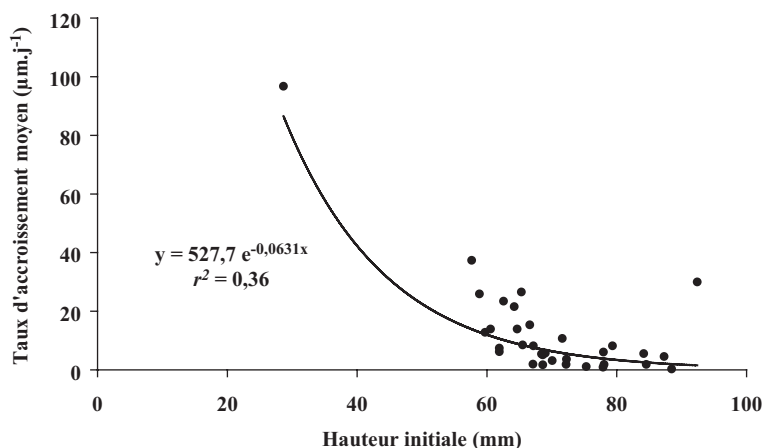


Figure 31 : Taux d'accroissement moyen des coquilles entre leur immersion dans le parc et leur recapture, exprimée en fonction de leur hauteur au moment de l'immersion (11/07/2002).

Le taux d'accroissement moyen des individus ayant grandi au cours de l'expérience diminue de manière exponentielle avec la hauteur initiale de la coquille (Figure 31). Ce profil est en parfaite adéquation avec la théorie de la croissance élaborée par Von Bertalanffy (1938) et prédisant que la taille d'un organisme augmente avec son âge de manière logarithmique. Son corollaire est que le taux d'accroissement d'un organisme décroît de manière exponentielle avec sa taille. Toutefois, les taux d'accroissement moyen relevés lors de cette expérience sont très faibles. Une méthode similaire de marquage-recapture avait déjà été utilisée pour l'étude de la croissance de *C. radula* (Lefort, 1994). Au cours de cette étude de 10 mois, les individus marqués, rassemblés dans un parc expérimental en baie de Dumbéa, étaient mesurés tous les 2 mois à l'aide d'un pied à coulisse. Cette périodicité résultait d'un compromis entre des mesures trop fréquentes pouvant stresser les individus et retarder, voire stopper, leur croissance, et des mesures trop espacées mettant le suivi à la merci d'un évènement extérieur non contrôlé, tels un cyclone ou une épidémie. Cette étude a permis de modéliser la croissance de *C. radula* par le modèle de Von Bertalanffy. D'après les paramètres de cette équation ($H_{\infty} = 92,4$ mm ; $k = 0,35$), une coquille mesurant 28 mm serait âgée de 376 jours. En utilisant l'équation de la Figure 31, nous avons pu déterminer le nombre de jours de croissance que représente 1 mm de hauteur de coquille, et ce pour n'importe quelle hauteur entre 28 et 90 mm. En partant de l'hypothèse qu'une coquille de 28 mm est âgée de 376 jours, nous avons ensuite pu tracer la courbe de croissance de *C. radula*, issue de nos données de marquage-recapture (Figure 32). Il apparaît alors évident que les taux de croissance dans notre parc sont largement sous-estimés, par rapport à ceux établis 13 ans plus tôt (Lefort, 1994).

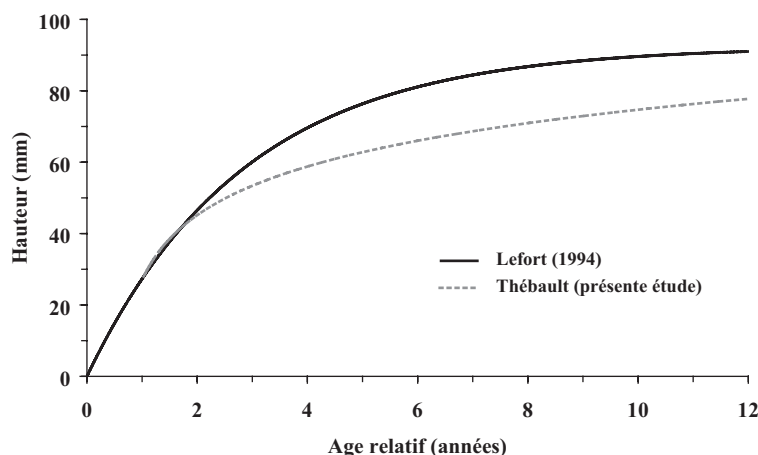


Figure 32 : Comparaison des courbes de croissance de *Comptopallium radula* établies lors de l'étude de Lefort (1994) et lors de notre étude.

La méthode de mesures successives d'individus marqués utilisée par Lefort (1994) n'a pas été utilisée dans notre étude car le stress répété infligé aux pectinidés est réel et surtout, non quantifiable. En effet, selon leur âge, leur état physiologique ou les conditions environnementales du moment, les individus mesurés réagiront différemment au stress causé par la manipulation : la durée de l'éventuel arrêt de croissance en résultant peut ainsi varier d'un individu à l'autre ou selon la saison. D'autre part, aucune méthode ne permet à l'heure actuelle de déterminer avec précision la durée de cet arrêt. Par conséquent, les taux de croissance mesurés *a posteriori* deviennent peu fiables, souvent sous-estimés. De plus, les mesures au pied à coulisse peuvent provoquer des petites cassures au niveau du bord ventral de la coquille : dans ce cas, l'individu stressé devra tout d'abord réparer cette cassure avant de reprendre une croissance normale (Chauvaud, comm. pers.). Si les taux de croissance mesurés par Lefort (1994) sont effectivement sous-estimés, alors les nôtres le sont d'une manière encore plus importante.

La méthode que nous avons retenue présentait pourtant l'avantage de ne stresser les individus qu'une seule fois au cours du suivi, lors de la mesure initiale. Pour autant, elle s'est de toute évidence révélée infructueuse et inapte à déterminer la périodicité de formation des stries de croissance de l'espèce, ces dernières n'ayant pu être dénombrées avec précision. Seul une faible proportion des individus repêchés vivants a grandi au cours du suivi (29 %). Il convient également de noter que beaucoup d'individus ont présenté une réduction de leur hauteur entre les deux mesures, illustrant à la fois la subjectivité de la prise de mesure (positionnement du pied à coulisse sur la coquille), et les dégâts causés par cet instrument aux coquilles.

Trois hypothèses peuvent être formulées pour expliquer à la fois l'absence de croissance pour plus de 70 % des coquilles et les taux de croissance très faibles pour les autres :

- les coquilles ont été stressées par les conditions opératoires pré-immersion (émersion lors du marquage, maintien en aquarium donc en milieu non naturel) et post-immersion (isolement dans un parc grillagé, "fouilles" répétées des plongeurs sous les coraux) au point de ralentir voire même d'arrêter leur croissance ;
- elles ne grandissent presque plus passée une certaine taille (60-70 mm), attribuant la majeure partie de leur énergie à d'autres processus (reproduction ?) ;
- les premiers mois d'immersion dans le parc n'étaient pas propices à la croissance coquillière (hiver de juillet à octobre), les individus étant alors peut-être en phase de repos hivernal. Une telle saisonnalité de la croissance, avec une période d'arrêt de croissance hivernale, a déjà été mis en évidence chez *Pecten maximus* (Chauvaud et al., 1998).

L'échec de cette méthode dans la détermination du rythme de formation des stries de croissance de *C. radula* nous a conduit à envisager une autre technique, présentant l'avantage de n'être biaisée par aucun stress expérimental, et basée sur l'analyse des profils de croissance coquillières établis à partir des distances inter-stries.

4 - COMPARAISON DES PROFILS DE CROISSANCE

4.1 - Introduction

L'analyse des profils de croissance coquillière d'individus d'une même population est l'une des méthodes utilisées pour la détermination du rythme de formation des stries des pectinidés. C'est notamment celle qui a été utilisée pour démontrer l'existence de stries journalières chez *Pecten maximus* (Chauvaud et al., 1998). Cette méthode repose sur le recalage temporel des séquences d'incrément de croissance coquillière issues d'individus prélevés à des dates différentes au cours d'une même saison de croissance. Schématiquement, la courbe de croissance coquillière (établie en mesurant les distances inter-stries le long de l'axe de croissance maximal de la coquille) d'un individu A pêché à un jour J pendant la saison de croissance, est la même que celle d'un individu B pêché n jours plus tard. La seule différence est que le profil de croissance de l'individu B présente une partie supplémentaire, non commune au profil de l'individu A, correspondant au nombre k de stries formées au cours des n jours ayant séparé la pêche des deux individus (Figure 33).

Deux conditions *sine qua non* régissent toutefois l'utilisation de cette méthode pour la détermination du rythme de formation des stries de croissance :

- les stries présentes à la surface des valves doivent être déposées périodiquement. En d'autres termes, il faut admettre comme hypothèse que la strie est un critère d'âge ;

- la croissance coquillière de tous les individus d'une même classe de taille et d'une même population doit être contrôlée de manière identique par un ou un ensemble de facteurs environnementaux. Par conséquent, les courbes de croissance coquillière d'individus de même âge pêchés au même endroit doivent être similaires.

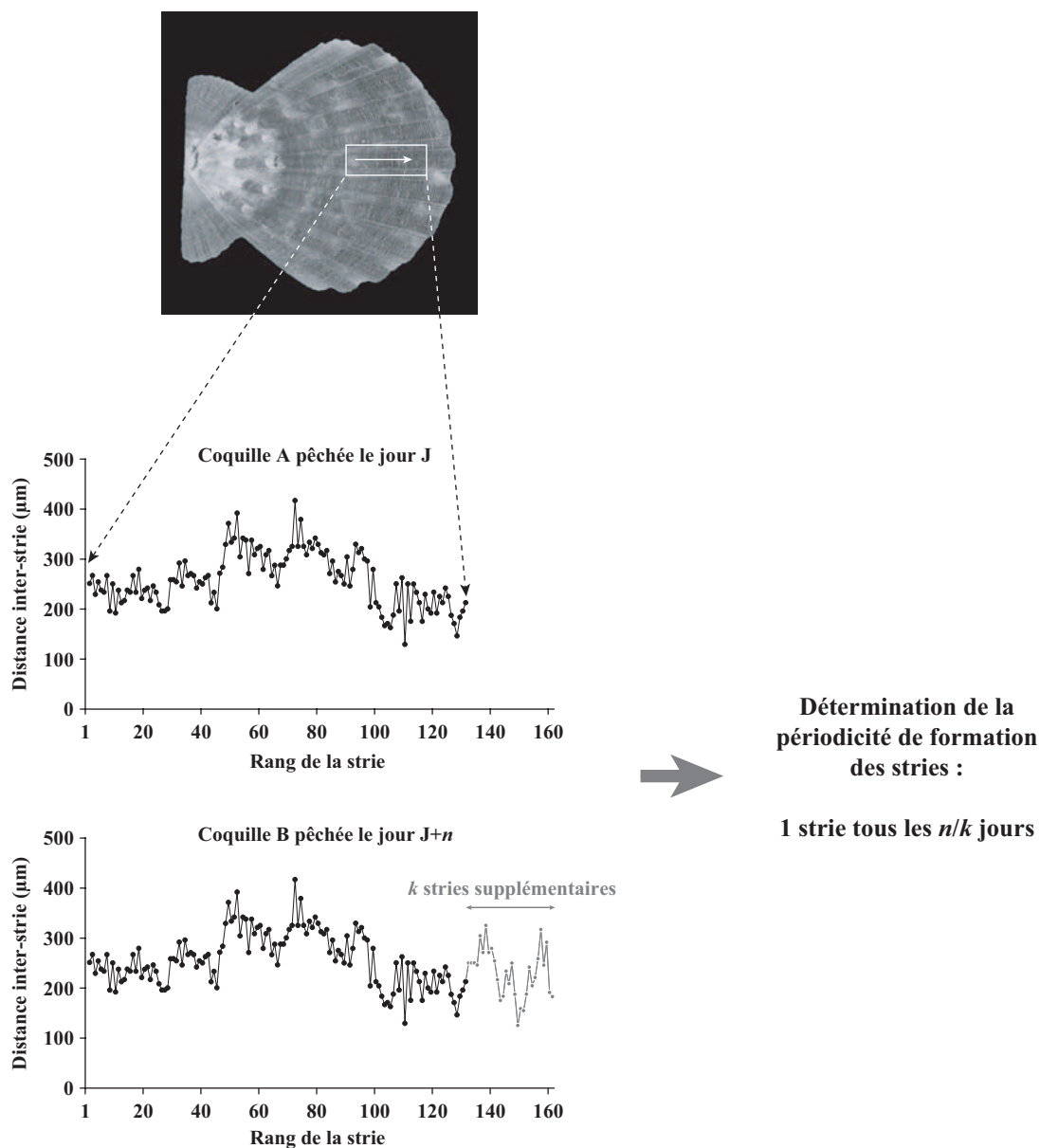


Figure 33 : Représentation schématique de la méthode de comparaison des profils de croissance, utilisée pour déterminer le rythme de formation des stries de *Comptopallium radula*. Le profil de croissance de ces deux individus A et B est établi en mesurant les distances inter-stries le long de l'axe de croissance maximal des coquilles (flèche blanche sur la photographie).

Dans la pratique, cette méthode requiert l'élaboration des profils de croissance coquillière de plus de deux individus. En effet, même si l'on admet que la croissance coquillière au sein d'une même classe de taille et d'une même population est contrôlée de manière identique, la variabilité interindividuelle se manifeste dans la réponse biologique des individus aux variations des paramètres environnementaux. En d'autres termes, les profils de croissance coquillière d'individus de même taille pêchés au même endroit au même moment présenteront toujours quelques différences ; d'où la nécessité d'établir les profils de croissance de plusieurs individus lors de chaque prélèvement afin d'élaborer une courbe de croissance coquillière moyenne.

Il est d'autre part nécessaire d'étaler les prélèvements de manière régulière au cours de l'année afin de pouvoir déceler d'éventuelles variations saisonnières du rythme de formation des stries et d'être en mesure de délimiter temporellement, le cas échéant, les périodes d'arrêt de croissance.

L'objectif de cette section est donc de présenter les résultats issus de l'utilisation de cette méthode sur *Comptopallium radula*. La discussion sera focalisée sur les raisons pouvant expliquer l'échec de cette technique sur cette espèce, c'est-à-dire son inaptitude à déterminer le rythme de formation des stries.

4.2 - Matériel et méthodes

Les coquilles qui ont été analysées lors de cette étude sont celles qui ont fait l'objet de mesures biométriques en vue de l'élaboration des courbes d'allométrie (cf. section 2 de cette partie) et de l'étude de bioaccumulation des métaux lourds dans les tissus de *C. radula* (cf. Annexe 3A).

L'analyse de la coquille de ces individus a été effectuée sur la valve gauche car c'est la plus plate. De plus, les stries y sont plus prononcées que sur la valve droite, cette dernière étant au contact permanent du sédiment qui provoque une abrasion. Les valves gauches ont ensuite été brossées minutieusement puis transférées dans un bain d'acide acétique (90 %) pendant 45-60 s afin de les débarrasser des épibiontes et grains de sable incrustés entre les stries et pouvant gêner leur analyse. Elles ont enfin été rincées abondamment à l'eau douce, puis séchées à l'air libre.

La mesure des distances inter-stries (= largeur des incréments de croissance) a été effectuée selon la méthode décrite par Chauvaud et al. (1998). La coquille est placée sur une platine mobile de microscope montée sous une loupe binoculaire (Leica MZ-FLIII) équipée d'une caméra numérique (Sony DFW-X700). Les mesures sont effectuées le long de l'axe de croissance maximal de la coquille, c'est-à-dire sur la côte médiane, du bord ventral vers la charnière. La caméra permet la visualisation d'un champ d'environ 5 mm × 5 mm à la surface de la coquille.

L'analyse de la surface entière de la coquille se fait donc à partir de plusieurs champs se recouvrant *pro parte*. Le traitement de l'image est ensuite effectué à l'aide du logiciel Visilog 6.11 : chaque strie est pointée et identifiée par ses coordonnées X et Y sur l'image. La distance D_{AB} en pixels entre deux stries successives A et B est calculée selon la formule :

$$D_{AB} = \sqrt{(X_A - X_B)^2 + (Y_A - Y_B)^2}$$

Cette distance est ensuite convertie dans le système métrique (μm) après calibration avec un micromètre. Cette méthode d'analyse permet ainsi l'élaboration du profil de croissance coquillière de chaque individu étudié.

Il arrive parfois que la dernière strie produite avant la mort de l'animal et la première strie effectivement lue ne correspondent pas, du fait de petites cassures du bord ventral lors de la pêche des coquilles. Cette détérioration n'étant pas identique pour tous les individus, un nombre variable et inconnu de stries est donc perdu pour des coquilles pêchées au même endroit à la même date, rendant plus difficile la comparaison de leurs profils de croissance. Il est donc nécessaire de synchroniser les différentes séquences d'incrément de croissance entre elles. Cette synchronisation a été effectuée à l'aide d'un programme informatique qui compare les différents profils de croissance, tout en les décalant progressivement les uns par rapport aux autres, jusqu'à l'obtention d'une position optimale pour chacun d'eux (minimisation de la variance des différences inter-courbes ; Fixot, 1999).

D'après les données isotopiques ($\delta^{18}\text{O}$) collectées sur un grand spécimen (cf. 3^{ème} partie, chapitre 1, section 3), la coquille de *C. radula* met environ 6 mois pour passer de 45 à 75 mm. Par conséquent, afin de s'affranchir d'une trop forte variabilité liée à l'âge dans les profils de croissance d'individus prélevés à la même date, seules les coquilles mesurant entre 45 et 75 mm et présentant des stries bien nettes (coquilles non encroûtées par des organismes calcifiés), ont été analysées. D'autre part, seules les dates de prélèvement pour lesquelles nous disposons de plus de deux coquilles répondant à ces deux critères de sélection ont été considérées.

Les recalages deux à deux des profils moyens de croissance coquillière ont été effectués par translation de l'un des deux profils jusqu'à l'obtention d'une position optimale (maximisation du coefficient de détermination).

4.3 - Résultats

Nos résultats montrent une forte variabilité interindividuelle des profils de croissance coquillière d'individus de taille similaire pêchés au même endroit à la même date (Figure 34).

Chaque individu possède son propre profil de croissance coquillière. Malgré cette forte variabilité, nous avons tracé les profils moyens de croissance (après synchronisation) à partir d'individus prélevés à 8 dates différentes entre octobre 2002 et septembre 2003 (Figure 35). Comme en témoignent les écart-types (barres verticales), la variabilité interindividuelle est encore extrêmement élevée, et ce pour chacune des 8 dates de pêche considérées. L'écart-type relatif (RSD) moyen varie de 27 à 36 % selon le prélèvement, le plus faible étant enregistré pour les coquilles pêchées le 17/09/2003.

L'autre point frappant est que les profils moyens de croissance coquillière sont très différents d'un prélèvement à l'autre. Ceci empêche à la fois la détermination du rythme de formation des stries (via la méthode de comparaison des profils de croissance décrite sur la Figure 33) et toute tentative de délimitation temporelle des éventuels arrêts saisonniers de calcification, du fait de l'impossibilité de synchroniser les courbes de croissance moyennes de deux lots d'individus pêchés à deux dates différentes.

Les seuls profils ayant pu être recalés "correctement" ($r^2_{max} > 0,2$) sont présentés dans le Tableau 5. En se basant sur ces résultats, la "périodicité" de formation des stries de *C. radula* varierait de 1,2 à 6,3 jours.

4.4 - Discussion

La variabilité interindividuelle des courbes de croissance coquillière est particulièrement élevée chez *C. radula*, contrairement à *P. maximus* (Chauvaud et al., 1998). Par conséquent, la forte incertitude associée à chacun des profils moyens de croissance remet fortement en question leur validité. De la même façon, les recalages des différents profils et les "périodicités" de formation des stries en découlant perdent toute significativité.

Il est probable que le faible nombre de coquilles utilisées ait été un élément très préjudiciable pour l'élaboration des courbes moyennes de croissance. Toutefois, ce facteur ne peut expliquer à lui seul la forte variabilité observée dans les courbes de croissance d'individus de taille similaire pêchés le même jour au même endroit (Figure 34). Chez *P. maximus*, les variations du taux de croissance sont contrôlées par des paramètres environnementaux parmi lesquels la température, la photopériode, la disponibilité en nourriture, l'apparition de floraisons phytoplanctoniques toxiques, etc. (Chauvaud et al., 1998 ; Lorrain et al., 2000). Ces paramètres influencent de la même façon toutes les coquilles d'une même classe de taille et d'une même localité. La variabilité interindividuelle des profils de croissance coquillière est donc très faible. La courbe de croissance moyenne d'une population donnée présente d'autre part une très forte saisonnalité.

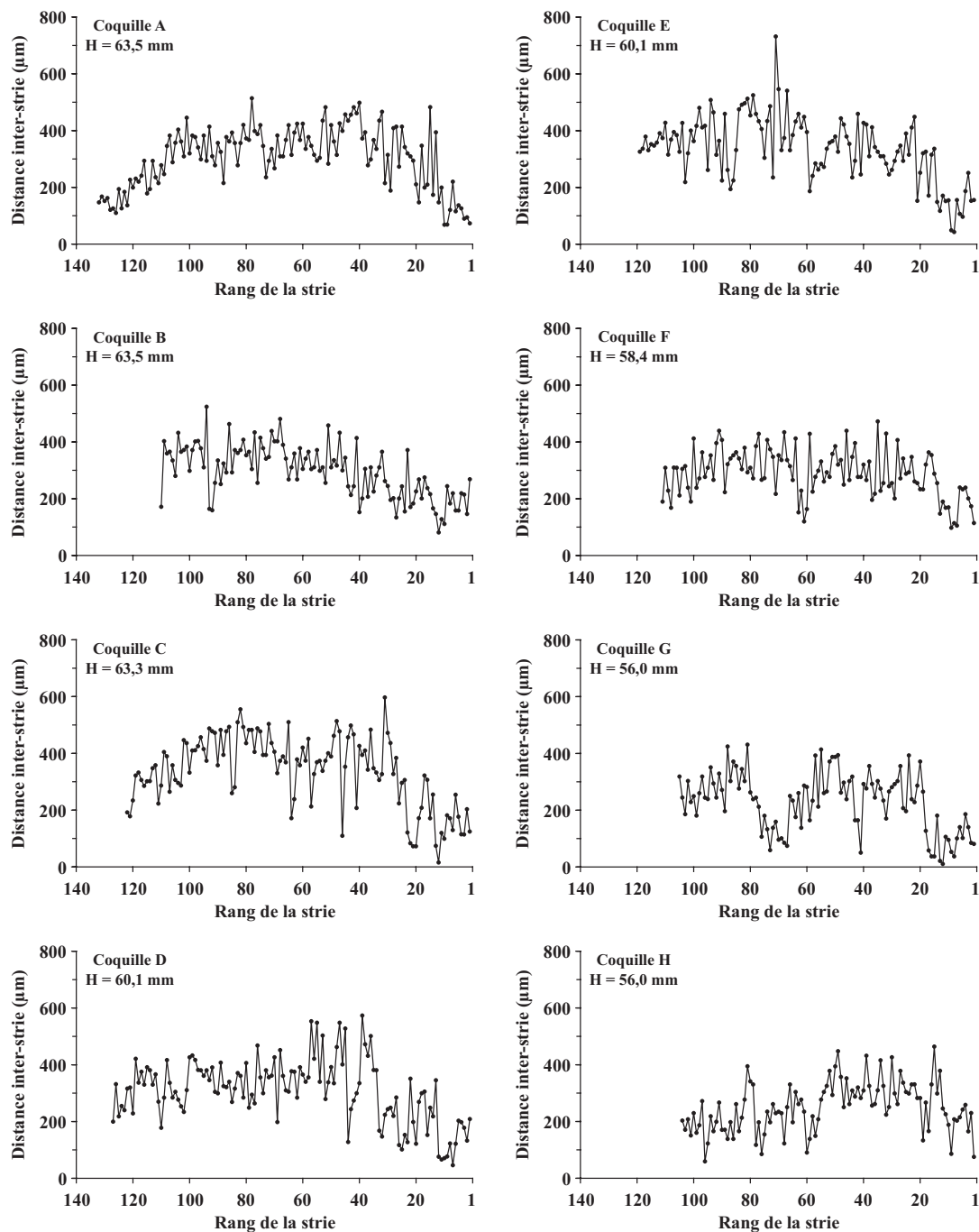


Figure 34 : Profils de croissance coquillière de 8 spécimens (hauteur : 56,0-63,5 mm), pêchés le 26/03/2003 sur le site de la baie de Sainte-Marie. La strie n°1 est celle située au niveau du bord ventral de la coquille et correspond approximativement à la dernière strie formée avant la pêche.

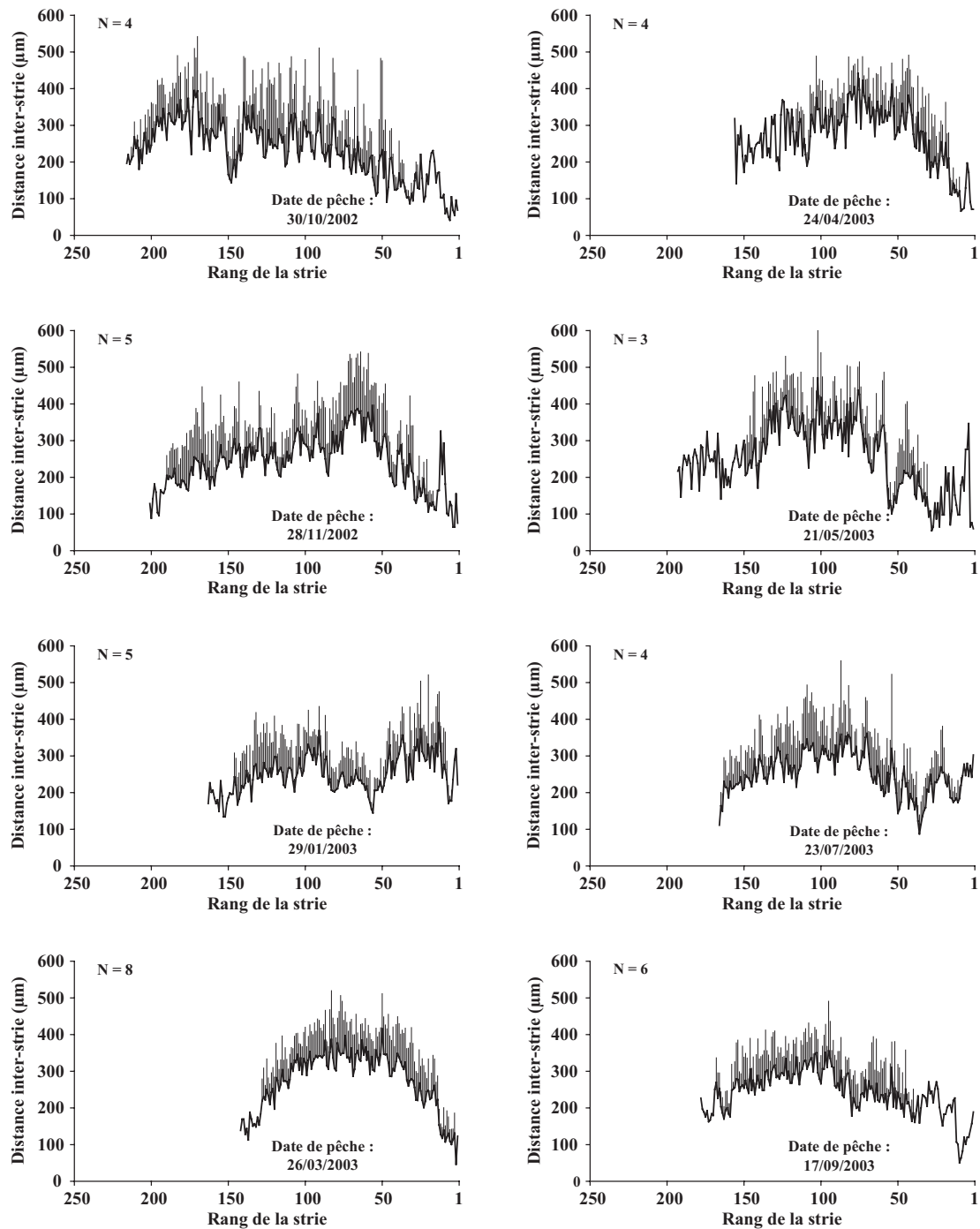


Figure 35 : Comparaison des profils moyens de croissance coquillière (moyenne + 1σ) de 8 lots d'individus (hauteur : 45-75 mm) pêchés à 8 dates différentes sur le site de la baie de Sainte-Marie.

Tableau 5 : Résultats des recalages des profils moyens de croissance coquillière (Figure 35), effectués par maximisation du coefficient de détermination entre les profils pris deux à deux.

Dates de prélèvement des coquilles			Recalage		
Profil A	Profil B	Nombre de jours d'écart	r^2	Nombre de stries de décalage	Périodicité des stries (jours)
26/03/2003	24/04/2003	29	0,53	7	4,1
24/04/2003	21/05/2003	27	0,44	22	1,2
21/05/2003	23/07/2003	63	0,43	10	6,3
23/07/2003	17/09/2003	56	0,33	13	4,3

A l'inverse, il semble que les variations du taux de croissance coquillière de *C. radula* ne soient pas contrôlées de façon prépondérante par ces différents facteurs (absence de saisonnalité sur les courbes de croissance, variabilité interindividuelle très élevée). La variabilité interindividuelle observée est susceptible d'avoir deux origines : (1) chaque individu possède ses propres capacités à croître (potentiel génétique) et ses propres limites de tolérance aux variations des paramètres environnementaux et, (2) il existe d'autres facteurs, d'ordre biotique et très localisés, influençant la croissance coquillière à l'échelle individuelle. Parmi ces derniers, le dérangement provoqué par diverses espèces de crabes pourrait être à l'origine de ralentissements de croissance. Ces facteurs de stress de type biotique auraient une plus grande influence sur les variations de croissance coquillière de *C. radula* que les paramètres abiotiques fréquemment considérés. L'un des deux pré-requis indispensable pour la détermination du rythme de formation des stries par la méthode de comparaison des profils de croissance (similarité des profils de croissance d'individus de même âge pêchés au même endroit) n'est donc pas respecté.

Le deuxième pré-requis à l'utilisation de cette méthode était de considérer la strie comme un critère d'âge. Nos résultats soulèvent la question suivante : les stries de *C. radula* sont-elles effectivement des structures périodiques ? Une troisième méthode, utilisant un marquage chimique, a été mise au point afin de répondre définitivement à cette question. Cette étude est présentée dans la section suivante.

5 - MARQUAGE FLUORESCENT

Ce chapitre est présenté sous la forme d'une publication, accepté pour publication dans *Marine Biology* (18/11/2005) : J. Thébault, L. Chauvaud, J. Clavier, R. Fichez & E. Morize. Evidence of a 2-day periodicity of striae formation in the tropical scallop *Comptopallium radula* using calcein marking.

5.1 - Version française abrégée de l'article

Les méthodes de marquage-recapture et de comparaison des profils de croissance coquillière se sont révélées inadaptées pour la détermination de la présence, ou de l'absence, d'une rythmicité dans la formation des stries de *Comptopallium radula*, vraisemblablement à cause du stress subi par les individus étudiés. Une technique basée sur un marquage chimique utilisant un fluorochrome, la calcéine, a donc été mise au point afin de résoudre cette problématique. L'incorporation de ce marqueur dans des pièces calcifiées en cours de formation produit en effet une ligne fluorescente verte permettant d'analyser finement la croissance post-marquage. Son efficacité a notamment été démontrée lors d'expériences de marquage d'otolithes de poissons (Wilson et al., 1987), de coquilles de gastéropodes (Moran, 2000) et de bivalves (Kaehler & McQuaid, 1999). Afin de minimiser autant que possible le stress expérimental, notre choix du mode de marquage s'est porté sur une immersion des individus dans des enceintes benthiques disposées *in situ*, à proximité d'un gisement naturel de *C. radula*.

Au total, 141 individus (38,4-75,8 mm) ont été collectés manuellement en plongée puis rassemblés dans un parc situé sur le site d'étude de la baie de Sainte-Marie (site SM). Ils y sont restés 1 mois sans dérangement avant d'être marqués, et ce afin de leur permettre de récupérer du stress de la collecte. Afin de tester l'influence de la durée d'immersion sous les enceintes (3 ou 6 h) et de la concentration en calcéine (150, 300 ou 600 mg.L⁻¹), le marquage a eu lieu sous 6 enceintes différentes. Les individus marqués ont ensuite été replacés dans le parc. Puis, 3 individus de chacune des 6 expériences ont été prélevés après 13, 20, 27, 34, 48, 62, 69 et 91 jours de croissance post-marquage. Leurs coquilles ont ensuite été préparées (inclusion, coupe) afin de permettre la visualisation de la marque de calcéine et le comptage du nombre de nouvelles stries formées entre le marquage et la mort de l'individu.

Nos résultats indiquent qu'une concentration en calcéine de 150 mg.L⁻¹ et une incubation de 3 h sont suffisantes pour produire une marque fluorescente dans la coquille de *C. radula*. L'absence de mortalité significative au cours des trois mois d'expérience suggère que la calcéine n'a aucun effet létal sur *C. radula*. Une diminution du taux de croissance coquillière a été observée après le marquage : elle pourrait indiquer un effet toxique de la calcéine. Elle pourrait

cependant également être expliquée par la diminution de la température de l'eau et de la concentration en chlorophylle *a* au cours du mois ayant suivi le marquage. Nous avons pu démontrer que le succès du marquage chimique est dépendant de l'âge des individus. Les plus âgés (taille moyenne : 66,3 mm) incorporent en effet moins bien la calcéine dans leur coquille que les plus jeunes (taille moyenne : 53,5 mm). De plus, la croissance post-marquage est d'autant plus faible que les individus marqués sont âgés. Ces observations peuvent être mises en relation avec l'état reproducteur des individus. Les plus âgés étaient vraisemblablement matures (taille de première maturité sexuelle : 60 mm ; Lefort & Clavier, 1994) et pourraient avoir alloué la majeure partie de leur énergie à la reproduction, aux dépens de la croissance coquillière. Ces faibles taux de croissance pourraient d'autre part avoir provoqué une réduction des taux de transfert de la calcéine au travers de l'épithélium du manteau. En résumé, la méthode utilisée apparaît bien adaptée au marquage des coquilles de pectinidés, pourvu que les individus ne soient pas trop âgés.

La comparaison du nombre de jours de croissance post-marquage et du nombre de nouvelles stries formées après la marque de calcéine nous a permis de déterminer que les coquilles juvéniles de *C. radula* forment 1 strie de croissance tous les 2 jours (périodicité bi-journalière). Cette périodicité est extrêmement rare chez les bivalves, ayant seulement été observée chez *Mercenaria mercenaria* et étant considérée comme contrôlée par des facteurs endogènes (Pannella & McClintock, 1968 ; Kennish & Olsson, 1975). Il est en effet généralement admis que ces activités rythmiques sont sous le contrôle d'une horloge interne, elle-même synchronisée par des signaux environnementaux agissant comme des "zeitgeber" ("donneurs de temps" ou synchroniseurs ; Aschoff et al. 1982). Les rythmes journaliers observés chez de nombreuses espèces de bivalves peuvent ainsi être mis en relation avec un cycle se traduisant par des variations journalières de température, d'intensité lumineuse, de pH, de concentration en oxygène ou en dioxyde de carbone (Rosenberg & Jones, 1975). L'analyse spectrale des données horaires de température enregistrées à Nouméa de septembre 2002 à septembre 2003 a permis d'identifier 3 périodicités majeures dans le signal : journalière, semi-journalière et bi-journalière, dans l'ordre décroissant des densités spectrales. Une onde de périodicité bi-journalière est donc présente dans le signal de température de l'eau, mais elle est faible par rapport à l'onde de périodicité journalière. Il est donc peu probable que la température soit le "zeitgeber" contrôlant la périodicité de formation des stries de croissance de *C. radula*. Un autre facteur environnemental pourrait jouer ce rôle. Il a notamment été démontré que la pression hydrostatique dans l'Océan Pacifique présentait des oscillations bi-journalières d'amplitude supérieure aux oscillations journalières (Kenyon, 1996). L'absence de suivi haute-fréquence de ce paramètre ne nous a pas permis de vérifier cette hypothèse.

En conclusion, notre étude indique que les juvéniles de *C. radula*, à l'instar de nombreuses autres espèces de pectinidés, forment leurs stries périodiquement en conditions naturelles. Nous

démonstrons toutefois que la périodicité journalière n'est pas une caractéristique universelle de la famille. La coquille de *C. radula* ouvre finalement des perspectives considérables en terme de reconstruction haute-fréquence de la variabilité de son environnement.

5.2 - Introduction

New Caledonia is a group of islands situated in the South Pacific Ocean, 1500 km from Australia. The main island is surrounded by a barrier reef enclosing a 23,400 km² lagoon. Mining is the main local economic resource as New Caledonia is the 3rd largest nickel ore producer in the world and also produces other metals such as cobalt and chromium (Labrosse et al., 2000). Intensive open-cast mining on hilltops enhances terrigenous and associated metal inputs to the lagoon. Recent studies dealing with bioaccumulation of trace metals in tissues of various marine organisms (Bustamante et al., 2000; Breau, 2003) in the lagoon have been completed, however there is still a need for a high-resolution trace metal contamination proxy.

Many studies have already focused on the potential of marine carbonate skeletons, especially bivalve shells such as cockles or mussels, to record environmental trace metal contamination (e.g. Price & Pearce, 1997; Richardson et al., 2001). The study of such a potential in scallop shells (Mollusca; Bivalvia; Pectinidae) has been few studied even though periodically formed striae (see Richardson (2001) for terminology), that allow accurate dating of each part of the shell, have been described (Chauvaud et al., 1998; Lorrain, 2002). Precise dating of the skeletal section of interest is a prerequisite to any study of shell records. Hence, before conducting a study on environmental tracers in the shell of a given species, it is necessary to know the age of each shell sub-sample and the species growth rate.

Comptopallium radula (Linne, 1758) is a large (maximal shell height = 110 mm) sedentary scallop living under branching corals, especially *Acropora* sp., or on coralline fragments beds (Dijkstra, 1984). In the New Caledonia lagoons, this species is frequently found in shallow muddy to sandy bays that are subject to significant metal inputs. As in many other scallops species (e.g. *Pecten* and *Argopecten* genera), the fine microscopic concentric striae wrinkling the surface of its shell can be used to estimate growth rates (Figure 36).

Since Clark (1968), many studies have focused on the rhythm of striae formation in scallops. Most results have suggested a daily periodicity in CaCO₃ deposition (Clark, 1968; Wrenn, 1972; Clark, 1975; Antoine, 1978; Broom & Mason, 1978; Helm & Malouf, 1983; Hurley et al., 1987; Joll, 1988; Parsons et al., 1993; Chauvaud, 1998). However, different growth periodicities have been observed in other bivalves. For example, in the Northern Quahog *Mercenaria mercenaria*, six different periodicities were identified (Pannella & McClintock, 1968;

Kennish & Olsson, 1975): annual (350-380 days), monthly (29 days), tidal (14 days), bi-daily (2 days), daily (1 day), and subdaily (< 1 day). Therefore, the cadence of calcification must be evaluated before a new scallop species can be used as an "environmental sentinel".

Different methods have been used to assess the rhythmicity of striae formation in scallops, e.g. successive measurements (Clark, 1968; Broom & Mason, 1978), mark-and-recovery experiments (Joll, 1988), or chemical marking (Clark, 1975; Hurley et al., 1987; Parsons et al., 1993). Chemical techniques using fluorochromes (tetracyclines, alizarin red, xylenol orange, and calcein) have also been used for growth studies on fish (McFarlane & Beamish, 1987; Wilson et al., 1987; Monaghan, 1993), gastropods (Pirker & Schiel, 1993; Day et al., 1995; Moran, 2000) and many other marine organisms (Rowley & McKinnon, 1995). Incorporation of fluorochromes into calcifying otoliths or shells produces an internal fluorescent mark and any subsequent growth can then be estimated readily. Compared to other chemicals (e.g. tetracycline), calcein appeared to induce little toxicity (Rowley & McKinnon, 1995). Despite recent experiments successfully using calcein as a growth marker in the brown mussel *Perna perna* (Kaehler & McQuaid, 1999), this dye has received relatively little attention, especially with respect to bivalve growth studies.

The objectives of the present study were: (1) to investigate the potential of calcein to study growth pattern in scallop shells and (2) to assess the periodicity of striae formation in *C. radula*.

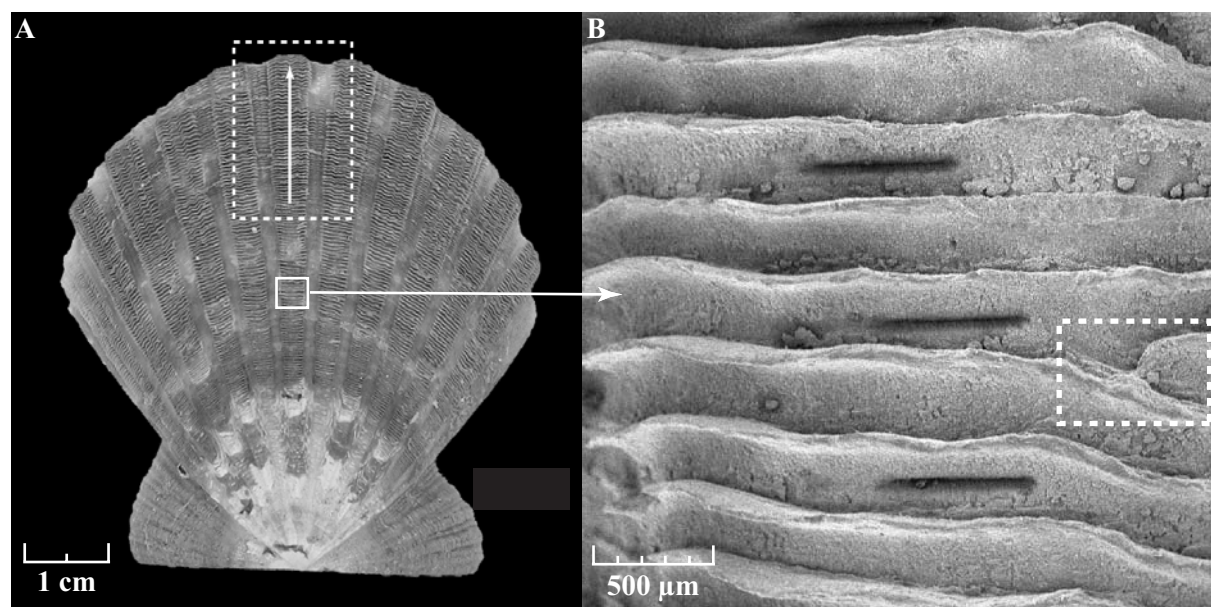


Figure 36 : A) Photograph of the left valve of the shell. *Dashed line* delimits the shell piece embedded in resin. *Arrow* indicates the maximal growth axis along which shell pieces were sagittally sectioned B) Image (scanning electron microscopy) of striae taken along the maximal growth axis and showing 1 stria splitting into 2 "sub-striae" (*dashed line*).

5.3 - Methods

5.3.1 - Scallop collection and shell marking

A preliminary study, using mark-and-recovery experiments (Lefort, 1994), failed to identify the periodicity of striae formation in *C. radula* (Thébault, unpublished results) as almost all individuals stopped growing after tagging. As it is essential to minimize stress on the scallops during the experiments, we opted for an *in situ* shell marking experiment, using calcein.

Scallops ($n = 141$) were collected by diving on 23/12/2002 (austral summer) near Nouméa, in the southwest lagoon of New Caledonia. Shell height of these specimens, measured *a posteriori* (see section 5.3.2), ranged from 38.4 to 75.8 mm. The individuals were randomly assigned to 6 batches in order to test the effects of calcein concentration and incubation time (Tableau 6). Coloured plastic tags were fixed on all shells with cyanocrylate glue (1 colour per batch). During these operations, scallops were exposed to air for less than 10 minutes. They were then placed in a large benthic enclosure (2 m × 1 m) near a natural bed of *C. radula*. Branching corals were positioned in the cage to mimic the biotope of the species.

After allowing for a stress recovery period of 1 month, calcein marking was conducted. Each batch was carefully removed from the enclosure and placed in a benthic chamber made of a clear acrylic hemisphere fastened to a 0.2 m² PVC base inserted into the sediment and partly filled with ca. 7 L of air to prevent anoxia (Figure 37). A gusher galley pump connected to a 12 V underwater power supply ensured a 5 L min⁻¹ closed-circuit flow to homogenize the enclosed water (ca. 50 L). Calcein (Sigma-Aldrich Pty. Ltd., Australia - # C0875) stock solutions of 15, 30 and 60 g calcein L⁻¹ were prepared in 1 L of Milli-Q water, with 105 g sodium bicarbonate added (to adjust the pH to 8.2). Calcein was then injected into the benthic chamber with a syringe through a clamp (Figure 37). After the marking period was finished, the scallops were carefully returned to the enclosure. Subsequently, 3 scallops were randomly selected and removed from each of the 6 batches after 13, 20, 27, 34, 48, 62, 69 and 91 days.

Tableau 6 : Description of the six marking experiments conducted on scallops in benthic chambers.

Experiment	Concentration (mg L ⁻¹)	Immersion time (h)	Number of scallops
A	150	3	23
B	300	3	24
C	600	3	23
D	150	6	24
E	300	6	24
F	600	6	23

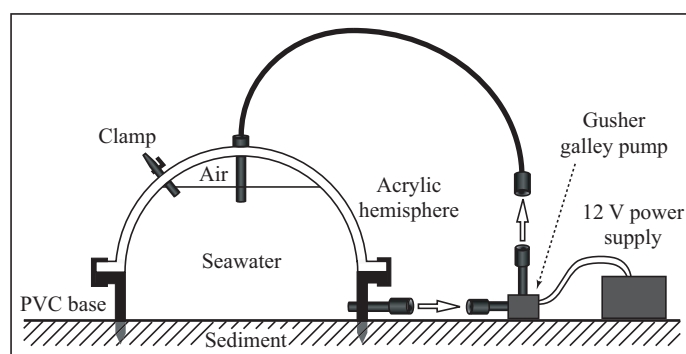


Figure 37 : Diagram of a benthic chamber designed for calcein marking.

Bottom-water temperature was measured during the experiment hourly with an EBRO Ebi-85 probe fixed to a bottom mooring. Salinity was recorded weekly using a Sea-Bird SBE 19 CTD profiler. Chlorophyll *a* concentrations were measured on bottom-water samples collected weekly with a 5 L Niskin bottle.

5.3.2 - Sample preparation and observation

After sampling, the marked scallops were killed immediately and the soft parts discarded. Shells were air-dried, their final height was measured along the maximal growth axis (umbo-rim axis) with a vernier calliper (accuracy = 0.1 mm) and they were stored in the dark to prevent any fluorescence decrease (Wilson et al., 1987). Shells were sliced using a diamond-bladed rock saw (Figure 36.A) at the Aquatic Animals Sclerochronology Laboratory (Plouzané, France). Shell pieces were cleaned in 90 % acetic acid for 45-60 seconds, rinsed with water, air-dried and embedded in a polyester resin (Sody 33 - polymerisation time: 6 h at 30 °C - Escil, Chassieu, France) before being sagittally sectioned along the maximal growth axis using an Isomet low speed saw equipped with a diamond wafering blade (Buehler, Lake Bluff, IL, USA). The 600 µm thick sections were polished with 0.33 µm calcined alumina powder (Escil, Chassieu, France). The shell slides were observed under a Leitz DM RBE fluorescence microscope (Leica Mikroskopie & Systeme GmbH, Wetzlar, Germany) equipped with an Osram 50-W high-pressure Hg lamp and with an I2/3 filter block: excitation filter BP450-490, dichroic mirror RKP510 and emission filter LP515.

A marking quality index (MQI) was defined according to fluorescence intensity and length of the mark: 0 = no mark, 1 = detectable but faint or not surfacing mark, 2 = bright mark, 3 = long and very bright mark. The shell height at calcein marking, or initial shell height, was calculated as the difference between the final shell height and the shell increase since marking (Figure 38). For each shell, the number of striae formed within this interval was counted by 3 different readers and then the mean length of the n increments ($= a/n$) preceding the calcein mark was compared with

the mean length of the n increments between this mark and the ventral edge ($= b/n$) with $n_{\max} = 10$ (Figure 38).

5.3.3 - Statistical analyses

ANOVAs were performed to check: (1) the differences in mean shell height of scallops for the 6 experiments and for the 8 post-marking sample periods and (2) if successful calcein markings were related to shell height. The influence of calcein concentration and immersion time on the marking quality index was tested using a two-way ANOVA. An ANCOVA was used test whether there were significant differences between the slopes of the least-square linear regressions (number of new striae vs. number of days of growth) calculated for each of the 3 readers. Homogeneity of variances (for ANOVA) and residual variances (for ANCOVA) was tested with Bartlett's test ($\alpha = 0.01$). All statistical analyses were performed according to Scherrer (1984).

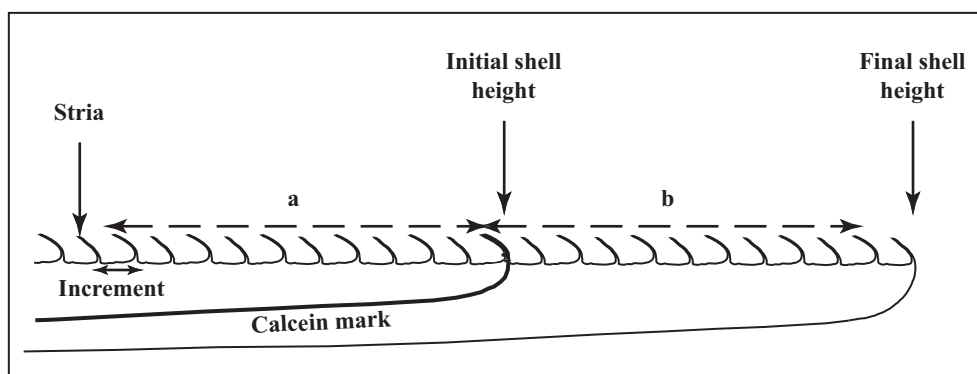


Figure 38 : Drawing of a sagittally sectioned left valve of a shell. The variation in growth rate was assessed by measuring the mean length of the n increments (i.e. inter-striae distance) preceding ($= a/n$) and following ($= b/n$) the calcein mark. Here, $n = 10$.

5.4 - Results

5.4.1 - Calcein marking experiments

Only 2 scallops out of 141 died during the 13 weeks following the calcein marking. The dead scallops (first recovered on 19/02/2003 and the second recovered on 24/04/2003) were from groups marked with a calcein concentration of 300 mg L^{-1} during 3 h and 150 mg L^{-1} during 6 h, respectively. Moreover, 23 scallops lost their coloured plastic tag in the benthic enclosure. Mean initial shell height did not differ significantly for the 6 experiments (Bartlett's test: $B_C = 3.12$, $df = 5$; ANOVA: $F = 0.26$, $df = 5$ and 110 , $p = 0.93$) and for the 8 post-marking samples (Bartlett's test: $B_C = 2.73$, $df = 7$; ANOVA: $F = 1.18$, $df = 7$ and 131 , $p = 0.32$). The two-way ANOVA indicated no significant effect of calcein concentration and immersion time on the MQI (Tableau

7). However, an inverse relationship was found between MQI and initial shell height (i.e. age; Figure 39, *open diamonds*).

The counting of striae formed after the staining experiment was impossible for 48.2 % of the shells because of either the absence of a calcein mark (7 shells) or an insignificant growth after marking (presence of a disturbance mark resulting from the coalescence of striae around the calcein mark in 60 shells). The mean initial shell height of these 67 scallops (66.3 mm) was significantly larger (Bartlett's test: $B_C = 0.48$, $df = 1$; ANOVA: $F = 124.93$, $df = 1$ and 137 , $p < 0.01$) than the rest of the experimental population (mean = 53.5 mm). Moreover, an inverse relationship was found between net shell accretion after marking (i.e. distance between the calcein mark and the ventral margin) and initial shell height of the scallops (Figure 39, *solid circles*). For each of the 72 remaining scallops, the mean length of the growth increments (i.e. mean inter-striae distance) after the marking experiment was smaller than before the calcein mark ($\Delta < 0$ for all scallops; Figure 40). For all 72 individuals, the average of the mean length of the increments decreased from 258 to 128.6 μm (mean decrease of 50.2 %). There was no significant relationship between the initial shell height and the decrease in mean length of the increments (linear regression analysis: $r^2 = 0.02$, $p = 0.33$).

During the experiments, bottom-water temperature ranged from 25.4 to 29.3 °C, salinity from 35.01 to 35.74 and chlorophyll *a* concentration from 0.45 to 1.30 $\mu\text{g L}^{-1}$. The mean temperature in the month preceding the calcein marking was 27.8 °C vs. 26.8 °C in the following month. Monthly averaged chlorophyll *a* concentrations also decreased from 1.42 to 0.59 $\mu\text{g L}^{-1}$ after the marking experiment. No significant difference in salinity was found before and after the marking experiment.

Tableau 7 : Average marking quality index for each of the six experiments. The two-way variance analysis indicated the absence of significant effect of calcein concentration or immersion time on MQI.

Experiment	MQI		Two-way analysis of variance				
	Mean	s.d.	Effect	Sum of square	df	F-ratio	P-value
A	1.50	0.82	Calcein concentration	0.486	2	0.39	0.678
B	1.37	0.68					
C	1.78	1.04					
D	1.74	0.65	Immersion time	0.697	1	1.12	0.293
E	1.75	0.74					
F	1.60	0.63					

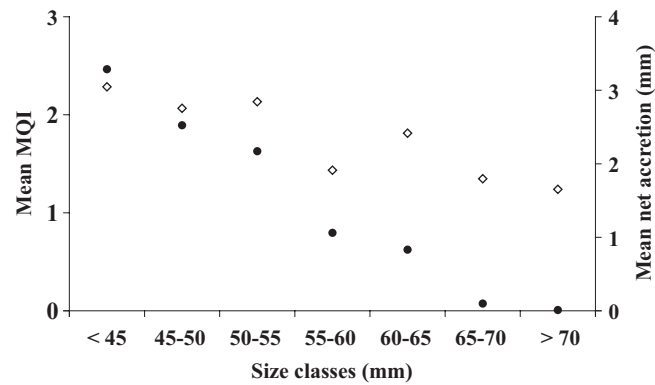


Figure 39 : Mean MQI (open diamonds) and mean net accretion (i.e. distance between the calcein mark and the ventral margin; solid circles) for each of 7 size classes of *C. radula* (initial shell height of 139 scallops).

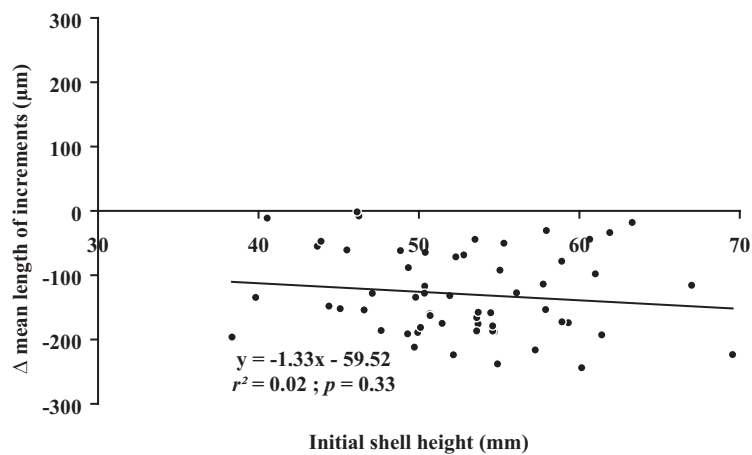


Figure 40 : Difference (Δ) between the mean length of increments before and after the calcein mark, plotted vs. initial shell height. A decrease of the mean length of increments was observed after the calcein marking for all scallops ($\Delta < 0$) but the initial shell height did not influence the importance of this decrease.

5.4.2 - Periodicity of striae formation

A green calcein mark was detectable on 72 scallops (Figure 41). For each of the 3 readers, the number of new striae formed after the staining experiment was plotted against the number of days (Figure 42.A, B, C). The linear regression analysis performed for each set of data indicated a highly significant relationship for each reader ($p < 0.01$). The slopes ranged from 0.47 to 0.52 ($p < 0.01$) and intercepts were not significantly different from 0 ($p > 0.05$), indicating that *C. radula* formed 1 stria every 1.9-2.1 days, depending on the reader. Furthermore, an ANCOVA showed no significant difference between the 3 slopes (Bartlett's test: $B_C = 1.55$, $df = 2$; ANCOVA: $F = 1.40$, $df = 2$ and 169, $p = 0.25$). Inter-reader differences were assessed by calculating the relative standard deviation (RSD) for each of these 72 scallops: RSD ranged from 0 to 38.9 % (mean = 10.6 %).

When the results of the 3 different readers were pooled, a highly significant linear relationship ($r^2 = 0.91$, $p < 0.01$) was observed between the average number of new striae and the number of days of growth (Figure 42.D). The slope was highly significant ($p < 0.01$) whereas the intercept was not ($p = 0.23$). On average, *C. radula* formed 1 stria every 2.1 ± 0.2 days (95 % confidence interval). Inter-individual variability was quite important, especially for the 1st post-marking sample (13 days, RSD = 42 %). For the 7 other times, RSD values ranged from 13 to 22 %.

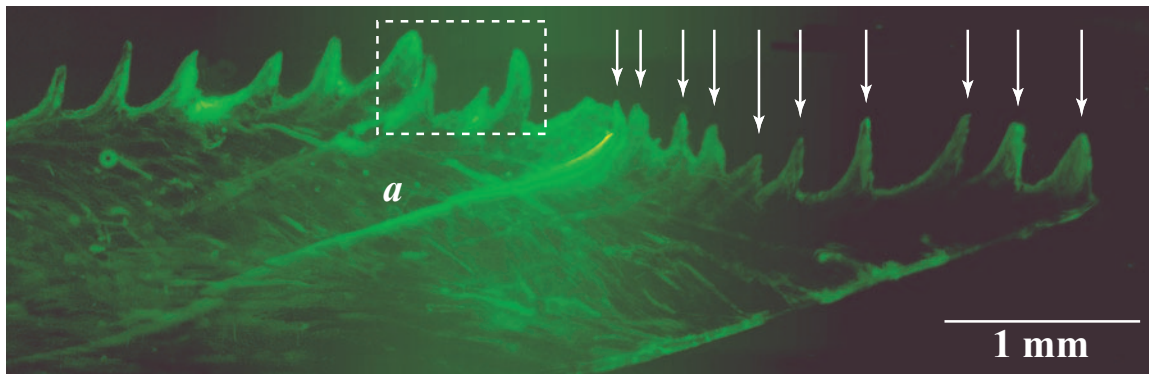


Figure 41 : Photograph of sagittally sectioned shell viewed with I2/3 block filter. This shell (initial shell height = 55.2 mm) was marked for 3 hours in a 600 mg L^{-1} calcein solution and collected 20 days later. The bright green calcein mark (*a*) is readily identifiable and allows for exact counting of new striae (indicated by *arrows*). On this shell, 10 new striae were formed beyond calcein marking, suggesting a 2-day periodicity of striae formation. *Dashed line* delimits an area where the exact number of actual striae (2, 3, or 4) is difficult to assess.

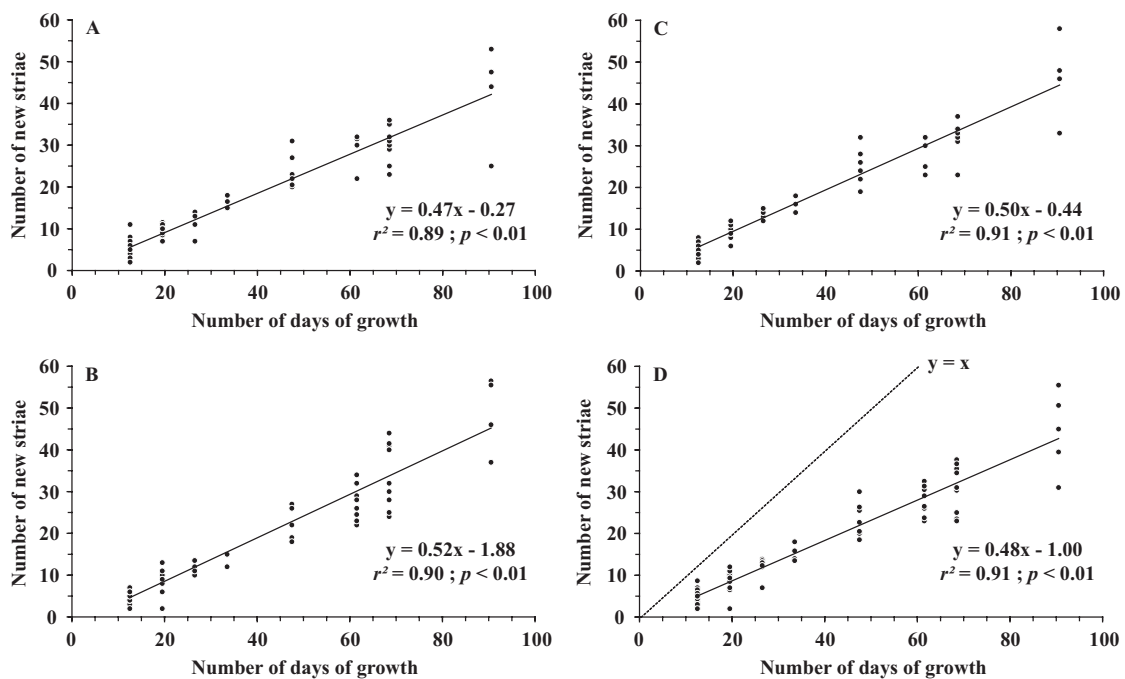


Figure 42 : Relationship between the number of new striae formed after the calcein marking and the number of days of growth between the calcein marking and the post-marking collection. A-C) data collected by each of the 3 readers D) pooled data indicating that *C. radula* formed, in average, 1 stria every 2.1 days.

5.5 - Discussion

5.5.1 - Effects of calcein concentration and immersion time

The marking quality in *C. radula* shell was independent of the calcein concentrations and immersion times tested in this study. A calcein concentration of 150 mg L⁻¹ was sufficient to produce an internal fluorescent mark. This result is in good agreement with previous fluorochrome studies demonstrating that calcein solutions of 100 to 150 mg L⁻¹ were sufficient to mark otoliths (Wilson et al., 1987), gastropod shells (Moran, 2000) or bivalve shells (Kaehler & McQuaid, 1999).

Minimum immersion times tested in previous studies varied from 2 h (Wilson et al., 1987) to 17 h (Fujikura et al., 2003). Immersion time is likely to depend on the shell growth rate of each species because the transfer of ions or calcein through the mantle epithelium is quicker in rapidly growing organisms (Day et al., 1995). A 3 hour incubation period in the benthic chamber was sufficient to create a detectable mark on *C. radula* because of its rapid growth rate (reaching ca. 60-70 mm for the first year, Thébault, unpublished data).

5.5.2 - Calcein toxicity

Important lethal effects of calcein marking have been observed in the larvae and juveniles of walleyes, *Stizostedion vitreum* (Brooks et al., 1994). In *C. radula*, natural mortality has been estimated at 0.47 (Lefort, 1994). Therefore, the losses observed in the enclosure (1.4 % over 3 months) may be attributed to natural mortality rather than to a lethal effect of calcein. Previous studies have indicated that calcein induces very little toxicity, with no effect on growth rate (Rowley & McKinnon, 1995), but the absence of lethal effects does not imply absence of toxicity here. On the other hand, high calcein concentrations (> 250 mg L⁻¹) have been demonstrated to induce behavioural stress in juvenile striped bass, *Morone saxatilis* (Bumguardner & King, 1996). In *C. radula*, the 50.2 % mean decrease in increment length observed after the staining experiment could be related to calcein toxicity. It is also possible that the temperature and chlorophyll *a* concentration decreases in the month following the calcein marking influenced the shell growth rate. Other investigators have already demonstrated that scallop growth is controlled by many environmental parameters including temperature and food availability (Broom & Mason, 1978; Wallace & Reisnes, 1985; Wilson, 1987; Chauvaud et al., 1998; Laing, 2000).

5.5.3 - Relationship between marking success and shell height

Our results suggest an age-dependant effect on the success of calcein marking because the MQI was lower in large (i.e. old) scallops than in small ones. Moreover, the larger the scallops were, the smaller the growth after marking was. This inverse relationship reflects a decrease in the rate of shell accretion throughout the life span, an ontogenetic change widely recognized in the life history of many organisms that grow by accretion. This feature may be partly related to reproductive status. *C. radula* is known to spawn year round with an initial sexual maturity size of ca. 60 mm (Lefort & Clavier, 1994). Hence it is likely that the largest scallops included in the staining experiments could have allocated a part of their energy to reproduction at the expense of shell growth. Low growth rates could reduce the transfer of calcein through the mantle epithelium: a 3 or 6 hour immersion in calcein was probably insufficient to produce an internal fluorescent mark in the larger scallops.

The marking technique used in this study appears as a satisfactory method for the investigation of striae formation in scallop shells. However, if the range of initial shell height is large, one can only expect half the scallops to recover and grow satisfactorily after marking. Consequently, only small juvenile scallops should be used in such studies, in order to increase the marking success.

5.5.4 - Periodicity of striae formation

Our results show that juvenile *C. radula* formed 1 stria every 2.1 days (2-day periodicity or bi-daily pattern). However, the number of new striae formed after marking was variable for scallops collected on the same date. Visual identification and counting of scallop striae has an important subjective component that may lead to significant inter-reader discrepancies. For *C. radula*, relative standard deviations calculated for each shell analysis were low and the average RSD of 10.6 % indicated that inter-reader discrepancy was not very important in our study and that all 3 readers counted approximately the same number of striae on each shell.

However, all 3 readers sometimes encountered troubles in deciding whether a structure observed after the calcein mark was a stria or not, because of either an odd morphology or a strangely small spacing with the immediately preceding or following structure (see for example the shell area inside the *dashed line* on Figure 41). Such structures may be striae, calcification anomalies, or exogenous elements such as sand grains or fouling organisms. These ambiguities partly account for the low variability in the number of new striae formed after marking for scallops collected on the same date, and are mainly due to the method of counting. Actually, accurate identification and counting of scallop striae is much more difficult on a sagittal section of

a shell (side view of each stria) than on the external surface of the valves when each stria is observed as a whole. Striae splitting into two "sub-striae" were observed on some *C. radula* shells (see for example the area inside the *dashed line* on Figure 36.B). Such anomalies cannot be detected on a sagittal section when they are easily identified on the external surface of the valves. It is obvious that the observation of shells on a sagittal section is not the best method for an accurate counting of scallop striae. It is however the only way to proceed when using calcein marking as this dye cannot be observed on the external surface of the valves. This may explain why 19 scallops out of 72 seemed to have more striae (average = +2.2 striae) than expected under the hypothesis of a bi-daily periodicity of striae formation. A large number of shells also presented less striae than expected under this assumption. It is likely that low growth rates observed just after the staining experiment resulted in the coalescence of striae, thus lowering the number of individualized (i.e. countable) striae. This initial disturbance could be responsible for a decrease in the intercept value of the regression line, without having a significant effect on the slope (i.e. on the periodicity of striae formation).

The 2-day periodicity of striae formation in *C. radula* has also been confirmed by an independent geochemical method (Thébault et al., submitted *b*). Since the pioneer works of Epstein et al. (1953), the oxygen isotopic composition ($\delta^{18}\text{O}$) of marine biogenic carbonates is indicative of the temperature and oxygen isotopic composition of the ambient seawater from which it is precipitated. Calcite samples drilled along the maximal growth axis of the shell of 6 juvenile *C. radula* specimens were analysed for their oxygen isotopic composition. A very good agreement was found between seawater temperature and $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ when dates were affiliated to each calcite sample by backdating from the harvest date and considering a 2-day periodicity of striae formation. This excellent relationship has led to the establishment of a new paleotemperature equation predicting seawater temperature with a mean absolute accuracy of 1.0 °C (Thébault et al., submitted *b*), thus providing another evidence of the bi-daily periodicity of striae formation: if striae were not produced bi-daily, there would be large differences between predicted temperature and measured temperature.

5.5.5 - Origin of the 2-day periodicity

In the plant and animal kingdoms, rhythmic activities are generally assumed to be controlled by endogenous oscillators, synchronized by environmental cues acting as zeitgebers. In marine bivalves, diurnal, tidal and seasonal cycles are thought to be responsible for growth rhythms as a result of changes in environmental factors (Rosenberg & Jones, 1975). However, although the bivalve shell ultimately reflects these cycles, this signal transfer is neither passive nor immediate,

and may involve a "rhythmic" tissue in the organism (Thompson, 1975). If the organism maintains its growth rhythm in the presence or absence of these environmental cycles, it is said to have a "biological clock" (Thompson, 1975).

Reports of 2-day long, or bi-daily, biological rhythms in nature are unusual (Pannella & McClintock, 1968). *M. mercenaria* is the only species in which a 2-day periodicity of growth pattern formation has been observed (Pannella & McClintock, 1968; Kennish & Olsson, 1975). Bi-daily variations of meteorological and oceanographic parameters, including sea surface temperature and swell height and direction, have been observed in the Pacific Ocean (Kenyon, 1996). For some of these parameters, e.g. sea level pressure and wind velocity, the amplitudes of the 2-day variations were larger than that of the diurnal signals. A travelling nearly 2-day wave ($T = 2.1$ days) has also been observed in the atmosphere (Craig et al., 1980; Salby, 1981; Hagan et al., 1993). Spectral analysis of the seawater temperature data in Nouméa identified a 2.1 day periodicity (Thébault, unpublished data). However, the amplitude of this bi-daily pattern is weak compared to the diurnal and semi-diurnal signals. Thus, it is unlikely that seawater temperature is the zeitgeber controlling the periodicity of striae formation in *C. radula* through an endogenous oscillator. Another environmental factor such as sea level pressure or wind velocity may act as this zeitgeber. Sea level pressure has already been identified to control activity rhythms of crabs (Palmer, 1975). At this time, further data acquisition is required in order to analyze the spectra of these parameters in New Caledonia.

5.5.6 - *Comptopallium radula* in the pectinid family

A daily periodicity of striae formation has been suggested for many scallop species. In the genus *Pecten*, such a periodicity has been demonstrated to exist in juveniles of *P. diegensis* (Clark, 1968) and *P. vogdesi* (Clark, 1975) as well as in juveniles and adults of *P. maximus* (Antoine, 1978; Chauvaud, 1998). In the *Argopecten* genus, daily formation of striae has been suggested for *A. irradians* (Wrenn, 1972; Clark, 1975; Helm & Malouf, 1983), *A. gibbus* and *A. circularis* (Clark, 1975). The same periodicity has also been identified in other genera, e.g. juveniles of *Amusium balloti* (Joll, 1988), juveniles of *Chlamys opercularis* (Broom & Mason, 1978) and larvae and post-larvae of *Placopecten magellanicus* (Hurley et al., 1987; Parsons et al., 1993).

Deviations from this daily rhythm have been observed when scallops were maintained under experimental conditions out of their natural habitat (Broom & Mason, 1978) or under controlled field conditions (Helm & Malouf, 1983). Owen et al. (2002a) suggested that the number of striae formed per day in *P. maximus* depended on the shell growth rate, i.e. striae production was related to the increment of shell growth and not to any form of periodicity, confirming the results of

Gruffydd (1981). They concluded that it was probably fortuitous that in some experiments (e.g. Clark, 1968) a daily periodicity of striae production occurred in some pectinid species. The independent validation of the 2-day periodicity of striae formation (geochemical method; see section 5.5.4) clearly demonstrates that this assumption does not hold for *C. radula*. Actually, results of these four experimental studies, conducted on three different pectinid species (i.e. *P. maximus*, *A. irradians*, and *C. opercularis*), might have been distorted because of severe experimental stress on scallops. For this reason, results from studies performed in unrealistic growing conditions are difficult to compare with results from studies carried out on wild populations in their natural habitat and may not be used to disprove the assumption of a periodic formation of striae by scallops. It is obvious that our treatment was also stressful as animals were subjected to calcein marking inside benthic chambers and then held in enclosures. However, marking was performed *in situ*, for short periods of time, without removing scallops from seawater, and benthic enclosure was probably large enough to limit cage effects. All these precautions were taken to limit stress as much as possible.

Our results demonstrated that under these experimental conditions, *C. radula* striae are formed periodically, and are in good agreement with other studies dealing with scallop shell growth. However, our study shows that a daily periodicity of striae formation is not a characteristic trait of pectinidae. Clark (1975) has discussed that great differences in the response of organisms to environmental variables exist, and data acquired from one set of organisms cannot necessarily be applied to another, even if they are closely related.

5.5.7 - Implications for further studies

Many analytical techniques now exist for high-resolution chemical analysis of selected areas of biogenic carbonates, e.g. LA-ICP-MS (Richardson et al., 2001) or TXRF (Mages et al., 2004). A quantitative description of the periodicity of striae formation in *C. radula* makes possible the accurate affiliation of a formation date to each stria by backdating from the collection date, as long as striae are counted on the external surface of the valve (more accurate counting). Thus it will now be possible, using chemical analyses of the shells and our growth studies, to reconstruct the temporal evolution of contaminant trace metals present in *C. radula* shells, over periods ranging from several months to years, in the lagoon.

Acknowledgements: We are especially grateful to Sandrine Chifflet for help during the preparation of calcein solutions, to Christophe Peignon and Alain Lapetite who performed part of SCUBA diving experimentation and subsequent field survey, and to the technical staff of US Sana for their valuable help in preparing slides. We are also particularly grateful to Jennifer Guarini for

her constructive comments and English corrections of the manuscript. This manuscript benefited from critical reviews by David Goodwin and three anonymous referees. This work was supported by IRD, the Programme National Environnement Côtier (PNEC) and the ACI-PECTEN. It was part of a 3-year research program funded by IRD and the Région Bretagne.

6 - CONCLUSION

Cette étude sclérochronologique apporte des informations très intéressantes et indispensables sur la biologie de *C. radula*. Elle montre tout d'abord la sensibilité de l'espèce au stress. L'échec des expériences de marquage-recapture, ainsi que la diminution des taux de croissance coquillière (voire l'arrêt de cette fonction) suite au marquage sous enceinte, sont très probablement en partie dus à un ensemble de conditions stressantes. Parmi ces dernières, nous pouvons citer :

- la mesure de la hauteur de la coquille d'individus vivants au pied à coulisse ;
- le maintien en bacs ou aquariums (conditions "artificielles") ;
- l'exposition à l'air libre, même pour une courte durée, lors du marquage physique ;
- l'isolement dans un parc grillagé, même de grande taille (6 m × 5 m) et construit au cœur d'un gisement naturel de *C. radula* ;
- l'enfermement, même pour une courte durée, sous des enceintes benthiques, quand bien même ces dernières sont déployées *in situ* ;
- l'immersion dans une solution de calcéine.

Ceci démontre clairement qu'il est impossible de travailler sur des spécimens vivants de *C. radula*, et de manière générale de n'importe quelle autre espèce de pectinidés (ex. *P. maximus* ; Chauvaud, comm. pers.), sans occasionner un stress. Il est d'autre part évident que le stress imposé ne peut être conçu comme un système binaire (on/off). La disparition des effets néfastes (arrêt de croissance) d'un épisode de stress et la reprise de croissance coquillière qui s'ensuit sont très probablement des phénomènes progressifs. Cette constatation recadre un peu mieux les résultats des travaux de Gruffydd (1981) et Owen et al. (2002a) sur la formation des stries de *P. maximus*. Gruffydd (1981) a exposé ses spécimens (produits et élevés au laboratoire) à l'air libre pendant 2 h afin de produire une marque sur la coquille, servant de repère temporel pour étudier la croissance ultérieure en conditions de laboratoire. Owen et al. (2002a) ont collé leurs spécimens vivants, à la verticale, dans des cages suspendues à 1 m sous un ponton ancré dans un détroit où l'hydrodynamisme n'est probablement pas négligeable. Dans les deux cas, les conditions opératoires étaient bien loin des conditions naturelles de vie de *P. maximus* (espèce benthique endogée vivant en position horizontale). La fiabilité de leurs résultats peut être remise en cause.

Le deuxième point remarquable de cette étude est l'extrême variabilité interindividuelle des profils de croissance coquillière d'individus de taille similaire pêchés au même endroit au même moment, et ayant donc subi les mêmes fluctuations des paramètres environnementaux habituellement considérés comme contrôlant le taux de croissance (température, disponibilité en nourriture, blooms phytoplanctoniques toxiques, etc.). Le profil de croissance coquillière de chaque individu reflète très probablement son histoire "personnelle" et l'influence de paramètres biotiques très localisés (prédation, dérangement).

Malgré les nombreux obstacles rencontrés, cette étude sclérochronologique a néanmoins permis de prouver la caractère périodique des stries de croissance de *C. radula*, du moins chez les individus juvéniles et sur la période janvier-avril. Nos résultats, issus du marquage à la calcéine, indiquent qu'une strie supplémentaire est formée tous les 2 jours au niveau du bord ventral de la coquille de ces individus. Cette périodicité bi-journalière, pour le moins atypique puisque jusqu'à présent uniquement décrite chez le clam *Mercenaria mercenaria*, est encore mal expliquée mais pourrait faire intervenir une "horloge" interne synchronisée par un signal environnemental présentant une périodicité de 2 jours. De tels signaux, bien que peu connus et mal étudiés, existent dans la nature, et l'analyse de Fourier effectuée sur des données journalières de température à Nouméa indique qu'elle est présente sur nos sites d'étude. Reste à déterminer quel est ce synchronisateur environnemental, et pourquoi l'horloge biologique de *C. radula* se base sur celui-ci plutôt que sur un signal de périodicité journalière comme c'est le cas chez les autres espèces de pectinidés étudiées jusqu'à présent ?

Chez *P. maximus*, la périodicité journalière de formation des stries a été démontrée aussi bien chez des juvéniles que chez individus adultes (Antoine, 1978 ; Chauvaud, 1998) provenant de populations couvrant toute la zone biogéographique de répartition de l'espèce (de la Norvège au Maroc ; Chauvaud, comm. pers.). Nous supposons qu'il en est de même chez *C. radula* et considérerons donc, dans la suite de ce manuscrit, que la rythmicité bi-journalière est une caractéristique inhérente à l'espèce, régissant la formation des stries (pendant la saison de croissance) de tous les individus, quel que soit leur âge ou leur origine géographique.

Cette étude, et notamment l'utilisation de la méthode de comparaison des profils de croissance, s'est en revanche révélée inapte à délimiter temporellement les éventuels arrêts de croissance saisonniers. La présence de nombreux bourrelets (resserremments de stries) sur la coquille d'individus de grande taille ne fait aucun doute quant à l'existence de ces arrêts saisonniers, qui peuvent avoir lieu en hiver et/ou en été (cf. l'étude d'Ivany et al. (2003) sur le clam *Spisula solidissima*). La détermination des dates d'arrêt et de reprise de croissance, probablement différentes d'une saison de croissance à l'autre (Ivany et al., 2003), est pourtant essentielle pour une compréhension globale du processus de croissance coquillière et, plus

spécifiquement, pour la connaissance des périodes de l'année au cours desquelles de l'information géochimique (isotopique et élémentaire) sera archivée dans la coquille de *C. radula*. Nous verrons dans la partie suivante (cf. 3^{ème} partie, chapitre 1, section 3) que l'analyse des variations ontogéniques du profil isotopique ($\delta^{18}\text{O}$) d'une coquille de grande taille permet d'appréhender ces périodes d'arrêts de croissance coquillière.

3^{EME} PARTIE

**ANALYSES GÉOCHIMIQUES DE LA COQUILLE
DE *COMPTOPALLIUM RADULA***

Chapitre 1

Analyses isotopiques

1 - INTRODUCTION

1.1 - Historique

La géochimie isotopique est née au début du XX^{ème} siècle, quelque temps après la découverte de la radioactivité par Henri Becquerel, quand des expériences montrèrent que des composés radioactifs qui étaient chimiquement inséparables pouvaient différer l'un de l'autre par la structure de leur noyau. Pour interpréter ces faits, Frederick Soddy propose en 1913 la théorie des isotopes ("même lieu" en grec) : les isotopes occupent la même position dans le tableau périodique de Mendeleïev, présentent les mêmes propriétés chimiques, mais diffèrent par leurs masses atomiques (Soddy, 1913). Cette théorie sera rapidement confirmée par les travaux de Joseph J. Thomson qui démontra en 1913 l'existence d'isotopes stables, en faisant passer du néon dans un tube à décharge, et en faisant dévier les ions de néon par application de champs électriques et magnétiques. Il montra ainsi que les éléments stables du néon existent sous plus d'une forme. Thomson (1914) mis également au point l'ancêtre du spectromètre de masse. La recherche sur les isotopes fut dès lors poursuivie par de nombreux scientifiques, notamment par le physicien britannique Francis W. Aston qui, en améliorant l'appareil de Thomson, découvrit la grande majorité des isotopes naturels.

Les fondements de la géochimie isotopique moderne datent essentiellement des travaux d'Urey (1947) sur les propriétés thermodynamiques des substances isotopiques et de la mise au point des premiers véritables spectromètres de masse isotopiques par Nier (1947). Depuis, les outils analytiques modernes de la spectrométrie de masse isotopique n'ont cessé d'évoluer, rendant possible la mesure précise des faibles variations d'abondance des différents isotopes stables d'un même élément. Les applications des teneurs en isotopes stables couvrent un vaste champ d'investigation (géologie, géochimie, chimie, biogéochimie, biologie, écologie, océanographie, archéologie, physiologie, etc.) et ont connu un développement considérable au cours des 20 dernières années (voir notamment les ouvrages suivants : Lajtha & Michener, 1994 ; Griffiths, 1998 ; Hoefs, 2004).

1.2 - Caractéristiques générales des isotopes

Un isotope est couramment désigné par son symbole chimique E, complété par son nombre de masse A (encore appelé masse atomique, et égal au nombre de neutrons et de protons du noyau). Il est d'usage de compléter cette écriture par le numéro atomique Z (égal au nombre de protons du noyau ; Figure 43). Les isotopes d'un même élément ont les mêmes propriétés chimiques car leur structure électronique est identique. Ils diffèrent en revanche par la

composition de leur noyau, et plus particulièrement par le nombre de neutrons qui le compose. Ces différences de masse atomique sont à la base de la théorie isotopique.

La très grande majorité des 116 éléments chimiques découverts jusqu'à présent possèdent plusieurs isotopes. Certains sont naturels, c'est-à-dire qu'ils ont été formés durant les premières minutes de l'univers (nucléosynthèse primordiale), au cœur des étoiles (nucléosynthèse stellaire), par nucléosynthèse dans les supernovae, par nucléosynthèse interstellaire (spallation cosmique), mais également sous l'effet des rayonnements cosmiques (isotopes dits cosmogéniques) ou encore par désintégration d'isotopes radioactifs (radioactivité naturelle). D'autres ne sont connus que par leur synthèse dans les laboratoires de physique nucléaire. Les isotopes peuvent de plus être séparés en deux groupes, stables et instables (radioactifs). On dénombre à ce jour environ 3500 isotopes, parmi lesquels environ 300 isotopes stables.

1.3 - Analyse et notation

La composition isotopique d'un échantillon donné est mesurée à l'aide d'un spectromètre de masse de rapports isotopiques (IR-MS, Isotope Ratio - Mass Spectrometer) qui sépare les isotopes de masses différentes d'un même élément et mesure le rapport entre l'isotope "lourd" et l'isotope "léger". Le principe est le suivant : des particules chargées, déviées dans un champ magnétique perpendiculaire à leur direction de déplacement, décrivent des courbes dont le rayon de courbure est fonction de l'intensité du champ magnétique appliqué, de la vitesse de déplacement et de la masse des particules. Les isotopes d'un même élément décrivent donc des courbes de rayons différents et sont ainsi séparés à la sortie du champ magnétique.

Les isotopes des éléments légers (H, C, N, O, S) sont analysés sur des spectromètres de masse à source gazeuse, c'est-à-dire que tous les échantillons doivent être convertis en gaz purs avant l'entrée dans le spectromètre. Le gaz est ensuite ionisé par chauffage sous haute tension. Les ions sont accélérés par différence de potentiel, traversent le champ magnétique et sont déviés selon leur masse. Les faisceaux sont recueillis au niveau de collecteurs. Les ions qui arrivent engendrent une différence de potentiel proportionnelle à leur concentration.

Notation	Exemple
$\begin{matrix} \text{Masse atomique } A \\ \text{Symbole de l'élément } E \\ \text{Numéro atomique } Z \end{matrix}$	$\begin{matrix} 8 \text{ protons} + 8 \text{ neutrons } 16 \\ 8 \text{ protons } 8 \end{matrix} \text{O Oxygène}$

Figure 43 : Notation isotopique, illustrée par l'exemple de l'isotope 16 de l'oxygène (^{16}O).

La composition isotopique de l'échantillon analysé peut s'exprimer de plusieurs manières :

- par les rapports isotopiques entre deux isotopes de l'élément (par convention, en général, le moins abondant sur le plus abondant). Par exemple, pour l'oxygène, on utilise les rapports $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ et $^{17}\text{O}/^{16}\text{O}$;

- par la notation δ , c'est-à-dire les rapports isotopiques relatifs à un standard, exprimés en ‰. Par exemple, pour l'oxygène :

$$\delta^{18}\text{O} = (R_{\text{éch}}/R_{\text{std}} - 1) \times 1000$$

où $R_{\text{éch}}$ est le rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ de l'échantillon analysé et R_{std} le rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ du standard de référence.

La notation internationale δ est de loin la plus utilisée car elle permet, du fait de la comparaison à un standard, de s'affranchir des erreurs liées à la dérive instrumentale du spectromètre de masse et aux très faibles différences de composition isotopique entre différents échantillons. Le standard utilisé est différent d'un élément à l'autre. Pour le carbone, le plus utilisé est le standard VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite). L'ex-standard PDB était un carbonate de calcium provenant d'un rostre de bélemnite (*Belemnitella americana*) du Crétacé issu de la formation Pee Dee en Caroline du sud (USA). Ce standard est épuisé depuis longtemps, mais est resté la référence primaire pour exprimer les variations naturelles des teneurs isotopiques en ^{13}C , contre laquelle sont calibrés les matériaux de référence, disponibles à l'Agence Internationale de l'Energie Atomique (IAEA, Vienne, Autriche). Les déterminations isotopiques des abondances naturelles en ^{13}C sont alors exprimées, par convention, par rapport au VPDB. Pour l'oxygène, il existe deux standards selon la phase de l'échantillon à analyser. Dans le cas d'un échantillon liquide, on se réfère au standard VSMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water). Pour un échantillon solide, on se réfère au standard VPDB.

Les valeurs de δ ne sont donc pas des rapports isotopiques absolus mais des différences de rapports isotopiques entre un échantillon et un standard. Une valeur de δ positive signifie que l'échantillon a un rapport isotopique plus élevé que le standard. A l'inverse, une valeur de δ négative indique que le rapport isotopique de l'échantillon est plus faible que celui du standard. Les échantillons contenant davantage d'isotope "lourds" sont dits "enrichis" par rapport aux autres échantillons. Dans le cas contraire, ils sont dits "appauvris".

1.4 - Rappels sur le fractionnement isotopique

Les proportions entre les différents isotopes d'un même élément sont appelées abondances. L'isotope le plus léger est généralement le plus abondant : l'isotope ^{12}C représente 98,9 % du carbone dans la nature, l'isotope ^{16}O 99,8 % de l'oxygène. Si l'on fait abstraction de quelques anomalies isotopiques et des effets de la radioactivité, les abondances et donc les rapports isotopiques d'un même élément sont constants en tout point du système solaire, en raison du brassage initial des éléments et isotopes lors de sa formation.

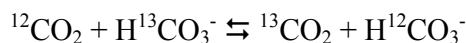
Toutefois, la différence de masse entre les isotopes d'un même élément chimique engendre des propriétés cinétiques et thermodynamiques légèrement différentes. Autrement dit, les isotopes d'un même élément chimique participent aux mêmes réactions, mais la vitesse de réaction ou les concentrations à l'équilibre thermodynamique seront plus ou moins grandes selon qu'il s'agit des isotopes légers ou lourds. On parle alors de "fractionnement isotopique". Le fractionnement est la répartition différentielle des isotopes du même élément entre différents composés au cours de processus physiques, chimiques, ou biologiques.

Les processus de fractionnement tiennent leur origine dans les deux phénomènes, liés aux propriétés physico-chimiques des isotopes, exposés ci-dessous :

- les molécules contenant davantage d'isotopes lourds ont une vitesse inférieure et ont donc tendance à diffuser moins vite que celles contenant davantage d'isotopes légers ;
- les molécules "lourdes" sont plus stables que les molécules "légères" car leur dissociation requiert une énergie plus importante. Ainsi, au cours d'une réaction chimique, les molécules "lourdes" réagiront moins vite que les molécules "légères".

On distingue deux grands types de fractionnements entre les isotopes stables, les fractionnements à l'équilibre et les fractionnements cinétiques :

- les fractionnements à l'équilibre (ou fractionnements thermodynamiques) sont des fractionnements dus à la différence d'énergie entre les molécules impliquant des isotopes différents. Il ne s'agit pas de réaction chimique à proprement parler (il n'y a pas de formation de nouveau composé), mais de redistribution isotopique visant à établir l'équilibre thermodynamique pour les différents isotopes entre les espèces moléculaires les contenant. L'équilibre isotopique entre les ions bicarbonates et le CO_2 dissous dans l'eau, exprimé pour le carbone par exemple, peut s'écrire selon une réaction d'échange entre les isotopes ^{12}C et ^{13}C du CO_2 et des bicarbonates, comme on le fait en thermodynamique pour les réactions chimiques :



- l'isotope le plus lourd s'accumule préférentiellement dans le composé chimique qui forme les liaisons atomiques les plus fortes (Bigeleisen, 1965). Parce que ces liaisons sont les plus fortes dans les ions bicarbonates, ces derniers sont enrichis en ^{13}C d'environ 9 ‰ par rapport au CO_2 , à 25 °C (Zeebe & Wolf-Gladrow, 2001) ;
- les effets cinétiques sont associés à des processus rapides, incomplets ou unidirectionnels, tels que l'évaporation, la diffusion et les réactions de dissociation conduisant à la formation d'un nouveau composé ou d'une nouvelle phase. Ils sont dus au fait que les réactions impliquant les isotopes légers sont en général plus rapides que celle impliquant les isotopes lourds. Prenons l'exemple de l'évaporation de l'eau. L'évaporation d' H_2^{18}O est plus lente que celle d' H_2^{16}O . Si l'évaporation est continue, la vapeur sera donc enrichie en H_2^{16}O par rapport à l'eau liquide.

La détection et la connaissance de ces processus de fractionnement sont à la base de la géochimie des isotopes stables.

1.5 - Utilisations de la géochimie isotopique dans les carbonates biogéniques marins

Les premières études portant sur la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$) des carbonates biogéniques marins remontent au milieu du XX^{ème} siècle. Urey (1947) fut en effet le premier à suggérer que des variations dans la température de précipitation de carbonates de calcium devaient pouvoir être mesurées au travers de leur rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$. Ainsi, la détermination de la température des paléo-océans devait également pouvoir être effectuée en mesurant la composition isotopique de l'oxygène dans des coquilles calcitiques fossiles. Rapidement, ces travaux pionniers conduisirent à l'élaboration des premières équations de paléotempérature (McCrea, 1950 ; Epstein et al., 1953), indiquant que la composition isotopique de l'oxygène dans les carbonates biogéniques est fonction de la température et de la composition isotopique de l'eau au moment de leur précipitation. Depuis, de très nombreuses études ont utilisé l'outil isotopique pour la calibration de proxies paléothermométriques, notamment à partir de tests de foraminifères (Erez & Luz, 1983 ; Bemis et al., 1998), de squelettes aragonitiques de coraux (Dunbar & Cole, 1993 ; Asami et al., 2005), ou encore de coquilles de mollusques (Epstein et al., 1953 ; Elliot et al., 2003 ; Chauvaud et al., 2005). De plus, la relation entre température et $\delta^{18}\text{O}$ permet d'acquérir de très nombreuses données sur les traits de vie des organismes étudiés tels le taux de croissance ou la longévité (Goodwin et al., 2001 ; Wilkinson & Ivany, 2002).

L'étude des rapports isotopiques du carbone a démarré plus tardivement. Les premiers travaux de Mook & Vogel (1968) suggéraient que le carbone requis pour la formation des carbonates était issu directement du carbone inorganique dissous dans l'eau. La composition

isotopique du carbone dans les squelettes calcaires pouvait donc potentiellement être utilisée pour retracer l'évolution de la composition isotopique du carbone inorganique dissous (Romanek et al., 1992), fournissant ainsi un proxy des variations passées de la productivité marine. Toutefois, les mécanismes de contrôle du $\delta^{13}\text{C}$ des carbonates sont beaucoup plus complexes que dans le cas du $\delta^{18}\text{O}$, avec notamment une forte contrainte biologique (Tanaka et al., 1986), limitant ainsi l'utilisation de cet outil dans le cadre de reconstitutions paléoenvironnementales.

Dans la lignée des travaux décrits dans la littérature, l'objectif de ce chapitre est de présenter les résultats d'analyses isotopiques (carbone et oxygène) effectuées à partir d'échantillons prélevés sur la coquille de plusieurs spécimens de *Comptopallium radula*. Elle sera organisée autour de 3 grandes sections. La première traitera de l'utilisation de l'outil isotopique dans le cadre de reconstitutions thermométriques et présentera notamment les résultats de la calibration d'une nouvelle équation de paléotempérature, la première pour des bivalves en milieu tropical. La seconde section sera focalisée sur l'utilisation de ce même outil, mais cette fois pour améliorer nos connaissances sur la biologie et notamment la dynamique de la croissance coquillière de *C. radula*. Enfin, la troisième section sera dédiée à la composition isotopique du carbone dans ces mêmes coquilles et discutera de la difficulté d'utiliser cet outil dans le cadre de reconstitutions paléoenvironnementales. Une conclusion générale clôturera finalement ce chapitre.

2 - CALIBRATION DE L'ÉQUATION DE PALÉOTEMPERATURE

Ce chapitre est présenté sous la forme d'une publication, soumise à *Geochimica et Cosmochimica Acta* (05/10/2005) : J. Thébaud, L. Chauvaud, J. Clavier, J. Guarini, R.B. Dunbar, R. Fichez, D.A. Mucciarone & E. Morize. Reconstruction of temperature seasonal variability in the tropical Pacific Ocean from the shell of the scallop, *Comptopallium radula*.

2.1 - Version française abrégée de l'article

Une bonne connaissance de la variabilité climatique naturelle passée est indispensable pour la compréhension de l'impact des activités anthropiques sur le réchauffement global actuel, ainsi que pour une bonne prédiction des changements climatiques futurs. Dans la plupart des modèles climatiques, la température de l'océan est l'un des paramètres les plus importants du fait de sa corrélation avec de nombreux autres facteurs climatiques, notamment l'humidité et la température atmosphérique, la couverture nuageuse, etc. Cependant, ce paramètre n'est mesuré instrumentalement que depuis relativement peu de temps et les plus longues séries temporelles ne permettent donc pas de remonter à la période précédant l'ère industrielle. C'est la raison pour laquelle la communauté scientifique recherche activement des archives géochimiques de la

température de l'océan (Dunbar & Cole, 1999). C'est dans cette optique paléocéanographique que nous avons dans cette étude utilisé l'information géochimique archivée dans la coquille de *Comptopallium radula*, et plus particulièrement le rapport des isotopes stables de l'oxygène ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ou $\delta^{18}\text{O}$), pour reconstruire les variations actuelles de la température du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Le $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates biogéniques marins est en effet contrôlé par la température et la composition isotopique de l'eau au moment de leur précipitation (McCrea, 1950 ; Epstein et al., 1953).

Nous avons analysé la composition isotopique d'échantillons de calcite (structure cristalline de la coquille vérifiée par diffraction de rayons X) constitués des stries de croissance de 6 coquilles juvéniles de *C. radula* pêchées vivantes entre mai et juillet 2003. Ces prélèvements ont été effectués manuellement le long de l'axe de croissance maximal de la coquille, au rythme moyen de 1 prélèvement par semaine de croissance, afin de reconstruire les variations ontogéniques haute-fréquence du $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ entre août 2002 et juillet 2003. Connaissant la date de pêche des coquilles ainsi que le rythme de formation de leurs stries, une date de formation a pu être attribuée à chacun de ces prélèvements. Disposant des résultats d'un suivi haute-fréquence de la température et de la salinité du lagon d'août 2002 à juillet 2003, ainsi que de l'équation reliant salinité et $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}$ (calibration effectuée le long d'un gradient de salinité sur la rivière Dumbéa), nous avons pu établir une relation linéaire empirique entre la température et la différence $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}$.

Cette nouvelle équation, dite de "paléotempérature", permet d'estimer la température de l'eau avec une erreur absolue moyenne de 1 °C. Bien que très acceptable, cette précision reste relativement faible comparé à celle de l'équation établie par Chauvaud et al. (2005) sur *Pecten maximus*. Ce manque relatif de précision est essentiellement lié à l'amplitude journalière assez élevée de la température du lagon (jusqu'à 1,9 °C) et à la méconnaissance du moment de la journée où se forment les stries de *C. radula*. Nos résultats indiquent d'autre part que le taux de croissance coquillière et la salinité n'ont aucune influence sur le $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$. L'absence apparente de relation entre salinité et $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ est vraisemblablement due aux faibles variations de salinité au cours de la période d'étude mais également au fait que la température est de loin le facteur principal qui influence le $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ de la coquille de *C. radula*, masquant ainsi l'influence mineure de la salinité.

Nous avons ensuite comparé les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ mesurées dans les coquilles avec celles prédites en appliquant l'équation de précipitation inorganique de calcite de Kim & O'Neil (1997) à nos données de température et $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}$. La coquille de *C. radula* est enrichie en ^{18}O de 0,73 ‰, en moyenne, comparé aux valeurs attendues dans l'hypothèse d'une précipitation à l'équilibre isotopique avec l'eau de mer. Cet écart à l'équilibre ne peut pas être expliqué par des taux de

croissance élevés (effets cinétiques évoqués par McConnaughey, 1989), ces effets provoquant un appauvrissement en ^{18}O (et non un enrichissement) et se manifestant par une corrélation entre $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ et taux de croissance (non observée). Nous avançons l'hypothèse que cet écart à l'équilibre résulte d'une différence importante de pH entre l'eau de mer, considérée par Kim & O'Neil (1997) comme le milieu de précipitation des carbonates biogéniques marins, et le fluide extra-palléal (FEP) qui est le véritable milieu de biominéralisation de la coquille de *C. radula*. D'après nos calculs, le pH du FEP pourrait être de l'ordre de 7,13, c'est-à-dire bien inférieur à celui de l'eau de mer. Cette valeur est assez proche de celles mesurées dans le FEP de nombreuses autres espèces de bivalves marins (Crenshaw, 1972 ; Wada & Fujinuki, 1976). Une partie de cet écart à l'équilibre pourrait également être expliquée par le fait que la coquille de *C. radula* n'est pas composée de calcite pure (présence d'autres types de carbonates).

Au final, notre étude démontre le potentiel considérable de la coquille de *C. radula* comme proxy haute-résolution des variations de la température de l'eau dans l'Océan Indo-Pacifique ouest. Dans cette région océanique, les reconstitutions paléothermométriques ont jusqu'à présent été exclusivement effectuées à partir de carottes de coraux (ex. Corrège et al., 2004), ces outils permettant de disposer de très longues séries de températures (plusieurs centaines à milliers d'années). La résolution temporelle de ces séries reste cependant relativement limitée à cause des faibles taux de croissance des coraux et de la difficulté de dater précisément les prélèvements de carbonates de calcium (stries journalières extrêmement difficiles à révéler chez les coraux ; Risk & Pearce, 1992). A l'inverse, *C. radula* ne permet pas de reconstituer de longues séries de températures mais permet en revanche la reconstruction très précise de la variabilité saisonnière. Ainsi, coquilles de pectinidés et coraux pourraient devenir deux outils complémentaires pour la reconstruction des variations de la température de l'eau dans l'Océan Indo-Pacifique ouest (approche multi-proxy recommandée par Moberg et al., 2005).

2.2 - Introduction

Geochemical archives are important tools for understanding the causes of climate variations and for the validation of climate models (Dunbar & Cole, 1999). In most of these models, sea surface temperature (SST) is an important parameter because of its correlation with other climatic factors (such as atmospheric moisture content and temperature, the extent of cloud cover and atmospheric albedo) and patterns of oceanic and atmospheric circulation. The known spatial heterogeneity of climatic response to radiative forcing suggests a need for well-calibrated fossil archives of pre-instrumental temperature and environmental change from a wide range of variety of pelagic and coastal habitats. Hence, new sources for skeletal records of past and present

environmental conditions preserved in marine invertebrates occurring in polar, temperate, and tropical regions, are being identified, analysed, and compiled.

The oxygen isotopic ratio ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) of marine biogenic carbonate is indicative of the temperature and oxygen isotopic composition of the ambient seawater from which it is precipitated (McCrea, 1950; Epstein et al., 1953). Oxygen isotope paleothermometry has been utilized in a number of studies using Cenozoic marine molluscs (Krantz et al., 1987; Andreasson & Schmitz, 1996; Bice et al., 1996; Andreasson & Schmitz, 1998; Kirby et al., 1998; Andreasson & Schmitz, 2000; Hickson et al., 2000; Tripathi et al., 2001; Dutton et al., 2002). Mollusc shells grow by periodic accretion of various carbonate mineral phases (Pannella & McClintock, 1968). This recurrent shell growth provides the basis for assigning calendar dates to each successive band of accreted shell material, providing the periodicity of band formation is known, and molluscs potentially preserve the seasonal variability of $\delta^{18}\text{O}$ within accretionary growth structures. Using improved microsampling and microanalytical techniques, numerous studies have thus shown that rapidly growing bivalve shells contain high-resolution proxy records of seawater temperature (Kennedy et al., 2001; Elliot et al., 2003; Chauvaud et al., 2005).

In this study we calibrated the relationship between measured *in situ* seawater temperature and the measured oxygen isotopic composition of shells from six juveniles of the scallop *Comptopallium radula* (L., 1758) living in the southwest lagoon of New Caledonia (Figure 44.A). *C. radula* is a large ($H_{\infty} = 92.4$ mm; Lefort, 1994) sedentary scallop that lives under branching corals or on coralline fragments beds, generally between 0.5 and 5 m depth, in the tropical Indo-West Pacific Ocean (New Caledonia, Vanuatu, Australia, Philippines, Indonesia, Solomon Islands, Tonga, American Samoa, etc.). As in many other scallop species, the shell surface of *C. radula* is textured with concentric striae (Figure 44.B). Marking experiments using a fluorescent dye (calcein) unambiguously demonstrated that these fine striae are formed with a periodicity of 2-days, i.e. one stria is formed every two days (Thébault et al., accepted). We measured the oxygen isotopic composition of carbonate samples collected along shell growth transects to develop an empirical temperature equation, which is compared with the most recent equation (Kim & O'Neil, 1997) describing inorganic precipitation of calcite in isotopic equilibrium with water.

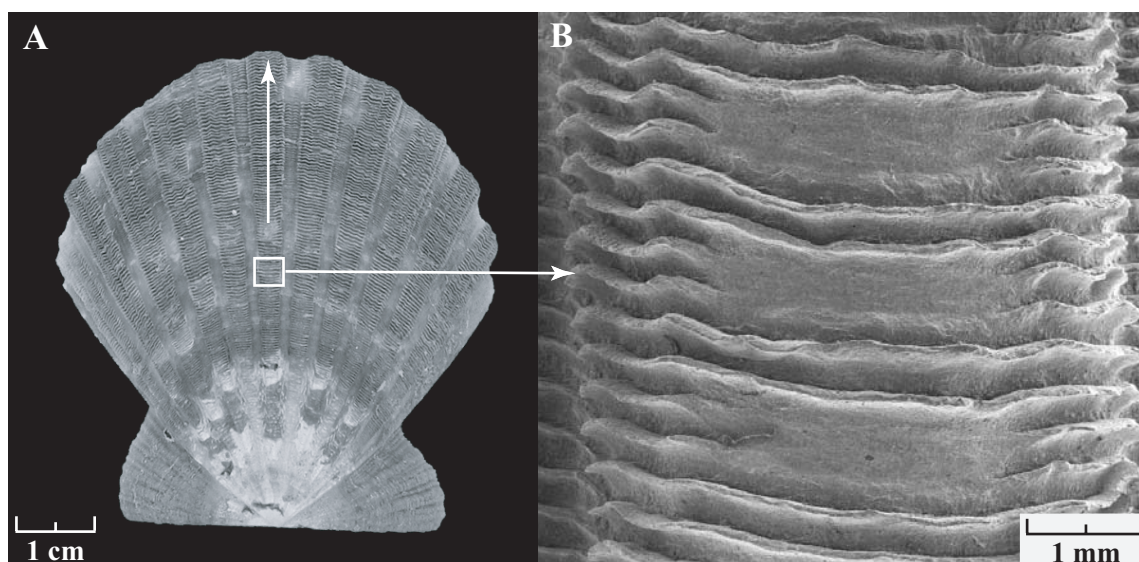


Figure 44 : A) Photograph of the upper surface of the left valve of *Comptopallium radula*. The maximal growth axis indicated by the white arrow. B) Image (scanning electron microscopy) of striae taken along the maximal growth axis. These striae have been demonstrated to form with a 2-day periodicity (Thébault et al., accepted). Three shell samples drilled for isotopic analysis can be readily seen. Each sample contains material from two striae and is separated from the next one by two striae.

The present study was conducted in a geographic region that has been relatively under-sampled with respect to paleotemperature records, except some studies dealing with elemental and isotopic ratios in corals (Beck et al., 1992; Quinn et al., 1996a; Quinn et al., 1996b; Quinn et al., 1998; Quinn & Sampson, 2002; Watanabe et al., 2003; Corrège et al., 2004; Kilbourne et al., 2004). In addition, our dataset contributes to the relatively small number of oxygen isotope studies on scallop species (Krantz et al., 1984; Krantz et al., 1987; Tan et al., 1988; Hickson et al., 2000; Owen et al., 2002b; Owen et al., 2002c; Chauvaud et al., 2005). To evaluate the potential of *C. radula* for paleoclimatic studies, we also assessed the relative influence of temperature, salinity, and shell growth rate on the oxygen isotopic composition of the shells.

2.3 - Methods

2.3.1 - Study area

New Caledonia is located in the southwest Pacific Ocean, 1500 km east of Australia, between latitudes 19-23°S and longitudes 163-168°E (Figure 45). The main island, Grande Terre, is surrounded by a 1100 km long barrier reef. The southwest lagoon covers 2066 km² and has an average depth of 21 m. Our two study sites near Nouméa are Sainte-Marie Bay (22°18'22"S 166°28'89"E) and Koutio Bay (22°13'45"S 166°25'33"E). Both are shallow-water sites (< 5 m depth) characterized by muddy sands. Bottom-water temperature and salinity were measured at both sites from August 7, 2002 to August 1, 2003. Temperature was recorded hourly using a

EBRO EBI-85A thermal probe fixed to a bottom mooring (accuracy ± 0.1 °C). Salinity (average of the first meter of the water column above the seafloor) was measured weekly using a SeaBird SBE19 CTD profiler, and is reported using the Practical Salinity Scale. By decision of the Joint Panel of Oceanographic Tables and Standards, salinity should now be reported as a number with no symbol (PSU, implying Practical Salinity Units) or indicator of proportion (‰) after it. Salinity data were interpolated linearly to obtain daily values.

Because salinity and $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ are positively correlated (due to fractionation processes during evaporation and precipitation; Craig & Gordon, 1965), the variation of $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ was measured along a salinity gradient in the Dumbéa River (Figure 45) on September 19, 2003 (beginning of the dry season, normal river flow). At each of the twelve sampling sites located along the gradient from fresh to marine water, two water samples (one for $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ analysis and the other one for salinity measurement) were collected in clean, dry 30 mL polyethylene Nalgene bottles. To avoid sample evaporation, after the bottle was filled with minimal headspace the cap was firmly screwed on and sealed with Parafilm.

The method used for $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ analyses is a modification of the standard $\text{CO}_2\text{-H}_2\text{O}$ ^{18}O isotope equilibration technique (Epstein & Mayeda, 1953). For each sample, 2.4 mL of water were injected through septa into reaction vessels of calibrated volume (≈ 15 mL), pre-filled with CO_2 at 880 mbar. They equilibrated for 6 h under continuous shaking at constant temperature (21 °C). The equilibration line has in total 48 ports of which 40 are available for sample injection and the rest are used for an internal standard. The internal standard used was North Sea Water (NSW; $\delta^{18}\text{O} = -0.20$ ‰ VSMOW), which had been previously calibrated by direct measurement against Vienna Standard Mean Ocean Water (VSMOW) standard. After equilibration an aliquot of CO_2 from each reaction flask was dried by passing through a cold trap at -80 °C, then cryofocused into a cold finger prior to mass spectrometric analysis. All analyses were carried out on a Europa SIRA II dual-inlet isotope ratio mass spectrometer, using CO_2 reference gas prepared from marble chips (BDH) reacted with 100 % phosphoric acid at 25 °C followed by equilibration with NSW. All samples were run as duplicates. Precision of the analyses was 0.06 ‰ (1σ). Data are given in ‰ with respect to VSMOW.

Salinity was measured with a Guildline 8410A Portasal inductive salinometer (accuracy ± 0.002 ; Guildline Instruments Inc., Smiths Falls, Canada). The salinometer was calibrated before and after the 12 sample analyses with IAPSO Standard Seawater (Ocean Scientific International Ltd., Petersfield, UK). Three samples were triplicated, yielding an average standard deviation of 0.008.

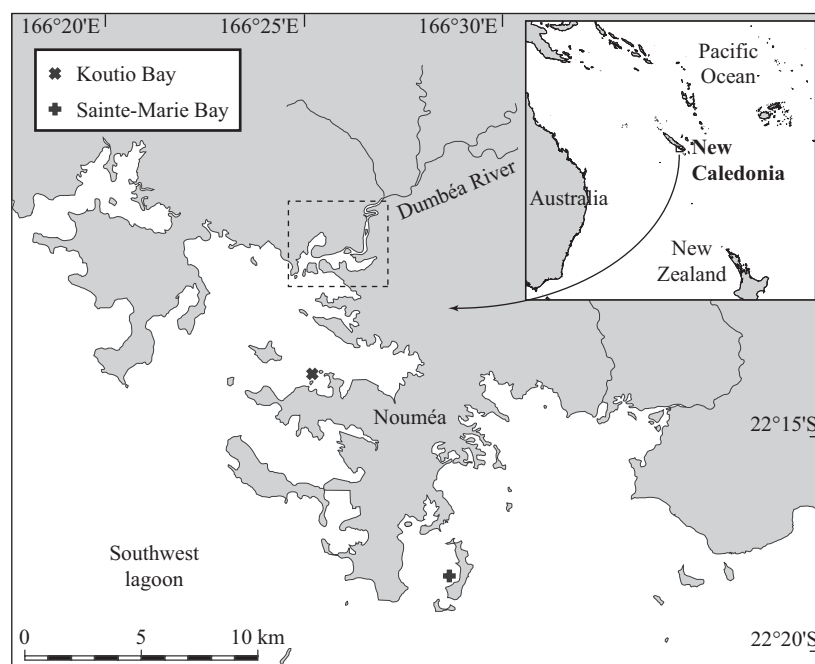


Figure 45 : Scallop sampling locations in the southwest lagoon of New Caledonia. Dashed line delimits the area of water sampling for $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ -salinity calibration.

2.3.2 - Scallop sampling, preparation and shell analyses

C. radula grows rapidly, especially during its first two years of life (Lefort, 1994). After sexual maturity is achieved during the third year (Lefort & Clavier, 1994), the annual increase in shell size is smaller (Lefort, 1994). Hence, only juvenile scallops were analysed because they have the longest annual growth season and accumulate the longest continuous annual carbonate records.

Six live juvenile *C. radula* specimens (maximum shell height = 69.2 mm) were collected from our two study sites by SCUBA diving. In Sainte-Marie Bay, shell SM1 was collected on June 23, 2003, shell SM2 on July 1, 2003, and shell SM3 on July 13, 2003. In Koutio Bay, shell BK1 was harvested on May 21, 2003, shell BK2 on June 14, 2003, and shell BK3 on July 2, 2003. After collection, scallops were immediately killed and soft parts were discarded. The shells were cleaned using a 90 % acetic acid soak for 45-60 s in order to remove bio-fouling, then rinsed with distilled water and air-dried.

Shell samples ($n = 225$; 34 to 40 samples per shell) for isotopic analyses were obtained by drilling striae with a 0.6-mm engraving bit. Each sample was collected by drilling parallel to the striae. Sequential samples were collected along a transect line perpendicular to the striae, from the umbo to the ventral margin (i.e., from oldest to youngest shell material). Drilling was restricted to the ridges of the striae to ensure that shell material was not cross-contaminated by different underlying layers of CaCO_3 . Because the distance between two successive striae is not constant,

each sample contained material from 2 to 5 striae (average = 2.3 striae/sample), and was separated from the next sample by 1 to 3 striae (average = 1.2 striae). Given the 2-day periodicity of striae formation (Thébault et al., accepted), this sampling scheme means that each sample corresponds approximately with 7 days of growth (weekly resolution).

Each drilled sample contained between 32 and 212 μg of powder (mean = 88 μg). Sample powders were acidified in 100 % phosphoric acid at 70 °C for 470 s and subsequently analyzed using an automated Finnigan MAT Kiel III carbonate device coupled to a Finnigan MAT 252 isotope ratio mass spectrometer. All shell isotopic data are expressed in conventional delta (δ) notation (Epstein et al., 1953) relative to the Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) standard. 25 NBS-19 (National Institute of Standards and Technology, NIST SRM 8544) standards and 15 samples of the Stanford Isotope Lab Standard SLS-1 were analyzed along with the shell samples (4 NBS-19 and 2 SLS-1 standard analyses per 40 shell samples). $\delta^{18}\text{O}$ standard deviation (1σ) for all standards run with these scallop samples was 0.049 ‰ NBS-19 and 0.051 ‰ for SLS-1. $\delta^{13}\text{C}$ standard deviation (1σ) was 0.029 ‰ NBS-19 and 0.035 ‰ for SLS-1. $\delta^{13}\text{C}$ results from this study will be reported and discussed in detail in a companion paper.

A date of formation was assigned to each sample taken along the shell, by backdating from the harvest date, based on the 2-day periodicity of striae formation in juvenile *C. radula* (Thébault et al., accepted). On one shell, SM2, a growth mark corresponding to a growth cessation was observed. The length of this growth stop was estimated by maximizing the correlation coefficient of the linear regression between the oldest regions of the $\delta^{18}\text{O}$ profile of shell SM2 with the average $\delta^{18}\text{O}$ profile calculated from the remaining five shells. An estimate of the shell growth rate, based on the periodicity of striae formation, was made for each shell by measuring distances between successive striae (growth increment width) using an image analysis technique described in detail by Chauvaud et al. (1998). The estimated growth rates were expressed in $\mu\text{m } 2\text{d}^{-1}$. Considering that we discuss our results in the context of calcification processes, the distinction between shell growth rate and calcification rate should be made. In this paper, the term "shell growth rate" is defined as the dorso-ventral linear extension of the shell per unit time. Since it does not take into account the ontogenetic changes in shell thickness, variations in growth rate may differ from those in calcification rate. Therefore, growth rate represents only an estimate of the calcification rate (see Gillikin et al. (2005) for helpful discussion).

The outer layer of scallop shells has been found to be composed of pure foliated calcite (Roux et al., 1990; Barbin et al., 1991). However, as $\delta^{18}\text{O}$:temperature equations differ between the three calcium carbonate mineral phases found in mollusc shells (calcite, aragonite, vaterite), the mineralogy of the shell of *C. radula* was checked using X-ray powder diffraction (XRD). Four powder samples were drilled at four different depths in the shell of a specimen harvested in

Sainte-Marie Bay on September 4, 2002 (exterior towards interior layers). They were loaded into a 0.2 mm glass capillary prior to analysis. X-ray powder diffractograms were obtained with a laboratory diffractometer working in capillary (transmission) mode, equipped with an Inel curved position-sensitive detector CPS120 (Debye-Scherrer geometry) and a graphite monochromator, using $\text{CoK}_{\alpha 1}$ radiation (wavelength of 0.17889 nm), and operating at 35 mA and 30 kV.

2.3.3 - Calibration of $\delta^{18}\text{O}$:temperature relationship

Many oxygen isotope studies of biogenic carbonates employed ordinary least-square (OLS) regressions (model I regressions) to predict temperature from $\delta^{18}\text{O}_{\text{carbonate}}$ values. However, because both the response (y) and explanatory (x) variables of the model are subject to natural variability (absence of experimental control), there is error associated with their measurements. Under these conditions, a model II regression should be used for better parameter estimation since the slope found by OLS is biased by the presence of measurement error in the explanatory variable (Legendre & Legendre, 1998). Several methods have been proposed to estimate model II regression parameters, including the standard major axis (SMA) regression, used by Quinn et al. (1998) to fit their coral data. The slope estimate of the SMA regression is the geometric mean of the OLS regression of y on x and the reciprocal of the OLS regression of x on y (Legendre & Legendre, 1998). However, when the purpose of regression analysis is merely to compute fitted values for forecasting or prediction purposes, the OLS method should be used. Therefore, OLS is also one of the methods to be used in model II situations (Legendre & Legendre, 1998).

As described in section 2.3.2, the $\delta^{18}\text{O}$ value of each sample represents an averaged value of 4.6 days growth (2.3 striae drilled, on average). Thus, a 5-day moving average for temperature and salinity data was calculated to use in the calibration. OLS regression was used to describe the $\delta^{18}\text{O}$:temperature relationship, by expressing $\delta^{18}\text{O}$ as the isotopic difference between shell calcite and seawater:

$$T = A + B \times (\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{water}}), \quad (1)$$

where T is temperature ($^{\circ}\text{C}$), A and B are constants, and $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ are expressed in ‰ relative to VPDB and VSMOW, respectively. Quoted errors on the slope and intercept are 95 % confidence intervals. Moreover, a "comparison of regression lines" procedure (Statgraphics Centurion XV statistical software) was used to test whether there were significant differences between the slopes of the OLS regressions calculated for each of the six shells, and between the slopes of the OLS regressions calculated for each of the two study sites.

To test whether *C. radula* deposited calcium carbonate in isotopic equilibrium with seawater, we calculated the temperature predicted from our observed $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values using the equation in Kim & O'Neil (1997), which was established for inorganically precipitated calcite:

$$T = \frac{18.03}{\ln \alpha_{\text{calcite-water}} + 0.03242} - 273.15, \quad (2)$$

where T is temperature in °C and $\alpha_{\text{calcite-water}}$ is the oxygen isotopic fractionation factor between calcite and water:

$$\alpha_{\text{calcite-water}} = \frac{1000 + \delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}}{1000 + \delta^{18}\text{O}_{\text{water}}}. \quad (3)$$

In the above equation, the $\delta^{18}\text{O}$ values of both calcite and water are relative to the VSMOW standard, whereas our own values for shell calcite and seawater are relative to VPDB and VSMOW, respectively. Therefore, we converted our *C. radula* $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values from the VPDB to VSMOW scales using the equation in Coplen et al. (1983):

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{VSMOW}} = 1.03091 \delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}} + 30.91, \quad (4)$$

In addition, Kim & O'Neil (1997) determined new mineral-specific acid fractionation factors. For calcite, i.e. the main mineral in scallop shells, these authors used a value of 1.01050, whereas all other publications (including this study) apply an acid fractionation factor of 1.01025. We therefore subtracted 0.25 ‰ from our observed $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite VSMOW}}$ when predicting temperature using their equation.

The expected equilibrium composition of a calcite shell was calculated from a solution of the equation of Kim & O'Neil (1997):

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}} = e^{\frac{18.03}{T+273.15} - 0.03242} \times (1000 + \delta^{18}\text{O}_{\text{water}}) - 1000, \quad (5)$$

where T is expressed in °C, and the $\delta^{18}\text{O}$ values of both calcite and water are relative to the VSMOW standard. As the resulting $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ value is estimated for an acid fractionation factor of 1.01050, 0.25 ‰ was added to this value to compare it with the observed $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values

calculated for an acid fractionation factor of 1.01025. This value was finally converted from the VSMOW to VPDB scales using equation (4).

2.4 - Results

2.4.1 - Mineralogy

XRD diffractograms of the four CaCO_3 samples drilled from the shell of a specimen of *C. radula* are presented in Figure 46. The first sample (Figure 46.A) was from the outer layer of the shell and represented the mineralogy of the striae. The XRD pattern of this sample had 8 main Bragg diffraction peaks corresponding to interplanar spacings of: 0.3036, 0.2283, 0.2093, 0.3854, 0.1875, 0.2494, 0.1913, and 0.1602 nm (in order of decreasing peak intensity). The other samples, from deeper in the shell (from exterior inwards, Figure 46.B, C, D, respectively), also had diffraction patterns with the same 8 peaks as the outer most sample. Comparison of these diffraction profiles with the database from the International Centre for Diffraction Data (<http://www.icdd.com>) indicated that they contained calcite only.

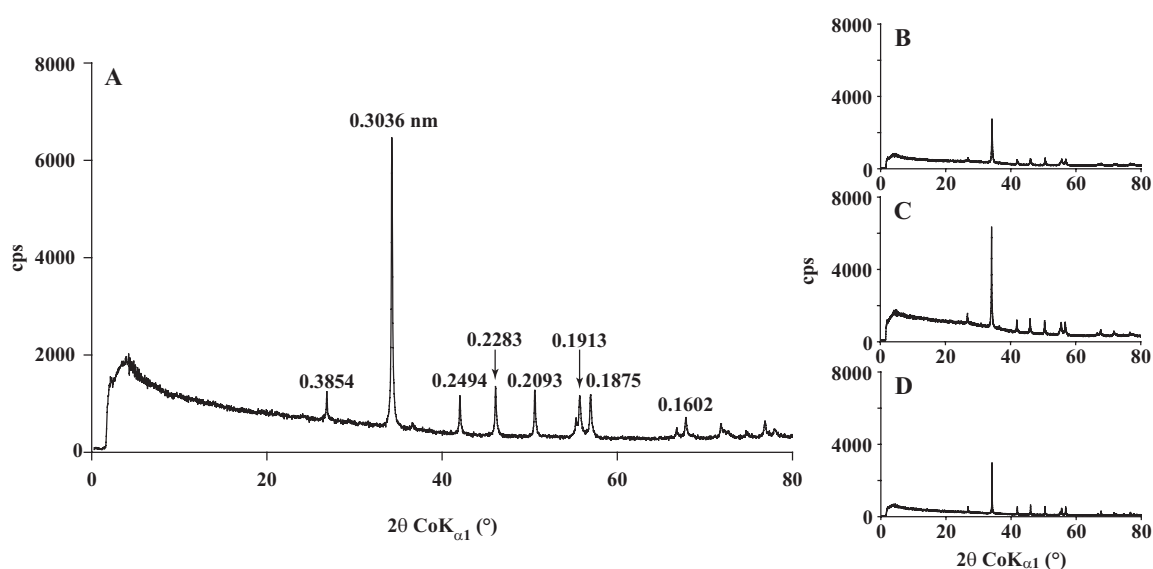


Figure 46 : XRD diffractograms of four CaCO_3 samples drilled at different depths in the shell of a specimen of *Comptopallium radula*, from the outer towards the inner layer (a \rightarrow b \rightarrow c \rightarrow d). The samples taken for stable isotopic analyses were drilled in the outer layer (a). All diffractograms show the same 8 main Bragg diffraction peaks for calcite.

2.4.2 - Hydrologic survey

From August 2002 to August 2003, the average daily bottom-water temperature ranged from 20.4 to 29.3 °C in Sainte-Marie Bay, and from 20.1 to 29.7 °C in Koutio Bay. The mean diurnal temperature amplitude was 0.6 °C in Sainte-Marie Bay and 0.9 °C in Koutio Bay, with maximum amplitudes of 1.7 and 1.9 °C, respectively. Bottom-water salinity ranged from 34.73 to 36.18 in Sainte-Marie Bay (annual amplitude = 1.45), and from 33.43 to 36.52 in Koutio Bay (annual amplitude = 3.09, reflecting the moderate influence of freshwater inputs from the Dumbéa River). $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ values showed a linear covariation with salinity over the range 2.33-34.68. The relationship between $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ and salinity based on a least-square regression equation ($n = 12$, $r^2 = 0.999$, $p < 0.001$) was:

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{water}} = 0.168 S - 5.068 , \quad (6)$$

where $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ is expressed on the VSMOW scale (Figure 47). Extrapolating this linear relationship to a salinity of 36.52, this yielded a $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ annual range of 0.244 ‰ in Sainte-Marie Bay and 0.519 ‰ in Koutio Bay.

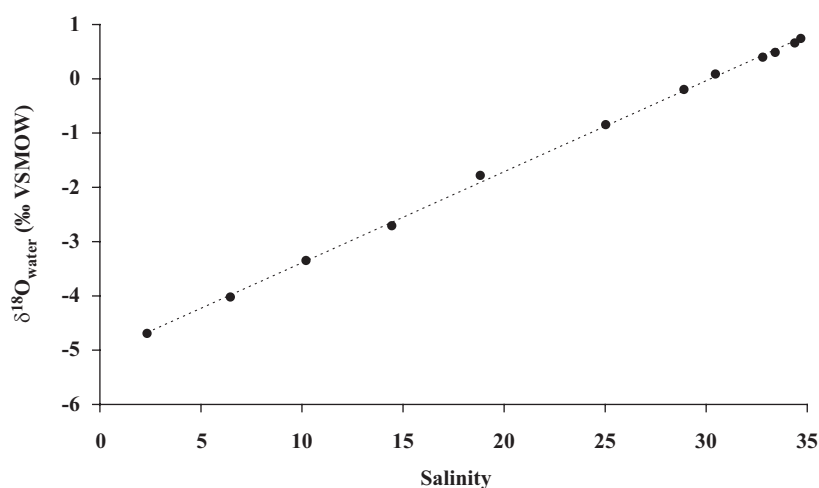


Figure 47 : Linear relationship between salinity and $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$, established along a salinity gradient in the Dumbéa River (see Figure 45 for location). The least-square regression equation for the fit is ($n = 12$, $r^2 = 0.999$, $p < 0.001$): $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}} = 0.168 S - 5.068$.

2.4.3 - Shell growth rate and $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$

$\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values, shell growth rate estimates, and bottom-water temperature are superimposed for each shell in Figure 48. For all specimens but SM2, it was not possible to reconstruct growth curves for portions of the shells accreted before August 2002 because of striae abrasion in the oldest parts of the shells. The average shell growth rate was $263 \mu\text{m } 2\text{d}^{-1}$ with maximum values on the order of $450 \mu\text{m } 2\text{d}^{-1}$. There is little similarity between the six profiles, and no clear seasonal cycle of growth. Moreover, the isotopic record from shell SM2 indicates a growth stop for ca. 2.5 months during summer 2002-2003.

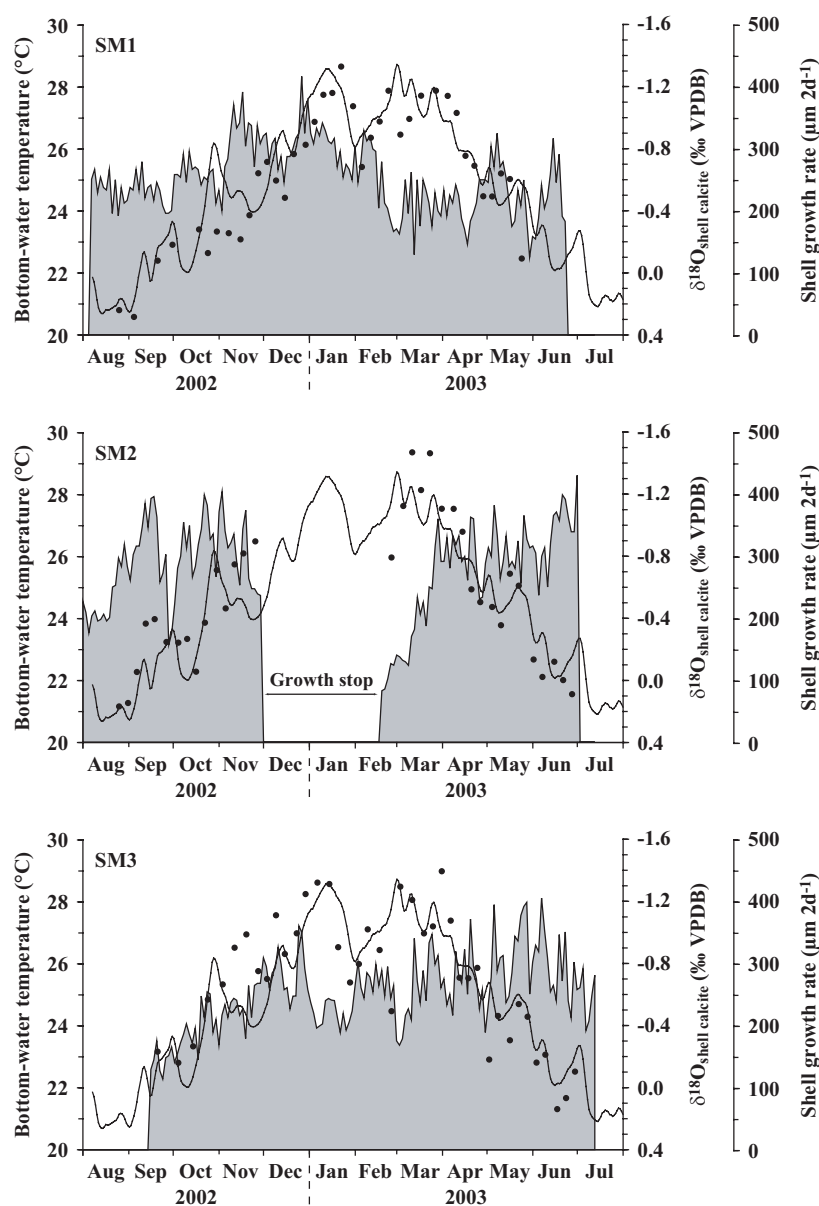


Figure 48 : Variations of $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ (black points), bottom-water temperature (5-day moving average; black line) and shell growth rate (grey area) in the six studied *Comptopallium radula* specimens, from August 2002 to July 2003.

$\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values ranged from -1.469 to 0.284 ‰ VPDB (Figure 48). $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ profiles of the six shells show similar variations in 2002-2003 and are highly correlated with bottom-water temperature (OLS regression: $n = 225$, $r^2 = 0.668$, $p < 0.001$; Figure 49.A). $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ variations do not correlate with shell growth rate variations ($n = 225$, $r^2 = 0.009$, $p = 0.156$; Figure 49.B), and, surprisingly, no significant relationship was found between $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ and salinity ($n = 225$, $r^2 < 0.001$, $p = 0.793$; Figure 49.C).

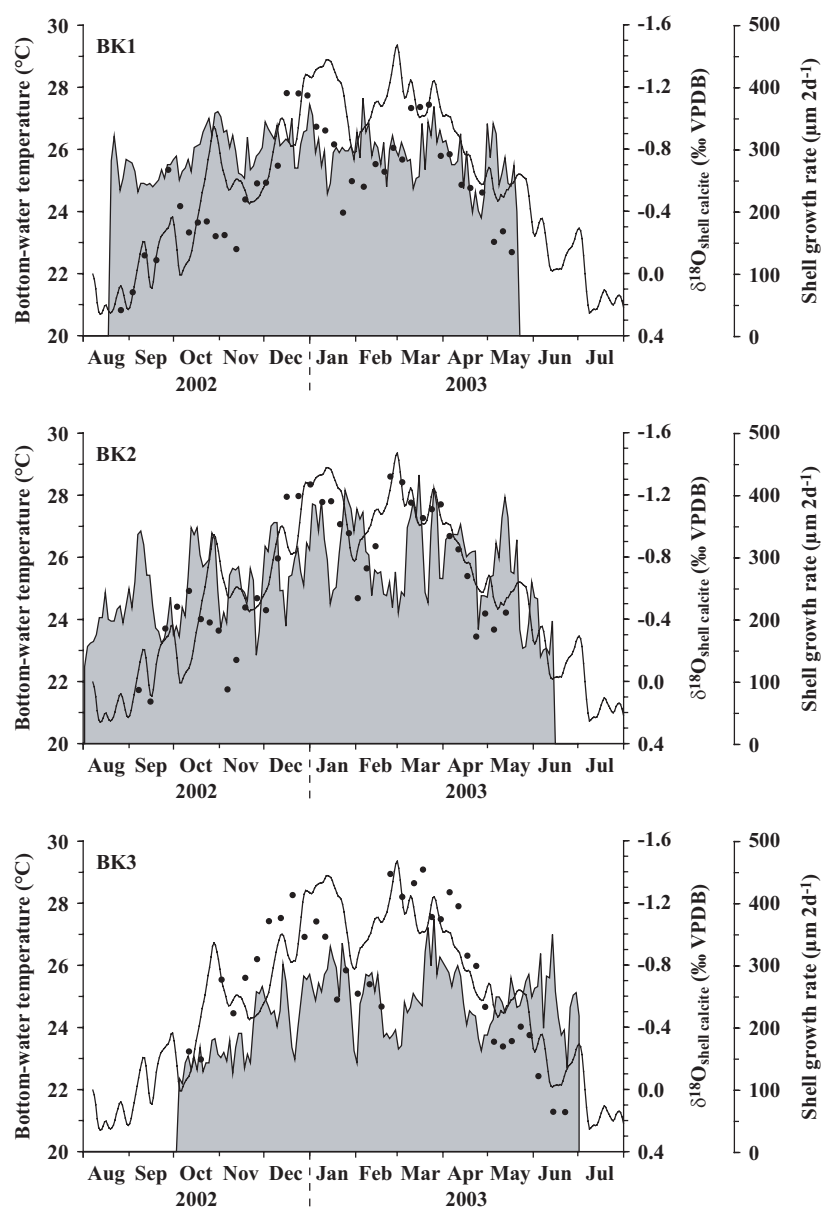


Figure 48 : Continued.

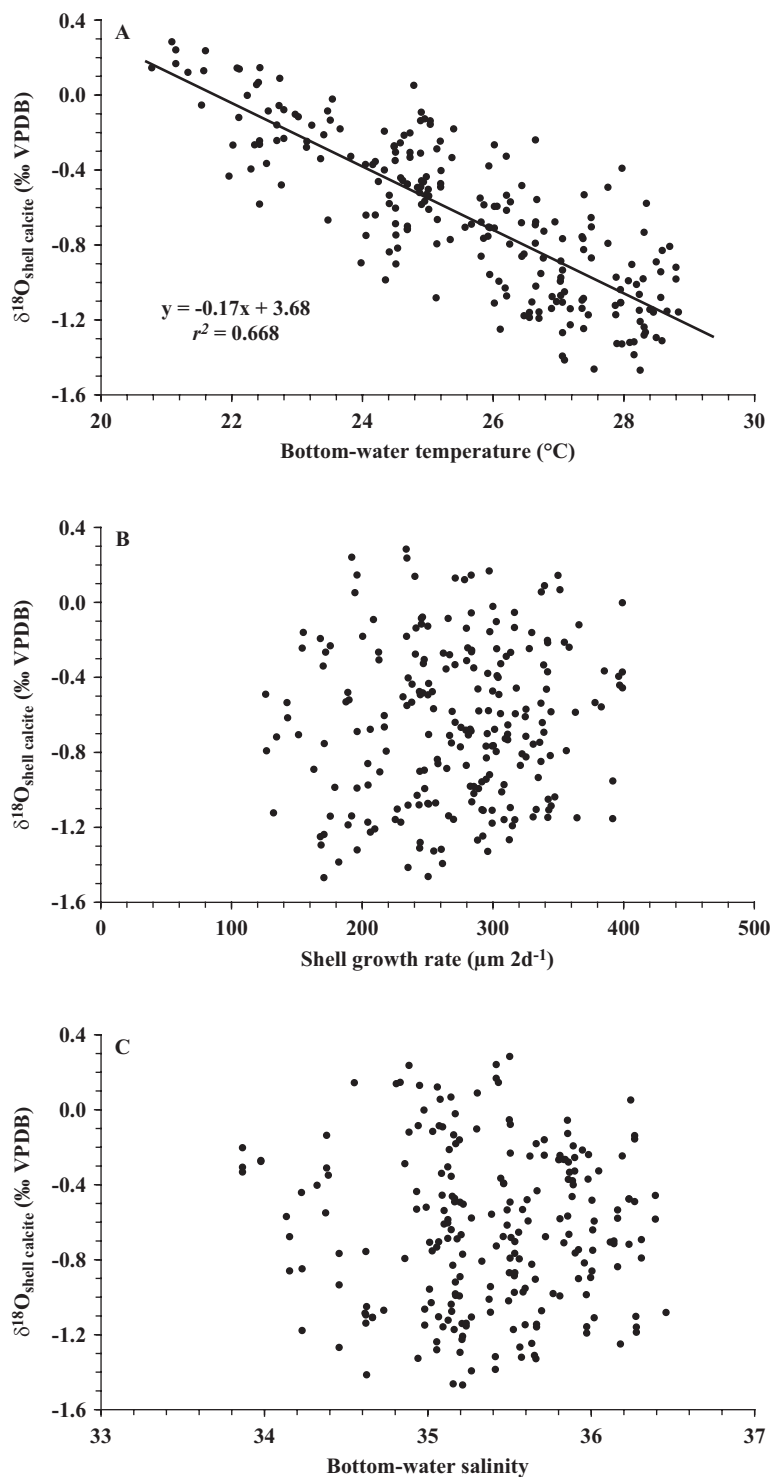


Figure 49 : Relationships between $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ and bottom-water temperature (a; highly significant linear relationship, $n = 225$, $r^2 = 0.668$, $p < 0.001$), shell growth rate (b; absence of significant linear relationship, $n = 225$, $r^2 = 0.009$, $p = 0.156$), and bottom-water salinity (c; absence of significant linear relationship, $n = 225$, $r^2 < 0.001$, $p = 0.793$).

2.4.4 - Calibration of the paleotemperature equation

Since the pioneering work of McCrea (1950), many studies have used quadratic equations to describe the $\delta^{18}\text{O}$:temperature relationship in marine biogenic carbonates. This formulation is based on theoretical predictions that the oxygen isotopic fractionation factor between the mineral and water, α , varies such that $\ln\alpha$ is a function of T^{-1} or T^{-2} , and over the limited range of oceanic temperatures, this relationship is commonly approximated by a quadratic equation with terms of temperature, $\delta^{18}\text{O}_{\text{carbonate}}$, and $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$. However, Bemis et al. (1998) pointed out in a detailed examination of the data sets used to generate published paleotemperature equations, that linear and quadratic equations provide equally good fits at warm oceanic temperatures, because the inflection of the quadratic relationship may not be apparent across the relatively small temperature range tolerated by an organism.

A paleotemperature equation was developed using $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values of all six shells and 5-day moving averages of measured bottom-water temperature and $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ values (calculated from our salinity measurements using the $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}:S$ equation). The $\delta^{18}\text{O}$:temperature relationship was expressed as a least-square linear equation:

$$T (\text{°C}) = 20.00(\pm 0.61) - 3.66(\pm 0.39) \times (\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{water}}), \quad (7)$$

($n = 225$, $r^2 = 0.609$, $p < 0.001$; Figure 50) where T is temperature (°C), and $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ are expressed in ‰ relative to VPDB and VSMOW, respectively. This equation was then used with the $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values of the six scallops to predict the temperature at which the CaCO_3 samples precipitated. The mean absolute error (MAE) shows the accuracy of the temperature prediction to be 1.0 °C.

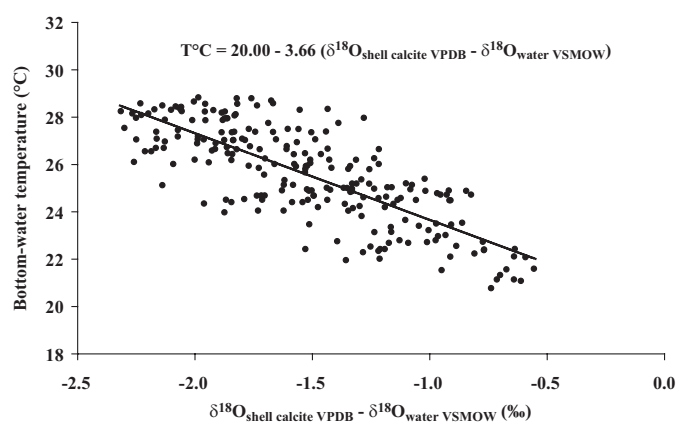


Figure 50 : Relationship between bottom-water temperature (°C) and $(\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{water}})$ where $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ are expressed on the VPDB and VSMOW scales, respectively. Also represented are the linear regression model and its equation.

Tableau 8 : Parameters of the $\delta^{18}\text{O}$:temperature relationships (OLS regressions) calculated for each of the six shells separately, then for the shells of each study site separately. Also shown are the p -values resulting from the "comparison of regression lines" procedure.

Model fitting results: $T^{\circ}\text{C} = A + B(\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite VPDB}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{water VSMOW}})$							Test for equality of slopes			
Shell	n	p	r^2	A	B	MAE	Source	p	Source	p
SM1	38	< 0.001	0.741	19.45	-4.03	0.8	SM1	0.589	SM1	0.445
SM2	34	< 0.001	0.756	18.70	-4.04	0.8	SM2		SM2	
SM3	40	< 0.001	0.641	19.90	-3.53	0.8	SM3		SM3	
BK1	40	< 0.001	0.476	20.28	-3.86	1.2	BK1	BK1		
BK2	37	< 0.001	0.645	20.10	-3.73	0.9	BK2	BK2		
BK3	36	< 0.001	0.523	21.42	-2.88	1.0	BK3	BK3		
SM _{pooled}	112	< 0.001	0.716	19.22	-3.95	0.8	SM _{pooled}	0.127		
BK _{pooled}	113	< 0.001	0.535	20.77	-3.37	1.1	BK _{pooled}			

The $\delta^{18}\text{O}$:temperature relationships (OLS regressions) calculated for each of the six shells are presented in Tableau 8. All correlations were highly significant ($p < 0.001$), with r^2 ranging from 0.476 to 0.756, and MAE ranging from 0.8 to 1.2 °C. The test for comparison of slopes indicated that there were no significant differences neither between the slopes calculated for each of the six shells ($p = 0.445$), nor between the slopes calculated for the three shells of Sainte-Marie Bay ($p = 0.589$) and the three shells of Koutio Bay ($p = 0.330$). Moreover, this test indicated that the slope of $\delta^{18}\text{O}$:temperature relationship was not significantly different for the two study sites ($p = 0.127$).

The comparison of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values measured with those predicted using the Kim & O'Neil (1997) equation indicates that *C. radula* shell calcite is precipitated with an average enrichment of 0.73 ‰ relative to inorganic calcite (range: 0.03-1.46 ‰; $1\sigma = 0.28$ ‰; Figure 51). When their equation is used with our measured *C. radula* $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values, bottom-water temperature is underestimated by ~ 3.7 °C (range: 0.2-7.2 °C; $1\sigma = 1.4$ °C) over the range 20.7-29.4 °C.

2.5 - Discussion

2.5.1 - Accuracy and limits of the temperature prediction

Proxy data of environmental variables represent a method of approximating past environmental conditions. In the absence of dynamic biogeochemical models for biomineralisation that account for so-called "vital effects", which alter isotopic fractionation from expected equilibrium values (Urey, 1947), the observed patterns of isotopic signatures in skeletal materials will remain difficult to utilize as quantitative indicators of environmental conditions. There are several possible explanations for the relatively low accuracy of our paleotemperature

equation (± 1.0 °C), e.g., compared to the equation in Chauvaud et al. (2005; ± 0.53 °C). The calibration of the paleotemperature equation is based on temperature and salinity data with relatively important associated errors: (1) errors in the temperature value calculated as a 5-day moving average from hourly measurements and (2) a salinity value from a 5-day moving average calculated from daily values estimated from a linear interpolation between weekly measurements. In addition, the accuracy of the temperature sensors is ± 0.1 °C.

Using radioisotope measurements in the shell of the scallop, *Argopecten irradians*, Wheeler et al. (1975) have found that the rate of mineral deposition was lower in the evening than at midday. Moreover, the timing of striae formation in this species has been shown to be influenced by photoperiod, with striae forming primarily in late afternoon and evening (Wrenn, 1972). Little is known about the timing of this process in *C. radula*. Although the time-resolution of our oxygen isotopic analyses is high (each $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ value represents an average of 4.6 days CaCO_3 precipitation), if calcification does not take place over an entire day (and given the observed mean diurnal temperature amplitude; cf. section 2.4.2) then using average daily temperature values for the calibration of the equation can lead to errors as large as ± 0.30 °C in Sainte-Marie Bay and ± 0.45 °C in Koutio Bay. Using a 5-day moving average implies errors at least as important could also exist. Accumulating the errors that are possible due to the diurnal temperature amplitude and the accuracy of the thermal probe, we may explain nearly half (0.5 °C) of the 1.0 °C in the mean accuracy of the temperature prediction. However, to proceed further with the use of isotopic signatures as environmental proxies, a better understanding of the timing of CaCO_3 deposition, in addition to better microanalytical techniques at the scale of individual striae, are necessary.

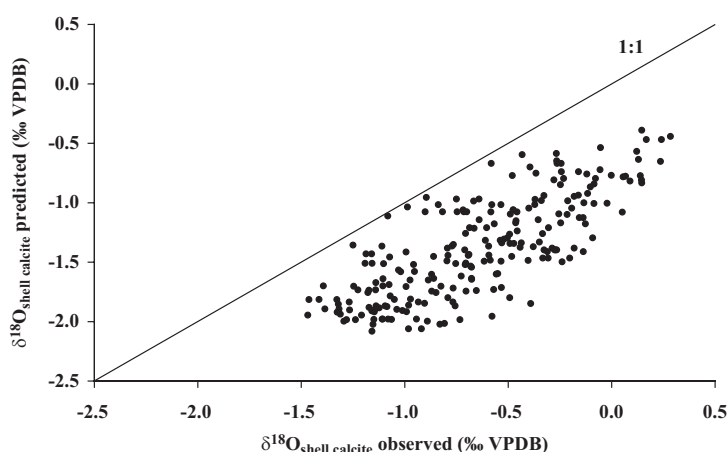


Figure 51 : Comparison of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values expected under the hypothesis of equilibrium precipitation of pure calcite (using Kim & O'Neil (1997) equation with an acid fractionation factor of 1.01025) versus measured values. The position of the scatter of points with respect to the 1:1 line (predicted equilibrium line) indicates that the shell of *Comptopallium radula* is enriched in ^{18}O by 0.73 ‰, in average, with respect to the predicted equilibrium.

It is also possible that the low sampling frequency for salinity (weekly measurements) is insufficient and contributes an unknown amount of error. This is highlighted by the mean absolute error, slightly greater for the shells harvested in the study site which is subject to greater freshwater input and therefore variability in salinity, i.e., Koutio Bay (Tableau 8). There may be significant excursions in salinity on a sub-weekly basis, e.g., following storms. However, given the relatively weak influence of river runoff on both sites, the error associated with this low sampling resolution is probably weak. Sea surface salinity (SSS) was measured from 1995 to 2003 with a circa-daily resolution around Nouméa (ZoNeCo programme, "Variability of surface thermohaline structures in the New Caledonian Exclusive Economic Zone"). Over this time period, the mean annual range of SSS was 34.63 to 35.97, corresponding to $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ values ranging from 0.750 to 0.975 ‰ VSMOW. Given the range of $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values (-1.469 to 0.284 ‰ VPDB), considering an average and constant $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ value of 0.863 ‰ would lead to a maximum additional error of 0.41 °C in the temperature prediction.

A surprising result of our study is the lack of statistically significant correlation between $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ and salinity. Salinity changes enough to cause the $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ to show an annual range of 0.24 and 0.52 ‰, depending on the study site. Then, there should be some level of correlation between $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ and salinity, as $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ range represent 14 to 30 % of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ range. Temperature is by far the dominant factor controlling the shell oxygen isotopic composition (Figure 49.A) and this predominance may make it harder to identify the magnitude of a "salinity" effect. We cannot unequivocally state that salinity-induced changes in $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ are no part of our $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ record; however, we suggest that it is not a major contributor to the signal, as previously mentioned by Quinn et al. (1996b) in their study on a massive coral from the southwest lagoon of New Caledonia.

Finally, the last source of error is that although we used a river end-member value of -5 ‰ for converting salinity to $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$, in all likelihood the freshwater end-member that dilutes the seawater has variable $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ during the year. This might contribute some noise as well.

2.5.2 - Explanations for the observed fractionation

Temperature reconstruction using molluscs is often considered straightforward by virtue of a longstanding assumption that partitioning of oxygen isotopes between seawater and mollusc shells closely approximates equilibrium isotopic partitioning between inorganically precipitated calcium carbonate and water. Although this has been confirmed in a number of molluscs (Kirby et al., 1998; Surge et al., 2001; Elliot et al., 2003), and in a scallop species (Chauvaud et al., 2005), other studies have reported disequilibrium precipitation of scallop shell calcite (Mitchell et al.,

1994; Owen et al., 2002b; Owen et al., 2002c). The variety of fractionation patterns observed implies that species-specific assessments must be completed. Difficulties and misunderstandings also arise from a lack of knowledge of the basic biology and ecology (growth rate, seasonal timing, and duration of growth) of the molluscan species used as environmental recorders.

The XRD analyses performed on samples from different depths within the shell of *C. radula* show that the outer shell layer is composed of calcite. Thus, we have compared our $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values with those predicted by the Kim & O'Neil (1997) empirical equation, which is currently the best approximation for equilibrium partitioning of oxygen isotopes between inorganic calcite and bulk seawater. However this model may not be appropriate for isotopic behaviour during molluscan calcification. Our results indicate that the shell of *C. radula* is enriched in ^{18}O by $\sim 0.73\text{‰}$ compared to what is expected for calcite precipitated at equilibrium with water. Deviation from isotopic equilibrium in biogenic carbonates has been explained historically in terms of "vital effects" (Urey, 1947) which include a combination of kinetic and metabolic effects (McConnaughey, 1989). Kinetic effects, inferred from a simultaneous depletion in ^{18}O and ^{13}C and a linear correlation between skeletal $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$, occur at high calcification rates (McConnaughey, 1989). Such a linear relationship is observed when data from the 6 scallops are pooled ($n = 225$, $r^2 = 0.206$, $p < 0.001$; Figure 52). However, if kinetic effects had occurred during the calcification of the shell of *C. radula*, we would expect to measure $\delta^{18}\text{O}$ values lower than predicted from the equation of Kim & O'Neil (1997). In addition, no significant relationship has been found between the $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ and the shell growth rate (Figure 49.B) along the shell transect.

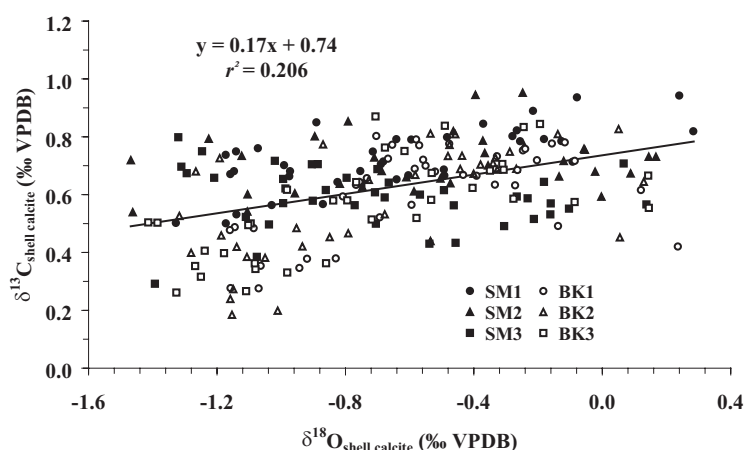


Figure 52 : $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}} / \delta^{13}\text{C}_{\text{shell calcite}}$ plot for the 6 juvenile scallops (OLS regression: $n = 225$, $r^2 = 0.206$, $p < 0.001$).

Kim & O'Neil (1997) found that the extent of isotopic fractionation between water and calcite increased with increasing initial concentration of bicarbonate ions at any given temperature. They concluded that the calcite precipitated from solutions of varying $[\text{HCO}_3^-]$ were

forming out of oxygen isotopic equilibrium with water since there should be only one equilibrium fractionation factor between calcite and water at any temperature. Spero et al. (1997) have shown that $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values of calcitic shells of living planktonic foraminifera decrease as seawater $[\text{CO}_3^{2-}]$ (or pH) increases. Following this work, Zeebe (1999) suggested that the disequilibrium precipitation described by Kim & O'Neil (1997) may be explained by multiple equilibrium fractionations at a single temperature and at different pH values. Zeebe (1999) estimated that the pH of the solution resulting in the equation of Kim & O'Neil (1997) was 7.8 and suggested that an increase of seawater pH of 0.1 units causes a decrease of 0.11 ‰ in skeletal $\delta^{18}\text{O}$.

Two other recent studies found that the $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ of the scallop *Pecten maximus* exhibited enrichments with respect to predicted equilibrium (as determined by Kim & O'Neil (1997) equation) in both laboratory (+0.6 ‰; Owen et al., 2002b) and field experiments (+0.4 ‰; Owen et al., 2002c). Our +0.73 ‰ enrichment value is in quite good agreement with these two studies. We suggest that the observed ^{18}O -enrichment in the shell of *C. radula* may be a pH effect manifest within the marginal extrapallial fluid (EPF), where calcification actually takes place. Using the estimation of Zeebe (1999), we suggest that the fractionation measured in *C. radula* may be explained by a pH close to 7.13 in the EPF. Analyses of marine bivalve EPF have shown its inorganic composition to be significantly different from that of seawater. The pH of the EPF has been measured in many marine bivalve species and has been reported to be lower than that of the external medium with most values lying between 7.3 and 7.5 (compared with 7.9 to 8.2 in seawater; Crenshaw, 1972; Wada & Fujinuki, 1976). Although lower, our estimate of the pH in the EPF of *C. radula* is in good agreement with these published values. This lowered pH is consistent with biomineralisation models that assume the EPF is isolated from ambient seawater and that exchanges between this compartment and the external medium through the periostracum are limited, such as the general model of molluscan shell calcification proposed by Wilbur & Saleuddin (1983). These authors determined that inorganic ions within the EPF are derived primarily from the hemolymph in the mantle by passive diffusion or active transport across the outer mantle epithelium.

A part of the observed disequilibrium may also be related to the mineralogy of the shell of *C. radula*. Although XRD analysis indicates that the shell is composed of calcite only, it should be kept in mind that XRD remains a bulk detection method and cannot confirm any micro-scale mineralogical variations. For example, shell calcite generally contains large mole percentages of MgCO_3 , which can substitute for CaCO_3 easily in the crystallographic structure. If the shell calcite in *C. radula* contains significant quantities of MgCO_3 , then the comparison to pure calcite may be irrelevant.

In light of this new information, we suggest that so-called "disequilibrium" precipitation of the *C. radula* shell is an erroneous characterization based on the usage of ideal endmembers (pure calcite, ideal water) which are not good approximations for the actual conditions inside the EPF and at the site of mineralization.

2.5.3 - Perspectives as climatic and paleoclimatic indicators

Knowledge of past environmental change is a prerequisite for understanding possible future variability. New Caledonia, and more generally the tropical southwest Pacific, is a region that has been historically under-sampled from the perspective of long SST series. In the past decade, some authors studied geochemical record of SST variability ($\delta^{18}\text{O}$, Sr/Ca, Mg/Ca, U/Ca) in corals from Vanuatu (Beck et al., 1992; Quinn et al., 1996a; Corrège et al., 2004; Kilbourne et al., 2004) and the southwest lagoon of New Caledonia (Beck et al., 1992; Quinn et al., 1996b; Quinn et al., 1998; Quinn & Sampson, 2002; Watanabe et al., 2003), using *Porites* spp., *Platygyra lamellina*, or *Diploastrea heliopora*. These organisms can be used to reconstruct SST records over several centuries to several thousands of years (Beck et al., 1992; Quinn et al., 1998; Corrège et al., 2004). On another hand, although most coral species show daily growth bands, long continuous, unambiguous banding sequences are generally hard to find, requiring very careful preparation prior to observation in reflectance optical microscopy (Risk & Pearce, 1992). Consequently, it remains highly difficult to assign an accurate date of formation to each skeletal sample taken along a section in coral core. In most high-resolution coral studies (Alibert & McCulloch, 1997; Meibom et al., 2003; Meibom et al., 2004), the chronology is simply referred as a distance from the top of the core, whereas corals show highly variable daily growth rates (Risk & Pearce, 1992). In contrast, scallop shells can provide short SST time series (on the order of a few years) with a very high-resolution (circa-daily) and accurate dating of shell samples, thus providing accurate estimates of the full range of environmental conditions that these organisms experience while growing. Scallops are thus more likely to record extreme environmental events (Goodwin et al., 2003). This characteristic is particularly interesting for the investigation of coral bleaching events, which may have periodically affected New Caledonia reefs. Moberg et al. (2005) point to the need for multi-proxy approaches for the accurate reconstruction of past seawater temperature variations, by combining long, low-frequency data sets (such as from corals) with high-frequency information (e.g., from scallop shell data). In this context, corals and scallops may become complementary tools for SST reconstructions in the tropical southwest Pacific. This multi-proxy approach requires the analysis of ancient scallop shells. As a large edible species, ancient *C. radula* specimens are found in archaeological sites, e.g., from the Lapita period (~1000 yr B.P.;

J.-C. Galipaud, personal communication). Ancient specimens may also be found by coring fossil reef or sand units.

In conclusion, our results show that *C. radula* shells preserve a $\delta^{18}\text{O}$ signature that is strongly correlated with temperature. In the relatively narrow temperature range typical of tropical habitats, and a low salinity range, the $\delta^{18}\text{O}$ dependence on temperature can be reasonably approximated by a linear relationship. Moreover, each specimen preserves a similar information (cf. results of the comparison of regression lines; Tableau 8), which is a strong argument for the validation of the proxy. Finally, the paleoceanographic interest in the *C. radula* shell is especially pertinent since its biogeographical distribution is very wide, covering the tropical Indo-West Pacific Ocean, from India to Samoa, and extending north to Japan and south to New Caledonia. Further work, using technological advances in microsampling techniques, and higher frequency water quality measurements, is needed to confirm these promising conclusions for paleoclimate investigators.

Acknowledgements: We would like to express our gratitude to Sandrine Chifflet and Pierre Waigna (IRD New Caledonia) for their valuable help during the salinity: $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ calibration, as well as to Paul F. Dennis (University of East Anglia, England - $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ analyses), and to François Michaud (Université de Bretagne Occidentale, France - XRD analyses). We would also like to acknowledge Alexandre Ganachaud and David Varillon (IRD New Caledonia) for providing us temperature and salinity data around Nouméa over the period 1995-2003 (ZoNeCo programme). Special thanks to Nolwenn Coïc for her help in maps and the production of figures. This work was supported by IRD, the Programme National Environnement Côtier (PNEC) and the ACI-PECTEN. It was part of a 3-year research program funded by IRD and the Région Bretagne.

3 - ANALYSE DES VARIATIONS ONTOGÉNIQUES DU $\delta^{18}\text{O}$: ENRICHISSEMENT DES CONNAISSANCES SUR LA BIOLOGIE DE *COMPTOPALLIUM RADULA*

3.1 - Introduction

Les données isotopiques ($\delta^{18}\text{O}$) issues d'échantillons collectés le long de l'axe de croissance des structures biogéniques carbonatées grandissant par accréation (coraux massifs, coquilles de mollusques) sont utilisées de plus en plus fréquemment dans le cadre de reconstructions paléothermométriques (cf. section 2 de ce chapitre). Toutefois, l'utilité de ces données ne se limite pas à ces seules études paléoenvironnementales : de nombreuses informations sur la biologie de l'espèce étudiée peuvent également être extraites des profils isotopiques, notamment lorsqu'une

approche sclérochronologique est combinée à cette approche géochimique (Jones et al., 1983 ; Krantz et al., 1987 ; Goodwin et al., 2001).

La méthode de comparaison des profils de croissance coquillière s'est révélée inadéquate pour la délimitation temporelle des arrêts de croissance saisonniers (cf. 2^{ème} partie, section 4). Nous avons donc utilisé des données isotopiques ($\delta^{18}\text{O}$) collectées sur la coquille d'un spécimen de grande taille pour pallier ce manque d'informations sur la biologie de *Comptopallium radula*. La méthode, empruntée à Wilkinson & Ivany (2002), repose sur l'hypothèse que les variations annuelles du $\delta^{18}\text{O}$ de la coquille d'un individu donné reflètent essentiellement les variations annuelles, de forme sinusoïdale, de la température de l'eau. Le profil ontogénique de $\delta^{18}\text{O}$ peut alors être modélisé par une sinusoïde dont les paramètres permettent de caractériser la croissance coquillière. Les différences entre les profils isotopiques observés et modélisés autorisent une étude quantitative de la dynamique des arrêts de croissance saisonniers.

Par souci de clarté, cette section décrira pas à pas la procédure utilisée lors de cette étude et mêlera de ce fait méthodologie et résultats.

3.2 - Méthodologie et résultats

3.2.1 - Profil ontogénique

Un individu de grande taille ($H = 97,6$ mm) a été pêché vivant le 28/11/2002 sur le site de la baie de Sainte-Marie. Après avoir séparé les tissus mous de la coquille, la valve gauche a été nettoyée dans un bain d'acide acétique à 90 % pendant 1 minute, avant d'être rincée à l'eau distillée et séchée à l'air libre. Des prélèvements de calcite ($n = 117$; poids moyen = 79 μg) ont ensuite été effectués le long de l'axe de croissance maximal de la coquille (nombre minimal de stries prélevées par échantillon = 2 stries), puis analysés pour la détermination du rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$, en suivant exactement le même protocole que celui utilisé pour la calibration de l'équation de paléotempérature et décrit en détail dans la section 2 de ce chapitre. Cependant, les prélèvements effectués n'ont pas pu être datés directement, les stries bi-journalières n'étant pas discernables sur toute la hauteur de la coquille (Figure 53). La partie la plus proche de l'umbo est en effet dépourvue de stries du fait de l'usure de la coquille, et les stries sont trop proches les unes des autres sur la partie la plus proche du bord ventral pour permettre une identification individuelle précise.

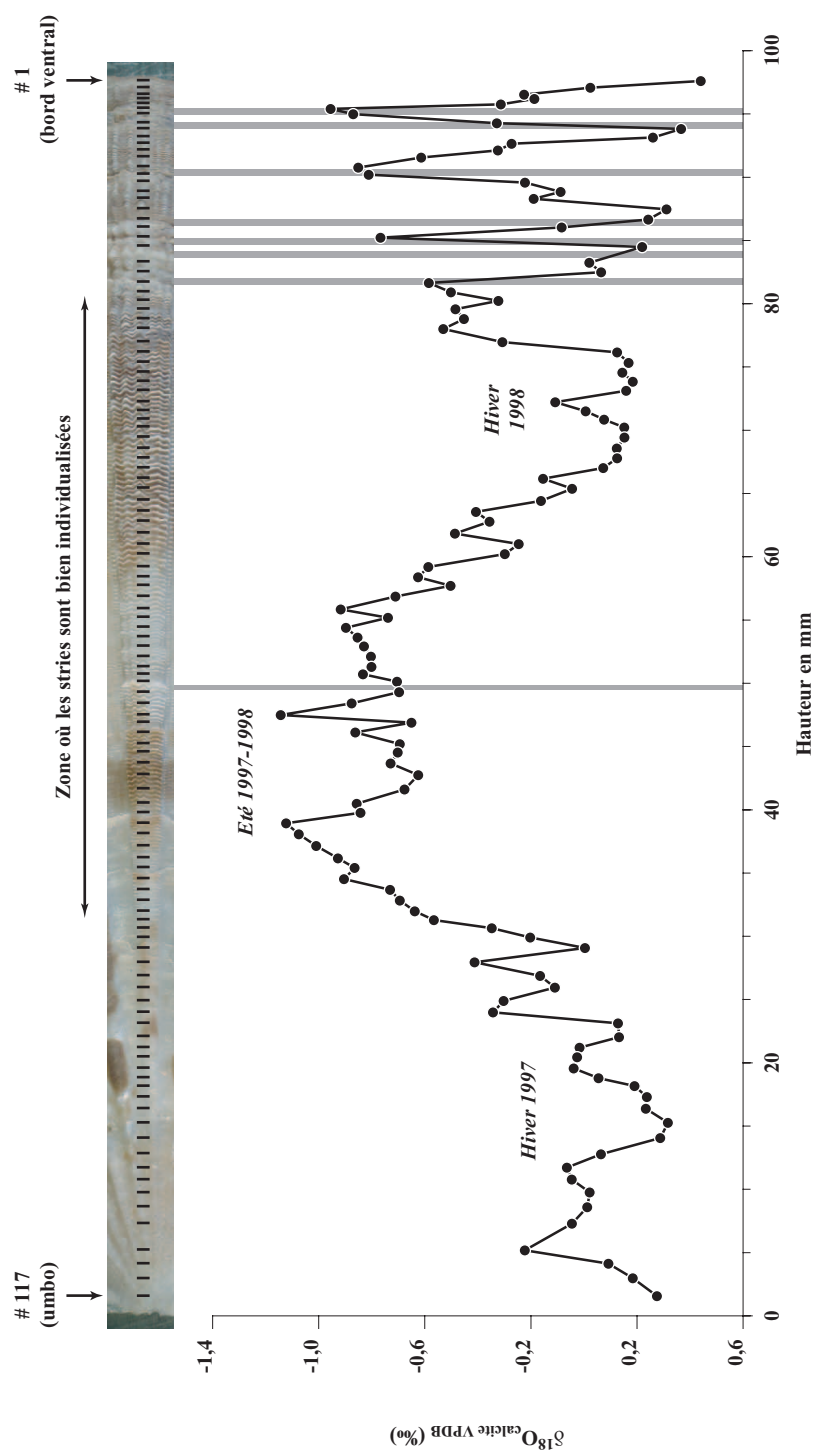


Figure 53 : Evolution du $\delta^{18}\text{O}$ (exprimé en ‰ sur l'échelle VPDB inversée) le long de l'axe de croissance maximal d'une coquille adulte de grande taille ($H = 97,6 \text{ mm}$) pêchée vivante le 28/11/2002 sur le site de la baie de Sainte-Marie (117 prélèvements de calcite, repérés par les traits noirs sur la photographie en haut de la figure). Cette évolution spatiale du $\delta^{18}\text{O}$ correspond à une évolution temporelle au cours de la vie de ce spécimen (profil ontogénique). L'alternance des minimums et maximums isotopiques (= maximums et minimums thermiques enregistrés) permet d'identifier les différentes saisons de croissance. Les bandes grises correspondent aux endroits de la coquille présentant des accidents de croissance.

Le profil ontogénique du $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ de cette coquille présente des oscillations très marquées, avec des valeurs s'échelonnant de -1,143 à 0,441 ‰ VPDB (Figure 53). L'alternance de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ minimales et maximales (correspondant aux maximums et minimums thermiques, respectivement) permet d'identifier les différentes années de croissance. Ainsi, cet individu est né au cours de l'année 1997. Etant données les fortes valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ au niveau de l'umbo, sa naissance résulte vraisemblablement de la deuxième émission principale de gamètes se produisant chaque année fin avril (cf. 2^{ème} partie, section 2.3). Cet individu a ainsi vécu 5 années complètes entre avril 1997 et novembre 2002. Il a beaucoup grandi durant la première année puis très peu par la suite. L'observation minutieuse de la partie externe de la coquille permet également de repérer plusieurs accidents de croissance (bourrelets) correspondant à des épisodes de resserrements très importants des stries (représentés par des bandes grises sur la Figure 53) ; ils sont situés approximativement en phase avec les valeurs minimales et maximales de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$. D'autre part, la distance séparant les valeurs maximales et minimales de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ se réduit progressivement avec la hauteur de la coquille, reflétant une diminution importante du taux de croissance coquillière avec l'âge de l'individu.

3.2.2 - Modèle prédictif : élaboration du profil de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ théorique

La composition isotopique théorique d'une coquille de *C. radula* ayant grandi en continu (pas d'arrêt de croissance) entre mai 1997 et novembre 2002, a été calculée en utilisant les données de température et salinité de surface mesurées à l'Anse Vata (cf. Figure 10, page 46) avec une périodicité quasi-journalière de 1997 à 2002 par le centre IRD de Nouméa dans le cadre du Programme ZoNéCo ("Variabilité des structures thermohalines de surface de la Zone Economique Exclusive de Nouvelle-Calédonie"). Les variations du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}$ à l'Anse Vata ont été reconstituées en utilisant l'équation issue de la calibration $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}$ / salinité effectuée le long de la rivière Dumbéa (cf. Figure 47). Une interpolation linéaire a ensuite été effectuée afin de régulariser le pas de temps des données de température et $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}$ et de disposer ainsi de valeurs journalières. Ces données ont permis de reconstituer l'évolution journalière du $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ de cette coquille hypothétique, en utilisant l'équation de paléotempérature calibrée à partir de six spécimens de *C. radula* (cf. Figure 50). Cette courbe a été lissée à l'aide d'une moyenne mobile de période 4 jours, la résolution maximale de nos prélèvements de calcite étant de 2 stries (= 4 jours de croissance) par échantillon.

Le profil de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ théorique présente également des oscillations très marquées, les valeurs s'échelonnant de -1,818 à 0,702 ‰ (Figure 54). Les enrichissements maximums apparaissent au cours de la première quinzaine d'août et les plus forts appauvrissements en février.

Ces données permettent de calculer l'amplitude maximale ainsi que la valeur moyenne théorique de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ pour chacune des 10 "demi années" de croissance entre 1997 et 2002 (Tableau 9). Par souci de clarté et de concision, ces "demi années" seront désormais dénommées "printemps" (les 5 saisons au cours desquelles les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ diminuent) et "automne" (les 5 saisons au cours desquelles les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ augmentent).

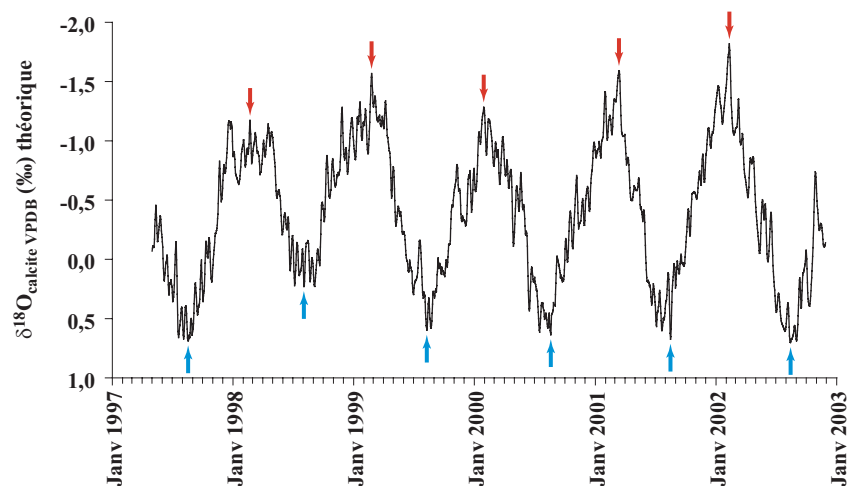


Figure 54 : Variations de la composition isotopique théorique d'un spécimen de *Comptopallium radula*, calculées de mai 1997 à novembre 2002 à partir des valeurs journalières de température et salinité mesurées à l'Anse Vata. Pour chaque saison, les flèches rouges et bleues indiquent, respectivement, les dates d'appauvrissement et d'enrichissement maximal.

Tableau 9 : Amplitude, moyenne et dates d'occurrence des valeurs maximales et minimales du signal isotopique ($\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$) théorique, pour chacune des 10 saisons de croissance identifiées.

Saison	$\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ VPDB (‰) théorique max.		$\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ VPDB (‰) théorique min.		Amplitude théorique	Moyenne théorique
	Date	Valeur	Date	Valeur		
1 ^{er} printemps	18/08/1997	0,688	21/02/1998	-1,172	0,930	-0,242
1 ^{er} automne	03/08/1998	0,229	21/02/1998	-1,172	0,701	-0,472
2 ^{ème} printemps	03/08/1998	0,229	24/02/1999	-1,568	0,899	-0,670
2 ^{ème} automne	10/08/1999	0,598	24/02/1999	-1,568	1,083	-0,485
3 ^{ème} printemps	10/08/1999	0,598	29/01/2000	-1,283	0,941	-0,343
3 ^{ème} automne	19/08/2000	0,636	29/01/2000	-1,283	0,960	-0,324
4 ^{ème} printemps	19/08/2000	0,636	13/03/2001	-1,591	1,114	-0,478
4 ^{ème} automne	16/08/2001	0,674	13/03/2001	-1,591	1,133	-0,459
5 ^{ème} printemps	16/08/2001	0,674	10/02/2002	-1,818	1,246	-0,572
5 ^{ème} automne	14/08/2002	0,702	10/02/2002	-1,818	1,260	-0,558

3.2.3 - Modélisation des profils saisonniers de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$

La méthode utilisée pour la modélisation des variations ontogéniques du $\delta^{18}\text{O}$ de la calcite du spécimen adulte pêché en baie de Sainte-Marie a été mise au point par Wilkinson & Ivany (2002), puis modifiée par Ivany et al. (2003) pour l'étude de la croissance de la coquille de *Spisula solidissima*. Cette approche consiste à déterminer la courbe sinusoïde qui modélise au mieux chaque profil saisonnier de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$. L'hypothèse sous-jacente à l'utilisation de cette méthode est que le profil annuel de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ est essentiellement dépendant de la température de l'eau dont les variations annuelles, reflétant les variations d'énergie solaire incidente, sont de forme sinusoïdale du fait de la révolution de la Terre autour du Soleil et de l'inclinaison ($23^{\circ}26'$) de l'axe de rotation de la Terre par rapport à l'écliptique.

Le profil ontogénique de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ de l'individu étudié a été scindé en 10 saisons (5 printemps et 5 automnes), définies par l'alternance des valeurs maximales et minimales de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$. Notons toutefois que les 11 échantillons de calcite situés à proximité de l'umbo, ne représentant qu'une saison incomplète, n'ont pas été pris en considération dans cette étude. Chacune des 10 sinusoïdes servant à modéliser le profil de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ de ces 10 saisons a ensuite été calculée selon la relation suivante :

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite modélisé}} = \text{amplitude} \times \sin(\text{pulsation} \times H - \text{phase}) + \text{moyenne}$$

où l'amplitude, la moyenne et le $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite modélisé}}$ sont exprimés en ‰ VPDB, la pulsation en $\text{cycle} \cdot \text{mm}^{-1}$, la phase en mm, et où H est la hauteur de la coquille en mm. Amplitude et moyenne des 10 sinusoïdes ont été définies *a priori* à l'aide du profil théorique de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ (Tableau 9). Pulsation et phase ont ensuite été calculées de façon à obtenir la sinusoïde modélisant le mieux le profil de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ observé. Cette étape consiste à minimiser la somme des carrés des écarts entre $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ observé et $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ modélisé (méthode "simplex", solveur de Microsoft Excel).

Le résultat du traitement mathématique des 10 profils saisonniers de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ est présenté sur la Figure 55. De manière générale, les sinusoïdes modélisent correctement le profil de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$, les coefficients de détermination s'échelonnant de 0,75 (2^{ème} automne) à 1 (3^{ème} printemps, où seules deux valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ sont disponibles). Le point frappant de ces résultats est que, à l'exception des 2 premières saisons de croissance (1^{er} printemps et 1^{er} automne), seule une petite partie de chacune des sinusoïdes correspond au profil saisonnier de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ observé. Or le pourcentage de recouvrement représente la proportion de la saison pendant laquelle la coquille a effectivement grandi. Par conséquent, les portions de la sinusoïde non couvertes par nos données isotopiques représentent les périodes d'arrêts de croissance estivaux et hivernaux, qui semblent être de durée relativement conséquente après le 2^{ème} hiver.

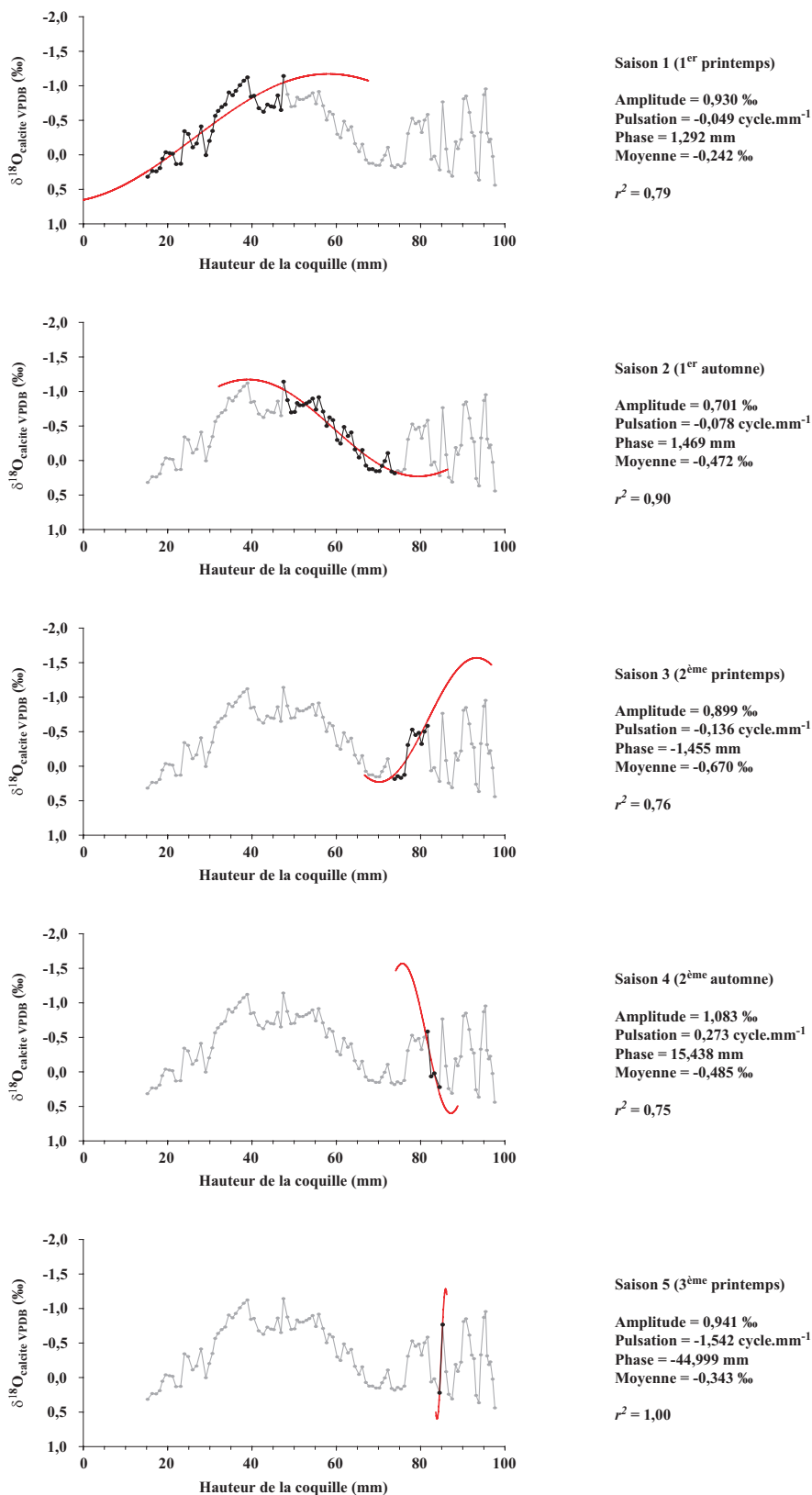


Figure 55 : Résultat de la modélisation sinusoïdale des profils isotopiques des 5 premières saisons de croissance : en gris, le profil isotopique dans son intégralité (valeur purement informative) ; en noir le profil isotopique de la saison considérée ; en rouge la sinusoïde modélisant ce dernier. Sont également indiquées, pour chaque saison, les valeurs des paramètres de la sinusoïde, ainsi que le coefficient de détermination.

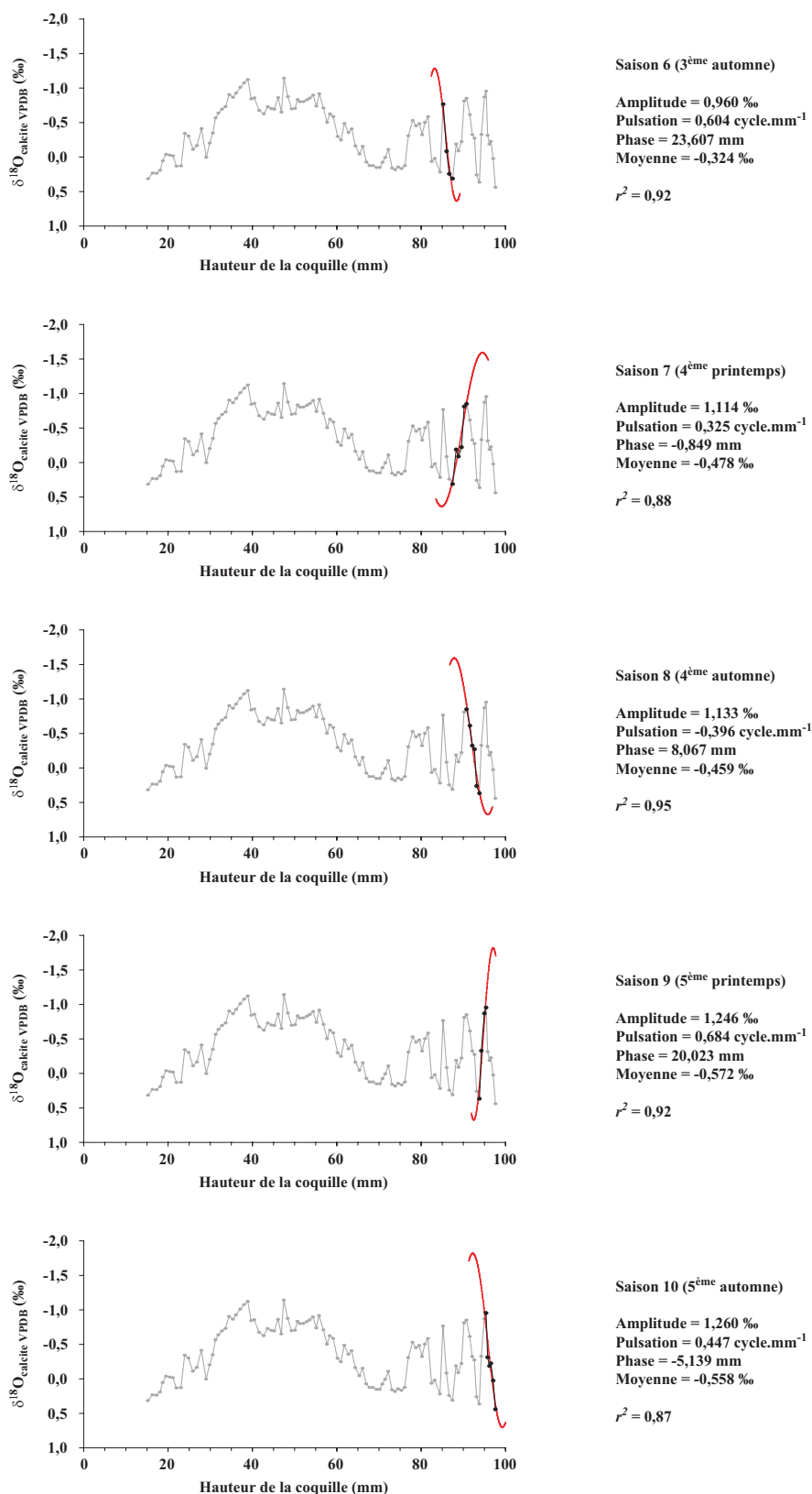


Figure 55 : Suite (résultat de la modélisation sinusoidale des profils isotopiques des 5 dernières saisons de croissance).

La pulsation est liée à la période (inverse de la fréquence) de la sinusoïde par la relation suivante :

$$\text{Pulsation} = 2\pi / \text{Période}.$$

La période représente l'accroissement net de la hauteur de la coquille (en mm) au cours d'un cycle de la sinusoïde. La durée de ce cycle étant déterminée, pour chaque saison, à partir des dates d'occurrence des valeurs minimales et maximales de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ théorique (Tableau 9), le taux de croissance moyen T (exprimé en mm.an^{-1}) de la coquille au cours de chacune des 10 saisons peut être calculé de la manière suivante :

$$T = \left| 2\pi / \text{Pulsation} \right| \times \frac{365}{2n}$$

où n est le nombre de jours entre le maximum et le minimum de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ théorique de la saison considérée.

A partir du taux de croissance, et connaissant la valeur A de l'accroissement net de la hauteur de la coquille pour chaque saison (distance entre les valeurs minimales et maximales de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ observé), il est possible de déterminer le nombre N de jours de croissance pour chaque saison, dans l'hypothèse d'un taux de croissance T constant tout au long de la saison considérée :

$$N = 365 \times \frac{A}{T}$$

Les variations de A , N et T , pour chacune des 10 saisons de croissance sont présentées sur la Figure 56. La coquille grandit beaucoup au cours des 2 premières saisons (25-35 mm par saison). L'accroissement net chute à 7,8 mm au cours du 2^{ème} printemps pour ensuite se stabiliser à moins de 5 mm par saison de croissance. Le taux de croissance moyen suit approximativement la même tendance, avec des valeurs relativement élevées la 1^{ère} année (90 à 125 mm.an^{-1}), beaucoup plus faibles la 2^{ème} année (25 à 41 mm.an^{-1}), puis inférieures à 20 mm.an^{-1} par la suite. Les variations de ces deux paramètres, A et T , sont similaires pour le printemps et l'automne. En revanche, des différences nettes peuvent être mises en évidence sur le nombre de jours de croissance par saison. Au cours de la première année de croissance, la coquille a grandi approximativement le même nombre de jours au printemps et en automne (94 et 106 jours, respectivement). Dès la deuxième année, la croissance printanière se stabilise aux alentours de 60-70 jours tandis que la durée des

périodes de croissance automnale présente de grandes variations interannuelles (41 à 88 jours au cours du 2^{ème} et du 3^{ème} automne, respectivement).

La somme du nombre de jours de croissance au printemps et à l'automne permet d'obtenir le nombre total de jours de croissance au cours de l'année. Il en est de même pour l'accroissement net. Connaissant ainsi le nombre de jours de croissance et l'accroissement net, il est possible de calculer un taux de croissance annuel moyen. Les variations de ces trois paramètres sont détaillées sur la Figure 57. L'accroissement net est ainsi de 58,6 mm la 1^{ère} année, chute à 10,7 mm la 2^{ème} année pour se stabiliser entre 3,0 et 6,3 mm les années suivantes. Le taux de croissance moyen suit la même tendance, avec des valeurs de l'ordre de 106,5 mm.an⁻¹ la 1^{ère} année. La diminution du nombre de jours de croissance semble progressive et régulière, passant de 201 jours la 1^{ère} année à 120 jours la 5^{ème} année. L'année 1998-1999 (2^{ème} année) semble atypique avec un nombre total de jours de croissance très faible (111 jours).

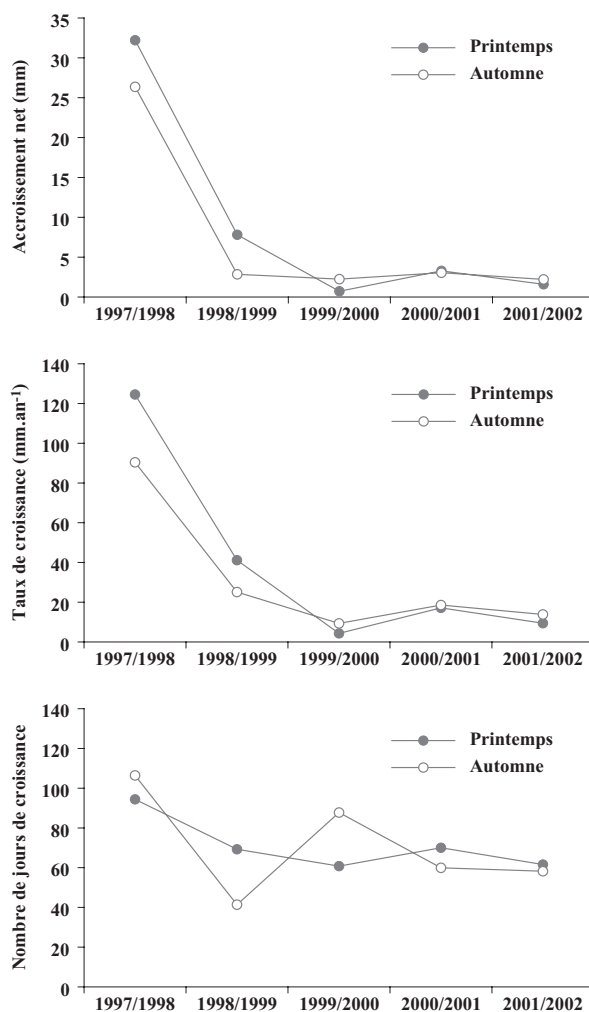


Figure 56 : Variations de l'accroissement net, du taux de croissance moyen et du nombre de jours de croissance, calculés pour chaque printemps et chaque automne à partir des résultats de la modélisation sinusoïdale des 10 profils saisonniers de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$.

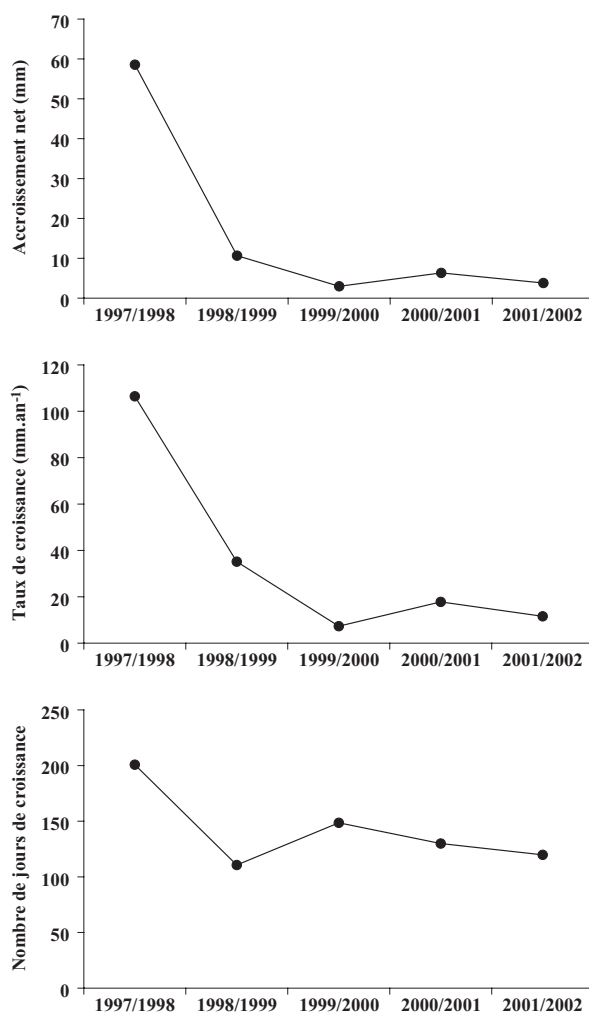


Figure 57 : Variations de l'accroissement net, du taux de croissance moyen et du nombre de jours de croissance, calculés pour chacune des 5 années de croissance à partir des résultats de la modélisation sinusoïdale des 10 profils saisonniers de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$.

3.2.4 - Délimitation temporelle des périodes d'arrêts de croissance

Nous avons noté dans la section précédente que les portions de chaque sinusoïde non couvertes par nos données isotopiques représentaient les périodes d'arrêts de croissance estivaux et hivernaux. Or, nous connaissons pour chaque saison les dates des maximums et minimums théoriques de $\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ (Tableau 9). Il est donc possible d'identifier les dates d'arrêt et de reprise de croissance pour chaque saison. La méthodologie employée est décrite sur la Figure 58 : pour le 1^{er} automne, les dates estimées de reprise et d'arrêt de croissance sont respectivement le 27/03/1998 et le 12/07/1998.

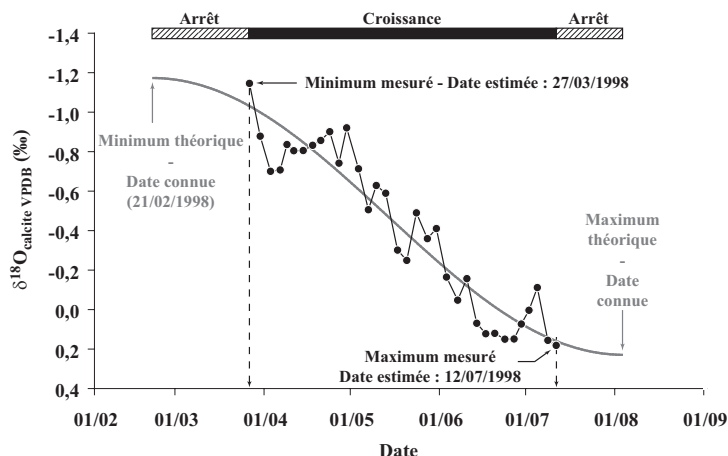


Figure 58 : Représentation schématique de la méthode utilisée pour l'identification des dates de reprise et d'arrêt de croissance pour chacune des 10 saisons (exemple du 1^{er} automne).

Cette méthode permet de mettre en évidence des arrêts de croissance estivaux et hivernaux chaque année (Figure 59). Tous ces arrêts, à l'exception de celui de l'hiver 1998, sont d'ailleurs signalés sur la coquille par des bourrelets. L'analyse minutieuse de ces résultats permet de calculer la durée moyenne des arrêts estivaux et hivernaux. Si l'on exclut l'arrêt de croissance du 1^{er} hiver (55 jours), la longueur des arrêts hivernaux est constante, quelle que soit l'année (91 à 92 jours). Ces arrêts hivernaux s'étendent, en moyenne (et sans tenir compte de celui de l'hiver 1998), de début juillet à début octobre. La durée des arrêts estivaux présente en revanche de plus larges variations interannuelles. Le 1^{er} arrêt estival s'étend de fin janvier à fin mars 1998 (durée = 65 jours). Les suivants ont une durée comprise entre 137 et 189 jours. Si l'on ne tient pas compte de l'arrêt particulièrement court de l'été 1997-1998, les arrêts estivaux s'étendent, en moyenne, de début décembre au début du mois de mai de l'année suivante (durée moyenne = 153 jours). Les arrêts estivaux sont donc considérablement plus longs que les arrêts hivernaux.

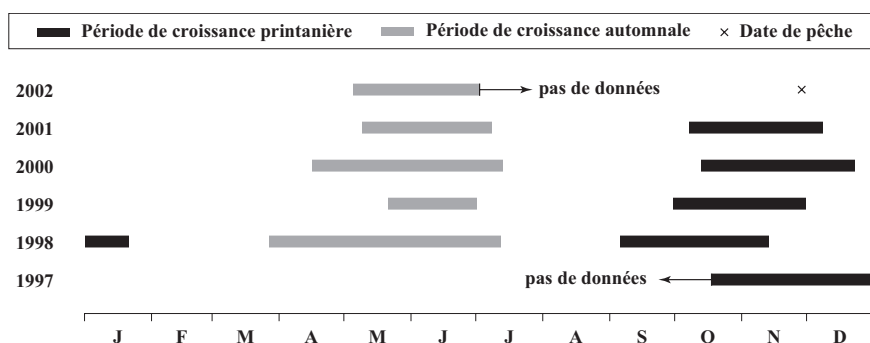


Figure 59 : Délimitation temporelle des périodes de croissance et d'arrêt de croissance au cours de la vie du spécimen étudié (de 1997 à sa mort le 28/11/2002). Les périodes de croissance printanières (noir) et automnales (gris) alternent avec des périodes d'arrêt de croissance. Le manque de données isotopiques dans les parties les plus jeunes et les plus anciennes de la coquille n'a pas permis de reconstituer la croissance au cours du printemps 2002 et au cours de l'automne 1997.

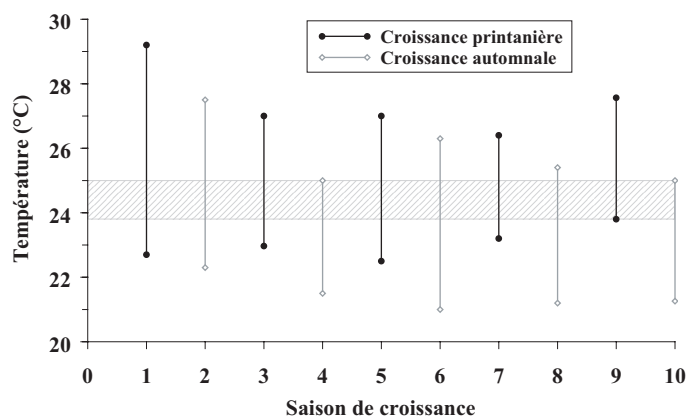


Figure 60 : Amplitudes des températures au cours de chacune des 10 saisons de croissance (1 = 1^{er} printemps). La bande hachurée représente la gamme de températures au sein de laquelle la coquille grandit quelle que soit la saison considérée (optimum thermique).

Connaissant les valeurs journalières de température de l'eau à l'Anse Vata de mai 1997 à novembre 2002, il est possible de déterminer la gamme de température rencontrée par la coquille pendant chacune des 10 saisons de croissance (Figure 60). Cette gamme est relativement variable d'une saison à l'autre et des différences importantes existent entre les périodes de croissance printanières et automnales. Il semble toutefois que la croissance coquillière s'effectue toujours lorsque la température de l'eau est comprise entre 23,8 et 25 °C, quelle que soit la saison considérée.

Enfin, disposant désormais de 20 couples de valeurs hauteur/date, et supposant que ce spécimen de *C. radula* est né le 1^{er} mai 1997 (cf. section 3.2.1 de ce chapitre), il est possible de tracer puis de modéliser la courbe de croissance de cet individu. De nombreuses fonctions sont communément utilisées pour modéliser le processus de croissance. La plus fréquente est celle de Von Bertalanffy (1938), caractérisée par les paramètres k et H_{∞} et décrite par la relation :

$$H_t = H_{\infty} \left(1 - e^{-k(t-t_0)} \right)$$

où H_t est la hauteur de la coquille (en mm) au temps t (en jours), H_{∞} est la hauteur maximale asymptotique (en mm), k est le taux de croissance (en j^{-1}) et t_0 est le temps théorique (en jours) où la hauteur de la coquille est nulle. Dans notre cas, nous considérerons que $t_0 = 0$ et correspond à la date du 1^{er} mai 1997. Les paramètres de croissance k et H_{∞} ont été calculés de façon à obtenir la courbe de croissance modélisant le mieux nos mesures (méthode des moindres carrés : minimisation de la somme des carrés des écarts entre les valeurs observées et modélisées). Le résultat de cette modélisation est présenté sur la Figure 61. Le coefficient de détermination de la corrélation entre les valeurs observées et modélisées est de 0,96. L'estimation des paramètres de

Von Bertalanffy donne des résultats différents de ceux établis lors d'une précédente étude ($H_{\infty} = 92,4$ mm et $k = 0,35$ an⁻¹ ; Lefort, 1994). Si la hauteur maximale asymptotique est assez proche ($H_{\infty} = 95,3$ mm dans notre étude), le taux de croissance est près de trois fois plus élevé ($k = 0,93$ an⁻¹).

3.2.5 - Nouvelle preuve de la périodicité de formation des stries

Nous avons vu précédemment que les prélèvements de calcite effectués sur la coquille étudiée n'ont pas pu être datés, les stries n'étant pas discernables sur toute la hauteur de la coquille. Elles sont toutefois parfaitement individualisées pour l'une des 10 saisons de croissance, à savoir l'automne 1998 (échantillons #36 à #69 ; Figure 53). Les prélèvements de calcite de cette saison ont donc été recalés les uns par rapports aux autres dans l'hypothèse d'un dépôt bi-journalier des stries de croissance (recalage relatif). La série temporelle obtenue a ensuite été recalée sur le profil de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ théorique de l'année 1998, de façon à maximiser le coefficient de détermination entre les deux profils (recalage absolu ; Figure 62). Ce recalage apporte deux informations principales. Premièrement, l'excellente adéquation entre les deux profils ($r^2 = 0,88$) indique que les prélèvements de calcite sont parfaitement recalés les uns par rapport aux autres, fournissant ainsi une preuve supplémentaire du rythme bi-journalier de formation des stries chez *C. radula*. Deuxièmement, le profil de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ mesuré couvre la période allant du 18/02/1998 au 07/08/1998. Ce résultat contraste avec celui de la Figure 58 montrant que la croissance coquillière s'est effectuée du 27/03/1998 au 12/07/1998.

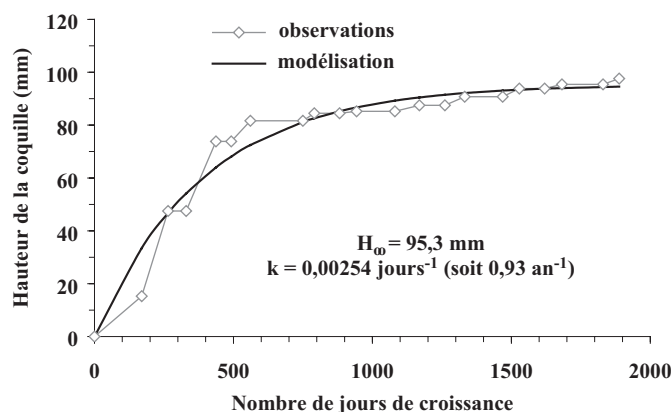


Figure 61 : Courbe de croissance du spécimen de *Comptopallium radula* étudié, établie à partir des données isotopiques collectées le long de l'axe de croissance maximal de sa coquille, après délimitation temporelle des périodes d'arrêts de croissance saisonniers. La courbe noire représente la modélisation de cette courbe de croissance par le modèle de Von Bertalanffy (1938).

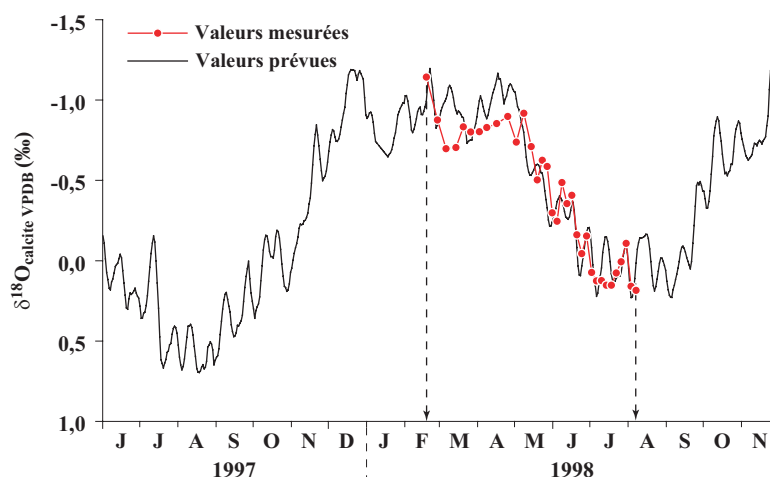


Figure 62 : Recalage du profil de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ du 1^{er} automne (en rouge) sur le profil de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ théorique (en noir), effectué dans l'hypothèse d'une formation bi-journalière des stries de *Comptopallium radula*. Les flèches délimitent temporellement la période de croissance automnale de l'année 1998 (18/02/1998 - 07/08/1998).

3.3 - Discussion

3.3.1 - Limites de l'approche modélisatrice

En dépit des très nombreuses informations qu'elle a permis d'obtenir sur la biologie et notamment la croissance coquillière de *C. radula*, l'approche modélisatrice utilisée dans cette étude requiert initialement que l'on admette plusieurs hypothèses dont la validité se doit d'être discutée.

Tout d'abord, la modélisation des profils saisonniers de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ part du principe que les variations saisonnières de la composition isotopique de la coquille ont une forme parfaitement sinusoïdale. Cette hypothèse repose sur le fait que le $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates biogéniques marins est essentiellement contrôlé par la température de l'eau dont les variations saisonnières, censées refléter les variations d'énergie solaire incidente, doivent être de forme sinusoïdale. S'il est indiscutable que les variations annuelles d'énergie solaire incidente ont bien une forme sinusoïdale, les lois de la mécanique céleste étant immuables, il n'en est pas exactement de même pour la température de l'eau. Cette dernière, bien que majoritairement contrôlée par le rayonnement solaire, dépend également de la circulation des masses d'eaux, du forçage éolien, et de manière plus générale des conditions météorologiques (cyclones, épisodes pluvieux, couverture nuageuse, ou *a contrario*, vagues de chaleur). D'autre part, la composition isotopique des carbonates biogéniques marins est également dépendante de la composition isotopique de l'eau de mer. Or les variations de ce paramètre sont essentiellement dépendantes des variations plus ou moins aléatoires de la climatologie (fractionnement isotopique lié aux processus d'évaporation/précipitation ; Craig & Gordon, 1965). Par conséquent, et parce que les variations

saisonniers de température et $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau ne sont pas parfaitement sinusoïdales, les variations saisonnières de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ ne le sont pas non plus (voir Figure 54). Cette approximation constitue donc une première source d'erreur dans la modélisation des profils saisonniers de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$.

Deuxièmement, les dates délimitant les arrêts de croissance ont été identifiées dans l'hypothèse d'un taux de croissance coquillière constant tout au long d'une saison donnée. Chez *C. radula*, ce taux montre en effet peu de variations saisonnières pour une année donnée (cf. Figure 48, page 140-141). Toutefois, de légères variations peuvent conduire à une estimation erronée de plusieurs jours des dates d'arrêt et de reprise de croissance.

Troisièmement, cette approche ne tient pas compte des arrêts de croissance qui peuvent survenir au milieu d'une saison de croissance donnée, alors même que les conditions environnementales, notamment thermiques, sont optimales (par exemple, arrêts de calcification épisodiques liés à des conditions de stress de type biotique ou bien au processus de reproduction). Il est évident que la présence de tels arrêts peut nuire à la précision de l'approche modélisatrice.

Enfin, la précision de cette méthode est grandement dépendante de la résolution spatiale, et donc temporelle, des prélèvements de calcite effectués sur la coquille. Cette précision est assez élevée la première année (71 prélèvements de calcite entre l'hiver 1997 et l'hiver 1998 ; Figure 53) mais décroît considérablement au cours des années suivantes du fait de la diminution ontogénique du taux de croissance coquillière (2 prélèvements effectués au cours du 3^{ème} printemps ; Figure 53). En conséquence, le nombre de jours de croissance que représente un échantillon de calcite augmente lui aussi rapidement avec l'âge de la coquille (quelques jours au cours de la première année de croissance contre plusieurs dizaines de jours par la suite). Les valeurs minimales et maximales de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ mesurées pour chaque saison après la première année de croissance ne sont donc que des valeurs fortement moyennées et ne correspondent vraisemblablement pas à celles réellement enregistrées dans la coquille de *C. radula*, d'où une erreur dans l'estimation des dates d'arrêt et de reprise de croissance.

Les résultats, et par conséquent les conclusions (voir sections suivantes), de cette étude sont basés sur un traitement purement mathématique des résultats d'analyses isotopiques. Après avoir passé en revue les différentes limites de cette méthode, il apparaît évident que tous ces résultats, aussi pertinents soient-ils, se doivent d'être considérés avec précaution. Enfin, une dernière question reste en suspens : les tendances observées sur le spécimen étudié dans cette étude sont-elles spécifiques à cet individu ou bien peuvent-elles être extrapolées à la population entière ? Nous considérerons en première approche que la coquille étudiée reflète les grandes tendances de la population dont elle est issue.

3.3.2 - Accroissement net annuel de la coquille

Lefort (1991, 1994) a montré, à l'aide de mesures bimestrielles d'individus marqués (baie de Dumbéa, 1989-1990), qu'une coquille de 70 mm était vraisemblablement âgée de 4 ans environ (cf. Figure 32, page 92). Nous suggérons ici, sous la réserve émise ci-dessus, que cette estimation du taux de croissance de *C. radula* est largement inférieure à la réalité, une telle coquille ayant en fait un peu plus de 1 an. De tels écarts dans ces estimations, notamment en ce qui concerne les paramètres de croissance de Von Bertalanffy (1938), ne semblent pas pouvoir être imputés uniquement à des variations temporelles (1989-1990 vs. 1997-1998) et/ou spatiales (baie de Dumbéa vs. baie de Sainte-Marie). En revanche, le facteur "stress" peut à nouveau être mis en cause. L'un des avantages de la méthode isotopique utilisée dans le cadre de notre étude est qu'aucun stress expérimental n'a été causé au spécimen étudié, ce qui n'est vraisemblablement pas le cas lors de l'étude de Lefort (1994). La mesure régulière d'individus marqués est en effet une méthode particulièrement stressante pour les spécimens étudiés (cf. 2^{ème} partie, section 3.4), bien que Lefort (1994) se soit efforcé de minimiser ce problème en espaçant les mesures. Ce constat ne fait donc que confirmer l'influence majeure des facteurs de stress, même minimes, liés aux conditions expérimentales sur la biologie des espèces considérées et renforce par là même notre conviction de la nécessité d'étudier la croissance d'invertébrés benthiques, et notamment des pectinidés (vraisemblablement plus fragiles que des mytilidés, des vénéruidés, ou des cardiidés), en travaillant dans les conditions les moins stressantes et les plus réalistes possible (par exemple, marquage calcéine).

3.3.3 - Dynamique temporelle des arrêts de croissance saisonniers

L'arrêt de l'été 1997-1998 se distingue des autres arrêts estivaux par sa durée relativement courte (65 jours) et par l'aspect différent de l'accident de croissance (bourrelet) qui lui est associé. Ce dernier a une largeur très faible comparée aux bourrelets associés aux arrêts ultérieurs. Ceci suggère que cet arrêt "atypique" est plus lié à un stress épisodique de type biotique (cf. 2^{ème} partie, section 4.4) qu'à un stress de type abiotique lié aux conditions environnementales. L'estimation de la longueur de cet arrêt peut également être discutée. En effet, le cycle de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ théorique en 1997-1998 a été particulièrement atypique, ne présentant pas de forme sinusoïdale bien marquée (Figure 54), d'où des difficultés pour le modéliser correctement. L'arrêt de croissance de l'hiver 1998, très court (55 jours), peut quant à lui être sérieusement mis en doute du fait de l'absence d'accident de croissance sur la coquille (Figure 53). Il se peut qu'il soit lié aux limites de la modélisation par sinusoïde du cycle 1997-1998. Les doutes émis quant à la longueur et l'existence de ces deux arrêts sont illustrés par le recalage absolu des prélèvements de calcite associés à la

croissance coquillière au cours de l'automne 1998. Les dates des minimums et maximums isotopiques calculées mathématiquement (27/03/1998 et 12/07/1998, respectivement ; Figure 58) ne correspondent pas à celles estimées à partir du recalage absolu des prélèvements de calcite (18/02/1998 et 07/08/1998, respectivement ; Figure 62). Ces dernières estimations sont en revanche très proches des dates des minimums et maximums théoriques de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ (21/02/1998 et 03/08/1998, respectivement ; Figure 58), indiquant que la croissance coquillière a été continue entre ces deux dates. Cet exemple illustre les limites de la méthode de modélisation utilisée dans le cadre de cette étude. Il permet également de conclure à une durée plus courte de l'arrêt de croissance de l'été 1997-1998, renforçant l'hypothèse d'un stress d'origine biotique, et de réfuter l'existence de l'arrêt de l'hiver 1998.

Les dates délimitant les arrêts de croissance ultérieurs étant assez variables d'une saison à l'autre (par exemple, la reprise de croissance automnale s'est effectuée 34 jours plus tôt en 2000 qu'en 1999 ; Figure 59), ce ne sont donc pas les variations de la photopériode seules qui en sont à l'origine. Le rôle prépondérant de la température sur le taux de croissance a été démontré pour de nombreuses espèces de mollusques (Henderson, 1929 ; Jones, 1981). La coquille de la majorité des espèces croît uniquement dans une gamme de températures relativement restreinte. Il en résulte des arrêts de croissance estivaux et/ou hivernaux dès lors que la température passe en-dessous ou au-dessus d'un seuil thermique critique (Jones & Quitmyer, 1996). Chez le spécimen de *C. radula* étudié, la gamme de températures vécue par la coquille est très différente d'une saison de croissance à l'autre, réfutant l'hypothèse d'un seuil thermique bien défini et constant en-deçà ou au-delà duquel la croissance coquillière ne peut plus avoir lieu. Il semble en revanche qu'au-delà de la première année de croissance, la coquille ne soit pas en mesure de s'accroître lorsque la température de l'eau sort de la gamme 21,0-27,5 °C, et que la croissance soit optimale entre 23,5 et 25 °C (Figure 60). Le même genre de contrôle thermique sur la distribution temporelle de la croissance coquillière a récemment été mis en évidence au moyen d'analyses isotopiques sur d'autres espèces de bivalves, notamment *Chione cortezi* dans le Golfe de Californie (Goodwin et al., 2001) ou encore *Phacosoma japonicum* au Japon (Schöne et al., 2003). Toutefois, dans le cas de *C. radula*, la température de l'eau ne contrôle probablement pas à elle seule le déclenchement des arrêts de croissance. L'influence d'une combinaison de la photopériode et de la température (photo-température) peut être envisagée, comme cela a été démontré chez *P. maximus* (Chauvaud, comm. pers.).

Quoi qu'il en soit, *C. radula* apparaît comme une espèce sensible aux basses températures. Les arrêts hivernaux sont probablement à mettre en relation avec un ralentissement du métabolisme, les bivalves étant des espèces poïkilothermes dont la température interne dépend de celle du milieu environnant. L'existence d'arrêts de croissance hivernaux a déjà été mise en

évidence chez *P. maximus* en rade de Brest (Chauvaud et al., 1998). En revanche, plusieurs espèces de pectinidés tropicaux, notamment *Mimachlamys gloriosa* (Lefort, 1994) et *Amusium balloti* (Heald & Caputi, 1981) ont une croissance coquillière continue tout au long de l'année. *C. radula* est également sensible aux conditions estivales. Ces arrêts peuvent être dus aux fortes températures, soit directement, soit par l'intermédiaire des phénomènes de sous-oxygénation qu'elles induisent (concentration en oxygène dissous parfois inférieure à 6 mg.L⁻¹ en été ; cf. Figure 20, page 64). Le taux métabolique des bivalves est généralement approximé par leur consommation en oxygène. Cette dernière est influencée par de nombreux facteurs, parmi lesquels la température, la masse tissulaire, la concentration ambiante en oxygène dissous, la concentration en nourriture, l'état reproducteur ou la condition physiologique (Bricelj & Shumway, 1991). L'influence de la concentration ambiante en oxygène dissous (généralement exprimée en terme de saturation en oxygène) sur le taux métabolique se fait ressentir de manière très différente selon les espèces de pectinidés. Brand & Roberts (1973) estiment que le seuil critique, en-dessous duquel la saturation en O₂ influe sur le taux métabolique de *P. maximus*, est de 48-56 %. Cette valeur passe à 20 % chez *Argopecten irradians* et *Pecten grandis* (van Dam, 1954), et n'est que de 60-70 % chez *Chlamys islandica* (Vahl, 1978). Au cours de notre suivi environnemental, la saturation ambiante en oxygène n'a jamais été inférieure à 85 %, excluant donc l'hypothèse d'une influence directe des phénomènes de sous-oxygénation sur le taux métabolique de *C. radula*. Ce facteur n'est donc probablement pas à lui seul à l'origine des arrêts de croissance. Il convient toutefois de noter que les mesures de concentration en oxygène dissous réalisées dans le cadre de cette étude ont été effectuées à 1 m au-dessus du fond. Or, *C. radula* est une espèce benthique vivant à l'interface eau-sédiment. La consommation d'oxygène par les communautés benthiques des fonds meubles du lagon de Nouvelle-Calédonie est importante en saison chaude (Clavier & Garrigue, 1999). Par conséquent, nous ne pouvons pas exclure l'occurrence d'épisodes estivaux d'hypoxie nocturne ([O₂] < 2 mg.L⁻¹ ; Dauer et al., 1992) à proximité immédiate du sédiment, influant sur le métabolisme de *C. radula*.

L'influence de la température sur la consommation en oxygène a été mise en évidence chez *Placopecten magellanicus* (McDonald & Thompson, 1986 ; Shumway et al., 1988). Plus la température est élevée et plus la consommation d'oxygène par les organismes est importante. Toutefois, cette influence varie considérablement entre les espèces de pectinidés et parfois même entre populations d'une même espèce (Bricelj & Shumway, 1991). La reproduction entraîne aussi une augmentation de la consommation en oxygène chez de nombreuses espèces de pectinidés, parmi lesquels *Argopecten irradians* (Bricelj et al., 1987), *Placopecten magellanicus* (Shumway et al., 1988), *Chlamys islandica* (Vahl, 1978) et *Chlamys varia* (Shafee, 1982). Bricelj et al. (1987) estiment à 50 % l'augmentation de la consommation d'oxygène liée à la gamétogénèse

chez *A. irradians*. Vahl & Sundet (1985) ont démontré que les individus matures de *C. islandica* ont un taux métabolique plus élevé pendant les périodes de différenciation gamétique que les individus immatures (à taille comparable). Enfin, la consommation en oxygène augmente avec la masse tissulaire M et donc avec la taille de l'individu (Bricelj & Shumway, 1991).

Etant données la taille importante atteinte par *C. radula* dès la 1^{ère} année et les fortes températures estivales ($> 27\text{ °C}$), il est probable que dès la 2^{ème} année la concentration ambiante en oxygène dissous pendant l'été ne suffise plus à assurer toutes les fonctions et que seules les plus importantes sont maintenues, notamment la reproduction dont le coût métabolique est relativement élevé, au détriment de la croissance coquillière. *C. radula* atteint en effet sa maturité sexuelle au cours de la 2^{ème} année (Lefort & Clavier, 1994) et la gamétogénèse est initiée dès le début de l'été (cf. Figure 29, page 83). L'existence d'arrêts de croissance estivaux pourrait donc faire partie de la stratégie adaptative de *C. radula* ayant pour objectif, après avoir assuré l'essentiel de la croissance coquillière au cours de la première année, d'assurer la pérennité de l'espèce via la reproduction.

3.4 - Conclusion

L'utilisation d'une méthode de modélisation sinusoïdale des profils saisonniers de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ d'une coquille de grande taille a permis d'enrichir nos connaissances sur la biologie de l'individu considéré, et de manière plus globale, de l'espèce *C. radula* (sous réserve que l'individu étudié soit représentatif de la population dont il est issu). L'avantage d'une telle approche sur les techniques sclérochronologiques "classiques" est qu'elle permet de séparer l'accroissement net saisonnier A en ses deux composantes de base, à savoir le taux T et la durée N de croissance. Ce distinguo peut, de surcroît, être effectué même si le pas de temps entre deux prélèvements successifs de calcite est inconnu, ce qui est le cas dans cette étude du fait de l'érosion des stries sur les parties les plus anciennes de la coquille et du fait de la difficulté de les observer individuellement dans les parties les plus récentes (resserrement des stries lié à la diminution ontogénique du taux de croissance). Enfin, ces différents paramètres de croissance peuvent être calculés pour chaque année et chaque saison de croissance, et ce tout au long de la vie de l'individu analysé. Notons par ailleurs que cette étude a apporté une preuve supplémentaire de la périodicité bi-journalière de formation des stries chez *C. radula*.

En se fiant aux résultats de cette étude, la longueur totale moyenne des arrêts de croissance est, après la première année de croissance, de près de 245 jours par an. En d'autres termes, la coquille de *C. radula* ne grandit en moyenne qu'un tiers de l'année. Dans le cadre d'une utilisation de la coquille de cette espèce comme sentinelle du milieu environnant, il convient donc de

focaliser les analyses, notamment géochimiques, sur la toute première année de croissance ($H < 70$ mm), et ce pour deux raisons principales :

- il s'agit de l'année au cours de laquelle l'accroissement net de la coquille est le plus important (≈ 60 mm), ce qui offre une plus grande surface de coquille analysable ;
- et c'est la seule année au cours de laquelle la croissance coquillière semble continue (en l'absence d'épisodes de stress de type biotique), et donc la seule qui permette de disposer d'un enregistrement calcitique complet des conditions environnementales.

4 - ÉTUDE DU $\delta^{13}\text{C}$ DANS LA COQUILLE DE *COMPTOPALLIUM RADULA* : QUEL POTENTIEL EN TERME DE PROXY PALÉOCÉANOGRAPHIQUE ?

4.1 - Introduction

Depuis les travaux pionniers d'Harold Urey (Urey, 1947 ; Urey et al., 1951) et de Samuel Epstein (Epstein et al., 1953), de nombreuses études ont utilisé la composition isotopique des carbonates biogéniques, essentiellement en milieu marin, dans le cadre de reconstitutions paléoclimatiques et paléoenvironnementales. Le rapport des isotopes stables de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) dans ces carbonates est contrôlé majoritairement par la température et la composition isotopique de l'eau (cf. section 2 de ce chapitre). L'influence mineure de la biologie de l'espèce considérée sur ce signal isotopique en fait un proxy paléothermométrique de choix. L'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) est effectuée simultanément à celle des isotopes de l'oxygène. Mais contrairement au $\delta^{18}\text{O}$, les facteurs contrôlant le $\delta^{13}\text{C}$ des carbonates biogéniques sont beaucoup plus complexes, moins bien compris et surtout plus difficiles à appréhender (Romanek et al., 1987).

Certains auteurs suggèrent que les variations du $\delta^{13}\text{C}$ de ces carbonates sont très majoritairement contrôlées par celles du $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous (Mook & Vogel, 1968 ; Fritz & Poplawski, 1974 ; Donner & Nord, 1986), elles-mêmes sous le contrôle de plusieurs facteurs, parmi lesquels la productivité du milieu (Hellings et al., 2001). Si les variations du $\delta^{13}\text{C}$ des carbonates biogéniques, et notamment des coquilles de bivalves, peuvent être mises en relation avec celles du $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous (CID), alors l'analyse de coquilles fossiles doit permettre de disposer d'informations précieuses sur les variations passées du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ et de là, sur la paléoprodutivité des milieux (Dettman et al., 1999). A l'inverse, d'autres études démontrent qu'une large part du carbone requis pour la calcification est issue du métabolisme de l'organisme considéré, perturbant ainsi le décryptage du signal de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ (Borchardt, 1985 ; Tanaka et al., 1986 ; Klein et al., 1996b ; Vander Putten et al., 2000). Ces effets métaboliques résultent notamment du changement de la signature isotopique du $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique

dissous dans le fluide servant à la sécrétion de la coquille (fluide extrapalléal chez les mollusques), en relation avec l'activité respiratoire et, dans le cas des organismes symbiotiques comme les coraux hermatypiques, avec l'activité photosynthétique (Swart, 1983 ; McConnaughey, 1989). Ces facteurs environnementaux et biologiques sont souvent très difficiles à séparer.

En complément de l'analyse du $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ dans la coquille de plusieurs spécimens de *Comptopallium radula*, ce chapitre présente les résultats des analyses du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ de ces mêmes coquilles avec pour objectifs : (1) d'appréhender les mécanismes contrôlant ses variations à la fois saisonnières et ontogéniques, et (2) d'évaluer le potentiel de cet outil isotopique comme proxy de la productivité des eaux côtières.

4.2 - Matériel et méthodes

4.2.1 - Echantillonnage, préparation et analyse des coquilles

Sept coquilles, déjà analysées pour leur composition isotopique en oxygène, ont été utilisées dans le cadre de cette étude :

- les 6 coquilles juvéniles pêchées vivantes dans la baie de Sainte-Marie (individus SM1, SM2, et SM3) et dans la baie de Koutio (individus BK1, BK2, et BK3), et analysées dans le cadre de la calibration de l'équation de paléotempérature (cf. section 2 de ce chapitre) ;
- et la coquille adulte (H = 97,6 mm), pêchée vivante le 28/11/2002 sur le site de la baie de Sainte-Marie, et analysée dans le cadre de l'utilisation du profil ontogénique de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ pour la délimitation temporelle des périodes d'arrêt de croissance (cf. section 3 de ce chapitre).

La méthodologie utilisée pour la détermination des valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ (préparation des coquilles, échantillonnage de la calcite, analyses en IR-MS, recalage temporel des prélèvements) a déjà été détaillée dans ce manuscrit (cf. section 2.3.2 de ce chapitre). Il s'agit en effet de la même méthode que celle utilisée pour la détermination des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$, les rapports isotopiques du carbone et de l'oxygène étant déterminés simultanément sur les spectromètres de masse de rapports isotopiques. Le lecteur se référera donc aux sections précitées pour de plus amples informations.

La précision des analyses de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ effectuées ces coquilles a été estimée à partir des analyses des standards NBS-19 (25 échantillons) et SLS-1 (15 échantillons). Cette précision analytique (1σ) est de 0,029 ‰ pour le standard NBS-19 et de 0,035 ‰ pour le standard SLS-1.

4.2.2 - Analyse de la composition isotopique du carbone inorganique dissous

Les prélèvements d'eau de mer pour l'analyse de la composition isotopique du CID ont débuté le 11/09/2002. Pour des raisons logistiques, ils n'ont été effectués que sur le site de la baie de Sainte-Marie. Le prélèvement est réalisé à l'aide d'une bouteille Niskin de 5 L à 1 m au-dessus du fond. Les échantillons sont recueillis dans des flacons en verre Pyrex à col rodé étroit de 100 mL (préalablement lavés pendant une nuit dans un bain d'HCl à 10 %, puis grillés pendant 4 h à 450 °C). Pour effectuer le prélèvement, un tuyau souple est connecté au robinet de la Niskin. Ce tuyau doit plonger dans le fond du flacon afin de minimiser le contact entre l'échantillon et l'atmosphère. Le flacon est rempli à faible débit. L'eau doit déborder pendant une dizaine de secondes, puis le prélèvement est empoisonné avec 20 µL d'une solution de chlorure mercurique saturée (HgCl₂) afin de stopper toute activité biologique pouvant entraîner la transformation du CID en carbone organique particulaire (COP) et du COP en CO₂ (DOE, 1994). Avant de fermer le flacon, son bouchon est enduit de graisse silicone pour assurer l'étanchéité du rodage. Le flacon est ensuite conservé à l'obscurité dans une pièce climatisée (20 °C).

L'analyse des 52 échantillons (en triplicat) a été réalisée au Laboratoire Iso-Analytical (Sandbach, Royaume-Uni). La méthode utilisée consiste en une acidification de l'échantillon par de l'acide phosphorique H₃PO₄ et une analyse du CO₂ libéré sur un CF-IRMS couplé à une colonne de chromatographie gazeuse (Continuous Flow Isotope Ratio Mass Spectrometer 20-20/ANCA-G, Europa Scientific). Un aliquot de 1,5 mL de l'échantillon d'eau est introduit dans un tube en verre hermétiquement fermé à l'aide d'un bouchon en caoutchouc (septum). Le volume d'air présent au sommet du tube est remplacé par de l'hélium, circulant dans le système en flux continu. Environ 0,1 mL H₃PO₄ est ensuite ajouté dans le tube via une seringue au travers du septum, transformant ainsi le CID en CO₂. Le flux d'hélium permet ensuite d'entraîner le CO₂ vers la colonne de chromatographie gazeuse (70 °C) qui assure sa purification. Il est ensuite transféré vers la source du spectromètre de masse isotopique où il est ionisé positivement. Puis le CO₂⁺ est extrait de la source sous l'influence d'un champ magnétique et les différents isotopomères composant le faisceau d'ions sont séparés selon leur masse ($m/z = 44, 45$ et 46). L'analyse des isotopomères de masse 46 permet de corriger la contribution du ¹⁷O à la masse 45. La précision analytique est estimée à l'aide d'un CO₂ de référence (standard IA-CO2-3, analysé tous les 3 échantillons, soit 16 valeurs au total) de composition isotopique connue, développé au laboratoire Iso-Analytical et calibré sur le standard isotopique de référence NBS-19 (IAEA, Vienne). La précision (1σ) est de 0,062 ‰.

4.3 - Résultats

4.3.1 - $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ sur le site de la baie de Sainte-Marie s'échelonnent de -1,86 à 0,08 ‰ VPDB (moyenne = -0,58 ‰ ; Figure 63.A). Elles présentent un cycle saisonnier bien marqué avec des valeurs plus faibles au cours de la saison chaude, et plus élevées en hiver. Ce cycle saisonnier se superpose aux variations saisonnières de température ($r^2 = 0,47$; $p < 0,01$; $n = 52$; Figure 63.A). Deux valeurs particulièrement faibles se détachent de ce profil de forme sinusoïdale. Elles correspondent aux échantillons prélevés le 03/01/2003 (-1,47 ‰) et le 07/05/2003 (-1,86 ‰). D'autre part, aucune relation significative ne peut être mise en évidence entre le profil de concentration en Chl *a* et le profil de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ ($r^2 < 0,01$; $p = 0,55$; $n = 52$; Figure 63.B).

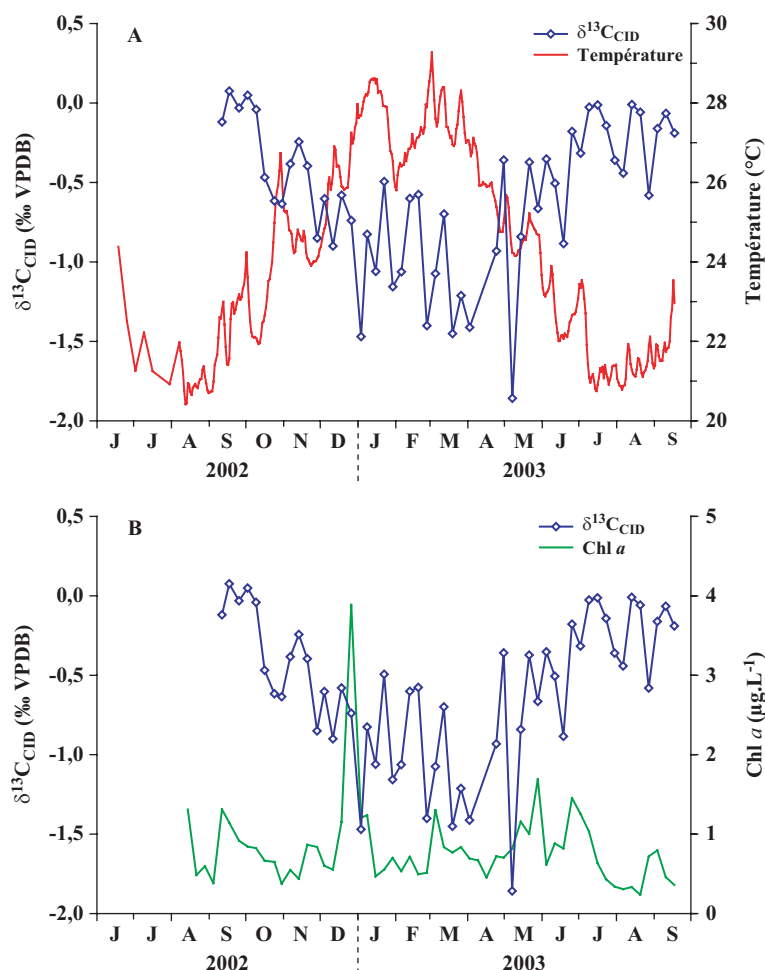


Figure 63 : A) Evolution temporelle de la composition isotopique du carbone inorganique dissous ($\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$) mesuré à 1 m au-dessus du fond sur le site de la baie de Sainte-Marie et de la température de l'eau. B) Evolution temporelle du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ et de la concentration en chlorophylle *a* sur le site de la baie de Sainte-Marie.

4.3.2 - $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des coquilles juvéniles de la baie de Sainte-Marie

Les variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des coquilles SM1, SM2 et SM3 sont présentées sur la Figure 64. Pour la coquille SM1, les valeurs s'échelonnent de 0,501 à 0,943 ‰. Elles diminuent progressivement avec le temps (relation linéaire négative : $r^2 = 0,42$; $p < 0,01$; pente = $-0,332 \text{ ‰.an}^{-1}$). Le profil de la coquille SM2 est très proche de celui de la coquille SM1 : les valeurs sont comprises entre 0,539 et 0,953 ‰, et décroissent elles aussi avec le temps (relation linéaire négative : $r^2 = 0,30$; $p < 0,01$; pente = $-0,184 \text{ ‰.an}^{-1}$). Le profil de la coquille SM3 est en revanche quelque peu différent. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ sont légèrement plus faibles que pour les deux autres coquilles, variant de 0,291 à 0,798 ‰. Une faible décroissance temporelle du signal isotopique est également observée (relation linéaire négative : $r^2 = 0,13$; $p = 0,02$; pente = $-0,167 \text{ ‰.an}^{-1}$). D'autre part, une importante chute du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$, synchrone pour les 3 coquilles, est observée aux alentours du 17/03/2003, c'est-à-dire quelques jours après le passage du cyclone Erica (passage sur Nouméa le 14/03/2003 cf. 1^{ère} partie, chapitre 2, section 3.1).

Afin de déceler l'existence d'une éventuelle relation entre $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ et $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$, une interpolation linéaire a été effectuée sur les données de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ afin de disposer d'une valeur de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ pour chaque mesure de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$. Une relation linéaire positive faible, mais significative, est observée entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ et le $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ de la coquille SM1 ($r^2 = 0,24$; $p < 0,01$; $n = 38$) et de la coquille SM2 ($r^2 = 0,18$; $p = 0,02$; $n = 34$). En revanche, aucune relation ne peut être mise en évidence pour la coquille SM3 ($r^2 < 0,01$; $p = 0,54$; $n = 40$; Figure 65).

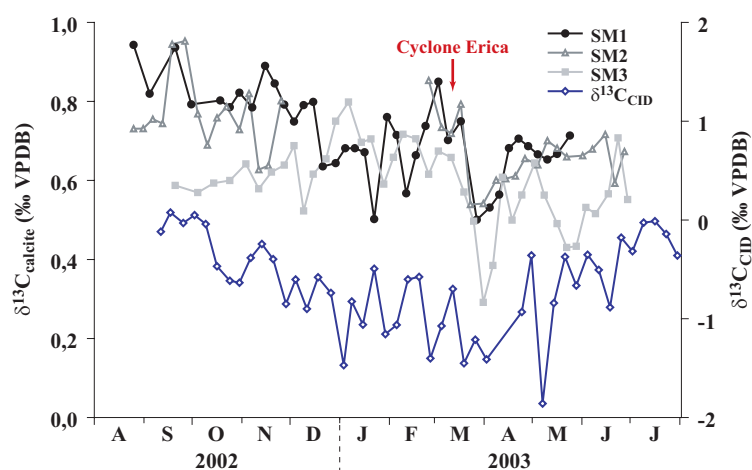


Figure 64 : Variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des 3 individus juvéniles (SM1, SM2, et SM3) pêchés en baie de Sainte-Marie. Sont également représentés l'évolution temporelle du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ ainsi que le passage du cyclone Erica sur la zone d'étude.

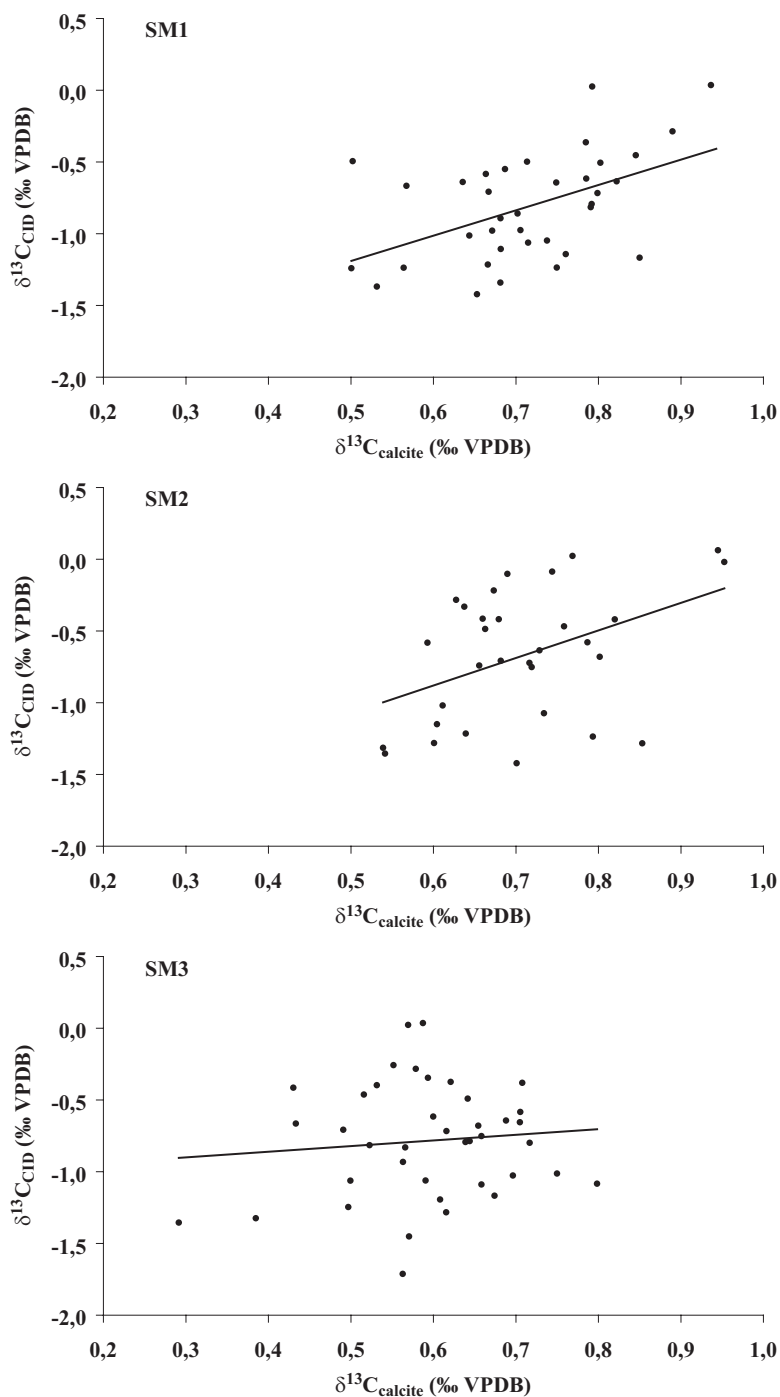


Figure 65 : Relation entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ de l'eau du site de la baie de Sainte-Marie (valeurs interpolées) et les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcaire}}$ des 3 coquilles juvéniles SM1, SM2, et SM3.

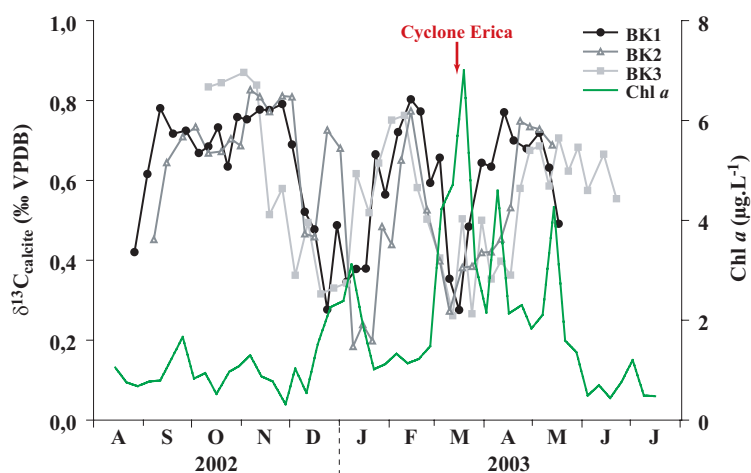


Figure 66 : Variations du $\delta^{13}C_{\text{calcite}}$ des 3 individus juvéniles (BK1, BK2, et BK3) pêchés en baie de Koutio. Sont également représentés l'évolution temporelle de la concentration en chlorophylle *a* ainsi que le passage du cyclone Erica sur la zone d'étude.

4.3.3 - $\delta^{13}C_{\text{calcite}}$ des coquilles juvéniles de la baie de Koutio

Les valeurs du $\delta^{13}C_{\text{calcite}}$ des coquilles BK1, BK2 et BK3 (Figure 66) varient de 0,185 à 0,870 ‰. Cette gamme de variation est proche de celle mesurée sur les coquilles de la baie de Sainte-Marie. Les trois profils présentent une très forte similarité et sont caractérisés par deux diminutions importantes du $\delta^{13}C_{\text{calcite}}$: la première se produit de début décembre 2002 à fin janvier 2003 et la seconde de fin février 2003 à mi-avril 2003. Ces deux chutes sont synchrones à des concentrations assez élevées en Chl *a*. D'autre part, les valeurs de $\delta^{13}C_{\text{calcite}}$ des coquilles BK1 et BK2 sont relativement faibles en août et septembre 2002. Aucune valeur de concentration en Chl *a* n'est disponible pour le début du mois d'août 2002, les filtrations n'ayant débuté que le 14/08/2002. Toutefois, les valeurs de fluorescence mesurées par la CTD le 07/08/2002 indiquent que la concentration en Chl *a* devait alors être relativement élevée (voir l'annexe 5). Enfin, contrairement aux coquilles de la baie de Sainte-Marie, aucune décroissance significative des profils de $\delta^{13}C_{\text{calcite}}$ ne peut être mise en évidence ($p > 0,05$ dans tous les cas).

4.3.4 - Variations ontogéniques du $\delta^{13}C_{\text{calcite}}$

Le profil ontogénique de $\delta^{13}C_{\text{calcite}}$ du spécimen adulte est présenté sur la Figure 67, superposé au profil ontogénique de $\delta^{18}O_{\text{calcite}}$. Il peut être découpé en trois périodes bien distinctes. On observe tout d'abord une très forte chute du $\delta^{13}C_{\text{calcite}}$ entre l'umbo et une hauteur de 12 mm (chute de 2,214 à 0,822 ‰). Puis le $\delta^{13}C_{\text{calcite}}$ varie peu entre 12 et 80 mm (gamme de variation : 0,716 à 1,255 ‰). Enfin, le profil présente une décroissance très nette après 80 mm, avec des variations en "dents de scie".

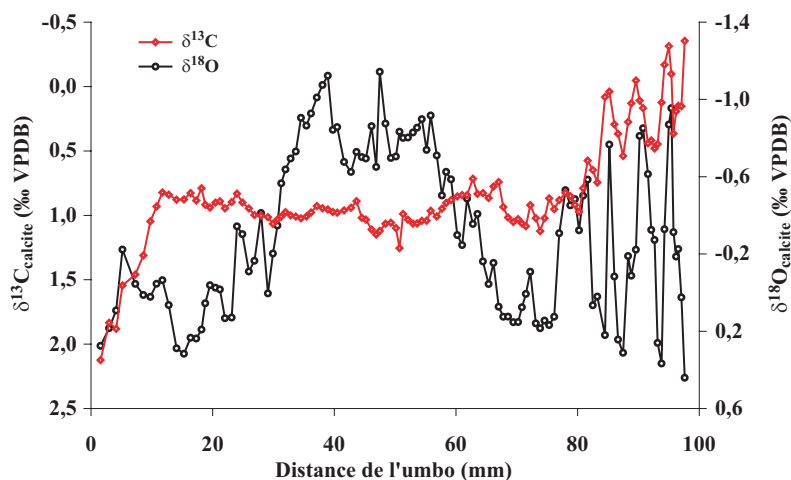


Figure 67 : Evolution des valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ (exprimées en ‰ sur l'échelle VPDB inversée) le long de l'axe de croissance maximal d'une coquille adulte de grande taille ($H = 97,6$ mm) pêchée vivante le 28/11/2002 sur le site de la baie de Sainte-Marie. Sont également représentées les variations ontogéniques du $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ de cette coquille.

Si l'on interprète ces résultats sur une échelle temporelle et non plus spatiale, en tenant compte des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ minimales et maximales qui permettent de délimiter les différentes années de croissance (cf. section 3 de ce chapitre), ce profil ontogénique de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ apporte d'autres informations intéressantes. Il apparaît notamment qu'à partir de la deuxième année de croissance, les minimums annuels de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ sont situés spatialement sur la coquille, et donc temporellement, en phase (voire un peu avant) avec les minimums annuels de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$, c'est-à-dire avec les maximums thermiques annuels. D'autre part, une décroissance régulière des maximums et minimums annuels de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ est observée à partir de la deuxième année de croissance. Cette diminution est de $-0,236 \text{ ‰.an}^{-1}$ pour les valeurs maximales et de $-0,227 \text{ ‰.an}^{-1}$ pour les valeurs minimales (Figure 68).

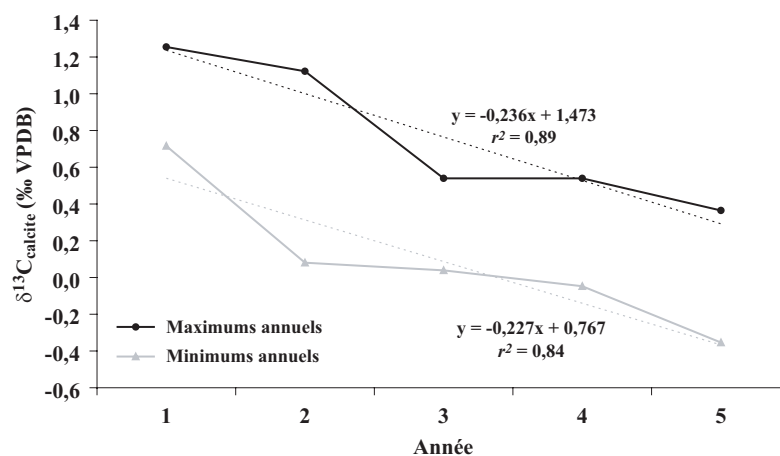


Figure 68 : Variations ontogéniques des maximums et minimums annuels de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ du spécimen adulte de *Comptopallium radula*.

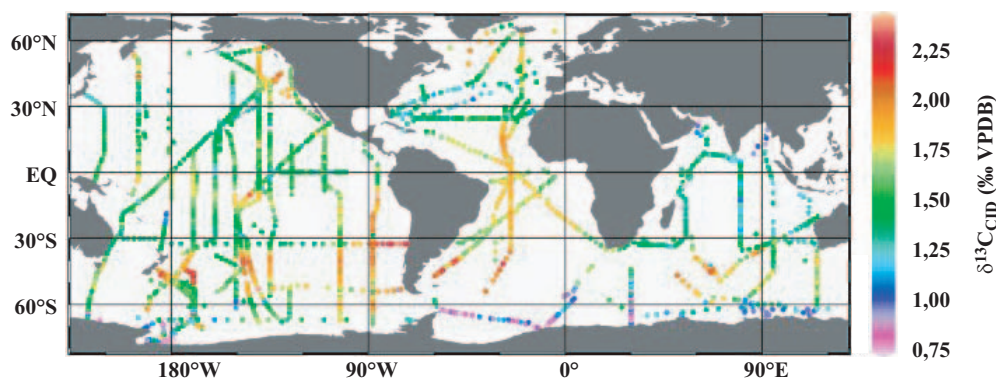


Figure 69 : Valeur du $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous dans la couche superficielle des océans (d'après Quay & McNichol, 2000).

4.4 - Discussion

4.4.1 - Variations de la composition isotopique du CID

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ sont relativement faibles par rapport à celles attendues pour des échantillons d'eau de mer. D'après Zeebe & Wolf-Gladrow (2001), la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous total en milieu océanique varie de 0 à 2 ‰. La compilation des valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ mesurées dans la couche supérieure des océans, réalisée par Quay & McNichol (2000), indique que ces valeurs varient de 0,75 à 2,25 ‰ (Figure 69). Dans l'Océan Pacifique Sud (entre 15 et 20°S), ces valeurs s'échelonnent de 1,5 à 1,9 ‰ (mesures effectuées en 1989-1990 ; Quay et al., 1992). Enfin, Böhm et al. (1996) ont estimé à partir de démosponges que la valeur de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ était de 1,9 ‰ à Touho (côte nord-est de Nouvelle-Calédonie).

Deux hypothèses peuvent être formulées pour expliquer ces différences. La première serait liée à un problème lors de la phase d'échantillonnage. L'empoisonnement au chlorure mercurique est effectué pour stopper toute activité biologique dans le flacon. En cas d'empoisonnement insuffisant, la transformation du CID en COP (photosynthèse) ou du COP en CO_2 (respiration) peut s'opérer et conduire à des changements de la composition isotopique du CID du flacon. Il est généralement recommandé d'injecter une quantité de HgCl_2 (solution saturée) correspondant à 0,02 % du volume du flacon à empoisonner (DOE, 1994). Le volume de 20 μL injecté dans nos flacons de 100 mL respecte ces recommandations. L'hypothèse d'un empoisonnement insuffisant est donc à écarter et ne peut expliquer les valeurs faibles de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ dans nos flacons. Il se peut également que le flaconnage des échantillons ait été mal effectué, avec entre autre l'introduction de quelques bulles d'air (CO_2 atmosphérique) lors du transfert de l'eau entre la Niskin et le flacon. Cela aurait pu faire diminuer le $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ des flacons car la valeur du $\delta^{13}\text{C}$ du CO_2 atmosphérique est plus faible que celui du CID des océans (Zeebe & Wolf-Gladrow 2001). Cependant toutes les précautions ont été prises à ce niveau, notamment par l'utilisation d'un tuyau plongeant au fond du

flacon. Enfin, les flacons ont été stockés à l'obscurité dans une pièce climatisée ($\sim 20\text{ }^{\circ}\text{C}$) jusqu'à leur analyse. Or, il est recommandé de les conserver au frais et à l'obscurité (DOE, 1994). Il est toutefois peu probable que le non-respect de ces recommandations d'ordre thermique puisse avoir contribué à modifier le $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ dans nos flacons. En effet, lors de son étude sur l'origine et les transferts de matière organique particulaire en baie de Seine et en rade de Brest, Savoye (2001) a conservé ses échantillons à température ambiante sans que cela ne conduise à des résultats aberrants. Pour conclure, il est probable qu'aucun problème d'échantillonnage n'ait pu modifier la composition isotopique du CID dans nos flacons.

La deuxième hypothèse est liée à la nature des fonds du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Les fonds meubles de cet écosystème sont en effet d'importants sites de production (production benthique P_b) et de dégradation (respiration benthique R_b) de matière organique (Clavier & Garrigue, 1999). Toutefois, le rapport P_b/R_b est différent d'un type de fond à l'autre. S'il est très proche de 1 sur les fonds de sables gris de milieu de lagon et de sables blancs d'arrière récif, il est en revanche beaucoup plus faible (0,07 à 0,72 ; moyenne = 0,39) sur les fonds envasés situés près de la côte (plus de 15 % de vase ; Chardy et al., 1988). Les fonds qui caractérisent le site d'étude de la baie de Sainte-Marie sont donc largement hétérotrophes : ils relarguent plus de CO_2 qu'ils n'en assimilent par la photosynthèse des organismes microphytobenthiques. La signature isotopique de ce CO_2 relargué reflète celle de la matière organique en décomposition. Cette dernière est généralement fortement appauvrie en ^{13}C , du fait du fractionnement isotopique très important qui se produit lors de la photosynthèse (Zeebe & Wolf-Gladrow, 2001). Ces flux importants de CO_2 issus du sédiment, et possédant une signature isotopique très faible, pourraient être à l'origine des valeurs relativement faibles du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ mesuré à 1 m au-dessus du fond.

Le second point frappant de ce profil de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ est que ses variations saisonnières suivent celles de la température de l'eau de fond, ou bien d'un processus covariant avec la température. Les variations de la composition isotopique du CID des eaux côtières sont généralement expliquées par l'action combinée de la photosynthèse, de la respiration, des apports fluviaux et de la diffusion des gaz (Hellings et al., 2001).

Les tissus végétaux sont appauvris en ^{13}C par rapport à la source de carbone inorganique utilisée pour la photosynthèse car il existe une discrimination négative vis-à-vis de l'isotope lourd lors de processus physiques (entrée dans la cellule photosynthétique) et enzymatiques (fixation du carbone). Le plus souvent, l'entrée du carbone inorganique à l'intérieur de la cellule photosynthétique s'opère par diffusion. Or, les isotopes légers diffusent plus rapidement au travers de la paroi cellulaire (fractionnement cinétique) et le CO_2 intracellulaire est par conséquent légèrement appauvri en ^{13}C par rapport à la source de carbone inorganique utilisée (appauvrissement $\approx 4\text{ }‰$; Lajtha & Marshall, 1994). L'étape de fixation photosynthétique du

carbone inorganique entraîne, elle aussi, un fractionnement isotopique. L'importance de ce fractionnement supplémentaire dépend de la voie enzymatique utilisée par les végétaux pour la catalyse de la première étape de la fixation de CO₂ (Michener & Schell, 1994). D'après ces auteurs, le fractionnement est de l'ordre de -23 à -41 ‰ pour les plantes à métabolisme C₃ (utilisation de l'enzyme ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase) et de l'ordre de -0,5 à -3,6 ‰ pour les plantes à métabolisme C₄ (utilisation de l'enzyme phosphoénolpyruvate carboxylase). Les espèces phytoplanctoniques adoptent pour leur part un métabolisme de type C₃ : le δ¹³C de leurs tissus est donc très faible, avec des valeurs généralement comprises entre -32 et -22 ‰ (Zeebe & Wolf-Gladrow, 2001). L'incorporation préférentielle de ¹²C au cours de la photosynthèse a donc pour conséquence directe l'augmentation du δ¹³C_{CID} de l'eau. La contribution du CID dérivé de la respiration (essentiellement liée à la décomposition de la matière organique, d'origine auto- ou allochtone) peut quant à elle entraîner une forte diminution du δ¹³C_{CID} (Keeley & Sandquist, 1992). La matière organique particulaire qui atteint le sédiment est en effet particulièrement enrichie en ¹²C, et son oxydation provoque donc un fort appauvrissement en ¹³C du CID à l'interface eau-sédiment (Keller et al., 2002). Enfin, le CID des rivières possède une signature très appauvrie en ¹³C (Hellings et al., 2001 ; Savoye, 2001). Le site de la baie de Sainte-Marie étant relativement éloigné de tout estuaire, le δ¹³C_{CID} y est donc probablement contrôlé majoritairement par deux phénomènes aux effets antagonistes, à savoir l'incorporation photosynthétique et le relargage respiratoire de CID (Quay et al., 1986). Des valeurs anormalement faibles ou élevées de δ¹³C_{CID} résulteraient ainsi d'une dominance des processus hétérotrophiques ou autotrophiques, respectivement (Coffin et al., 1994).

Le cycle saisonnier bien marqué du δ¹³C_{CID} sur le site de la baie de Sainte-Marie vient corroborer l'hypothèse relative au rôle joué par la respiration benthique sur les valeurs faibles de δ¹³C_{CID} mesurées à 1 m au-dessus du fond. La respiration des fonds meubles du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie suit un cycle saisonnier reflétant les variations thermiques saisonnières (Clavier & Garrigue, 1999), du fait de l'augmentation du métabolisme bactérien conduisant à une dégradation plus intense de matière organique. Toutefois, l'importance de la respiration benthique est également liée à la quantité de matière organique particulaire arrivant à l'interface eau-sédiment, plus importante en saison chaude (précipitations plus importantes ; cf. Figure 18, page 63) qu'en période hivernale (Figure 3b *in* Clavier et al., 1995). La quantité de CO₂ fortement appauvri en ¹³C relargué depuis le sédiment est donc plus importante en été qu'en hiver, conduisant ainsi à un appauvrissement plus important du δ¹³C_{CID} de l'eau pendant la saison chaude. L'influence de la production primaire pélagique sur le δ¹³C_{CID} de l'eau de fond semble quant à elle négligeable. L'absence d'augmentation soudaine du δ¹³C_{CID} lors du bloom du

26/12/2002 en est l'illustration la plus marquante. En revanche, une chute brutale du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ est observée une semaine après ce bloom (-1,47 ‰ le 03/01/2003). Cette diminution est très probablement à mettre en relation avec l'apport important de matière organique à l'interface eau-sédiment, consécutif à la sédimentation de ce bloom. Ce n'est en revanche vraisemblablement pas le cas pour la forte chute du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ observée le 07/05/2003. Cette dernière n'est en effet synchrone ni à un apport important de matière particulaire, ni à une forte augmentation de la température. En revanche, elle est synchrone à une forte diminution de la salinité dans l'eau de fond, expliquée par la présence probable d'une résurgence d'eau douce à proximité du site (cf. 1^{ère} partie, chapitre 2, section 3.2.1). Cette résurgence, d'origine terrigène, aurait une signature isotopique plus faible que l'eau de mer.

Pour conclure, il semble donc que les variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ de l'eau sur le site de la baie de Sainte-Marie soient essentiellement contrôlées par la respiration benthique : les faibles valeurs et le cycle saisonnier bien marqué de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ sont vraisemblablement liés à la forte hétérotrophie des fonds qui caractérisent ce site d'étude.

4.4.2 - Comparaison $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ - $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$

Il est généralement admis qu'il existe deux sources potentielles pour le carbone incorporé dans la coquille des mollusques : le CO_2 respiré par l'organisme et le CID de l'eau (Tanaka et al., 1986). Trois situations peuvent donc être envisagées quant à la calcification de la coquille de *C. radula* :

- tout le carbone nécessaire à la calcification provient du CO_2 d'origine métabolique ;
- tout le carbone nécessaire à la calcification provient du CID de l'eau ;
- ces deux sources de carbone sont impliquées.

Si tout le carbone utilisé pour la formation de la coquille provenait du métabolisme de l'organisme, alors les signatures isotopiques de la calcite et du CO_2 métabolique devraient être très proches. La valeur du $\delta^{13}\text{C}$ du CO_2 respiré par un organisme est difficile à estimer. Toutefois, Tanaka et al. (1986) suggère que la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ de ses tissus mous en est une bonne approximation. Chez *Pecten maximus*, cette valeur varie de -15,3 à -20,3 ‰ selon l'organe considéré (Lorrain, 2002). Elle est de -17,9 ‰ chez *Aequipecten opercularis* (Hickson et al., 1999). Ces très faibles valeurs reflètent la composition isotopique de la nourriture de ces organismes filtreurs (matière organique particulaire très appauvrie en ^{13}C ; cf. section 4.4.1 de ce chapitre). Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ de *C. radula* est largement supérieur à ces valeurs : il est donc improbable que le CO_2 métabolique soit la seule source de carbone utilisée pour la calcification.

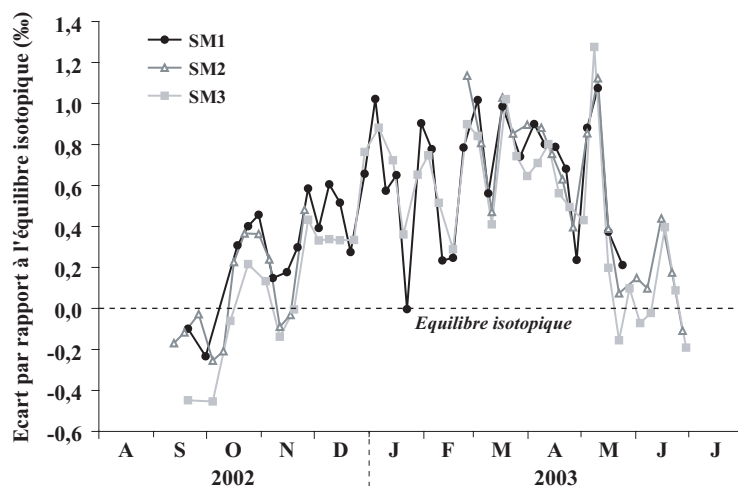


Figure 70 : Evolution temporelle, pour chacune des 3 coquilles juvéniles de la baie de Sainte-Marie, de l'écart entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ mesuré et le $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ théorique (calculé dans l'hypothèse d'une précipitation de la calcite à l'équilibre isotopique, et avec pour seule source de carbone le CID de l'eau).

Le deuxième cas envisageable est que tout le carbone requis pour la formation de la coquille provienne du CID de l'eau. Il est alors possible de prédire la composition isotopique théorique de la coquille. En effet, Romanek et al. (1992) ont montré, lors d'expériences de précipitation de calcite inorganique, que le facteur d'enrichissement $\varepsilon_{\text{calcite-HCO}_3^-}$ entre la calcite et les ions bicarbonates (qui représentent environ 91 % des formes dissoutes de carbone inorganique au pH de l'eau de mer (≈ 8); Zeebe & Wolf-Gladrow, 2001) était en moyenne de 1 ‰. Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des 3 coquilles de la baie de Sainte-Marie présente un enrichissement non négligeable en ^{13}C par rapport aux valeurs à l'équilibre (Figure 70). L'enrichissement moyen est de 0,53 ‰ pour la coquille SM1, de 0,38 ‰ pour SM2, et de 0,38 ‰ pour SM3 (moyenne générale : 0,43 ‰). L'écart entre $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ mesuré et prédit montre d'autre part un cycle saisonnier bien marqué, calqué sur les variations saisonnières de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ et de température, avec des valeurs plus élevées en été. En saison fraîche (de la mi-juin à la mi-octobre), les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ sont en revanche appauvries en ^{13}C par rapport à l'équilibre théorique (déplétion maximum = -0,45 ‰). Or, le facteur d'enrichissement $\varepsilon_{\text{calcite-HCO}_3^-}$ est indépendant de la température de l'eau (Romanek et al., 1992). Une autre source de carbone doit donc vraisemblablement être utilisée lors de la calcification de la coquille de *C. radula*.

Le troisième cas envisageable est un mélange entre les deux sources potentielles de carbone. Chez les mollusques bivalves, la contribution du CO_2 métabolique dans la calcification de la coquille varie grandement selon les espèces. Tanaka et al. (1986) ont établi une équation pour calculer le pourcentage M de calcite formée à partir du CO_2 d'origine métabolique :

$$M = 100 \times \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}} + \varepsilon_{\text{calcite-HCO}_3^-}}{\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{meta}} + \varepsilon_{\text{calcite-HCO}_3^-} - \varepsilon_{\text{calcite-CO}_2}}$$

où $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ et $\delta^{13}\text{C}_{\text{meta}}$ sont les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous dans l'eau, de la calcite, et du CO_2 dérivé du métabolisme de l'individu (exprimés en ‰ VPDB). $\varepsilon_{\text{calcite-HCO}_3^-}$ est le facteur de fractionnement entre la calcite et les ions bicarbonates (1 ‰ d'après Romanek et al., 1992) et $\varepsilon_{\text{calcite-CO}_2}$ est le facteur de fractionnement entre la calcite et le CO_2 aqueux ($\varepsilon_{\text{calcite-CO}_2} = 11,98 - 0,12 \times \text{T}^\circ\text{C}$; Romanek et al., 1992). D'après Tanaka et al. (1986), M est de 48-58 % chez *Mytilus edulis*, 35-45 % chez *Crassostrea virginica*, et 63 % chez *Mya arenaria* (Tanaka et al., 1986). Ces valeurs sont en revanche beaucoup plus faibles chez les pectinidés : 10-30 % chez *Pecten maximus* (Lorrain et al., 2004), 0,5-10,6 % chez *Argopecten purpuratus* (Thébault, 2001), et 5-20 % chez *Aequipecten opercularis* (Hickson, 1997). De plus, il convient de noter que cette équation conduit vraisemblablement à une surestimation des valeurs de M (McConnaughey et al., 1997). Il semble donc que seule une très faible proportion du carbone requis pour la calcification des coquilles de pectinidés vienne du CO_2 métabolique. D'autre part, du fait de sa faible contribution et de sa dilution dans l'eau, l'impact de la très faible signature isotopique du CO_2 métabolique sur la calcite est probablement encore plus réduit (McConnaughey, 2003). Si la calcification de la coquille de *C. radula* était effectuée à partir de ces deux sources de carbone, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des coquilles devraient être comprises entre celles du CO_2 métabolique et celles du $\delta^{13}\text{C}$ du CID. Or, elles sont supérieures à celles de ces deux pools de carbone inorganique, rendant le calcul de M impossible ($M < 0$). L'hypothèse d'un mélange entre ces deux sources de carbone ne peut donc pas non plus expliquer seule les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ mesurées.

Une dernière possibilité serait la contribution d'une troisième source de carbone inorganique, dont la signature isotopique serait plus élevée que celle des coquilles de *C. radula*. Or, il n'existe pas, à notre connaissance, de composé présentant une signature isotopique plus forte que celle du CID des océans. L'hypothèse la plus probable serait que les échantillons d'eau dans lesquels le $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ a été mesuré ne sont pas représentatifs de l'environnement proche de *C. radula* : en d'autres termes, la signature isotopique du CID à 1 m au-dessus du fond serait différente de celle du CID au niveau du sédiment situé sous les massifs coralliens où vit *C. radula*. Ces deux "réservoirs" de CID seraient de plus relativement isolés l'un de l'autre. Les structures coralliennes modifient en effet l'hydrodynamisme de la masse d'eau (Chamberlain &

Graus, 1975). Shashar et al. (1996) ont de plus montré qu'elles sont séparées de l'eau sus-jacente par différentes "couches limites". Ces dernières isoleraient des micro-habitats au sein des massifs coralliens, où les caractéristiques physico-chimiques de l'eau seraient différentes de celles du milieu extérieur. Il convient dès lors d'identifier l'origine des différences pouvant exister entre ces deux environnements.

Une première hypothèse serait relative à la dissolution des carbonates coralliens. Les coraux ont un squelette aragonitique et l'enrichissement entre l'aragonite et les ions bicarbonates est plus important (2,7 ‰ ; Romanek et al., 1992) que pour la calcite. Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{aragonite}}$ théorique (dans le cas d'une précipitation à l'équilibre isotopique avec l'eau de mer) des coraux est donc potentiellement plus élevé que celui de *C. radula*. D'après McConnaughey (1989), ces valeurs à l'équilibre sont comprises entre +1 et +3 ‰. Cependant, le carbone requis pour la calcification corallienne ne dérive pas uniquement du CID de l'eau de mer (Goreau, 1961). Deux sources de carbone inorganique peuvent être distinguées : le CID de l'eau de mer et le CO_2 produit par le métabolisme des coraux (Pearse, 1970). Cette dernière source serait majoritaire représentant jusqu'à 80 % des besoins en carbone (Erez, 1978). D'après Muscatine et al. (1989), le $\delta^{13}\text{C}$ du CO_2 respiré par les coraux est similaire à celui des tissus (estimation chez *Stylophora pistillata* = -12,5 ‰ ; Reynaud et al., 2002). Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{aragonite}}$ des coraux sous lesquels vit *C. radula* est donc appauvri en ^{13}C par rapport au CID de l'eau (-4,6 ‰ d'après Reynaud et al. (2002) chez *S. pistillata*). La diagenèse précoce des coraux vivants (jamais observée ; Gattuso et al., 1999) et la dissolution des débris coralliens ne peuvent donc pas expliquer les fortes signatures isotopiques de *C. radula*.

La deuxième hypothèse serait liée à la symbiose corail-zooxanthelles. Chez les coraux durs bâtisseurs de récif (coraux hermatypiques), l'endoderme des polypes renferme des algues unicellulaires, les zooxanthelles (dinoflagellés péridiniens du genre *Symbiodinium*). Dans cette symbiose, les métabolismes du corail et de l'algue interfèrent fortement ; photosynthèse, calcification et respiration peuvent avoir lieu simultanément. Toutefois, la photosynthèse est plus élevée que la respiration pendant la journée, ce qui conduit au bilan net de carbone suivant (Gattuso et al., 1999) : $\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2$. L'utilisation du CID pour la calcification s'accompagne d'une incorporation préférentielle de ^{13}C (facteur de fractionnement : +2,7 ‰ ; Romanek et al., 1992) qui a pour conséquence une diminution du $\delta^{13}\text{C}$ du CID de l'eau. A l'inverse, l'incorporation préférentielle de ^{12}C au cours de la photosynthèse (facteur de fractionnement : -23 à -41 ‰ ; Michener & Schell, 1994) conduit à une augmentation du $\delta^{13}\text{C}$ du CID de l'eau. La différence très importante entre ces facteurs de fractionnement conduirait, au final, à une augmentation du $\delta^{13}\text{C}$ du CID de l'eau sous les coraux au cours de la journée. La calcification de la coquille de *C. radula* est encore mal connue mais certains auteurs suggèrent que la formation des stries a lieu dans l'après-midi chez *Argopecten irradians* (Wrenn, 1972).

L'extrapolation de ces résultats à d'autres espèces de pectinidés reste hasardeuse car aucune autre étude ne s'est penchée sur ce processus. Toutefois, si *C. radula* forme également ses stries en cours de journée, alors le CID de l'eau utilisé pour la formation de la coquille aurait une signature isotopique plus enrichie en ^{13}C que l'eau environnant les structures coralliennes considérées.

Le schéma proposé ici apporte des éléments pour expliquer les fortes valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ par rapport à celles du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ de l'eau échantillonnée à 1 m au-dessus du fond. Il reste toutefois hypothétique, la calcification corallienne étant un processus encore relativement mal connu, notamment au niveau des relations entre calcification et photosynthèse (Gattuso et al., 1999). De plus, rien ne permet d'affirmer que le métabolisme des coraux (enrichissement du CID en ^{13}C) joue un rôle plus important que le métabolisme benthique (enrichissement du CID en ^{12}C) sur la composition isotopique du CID sous les structures coralliennes pendant la journée.

4.4.3 - $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des coquilles juvéniles de la baie de Sainte-Marie : application du modèle de Lorrain et al. (2004)

Les profils de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des coquilles de la baie de Sainte-Marie sont caractérisés d'une part par la décroissance du signal isotopique avec le temps, et d'autre part par une chute importante du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des 3 coquilles aux alentours du 17/03/2003. Une telle décroissance du signal isotopique a déjà été mise en évidence chez des juvéniles de *Pecten maximus* (Lorrain et al., 2004). Ces auteurs attribuent cette tendance à une augmentation de la part du CO_2 d'origine métabolique dans le processus de calcification. Leur interprétation est basée sur l'utilisation d'un indice dit de "disponibilité en carbone métabolique". Cette approche, particulièrement novatrice et intéressante, a été utilisée pour vérifier si leur hypothèse pouvait également expliquer la décroissance du signal isotopique de *C. radula*.

A partir de la hauteur des individus le jour de leur capture et connaissant les taux d'accroissement journaliers (mesure des distances inter-stries ; cf. section 2.3.2 de ce chapitre), il est possible de déterminer l'évolution journalière de la hauteur de chacune des 3 coquilles. Connaissant de plus la relation allométrique entre le poids frais des chairs et la hauteur de la coquille (cf. Figure 27, page 82), ainsi que le pourcentage d'eau moyen dans les tissus de *C. radula* (79,48 % ; Thébault, non publié), la masse sèche des tissus mous peut être calculée pour chacun des 3 individus étudiés et pour chaque jour de la saison de croissance. Ce paramètre permet ensuite de déterminer la quantité journalière d'oxygène VO_2 consommée par les coquilles, égale à la quantité de carbone respiré (quotient respiratoire = 1, c'est-à-dire qu'une mole d' O_2 consommé équivaut à une mole de CO_2 respiré). VO_2 augmente en effet avec le poids sec des tissus mous de l'individu (voir Bricelj & Shumway (1991) pour une revue des relations d'allométrie $\text{VO}_2 = a M^b$ chez plusieurs espèces de pectinidés).

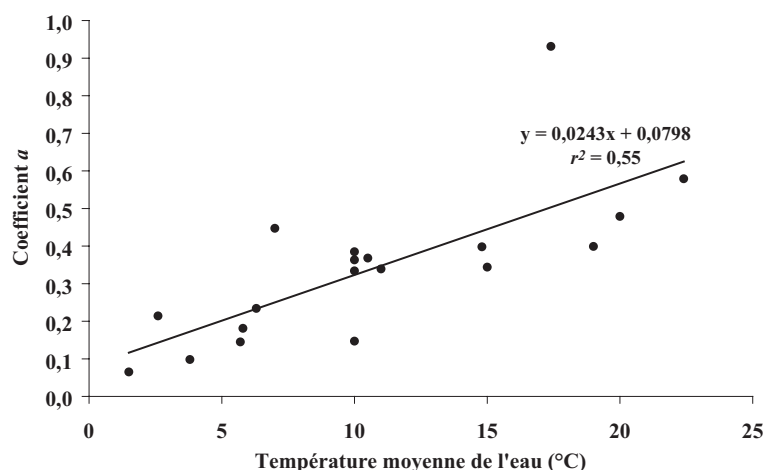


Figure 71 : Relation entre le coefficient a de la relation d'allométrie $VO_2 = a M^b$ (données in Bricelj & Shumway, 1991), et la température moyenne de l'eau de mer. Cette dernière étant de 25 °C dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, le coefficient a de l'équation reliant la consommation d'oxygène VO_2 de *Comptopallium radula* à la masse sèche M de ses tissus mous, est de l'ordre de 0,7.

Cette relation est inconnue chez *C. radula*. Toutefois, Bricelj & Shumway (1991) montrent que la valeur du coefficient b de cette relation varie peu d'une espèce de pectinidé à l'autre, avec une moyenne de 0,758, proche de la valeur de 0,75 estimée pour l'ensemble des poïkilothermes (Hemmingsen, 1960). Quant au coefficient a , il semble être dépendant de la température moyenne de l'eau (Figure 71). Cette dernière étant de l'ordre de 25 °C dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, nous avons pu déterminer que le coefficient a devait être proche de 0,7. Ainsi chez *C. radula* :

$$VO_2 = 0,7 \times M^{0,758}$$

où VO_2 est la quantité d'oxygène consommé en mL $O_2 \cdot h^{-1}$ et M est la masse sèche des tissus mous en g. VO_2 est ensuite convertie en $\mu\text{mol } O_2 \cdot j^{-1}$ (facteur de multiplication = $24 \times 44,66$).

La Figure 72.A retrace l'évolution saisonnière de la consommation journalière d'oxygène pour chacun des 3 individus étudiés. Puis, connaissant l'accroissement quotidien en hauteur des coquilles, il est possible de calculer l'évolution journalière du poids sec de chacune des 3 coquilles grâce à l'équation d'allométrie reliant leur hauteur à leur poids sec (cf. Figure 27, page 82). Ces valeurs permettent ensuite de calculer la quantité journalière de carbone précipité pour chaque individu (Figure 72.B), en supposant que la coquille est intégralement composée de calcite, ce qui n'est qu'une approximation (présence d'autres types de carbonates, d'une matrice organique, etc.). Le rapport entre ces deux paramètres, c'est-à-dire entre la quantité de carbone respiré et la quantité de carbone précipité, correspond à l'indice de disponibilité en carbone métabolique de Lorrain et

al. (2004). Ses variations sont présentées sur la Figure 72.C. Il ressort de ces résultats que cet indice n'augmente pas de manière significative au cours de la saison de croissance, excepté pour la coquille SM1. L'hypothèse de Lorrain et al. (2004) ne pourrait donc pas expliquer la décroissance progressive du signal de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ chez *C. radula*. Toutefois, la consommation en oxygène VO_2 des bivalves ne dépend pas uniquement de leur masse corporelle, mais est également influencée par la température, la concentration ambiante en oxygène dissous, la concentration en nourriture, l'état reproducteur ou la condition physiologique (Bricelj & Shumway, 1991). L'augmentation de la température de l'eau d'août 2002 à mars 2003 (période au cours de laquelle la décroissance du signal isotopique est la plus marquée) pourrait ainsi avoir provoqué une augmentation de la consommation en oxygène des 3 individus étudiés, contribuant ainsi à une augmentation de l'indice de disponibilité en carbone métabolique et à une incorporation plus importante de CO_2 d'origine métabolique ayant de faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$.

Il est également envisageable que la décroissance du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ soit liée au $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ de l'eau. Ce dernier n'ayant probablement pas été mesuré au bon endroit, ses variations saisonnières restent inconnues. Toutefois, il est probable que la tendance observée sur le profil de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ mesuré à 1 m au-dessus du fond (variations saisonnières calquées sur la courbe de température) puisse également être observée sur le profil de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ si ce dernier était mesuré dans l'environnement proche de la coquille, c'est-à-dire sous les structures coralliennes.

L'autre point marquant du profil de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ est la forte chute observée sur les 3 coquilles aux alentours du 17/03/2003. Cette chute pourrait être liée au passage du cyclone Erica sur Nouméa le 14/03/2003. Les précipitations occasionnées auraient provoqué des apports importants en matériel d'origine terrestre sur le site d'étude, notamment des débris végétaux possédant une signature isotopique très faible (Zeebe & Wolf-Gladrow, 2001). La dégradation de ces débris pourrait avoir entraîné une diminution soudaine du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ sous les coraux (ce qui semble être le cas sur le profil de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ mesuré à 1 m au-dessus du fond ; Figure 63). Le suivi des concentrations en matière organique particulaire sur le site SM (cf. Figure 22, page 67) ne permet toutefois pas de confirmer cette hypothèse.

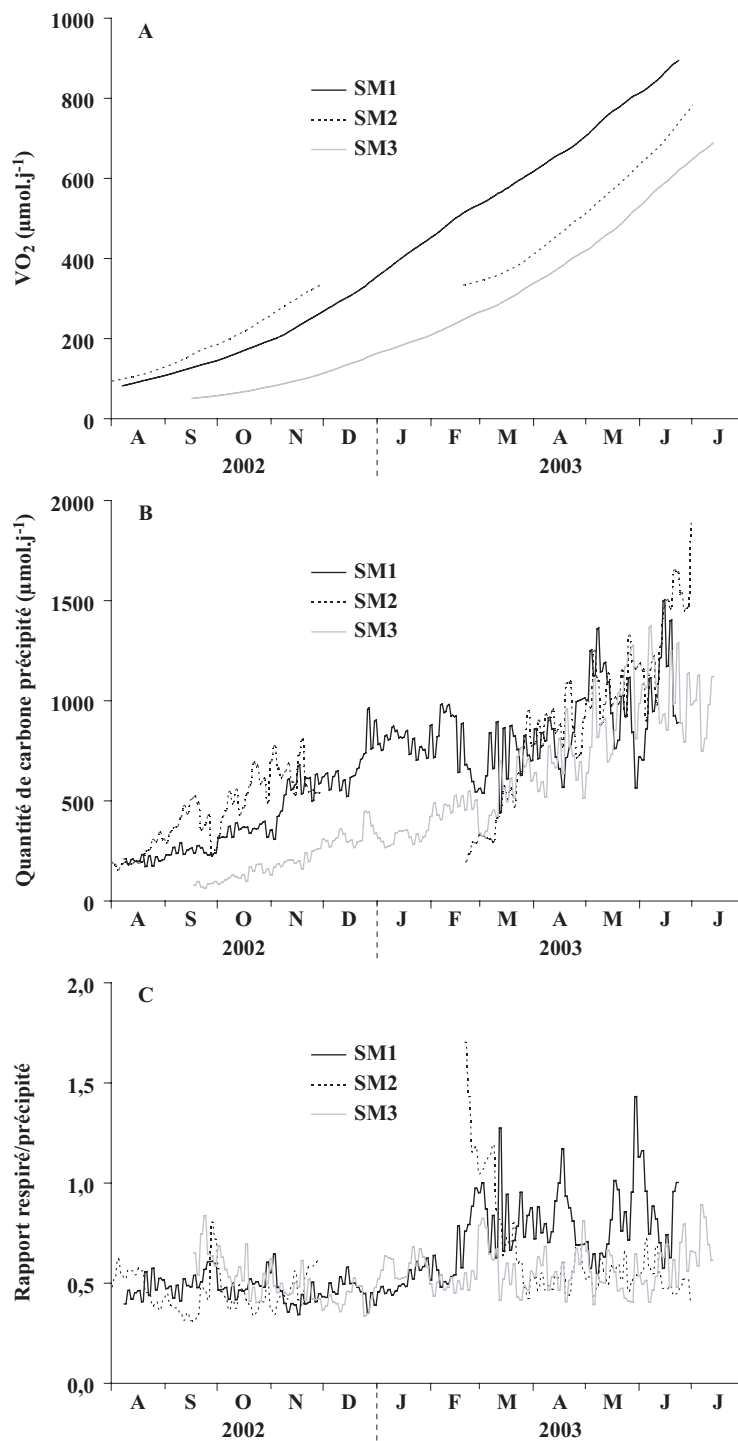


Figure 72 : Evolution temporelle, pour chacune des 3 coquilles juvéniles de la baie de Sainte-Marie : A) de la consommation journalière en oxygène, B) de la quantité journalière de carbone précipité, et C) de l'indice de disponibilité en carbone métabolique.

4.4.4 - $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des coquilles juvéniles de la baie de Koutio

Aucune décroissance significative des profils de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ ne peut être mise en évidence pour ces 3 coquilles (Figure 66). L'hypothèse d'une incorporation de plus en plus importante de CO_2 d'origine métabolique ne peut donc être envisagée. La présence de deux chutes importantes du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$, synchrones pour les 3 individus, suggère en revanche l'existence d'un contrôle environnemental. Cette hypothèse est renforcée par le synchronisme entre les pics de Chl *a* et les chutes de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$. Il est ainsi probable que les variations de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des coquilles de la baie de Koutio soient contrôlées par celles du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$, elles-mêmes sous le contrôle des variations de la biomasse végétale dans l'eau. Cette hypothèse ne peut cependant pas être vérifiée du fait de l'absence de données sur le $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ de l'eau du site de la baie de Koutio.

La dynamique de la production primaire pélagique est très différente entre les deux sites d'étude, avec des concentrations en Chl *a* plus fortes, pendant de plus longues périodes, en baie de Koutio. Ces pics de Chl *a* seraient directement associés à des apports importants de matière organique particulière sur le fond. La dégradation de ces apports organiques provoquerait une émission de CO_2 enrichi en ^{12}C et une diminution du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$, qui conduirait à son tour à une chute du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$.

4.4.5 - Variations ontogéniques du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$

La décroissance ontogénique des profils de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ a déjà été observée chez d'autres espèces de mollusques, notamment *Spisula solidissima* (Jones et al., 1983 ; Krantz et al., 1987), *Strombus gigas* (Wefer & Killingley, 1980), *Placopecten magellanicus* (Krantz et al., 1987), et *Pecten maximus* (Lorrain et al., 2004). Krantz et al. (1987) expliquent cette décroissance par des changements physiologiques au sein de l'organisme, en relation avec le passage entre un stade juvénile à croissance rapide et un stade adulte à croissance lente qui alloue la majeure partie de son énergie métabolique à la gamétogénèse. Au final, ces auteurs concluent que cette décroissance est due à une augmentation progressive de la part du carbone d'origine métabolique (CO_2 respiré) dans le processus de calcification. Cette hypothèse est en accord avec les conclusions de Lorrain et al. (2004).

Il est reconnu que l'activité reproductrice entraîne une augmentation de la consommation en oxygène chez de nombreuses espèces de pectinidés, parmi lesquels *Argopecten irradians* (Bricelj et al., 1987), *P. magellanicus* (Shumway et al., 1988), *Chlamys islandica* (Vahl, 1978) et *Chlamys varia* (Shafee, 1982). Bricelj et al. (1987) estiment à 50 % l'augmentation de la consommation d'oxygène liée à la gamétogénèse chez *A. irradians*, rejoignant ainsi les observations de Vahl & Sundet (1985) sur *C. islandica*. La gamétogénèse des pectinidés entraînerait ainsi une

augmentation de la quantité de CO₂ respiré, fortement appauvri en ¹³C, et de là une diminution importante du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$. Chez *C. radula*, la gamétogénèse a principalement lieu d'août à fin novembre (cf. Figure 29, page 83), c'est-à-dire avant les maximums thermiques du mois de mars. Les minimums de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ arrivant un peu avant les maximums thermiques (Figure 67), nous suggérons que les diminutions de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ sont liées à une intensification de l'activité respiratoire au cours de la gamétogénèse. Cette hypothèse permet d'expliquer l'existence de valeurs minimales de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ bien marquées après la 1^{ère} année de croissance (taille de première maturité sexuelle = 60 mm ; Lefort & Clavier, 1994), ainsi que le décalage temporel observé entre les minimums de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ et ceux de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ (correspondant aux maximums thermiques).

En revanche, elle n'explique pas l'importante diminution des valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ observée entre l'umbo et une hauteur de 12 mm. L'amplitude de cette chute (1,392 ‰) est largement supérieure à l'amplitude du signal de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ au cours de la première année de croissance (0,539 ‰). Comme tous les pectinidés, le cycle vital de *C. radula* passe tout d'abord par une phase de vie embryonnaire et larvaire pélagique (voir Le Pennec et al. (2003) pour un aperçu du cycle vital complet de *P. maximus*). La larve issue de l'œuf mène une vie planctonique avant de se métamorphoser et de se fixer, au moyen de filaments byssogènes, sur le premier support qu'elle rencontre, probablement le sommet de structures coralliennes (coraux massifs, bouquets de coraux branchus). En effet, les deux seules coquilles mesurant moins de 30 mm qui ont pu être pêchées au cours de cette étude l'ont été sur les branches de bouquets d'*Acropora*, et non à leur base (observations personnelles). Puis le byssus régresse jusqu'à disparaître et les coquilles se détachent de leur support pour commencer la phase finale, benthique, de leur cycle de vie. Ce changement de biotope, associé au changement de métabolisme lié au passage d'un stade fixé à un stade libre, pourrait être à l'origine de la diminution de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ observée au tout début de la vie de *C. radula*. Toutefois, le mécanisme exact conduisant à cette diminution reste inconnu.

4.5 - Conclusion

Les résultats de cette étude, conduite sur les fonds envasés du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, indiquent que les fluctuations de la composition isotopique du carbone inorganique dissous dans l'eau à 1 m au-dessus du sédiment sont majoritairement contrôlées par les variations saisonnières de la respiration benthique, très importante sur ces types de fonds caractérisés par une forte hétérotrophie. En plus du cycle saisonnier, lié la climatologie, auquel elles sont soumises, les variations saisonnières de la respiration benthique sont de temps à autre ponctuées d'évènements épisodiques en relation avec des apports ponctuels mais massifs de matière organique (cyclones, blooms phytoplanctoniques).

L'analyse de la composition isotopique de la coquille de *C. radula* suggère que le carbone requis pour la calcification est majoritairement issu du CID de l'eau baignant les individus. La contribution du carbone d'origine métabolique (CO₂ respiré) semble mineure, du moins en ce qui concerne la première année de croissance de l'espèce (individus juvéniles), et le modèle de Lorrain et al. (2004) ne permet pas d'expliquer les variations de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ de ces individus immatures. En revanche, les variations saisonnières de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des individus matures pourraient être contrôlées par les variations de leur métabolisme, et donc de la quantité de CO₂ respiré, en relation avec la gamétogénèse.

Cependant, au-delà de ces grandes tendances, aucune relation claire entre $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ et $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ n'a pu être établie chez les individus juvéniles car les échantillons d'eau analysés pour leur composition isotopique ne sont vraisemblablement pas représentatifs des conditions physico-chimiques régnant dans le micro-biotope de *C. radula*. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ mesurées à 1 m au-dessus du fond sont en effet probablement différentes de celles qui auraient pu être mesurées sous les structures coralliennes qui constituent le biotope de l'espèce. Cette différence pourrait être liée au métabolisme des coraux et de leurs endosymbiontes. Cette étude souligne ainsi le fait que l'on ne peut espérer calibrer de nouveaux proxies paléocéanographiques, notamment à partir des variations de la composition géochimique de coquilles de mollusques, (1) si la mesure des paramètres environnementaux nécessaires à cette phase de calibration n'est pas effectuée à proximité immédiate des organismes étudiés et (2) si l'on ne dispose pas de données sur la physique des fluides au niveau des interfaces (interface eau-sédiment, interface eau-coraux).

Bien que la majorité du carbone nécessaire à la calcification soit issue du pool inorganique dissous dans l'eau, la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) des coquilles juvéniles de *C. radula* ne peut être utilisée comme proxy de la production primaire dans le lagon de Nouvelle-Calédonie, principalement parce que les variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ de l'eau ne reflètent pas celles de la biomasse phytoplanctonique.

5 - CONCLUSION

Cette étude a permis de mettre en évidence, une nouvelle fois, le potentiel du $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates biogéniques comme proxy de la température de l'eau. Calibrée à partir de spécimens juvéniles de *Comptopallium radula*, notre équation de paléotempérature permet de reconstituer les variations haute-fréquence (circa-journalières) de la température du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie avec une précision moyenne de 1 °C, lorsque l'on travaille en environnement connu, c'est-à-dire en disposant de données sur la composition isotopique de l'eau. Toutefois, une étape de validation s'avère désormais nécessaire, en appliquant cette équation aux données isotopiques

d'une coquille n'ayant pas servi pour sa calibration mais dont l'environnement physique (température et salinité) serait parfaitement caractérisé. La précision de notre équation pourra selon toute vraisemblance être considérablement accrue lorsque nous disposerons d'informations plus précises sur la dynamique de formation des stries, et notamment sur le moment de la journée où elles se forment (retour nécessaire à la biologie). L'échantillonnage individuel de toutes les stries contribuera également à augmenter cette précision. Enfin, des mesures en continu de température et salinité, ainsi que l'établissement de la relation $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}$:salinité à plusieurs périodes de l'année, devraient aussi permettre d'accroître la fiabilité de nos prédictions de température.

La démarche adoptée dans cette étude n'est certes pas nouvelle, de nombreuses équations de paléotempérature ayant déjà été établies par le passé. Cependant, son originalité réside dans le fait qu'il s'agit de la première étude du genre visant à calibrer une telle équation en utilisant la coquille d'une espèce de bivalve tropical, occupant par ailleurs une aire de répartition biogéographique très étendue. L'intérêt paléocéanographique de cet outil est donc réel dans une région du globe où les seules reconstitutions paléothermométriques disponibles ont été exclusivement effectuées à partir de coraux massifs. Ces derniers permettent de disposer de très longues séries temporelles de température, avantage considérable par rapport aux coquilles de bivalves. En revanche, la méconnaissance du rythme de croissance des coraux, liée aux difficultés d'observation des anneaux de croissance journaliers (Risk & Pearce, 1992), conduit à une datation imprécise des prélèvements effectués sur ces squelettes coralliens, les prélèvements étant généralement datés dans l'hypothèse (incorrecte) d'un taux de croissance constant. De ce point de vue, la coquille de *C. radula* présente un avantage certain. Au final, coraux et coquilles de bivalves s'avèrent donc être des outils complémentaires. Toutefois, l'intérêt paléocéanographique de *C. radula* reste conditionné par la découverte de gisements fossiles de l'espèce.

Au-delà de son utilisation en tant qu'outil paléothermométrique, la composition isotopique de l'oxygène dans la coquille de *C. radula* a également permis, au travers d'une méthode de modélisation par sinusoides, d'acquérir de nombreuses connaissances sur la biologie de l'espèce, et notamment de mettre en évidence la présence d'arrêts de croissance estivaux et hivernaux, à partir de la deuxième année de croissance. Cette méthode nous a également permis de déterminer quelle était la classe de taille de coquille la plus à même de présenter un intérêt dans le cadre de reconstitutions environnementales par le biais d'outils géochimiques (coquilles juvéniles de moins de 70 mm). Toutefois, parce que l'approche utilisée reste purement mathématique et parce qu'ils ont été obtenus à partir d'une seule coquille, ces résultats doivent être considérés comme des tendances générales. De plus, leur extrapolation à toute la population de *C. radula* se doit d'être effectuée avec la plus grande prudence tant que d'autres analyses de ce type n'auront pas été réalisées sur d'autres spécimens adultes.

Enfin, nos résultats viennent confirmer ceux d'études précédentes conduites sur d'autres espèces de pectinidés, dans le sens où le carbone requis pour la calcification de la coquille de *C. radula* semble majoritairement issu du CID dans l'eau baignant les coquilles. Cependant, le signal de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ ne pourra vraisemblablement jamais être utilisé comme proxy de la productivité du milieu lagonaire. En effet, aucune relation claire n'a pu être établie chez les individus juvéniles entre $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ et $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$, probablement car ce dernier paramètre n'a pas été mesuré à proximité immédiate des coquilles mais à 1 m au-dessus du fond. De plus, il semblerait que le $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ près des coquilles ne soit pas sous le contrôle de la biomasse phytoplanctonique mais plus sous l'influence des variations des métabolismes benthique et corallien. Des études complémentaires s'avèrent donc nécessaires pour décrypter le signal de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$, notamment en mesurant le $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ dans l'environnement proche des coquilles et en appréhendant ses variations infra-journalières en relation avec le métabolisme des coraux. Ces études pourraient permettre d'analyser le potentiel du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ comme proxy du métabolisme benthique.

Chapitre 2

Analyses élémentaires

1 - INTRODUCTION

Depuis les travaux pionniers, au début des années cinquante, de Cesare Emiliani (1922-1995), "père" de la paléocéanographie (Hay & Zakevich, 1999), de très nombreuses études ont porté sur l'utilisation des concentrations en éléments majeurs et traces dans des carottes de sédiments marins comme indicateurs, ou proxies, des variations passées de divers paramètres environnementaux (Wefer et al., 1999 ; Henderson, 2002). Ces paramètres incluent notamment la température (proxies : Mg/Ca, Sr/Ca), l'alcalinité (Ba/Ca), la concentration en carbone inorganique dissous (Cd/Ca), la circulation océanique (Cd/Ca, Nd, Hf, Pb), la productivité océanique (BaSO₄, Pa/Th, Be/Th, U), ou encore le taux de sédimentation (²³⁰Th, ²¹⁰Pb, ²³¹Pa/²³⁰Th).

Parallèlement aux travaux effectués sur des sédiments, certains auteurs se sont attachés à étudier le potentiel des organismes marins, notamment des coraux mais également des mollusques, comme archives de la variabilité de leur environnement, au travers des concentrations en éléments majeurs et traces dans leur squelette carbonaté. Les premières études ayant pour objectif de déterminer la composition élémentaire des coquilles de mollusques remontent à une quarantaine d'années (Pilkey & Goodell, 1963 ; Brooks & Rumsby, 1965 ; Dodd, 1965 ; Pilkey & Harriss, 1966). L'analyse des coquilles était généralement considérée dans le cadre d'études de biomonitoring environnemental (pollution métallique) comme une alternative particulièrement avantageuse à l'analyse des tissus mous, les coquilles étant plus faciles à manipuler, à stocker et ne nécessitant aucun traitement dépuratoire préalable (Koide et al., 1982). De ce fait, elles étaient le plus souvent analysées après digestion totale. Les développements progressifs de techniques de micro-échantillonnage et d'analyses élémentaires de plus en plus performantes ont peu à peu permis de passer d'une analyse globale de la coquille à des analyses effectuées en série le long de l'axe de croissance des coquilles. Citons notamment les travaux de Carriker et al. (1982) effectués sur l'huître *Crassostrea virginica* à l'aide d'une microsonde protonique.

Toutefois, l'analyse des variations ontogéniques haute-résolution des concentrations élémentaires dans les coquilles de bivalves doit véritablement son essor au développement du couplage entre un procédé d'ablation laser et un spectromètre de masse à plasma induit (LA-ICP-MS ; Gray, 1985 ; Jarvis et al., 1992). Les avantages de cette technique analytique sont nombreux. Elle ne requiert quasiment aucune préparation de l'échantillon à analyser, limitant ainsi les risques de contamination. De plus, les limites de détection sont très faibles, typiquement de l'ordre du ng.g⁻¹. Enfin, elle permet une analyse multi-élémentaire très rapide.

Ainsi, depuis une dizaine d'années, de nombreuses études ont porté sur l'évaluation du potentiel des concentrations coquillières en éléments majeurs et traces comme proxies des

variations de divers paramètres environnementaux, tant physiques (température, salinité), que chimiques (contamination métallique) ou biologiques (production primaire). Le but ultime de telles études est de dégager des relations empiriques dans l'océan actuel afin de les extrapoler ensuite à l'analyse de coquilles fossiles dans un contexte paléocéanographique.

Le rapport Sr/Ca dans les coquilles de bivalves a notamment été très étudié. Toutefois, l'interprétation de ce signal diffère considérablement d'une étude à l'autre (Gillikin et al., 2005). Si certains auteurs suggèrent que ce rapport constitue un proxy de la température (Dodd, 1965 ; Hart & Blusztajn, 1998), d'autres estiment qu'il est influencé par la salinité et le métabolisme de l'individu (Klein et al., 1996b) ou encore par le rapport Sr/Ca de l'eau (Lorens & Bender, 1980). Il a de plus été récemment démontré sans équivoque que les variations de ce rapport dans la coquille de *Pecten maximus* sont majoritairement contrôlées par les variations du taux de croissance coquillière (Lorrain et al., sous presse). Actuellement, l'utilisation du rapport Sr/Ca des coquilles de bivalves comme proxy paléothermométrique est donc actuellement fortement remise en question.

Les mêmes difficultés d'interprétation se posent pour le rapport Mg/Ca. Il a été suggéré que les variations de ce rapport dans la calcite de *Mytilus trossulus* procuraient un enregistrement précis des variations saisonnières de la température de l'eau (Klein et al., 1996a ; Lazareth et al., 2003). Vander Putten et al. (2000) réfutent cette hypothèse au vu des résultats obtenus sur la coquille de *Mytilus edulis*. D'après Lorens & Bender (1980), ce rapport est contrôlé par le rapport Mg/Ca de l'eau de mer.

Un consensus émerge en revanche en ce qui concerne le rapport Ba/Ca. Les pics de Ba dans la coquille de plusieurs espèces de bivalves seraient en effet liés à des périodes de production primaire intense, dominées par des diatomées (Stecher et al., 1996 ; Vander Putten et al., 2000 ; Lazareth et al., 2003 ; Thébault et al., soumis a). Cette relation trouverait son origine dans l'afflux soudain de barytine (cristal de baryum de formule BaSO₄) dans l'environnement proche des coquilles, causé par ces blooms phytoplanctoniques (Stecher et al., 1996). Le baryum est en effet depuis longtemps considéré comme un traceur de la productivité océanique, des taux d'accumulation très importants ayant été mesurés dans les sédiments des zones océaniques à forte productivité primaire (Goldberg & Arrhenius, 1958 ; Turekian & Tausch, 1964 ; Paytan et al., 1996). De plus, de bonnes corrélations ont été observées entre les flux verticaux de carbone organique (reflétant la production primaire en surface) et ceux de baryum particulaire dans la colonne d'eau (Dehairs et al., 1980 ; Stroobants et al., 1991 ; Dymond et al., 1992 ; Francois et al., 1995 ; Paytan et al., 1996 ; Jeandel et al., 2000). Cependant, le mécanisme de formation de la barytine reste encore relativement mal compris. Deux hypothèses peuvent toutefois être évoquées (Dehairs et al., 1991). La première, récemment réfutée par Sternberg et al. (2005), est la

précipitation active de cristaux de barytine par des espèces phytoplanctoniques, puis leur relarguage dans la colonne d'eau à la mort des cellules (Bertram & Cowen, 1997). La deuxième hypothèse, désormais largement admise, est l'adsorption de baryum sur des hydroxydes de fer associés à la surface de cellules phytoplanctoniques (Sternberg et al., 2005). A la mort de ces cellules, des micro-environnements riches en baryum dissous et en ions sulfates se forment, conduisant à la précipitation de cristaux de barytine (Chow & Goldberg, 1960 ; Dehairs et al., 1980 ; Bishop, 1988 ; Stroobants et al., 1991 ; Jeandel et al., 1996 ; Jeandel et al., 2000). Cette précipitation abiotique de barytine se ferait, de plus, préférentiellement au sein d'agrégats de diatomées en décomposition (Bishop, 1988 ; Stroobants et al., 1991). L'ingestion de ces cristaux de barytine par les bivalves filtreurs benthiques et l'incorporation, après métabolisation, du baryum dans leur coquille pourrait ainsi être étroitement liée à la production primaire siliceuse.

Enfin, de nombreuses études se sont focalisées sur les concentrations en métaux lourds (Cd, Cu, Mn, Ni, Pb, V, Zn) dans les coquilles de bivalves (Fuge et al., 1993 ; Raith et al., 1996 ; Schettler & Pearce, 1996 ; Price & Pearce, 1997 ; Vander Putten et al., 2000 ; Richardson et al., 2001 ; Lorrain, 2002 ; Lazareth et al., 2003 ; Chiffolleau et al., 2004 ; Liehr et al., 2005). Nombre d'entre elles concluent que les variations ontogéniques des concentrations coquillières en métaux peuvent être utilisées comme proxies des variations des apports pélagiques en métaux dans l'océan, bien qu'aucune de ces études n'ait été accompagnée d'un suivi temporel de ces apports. Des études plus approfondies s'avèrent donc nécessaires afin de confirmer ce potentiel.

L'objectif de ce chapitre est de présenter les résultats d'analyses élémentaires effectuées à partir d'échantillons prélevés sur les coquilles de plusieurs spécimens de *Comptopallium radula*. Elle sera organisée en 3 sections. La première, assez brève, détaillera la méthode utilisée pour ces analyses. La seconde sera dédiée à la présentation des variations ontogéniques des concentrations coquillières en métaux, ainsi qu'à leur comparaison par rapport aux niveaux enregistrés dans l'environnement. La discussion de cette deuxième section se focalisera sur les limites de l'utilisation des coquilles comme archives haute-fréquence des apports pélagiques en métaux. Enfin, la dernière section sera consacrée aux concentrations coquillières en baryum et molybdène, et à leur utilisation potentielle comme proxies de la dynamique de production des diatomées et des organismes diazotrophes.

2 - ANALYSE DE LA COMPOSITION ÉLÉMENTAIRE DE LA COQUILLE DE *COMPTOPALLIUM RADULA* : ASPECTS MÉTHODOLOGIQUES

L'objectif de cette section, relativement brève, est de décrire la méthodologie employée dans le cadre de cette thèse pour la détermination des concentrations en éléments traces dans la coquille de *Comptopallium radula* (LA-ICP-MS). Nous souhaitons néanmoins attirer l'attention du lecteur sur le fait qu'avant de pouvoir être utilisée en routine sur des coquilles de pectinidés (*Pecten maximus* et *C. radula*), cette méthode a fait l'objet d'un développement analytique considérable, effectué en intégralité au Laboratoire de Chimie Analytique Bio-Inorganique et Environnement (LCABIE, Pau, coll. David Amouroux, Christophe Pécheyran). Ce travail, initié dans le cadre de la thèse d'Anne Lorrain (2002), fait partie intégrante du programme de recherche ACI-PECTEN, et notamment de la thèse d'Aurélié Barats (Université de Pau, LCABIE). Cette méthode, actuellement en cours de publication (Barats et al., en préparation), n'est donc en aucun cas le fruit de mon travail de thèse, mais c'est celle qui a été mise en œuvre dans cette étude.

2.1 - Principe de la méthode LA-ICP-MS

Cette méthode repose sur le couplage entre un dispositif d'ablation laser (LA pour Laser Ablation) et un spectromètre de masse à plasma induit (ICP-MS pour Inductively Coupled Plasma - Mass Spectrometer). Schématiquement, l'échantillon à analyser est ablaté à l'aide d'un faisceau laser, puis transporté vers le spectromètre de masse où sa composition élémentaire peut être déterminée (Figure 73).

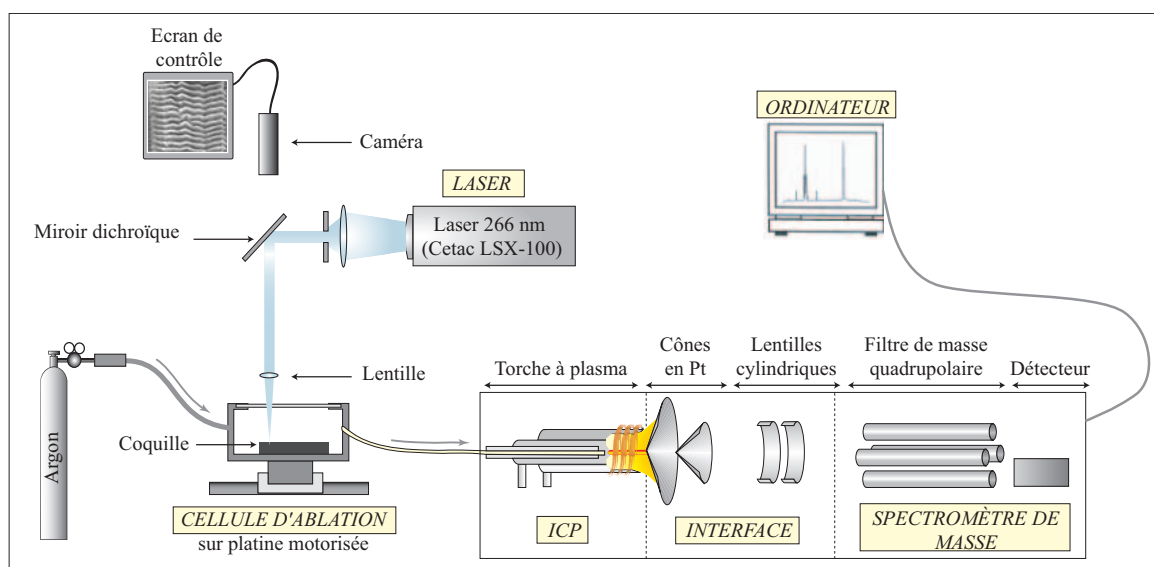


Figure 73 : Représentation schématique de l'instrumentation utilisée pour les analyses en LA-ICP-MS (modifié d'après Günther & Hattendorf, 2005).

2.1.1 - Ablation laser

Avant de pouvoir être analysées à l'aide de cette méthode, les coquilles débarrassées de leurs chairs doivent être nettoyées pendant 45 à 60 s dans un bain d'acide acétique à 90 % afin de détruire toute trace de leurs épibiontes. Elles sont ensuite rincées à l'eau distillée et séchées à l'air libre. L'ablation laser se déroulant dans une cellule relativement étroite, une section de 13 × 40 mm doit être découpée dans chaque coquille, le long de l'axe maximal de croissance, à l'aide d'une tronçonneuse à vitesse lente équipée d'un disque diamanté. La section de coquille à analyser est ensuite placée dans une cellule d'ablation montée sur une platine motorisée à contrôle numérique. L'ablation consiste à focaliser sur l'échantillon, en l'occurrence les stries de la surface externe de la valve gauche de *C. radula*, un faisceau laser Nd:YAG opérant à 266 nm (modèle Cetac LSX-100). La focalisation se fait grâce à un système optique permettant également de régler la taille du faisceau. Le couplage d'une caméra et d'un écran vidéo à ce dispositif assure un réglage précis de la zone de tir et le suivi direct de la qualité de l'ablation (Figure 73). Le point d'impact (de l'ordre de quelques dizaines de microns de diamètre) est désagrégé et transformé en un aérosol très fin qui est immédiatement entraîné jusqu'au plasma d'analyse par un flux constant de gaz plasmagène (argon).

L'ablation est effectuée selon un trait d'environ 525 µm de long sur 80 µm de large (mode "raster") plutôt qu'en cratère (Figure 74). Il a en effet été démontré que ce mode d'ablation procurait une meilleure stabilité et une meilleure reproductibilité du signal (Lorrain, 2002 ; Barats et al., en préparation). En permettant l'ablation d'une large portion de chaque strie, il réduit également les problèmes d'hétérogénéité de la matrice coquillière à petite échelle. Notons d'autre part qu'avant chaque ablation, un décapage de la zone à échantillonner est effectué afin d'ôter toute trace de contamination de surface pouvant biaiser l'analyse. Ce décapage, ou pré-ablation, consiste en un balayage du faisceau laser à une vitesse 10 fois plus rapide que lors de l'ablation. La stratégie d'échantillonnage consiste à ablater, en moyenne, une strie sur deux le long de l'axe de croissance maximal de la coquille (axe umbo-bord ventral) afin de reconstruire un profil ontogénique de concentration coquillière en éléments traces avec une résolution de l'ordre de 4 jours (Figure 74). Les réglages et caractéristiques du laser sont présentés dans le Tableau 10.

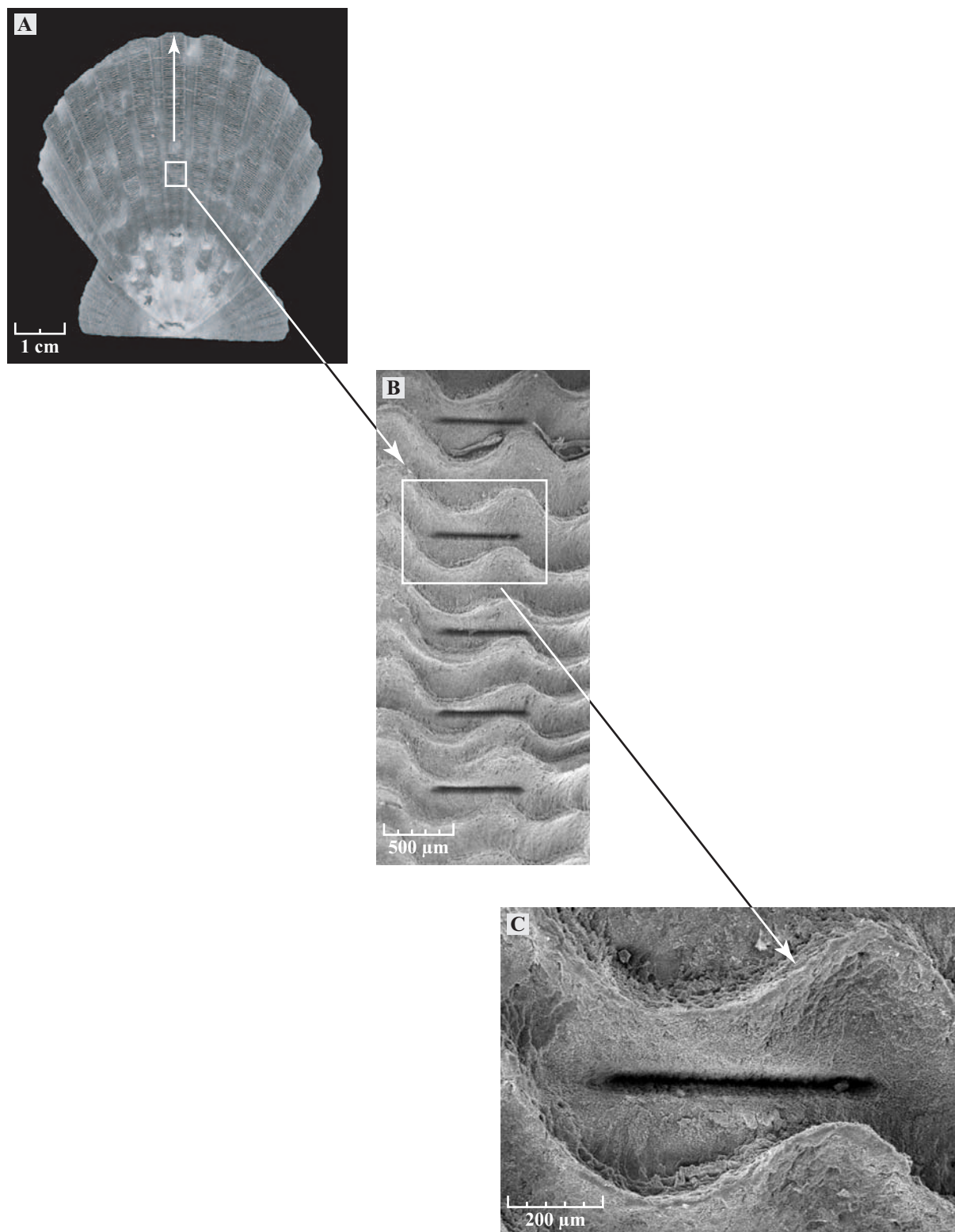


Figure 74 : Photographies (microscopie optique et microscopie électronique à balayage) d'une coquille de *Comptopallium radula*. A) Surface externe de la valve gauche de la coquille. La flèche blanche indique l'axe de croissance maximale. B) Zoom sur une série de prélèvements effectués par ablation laser le long de cet axe. C) Zoom sur l'un de ces prélèvements, effectué dans une strie de croissance.

Tableau 10 : Caractéristiques et conditions opératoires du laser et de l'ICP-MS lors de l'analyse des coquilles de *Comptopallium radula*.

Laser : Cetac LSX-100	
Crystal	Nd:YAG
Longueur d'onde	266 nm
Mode du laser	Q-switched
Energie	0,78 mJ
Fréquence	20 Hz
Pré-ablation (durée, vitesse)	12 s à 50 $\mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$
Ablation (durée, vitesse)	105 s à 5 $\mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$
ICP-MS : Thermo Elemental X7	
Puissance plasma	1400 W
Cônes	Platine
Débits d'argon	
Plasmagène	14,0 L.min ⁻¹
Auxiliaire	0,80 L.min ⁻¹
Nébulisation	1,05 L.min ⁻¹
Mode d'acquisition	Peak jumping
Durée d'acquisition	120 s
Dwell time	25 ms par isotope

2.1.2 - Spectrométrie de masse à plasma induit

La spectrométrie de masse à plasma induit (ICP-MS) est une technique permettant de doser en quelques minutes plus de 50 éléments de la table périodique. Son fonctionnement est basé sur le couplage d'une torche à plasma (ICP) générant des ions et d'un spectromètre de masse quadripolaire (MS) qui sépare ces ions selon leur masse grâce à un champ électromagnétique. L'instrument utilisé dans cette étude est un ICP-MS Thermo Elemental X7, dont les réglages et caractéristiques sont présentés dans le Tableau 10.

Une fois l'échantillon ablaté sur la coquille, il est amené jusqu'à la torche à plasma par un flux constant d'argon. Au contact avec ce gaz, il est nébulisé, puis transporté jusqu'au centre du plasma où les températures atteignent 6000 à 8000 °C. Il est alors atomisé puis ionisé dans sa totalité sous forme de cations monovalents. Une interface composée de deux cônes en platine et d'une série de lentilles permet de stopper les photons mais également de focaliser et d'accélérer les ions afin de les amener au niveau du filtre de masse quadripolaire pour la séparation. Celle-ci est effectuée pour chaque ion en fonction du rapport masse atomique/charge (m/z). Le faisceau ionique est amené sur un détecteur de type multiplicateur d'électrons. L'ensemble du système est dirigé par informatique (Figure 73).

2.2 - Standard interne

Le couplage LA-ICP-MS requiert l'utilisation d'un standard interne pour corriger diverses instabilités et dérives du laser et de l'ICP-MS au cours de l'analyse d'une coquille. Ce standard interne doit être un élément constitutif de la matrice calcitique, ayant une concentration constante dans la coquille, et ayant le même comportement que les autres analytes étudiés au cours de l'ablation. Les variations du signal observées sur ce standard interne sont ensuite utilisées pour normaliser les résultats des analyses élémentaires. Le ^{43}Ca , un isotope du calcium, est généralement utilisé lors des analyses de coquilles de bivalves (Vander Putten et al., 1999). En effet, sa concentration est considérée comme constante dans l'ensemble de la coquille (Stecher et al., 1996) et c'est de plus son constituant majoritaire (40 % de la coquille en moyenne chez *Pecten maximus* ; Larvor, 1996). Tous nos résultats ont donc été normalisés par rapport au ^{43}Ca . Il convient toutefois de noter que l'homogénéité de sa distribution dans la coquille de *C. radula* n'a pas été vérifiée.

2.3 - Calibration par pastilles de CaCO_3

Notre objectif est l'analyse quantitative des éléments traces dans la coquille de *C. radula*. Des étalons externes sont donc requis pour établir la relation entre la réponse instrumentale de l'ICP-MS en terme de signal (exprimée en nombre de coups par seconde) et la concentration de l'analyte dans l'échantillon. Ces étalons, dont la concentration élémentaire est connue, sont ablatés puis analysés selon le même protocole que les échantillons de coquille. Ils doivent idéalement avoir la même matrice que ces derniers, à savoir de la calcite dans le cas de *C. radula* (cf. Figure 46, page 138). Aucun étalon de calcite homogène n'est actuellement disponible dans le commerce (le standard MACS-1 de l'U.S. Geological Survey est en cours de certification). Une alternative est l'utilisation des verres NIST qui sont les étalons de références les plus utilisés pour les carbonates de calcium analysés en LA-ICP-MS (Raith et al., 1996 ; Price & Pearce, 1997 ; Vander Putten et al., 2000). Cependant, le verre a une matrice complètement différente de la calcite et ne réagit pas de la même manière à l'ablation. En d'autres termes, l'interaction laser/verre est différente de l'interaction laser/calcite.

L'équipe du LCABIE a donc mis au point des pastilles étalons de carbonate de calcium, dopées à partir d'une solution multi-élémentaire. Ce sont ces dernières qui ont été utilisées pour la détermination quantitative des éléments traces dans la coquille de *C. radula*. Pour chaque coquille étudiée, deux séries de 8 pastilles étalons (contenant de 0 à 200 $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$ de chaque isotope) ont été analysées, l'une au début et l'autre à la fin de la série d'échantillons de coquille. Les coefficients de corrélation (r) des droites de calibration sont tous supérieurs à 0,96.

2.4 - Recalage temporel des prélèvements

Une fois les analyses terminées, la section de coquille est photographiée au microscope électronique à balayage (MEB, Université de Bretagne Occidentale) afin de visualiser les différents traits d'ablation. Les différentes photos (une quinzaine en moyenne par coquille) sont ensuite assemblées à l'aide du logiciel PanaView Image Assembler, afin de reconstituer la section de coquille. Connaissant la date de pêche de chaque coquille ainsi que le rythme de formation des stries (cf. 2^{ème} partie, section 5), une date calendaire est ensuite attribuée à chaque trait d'ablation, permettant ainsi le recalage temporel précis des échantillons et l'élaboration des profils ontogéniques de concentrations coquillières en éléments traces.

3 - LA COQUILLE DE *COMPTOPALLIUM RADULA*, ARCHIVE DES APPORTS MÉTALLIQUES EN MILIEU TROPICAL MINIER ?

3.1 - Introduction

Les zones côtières tropicales, notamment au sein de la zone Asie-Pacifique, sont soumises à une pression démographique de plus en plus forte, entraînant de profondes mutations économiques. Bien que relativement épargnée par rapport à la plupart des autres états insulaires du Pacifique, la Nouvelle-Calédonie n'échappe pourtant pas à cette tendance. Alors que la majorité de ses récifs coralliens semblent en parfaite santé (Labrosse et al., 2000), certaines zones côtières du lagon sont au contraire très dégradées, principalement sous l'effet de deux facteurs anthropiques :

- le développement urbain, notamment aux alentours de Nouméa, agglomération qui totalise désormais plus de 60 % de la population du territoire (Labrosse et al., 2000) ;
- l'exploitation minière intensive, effectuée à ciel ouvert au cœur de la montagne calédonienne, et dont la production ne cesse de s'accroître avec notamment la construction de deux nouvelles usines dans le nord et le sud du territoire (projets Goro Nickel et Koniambo).

Ces activités anthropiques, ainsi que l'érosion des sols associée à l'exploitation minière et à la déforestation, entraînent une augmentation du transport puis de la sédimentation de matériel terrigène et provoquent également une diminution importante de la pénétration de la lumière au niveau de la bande côtière lagonaire, deux facteurs affectant fortement l'équilibre des écosystèmes coralliens (Woolfe & Larcombe, 1999). Elles induisent également des apports considérables en substances tant organiques qu'inorganiques, et notamment en métaux. Ces derniers sont, pour la plupart, des oligo-éléments essentiels pour les organismes marins (voir la revue de Neff, 2002). Ils se révèlent cependant potentiellement toxiques dès lors que leurs concentrations dans

l'environnement atteignent des niveaux trop élevés et qu'ils ne peuvent plus être régulés par les organismes (Amiard et al., 1987 ; Chapman et al., 1996). Malgré ce constat alarmant, très peu de travaux ont été menés jusqu'à présent sur le devenir des métaux dans le lagon de Nouvelle-Calédonie, et plus spécifiquement sur l'évaluation des niveaux de concentrations dans les organismes lagunaires (Breau, 2003). Un effort de recherche significatif doit donc désormais être entrepris afin de combler ce retard et de disposer d'indicateurs des apports anthropiques (nutriments, particules, métaux), et notamment d'outils scientifiques d'évaluation de la contamination métallique du milieu côtier lagunaire (Labrosse et al., 2000 ; Fichez et al., 2005).

La surveillance de la qualité de l'environnement côtier peut se faire selon deux approches complémentaires (Lagadic et al., 1998) :

- la détection des polluants (et éventuellement leur quantification) dans les milieux physiques et biologiques de l'écosystème considéré ;
- l'évaluation des effets des pollutions sur les organismes vivants (individus, populations et/ou communautés).

C'est sur la première de ces deux approches que se sont focalisées nos recherches. L'évaluation du degré de contamination du milieu physique consiste à analyser les substances chimiques présentes (1) dans les sédiments déposés, où ces substances sont associées à la phase particulaire et à l'eau interstitielle, et (2) dans la colonne d'eau, également sous forme particulaire et dissoute. En ce qui concerne le milieu biologique, ces substances sont recherchées dans les différents tissus d'organismes marins végétaux ou animaux. La majorité des études effectuées sur ces bioindicateurs dits "quantitatifs" a porté sur la détermination des concentrations en métaux dans les tissus mous d'organismes marins. Elles ont, pour la très grande majorité d'entre elles, été réalisées sur des bivalves (ostréidés et mytilidés) dans des écosystèmes tempérés, généralement dans le cadre de programmes nationaux et internationaux du type "Mussel Watch" (O'Connor et al., 1994). Très peu d'études de ce genre ont en revanche été réalisées sur des espèces lagunaires en Nouvelle-Calédonie (Monniot et al., 1994 ; Gnassia-Barelli et al., 1995 ; Breau, 2003).

L'inconvénient principal des tissus mous des organismes marins est qu'ils ne fournissent qu'une information intégrée dans le temps (principe de la bioaccumulation). Ils ne renseignent donc que sur le degré global de pollution et non sur la dynamique de la contamination de l'écosystème considéré. Il existe de plus une grande variabilité dans la vitesse du métabolisme des différents tissus, donc dans leur vitesse de contamination et de décontamination. Du fait de leur croissance accréionnaire, les tissus calcifiés de ces mêmes organismes, et particulièrement les coquilles de bivalves, permettent en revanche d'accéder à l'historique des apports en métaux. Ces coquilles se forment en effet par précipitation à partir d'éléments dissous (Ca^{2+} et HCO_3^-) dans le milieu où s'effectue la biominéralisation, à savoir le fluide extra-palléal, situé entre la coquille et

le manteau (Wilbur & Saleuddin, 1983). Si des éléments métalliques sont présents dans ce fluide, ils peuvent être incorporés dans la matrice coquillière. En supposant que la composition de ce fluide reflète celle du milieu environnant, les coquilles se présentent donc potentiellement comme des enregistreurs des niveaux de concentrations en métaux dans l'eau au moment de la précipitation. Ce potentiel revêt une dimension très importante dans un pays soumis à une extraction minière intensive comme la Nouvelle-Calédonie (Figure 75).

Le développement de techniques de prélèvement et d'analyse de plus en plus performantes, comme l'ablation laser couplée à un spectromètre de masse à plasma induit (LA-ICP-MS ; cf. section 2 de ce chapitre), permet désormais de retracer l'évolution de la concentration coquillière en métaux tout au long de la vie de l'animal, avec une résolution spatiale (et donc temporelle) très élevée (de l'ordre de quelques dizaines de microns). Plusieurs publications mentionnent l'utilisation de cette méthode pour l'étude du potentiel des carbonates biogéniques marins (plus particulièrement les coquilles de bivalves) à enregistrer les niveaux ambiants de concentration en métaux (Fuge et al., 1993 ; Raith et al., 1996 ; Schettler & Pearce, 1996 ; Price & Pearce, 1997 ; Vander Putten et al., 2000 ; Richardson et al., 2001 ; Lazareth et al., 2003 ; Liehr et al., 2005). Les coquilles de pectinidés ont été très peu étudiés sous ce rapport bien que constituant des outils très intéressants du fait de leur grande taille et de la présence de stries de croissance formées périodiquement autorisant une datation précise de toute partie de leur coquille. Les quelques études menées sur *Pecten maximus* ont cependant démontré leur potentiel pour ces études de monitoring environnemental (Lorrain, 2002 ; Chiffolleau et al., 2004).

L'objectif de cette nouvelle étude est d'étudier le potentiel de la coquille de *C. radula* comme archive haute-fréquence de l'historique des apports pélagiques en métaux dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. La démarche adoptée consiste à retracer avec une très haute-résolution les variations ontogéniques de concentrations en métaux dans la coquille de plusieurs spécimens de *C. radula*, puis de comparer ces profils avec ceux retraçant l'évolution temporelle des concentrations en métaux dissous dans l'eau. Nous nous sommes pour cela focalisés sur l'analyse d'un nombre relativement restreint d'éléments, à savoir 4 métaux d'origine majoritairement terrigène (Ni, Co, Cr et Mn) dont les apports dans le lagon sont la conséquence de l'activité minière et du lessivage des sols, et 3 métaux d'origine plutôt urbaine et industrielle (Cu, Cd et Pb). Afin de mettre en évidence d'éventuelles variations spatiales de la quantité et de la nature des apports métalliques, 3 coquilles ont été analysées sur chacun des deux sites d'étude que sont la baie de Sainte-Marie (site SM) et la baie de Koutio (site BK ; cf. Figure 10, page 46).

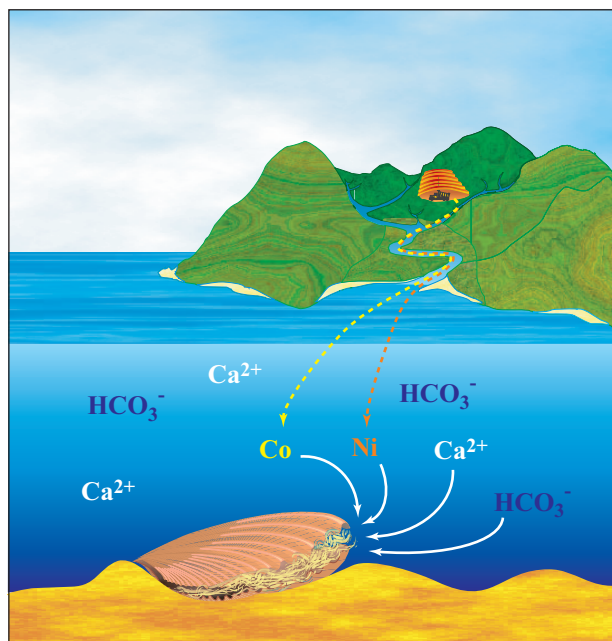


Figure 75 : La coquille de *Comptopallium radula* se forme par précipitation à partir des ions calcium Ca^{2+} et bicarbonates HCO_3^- , présents en fortes concentrations dans l'eau de mer. Les rejets de métaux issus des activités minières arrivent jusqu'au lagon, principalement par le biais des rivières. Ces métaux peuvent ensuite être incorporés dans la coquille de *C. radula* lors de sa biominéralisation.

3.2 - Matériel et méthodes

3.2.1 - Mesure des concentrations en métaux dissous dans l'eau

- *Choix de la technique*

La mesure précise des concentrations en métaux dissous dans l'eau de mer est très délicate en raison des problèmes de contamination des échantillons au cours de leur prélèvement, mais également car l'analyse directe est généralement impossible du fait des très faibles concentrations de ces éléments (de l'ordre du nM) et des concentrations élevées en éléments majeurs (nombreuses interférences). La plupart des techniques analytiques reposent donc sur le principe de préconcentration des métaux dissous sur des résines chélatrices échangeuses d'ions. C'est notamment le cas des résines à base de 8-hydroxyquinoline (8-HQ), ligand utilisé pour la préconcentration des métaux dissous dans des matrices salines, généralement immobilisé sur un support solide (Wen et al., 1999 ; Moreton, non publié). Schématiquement, l'échantillon d'eau de mer passe dans la colonne de préconcentration et les métaux dissous forment des complexes avec le 8-HQ. Une élution acide permet ensuite de décomplexer les métaux et d'analyser leur concentration sur spectromètre de masse ou four graphite. Ces techniques de préconcentration permettent une amélioration significative des limites de détection et une élimination substantielle de la matrice saline. En revanche, elles requièrent fréquemment un tamponnage de l'échantillon d'eau de mer avant l'étape de préconcentration, ce qui peut induire une contamination de

l'échantillon. Pour pallier ces différents problèmes de contamination, une technique dénommée DGT (Diffusive Gradients in Thin films, DGT Research, Lancaster, UK) a été développée il y a une dizaine d'années (Davison & Zhang, 1994).

• Principe

Les DGT sont de petits dispositifs mis au point pour la préconcentration passive *in situ* des métaux dissous (ions inorganiques et formes organiques labiles, c'est-à-dire les formes biodisponibles des métaux). Schématiquement, ils sont constitués d'une petite capsule plastique de 4 cm de diamètre (Figure 76.A) au fond de laquelle reposent successivement (Figure 76.B) :

- une couche de résine échangeuse d'ions de 400 μm d'épaisseur, constituée d'un ligand à base d'acide iminodiacétique (IDA, Chelex-100) imprégné dans un gel de polyacrylamide ;
- une couche d'hydrogel de diffusion (15 % acrylamide) de 800 μm d'épaisseur, perméable aux ions (diamètre des pores de l'ordre de 5 nM) ;
- un filtre Millipore en nitrate de cellulose de 135 μm d'épaisseur et de porosité 0,45 μm , agissant comme une extension du gel de diffusion.

• Théorie

La préconcentration *in situ* repose sur l'établissement rapide (quelques minutes après l'immersion du DGT) d'un gradient de concentration en métaux dissous entre la résine Chelex et le milieu extérieur (C_{ext}). Dans la couche de résine Chelex, la concentration des métaux en solution est nulle en raison de la capacité complexante de la résine (Figure 77). Pour être transportés du milieu extérieur jusqu'à la résine, ces éléments doivent diffuser au travers d'une couche limite de diffusion (Diffusive Boundary Layer - DBL) d'épaisseur δ , puis au travers du filtre et du gel de diffusion (épaisseur totale Δg). Dans des milieux non stagnants (vitesse du courant $> 0,02 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$), δ peut être considéré comme négligeable comparé à celle du gel de diffusion (Gimpel et al., 2001).

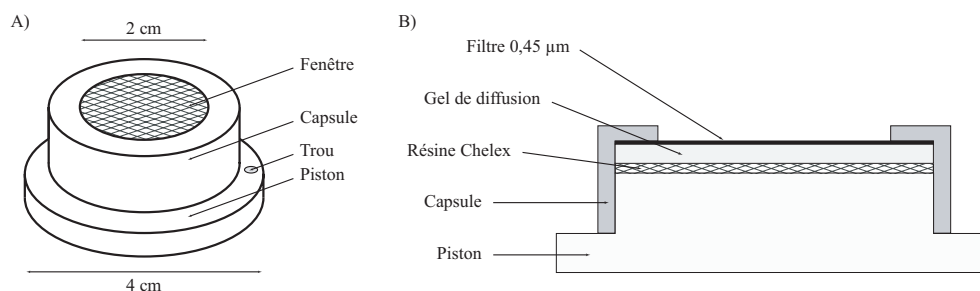


Figure 76 : Représentation schématique d'un capteur DGT. A) Aspect extérieur et dimensions du capteur. B) Vue en coupe des différentes couches de gel enfermées dans le capteur.

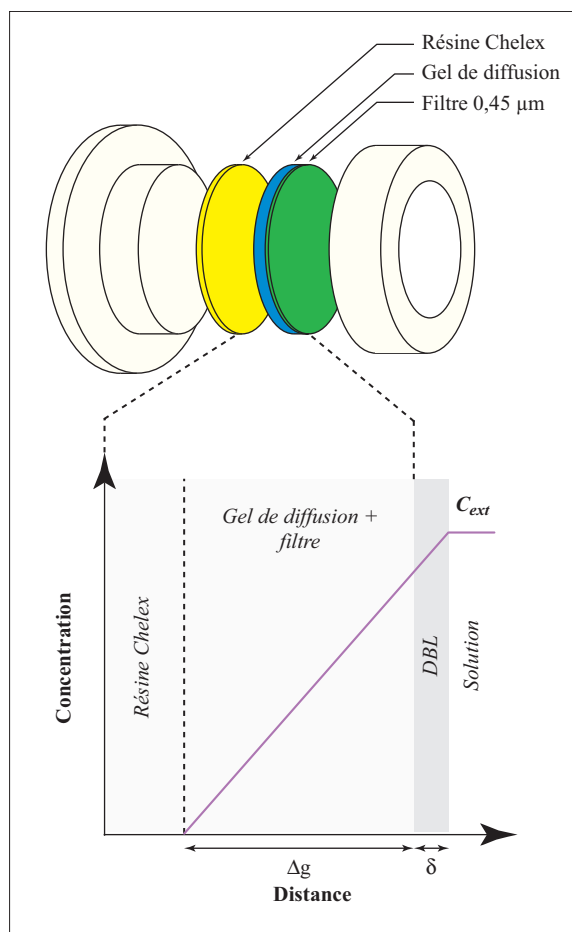


Figure 77 : Schéma d'un DGT (vue éclatée). La préconcentration *in situ* repose sur l'établissement d'un gradient de concentration en métaux dissous entre le milieu extérieur (concentration = C_{ext}) et la résine (concentration = 0).

• Pratique

Les DGT sont installés sous l'eau pendant une durée déterminée puis ramenés au laboratoire. Les métaux accumulés dans la résine grâce au gradient de concentration sont ensuite élués avec de l'acide et la concentration en métaux dans l'éluant peut ensuite être analysée sur ICP-MS. Connaissant la durée exacte d'immersion, la distance entre la résine et le milieu extérieur ($\approx \Delta g$ car δ négligeable en milieu marin), ainsi que le coefficient de diffusion de l'élément étudié, sa concentration dans le milieu extérieur, intégrée sur la durée de d'immersion, peut être calculée avec précision.

En conséquence, et parce qu'elle a été validée par de nombreux auteurs (Davison & Zhang, 1994 ; Zhang & Davison, 1995 ; Denney et al., 1999 ; Zhang & Davison, 2000), nous avons retenu cette technique pour la détermination des concentrations en métaux dissous (Cr, Mn, Co, Ni, Cu, Cd et Pb) sur nos deux sites d'étude. Ce suivi a été effectué d'une part afin de suivre pendant plusieurs mois (09/10/2002 - 17/09/2003) l'évolution des concentrations en métaux dans le compartiment pélagique dissous, avec une résolution hebdomadaire, et d'autre part afin de

pouvoir comparer ces concentrations à celles mesurées dans la coquille de *C. radula*. La stratégie d'échantillonnage a comporté deux phases distinctes. Au cours de chacune d'elles, n DGT (2 ou 3) ont été immergés sur chaque site d'étude, récupérés au bout d'une semaine et remplacés par n nouveaux DGT, permettant ainsi de retracer l'évolution hebdomadaire de la teneur en métaux dissous dans l'eau, la résine fournissant une intégration de l'information sur 7 jours. Pendant la première phase d'échantillonnage (17 premières semaines de mesure : 09/10/2002 - 05/02/2003), 3 DGT ont été installés sur chaque site pour avoir une idée de la reproductibilité de la méthode. Pendant la deuxième phase (32 semaines suivantes : 05/02/2003 - 17/09/2003), et par soucis d'économie, seuls 2 DGT ont été installés sur chaque site, l'un pour l'analyse des concentrations en métaux, l'autre au cas où le premier serait endommagé.

A l'achat, chaque DGT est enfermé dans un petit sachet en polyéthylène. L'installation des DGT se fait en plongée. Ils ne sont extraits de leur sachet qu'une fois le plongeur au fond de l'eau, c'est-à-dire quelques secondes avant d'être attachés individuellement avec un fil de Nylon sur un support en plastique ancré au fond par une gueuse de 8 kg hermétiquement enfermée dans un cylindre en PVC et enfouie dans le sédiment. Un flotteur situé à 1 m au-dessus du fond permet de maintenir l'ensemble vertical, les DGT se trouvant ainsi constamment à la même distance du fond (15 cm ; Figure 78). Le support plastique est situé à proximité de la sonde EBI-85A mesurant la température au fond de l'eau avec une résolution horaire (cf. 1^{ère} partie, chapitre 2, section 2.2.2). Une semaine plus tard, le plongeur détache les DGT et les ramène sur le bateau pour qu'ils soient immédiatement rincés à l'eau Milli-Q (résistivité = $17,8 \text{ M}\Omega \cdot \text{cm}^{-1}$) puis enfermés individuellement dans un sachet en polyéthylène ultra-propre (décontamination dans un bain d' HNO_3 10 %, puis triple rinçage à l'eau Milli-Q). Ils ont ensuite stockés à 4 °C jusqu'à leur analyse.

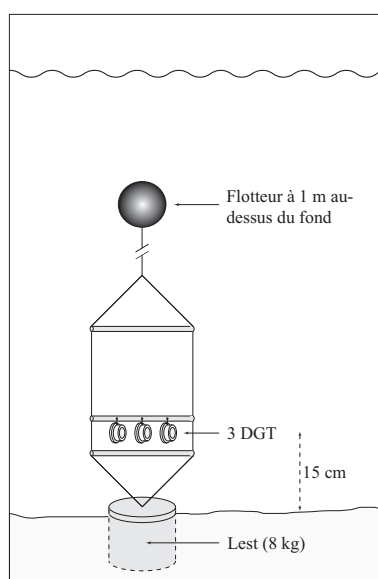


Figure 78 : Schéma du portoir utilisé pour l'immersion *in situ* des DGT.

- *Analyse*

L'analyse des résines a été réalisée à l'Université de Plymouth, Royaume-Uni (Dr. Eric Achterberg et Dr. Jason Truscott). Un premier lot de DGT, représentant les 13 premières semaines de prélèvement (09/10/2002 - 08/01/2003), a été analysé en mars 2004. Le second lot, représentant les 36 semaines de prélèvement suivantes (08/01/03 - 17/09/03), a été analysé en septembre 2004. Contrairement à ce qui avait été initialement envisagé, tous les DGT de ce deuxième lot ont été analysés.

La couche de résine échangeuse d'ions contenue au fond de chaque DGT est récupérée avec précaution et placée dans un microtube à centrifugation (Sure-Lock, Fisherbrand, Fisher Scientific, Royaume-Uni) préalablement décontaminé à l'acide. Les métaux complexés sur la résine y sont alors élués avec 1,5 mL d'HNO₃ ultra pur à 1 mol.L⁻¹ (ROMIL Ltd, Cambridge, Royaume-Uni) pendant 24 heures. C'est la concentration en métaux dissous dans cet éluant (C_e) qui sera finalement analysée. 500 µL de cet éluant sont pipetés dans le microtube et dilués 20 fois avec de l'HNO₃ 1 % ultra pur (ROMIL Ltd, Cambridge, Royaume-Uni) dans un tube en polystyrène de 30 mL préalablement décontaminé à l'acide. Un standard interne (5 ng de rhénium) est ajouté dans le tube pour corriger toute dérive analytique durant l'analyse effectuée sur un ICP-MS haute-résolution (HR-ICP-MS Axiom, VG Elemental, UK ; cf. Tableau 11 pour les conditions opératoires). Quatre DGT sont utilisés comme blancs (rinçage de leur surface à l'eau Milli-Q puis élution acide). Un contrôle de la qualité des mesures est effectué grâce au matériel de référence certifié SLRS-4 (National Research Council of Canada). La quantification est effectuée grâce à une droite de calibration tracée à partir de 8 solutions standard multi-élémentaires de concentrations différentes (0 à 100 ng.mL⁻¹). Echantillons, blancs, et SLRS-4 ont systématiquement été analysés en triplicats.

Tableau 11 : Conditions opératoires de l'ICP-MS utilisé pour la détermination des concentrations en métaux dissous dans l'eau (méthode DGT).

Caractéristiques générales	
Puissance plasma	1350 W
Débits d'argon	
Gaz plasmagène	14,0 L.min ⁻¹
Gaz auxiliaire	0,85 L.min ⁻¹
Gaz nébuliseur	0,75 L.min ⁻¹
Débit de l'échantillon	1 mL.min ⁻¹
Cônes	Ni
Eléments analysés	
Temps d'acquisition	50 ms
Basse résolution (R = 400)	¹⁰³ Rh (standard interne), ¹¹¹ Cd, ²⁰⁸ Pb
Résolution standard (R = 4000)	⁵² Cr, ⁵⁵ Mn, ⁵⁹ Co, ⁶⁰ Ni, ⁶³ Cu

A partir de la concentration C_e d'un élément métallique X donné dans l'éluant (résine Chelex éluée avec 1,5 mL d' HNO_3), il est possible de calculer la masse de X accumulée par la résine :

$$M = C_e \times (V_{\text{acide}} + V_{\text{gel}}) / f_e$$

avec M = masse de X accumulée dans la résine Chelex (en ng)

C_e = concentration en X dans l'éluant (en ng.mL^{-1})

V_{acide} = volume d'acide utilisé pour l'éluion de la résine (= 1,5 mL)

V_{gel} = volume de la couche de résine (= 0,15 mL)

f_e = facteur d'éluion (fraction des métaux accumulés, élués avec l'acide = 0,8)

Puis, connaissant M , il est possible de déterminer la concentration moyenne C_{ext} (intégration sur la durée d'immersion) de X dans l'eau du site d'étude :

$$C_{\text{ext}} = M \times \Delta g / (D \times A \times t)$$

avec C_{ext} = concentration en X dans l'eau du site (en ng.mL^{-1} = ppb)

Δg = épaisseur du gel de diffusion et du filtre (= 0,093 cm)

D = coefficient de diffusion de X dans le gel de diffusion (en $\text{cm}^2.\text{s}^{-1}$; Tableau 12). Ce coefficient est fonction de la température de l'eau du site d'étude, déterminée comme étant la température moyenne sur la durée d'immersion

A = surface de la fenêtre d'exposition du DGT (= 3,14 cm^2)

T = durée d'immersion (en s)

Tableau 12 : Coefficients de diffusion des ions métalliques dans le gel de diffusion des DGT, pour des températures de l'eau comprises entre 20 et 30 °C (calculés d'après Li & Gregory, 1974).

T (°C)	Coefficient de diffusion ($10^6 \text{ cm}^2.\text{s}^{-1}$)								
	Cd	Co	Cr	Cu	Fe	Mn	Ni	Pb	Zn
20	5,30	5,17	4,39	5,42	5,32	5,09	5,02	6,99	5,29
21	5,46	5,32	4,52	5,58	5,47	5,24	5,17	7,19	5,44
22	5,61	5,47	4,65	5,74	5,63	5,39	5,32	7,40	5,60
23	5,77	5,63	4,78	5,90	5,79	5,54	5,47	7,61	5,76
24	5,93	5,78	4,91	6,06	5,95	5,69	5,62	7,82	5,92
25	6,09	5,94	5,05	6,23	6,11	5,85	5,77	8,03	6,08
26	6,26	6,10	5,19	6,40	6,28	6,01	5,93	8,25	6,24
27	6,43	6,27	5,32	6,57	6,45	6,17	6,09	8,47	6,41
28	6,60	6,43	5,47	6,74	6,62	6,33	6,25	8,69	6,58
29	6,77	6,60	5,61	6,92	6,79	6,50	6,41	8,92	6,75
30	6,94	6,77	5,75	7,10	6,96	6,66	6,58	9,15	6,92

3.2.2 - Mesure des concentrations en métaux dans le sédiment

La mobilité des métaux traces liés aux sédiments, ainsi que leur biodisponibilité et leur écotoxicité potentielles pour les organismes benthiques, dépendent majoritairement de la forme physico-chimique sous laquelle ils se trouvent et de la façon dont ils sont liés aux sédiments. Par conséquent, il est beaucoup plus judicieux dans le cadre d'études écotoxicologiques d'analyser les concentrations de certaines de ces formes physico-chimiques plutôt que les concentrations totales en métaux liés aux sédiments (Tessier & Campbell, 1987). Cependant, la détermination de la concentration d'une forme physico-chimique particulière est difficile et souvent impossible. L'analyse de fractions plus larges, comme la fraction acido-soluble (fraction des métaux liés aux sédiments qui peut être extraite en utilisant un acide faible), représente un bon compromis entre une extraction totale et une extraction trop spécifique. De nombreuses techniques dites "d'extractions séquentielles" ont été proposées au cours des 25 dernières années, notamment en ce qui concerne l'extraction de la fraction biodisponible des sédiments (voir la revue de Turner & Olsen, 2000). Elles permettent de solubiliser sélectivement différentes phases sédimentaires par des attaques ménagées successives, libérant séquentiellement les métaux associés.

Les concentrations en métaux (Cr, Mn, Co, Ni, Cu, Cd et Pb) ont été analysées dans la fraction biodisponible des sédiments sur les sites SM et BK afin : (1) d'étudier leurs variations temporelles, et (2) de les comparer avec les concentrations mesurées dans la coquille de *C. radula*. Des prélèvements de sédiment ont donc été réalisés mensuellement en plongée sur les deux sites, entre le 24/10/2002 et le 10/09/2003, à l'aide de carottiers de 4 cm de diamètre, préalablement décontaminés pendant 24 heures dans un bain d'HNO₃ 10 %, puis rincés trois fois à l'eau Milli-Q. A chaque fois, 10 carottes de sédiment ont été prélevées dans une zone d'environ 10 m², pour récupérer les 5 premiers mm de sédiment. Les sédiments des 10 carottes ont ensuite été mélangés dans des sachets stériles en polyéthylène, puis congelés à -25 °C et lyophilisés. Ils ont enfin été tamisés à sec sur un tamis en nylon de maille 63 µm car la fraction métallique désorbée dépend en grande partie des caractéristiques physico-chimiques des sédiments, notamment de leur granulométrie. Il est donc préférable d'effectuer la désorption sur des sédiments de même granulométrie, et plus particulièrement sur leur fraction fine, afin de pouvoir comparer entre eux des sédiments de nature différente.

La méthode de minéralisation utilisée dans le cadre de cette étude est basée sur une extraction douce à l'acide acétique, l'action de l'ion acétate étant vraisemblablement proche de celle des ligands présents dans le tube digestif des organismes (Turner & Olsen, 2000). Validée par la commission européenne (Community Bureau of Reference - BCR), elle vise à standardiser les procédures d'extractions séquentielles (Rauret et al., 2001). Le protocole comporte 4 fractions :

- fraction acido-soluble (ions échangeables et carbonates) ;
- fraction réductible (oxydes de fer et manganèse) ;
- fraction oxydable (organique/sulfures) ;
- fraction résiduelle.

Seule la fraction acido-soluble, généralement considérée comme étant la seule véritablement biodisponible (Tessier et al., 1984 ; Tessier & Campbell, 1987 ; Turner & Olsen, 2000), a été minéralisée selon ce protocole. Une fraction du sédiment tamisé (500 mg) est introduite dans un tube à centrifuger Falcon de 50 mL en polypropylène, préalablement décontaminé pendant 24 heures dans un bain d'HNO₃ puis rincé à l'eau Milli-Q. Puis, 20 mL d'acide acétique 0,11 mol.L⁻¹ (HOAc) sont ajoutés dans le tube qui est alors hermétiquement fermé et placé en agitation rotative pendant 16 heures à une vitesse de 30 tours par minutes, dans une pièce climatisée à 22 °C. Le tube est ensuite centrifugé à 3000 g pendant 20 minutes et 10 mL de surnageant sont ensuite conditionnés dans des tubes en polypropylène, conservés à 4 °C jusqu'à analyse. Chaque sédiment est analysé en triplicat, soit 72 échantillons au total (12 mois de prélèvement × 2 sites × 3 réplicats).

Douze échantillons de BCR-701 (sédiment de référence permettant la certification des analyses pour le chrome, le nickel, le cuivre, le cadmium et le plomb ; Rauret et al., 2001) ont également été analysés conjointement aux 72 autres échantillons, selon le même protocole que ces derniers, afin de contrôler la validité de la méthode de minéralisation et d'analyse des métaux. De plus, 12 blancs (20 mL d'HOAc 0,11 mol.L⁻¹ sans sédiment) traités selon le même protocole que les autres échantillons ont été analysés afin de contrôler l'absence de contamination lors du processus de minéralisation.

L'analyse des métaux dans tous ces échantillons (blancs, sédiment des deux sites et BCR-701) a ensuite été effectuée par ICP-AES (Inductively Coupled Plasma Atomic Emission Spectrometer 3200 DV, Perkin Elmer). La description technique de l'appareil, le principe de fonctionnement et la méthodologie, ainsi que les avantages et limites de l'analyse par ICP-AES sont exposés en détail par Boss & Freedman (1997). Brièvement, les atomes peuvent capter de l'énergie dans le milieu extérieur et cette absorption permet de passer d'un état fondamental à un état excité. Ce dernier étant instable, l'atome va retrouver spontanément son état fondamental en émettant une énergie électromagnétique : c'est le phénomène d'émission atomique. En ICP-AES, l'échantillon à analyser est sous forme liquide. Cette solution est conduite dans un tube capillaire par une pompe péristaltique. Elle passe ensuite sous forme d'aérosol dans une chambre spéciale grâce à une technique de nébulisation par l'argon. L'échantillon est ensuite injecté dans une torche à plasma d'argon à de très hautes températures (jusqu'à 10 000 °K), provoquant l'ionisation des atomes. Leur retour à un état d'énergie plus bas s'accompagne de l'émission de radiations de

longueurs d'onde spécifiques d'un élément à analyser. Ces radiations sont captées et analysées par un spectromètre. Leur intensité est directement proportionnelle à la concentration de l'élément dans la solution initiale. Il peut cependant y avoir des perturbations du signal, notamment des interférences spectrales entre éléments. Celles-ci ont été réduites en sélectionnant les meilleures longueurs d'ondes, puis corrigées en quasi-totalité par des modèles mathématiques de déconvolution de signal, dits modèles MSF (Multicomponent Spectral Fitting), comme le recommandent Boss & Freedon (1997 : sections 4-16 à 4-22).

Les résultats d'analyse de chaque élément, corrigés des valeurs des blancs, sont exprimés en $\mu\text{g.L}^{-1}$. L'expression des concentrations en mg de métal par kg de sédiment sec s'obtient par le calcul suivant :

$$C_{\text{éch}} = (C_{\text{ICP}} \times V / M_{\text{éch}})$$

où $C_{\text{éch}}$ est la concentration de l'élément dans l'échantillon de sédiment (en mg.kg^{-1}), C_{ICP} est la concentration de l'élément dans la solution (en $\mu\text{g.L}^{-1}$), V est le volume d'acide acétique ajouté à l'échantillon (0,02 L dans notre cas), et $M_{\text{éch}}$ est la masse sèche de l'échantillon de sédiment (en g).

3.2.3 - Mesure des concentrations en métaux dans les coquilles

Les 6 coquilles de *C. radula* analysées dans le cadre de cette étude sont celles ayant précédemment été étudiées pour leur composition isotopique (SM1, SM2, SM3, BK1, BK2, et BK3 ; cf. 3^{ème} partie, chapitre 1, section 2). La méthodologie employée pour ces analyses (LA-ICP-MS) a été décrite en détail dans la section 2 de ce chapitre. La comparaison des rapports des abondances naturelles relatives des différents isotopes de chaque élément analysé à leur rapport dans la matrice calcitique de ces 6 coquilles nous a permis de vérifier la présence ou l'absence d'interférences, et ainsi de choisir l'isotope le plus pertinent pour les interprétations, à savoir : ^{53}Cr , ^{55}Mn (élément mono-isotopique), ^{59}Co (élément mono-isotopique), ^{62}Ni , ^{63}Cu , ^{110}Cd et ^{208}Pb . Les limites de détection (LD), calculées pour chaque élément analysé, correspondent à 3 fois l'écart-type des blancs d'argon. Elles sont récapitulées dans le Tableau 13.

Tableau 13 : Limites de détection de la méthode LA-ICP-MS, mesurées dans nos conditions opératoires.

	Cr	Mn	Co	Ni	Cu	Cd	Pb
Limite de détection (3σ des blancs en $\text{ppb} = \text{ng.g}^{-1}$)	227,7	34,9	24,3	295,0	41,1	25,5	4,7

3.2.4 - Traitement statistique des résultats

L'existence de relations entre les concentrations des différents métaux pris deux à deux a été testée à l'aide du coefficient de corrélation de Pearson (r), à la fois dans le compartiment dissous et dans les coquilles. Afin de mettre en évidence la présence ou l'absence de différences entre les concentrations moyennes en métaux (compartiments dissous et sédimentaire) sur les deux sites d'étude, une analyse de variance (ANOVA) a été effectuée pour chaque métal, après vérification de l'homogénéité des variances par le test de Bartlett ($\alpha = 0,05$). En cas de non-respect de cette condition, même après transformation logarithmique des données, le test de comparaison des médianes de Kruskal-Wallis (test non paramétrique) a été utilisé comme alternative à l'ANOVA. Ce test a également été utilisé pour mettre en évidence la présence ou l'absence de différences entre les concentrations moyennes en métaux dans les 3 coquilles de chaque site d'étude, ainsi qu'entre les concentrations coquillières en métaux sur les deux sites d'étude. Enfin, une méthode factorielle d'ordination (ACP, analyse en composantes principales) a été utilisée pour mettre en évidence des liens entre les différents métaux analysés dans le compartiment dissous.

3.3 - Résultats

3.3.1 - Concentrations en métaux dissous

Aucune dérive analytique significative n'a été observée au cours de l'analyse de chacun des deux lots de DGT. L'analyse des échantillons de SLRS-4 a donné des concentrations similaires aux valeurs certifiées. Les 17 premières semaines de mesure des DGT (triplicats) ont permis d'estimer la variabilité inter-DGT des concentrations en métaux (Tableau 14). Cette variabilité correspond à l'écart-type relatif (RSD) moyen, calculé sur 3 DGT et exprimé en %. Bien que non négligeable, elle reste très acceptable ($< 25\%$) pour le manganèse, le cobalt, le nickel et le plomb. Elle est en revanche relativement élevée pour le cadmium (69,2 %) et, dans une moindre mesure, pour le cuivre (46,2 %) et le chrome (34,4 %). Cette variabilité est d'autre part du même ordre de grandeur sur les deux sites d'étude.

Tableau 14 : Variabilité inter-DGT des mesures des concentrations en métaux dissous (Cr, Mn, Co, Ni, Cu, Cd et Pb), sur chacun des deux sites d'étude.

Site d'étude	RSD moyen (%)						
	Cr	Mn	Co	Ni	Cu	Cd	Pb
SM	32,5	19,6	24,0	32,3	57,8	72,0	21,8
BK	36,2	22,5	24,4	16,1	35,4	66,5	24,5
Moyenne	34,4	21,1	24,2	24,0	46,2	69,2	23,2

L'évolution temporelle des concentrations en métaux dissous (ions inorganiques et formes organiques labiles) a pu être retracée sur les deux sites d'étude d'octobre 2002 à septembre 2003 avec une résolution hebdomadaire (Figure 79 et Figure 80).

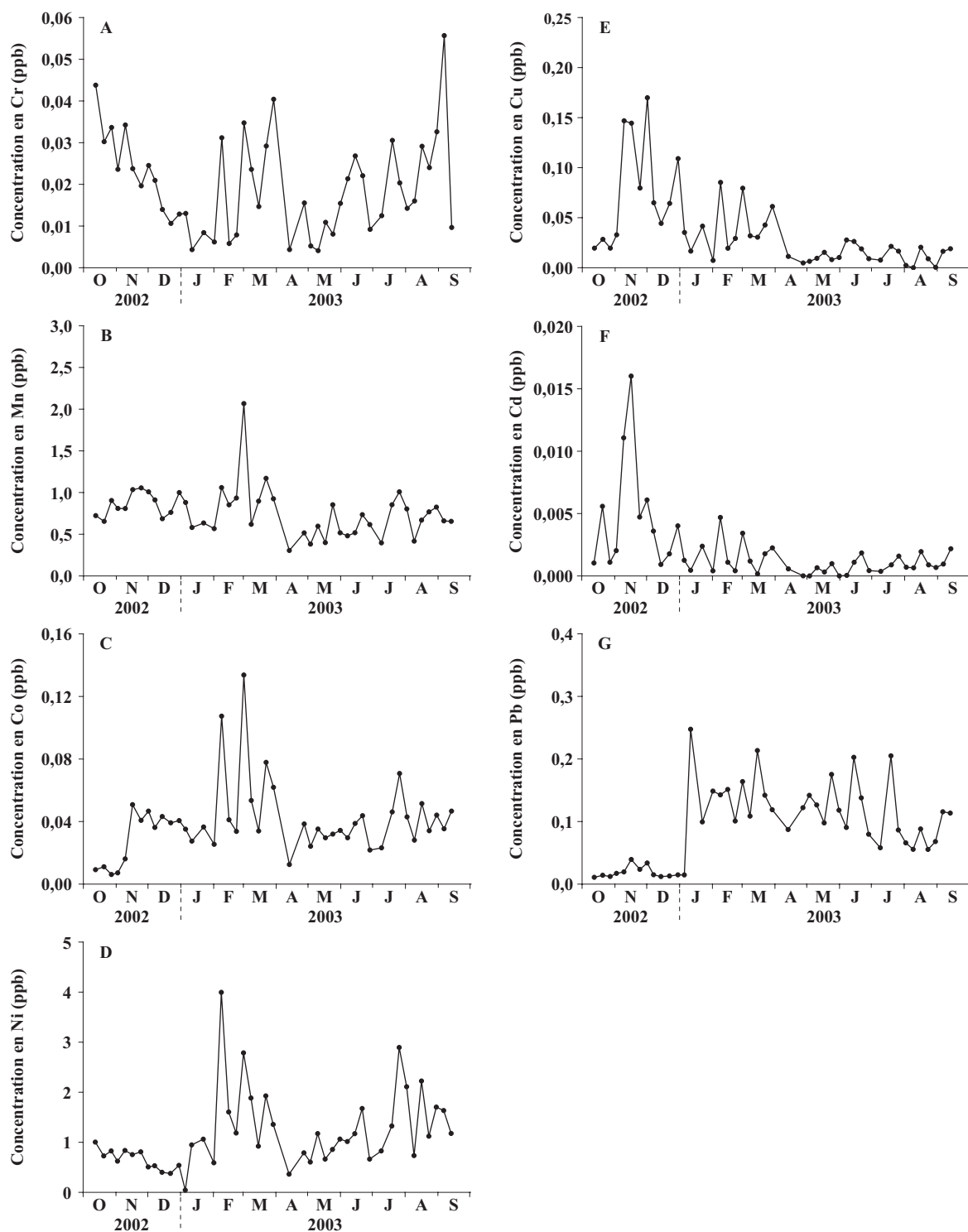


Figure 79 : Evolution temporelle des concentrations en métaux dissous (ions inorganiques et formes organiques labiles) mesurées sur le site SM à l'aide des DGT. A) Chrome. B) Manganèse. C) Cobalt. D) Nickel. E) Cuivre. F) Cadmium. G) Plomb.

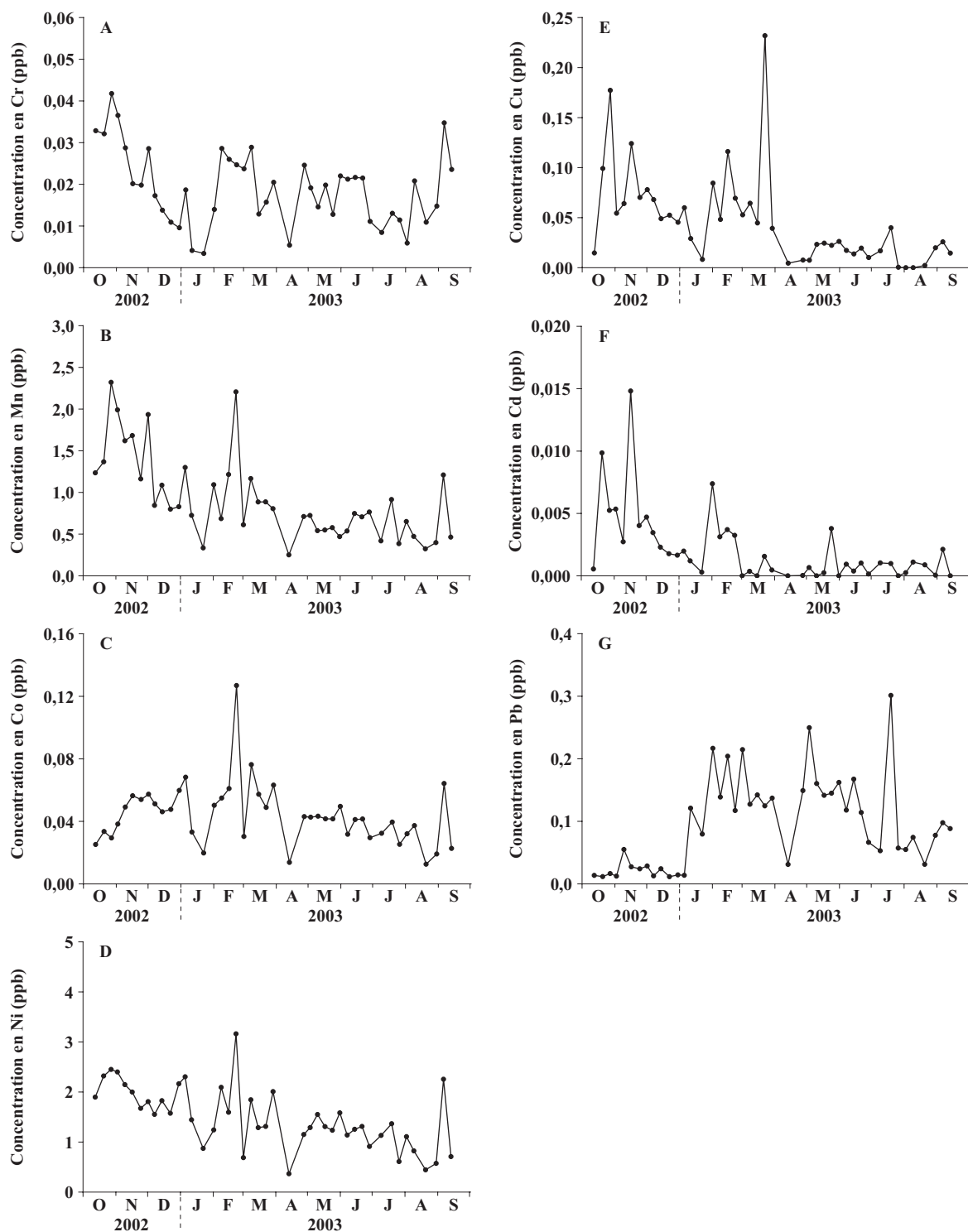


Figure 80 : Evolution temporelle des concentrations en métaux dissous (ions inorganiques et formes organiques labiles) mesurées sur le site BK à l'aide des DGT. A) Chrome. B) Manganèse. C) Cobalt. D) Nickel. E) Cuivre. F) Cadmium. G) Plomb.

Quatre remarques principales peuvent être émises quant à ces profils. Premièrement, des variations importantes peuvent être mises en évidence pour tous les métaux sur les deux sites d'étude. Deuxièmement, seules les concentrations en chrome présentent un cycle annuel bien

marqué avec des valeurs maximales en septembre-octobre. Troisièmement, des concentrations relativement élevées en chrome, manganèse, cobalt et nickel ont été mesurées sur les deux sites d'étude de janvier à avril 2003. C'est également le cas pour le cuivre en baie de Koutio. Enfin, les profils de concentration en plomb sont très différents de ceux des autres métaux : sur les deux sites d'étude, on observe une augmentation brutale des concentrations, d'un facteur 10, au début du mois de janvier 2003.

Les concentrations moyennes en chrome, cobalt, cuivre, cadmium et plomb ne sont pas significativement différentes entre les deux sites d'étude et sont inférieures à $0,1 \mu\text{g.L}^{-1}$ dans tous les cas (Tableau 15). Les concentrations moyennes en manganèse sont beaucoup plus élevées, légèrement inférieures à $1 \mu\text{g.L}^{-1}$, mais non significativement différentes entre les deux sites (test de Kruskal-Wallis : $p = 0,367$). En revanche, les concentrations moyennes en nickel sont significativement plus élevées sur le site BK que sur le site SM (ANOVA : $F = 5,428$; $ddl = 1$ et 87 ; $p = 0,022$).

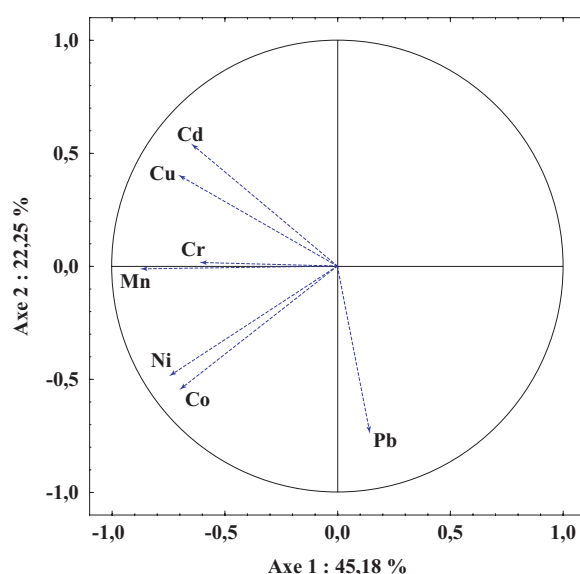
Des corrélations significatives sont mises en évidence pour de nombreux métaux (Tableau 16). Les plus fortes ($r > 0,6$) sont observées entre manganèse et nickel, entre nickel et cobalt, et entre cadmium et cuivre. A l'inverse, le plomb se détache par l'absence de corrélation significative avec les autres métaux, à l'exception du cobalt ($r = 0,23$) et du cadmium ($r = -0,31$). L'ACP réalisée sur notre jeu de données permet de mettre en évidence 4 groupes de métaux : (1) Cd et Cu, (2) Cr et Mn, (3) Ni et Co, et (4) Pb (Figure 81).

Tableau 15 : Concentrations moyennes en métaux dissous dans l'eau des deux sites (ions inorganiques et formes organiques labiles) et statistiques des ANOVA (ou test de Kruskal-Wallis dans le cas du Mn) effectuées pour déterminer l'existence ou non de différences significatives entre les deux sites d'étude.

Métal	Concentration moyenne ($\mu\text{g.L}^{-1}$)		Analyse de variance		
	SM	BK	<i>ddl</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Cr	0,020	0,019	1 et 87	0,069	0,794 ^{NS}
Mn	0,767	0,923	Test de Kruskal-Wallis :		0,367 ^{NS}
Ni	1,156	1,495	1 et 87	5,428	0,022
Co	0,039	0,044	1 et 87	1,054	0,307 ^{NS}
Cu	0,037	0,046	1 et 87	1,040	0,311 ^{NS}
Cd	0,002	0,002	1 et 87	0,000	0,998 ^{NS}
Pb	0,093	0,096	1 et 87	0,057	0,812 ^{NS}

Tableau 16 : Matrice des coefficients de corrélation de Pearson entre les différents métaux analysés dans le compartiment dissous (^{NS} : $p > 0,05$; * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).

	Cr	Mn	Ni	Co	Cu	Cd
Mn	0,48 ***					
Ni	0,43 ***	0,63 ***				
Co	0,25 *	0,58 ***	0,74 ***			
Cu	0,29 **	0,57 ***	0,22 *	0,31 **		
Cd	0,30 **	0,48 ***	0,20 ^{NS}	0,18 ^{NS}	0,68 ***	
Pb	-0,11 ^{NS}	-0,16 ^{NS}	0,09 ^{NS}	0,23 *	-0,18 ^{NS}	-0,31 **

**Figure 81** : Projection des variables "concentrations en métaux dissous" dans le plan factoriel formé par les 1^{er} et 2^{ème} axes principaux de l'analyse en composantes principales (ACP), expliquant 67,43 % de la variance totale.

3.3.2 - Concentrations en métaux dans les sédiments

La mesure des concentrations en chrome, nickel, cuivre, cadmium et plomb dans 12 échantillons du sédiment de référence BCR-701, analysés conjointement au sédiment des sites SM et BK, indique que nos analyses peuvent être validées pour le chrome et le nickel (Tableau 17). Pour le cadmium, les résultats obtenus sont très proches des valeurs certifiées. L'analyse donne une légère surestimation des concentrations en cuivre. A l'inverse, les concentrations en plomb sont légèrement sous-estimées. Pour les autres éléments analysés (Mn et Co), aucune référence n'est disponible et les résultats doivent donc être considérés avec prudence.

Cependant, les concentrations mesurées en solution (C_{ICP} ; cf. section 3.2.2 de ce chapitre) sont inférieures aux limites de détection (LD) de la méthode (Tableau 17) pour le chrome, le cuivre, le cadmium et le plomb, et ce sur les deux sites d'étude. C'est également le cas pour le cobalt dans les sédiments du site SM. Ne sont donc présentés dans ce chapitre que les

concentrations en manganèse et en nickel dans les sédiments de surface des deux sites, ainsi que les concentrations en cobalt sur le site BK.

La concentration en manganèse dans la fraction biodisponible des sédiments de surface du site SM varie de 19,06 à 35,23 mg.kg⁻¹ (Figure 82). Elle a tendance à augmenter régulièrement tout au long de la période d'étude (régression linéaire : $n = 12$; $r^2 = 0,579$; $p = 0,004$). Dans le sédiment du site BK, elle s'échelonne de 37,26 à 64,71 mg.kg⁻¹. Elle est relativement élevée en février et mars 2003. Aucune tendance nette ne peut toutefois être décrite au cours de la période d'étude.

La concentration en nickel dans cette même fraction varie de 0,67 à 1,56 mg.kg⁻¹ sur le site SM (Figure 82). Là encore, elle tend à augmenter régulièrement au cours de la période d'étude (régression linéaire : $n = 12$; $r^2 = 0,391$; $p = 0,030$). Elle s'échelonne de 2,26 à 3,90 mg.kg⁻¹ sur le site BK, avec un maximum le 19/03/2003, soit 5 jours après le passage du cyclone Erica. Excepté ce prélèvement, elle est relativement constante tout au long de l'année.

Enfin, la concentration en cobalt sur le site BK tend à augmenter régulièrement au cours de l'année, de 0,25 mg.kg⁻¹ en novembre 2002 à 0,53 mg.kg⁻¹ en septembre 2003 (Figure 82). Cette tendance n'est toutefois pas statistiquement significative, probablement à cause d'un maximum de concentration mesuré le 19/03/2003 (0,79 mg.kg⁻¹).

Notons d'autre part que la concentration en manganèse dans la fraction biodisponible des sédiments de surface est significativement plus élevée en BK qu'en SM (ANOVA : $F = 56,20$; $ddl = 1$ et 22 ; $p < 0,001$). Il en est de même pour la concentration en nickel (ANOVA : $F = 136,56$; $ddl = 1$ et 22 ; $p < 0,001$) et pour le cobalt (concentrations sur le site SM inférieures à la limite de détection de la méthode).

Tableau 17 : Concentrations moyennes en métaux (Cr, Mn, Co, Ni, Cu, Cd, et Pb) mesurées dans le sédiment de référence certifié BCR-701. Ces valeurs sont à comparer avec les valeurs certifiées (NC : valeur non communiquée ; IC 95 % : intervalle de confiance à 95 %). Sont également indiquées les limites de détection de la méthode.

Performances analytiques			Concentrations						
			Cr	Mn	Co	Ni	Cu	Cd	Pb
BCR-701	Valeur mesurée (mg.kg ⁻¹)	Moyenne	2,29	179,39	2,08	15,09	53,36	6,97	2,28
		Ecart-type	0,04	0,73	0,02	0,01	0,21	0,04	0,10
		RSD (%)	1,70	0,41	1,08	0,07	0,39	0,52	4,21
	Valeur certifiée (mg.kg ⁻¹)	Moyenne + ½ IC 95 %	2,42	NC	NC	16,3	51,0	7,69	3,39
		Moyenne	2,26	NC	NC	15,4	49,3	7,34	3,18
		Moyenne - ½ IC 95 %	2,10	NC	NC	14,5	47,6	6,99	2,97
Limites de détection (3σ des blancs; en µg.L ⁻¹)			6,05	8,80	7,13	2,76	5,64	9,34	16,25

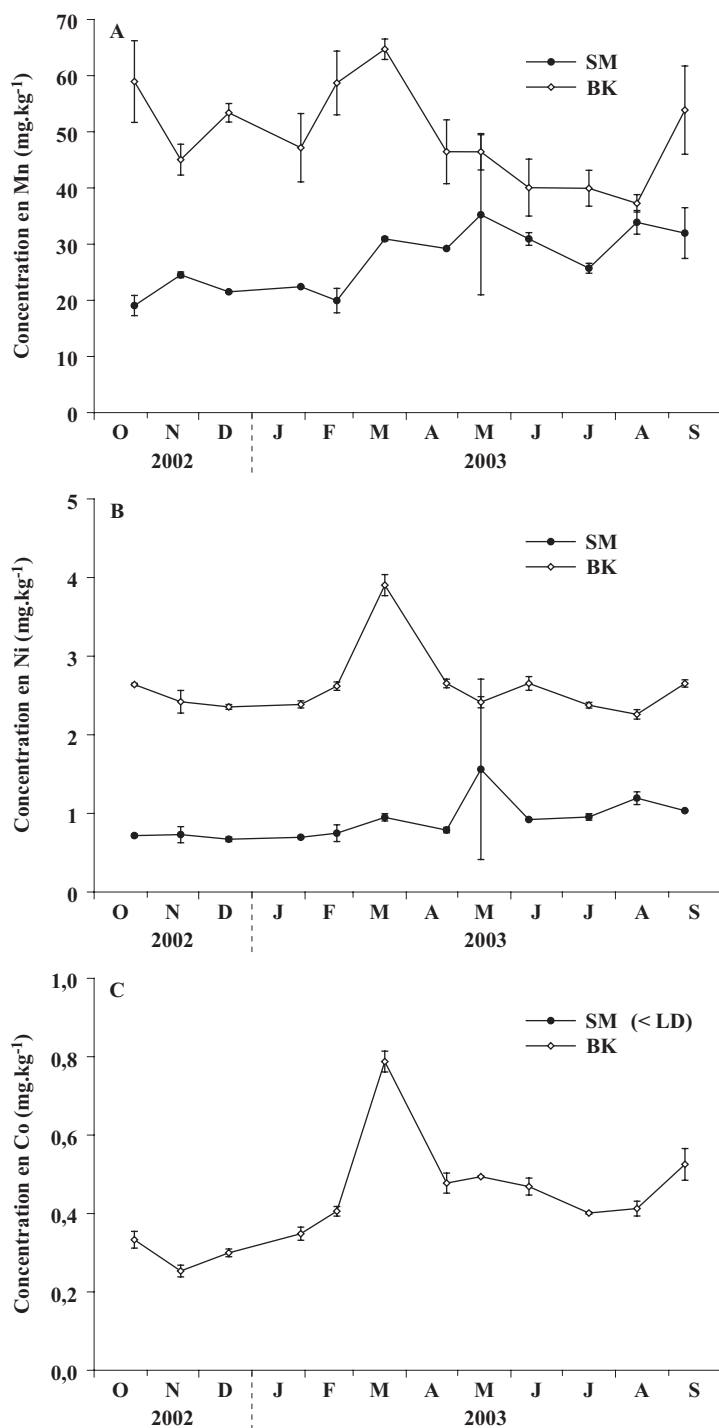


Figure 82 : Evolution temporelle des concentrations en métaux dans la fraction biodisponible des sédiments de surface (5 premiers mm) des sites SM et BK (moyenne $\pm 1\sigma$). A) Manganèse. B) Nickel. C) Cobalt (résultats pour le site SM non représentés car inférieurs à la limite de détection pour cet élément).

3.3.3 - Concentrations en métaux dans les coquilles

• Chrome

La concentration en chrome dans les 3 coquilles du site SM varie de 0 à 0,97 ppm (Figure 83.A). Elle est inférieure à la limite de détection pour le profil de la coquille SM1, ainsi que pour une partie de ceux des coquilles SM2 et SM3. Elle est plus élevée d'octobre à novembre 2002, et de mars à juillet 2003.

Pour les coquilles du site BK, la concentration en chrome varie de 0,12 à 0,99 ppm (Figure 83.B). Elle est inférieure à la limite de détection pour une partie du profil des 3 coquilles, particulièrement d'août à décembre 2002. Elle augmente progressivement d'août 2002 à juillet 2003, et ce pour les 3 coquilles.

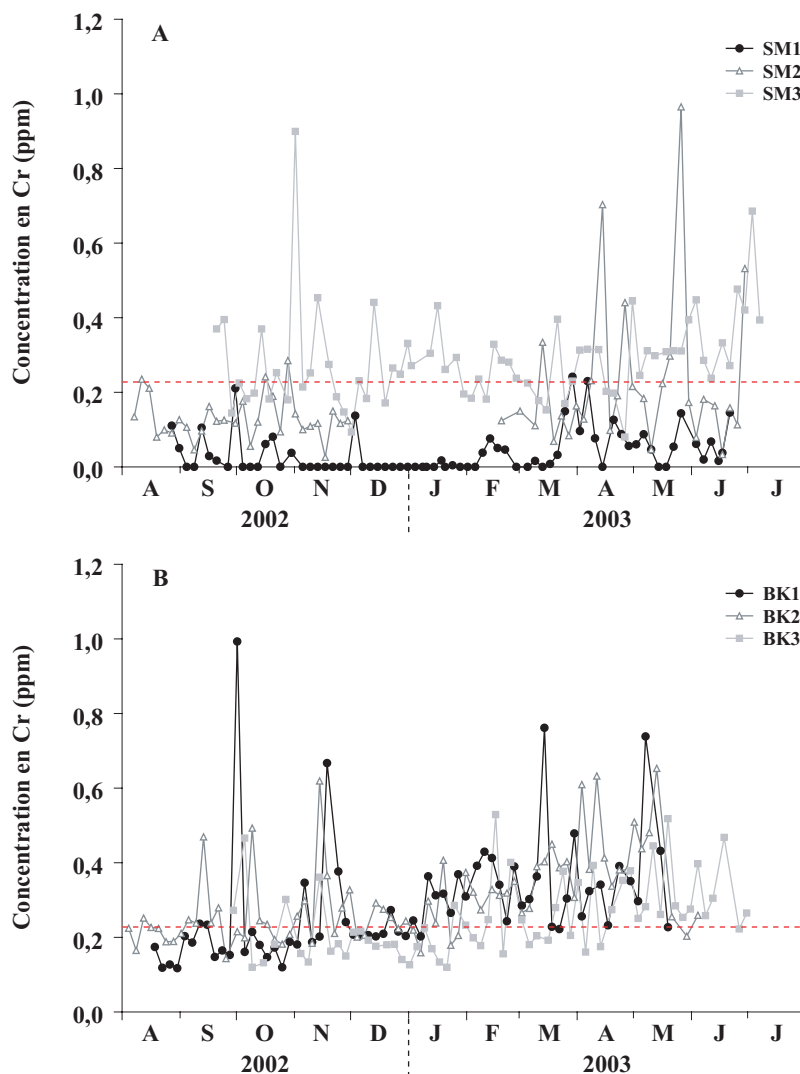


Figure 83 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en chrome dans les coquilles de 6 spécimens de *Comptopallium radula* prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le chrome.

• *Manganèse*

La concentration en manganèse dans les 3 coquilles du site SM varie de 0,57 à 8,30 ppm (Figure 84.A). Elle est supérieure à la limite de détection pour l'intégralité des profils des 3 coquilles. Elle est globalement plus élevée d'août à novembre 2002, ainsi que de mars à juin 2003.

Pour les coquilles du site BK, elle varie de 1,29 à 13,82 ppm (Figure 84.B). Elle est supérieure à la limite de détection pour l'intégralité des profils des 3 coquilles. Aucune tendance saisonnière ne peut raisonnablement être décrite pour ces 3 coquilles.

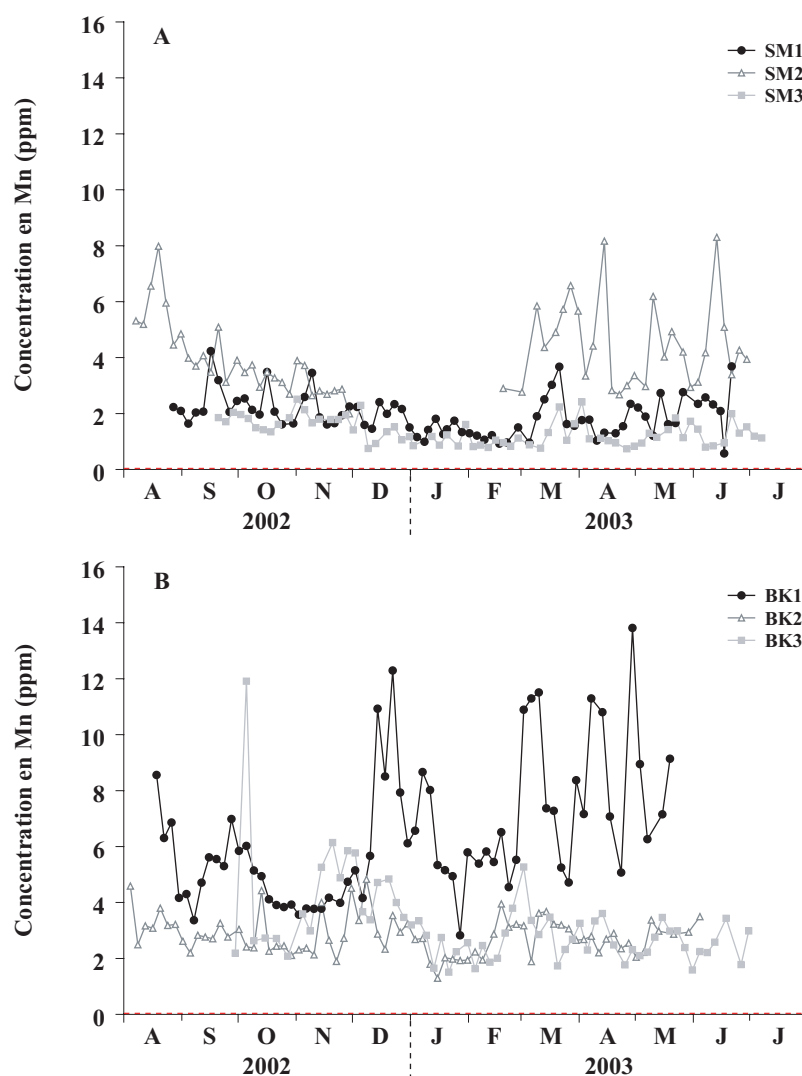


Figure 84 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en manganèse dans les coquilles de 6 spécimens de *Comptopallium radula* prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le manganèse.

- *Cobalt*

La concentration en cobalt dans les 3 coquilles du site SM varie de 0,80 à 1,28 ppm (Figure 85.A). Elle est supérieure à la limite de détection pour l'intégralité des profils des 3 coquilles et varie très peu entre août 2002 et juillet 2003.

Elle varie de 0,78 à 1,08 ppm dans les coquilles du site BK (Figure 85.B). Elle est supérieure à la limite de détection pour l'intégralité des profils des 3 coquilles et ne présente que peu de variations sur la période d'étude.

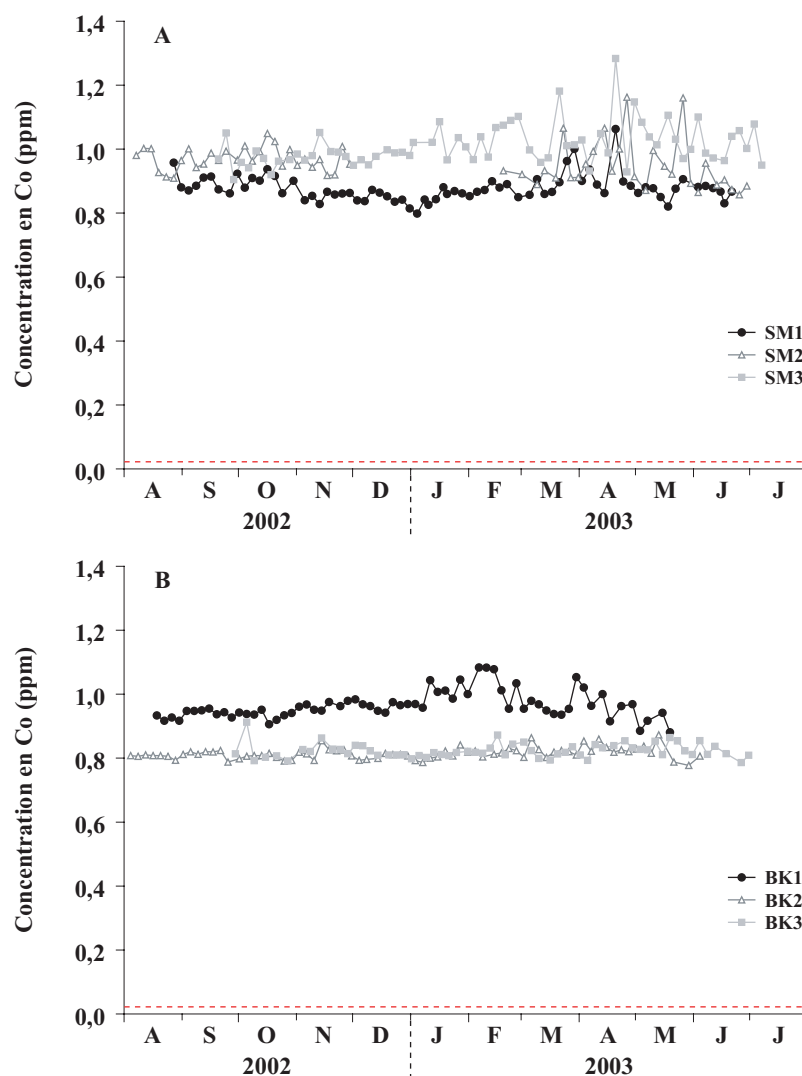


Figure 85 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en cobalt dans les coquilles de 6 spécimens de *Comptopallium radula* prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le cobalt.

- *Nickel*

La concentration en nickel dans les 3 coquilles du site SM varie de 0 à 1,55 ppm (Figure 86.A). Elle est inférieure à la limite de détection pour la majeure partie du profil de la coquille SM2, ainsi que pour une partie de celui de la coquille SM1. Aucune tendance saisonnière ne peut être décrite.

Sa concentration dans les coquilles du site BK varie de 0 à 1,63 ppm (Figure 86.B). Elle est inférieure à la limite de détection pour une partie du profil de la coquille BK1, majoritairement d'août 2002 à janvier 2003. Comme la concentration en chrome dans ces 3 mêmes coquilles, elle augmente progressivement d'août 2002 à juillet 2003.

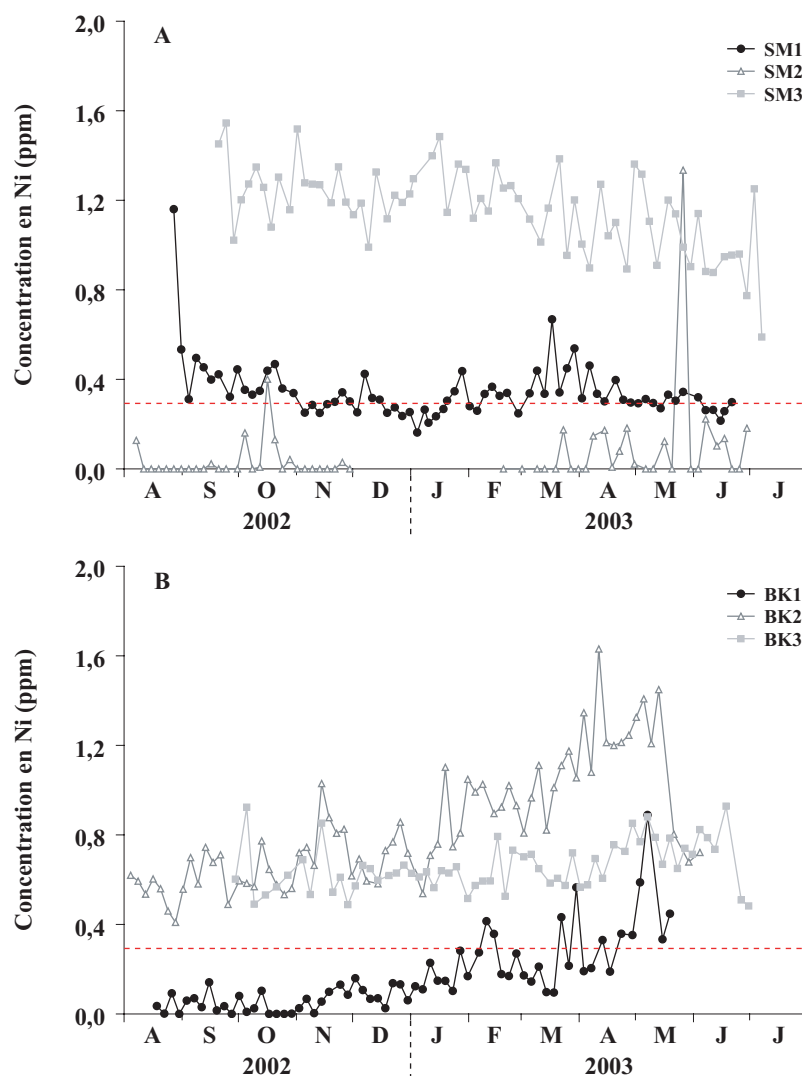


Figure 86 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en nickel dans les coquilles de 6 spécimens de *Comptopallium radula* prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le nickel

• *Cuivre*

La concentration en cuivre dans les 3 coquilles du site SM varie de 0,14 à 1,58 ppm (Figure 87.A). Elle est supérieure à la limite de détection pour l'intégralité des profils des 3 coquilles. Aucune tendance saisonnière ne peut être décrite.

Elle varie de 0,09 à 5,33 ppm dans les coquilles du site BK (Figure 87.B). Elle est supérieure à la limite de détection pour l'intégralité des profils des 3 coquilles, et augmente à partir de février 2003.

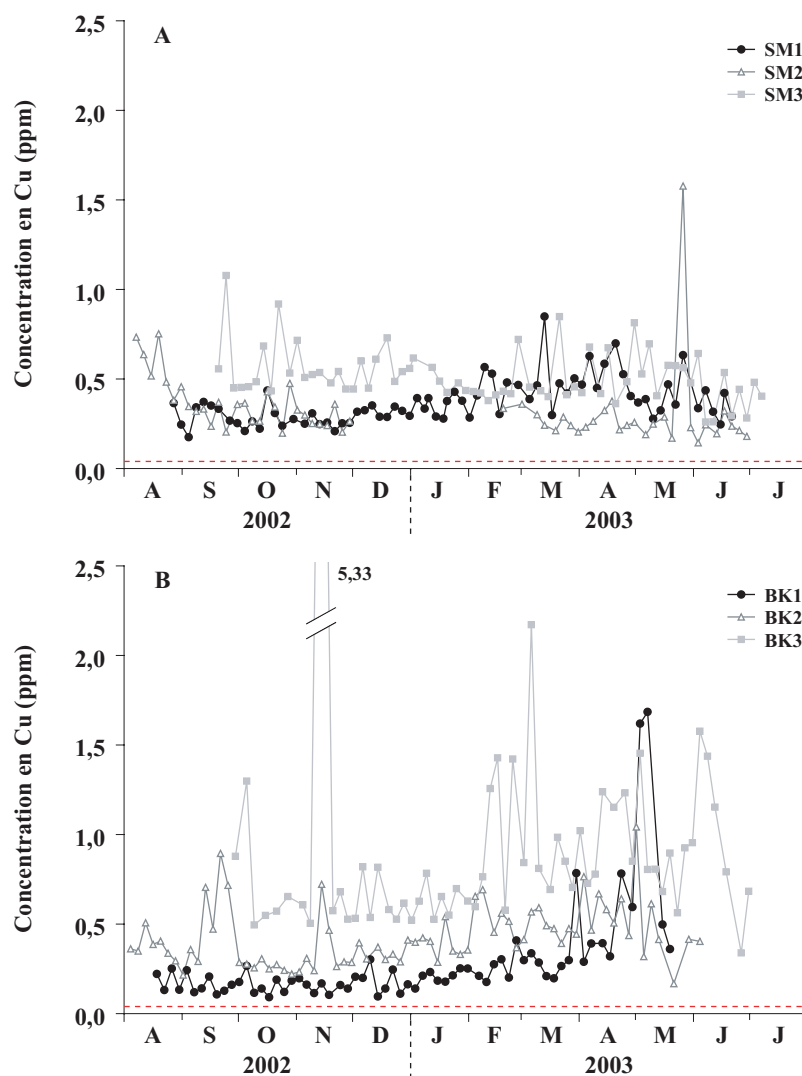


Figure 87 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en cuivre dans les coquilles de 6 spécimens de *Comptopallium radula* prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le cuivre.

- *Cadmium*

La concentration en cadmium dans les 3 coquilles du site SM varie de 0,01 à 0,05 ppm (Figure 88.A). Elle est inférieure à la limite de détection pour la majeure partie des profils des 3 coquilles et varie très peu entre août 2002 et juillet 2003.

Pour les coquilles du site BK, la concentration en cadmium varie de 0 à 0,36 ppm (Figure 88.B). Elle est inférieure à la limite de détection pour la majeure partie du profil de la coquille BK2. La coquille BK1 a un profil particulier : sa concentration en cadmium diminue très fortement avant de se stabiliser. Pour les deux autres coquilles, elle varie très peu entre août 2002 et juillet 2003.

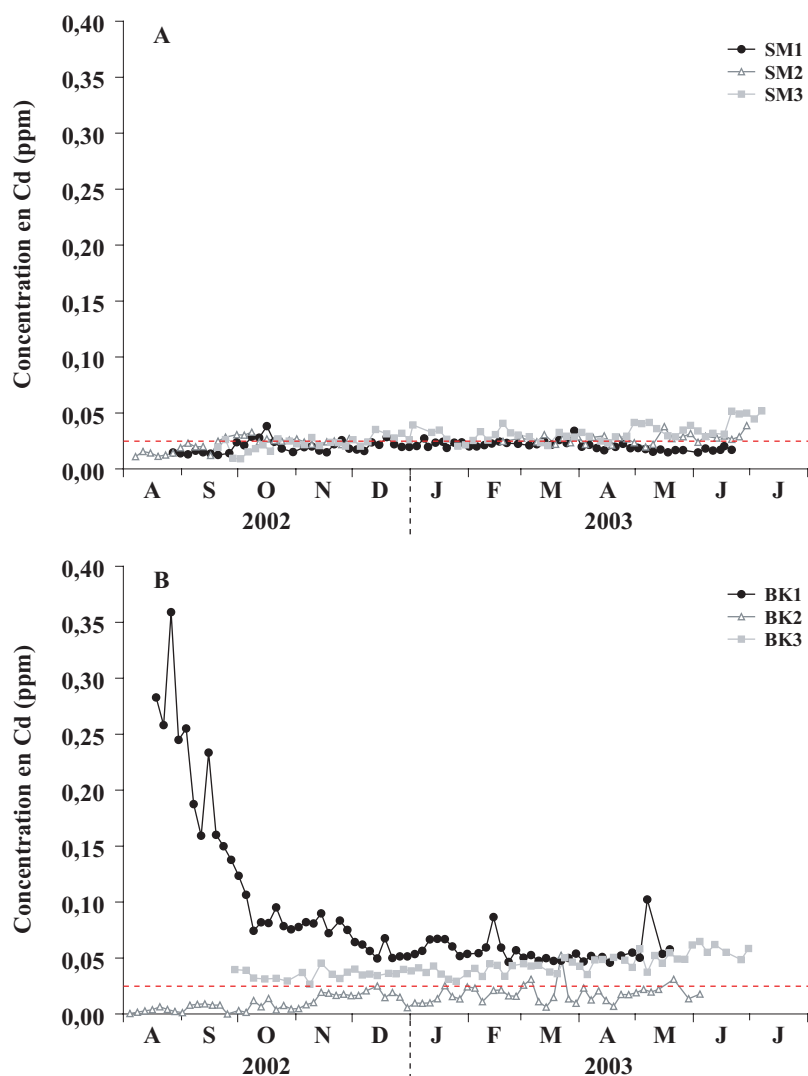


Figure 88 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en cadmium dans les coquilles de 6 spécimens de *Comptopallium radula* prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le cadmium.

• *Plomb*

La concentration en plomb dans les 3 coquilles du site SM varie de 0 à 0,46 ppm (Figure 89.A). Elle est inférieure à la limite de détection pour une partie du profil de la coquille SM2. Aucune tendance saisonnière ne peut être décrite.

Pour les coquilles du site BK, la concentration en plomb varie de 0 à 0,52 ppm (Figure 89.B). Elle est inférieure à la limite de détection pour une petite partie du profil des coquilles BK1 et BK3. Aucune tendance saisonnière ne peut non plus être décrite.

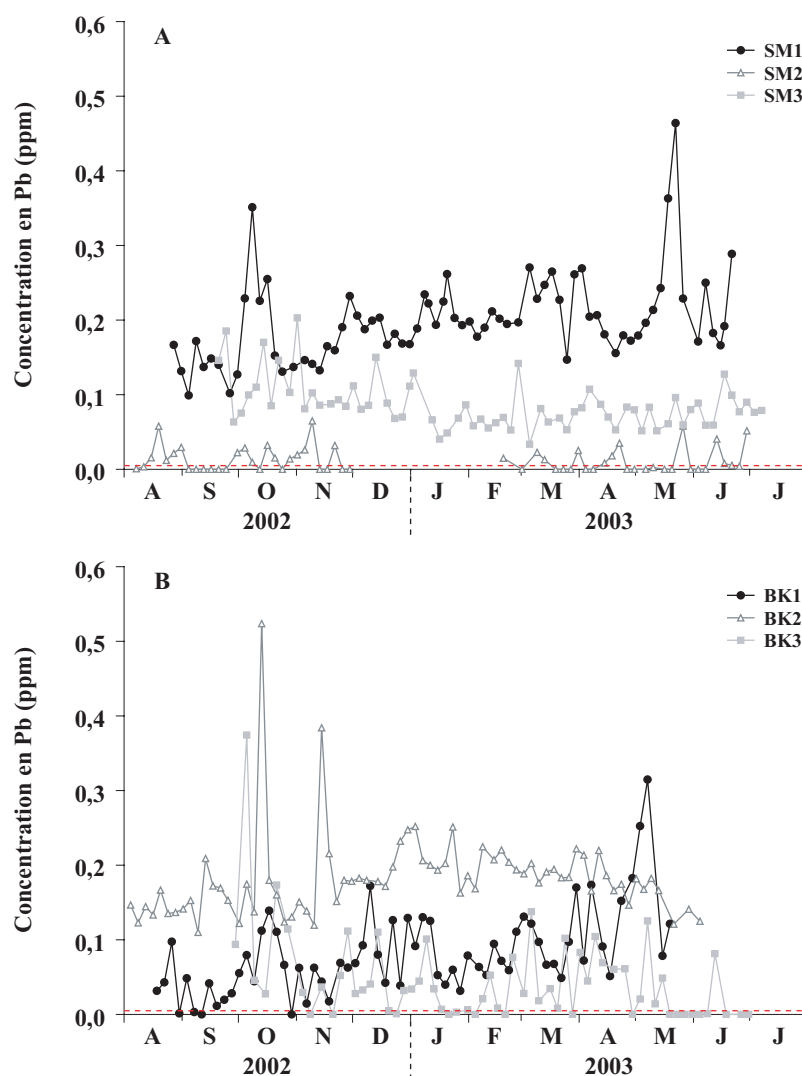


Figure 89 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en plomb dans les coquilles de 6 spécimens de *Comptopallium radula* prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le plomb.

- *Variabilité interindividuelle*

La variabilité interindividuelle des concentrations coquillières a pu être calculée pour chaque élément sur chaque site d'étude. Elle correspond à l'écart-type relatif (RSD) moyen, calculé sur les 3 coquilles de chaque site et exprimé en %. Ce calcul a nécessité au préalable l'interpolation linéaire de nos séries de données de concentrations coquillières en métaux, afin de régulariser leur pas de temps et de disposer ainsi de valeurs journalières. Le RSD moyen varie considérablement d'un élément à l'autre, mais également entre les deux sites (Tableau 18). Il est le plus faible pour le cobalt, et ce pour les coquilles des deux sites d'étude. A l'inverse, il est très élevé pour le chrome, le nickel et le plomb dans les coquilles du site SM. C'est également le cas pour le plomb sur l'autre site.

D'un point de vue statistique, les tests de Kruskal-Wallis ont permis de mettre en évidence des différences significatives entre les concentrations coquillières des 3 individus du site SM, quel que soit l'élément considéré ($p < 0,001$ dans tous les cas). Cependant, la coquille présentant les concentrations les plus élevées diffère d'un métal à l'autre. Le même constat peut être effectué pour les 3 coquilles du site BK ($p < 0,001$ dans tous les cas).

- *Variabilité inter-site*

Les concentrations en chrome, manganèse et cadmium sont significativement supérieures dans les coquilles du site BK, tandis que ces dernières contiennent significativement moins de cobalt que celles du site SM (tests de Kruskal-Wallis : $p < 0,001$ dans tous les cas). En revanche, aucune différence n'a pu être mise en évidence pour le nickel ($p = 0,093$), le cuivre ($p = 0,129$) et le plomb ($p = 0,972$).

Tableau 18 : Variabilité interindividuelle des concentrations coquillières en métaux, calculée pour chaque élément à partir des données des 3 coquilles de chaque site d'étude.

Site	Ecart-type relatif (RSD) moyen (%)						
	Cr	Mn	Co	Ni	Cu	Cd	Pb
SM ($n = 3$)	83,2	54,9	8,0	110,7	39,1	24,8	99,8
BK ($n = 3$)	27,6	51,6	10,1	66,9	61,5	62,3	77,9

3.3.4 - Approche comparative

La comparaison (coefficient de corrélation de Pearson) des variations temporelles de la concentration en métaux entre le compartiment dissous et la matrice calcitique a été effectuée pour les 6 spécimens, considérés individuellement (Tableau 19). Si la plupart d'entre eux sont statistiquement significatifs ($p > 0,05$), les coefficients de corrélation sont, dans l'ensemble, relativement faibles (valeur maximale : $r = -0,55$). Pour un même élément, la corrélation entre calcite et compartiment dissous peut être significative ou non, positive ou négative, selon l'individu considéré. La seule corrélation qui soit significative et de même signe pour toutes les coquilles du même site est observée pour le nickel chez les individus du site BK. Ce résultat suggère que plus la concentration en nickel dissous dans l'eau de mer est élevée, plus sa concentration dans la calcite des 3 coquilles du site BK est faible ($-0,53 < r < -0,24$).

Lorsque les valeurs de concentrations en métaux dans les coquilles du même site sont regroupées, les corrélations deviennent très faibles (valeur maximale : $r = -0,23$; Tableau 19). Les seules qui soient statistiquement significatives sont observées pour le chrome (sites SM et BK), pour le nickel (site BK), ainsi que pour le cuivre et le cadmium (site SM). Toutes sont négatives.

Enfin, lorsque les coquilles sont regroupées en un seul jeu de données, les seules corrélation statistiquement significatives ont un coefficient de corrélation extrêmement faible (valeur maximale : $r = -0,10$).

Tableau 19 : Coefficients de corrélation de Pearson (r) calculés pour chaque élément entre sa concentration dans le compartiment dissous (DGT) et dans les coquilles (^{NS} : $p > 0,05$; * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).

Coquille	Coefficient de corrélation de Pearson (coquille vs. DGT)						
	Cr	Mn	Co	Ni	Cu	Cd	Pb
SM1	0,15 *	-0,08 ^{NS}	-0,03 ^{NS}	0,16 *	-0,39 ***	-0,05 ^{NS}	0,40 ***
SM2	-0,40 ***	-0,26 ***	-0,25 ***	-0,15 *	-0,14 ^{NS}	-0,40 ***	-0,18 *
SM3	-0,08 ^{NS}	0,20 ***	0,18 **	-0,08 ^{NS}	0,00 ^{NS}	-0,34 ***	-0,55 ***
BK1	-0,14 *	-0,53 ***	0,19 **	-0,39 ***	-0,41 ***	0,46 ***	0,39 ***
BK2	-0,19 **	0,14 *	0,01 ^{NS}	-0,53 ***	-0,23 ***	-0,26 ***	-0,20 **
BK3	0,12 ^{NS}	0,36 ***	0,09 ^{NS}	-0,24 ***	0,14 *	-0,35 ***	-0,26 ***
SM _{pool}	-0,11 **	-0,07 ^{NS}	-0,02 ^{NS}	-0,03 ^{NS}	-0,13 ***	-0,23 ***	-0,01 ^{NS}
BK _{pool}	-0,08 *	-0,07 ^{NS}	0,06 ^{NS}	-0,23 ***	-0,07 ^{NS}	0,03 ^{NS}	-0,01 ^{NS}
Toutes coquilles	-0,07 *	0,07 **	-0,10 ***	-0,08 **	-0,04 ^{NS}	-0,01 ^{NS}	-0,01 ^{NS}

Tableau 20 : Concentrations moyennes en métaux dans le compartiment dissous (formes mesurées par les DGT) et dans les coquilles, pour le site SM, pour le site BK, et tous sites confondus. Est également indiqué le rapport coquille/dissous.

		Concentrations moyennes (ppb)						
		Cr	Mn	Co	Ni	Cu	Cd	Pb
Compartiment dissous (DGT)	SM	0,020	0,767	0,039	1,156	0,037	0,002	0,093
	BK	0,019	0,923	0,044	1,495	0,046	0,002	0,096
	SM+BK	0,020	0,844	0,042	1,324	0,042	0,002	0,094
Coquilles	SM	164	2388	946	543	409	24	107
	BK	283	4104	866	561	526	47	108
	SM+BK	224	3257	906	552	468	36	107
Rapport coquille/dissous	SM	8232	3114	23960	470	11067	11710	1158
	BK	14623	4448	19611	375	11335	22244	1120
	SM+BK	11411	3859	21666	417	11248	17083	1138

La comparaison des concentrations moyennes en métaux dans le compartiment dissous et dans les coquilles apporte également des informations intéressantes. De manière générale, les concentrations moyennes en métaux sont plus élevées dans les coquilles que dans le compartiment dissous (Tableau 20). Le rapport coquille/dissous varie, tous sites confondus, de 417 pour le nickel à 21 666 pour le cobalt. Mis à part pour le chrome et le cadmium, ce rapport est à peu près le même pour les deux sites d'étude.

Aucun traitement statistique n'a pu être effectué en vue de l'étude des relations entre les concentrations en métaux dans les sédiments et dans les coquilles de *C. radula*, du fait d'une trop grande différence dans la fréquence d'acquisition des données. Toutefois, l'examen visuel des profils temporels de concentration en manganèse, nickel et cobalt dans ces deux compartiments suggère l'absence de relation.

La concentration en manganèse dans la fraction biodisponible des sédiments de surface est en moyenne 12 fois plus élevée que dans les coquilles (tous sites confondus). Ce rapport est seulement de 3 pour le nickel (en moyenne, tous sites confondus). Enfin, les coquilles pêchées sur le site BK présentent à l'inverse des concentrations en cobalt 2 fois plus élevées que les sédiments.

3.4 - Discussion

L'objectif de cette étude était d'étudier le potentiel de la coquille de *C. radula* comme archive des variations des apports pélagiques en métaux dans le lagon de Nouvelle-Calédonie, et plus particulièrement aux abords de la péninsule de Nouméa, soumise à des apports divers en métaux, d'origine urbaine, industrielle et terrigène. La démarche adoptée consistait à retracer les

variations ontogéniques des concentrations coquillières en métaux, avec une résolution sub-hebdomadaire, et de les comparer aux variations temporelles des concentrations en métaux dissous à proximité des coquilles (15 cm au-dessus du sédiment). A la vue de nos résultats, les concentrations coquillières en métaux ne semblent pas pouvoir être utilisées comme proxies des concentrations en métaux dissous dans l'eau du lagon et ce pour deux raisons principales :

- aucune relation forte et hautement significative n'a pu être mise en évidence entre les concentrations en métaux dans les coquilles et dans le compartiment dissous de l'eau (Tableau 19). Les seules relations, très faibles, observées entre ces paramètres sont d'autre part très différentes d'une coquille à l'autre et d'un site d'étude à l'autre ;
- il existe une très forte variabilité interindividuelle dans les concentrations coquillières en métaux, élément très préjudiciable pour la calibration d'un proxy des conditions environnementales.

L'essentiel de cette discussion sera dédié à la compréhension de ces deux points. Deux catégories d'explications seront envisagées : problème analytique majeur et difficultés de compréhension de l'origine probable des métaux incorporés dans la coquille de *C. radula*.

3.4.1 - Fiabilité des méthodes de mesure des concentrations en métaux

- *DGT*

L'absence de corrélation entre les concentrations en métaux dans les coquilles et dans le compartiment dissous de l'eau peut être due à des problèmes liés à la mesure des concentrations en métaux dissous par la méthode des DGT. A notre connaissance, notre étude est la première à l'avoir utilisée dans le cadre d'un suivi environnemental haute-fréquence, de surcroît couplé à l'analyse des concentrations en métaux dans des carbonates biogéniques. Bien que relativement récente (Davison & Zhang, 1994), cette technique a déjà été utilisée dans le cadre de très nombreuses études (près d'une cinquantaine de publications mentionnant son potentiel ont d'ores et déjà été recensées ; <http://www.dgtresearch.com>) et a fait l'objet de validation expérimentale par nombre d'entre elles, tant en eaux douces et estuariennes (Denney et al., 1999) qu'en milieu marin (Zhang & Davison, 1995). Qu'en est-il de son potentiel dans le cadre du suivi des concentrations en métaux dissous dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie ? La faible variabilité inter-DGT, calculée au cours des 17 premières semaines de mesure, indique que la méthode est assez reproductible pour l'analyse des concentrations en manganèse, cobalt, nickel, plomb, et dans une moindre mesure, chrome (Tableau 14). Dans le cas du cadmium et du cuivre, l'importance des écart-types relatifs (> 46,2 %) permet en revanche de mettre en doute la fiabilité de cette méthode pour ces deux éléments.

Il est envisageable que les concentrations métalliques mesurées dans l'eau des deux sites aient été affectées par la qualité du système utilisé pour l'installation des DGT. En effet, le portoir PVC utilisé était ancré à sa base par un lest entouré de PVC et enfoui dans le sédiment. L'existence d'un relargage de métaux à partir du PVC peut être envisagée (D. Amouroux, comm. pers.). Ranney & Parker (1996) ont cependant démontré que la quantité de métaux (Cd, Cr, Cu, Pb et Ni) relarguée en milieu aqueux par des matériaux en PVC était très faible et similaire à celle relarguée par les principales résines fluorocarbonées généralement recommandées dans le cadre d'études des concentrations en métaux traces (PTFE, FEP, communément appelées Téflon). De plus, il est probable qu'un tel relargage ait été relativement constant tout au long de la période d'étude et n'ait donc affecté que la ligne de base des profils de concentration en métaux dissous mesurés par les DGT. Les concentrations moyennes en nickel et en cuivre mesurées par nos DGT sont légèrement supérieures aux mesures effectuées sur les mêmes sites par la méthode classiquement utilisée au sein de l'unité de recherche Camélia du Centre IRD de Nouméa, à savoir la méthode de préconcentration sur 8-hydroxyquinoline (B. Moreton, résultats non publiés). Toutefois, les résultats restent du même ordre de grandeur, les différences étant probablement liées à la différence de résine (R. Fichez, comm. pers.). Elles peuvent également être liées à la méthode elle-même puisque la préconcentration sur 8-hydroxyquinoline se fait sur un prélèvement d'eau discret alors que les DGT donnent une mesure intégrée sur une semaine. Rien ne permet donc d'affirmer que le système utilisé pour l'installation *in situ* des DGT ait pu entraîner leur contamination et provoqué une surestimation des concentrations en métaux dissous dans l'eau. Au vu de ces 17 premières semaines de mesures, la technique DGT apparaît donc prometteuse dans le cadre d'un suivi environnemental car elle est relativement simple à mettre en œuvre, les risques de contamination sont réduits au minimum avec quelques précautions et son coût (hors analyse sur ICP-MS) est relativement modeste.

En revanche, l'analyse des DGT déployés au cours des 32 semaines suivantes relance la question de la fiabilité des résultats fournis par cette méthode. En effet, le point frappant de nos résultats est l'augmentation soudaine des concentrations en chrome, manganèse, cobalt, et nickel (c'est-à-dire les 4 métaux d'origine majoritairement terrigène), au cours de la première semaine de février 2003 (Figure 79 et Figure 80). Cette augmentation correspond exactement au changement de la stratégie d'échantillonnage (installation de 3, puis de 2 DGT à partir du 05/02/2003). Il est évident que malgré les faibles RSD mesurés au cours des 17 premières semaines de mesure, une concentration en métaux dissous calculée à partir de 2 DGT présente un degré d'incertitude plus important que si elle avait été mesurée à partir de 3 DGT. Toutefois, ce changement de mode opératoire ne peut expliquer à lui seul cette brusque augmentation des concentrations en métaux dissous. Il s'avère en effet que ce phénomène s'est produit au même moment que la première forte

crue des rivières débouchant dans le lagon sud-ouest (01/02/2003 : débit de la Dumbéa > 30 m³.s⁻¹ ; cf. Figure 19, page 63). Les concentrations en métaux dissous d'origine terrigène ont donc très probablement été fortement influencées par la saisonnalité des précipitations. Cette augmentation soudaine des concentrations en métaux dissous est également observée pour le cuivre et le cadmium (métaux d'origine nettement anthropique) sur le site BK (Figure 80). Les précipitations à l'origine des crues des rivières du sud ont vraisemblablement provoqué une augmentation brutale des volumes d'eaux riches en métaux issus de la zone industrielle de Ducos et déversés sans traitement épuratoire dans la baie de Koutio.

Le brusque changement des niveaux de concentration en métaux dissous au mois de février 2003 trouve donc vraisemblablement plus son origine dans la saisonnalité marquée de la climatologie de la Nouvelle-Calédonie, que dans le changement de mode opératoire effectué à la même époque. Les niveaux ainsi que les variations des concentrations mesurées pour ces six métaux (Cr, Mn, Co, Ni, Cu et Cd) ne peuvent donc, *a priori*, pas être mis en doute. En revanche, le profil de concentration en plomb est très différent de ceux des autres métaux : sur les deux sites d'étude, on observe une augmentation brutale des concentrations, d'un facteur 10, au début du mois de janvier 2003 (et non au début du mois de février comme pour les autres métaux ; Figure 79 et Figure 80). Cette augmentation correspond exactement à la transition entre l'analyse du 1^{er} lot de DGT (installés entre le 09/10/2002 et le 08/01/2003) et celle du 2^{ème} lot (DGT installés entre le 08/01/2003 et le 17/09/2003). Un problème d'ordre analytique est probablement l'explication la plus vraisemblable à cette augmentation soudaine.

La technique DGT apparaît donc comme une méthode pertinente permettant de mesurer avec une assez bonne précision et reproductibilité les concentrations en métaux dissous (formes biodisponibles) dans l'eau. L'installation simultanée de 3 DGT est fortement recommandée pour assurer une bonne mesure. Il est également capital d'analyser tous les DGT dans les mêmes conditions opératoires. Pour conclure, aucun problème au niveau de l'analyse des concentrations en métaux dissous par la méthode DGT (à l'exception du plomb, et dans une moindre mesure, du cuivre et du cadmium) ne peut être mis en avant pour expliquer l'absence de corrélation entre coquilles et environnement.

- *LA-ICP-MS*

L'absence de corrélation entre coquilles et environnement pourrait être due à des problèmes lors de l'analyse des coquilles par LA-ICP-MS. Au cours des 10 dernières années, cette technique analytique a été utilisée par de nombreux auteurs pour la détermination des profils ontogéniques de concentrations en métaux dans des coquilles de plusieurs espèces de bivalves, notamment

Arctica islandica (Fuge et al., 1993 ; Raith et al., 1996 ; Liehr et al., 2005), *Cerastoderma edule* (Price & Pearce, 1997), *Dreissena polymorpha* (Schettler & Pearce, 1996), *Isognomon ehippium* (Lazareth et al., 2003), *Modiolus modiolus* (Richardson et al., 2001), *Mytilus edulis* (Fuge et al., 1993 ; Vander Putten et al., 2000), et *Pecten maximus* (Lorrain, 2002 ; Chiffoleau et al., 2004). Cependant, elle est encore relativement nouvelle et son utilisation en routine pour la détermination quantitative des éléments traces n'est pas encore parfaitement au point dans le cas des matrices carbonatées (Craig et al., 2000). En effet, la quantification des concentrations en métaux dans les carbonates biogéniques a le plus souvent été réalisée par le biais d'une calibration utilisant soit des solutions standards multi-élémentaires (Fuge et al., 1993 ; Richardson et al., 2001), soit des verres de référence comme le NIST610 (Raith et al., 1996 ; Price & Pearce, 1997 ; Lazareth et al., 2003). Or l'utilisation de standards ayant une matrice différente des échantillons à analyser peut conduire à des résultats incohérents (Durrant, 1999 ; Vander Putten et al., 1999 ; Belloto & Miekeley, 2000). La quantification des résultats obtenus sur les coquilles de *C. radula* a été effectuée en utilisant des pastilles étalons de CaCO₃ dopées à partir d'une solution multi-élémentaire. Les concentrations mesurées sont donc vraisemblablement très proches des concentrations réelles dans nos coquilles.

Toutefois, ces concentrations sont, pour plusieurs éléments, très proches voire inférieures aux limites de détection de la méthode. C'est notamment le cas pour le chrome, le nickel et le cadmium. La limite de quantification (LQ) d'une technique analytique est la valeur en-dessous de laquelle il est difficile de quantifier avec une incertitude acceptable. En général, cette valeur est considérée comme étant 5 à 10 fois supérieure à la limite de détection. La fiabilité des profils de concentrations coquillières en chrome, nickel et cadmium dans les coquilles de *C. radula* peut donc être sérieusement mise en doute. Ce n'est en revanche pas le cas pour les autres éléments.

En conclusion, il est probable que la fiabilité des techniques utilisées pour la détermination des concentrations en métaux dans l'eau et dans les coquilles (DGT et LA-ICP-MS) puisse être partiellement remise en question. Ces difficultés analytiques, probablement liées à l'aspect relativement novateur de ces techniques, pourraient ainsi expliquer en partie l'absence de relation forte entre les concentrations en métaux dans le compartiment dissous de l'eau et dans les coquilles. Ce n'est cependant vraisemblablement pas la seule raison. En témoignent notamment les concentrations en manganèse mesurées dans le compartiment dissous et dans les coquilles, et qui ne sont *a priori* pas sujettes à caution. Pour autant, aucune relation n'est observée pour cet élément entre ces deux compartiments.

3.4.2 - Origine des métaux incorporés dans la coquille

Au-delà de ces problèmes d'ordre technique, il est possible que cette absence de corrélation soit liée à une mauvaise conception de notre étude. Les invertébrés marins sont exposés à des métaux à la fois sous forme dissoute et sous forme particulaire (Phillips, 1977 ; Luoma, 1983 ; Wang & Fisher, 1999 ; Luoma & Rainbow, 2005). Les voies et mécanismes d'incorporation des métaux sont encore relativement mal compris (Luoma, 1989 ; Roditi et al., 2000 ; Guo et al., 2001 ; Luoma & Rainbow, 2005) : la prédominance d'une source de métaux sur une autre dépend, entre autre, du régime alimentaire de l'espèce considérée. Si les macrophytes incorporent essentiellement des métaux sous forme dissoute (Phillips, 1994), la contamination des organismes suspensivores se fait généralement à la fois à partir de la phase dissoute et de la phase particulaire (Rainbow, 1995). En ce qui concerne la phase dissoute, l'organisme peut être contaminé par adsorption des métaux sur les tissus, ou bien directement par absorption au travers des branchies et des membranes biologiques. Au niveau particulaire, la contamination peut se faire soit par ingestion de sédiment déposé ou en suspension, soit par voie trophique (ingestion de proies contaminées), soit par une combinaison de ces différentes sources (Griscom et al., 2002). Il est donc possible de distinguer 4 "compartiments" susceptibles d'être sources de contamination en métaux pour les organismes marins filtreurs : 2 compartiments pélagiques (la phase dissoute et la phase particulaire) et 2 compartiments benthiques (le sédiment et l'eau interstitielle).

L'approche développée dans cette étude repose sur la comparaison des variations temporelles des concentrations en métaux dans la coquille de *C. radula* d'une part, et dans le compartiment dissous pélagique (formes biodisponibles) d'autre part. Le choix de cette approche est lié au comportement alimentaire et à l'habitat de *C. radula*. En tant qu'espèce suspensivore épigée, nous avons considéré comme hypothèse de travail qu'elle est potentiellement soumise à des apports en métaux issus des phases dissoutes et particulaires du compartiment pélagique. Par le passé, la plupart des bioessais effectués sur des espèces de bivalves ont consisté en une exposition des organismes à des métaux en phase dissoute, la phase particulaire n'étant alors généralement pas considérée comme une source majeure de contamination métallique. Or, il est désormais reconnu que son importance a fréquemment été largement sous-estimée, particulièrement dans le cas de l'étude du processus de bioaccumulation de métaux chez les bivalves (Luoma & Rainbow, 2005). Pour parfaire notre étude, il nous aurait donc fallu également suivre les variations temporelles de la concentration en métaux dans la phase particulaire de l'eau de fond.

Cependant, l'analyse des concentrations en métaux dans le compartiment pélagique particulaire est relativement délicate à effectuer, nécessitant entre autres la mise en œuvre de bouteilles de prélèvement de type Go-Flo (requérant une étape de décontamination lourde avant

chaque usage), ainsi qu'une étape de filtration, source potentielle de contamination de l'échantillon (B. Moreton, comm. pers.). Cette méthodologie est lourde à gérer et assurément inadaptée dans le cadre d'un suivi annuel à haute-fréquence. De plus, aucune méthode n'a, à notre connaissance, été développée pour ne mesurer que les concentrations des formes biodisponibles des métaux associés aux particules en suspension dans l'eau. Enfin, aucune des techniques actuellement disponibles n'est en mesure de fournir une valeur de concentration en métaux particulaires intégrée dans le temps, comme peuvent le faire les DGT avec la phase dissoute. Nous sommes donc parti de l'hypothèse que, s'il est vraisemblable que les concentrations en métaux dans les compartiments pélagiques dissous et particulaire étaient différentes, elles étaient probablement en équilibre et fortement corrélées. Cette hypothèse est par ailleurs à la base d'une des deux approches couramment utilisée dans le cadre d'études de bioaccumulation de métaux dans les invertébrés marins (Di Toro et al., 1991 ; Wang & Fisher, 1999). Ainsi, en mesurant les variations temporelles haute-fréquence des concentrations en métaux dans l'un de ces deux compartiments pélagiques, nous devons avoir une bonne approximation des variations de ces mêmes concentrations dans l'autre compartiment, à savoir la phase particulaire.

De toute évidence, les concentrations en métaux dans les coquilles des spécimens de *C. radula* étudiés ne reflètent pas la composition élémentaire du compartiment pélagique. Aucune corrélation forte ne peut être mise en évidence entre les variations temporelles des concentrations en métaux dans ces deux milieux (Tableau 19). De plus, les coquilles sont enrichies d'un facteur 100 à 10000 par rapport au compartiment pélagique dissous (Tableau 20). Enfin, il existe une très forte variabilité interindividuelle des concentrations coquillières en métaux (Tableau 18). Or, les 3 spécimens de chacun des deux sites d'étude ont été pêchés sur une zone relativement restreinte (de l'ordre de 50 m × 50 m). Il est peu probable que les concentrations en métaux dans le compartiment pélagique puissent présenter, à l'échelle de la semaine, d'aussi fortes variations au sein d'une si petite zone, la masse d'eau étant vraisemblablement homogène sur des sites aussi peu profonds. Il est possible que le métabolisme de ces individus ait exercé un contrôle sur l'incorporation des métaux dans leur coquille, et que ce contrôle ait été différent d'un individu à l'autre. Un tel phénomène a déjà été mis en évidence pour le strontium dans la coquille de différentes espèces de bivalves, notamment *Mytilus trossulus* (Klein et al., 1996b), *Mercenaria mercenaria* et *Spisula solidissima* (Stecher et al., 1996), *Saxidomus giganteus* (Gillikin et al., 2005), *Pecten maximus* (Lorrain et al., sous presse). Une telle influence a également été suggérée au niveau de l'incorporation du plomb dans la coquille de *P. maximus* (Lorrain, 2002). Les variations temporelles de l'activité métabolique d'un individu donné sont difficiles à appréhender. Toutefois, nous pouvons considérer que le taux de croissance coquillière en est un bon proxy. Or,

les variations interindividuelles du taux de croissance coquillière (cf. Figure 48, page 140-141) sont loin d'être aussi importantes que celles des concentrations coquillières en métaux.

Une autre hypothèse serait que le milieu de biominéralisation, c'est-à-dire le fluide extra-palléal, se comporte comme un compartiment bioaccumulateur (ce qui expliquerait les fortes concentrations en métaux dans les coquilles par rapport à l'eau de mer) ayant un turn-over très long (ce qui expliquerait l'absence de relation entre coquille et environnement). Il a été démontré chez de nombreuses espèces de bivalves marins que les concentrations en métaux étaient bien plus élevées dans ce fluide que dans l'eau de mer (Wada & Fujinuki, 1976). Cependant, au vu du synchronisme des blooms phytoplanctoniques et des pics de concentrations en baryum et molybdène dans la coquille de *C. radula* (Thébault et al., soumis *c* ; cf. section 4 de ce chapitre), il est très probable que le fluide extra-palléal réagisse à très courte échelle de temps aux variations des concentrations en métaux dans l'environnement, réfutant ainsi le concept d'un turn-over très long.

La dernière hypothèse qui permettrait d'expliquer à la fois l'absence de corrélation forte entre les variations temporelles des concentrations en métaux dans les coquilles et dans le pelagos, et les fortes concentrations dans les coquilles par rapport au compartiment pélagique dissous, serait que les mesures des concentrations en métaux n'ont pas été effectuées dans le compartiment environnemental qui influence majoritairement la coquille. En d'autres termes, les métaux incorporés dans la coquille de *C. radula* pourraient être essentiellement issus de l'un des deux compartiments benthiques évoqués un peu plus haut, et dans lesquels les concentrations en métaux seraient plus élevées que dans le compartiment pélagique.

Les concentrations en métaux dans la fraction biodisponible des sédiments de surface (compartiment benthique particulaire) varient relativement peu au cours de la période d'étude, du moins en ce qui concerne le nickel et le cobalt (Figure 82). Les concentrations en manganèse présentent de plus amples variations temporelles sans pour autant que celles-ci ne présentent de corrélation avec les variations de concentrations coquillières en manganèse. Il est donc peu probable que la fraction biodisponible des métaux liés aux sédiments de surface soit la source majeure des métaux incorporés dans la coquille de *C. radula*.

La dernière source potentielle de métaux est l'eau interstitielle (compartiment benthique dissous). Nous avons vu précédemment que les concentrations en métaux dans les sédiments de surface sont relativement élevées. La majeure partie de la fraction biodisponible de ces métaux se trouve associée aux carbonates, ainsi qu'aux oxydes de fer et de manganèse (Salomons et al., 1987). La décomposition de la matière organique à l'interface eau-sédiment entraîne des variations importantes du potentiel redox des sédiments et conduit notamment à la réduction de ces oxydes de fer et de manganèse. Ces processus de réduction s'accompagnent d'un relargage des métaux

adsorbés ou associés à ces oxydes (Tessier, 1992), à l'origine des fortes concentrations en métaux dans l'eau interstitielle des sédiments superficiels (Aller, 1978 ; Tessier et al., 1994) : elles y sont significativement plus élevées que dans les couches profondes du sédiment, et 10 à 100 fois plus fortes que dans la couche d'eau de fond du compartiment pélagique (Zhang et al., 1995 ; Rivera-Duarte & Flegal, 1997). Il existe d'autre part un fort gradient de concentration en métaux dans l'eau interstitielle à proximité de l'interface eau-sédiment (Zhang et al., 1995; Figure 90). Parce que les apports organiques au niveau de cette interface sont plus épisodiques que continus, les concentrations et gradients en métaux près de cette interface sont très variables dans le temps (Zhang et al., 1995). Il existe de plus, au-dessus de cette interface, une couche limite de diffusion au sein de laquelle est établi un fort gradient de concentration en métaux dissous (Figure 90). Même si l'épaisseur de cette dernière n'est que de 0,2 à 1,2 mm en milieu marin (Jørgensen, 2001), les coquilles sont vraisemblablement soumises, en ce qui concerne les apports en métaux dissous, à un mélange d'eau interstitielle et d'eau de fond, plus qu'à des apports exclusivement pélagiques (Figure 90). C'est donc probablement sur ce compartiment qu'auraient dû se concentrer nos efforts en terme d'analyse des concentrations environnementales en métaux dissous. Ces mesures auraient également pu être effectuées à l'aide de DGT (voir Zhang et al. (1995) pour la technique).

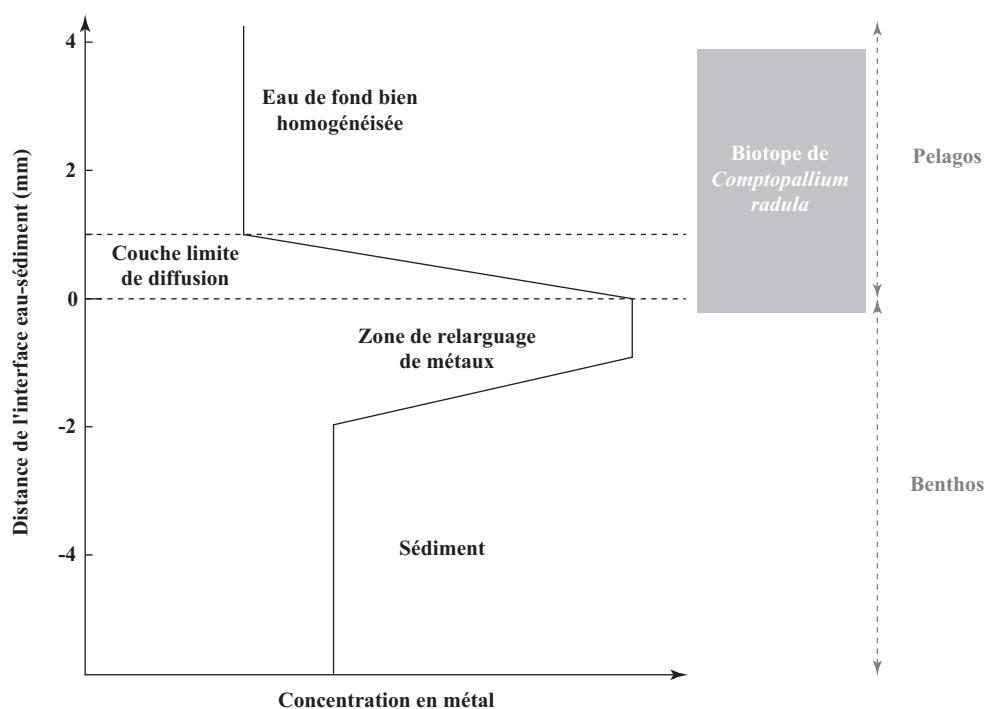


Figure 90 : Représentation schématique des concentrations en métaux dissous à proximité de l'interface eau-sédiment (d'après Zhang et al., 1995).

L'influence de l'eau interstitielle sur les individus de *C. radula* étudiés pourrait ainsi éventuellement expliquer les fortes concentrations en métaux dans leurs coquilles, ainsi que l'absence de corrélation entre ces dernières et les concentrations mesurées par les DGT, l'eau interstitielle n'ayant probablement qu'une influence mineure sur la couche d'eau située à 15 cm au-dessus du sédiment du fait de la barrière physique que représente la couche limite de diffusion.

Cette hypothèse permet d'autre part d'expliquer la forte variabilité interindividuelle des concentrations coquillières en métaux. Nous mentionnions précédemment que les concentrations en métaux dans le compartiment pélagique, tant dissous que particulaire, présentaient vraisemblablement peu de variations spatiales à l'échelle de chacun de nos deux sites d'étude, du fait du brassage de la masse d'eau. Il en est vraisemblablement de même pour le compartiment benthique particulaire, ce dernier étant alimenté par son homologue pélagique. En revanche, il est probable que les concentrations en métaux dissous dans l'eau interstitielle, et donc au niveau de la couche limite de diffusion, présentent une très forte variabilité spatiale, à l'échelle du centimètre et au-delà. Deux processus peuvent être évoqués pour expliquer cette variabilité : bioturbation et développement de biofilms.

La bioturbation est le processus par lequel des organismes vivants mettent des particules de sédiment en suspension par leur activité mécanique (fouissage, création de terriers, etc.). Dans le biotope de *C. radula*, il peut s'agir de crabes, de poissons, de polychètes ou encore de *C. radula* lui-même lors de ses mouvements de valves. Cette déstructuration physique du sédiment permet un mélange de couches sédimentaires de potentiels redox différents et entraîne de ce fait une modification des gradients de concentrations en métaux dissous, ainsi que des flux de métaux du benthos vers le pelagos (Peterson et al., 1996). D'autre part, la remise en suspension de sédiment s'accompagne d'une injection d'eau interstitielle au niveau de la couche limite de diffusion, voire même au-dessus de celle-ci. La bioturbation exercerait donc un rôle majeur sur la quantité de métaux dissous provenant de l'eau interstitielle qu'un spécimen de *C. radula* donné sera susceptible d'incorporer dans sa coquille. Or, les processus de bioturbation présentent une variabilité spatiale et temporelle extrêmement importante : tous les spécimens de *C. radula* d'un site d'étude donné ne reposent pas sur un sédiment ayant la même biomasse de polychètes, tous ne vivent pas à proximité du même terrier de crabe, tous ne se déplacent pas au même moment, etc. Il existerait donc une forte variabilité spatio-temporelle de la dynamique et de l'intensité des flux verticaux d'eau interstitielle, pouvant expliquer la variabilité interindividuelle des concentrations coquillières en métaux.

Le développement de biofilms microphytobenthiques peut également exercer un rôle à micro-échelle. Leur croissance, et donc leur distribution spatiale sur nos site d'étude, dépend en partie de l'intensité lumineuse reçue au niveau du sédiment (Droop et al., 1982). Or, en présence

d'un biofilm microphytobenthique à l'interface eau-sédiment, les flux de métaux issus de l'eau interstitielle pourraient être fortement réduits, le microphytobenthos agissant comme une barrière physique (Webster et al., 2002).

3.5 - Conclusion

Pour conclure, il est évident que nous n'avons pas atteint l'objectif que nous nous étions fixé au tout début de cette étude, à savoir la mise en évidence de la relation entre les métaux incorporés dans la coquille de *C. radula* et ceux présents dans son environnement proche. Au-delà des problèmes d'ordre analytique liés au caractère encore relativement novateur des méthodes utilisées (DGT, LA-ICP-MS appliquée à des matrices carbonatées), l'absence de corrélation entre coquille et environnement est vraisemblablement due à une caractérisation erronée de ce qu'est exactement l'environnement proche de *C. radula*. La mesure des concentrations en métaux dissous à 15 cm au-dessus des coquilles ne reflète très probablement pas les processus biogéochimiques se déroulant à l'interface eau-sédiment, c'est-à-dire à l'endroit exact où vit *C. radula*.

Nous suggérons que les métaux sur lesquels se sont focalisées nos recherches (Cr, Mn, Co, Ni, Cu, Cd et Pb) sont peut-être incorporés dans la coquille à partir d'une source benthique, à savoir l'eau interstitielle des sédiments de surface. D'autre part, les flux de métaux à l'interface eau-sédiment seraient contrôlés par deux types de phénomènes : (1) des phénomènes agissant à macro-échelle, que sont les apports pélagiques de matière organique et de métaux, ou encore la remise en suspension des sédiments par le forçage hydrodynamique (marée, houle), et (2) des phénomènes agissant à micro-échelle, liés notamment à la bioturbation et au développement de biofilms microphytobenthiques. Si la première catégorie de phénomènes affecte ces flux de métaux de manière identique à l'échelle d'un site d'étude (10^2 m), bioturbation et biofilms ont en revanche une influence spatialement très localisée sur ces flux (10^{-1} m). Cette deuxième catégorie de phénomènes serait à l'origine de la forte variabilité interindividuelle des profils de concentrations coquillières en métaux.

Il nous aurait fallu, dès la conception de cette étude, concentrer notre effort de recherche sur le suivi temporel des flux de métaux dissous à l'interface eau-sédiment et non de leurs concentrations dans l'eau de fond de nos deux sites d'étude. Cela pourrait désormais être réalisé à l'aide de sondes DGT spécialement conçues pour ce type de mesures (Zhang et al., 1995). Toutefois, la forte variabilité spatiale de ces flux implique que la relation coquille/environnement ne saurait être appréhendée qu'en installant ces dispositifs à proximité immédiate des coquilles à

analyser. De telles contraintes nécessiteraient la mise en place d'un suivi temporel en milieu semi-contrôlé, par exemple en mésocosmes *in situ*.

Il sera donc probablement difficile d'utiliser la coquille de *C. radula* comme archive haute-fréquence de la variabilité des apports pélagiques en métaux dissous et particulaires, d'origine anthropique ou terrigène, que ce soit dans le lagon de Nouvelle-Calédonie ou, à plus large échelle, dans l'Océan Indo-Pacifique ouest. En effet, les concentrations coquillières en métaux reflètent probablement plus les flux benthiques de métaux dissous que les apports pélagiques. Le turn-over du compartiment benthique étant beaucoup plus long que celui du compartiment pélagique, toute reconstitution haute-fréquence des apports pélagiques en métaux par le biais des coquilles apparaît fortement compromise. En revanche, ces coquilles pourraient s'avérer être des archives des flux de métaux à l'interface eau-sédiment.

Notre étude remet sérieusement en question le concept selon lequel les coquilles de bivalves peuvent être utilisées comme archives de l'historique des apports en métaux en milieu marin. Satisfaits de leur étude sur le bivalve *Arctica islandica*, Raith et al. (1996) concluaient que "*the shellfish can therefore be used to establish a chronology of pollution events*". Cette conclusion était reprise peu après par Price & Pearce (1997) : "*Analysis of trace metal concentrations in the hard parts of Cerastoderma edule have shown that this bivalve can be used as a biomonitor of pollution*". Quant à Richardson et al. (2001), ils estimaient à partir de résultats obtenus sur la coquille du mytilidé *Modiolus modiolus* que "*the feasibility of using ontogenetic records in bivalve shells for investigating past metal contamination in the marine environment has been demonstrated*". La variabilité interindividuelle des concentrations coquillières en métaux mesurées lors de cette dernière étude était pourtant très importante. De plus, aucune de ces études n'a analysé les variations temporelles des concentrations en métaux à la fois dans la coquille et dans l'environnement (notre étude est, à notre connaissance, la première du genre). Généralement, les concentrations dans les coquilles sont comparées à des niveaux moyens de contamination sur les sites étudiés. Or, il est probable qu'un pic de concentration en nickel dans la coquille puisse être dû à un apport massif de nickel par les rivières, mais également à un remaniement du sédiment par bioturbation ou même à un hydrodynamisme important. Seuls des niveaux globaux de pollution peuvent vraisemblablement être estimés à partir de ces outils calcifiés.

Des différences interspécifiques existent très probablement dans la "réponse" des coquilles aux apports en métaux issus des 4 compartiments évoqués précédemment. La généralisation de nos conclusions aux autres études menées sur ce thème se doit donc d'être prudente. Notre étude aura néanmoins eu le mérite de mettre en lumière les limites liées à l'utilisation des coquilles de bivalves comme archives de l'historique des apports anthropiques en métaux dans le milieu marin.

4 - LES CONCENTRATIONS COQUILLIÈRES EN MOLYBDÈNE ET BARYUM, PROXIES DE LA DYNAMIQUE DE LA BIOMASSE DES ORGANISMES DIAZOTROPHES ET DES DIATOMÉES ?

Ce chapitre est présenté sous la forme d'une publication, soumise à *Limnology & Oceanography* (29/08/2005) : J. Thébault, L. Chauvaud, J. Clavier, S. Jacquet, A. Barats, C. Pécheyran & D. Amouroux. Molybdenum and barium content in scallop shells as high resolution proxies for diazotroph and diatom dynamics in tropical coastal seawater.

4.1 - Version française abrégée de l'article

La productivité océanique est généralement considérée comme étant limitée par la disponibilité en azote (Falkowski, 1997). Dans les zones oligotrophes de l'océan, la fixation biologique de diazote (diazotrophie), essentiellement réalisée par des cyanobactéries, est le principal mécanisme permettant de soutenir une production primaire non négligeable (Karl et al., 1997). Parce que la productivité océanique, et par conséquent la diazotrophie en milieu oligotrophe, jouent un rôle considérable dans le cycle biogéochimique du carbone en contrôlant partiellement les variations de la concentration en CO₂ atmosphérique (pompe biologique de carbone ; Longhurst & Harrison, 1989), leur quantification est capitale pour une meilleure compréhension des flux de C et N dans l'océan (Capone et al., 1997). C'est dans cette optique que nous proposons dans cette étude d'utiliser les concentrations en baryum (Ba) et molybdène (Mo) dans la coquille de *Comptopallium radula* comme proxies haute-résolution des variations de la biomasse phytoplanctonique et plus spécifiquement de la biomasse des diatomées et des cyanobactéries diazotrophes dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie.

Les 3 coquilles juvéniles pêchées sur le site SM (baie de Sainte-Marie) en juin et juillet 2003, déjà analysées pour leur composition isotopique (cf. 3^{ème} partie, chapitre 1, sections 2 et 4) et pour leurs concentrations en métaux (cf. section 3 de ce chapitre), ont été analysées afin de déterminer leurs concentrations en Ba et Mo. Des micro-échantillons de calcite ont ainsi été prélevés dans leurs stries de croissance, le long de l'axe de croissance maximal de ces 3 coquilles, par un procédé d'ablation laser, au rythme moyen de 1 échantillon tous les 4 jours de croissance. Le couplage entre l'ablation laser et un spectromètre de masse à plasma induit (LA-ICP-MS) permet l'analyse immédiate de la composition élémentaire de l'échantillon ablaté (cf. section 2 de ce chapitre). Connaissant la date de pêche des coquilles ainsi que la périodicité de formation de leurs stries, une date de précipitation a ensuite pu être attribuée à chacun de ces prélèvements, permettant ainsi de reconstruire les variations ontogéniques des concentrations coquillières en Ba

et Mo d'août 2002 à juillet 2003. Ces dernières ont ensuite été comparées aux variations des concentrations en chlorophylle *a* et en sels nutritifs mesurées sur le même site au cours de la même période.

Nos résultats indiquent que la variabilité interindividuelle des concentrations coquillières en Ba et Mo est relativement faible. Les variations de concentration coquillière en Ba sont fortement corrélées aux variations de la concentration en chlorophylle *a* dans l'eau. Le phytoplancton étant dominé par des diatomées en baie de Sainte-Marie (Jacquet, 2005), nous suggérons que la concentration coquillière en Ba est un proxy quantitatif de la biomasse des diatomées, confirmant ainsi les travaux conduits par Stecher et al. (1996) sur d'autres espèces de bivalves. L'hypothèse retenue pour expliquer cette relation est la suivante : de forts niveaux de Ba particulière sont associés à des périodes de forte productivité (adsorption de Ba à la surface des cellules phytoplanctoniques). A la mort de ces cellules, des micro-environnements riches en Ba dissous et en ions sulfates se forment, conduisant à la précipitation de cristaux de barytine BaSO₄ (Ganeshram et al., 2003). Cette précipitation abiotique de barytine se ferait préférentiellement au sein d'agrégats de diatomées en décomposition (Bishop, 1988). L'ingestion de ces cristaux par *C. radula* conduirait à l'incorporation, après métabolisation, du Ba dans la coquille.

Les variations ontogéniques de la concentration coquillière en Mo présentent une forte similarité avec celles des concentrations coquillières en Ba et des concentrations en sels nutritifs, suggérant une relation étroite entre Mo et dynamique phytoplanctonique. L'afflux massif de matière organique à l'interface eau-sédiment suite à un bloom phytoplanctonique provoque des changements des conditions d'oxydo-réduction du sédiment. Ce phénomène peut s'accompagner d'un relargage et d'une diffusion de Mo vers la couche d'eau de fond, notamment lors de la réduction des oxydes de manganèse (Chaillou et al., 2002). Cette hypothèse est néanmoins réfutée au vu du fort synchronisme entre les pics de Ba et de Mo dans les coquilles : un relargage de Mo par le sédiment se serait en effet vraisemblablement produit plus tardivement que l'incorporation de Ba dans les coquilles.

L'hypothèse la plus probable est que les variations de la concentration coquillière en Mo sont liées à des variations de la biomasse d'organismes diazotrophes, le Mo étant un cofacteur essentiel pour le fonctionnement de la nitrogénase, enzyme responsable de la fixation de N₂ (Collier, 1985). La co-occurrence de pics de Ba (traceur de la production siliceuse) et de Mo dans les coquilles de *C. radula* suggère que ces deux éléments pourraient être utilisés pour caractériser les efflorescences de l'association symbiotique *Rhizosolenia-Richelina* (diatomée-cyanobactérie diazotrophe ; Villareal, 1992). La concentration en Mo dans la coquille de *C. radula* constituerait ainsi un proxy de la diazotrophie en milieu tropical côtier.

Etant donnée l'importance de ce processus dans les mers tropicales oligotrophes comme source d'azote permettant la production et l'export de matière organique de la surface vers l'océan profond, la découverte du potentiel de la concentration en molybdène dans certains carbonates biogéniques marins comme proxy de la diazotrophie pourrait revêtir un intérêt considérable pour une meilleure compréhension des flux de C et N dans l'océan, ainsi que pour la calibration de modèles climatiques.

NB : Les concentrations en Ba et Mo ont également été analysées dans les 3 coquilles du site de la baie de Koutio. Nous avons cependant fait le choix de ne pas présenter et discuter ces résultats, d'une part car aucune tendance nette ne se dégage des profils en question, et d'autre part du fait de l'absence totale de données sur la composition spécifique du phytoplancton en baie de Koutio. Le lecteur pourra néanmoins se référer à l'annexe 6 pour avoir un aperçu de ces résultats.

4.2 - Introduction

Oceanic productivity plays an important role in the biogeochemical cycle of carbon, controlling variations of atmospheric CO₂ through the biological pump. Nitrogen is generally accepted as the most common nutrient limiting oceanic primary production; hence its availability partly controls this biological productivity (Falkowski, 1997). Furthermore, biological N₂ fixation (diazotrophy), mainly by cyanobacteria, is the dominant mechanism for ocean N-enrichment, especially in tropical oligotrophic waters (Karl et al., 1997; Sellner, 1997). Since this process consequently impacts the carbon biological pump (Falkowski, 1997; Karl et al., 1997) its accurate quantification is of considerable interest for a better understanding of C and N fluxes (Capone et al., 1997) and for the validation of climate models. The influence of oceanic primary production on the Earth's climate system has led to the calibration of numerous proxies for marine paleoproductivity (see the review by Wefer et al., 1999). In this context, bivalve mollusc species have been demonstrated to contain high-resolution proxy records of environmental conditions (Chiffolleau et al., 2004), because their shells grow rapidly by periodic accretion of various carbonate mineral phases. This recurrent shell growth provides the basis for assigning calendar dates to each successive band of accreted shell material. Stecher et al. (1996) have shown that episodic barium concentration increases in bivalve shells record diatom blooms, but there is currently no available specific proxy for marine diazotrophy. Nevertheless, cyanobacteria have been shown to have a very specific N isotopic signature (very low $\delta^{15}\text{N}$; Carpenter et al., 1997) that may be used in sediments as potential indicator of cyanobacteria blooms. However, the use of this proxy is hampered by the fact that isotopically light particulate organic nitrogen may also arise through other mechanisms (Carpenter et al., 1997). Molybdenum peaks in sediments have

also been intimated to be proxies for cyanobacteria blooms (Kunzendorf et al., 2001), because of their molybdenum requirement as a cofactor in the enzyme responsible for N₂ fixation (Collier, 1985). Up to now, and except the latter study, molybdenum has only been used through its sedimentary concentration as a proxy for paleo-redox conditions in the ocean (Chaillou et al., 2002; Elbaz-Poulichet et al., 2005). In this paper, we investigate the ontogenetic variations of molybdenum and barium concentrations in the shell of the scallop *Comptopallium radula* (Linnaeus, 1758), used here as a biological model, in the southwest lagoon of New Caledonia, and relate their variations to the phytoplankton dynamics.

4.3 - Methods

New Caledonia is located in the southwest Pacific Ocean, 1500 km east of Australia, between latitudes 19-23°S and longitudes 163-168°E. The main island, Grande Terre, is surrounded by a 1500 km long barrier reef enclosing a 21 700 km² lagoon. Our study site is located in Sainte-Marie Bay (22°18'22"S 166°28'89"E), which is one of the most man-impacted bays in the southwest lagoon. This shallow-water site (5 m depth), in the vicinity of Nouméa city, is sheltered from dominant trade winds and its sediment consists of muddy sands. A weekly hydrological survey was performed at this site from August 2002 to July 2003. Vertical profiles of temperature, *in vivo* fluorescence, salinity and turbidity were recorded using a SeaBird SBE 19 profiler. Meteorological data (precipitation, wind speed and direction) were recorded by Météo-France in Nouméa at Faubourg Blanchot station. Dissolved oxygen, ammonium, nitrate+nitrite, phosphate, silicate, particular organic carbon and nitrogen, chlorophyll *a* and phaeopigment concentrations were measured on bottom-water samples (1 m above the seafloor) collected with a 5 L Niskin bottle. The bottle was kept in a cool dark place pending analysis, less than two hours after collection. Detailed methods are fully described by Chifflet et al. (2004).

C. radula is a large ($H_{\infty} = 92.4$ mm; Lefort, 1994) sedentary filter-feeding scallop species which lives under branching corals or on coralline fragment beds, generally between 0.5 and 5 m depth, in the tropical Indo-West Pacific Ocean. Its shell is textured with fine concentric striae (average distance between two successive striae = 263 μ m; Figure 91), formed with a 2-day periodicity (Thébault et al., accepted). Three live juvenile specimens (maximum shell height = 63.2 mm) were collected at the beginning of austral winter 2003. We have chosen juveniles because they have the longest annual growth season (Lefort, 1994) and accumulate the longest continuous annual carbonate records. The shells were isolated and cleaned by submerging in 90 % acetic acid for 45-60 s to remove the bio-fouling, then rinsed with deionised water and air-dried. A cross section (ca. 13 \times 40 mm; Figure 91.A) was cut in each shell using a diamond saw to fit

into an ablation chamber. Molybdenum and barium concentrations were then measured in the sections using LA-ICP-MS (laser ablation - inductively coupled plasma mass spectrometer; see Chiffolleau et al. (2004) for instrumental parameters). Shell ablation was performed using a 266-nm UV laser (Cetac LSX-100). One sample was ablated every two striae, i.e. with a 4-day resolution, along the axis of maximal growth in order to construct an ontogenetic profile. Single line raster (Figure 91.B) was preferred to crater ablation because it allows smoothing of data on a representative sample of the stria and avoids dealing with artefacts that may be caused by inclusions in the shell. Moreover, it provides a better stability and reproducibility of the signal (Chiffolleau et al., 2004). Knowing the periodicity of striae formation, an absolute date of formation was assigned to each sample taken along the shell, by backdating from the last stria (harvest date).

Analyses of the ablated samples were done on a X7 Thermo Elemental ICP-MS. During acquisition (120 s), signal intensities were recorded for ^{43}Ca , ^{98}Mo , and ^{138}Ba . As calcium is the major constituent of scallop shells and is the most uniformly distributed element in the matrix, its concentration can be considered constant over the whole shell (Chiffolleau et al., 2004). For these reasons, ^{43}Ca was used as an internal standard for correcting laser beam energy decrease during analysis, instrument instability and drift. Analyte quantification was carried out using matrix matched reference materials prepared in the laboratory, and consisting in CaCO_3 powders spiked with a multi-elemental solution and pressed into compact pellets (Barats et al., in preparation). These pellets were then ablated the same way the scallop shells were in order to generate 8-point external standard curves. Detection limits were estimated from the signal intensities of argon blanks (3σ) and were 18.7 and 1.7 ppb for molybdenum and barium, respectively.

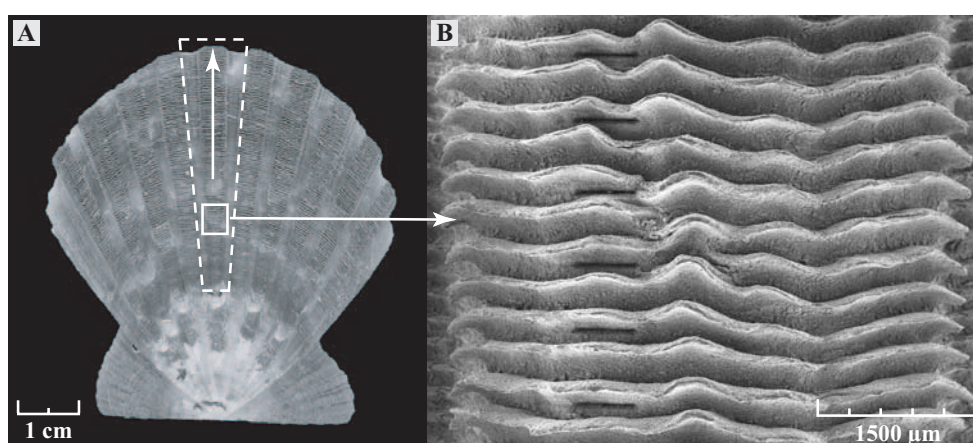


Figure 91 : Photographs of the upper surface of the left valve of *Comptopallium radula*. (A) Dashed line delimits the shell cross section inserted into the ablation chamber. The maximal growth axis, along which shell samples were ablated, is indicated by the white arrow. (B) Image (scanning electron microscopy) of striae taken along the maximal growth axis. These striae are formed with a 2-day periodicity (Thébault et al., accepted). Shell samples taken for elemental analysis can be readily identified (black lines).

4.4 - Results

Among the environmental parameters, only chlorophyll *a*, ammonium, nitrate + nitrite, and phosphate concentrations were significantly related to skeletal barium and molybdenum concentrations. Chlorophyll *a* concentration varied from 0.34 to 3.89 $\mu\text{g L}^{-1}$. The annual series exhibited a baseline around 0.5 $\mu\text{g L}^{-1}$, punctuated with several small peaks between 1 and 2 $\mu\text{g L}^{-1}$, and reached a maximum in late December 2003 (Figure 92.A). Ammonium concentration ranged from 0.02 to 1.85 $\mu\text{mol L}^{-1}$, with a baseline around 0.05 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (Figure 93.A). Levels were relatively low from August to December 2002, except in September 2002 (1.6 $\mu\text{mol L}^{-1}$). They were high in April and May 2003, and maximal in June 2003. Nitrate+nitrite concentration ranged from 0.01 to 1.83 $\mu\text{mol L}^{-1}$. These nutrient concentrations exhibited a baseline around 0.03 $\mu\text{mol L}^{-1}$ and closely fit the seasonal variations of ammonium (Figure 93.B). Phosphate concentration varied from 0 to 0.63 $\mu\text{mol L}^{-1}$. Levels were maximal in September 2002, at the same time as important dissolved inorganic nitrogen peaks, and relatively high from April to June 2003 (Figure 93.C). Analysis of meteorological data indicated that high nutrient concentrations in the study site were not synchronous with periods of elevated precipitation, which usually lead to increased river runoff (source of nutrients from anthropogenic and terrigenous origin), or with major physical forcing, which may increase nutrient concentrations in bottom-water due to sediment resuspension. Moreover, the hydrodynamics of Sainte-Marie Bay tend to isolate our study site from nutrient-rich sewage inputs from Nouméa city (Douillet, 2001).

Skeletal barium (Ba_s) concentration ranged from 0.382 to 5.029 ppm (Figure 92.B). Mean relative standard deviation, calculated on three shells, was 25.9 %. High levels were recorded in August 2002, September 2002, March 2003, and May 2003. The highest concentrations occurred in early January 2003. Ba_s concentration time series closely fit seasonal variations of bottom-water chlorophyll *a* concentration (linear relationship: $r_{\text{Pearson}} = 0.69$; $p < 0.001$; $n = 48$). The highest Ba_s concentration approximately coincided with the main peak of chlorophyll *a* (5-day time lag). Skeletal molybdenum (Mo_s) concentration ranged from 0.013 to 0.271 ppm (Figure 93.D). Mean relative standard deviation was 45.6 %. Mo_s concentration also varied dramatically over relatively short times, with episodic increases over the background level. Its variations tracked the variations of ammonium concentration ($r = 0.46$; $p = 0.001$; $n = 48$): the two main groups of Mo_s peaks (September 2002 and May-June 2003) occurred synchronously with ammonium peaks. Mo_s time series also closely fit the seasonal variations of nitrate+nitrite ($r = 0.42$; $p = 0.003$; $n = 48$) and phosphate concentrations ($r = 0.66$; $p < 0.001$; $n = 48$). Moreover, Ba_s and Mo_s concentrations exhibited a statistically significant linear relationship ($r = 0.23$; $p < 0.001$; $n = 335$).

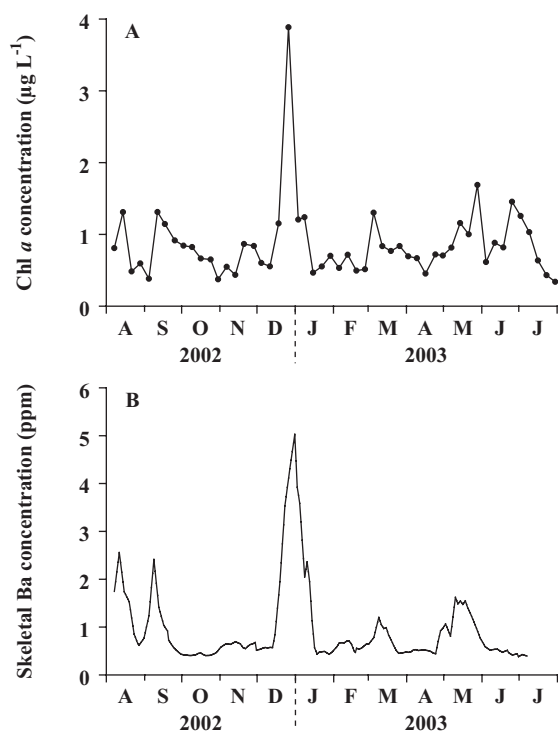


Figure 92 : Temporal variations of measured variables from August 2002 to July 2003. (A) Chlorophyll *a* concentration in bottom water. (B) Skeletal barium concentration in the shell of *Comptopallium radula* (average of skeletal concentrations in three shells).

4.5 - Discussion

4.5.1 - Barium

Our results demonstrate a strong linkage between phytoplanktonic biomass and barium incorporation into the shell of *C. radula*. Elevated levels of suspended barite, a primary barium mineral (BaSO_4), have been suggested to be linked with oceanic regions of high primary productivity, especially where new production is mainly based on diatoms (Dehairs et al., 1991). The pathway between organic productivity and barite formation is still poorly understood. However, Ganeshram et al. (2003) suggested that the mechanism for barite precipitation in seawater involves the biologic uptake of dissolved barium by phytoplankton or the abiotic adsorption on organic matter, resulting in both cases in high particulate barium concentration in surface water. This first step is followed by a rapid release of dissolved barium and by an increase in SO_4^{2-} concentration during phytoplankton cell lysis and organic matter decay. Finally, a small fraction (2-4 %; Ganeshram et al., 2003) of the released barium precipitates as barite in these supersaturated microenvironments. The best conditions for barite formation are known to be found within organic-rich siliceous micro-environments originating from assemblages of recently dead diatoms (Bishop, 1988).

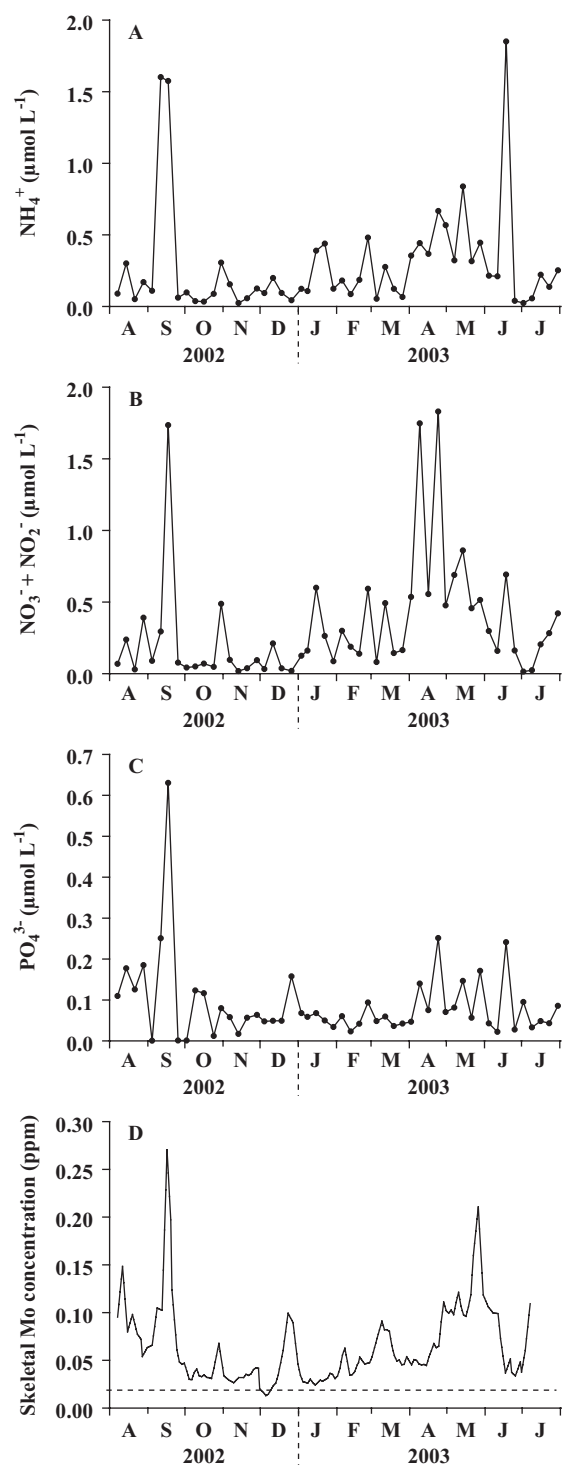


Figure 93 : Temporal variations of measured variables from August 2002 to July 2003. (A) Ammonium concentration in bottom water. (B) Nitrate+nitrite concentration in bottom water. (C) Phosphate concentration in bottom water. (D) Skeletal molybdenum concentration in the shell of *Comptopallium radula* (average of skeletal concentrations in three shells). The detection limit for ^{98}Mo is indicated by the dashed line.

Sainte-Marie Bay, receiving minimally treated urban sewage from Nouméa city, is one of the most man-impacted sites in the southwest lagoon. The 2-10 and > 10 µm phytoplankton size classes become dominant with increasing nutrient inputs and especially nitrogen concentration, mainly because of an increasing contribution of diatoms (Jacquet, 2005). Moreover, the latter have been found to be largely dominant in Sainte-Marie Bay in terms of both cell number (average = 97 741 cell L⁻¹) and biovolume (Jacquet, 2005). Consequently, and applying evidence for barite precipitation in microenvironments of decaying diatoms, we postulate that Ba_s concentration in *C. radula* is a powerful proxy for the siliceous phytoplanktonic biomass. This result confirms those of previous studies performed on other bivalve species, e.g. *Mercenaria mercenaria* and *Spisula solidissima* (Stecher et al., 1996), and suggesting that episodic increases in the skeletal Ba/Ca ratio record diatom blooms.

4.5.2 - Molybdenum

High molybdenum concentrations are found in reducing sediments, primarily in association with manganese oxides (Chaillou et al., 2002). The remobilization of molybdenum in sediments during the reduction of manganese oxides by anaerobic metabolism induces a release of molybdenum in porewater, leading to high concentrations in overlying waters (Chaillou et al., 2002). This upward transport of molybdenum is mainly controlled by bioturbation and by the gradient of molybdenum concentration between porewater and bottom-water (Dalai et al., 2005). Enhanced supply of organic matter due to high productivity results in faster redox changes in sediments, yielding a steeper gradient of molybdenum concentration between porewater and bottom-water, and consequently higher molybdenum concentrations in bottom-water (Dalai et al., 2005). Moreover, anaerobic metabolism in sediment is accompanied by dissimilatory nitrate reduction to ammonia, yielding high ammonium concentrations in overlying waters. Phosphates are also strongly enriched in sediments, mainly adsorbed on iron oxides. The reduction of the latter leads to phosphate release into porewater; this process is the main pathway controlling their flux out of the sediment (Sundby et al., 1992). In the sequence of utilization of electron acceptors for microbial organic matter degradation, iron reduction takes place just after manganese oxides reduction. Therefore, high phosphate concentrations may be measured in overlying waters during severe anoxic conditions. On the other hand, nitrate+nitrite peaks cannot be originating from sediment as nitrates are reduced during organic matter degradation. Mo_s, ammonium, and phosphate peaks might thus be explained by the sedimentation of high amounts of organic matter following phytoplankton blooms.

However, the maximal phytoplankton biomass recorded in December 2002, which has probably led to the development of severe anoxic conditions at the sediment-water interface, was not synchronous with major Mo_s, ammonium, and phosphate peaks. Moreover, on the assumption of a release of molybdenum and nutrients from sediment following diatom bloom decay, we would have probably observed a delay between the Ba_s peak on the one hand, and the ammonium, phosphate, and Mo_s peaks on the other hand. This is clearly not the case in September 2002.

Given the relationship between Ba_s concentration and pelagic diatom biomass, and because ontogenetic Mo_s and Ba_s profiles are very close, we suggest a linkage between Mo_s concentration and the phytoplanktonic dynamics. Molybdenum is the most abundant transition element in seawater and appears to behave conservatively. However, it is a cofactor of two important enzymes responsible for nitrogen reduction in marine organisms: nitrate reductase and nitrogenase (Collier, 1985), the latter being exclusively found in N₂-fixing prokaryotes (primarily cyanobacteria). Because nitrogen is generally accepted as the most common nutrient limiting primary production for phytoplankton throughout much of the world's upper ocean (Falkowski, 1997), the rate of N₂ fixation (source of new nitrogen to sustain a net primary production) is high in subtropical and tropical oligotrophic seas (Karl et al., 1997; Sellner, 1997). N-limitation on phytoplanktonic biomass and production has also been described in the southwest lagoon of New Caledonia (Jacquet, 2005). We thus suggest that Mo_s concentration is closely related to the dynamics of diazotrophy by photoautotrophic prokaryotes, especially pelagic and/or benthic cyanobacteria. Yearly average pelagic primary production in Sainte-Marie Bay (integrated on the whole water column, i.e. 12 m depth in average) is close to 543.6 mgC m⁻² d⁻¹ (Jacquet, 2005). On the other hand, benthic primary production in coastal environments of the southwest lagoon is 92.7 mgC m⁻² d⁻¹ (Clavier & Garrigue, 1999). Hence, pelagic primary production largely prevails and sharp increases in Mo_s concentration are probably the result of abrupt changes in the biomass of pelagic diazotrophic cyanobacteria, and consequently in the concentration of particulate molybdenum, thus confirming the dietary origin of Mo_s.

Surprisingly, given the large metabolic cost of diazotrophy, an important part of the matter newly fixed by photoautotroph cyanobacteria would be directly released as dissolved nitrogenous compounds including nitrates, nitrites, and ammonium, possibly because of N₂ fixation in excess of anabolic requirements (Karl et al., 1992). These authors also observed an increase in phosphate concentration within a cyanobacteria bloom compared to the pre-bloom conditions. Hence, the relationship between dissolved inorganic nutrient concentrations in bottom-water and Mo_s concentration supports the hypothesis of a diazotrophic origin of Mo_s.

Many N₂-fixing cyanobacteria have been reported, but *Trichodesmium* spp. and the endosymbiont *Richelia intracellularis* have traditionally been considered the dominant marine diazotrophs (Sellner, 1997). *Trichodesmium* spp. blooms were not observed in the study site between August 2002 and July 2003. *R. intracellularis* is a small heterocystous cyanobacterium characteristically occurring in endosymbiotic association within the diatom genera *Rhizosolenia* and *Hemiaulus* (Villareal, 1992). The relationship between Ba_s and Mo_s concentrations suggests that the shell of *C. radula* actually records blooms of these symbiotic associations. This assumption is supported by observations of *Rhizosolenia imbricata*, *Rhizosolenia setigera*, *Hemiaulus sinensis* (all known as *R. intracellularis* hosts; Villareal, 1992) and *R. intracellularis* in the vicinity of the study site (Jacquet, 2005). Intensities of Ba_s and Mo_s peaks are however not proportional, suggesting that the percentage of symbiotic diatoms and/or the number of symbionts per diatom cell are not constant. Recent studies highlighted the important contribution of unicellular diazotrophic cyanobacteria to oceanic N₂ fixation (Zehr et al., 2001). One of these diazotroph genera, *Synechococcus*, represented 91 % of picophytoplankton cells in Sainte-Marie Bay, with abundance close to 110 000 cell ml⁻¹ and biovolume around 40 μm³ L⁻¹ (Jacquet, 2005). Mo_s can also originate from these diazotrophic cyanobacteria, non-symbiotic with diatoms. We conclude that Mo_s concentration in *C. radula* is a high-resolution proxy for the biomass of pelagic diazotrophic cyanobacteria (primarily *R. intracellularis* and *Synechococcus* spp.).

4.6 - Conclusion

Our results strongly suggest that the molybdenum and barium content in the shell of *C. radula* closely track the biomass of pelagic diazotrophic cyanobacteria and diatoms, respectively, in the southwest lagoon of New Caledonia. Finally, this study brings a new dimension to the development of marine paleoproductivity proxies because it suggests that the molybdenum content in marine biogenic carbonates (corals, foraminifera, fossil shells) can be used as a specific proxy for marine diazotrophy. This would lead to a better quantification of this process over geological timescales and consequently to new insights about controls of oceanic paleoproductivity.

Acknowledgments: We express our gratitude to Sandrine Chifflet, Philippe Gérard, Alain Lapetite and Christophe Peignon (IRD Nouméa) for their efficient help during the field survey and analyses of seawater chemistry. We would like to thank James E. Cloern and Laurence G. Miller (USGS Menlo Park) for their invaluable constructive comments and advice, as well as for English corrections of the manuscript. We also thank Thermo Electron Company for loan of the

X7 series ICP-MS. This study was supported by the "Institut de Recherche pour le Développement" (IRD), the French "Programme National Environnement Côtier" (PNEC) and the French Ministry of Research's Actions Concertées Incitatives - Jeunes Chercheurs Program (ACI-PECTEN). It was part of a 3-year research program funded by IRD and the Région Bretagne.

5 - CONCLUSION

Cette étude a apporté de nombreuses informations intéressantes sur la compréhension des voies d'incorporation de nombreux éléments traces dans la coquille de *Comptopallium radula*. La thématique abordée dans la première partie de cette étude n'est pas nouvelle, la détermination des concentrations en métaux dans des coquilles de bivalves marins ayant déjà fait l'objet de nombreuses études au cours des 10 dernières années. En revanche, notre démarche est originale car elle allie pour la première fois, de façon étonnante, la mesure des concentrations en métaux dans la coquille d'une part, et dans son environnement (eau de fond) d'autre part, le tout à haute-résolution temporelle (infra-hebdomadaire à hebdomadaire). Pourtant, malgré l'effort entrepris, aucune relation claire n'a pu être mise en évidence entre ces deux milieux : les concentrations coquillières en métaux ne peuvent donc pas être utilisées comme proxies haute-résolution des apports pélagiques en métaux dissous et particuliers. Cette absence de corrélation reflète vraisemblablement une mauvaise caractérisation de la source des métaux incorporés dans la coquille de *C. radula*, et de manière plus générale, dans la coquille des bivalves filtreurs benthiques. Nous suggérons que les métaux présents dans le fluide extra-palléal, milieu de biominéralisation de la coquille, sont probablement majoritairement issus des flux de métaux entre l'eau interstitielle des sédiments de surface et la couche d'eau située à l'interface eau-sédiment, c'est-à-dire là où vit précisément *C. radula*.

Des études supplémentaires s'avèrent donc nécessaires pour décrypter l'origine du signal métallique des coquilles. Cela pourrait notamment être réalisé au travers d'expérimentations en milieu naturel contrôlé, par exemple en enfermant plusieurs individus pendant quelques mois dans des mésocosmes benthopélagiques déployés *in situ* sur un gisement naturel de *C. radula* (minimisation du stress causé aux individus étudiés). Le suivi temporel haute-fréquence des flux de métaux à l'interface eau-sédiment y serait réalisé à l'aide de plusieurs sondes DGT insérées dans le sédiment. Enfin, des apports ponctuels massifs de métaux marqués (^{51}Cr , ^{54}Mn , ^{57}Co , ^{63}Ni , ^{109}Cd et ^{210}Pb), sous forme particulaire et/ou dissoute, pourraient être effectués dans ces mésocosmes : le comptage ultérieur de la radioactivité dans les coquilles des individus enfermés devrait ainsi permettre de vérifier l'hypothèse selon laquelle les sources pélagiques de métaux n'ont qu'une influence mineure sur les concentrations en métaux dans les coquilles.

L'étude des concentrations coquillières en baryum et molybdène s'est révélée extrêmement fructueuse. Elle a notamment permis de mettre en évidence, une nouvelle fois, le potentiel des pics de baryum dans les coquilles de bivalves comme proxys des blooms phytoplanctoniques siliceux. Toutefois, la découverte principale de cette étude réside dans l'utilisation potentielle de la concentration coquillière en molybdène comme proxy de la dynamique des organismes diazotrophes. L'intérêt paléocéanographique de ce nouveau traceur est réel dans une région océanique oligotrophe où les apports azotés se font majoritairement via la fixation biologique de N₂ (diazotrophie). Ces conclusions devront néanmoins être confirmées au cours d'études ultérieures, en apportant une attention particulière à l'analyse des variations haute-fréquence de la composition spécifique du phytoplancton à proximité immédiate des coquilles. Des expérimentations en mésocosmes benthopélagiques pourraient également s'avérer utiles pour confirmer l'origine des signaux de baryum et molybdène dans les coquilles. Deux types d'expériences pourraient être mis en place : (1) simulation de la sédimentation massive de cellules phytoplanctoniques (diatomées et cyanobactéries diazotrophes) afin de vérifier l'hypothèse d'une origine phytoplanctonique des signaux de baryum et molybdène enregistrés dans les coquilles, et (2) afflux massif de matière organique particulaire (sans molybdène) induisant une hypoxie/anoxie à l'interface eau-sédiment du mésocosme, ce afin d'étudier la possibilité d'un relargage de molybdène dissous par le compartiment sédimentaire.

**SYNTHÈSE
ET
DISCUSSION GÉNÉRALE**

1 - SYNTHÈSE

L'objectif central de cette thèse était d'étudier le potentiel de la coquille de *Comptopallium radula* comme archive eulérienne haute-fréquence de la variabilité de l'environnement côtier dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Nous avons développé pour cela une approche pluridisciplinaire qui s'est déroulée en deux phases. La première était destinée à approfondir les connaissances sur la biologie de *C. radula*, les seules données disponibles sur cette espèce étant celles issues de la thèse de Lefort (1991). Plus précisément, nous avons cherché à déterminer le rythme de formation des stries de croissance de l'espèce, pré-requis indispensable à l'établissement d'une chronologie précise lors des reconstitutions paléocéanographiques. La deuxième phase a consisté à mettre en œuvre une approche géochimique exploratoire afin de mettre en évidence des relations empiriques entre les variations ontogéniques de rapports isotopiques et de concentrations élémentaires dans les coquilles avec les variations de nombreux paramètres physico-chimiques de la masse d'eau.

Cette démarche a permis d'apporter de nombreux éléments de réponse aux questions soulevées par la problématique générale du travail. Nous allons les synthétiser en quatre points.

1.1 - Les stries des pectinidés, des repères chronologiques ?

Une question agite depuis de nombreuses années la communauté scientifique travaillant sur les pectinidés : les stries visibles sur la surface externe de leurs coquilles sont-elles des marques de croissance ou pas ? Constituent-elles des repères temporels permettant d'établir une chronologie précise de la croissance coquillière et des variables géochimiques associées ? La nécessité d'une réponse claire et précise à ces questions se fait particulièrement ressentir depuis que quelques études ont mis en évidence le potentiel des coquilles de ces organismes comme archives de la variabilité de leur environnement (Chauvaud et al., 1998 ; Hickson et al., 1999 ; Hickson et al., 2000 ; Lorrain et al., 2000 ; Lorrain et al., 2004 ; Chauvaud et al., 2005 ; Lorrain et al., sous presse ; Thébault et al., soumis *a*).

Deux écoles de pensée s'affrontent régulièrement autour de la question de la formation de ces stries. La première, initiée à la suite des travaux de George R. Clark (1968), regroupe les équipes de recherche ayant apporté de multiples preuves de la formation périodique (et plus précisément journalière) de ces stries chez de nombreux genres et espèces de pectinidés. La deuxième école de pensée réfute les preuves de la première en estimant qu'il n'y a pas de chronologie dans la formation de ces stries. Selon eux, le processus de formation des stries est lié à l'incrément de croissance. Autrement dit, une strie se forme dès lors qu'un espace suffisant la sépare de la précédente (Owen et al., 2002*a*). Le paradoxe est que cette deuxième école de pensée

fonde tout son argumentaire sur des résultats obtenus chez une seule espèce, *Pecten maximus*, également étudiée par les autres équipes de recherche.

Qu'en est-il chez *C. radula* ? Nos expériences de marquage *in situ* de coquilles juvéniles à l'aide d'un marqueur fluorescent, la calcéine, ont permis de mettre clairement en évidence, que les stries observables à l'œil nu à la surface externe de la coquille de cette espèce se forment avec une périodicité de 2 jours (Thébault et al., accepté ; cf. 2^{ème} partie, section 5). Nous avons ensuite utilisé ce résultat pour recalibrer temporellement les prélèvements de calcite effectués sur plusieurs spécimens de *C. radula* en vue de leur analyse géochimique. Cela nous a permis de mettre en évidence l'étroite relation entre la température de l'eau et le $\delta^{18}\text{O}$ de la calcite (Thébault et al., soumis *b* ; cf. 3^{ème} partie, chapitre 1, section 2), ainsi qu'entre les pics de concentration coquillière en baryum et les efflorescences de diatomées (Thébault et al., soumis *c* ; cf. 3^{ème} partie, chapitre 2, section 4). Si la périodicité mise en lumière par le biais des marquages à la calcéine était le fruit du hasard (hypothèse de Owen et al. (2002a) : "*it is likely that it was fortuitous that in some experiments a daily periodicity of stria production occurred in some pectinid species*"), jamais un calage temporel aussi précis n'aurait pu être obtenu lors des analyses géochimiques de la coquille de *C. radula*. Ces deux méthodes indépendantes (relations $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$:température et Ba:diatomées) constituent donc deux nouvelles preuves convaincantes de l'existence d'une périodicité dans la formation des stries chez cette espèce.

Les stries de *C. radula* constituent donc des repères chronologiques permettant de reconstituer l'histoire de la coquille avec une précision temporelle extrêmement élevée. Cette démonstration est le résultat majeur de la première partie de cette thèse. Elle apporte de nouveaux arguments en faveur de l'existence d'une périodicité dans la formation des stries des pectinidés qui recèlent donc un potentiel considérable dans le cadre de reconstitutions paléocéanographiques.

1.2 - La coquille de *Comptopallium radula*, une archive paléothermométrique ?

La deuxième phase de ce travail consistait à évaluer le potentiel de *C. radula* comme archive dans un contexte paléocéanographique. Nos résultats démontrent l'intérêt de l'utilisation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ comme proxy haute-résolution de la température de l'eau (Thébault et al., soumis *b* ; cf. 3^{ème} partie, chapitre 1, section 2). L'équation empirique découlant de nos mesures indique en effet que **la coquille de *C. radula* permet la reconstruction des variations de température de l'eau avec une précision moyenne de 1 °C**, pour des températures comprises entre 20 et 30 °C. Cette précision pourrait être accrue ultérieurement en effectuant un suivi de la salinité à plus haute-fréquence et en augmentant la résolution spatiale des prélèvements de calcite. Il sera également nécessaire d'améliorer nos connaissances sur la dynamique de la calcification de *C.*

radula, notamment en déterminant le moment de la journée où se forment ses stries (nécessité d'un retour à la biologie). Nous avons également pu démontrer que la relation $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ -température est statistiquement la même quel que soit l'individu analysé, ce qui est un argument fort pour la validation d'un proxy, et que la salinité n'a qu'une influence mineure sur le signal de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ (Figure 94, flèches rouges).

La calibration de cette nouvelle équation de paléotempérature a par ailleurs permis d'améliorer nos connaissances sur la dynamique temporelle de la croissance coquillière de *C. radula* (cf. 3^{ème} partie, chapitre 1, section 3). Des analyses isotopiques effectuées le long de l'axe de croissance d'un spécimen de grande taille ont en effet permis de reconstituer les différents cycles annuels de température de l'eau, permettant ainsi d'établir la courbe de croissance du spécimen étudié. Nous avons pu démontrer que l'essentiel de la croissance coquillière s'effectue au cours de la première année de croissance (accroissement coquillier net de l'ordre de 60 mm). La coquille grandit très peu les années suivantes, allouant probablement la majeure partie de son énergie au processus reproductif, aux dépens de la croissance coquillière. L'utilisation d'une approche modélisatrice (modélisation des profils saisonniers de $\delta^{18}\text{O}$ à l'aide de courbes sinusoïdales) a également permis d'extraire de précieuses informations concernant les périodes de croissance et d'arrêts de croissance : la croissance coquillière est vraisemblablement continue lors de la première année de croissance, en l'absence d'épisodes de stress de type biotique. En revanche, des arrêts de croissance estivaux et hivernaux ont probablement lieu au cours des années suivantes. La longueur de ces arrêts varie d'une saison à l'autre mais également d'une année sur l'autre. De manière générale, les arrêts de croissance estivaux (moyenne = 5 mois) sont plus longs que les arrêts hivernaux (moyenne = 3 mois). Au total, la coquille de *C. radula* ne grandirait en moyenne que 4 mois par an au-delà de la première année de croissance.

1.3 - Les variations de la productivité des eaux côtières peuvent-elles être reconstruites à partir de la coquille de *Comptopallium radula* ?

Nous pensions initialement que les variations du rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) du carbone inorganique dissous dans l'eau étaient sous le contrôle, au moins partiel, de la productivité primaire et qu'elles pouvaient se refléter dans les variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ de la coquille de *C. radula* (cf. 3^{ème} partie, chapitre 1, section 4). Nos résultats indiquent que le $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ est influencé par une source de carbone particulièrement enrichie en ^{13}C , qui ne peut être ni le carbone inorganique dissous dans l'eau à 1 m au-dessus du sédiment, ni le CO_2 respiré par l'organisme lui-même, ces deux réservoirs ayant des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ inférieures à celles de la calcite. Nous suggérons que le $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ est influencé par le $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous dans l'eau qui

baigne les coquilles et que ce réservoir de carbone est isolé du reste de la masse d'eau par une couche limite de diffusion. Là où vit *C. radula*, c'est-à-dire à l'interface eau-sédiment sous les massifs coralliens, le $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous est probablement contrôlé par le métabolisme benthique (respiration des fonds hétérotrophes) mais surtout par le métabolisme des coraux et de leurs endosymbiontes. **Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ de *C. radula* ne peut donc pas être utilisé comme proxy de la production primaire pélagique** (Figure 94, flèches vertes).

Suite à ces analyses isotopiques, des analyses élémentaires quantitatives ont été effectuées sur les mêmes coquilles, avec notamment pour objectif de rechercher et de calibrer d'autres proxies de la productivité primaire du milieu. Nos résultats indiquent que **les variations ontogéniques de la concentration coquillière en baryum peuvent être utilisées pour reconstruire l'évolution de la biomasse de diatomées dans la masse d'eau** (Thébault et al., soumis *c* ; cf. 3^{ème} partie, chapitre 2, section 4). Le baryum s'adsorberait à la surface des cellules de diatomées. En se décomposant, les efflorescences de diatomées conduiraient à la formation d'agrégats particulièrement propices à la formation de cristaux de barytine BaSO_4 qui, après sédimentation, seraient ingérés par *C. radula*. Le baryum se retrouverait ensuite séquestré dans la coquille par le biais d'un mécanisme de transfert encore non élucidé (Figure 94, flèches bleues).

Mais la découverte principale de cette étude reste cependant liée aux variations ontogéniques de la concentration coquillière en molybdène. Le synchronisme entre les pics de concentration en baryum et molybdène dans les coquilles de *C. radula* indique que l'incorporation de molybdène dans la calcite pourrait être liée à la dynamique de la biomasse phytoplanctonique. Nous suggérons que les variations de sa concentration dans la coquille de *C. radula* reflètent celles de la biomasse des organismes phytoplanctoniques diazotrophes, majoritairement des cyanobactéries (genre *Richelia* et/ou *Synechococcus*), le molybdène étant un élément essentiel au fonctionnement de l'enzyme responsable de la fixation de diazote. **La concentration coquillière en molybdène serait un proxy de la biomasse de cyanobactéries diazotrophes dans la masse d'eau** (Thébault et al., soumis *c* ; cf. 3^{ème} partie, chapitre 2, section 4) (Figure 94, flèches jaunes).

Nous avons donc répondu à la question posée dans la problématique de cette thèse : la coquille de *C. radula* peut être utilisée pour reconstruire, au moins partiellement, les variations de la biomasse phytoplanctonique. Cependant, cette biomasse n'est pas uniquement composée de diatomées et de cyanobactéries diazotrophes. Il faudrait donc, à terme, découvrir de nouveaux proxies permettant d'appréhender les variations de biomasse des autres classes de microalgues et notamment des dinophycées et coccolithophoridés, également abondantes dans les eaux du lagon de Nouvelle-Calédonie (Jacquet, 2005).

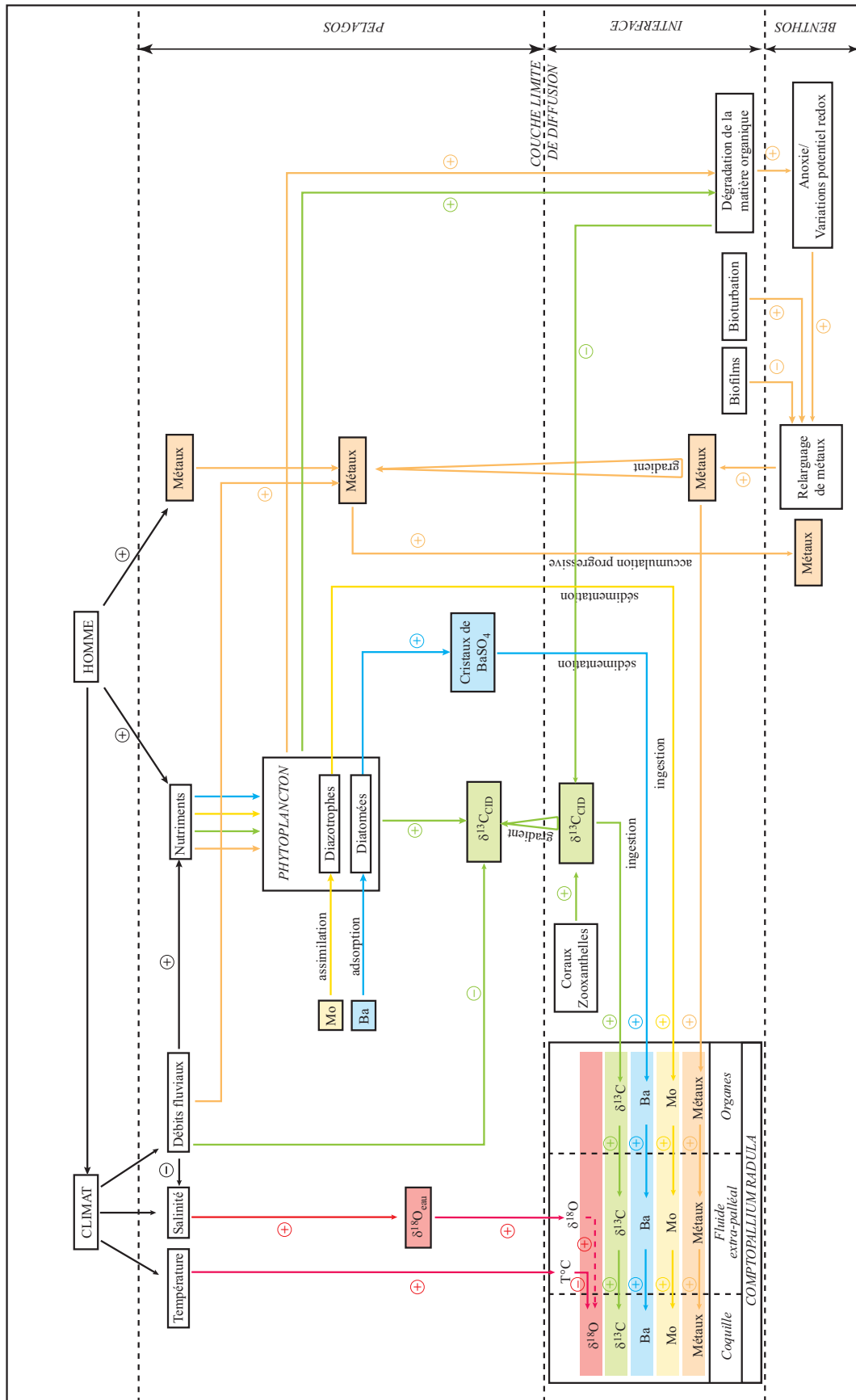


Figure 94 : Représentation schématique des relations entre l'environnement de *Comptopallium radula* et les variations des signaux géochimiques archivés dans sa coquille, telles que nous les concevons à l'issue de cette thèse.

1.4 - La coquille de *Comptopallium radula*, un bio-enregistreur des apports en métaux lourds issus des activités anthropiques ?

Le dernier volet de cette étude sur les concentrations en éléments traces dans la coquille de *C. radula* portait sur l'évaluation du potentiel des concentrations coquillières en métaux lourds comme proxies des apports pélagiques en métaux dans le lagon, conséquences des activités anthropiques. La démarche adoptée alliait, pour la première fois, l'analyse des concentrations en métaux dans les coquilles et dans leur environnement. L'absence de corrélation entre ces deux compartiments suggère que **la coquille ne peut être utilisée comme outil de bio-surveillance des apports en métaux dissous, et vraisemblablement particuliers, dans le lagon**. Nous suggérons que **les concentrations en métaux dans les coquilles reflètent les variations temporelles haute-fréquence des flux de métaux à l'interface eau-sédiment** (cf. 3^{ème} partie, chapitre 2, section 3). Ces flux pourraient être contrôlés par les variations des conditions d'oxydo-réduction du sédiment, notamment lors de la dégradation d'importantes quantités de matière organique à l'interface eau-sédiment, mais également par la bioturbation et la présence de biofilms microphytobenthiques. L'existence d'une couche limite de diffusion au-dessus du biotope de *C. radula*, dont l'épaisseur est influencée par la présence de structures coralliennes, pourrait limiter considérablement l'influence de ces flux sur la masse d'eau sus-jacente (Figure 94, flèches oranges).

2 - RÉFLEXIONS, QUESTIONS OUVERTES

Plusieurs questions importantes, mises en lumière au cours de cette étude sur la coquille de *Comptopallium radula*, restent en suspens. Cette section a pour objectif de les poser et de donner quelques éléments de réflexion sur ces interrogations.

2.1 - De la périodicité des stries des pectinidés

|| *Pourquoi la périodicité de formation des stries de la coquille de cette espèce est-elle si atypique et surtout différente de celle identifiée chez les autres espèces de pectinidés ? Quel est le signal environnemental qui synchronise ce processus ?*

Notre étude apporte un regard nouveau sur cette question dans le sens où nous démontrons pour la première fois l'existence d'une rythmicité autre que journalière chez les pectinidés. Il existerait donc au moins deux périodicités différentes chez les pectinidés, sans compter les microstries observées dans les parties les plus anciennes de la coquille de *C. radula* (cf. 1^{ère} partie,

chapitre 1, section 3.1.4) et qui pourraient éventuellement être, elles aussi, formées périodiquement. Il n'est pas improbable qu'il y ait finalement autant de variabilité dans les périodicités de formation des marques de croissance chez les pectinidés que chez d'autres familles ou espèces de bivalves (ex. *Mercenaria mercenaria* ; Pannella & McClintock, 1968). Notre étude remet donc en question le "dogme" selon lequel les pectinidés forment leurs stries à un rythme journalier. Ce résultat est important dans le sens où toute étude visant à utiliser la coquille d'une nouvelle espèce de pectinidé comme archive environnementale devra d'abord mettre en place des expérimentations afin de statuer sur le rythme de formation de ses stries (ex. : *Adamussium colbecki* dans le cadre du programme MACARBI).

Notre travail indique également que la formation des marques de croissance des pectinidés, et peut-être même plus généralement des bivalves et autres organismes à squelette carbonaté, n'est pas exclusivement sous le contrôle de cycles astronomiques (alternance jour/nuit, balancement des marées, cycle lunaire, cycle solaire, etc.). Chez *C. radula*, cette hypothèse doit en effet être exclue, aucun cycle astronomique n'ayant, à notre connaissance, une période de 2 jours. D'autres cycles, indépendants de la mécanique céleste, pourraient donc influencer la croissance des bivalves. Le signal environnemental qui synchronise la formation des stries chez *C. radula* n'a pas été découvert : il pourrait être lié au couplage océan-atmosphère et aux flux de chaleurs de l'équateur vers les pôles (cf. 2^{ème} partie, section 5.5.5). Quoi qu'il en soit, nos résultats ouvrent sans conteste de nouvelles pistes de recherche sur les rythmes biologiques des invertébrés marins.

2.2 - Du rôle des interfaces et des couches limites de diffusion

|| *Quel est le rôle de l'interface eau-sédiment et des couches limites de diffusion dans l'incorporation des signaux géochimiques dans la coquille de C. radula ?*

C. radula est une espèce épigée vivant posée sur le sédiment, sans être enfouie (compartiment épibenthique). C'est la raison pour laquelle nous pensions initialement que sa coquille pouvait se comporter comme une archive de la variabilité de la masse d'eau sus-jacente, à savoir le pelagos. Au vu de nos différents résultats, il est évident que ce concept de départ est, au moins partiellement, erroné : les caractéristiques de l'eau de mer à proximité immédiate des coquilles sont différentes de celles mesurées à 1 m (prélèvement d'eau par la bouteille Niskin) voire même 15 cm (mesures DGT) au-dessus du sédiment. Cela se voit notamment au travers de l'absence de relation entre les concentrations en métaux dans les coquilles et dans les DGT, mais également entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ mesuré à 1 m au-dessus du fond et le $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$.

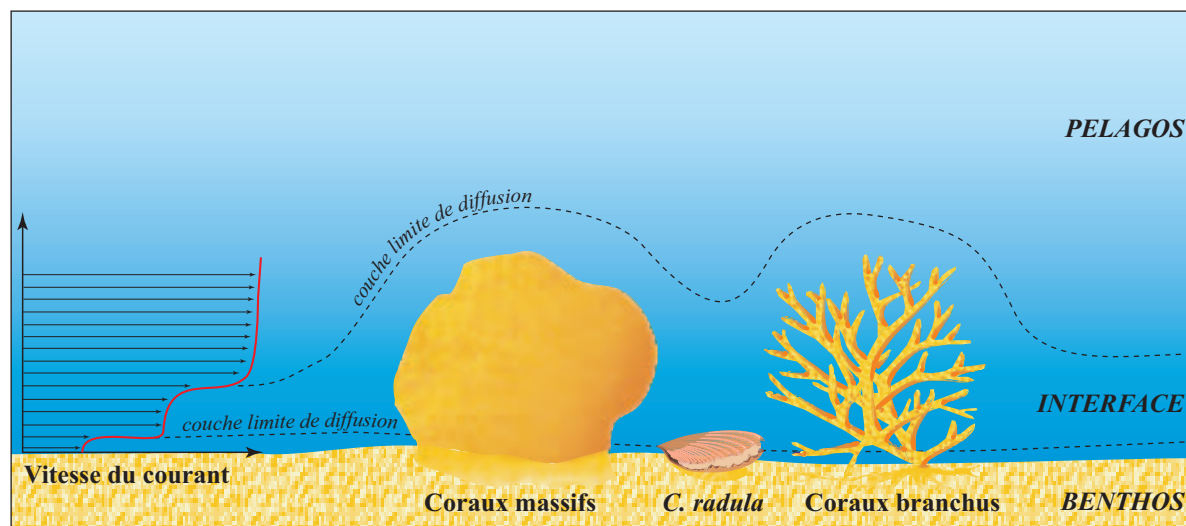


Figure 95 : Représentation schématique des différentes couches limites de diffusion isolant, en milieu récifal, les organismes benthiques (dont *Comptopallium radula*) de la colonne d'eau.

La biocalcification de la coquille de *C. radula* pourrait être directement et majoritairement influencée par le métabolisme des fonds et des coraux sous lesquels vit l'espèce. L'existence d'une couche limite de diffusion au niveau de l'interface eau-sédiment, limitant les flux de métaux du benthos vers le pelagos, a déjà été mise en évidence par Zhang et al. (1995 ; cf. Figure 90, page 241). Shashar et al. (1996) ont de plus démontré la présence d'une autre couche limite de diffusion "enveloppant" les massifs coralliens et limitant les échanges entre l'eau sous les coraux et l'eau sus-jacente. Ainsi, les phénomènes se produisant au niveau du sédiment sous les structures coralliennes (respiration, production, calcification) auraient une influence restreinte à ce micro-habitat (interface benthos-pelagos). Leur impact sur la masse d'eau sus-jacente serait négligeable du fait de la barrière physique que représentent les différentes couches limites de diffusion (à l'interface eau-sédiment, et à l'interface eau-coraux ; Figure 95). Nous avons vraisemblablement largement sous-estimé l'influence des métabolismes benthique et corallien sur le signal de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ et sur les concentrations coquillières en métaux lourds, ainsi que le rôle joué par ces couches limites de diffusion qui isolent l'animal de la colonne d'eau.

Notre vision de la masse d'eau ne devrait donc désormais plus se réduire à un système "classique" à deux compartiments avec d'un côté le pelagos entre la surface du sédiment et la surface de l'eau, et de l'autre le benthos en-dessous de la surface du sédiment. Il nous faut, au contraire, considérer 3 compartiments : le benthos sous la surface du sédiment, une interface pelagos-benthos entre la surface du sédiment et une limite située à quelques centimètres au-dessus du sédiment, et enfin le pelagos au-dessus de cette interface (Figure 95).

Au final, la coquille de *C. radula* n'est donc une archive ni de la variabilité de l'environnement pélagique, ni de la variabilité de l'environnement benthique, mais bien de ces deux environnements (archive des influences benthos-pélagiques). La notion d'interface, et plus

précisément de couche limite de fond, devient très importante. La matière particulaire en suspension dans le pelagos sédimente à l'interface eau-sédiment et donc dans l'environnement proche des coquilles, expliquant ainsi les signaux de Ba et Mo dans les coquilles, d'origine phytoplanctonique. En revanche, les flux de métaux et de carbone issus du sédiment et des coraux ont une influence probablement limitée à une fine couche d'eau au-dessus du sédiment, qui intéresse la coquille, mais pas les DGT et les Niskin déployés à plusieurs dizaines de centimètres au-dessus du fond.

2.3 - De la notion d'espace-temps

|| A quelle échelle spatiale et temporelle se déroulent les processus à l'origine des signaux géochimiques archivés dans la coquille de *C. radula* ?

Nous pensions initialement pouvoir utiliser la coquille de *C. radula* comme archive de la variabilité de l'environnement à une échelle temporelle allant du jour à la semaine, et à l'échelle d'une baie côtière (10^2 à 10^3 m). Cela aurait conféré à cet outil un avantage considérable sur les autres archives paléocéanographiques que sont les carottes de coraux et de sédiment, qui ne permettent d'estimer que des variations interannuelles, voire inter-saisonnières, de leur environnement. Ce concept de départ n'est pas entièrement erroné, la coquille de *C. radula* permettant en effet de retracer les variations journalières à hebdomadaires de la température de l'eau (proxy : $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$) et de la dynamique phytoplanctonique (proxies : Ba et Mo). Cependant, il est probable que *C. radula* enregistre également des processus se déroulant à une échelle de temps inférieure à la journée (Figure 96), majoritairement à cause des variations du métabolisme de la symbiose corail-zooxanthelles, du métabolisme benthique et des processus de bioturbation.

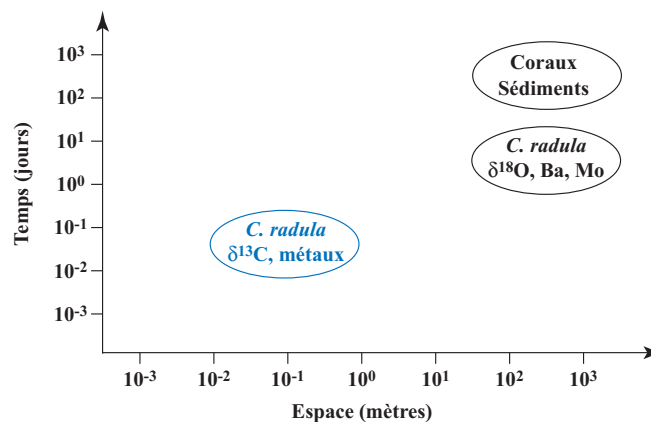


Figure 96 : Représentation schématique des échelles d'espace et de temps auxquelles se déroulent les processus à l'origine des signaux géochimiques archivés dans différents outils paléocéanographiques.

2.4 - De l'origine des éléments traces de la coquille

|| Quelle est l'origine des éléments traces incorporés dans la matrice calcitique ? Quelles sont les voies de transfert entre le milieu extérieur et le fluide extra-palléal ?

Les résultats de notre étude suggèrent que les sources de métaux, de carbone, de nourriture, susceptibles d'influencer la calcification de la coquille de *C. radula* sont multiples. La distinction entre ces différentes sources est extrêmement délicate à effectuer. Nous avons par exemple évoqué l'existence de 4 compartiments différents susceptibles d'être des sources d'éléments métalliques pour la coquille de *C. radula*. Si l'eau interstitielle paraît être la source principale, rien ne permet d'affirmer que les métaux dissous dans le pelagos n'ont aucune influence sur la coquille. Des variations des faibles concentrations en métaux dans le pelagos pourraient en effet être enregistrées par la coquille mais seraient largement masquées par l'influence dominante de variations des fortes concentrations en métaux dans l'eau interstitielle. Le constat est le même pour les deux phases particulières (sédiment et pelagos). Grâce aux processus de bioturbation, créés ou non par les mouvements des valves, *C. radula* peut ingérer des particules de sédiment ou de biofilm microphytobenthique contenant des métaux. Elle peut également recevoir des apports de matière organique riche en éléments traces issue du pelagos (ex. : baryum lié aux agrégats de diatomées, molybdène lié aux cellules d'organismes diazotrophes).

Les réponses concernant l'origine des éléments traces incorporés dans la calcite de *C. radula* viendront en partie d'une meilleure compréhension des échelles de temps et d'espace auxquelles se déroulent les processus incriminés. En ce sens, le degré de variabilité interindividuelle des concentrations coquillières en éléments traces est une source d'information considérable.

2.5 - Le concept et la nécessité d'une approche plurielle

Nos travaux ont mis en lumière la nécessité de mettre en œuvre une "approche plurielle" dans le cadre d'études ayant pour objectif la reconstruction de la variabilité de l'environnement à partir d'archives géochimiques. Nous décrivons succinctement cette approche en 4 points.

Tout d'abord, notre étude a démontré la pertinence d'une **approche pluridisciplinaire** pour parvenir à une meilleure compréhension des signaux géochimiques archivés dans la coquille de *C. radula*. Ces disciplines incluent la biologie (mécanisme de croissance coquillière), la biogéochimie (flux de métaux à l'interface eau-sédiment), la géochimie (analyses des carbonates coquilliers), l'écologie (dynamique phytoplanctonique), la physique (couche limite de diffusion) et la physiologie (transferts de métaux, de carbone, dans l'organisme jusqu'à la coquille).

Il est également nécessaire d'avoir recours à une **approche multiproxy**. Les concentrations coquillières en baryum et molybdène permettent par exemple de disposer d'informations différentes, mais complémentaires, sur la biomasse phytoplanctonique. De même, il est nécessaire de disposer d'un proxy de la salinité afin d'augmenter la précision des reconstitutions paléothermométriques à l'aide du $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$.

Une **approche plurispécifique** est également recommandée. Nous avons en effet profité des connaissances acquises sur *Pecten maximus* pour progresser sur *C. radula*. En retour, les travaux conduits sur *C. radula*, et notamment sur les concentrations coquillières en molybdène, doivent permettre de mieux comprendre certains signaux géochimiques archivés dans la coquille de *P. maximus*.

Enfin, il est évident que les coquilles de pectinidés, bien que recelant un potentiel considérable, ne peuvent être utilisées seules dans le cadre d'études paléocéanographiques. Une **approche multiarchive** est nécessaire, en combinant les informations archivées dans ces coquilles avec celles, différentes mais complémentaires, archivées dans les coraux ou les sédiments marins.

3 - CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Ce travail de thèse a permis d'obtenir des résultats substantiels sur le potentiel de la coquille de *Comptopallium radula* comme archive eulérienne haute-fréquence des variations de l'environnement côtier dans le lagon de Nouvelle-Calédonie. Cette archive permet notamment de retracer avec une très grande précision les changements de la température de l'eau mais également de disposer d'informations précieuses sur les changements dans la dominance de tel ou tel groupe phytoplanctonique (diatomées, cyanobactéries), le tout en relation avec les activités anthropiques (réchauffement climatique, eutrophisation). Cette étude a également permis de mettre en évidence les limites de l'outil coquille Saint-Jacques comme archive de la variabilité de l'environnement pélagique, notamment au travers des difficultés d'interprétation du signal de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ et des concentrations coquillières en métaux.

Toutefois, la coquille de *C. radula* recèle un potentiel considérable en termes paléocéanographiques. Les perspectives d'études qui découlent directement de ce travail sont nombreuses. Les deux prochaines étapes seront notamment (1) de développer une approche expérimentale afin de confirmer les conclusions issues des résultats de l'approche empirique et (2) d'analyser la composition géochimique de coquilles anciennes, parfois mises à jour sur des sites archéologiques (J.-C. Galipaud, comm. pers.), et ce à travers tout l'Océan Indo-Pacifique ouest,

afin de pouvoir statuer de l'importance de l'impact des activités anthropiques sur ces zones côtières.

Afin d'assurer une meilleure compréhension des processus régissant l'incorporation des éléments traces métaux dans les coquilles, il est indispensable que la résolution des techniques de mesure de ces concentrations ne soit pas limitante. Les équipes de chimie analytique devront donc continuer leur travail de réduction des interférences et de diminution des limites de détection associées à la méthode LA-ICP-MS. Ces améliorations techniques permettraient de pouvoir doser un plus grand nombre d'éléments, notamment les terres rares (REE, Rare Earth Elements. Ex. : Ce, Nd, Yb), dont les concentrations coquillières pourraient refléter les concentrations dissoutes dans l'eau, comme cela a pu être démontré chez les coraux (Wyndham et al., 2004).

Toutefois, ces améliorations techniques ne suffiront pas à résoudre toutes les difficultés d'interprétation rencontrées au cours de cette thèse. Il sera également crucial d'effectuer un retour majeur à la biologie fonctionnelle des pectinidés, notamment afin de mieux comprendre le processus de calcification de leur coquille (moment de la journée où se forment les stries, biorhythme, source de carbone utilisée, etc.) et de disposer de plus d'informations sur leur activité alimentaire (ressources trophiques utilisées, voies de transfert entre le milieu extérieur et la coquille, rôle du fluide extra-palléal, etc.).

Au-delà du potentiel paléocéanographique incontestable de *C. radula*, notre étude a également ouvert des pistes de recherche qui dépassent le cadre de cette espèce. Il serait notamment intéressant de vérifier si des chutes brutales du signal de $\delta^{13}\text{C}_{\text{carbonate}}$ et/ou des augmentations soudaines de concentrations en métaux dans les carbonates biogéniques benthiques peuvent être utilisées pour retracer la fréquence des apports massifs de matière organique à l'interface eau-sédiment, et donc la fréquence des phénomènes d'anoxie benthique. Cela permettrait de disposer de proxies des phénomènes d'eutrophisation.

Enfin, la transposition des outils "molybdène" et "baryum" à d'autres archives, notamment des coraux, devrait être effectuée afin de déterminer s'il est possible de reconstituer les variations de la biomasse de cyanobactéries diazotrophes et de diatomées sur plusieurs dizaines à centaines d'années. Il conviendra aussi de passer d'études en milieu côtier à des études en milieu hauturier, en vérifiant si ces mêmes concentrations en éléments traces analysées dans des carottes de sédiments profonds peuvent être utilisées pour améliorer la quantification des flux de C et N dans les zones oligotrophes de l'océan mondial.

Les pectinidés se répartissent dans tous les océans du globe, depuis les pôles jusqu'à l'équateur. Notre étude, menée dans le cadre des travaux de l'ACI-PECTEN, a démontré que le modèle d'étude "coquille Saint-Jacques" pouvait être utilisé de manière pertinente dans d'autres

milieux que les écosystèmes tempérés d'Europe occidentale. La voie est donc désormais ouverte pour étendre cette thématique de recherche afin de disposer d'archives haute-résolution de la variabilité des environnements côtiers dans toutes les zones côtières de l'océan mondial.

BIBLIOGRAPHIE

- A -

- ALIBERT C. & McCULLOCH M.T. 1997. Strontium/calcium ratios in modern *Porites* corals from the Great Barrier Reef as a proxy for sea surface temperature: Calibration of the thermometer and monitoring of ENSO. *Paleoceanography* **12**: 345-363.
- ALLER R.C. 1978. Experimental studies of changes produced by deposit feeders on pore water, sediment, and overlying water chemistry. *American Journal of Science* **278**: 1185-1234.
- AMBATSIAN P., FERNEX F., BERNAT M., PARRON C. & LECOLLE J. 1997. High metal inputs to closed seas: the New Caledonian lagoon. *Journal of Geochemical Exploration* **59**: 59-74.
- AMIARD J.C., AMIARD-TRIQUET C., BERTHET B. & METAYER C. 1987. Comparative study of the patterns of bioaccumulation of essential (Cu, Zn) and non-essential (Cd, Pb) trace metals in various estuarine and coastal organisms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **106**: 73-89.
- ANDREASSON F.P. & SCHMITZ B. 1996. Winter and summer temperatures of the early middle Eocene of France from *Turritella* $\delta^{18}\text{O}$ profiles. *Geology* **24**: 1067-1070.
- ANDREASSON F.P. & SCHMITZ B. 1998. Tropical Atlantic seasonal dynamics in the early middle Eocene from stable oxygen and carbon isotopes profiles of mollusk shells. *Paleoceanography* **13**: 183-192.
- ANDREASSON F.P. & SCHMITZ B. 2000. Temperature seasonality in the early middle Eocene North Atlantic region: Evidence from stable isotope profiles of marine gastropod shells. *Bulletin of the Geological Society of America* **112**: 628-640.
- ANTOINE L. 1978. La croissance journalière chez *Pecten maximus* (L.) (Pectinidae, Bivalvia). *Haliotis* **9**: 117-126.
- ASAMI R., YAMADA T., IRYU Y., QUINN T.M., MEYER C.P. & PAULAY G. 2005. Interannual and decadal variability of the western Pacific sea surface condition for the years 1787-2000: Reconstruction based on stable isotope record from a Guam coral. *Journal of Geophysical Research* **110**: doi:10.1029/2004JC002555.
- ASCHOFF J., DAAN S. & HONMA K.I. 1982. Zeitgeber, entrainment, and masking: some unsettled questions. In *Vertebrate circadian system (structure and physiology)* (eds. J. Aschoff, S. Daan & G.A. Gross), Springer-Verlag, Berlin, p. 13-24.

- B -

- BARATS A., PÉCHEYRAN C., AMOUROUX D., DUBASCOUX S., CHAUVAUD L. & DONARD O.F.X. High resolution trace element quantitative profiles in scallop shells *Pecten maximus* by Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Spectrometry (LA-ICP-MS). *Analytical and Bioanalytical Chemistry en préparation*.
- BARBIN V., SCHEIN E., ROUX M., DECROUEZ D. & RAMSEYER K. 1991. Stries de croissance révélées par cathodoluminescence dans la coquille de *Pecten maximus* (L.) récent de la rade de Brest (Pectinidae, Bivalvia). *Geobios* **24**: 65-70.
- BECK J.W., EDWARDS L., ITO E., TAYLOR F.W., RECY J., ROUGERIE F., JOANNOT P. & HENIN C. 1992. Sea-surface temperature from coral skeletal strontium/calcium ratios. *Science* **257**: 644-647.
- BELLOTTO V.R. & MIEKELEY N. 2000. Improvements in calibration procedures for the quantitative determination of trace elements in carbonate material (mussel shells) by laser ablation ICP-MS. *Fresenius' Journal of Analytical Chemistry* **367**: 635-640.

- BEMIS B.E., SPERO H.J., BIJMA J. & LEA D.W. 1998. Reevaluation of the oxygen isotopic composition of planktonic foraminifera: Experimental results and revised paleotemperature equations. *Paleoceanography* **13**: 150-160.
- BENTALEB I., FONTUGNE M., DESCOLAS-GROS C., GIRARDIN C., MARIOTTI A., PIERRE C., BRUNET C. & POISSON A. 1998. Carbon isotopic fractionation by plankton in the Southern Indian Ocean: Relationship between $\delta^{13}\text{C}$ of particulate organic carbon and dissolved carbon dioxide. *Journal of Marine Systems* **17**: 39-58.
- BERTRAM M.A. & COWEN J.P. 1997. Morphological and compositional evidence for biotic precipitation of marine barite. *Journal of Marine Research* **55**: 577-593.
- BICE K.L., ARTHUR M.A. & MARINCOVICH L. 1996. Late Paleocene Arctic Ocean shallow-marine temperatures from mollusc stable isotopes. *Paleoceanography* **11**: 241-250.
- BIGELEISEN J. 1965. Chemistry of isotopes. *Science* **147**: 463-471.
- BISHOP J.K.B. 1988. The barite-opal-organic carbon association in oceanic particulate matter. *Nature* **332**: 341-343.
- BÖHM F., JOACHIMSKI M.M., LEHNERT H., MORGENROTH G., KRETSCHMER W., VACELET J. & DULLO W.-C. 1996. Carbon isotope records from extant Caribbean and South Pacific sponges: Evolution of $\delta^{13}\text{C}$ in surface water DIC. *Earth and Planetary Science Letters* **139**: 291-303.
- BORCHARDT T. 1985. Relationships between carbon and cadmium uptake in *Mytilus edulis*. *Marine Biology* **85**: 233-244.
- BOSS C.B. & FREEDEN K.J. 1997. *Concepts, instrumentation and techniques in Inductively Coupled Plasma Optical Emission Spectroscopy*, Perkin-Elmer Corporation, 125 pp.
- BOUCHER G. & CLAVIER J. 1990. Contribution of benthic biomass to overall metabolism in New Caledonia lagoon sediments. *Marine Ecology Progress Series* **64**: 271-280.
- BOUCHER G., CLAVIER J. & GARRIGUE C. 1994. Oxygen and carbon dioxide fluxes at the water-sediment interface of a tropical lagoon. *Marine Ecology Progress Series* **107**: 185-193.
- BRAND A.R. & ROBERTS D. 1973. The cardiac responses of the scallop *Pecten maximus* (L.) to respiratory stress. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **13**: 29-43.
- BREAU L. 2003. *Etude de la bioaccumulation des métaux dans quelques espèces marines tropicales: recherche de bioindicateurs de contamination et application à la surveillance de l'environnement côtier dans le lagon sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie*. Thèse de Doctorat, Université de La Rochelle, France, 318 pp.
- BRICELJ V.M., EPP J. & MALOUF R.E. 1987. Comparative physiology of young and old cohorts of bay scallop *Argopecten irradians irradians* (Lamarck): mortality, growth, and oxygen consumption. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **112**: 73-91.
- BRICELJ V.M. & SHUMWAY S.E. 1991. Physiology: energy acquisition and utilization. In *Scallops: biology, ecology and aquaculture* (ed. S.E. Shumway), Elsevier, Amsterdam, p. 305-346.
- BROOKS R.C., HEIDINGER R.C. & KOHLER C.C. 1994. Mass-marking otoliths of larval and juvenile walleyes by immersion in oxytetracycline, calcein, or calcein blue. *North American Journal of Fisheries Management* **14**: 143-150.
- BROOKS R.R. & RUMSBY M.G. 1965. The biogeochemistry of trace element uptake by some New Zealand bivalves. *Limnology and Oceanography* **10**: 521-527.
- BROOM M.J. & MASON J. 1978. Growth and spawning in the pectinid *Chlamys opercularis* in relation to temperature and phytoplankton concentration. *Marine Biology* **47**: 277-285.
- BUJAN S., GRENZ C., FICHEZ R. & DOUILLET P. 2000. Evolution saisonniere du cycle biogeochimique dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Caledonie. Application d'un modele compartimental. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* **323**: 225-233.

- BUMGUARDNER B.W. & KING T.L. 1996. Toxicity of oxytetracycline and calcein to juvenile striped bass. *Transactions of the American Fisheries Society* **125**: 143-145.
- BURKETT V., CODIGNOTTO J.O., FORBES D.L., MIMURA N., BEAMISH R.J. & ITTEKKOT V. 2001. Coastal zones and marine ecosystems. In *Climate change 2001: Impacts, adaptation and vulnerability* (eds. J.J. McCarthy, O.F. Canziani, N.A. Leary, D.J. Dokken & K.S. White), Cambridge University Press, Cambridge, p. 343-379.
- BUSTAMANTE P., GRIGIONI S., BOUCHER-RODONI R., CAURANT F. & MIRAMAND P. 2000. Bioaccumulation of 12 trace elements in the tissues of the nautilus *Nautilus macromphalus* from New Caledonia. *Marine Pollution Bulletin* **40**: 688-696.

- C -

- CAPONE D.G., ZEHR J.P., PAERL H.W., BERGMAN B. & CARPENTER E.J. 1997. *Trichodesmium*, a globally significant marine cyanobacterium. *Science* **276**: 1221-1229.
- CARPENTER E.J., HARVEY H.R., FRY B. & CAPONE D.G. 1997. Biogeochemical tracers of the marine cyanobacterium *Trichodesmium*. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **44**: 27-38.
- CARPENTER J.H. 1965. The accuracy of the Winkler method for dissolved oxygen analysis. *Limnology and Oceanography* **10**: 135-140.
- CARPENTER K.E. & NIEM V.H. 1998. *The living marine resources of the Western Central Pacific. Volume 1. Seaweeds, corals, bivalves and gastropods*, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma, 700 pp.
- CARRIKER M.R., SWANN C.P. & EWART J.W. 1982. An exploratory study with the proton microprobe of the ontogenic distribution of 16 elements in the shell of living oysters. *Marine Biology* **69**: 235-246.
- CHAILLOU G., ANSCHUTZ P., LAVAUX G., SCHAFFER J. & BLANC G. 2002. The distribution of Mo, U, and Cd in relation to major redox species in muddy sediments of the Bay of Biscay. *Marine Chemistry* **80**: 41-59.
- CHAMBERLAIN J.A. & GRAUS R.R. 1975. Water flow and hydromechanical adaptations of branched reef corals. *Bulletin of Marine Science* **25**: 112-125.
- CHAPMAN P.M., ALLEN H.E., GODTFREDSSEN K. & Z'GRAGGEN M.N. 1996. Evaluation of bioaccumulation factors in regulating metals. *Environmental Science and Technology* **30**: 448A-452A.
- CHARDY P., CHEVILLON C. & CLAVIER J. 1988. Major benthic communities of the south-west lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs* **7**: 69-75.
- CHARDY P. & CLAVIER J. 1988. Biomass and trophic structure of the macrobenthos in the south-west lagoon of New Caledonia. *Marine Biology* **99**: 195-202.
- CHAUVAUD L. 1998. *La coquille Saint-Jacques en rade de Brest : un modèle biologique d'étude des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, France, 266 pp.
- CHAUVAUD L., THOUZEAU G. & PAULET Y.-M. 1998. Effects of environmental factors on the daily growth rate of *Pecten maximus* juveniles in the Bay of Brest (France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **227**: 83-111.

- CHAUVAUD L., DONVAL A., THOUZEAU G., PAULET Y.-M. & NEZAN E. 2001. Variations in food intake of *Pecten maximus* (L.) from the Bay of Brest (France): Influence of environmental factors and phytoplankton species composition. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* **324**: 743-755.
- CHAUVAUD L., LORRAIN A., DUNBAR R.B., PAULET Y.-M., THOUZEAU G., JEAN F., GUARINI J.-M. & MUCCIARONE D. 2005. Shell of the Great Scallop *Pecten maximus* as a high-frequency archive of paleoenvironmental changes. *Geochemistry Geophysics Geosystems* **6**: doi:10.1029/2004GC000890.
- CHIFFLET S., GÉRARD P. & FICHEZ R. 2004. *Manuel d'analyses chimiques dans l'eau de mer*. Notes Techniques Sciences de la Mer, Biologie Marine, Vol. 6, IRD, Nouméa, 82 pp.
- CHIFFOLEAU J.-F., CHAUVAUD L., AMOUROUX D., BARATS A., DUFOUR A., PÉCHEYRAN C. & ROUX N. 2004. Nickel and vanadium contamination of benthic invertebrates following the "Erika" wreck. *Aquatic Living Resources* **17**: 273-280.
- CHOW T.J. & GOLDBERG E.D. 1960. On the marine geochemistry of barium. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **20**: 192-198.
- CLARK G.R. 1968. Mollusk shell : daily growth lines. *Science* **161**: 800-802.
- CLARK G.R. 1975. Periodic growth and biological rhythms in experimentally grown bivalves. In *Growth rhythms and the history of the Earth's rotation* (eds. G.D. Rosenberg & S.K. Runcorn), John Wiley & Sons, London, p. 103-117.
- CLAVIER J. & LABOUTE P. 1987. *Connaissance et mise en valeur du lagon nord de Nouvelle Calédonie : premiers résultats concernant le bivalve pectinidé *Amusium japonicum balloti* (étude bibliographique, estimation de stock et données annexes)*. Rapports Scientifiques et Techniques Sciences de la Mer, Biologie Marine, Vol. 48, ORSTOM, Nouméa, 73 pp.
- CLAVIER J., BARON J. & LEFORT Y. 1989. *Etude des bivalves dans le lagon de Nouvelle-Calédonie. Etat d'avancement des travaux au 30 novembre 1989*. Conventions Sciences de la Mer, Biologie Marine, Vol. 3, ORSTOM, Nouméa, 31 pp.
- CLAVIER J., LABOUTE P. & LEFORT Y. 1990. *Connaissance et mise en valeur du lagon nord de Nouvelle-Calédonie : campagne d'échantillonnage du stock d'*Amusium japonicum balloti* du 14 au 25 mai 1990*. Rapports de missions Sciences de la Mer, Biologie Marine, Vol. 6, ORSTOM, Nouméa, 33 pp.
- CLAVIER J. 1991. *Etat des connaissances sur *Amusium balloti* (Bivalve, Pectinidé) dans les lagons de Nouvelle Calédonie*. Conventions Sciences de la Mer, Biologie Marine, Vol. 4, ORSTOM, Nouméa, 54 pp.
- CLAVIER J., CHARDY P. & CHEVILLON C. 1995. Sedimentation of particulate matter in the south west lagoon of New Caledonia: spatial and temporal patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **40**: 281-294.
- CLAVIER J. & GARRIGUE C. 1999. Annual sediment primary production and respiration in a large coral reef lagoon (SW New Caledonia). *Marine Ecology Progress Series* **191**: 79-89.
- CLOERN J.E. 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* **210**: 223-253.
- CNRS/INSU 2000. *Prospective Paléoclimatologie-Paléoenvironnement*. Rapport du Colloque de Garchy, 17-18 décembre 1998, 82 pp.
- COFFIN R.B., CIFUENTES L.A. & ELDERIDGE P.M. 1994. The use of stable carbon isotopes to study microbial processes in estuaries. In *Stable isotopes in ecology and environmental science* (eds. K. Lajtha & R.H. Michener), Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 222-240.
- COHEN J.E., SMALL C., MELLINGER A., GALLUP J. & SACHS J. 1997. Estimates of coastal populations. *Science* **278**: 1211-1212.

- COLLIER R.W. 1985. Molybdenum in the Northeast Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography* **30**: 1351-1354.
- COPLEN T.B., KENDALL C. & HOPPLE J. 1983. Comparison of stable isotope reference samples. *Nature* **302**: 236-238.
- CORRÈGE T., GAGAN M.K., BECK J.W., BURR G.S., CABIOCH G. & LE CORNEC F. 2004. Interdecadal variation in the extent of South Pacific tropical waters during the Younger Dryas event. *Nature* **428**: 927-929.
- COSTANZA R., D'ARGE R., DE GROOT R., FARBER S., GRASSO M., HANNON B., LIMBURG K., NAEEM S., O'NEILL R.V., PARUELO J., RASKIN R.G., SUTTON P. & VAN DEN BELT M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**: 253-260.
- CRAIG C.-A., JARVIS K.E. & CLARKE L.J. 2000. An assessment of calibration strategies for the quantitative and semi-quantitative analysis of calcium carbonate matrices by laser ablation-inductively coupled plasma-mass spectrometry (LA-ICP-MS). *Journal of Analytical Atomic Spectrometry* **15**: 1001-1008.
- CRAIG H. & GORDON L.I. 1965. Deuterium and oxygen 18 variations in the ocean and marine atmosphere. In *Stable isotopes in oceanographic studies and paleotemperatures* (ed. E. Tongiorgi), Consiglio Nazionale delle Ricerche, Laboratorio di Geologia Nucleare, Pisa, p. 9-130.
- CRAIG R.L., VINCENT R.A., FRASER G.J. & SMITH M.J. 1980. The quasi 2-day wave in the Southern Hemisphere mesosphere. *Nature* **287**: 319-320.
- CRENSHAW M.A. 1972. The inorganic composition of molluscan extrapallial fluid. *Biological Bulletin* **143**: 506-512.
- D -
- DALAI T.K., NISHIMURA K. & NOZAKI Y. 2005. Geochemistry of molybdenum in the Chao Phraya River estuary, Thailand: Role of suboxic diagenesis and porewater transport. *Chemical Geology* **218**: 189-202.
- DANDONNEAU Y., DUGAS F., FOURMANOIR P., MAGNIER Y. & ROUGERIE F. 1981. Le lagon de la Grande Terre : présentation d'ensemble, sédimentologie et hydrologie du sud-ouest. In *Atlas de la Nouvelle-Calédonie et dépendances* (ed. C. Sautter), ORSTOM, Paris, p. Planche 8.
- DAUER D.M., RODI A.J.J. & RANASINGHE J.A. 1992. Effects of low dissolved oxygen events on the macrobenthos of the lower Chesapeake Bay. *Estuaries* **15**: 384-391.
- DAVID C.P. 2003. Heavy metal concentrations in growth bands of corals: A record of mine tailings input through time (Marinduque Island, Philippines). *Marine Pollution Bulletin* **46**: 187-196.
- DAVISON W. & ZHANG H. 1994. In situ speciation measurements of trace components in natural waters using thin-film gels. *Nature* **367**: 546-548.
- DAY R.W., WILLIAMS M.C. & HAWKES G.P. 1995. A comparison of fluorochromes for marking abalone shells. *Marine and Freshwater Research* **46**: 599-605.
- DEHAIRS F., CHESSELET R. & JEDWAB J. 1980. Discrete suspended particles of barite and the barium cycle in the open ocean. *Earth and Planetary Science Letters* **49**: 528-550.
- DEHAIRS F., STROOBANTS N. & GOEYENS L. 1991. Suspended barite as a tracer of biological activity in the Southern Ocean. *Marine Chemistry* **35**: 399-410.
- DELCROIX T. & LENORMAND O. 1997. ENSO signals in the vicinity of New Caledonia, south western Pacific. *Oceanologica Acta* **20**: 481-491.

- DENNEY S., SHERWOOD J. & LEYDEN J. 1999. In situ measurements of labile Cu, Cd and Mn in river waters using DGT. *The Science of The Total Environment* **239**: 71-80.
- DETTMAN D.L., REISCHE A.K. & LOHMANN K.C. 1999. Controls on the stable isotope composition of seasonal growth bands in aragonitic fresh-water bivalves (unionidae). *Geochimica et Cosmochimica Acta* **63**: 1049-1057.
- DI TORO D.M., ZARBA C.S., HANSEN D.J., BERRY W.J. & SWARTZ R.C. 1991. Technical basis for establishing sediment quality criteria for nonionic organic chemicals using equilibrium partitioning. *Environmental Toxicology and Chemistry* **10**: 1541-1583.
- DIJKSTRA H.H. 1984. Les pectinidae de Nouvelle-Calédonie : 5 - *Comptopallium radula*. *Rossiniana* **24**: 11-12.
- DIJKSTRA H.H., RICHER DE FORGES B., CLAVIER J. & LEFORT Y. 1989. Pectinidae found on the soft bottoms of the New Caledonian and Chesterfield lagoons - Part I. *Rossiniana* **45**: 21-24.
- DIJKSTRA H.H., RICHER DE FORGES B., CLAVIER J. & LEFORT Y. 1990a. Pectinidae found on the soft bottoms of the New Caledonian and Chesterfield lagoons - Part II. *Rossiniana* **46**: 3-10.
- DIJKSTRA H.H., RICHER DE FORGES B., CLAVIER J. & LEFORT Y. 1990b. Pectinidae found on the soft bottoms of the New Caledonian and Chesterfield lagoons - Part III. *Rossiniana* **47**: 3-9.
- DODD J.R. 1965. Environmental control of strontium and magnesium in *Mytilus*. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **29**: 385-398.
- DOE 1994. Water sampling for the parameters of the oceanic carbon dioxide system. In *Handbook of methods for the analysis of the various parameters of the carbon dioxide system in sea water* (eds. A.G. Dickson & C. Goyet), Carbon Dioxide Information and Analysis Center, Oak Ridge, p. available at <http://andrew.ucsd.edu/co2qc/handbook.html>.
- DONNER J. & NORD A.G. 1986. Carbon and oxygen stable isotope values in shells of *Mytilus edulis* and *Modiolus modiolus* from holocene raised beaches at the outer coast of the varanger Peninsula, North Norway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **56**: 35-50.
- DOUILLET P. 1998. Tidal dynamics of the south-west lagoon of New Caledonia: observations and 2D numerical modelling. *Oceanologica Acta* **21**: 69-79.
- DOUILLET P. 2001. *Atlas hydrodynamique du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie*. Rapport ZoNéCo, IRD, Nouméa, 48 pp.
- DOUILLET P., OUILLOIN S. & CORDIER E. 2001. A numerical model for fine suspended sediment transport in the southwest lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs* **20**: 361-372.
- DROOP M.R., MICKELSON M.J., SCOTT J.M. & TURNER M.F. 1982. Light and nutrient status of algal cells. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **62**: 403-434.
- DUNBAR R.B. & COLE J.E. 1993. *Coral records of ocean-atmosphere variability*. Report from the Workshop on Coral Paleoclimate Reconstruction, La Parguera, Puerto Rico, 5-8 November 1992, NOAA Climate and Global Change Program, 38 pp.
- DUNBAR R.B. & COLE J.E. 1999. *Annual Records of Tropical Systems (ARTS), Recommendations for Research*. PAGES Workshop Report, Series 99-1, Bern, 72 pp.
- DURRANT S.F. 1999. Laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry: achievements, problems, prospects. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry* **14**: 1385-1403.
- DUTTON A.L., LOHMANN K.C. & ZINSMEISTER W.J. 2002. Stable isotope and minor element proxies for Eocene climate of Seymour Island, Antarctica. *Paleoceanography* **17**: doi: 10.1029/2000PA000593.
- DYMOND J., SUESS E. & LYLE M. 1992. Barium in deep-sea sediment: A geochemical proxy for paleoproductivity. *Paleoceanography* **7**: 163-181.

- E -

- ELBAZ-POULICHET F., SEIDEL J.L., JEZEQUEL D., METZGER E., PREVOT F., SIMONUCCI C., SARAZIN G., VIOLLIER E., ETCHEBER H. & JOUANNEAU J.-M. 2005. Sedimentary record of redox-sensitive elements (U, Mn, Mo) in a transitory anoxic basin (the Thau lagoon, France). *Marine Chemistry* **95**: 271-281.
- ELLIOT M., DEMENOCAL P.B., LINSLEY B.K. & HOWE S.S. 2003. Environmental controls on the stable isotopic composition of *Mercenaria mercenaria*: Potential application to paleoenvironmental studies. *Geochemistry Geophysics Geosystems* **4**: doi:10.1029/2002GC000425.
- EPSTEIN S., BUCHSBAUM R., LOWENSTAM H.A. & UREY H.C. 1953. Revised carbonate-water isotopic temperature scale. *Bulletin of the Geological Society of America* **64**: 1315-1326.
- EPSTEIN S. & MAYEDA T. 1953. Variation of O¹⁸ content of waters from natural sources. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **4**: 213-224.
- EREZ J. 1978. Vital effect on stable-isotope composition seen in foraminifera and coral skeletons. *Nature* **273**: 199-202.
- EREZ J. & LUZ B. 1983. Experimental paleotemperature equation for planktonic foraminifera. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **47**: 1025-1031.

- F -

- FALKOWSKI P.G. 1997. Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO₂ in the ocean. *Nature* **387**: 272-275.
- FANNING K.A. & PILSON M.E.Q. 1973. On the spectrophotometric determination of dissolved silica in natural waters. *Analytical Chemistry* **45**: 136-140.
- FERNANDEZ J.-M., MORETON B., FICHEZ R., BREAU L., MAGAND O. & BADIE C. 2002. Advantages of combining ²¹⁰Pb and geochemical signature determinations in sediment record studies: application to coral reef lagoon environments. In *Environmental changes and radioactive tracers* (eds. J.-M. Fernandez & R. Fichez), IRD Editions, Paris, p. 187-199.
- FERNANDEZ J.-M., OUILLOU S., CHEVILLON C., DOUILLET P., FICHEZ R. & LEGENDRE R. A combined modelling and geochemical study of the fate of terrigenous inputs from mixed natural and mining sources in a coral reef lagoon (New Caledonia). *Marine Pollution Bulletin* **sous presse**.
- FICHEZ R., ADJEROUD M., BOZEC Y.-M., BREAU L., CHANCERELLE Y., CHEVILLON C., DOUILLET P., FERNANDEZ J.-M., FROUIN P., KULBICKI M., MORETON B., OUILLOU S., PAYRI C., PEREZ T., SASAL P. & THÉBAULT J. 2005. A review of selected indicators of particle, nutrient and metal inputs in coral reef lagoon systems. *Aquatic Living Resources* **18**: 125-147.
- FIXOT S. 1999. *Le signal de croissance coquillière journalière chez Pecten maximus : un témoin de la variabilité temporelle des facteurs environnementaux*. Mémoire de DEA, Université de Bretagne Occidentale, France, 18 pp.
- FRANCOIS R., HONJO S., MANGANINI S.J. & RAVIZZA G.E. 1995. Biogenic barium fluxes to the deep sea: Implications for paleoproductivity reconstruction. *Global Biogeochemical Cycles* **9**: 289-303.
- FRITZ P. & POPLAWSKI S. 1974. ¹⁸O and ¹³C in the shells of freshwater molluscs and their environments. *Earth and Planetary Science Letters* **24**: 91-98.
- FUGE R., PALMER T.J., PEARCE N.J.G. & PERKINS W.T. 1993. Minor and trace element chemistry of modern shells : A laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry study. *Applied Geochemistry* **8, Suppl Issue 2**: 111-116.

FUJIKURA K., OKOSHI K. & NAGANUMA T. 2003. Strontium as a marker for estimation of microscopic growth rates in a bivalve. *Marine Ecology Progress Series* **257**: 295-301.

- G -

GANESHARAM R.S., FRANÇOIS R., COMMEAU J. & BROWN-LEGER S.L. 2003. An experimental investigation of barite formation in seawater. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **67**: 2599-2605.

GARRIGUE C. 1995. Macrophyte associations on the soft bottoms of the south-west lagoon of New Caledonia: description, structure and biomass. *Botanica Marina* **38**: 481-492.

GATTUSO J.-P., ALLEMAND D. & FRANKIGNOULLE M. 1999. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: A review on interactions and control by carbonate chemistry. *American Zoologist* **39**: 160-183.

GEIDER R.J. 1993. Quantitative phytoplankton physiology: implications for primary product ion and phytoplankton. *ICES Marine Science Symposia* **197**: 52-62.

GILLIKIN D.P., LORRAIN A., NAVEZ J., TAYLOR J.W., ANDRÉ L., KEPPENS E., BAEYENS W. & DEHAIRS F. 2005. Strong biological controls on Sr/Ca ratios in aragonitic marine bivalve shells. *Geochemistry Geophysics Geosystems* **6**: doi:10.1029/2004GC000874.

GIMPEL J., ZHANG H., HUTCHINSON W. & DAVISON W. 2001. Effect of solution composition, flow and deployment time on the measurement of trace metals by the diffusive gradient in thin films technique. *Analytica Chimica Acta* **448**: 93-103.

GNASSIA-BARELLI M., LEMEE R., PESANDO D. & ROMEO M. 1995. Heavy metal distribution in *Caulerpa taxifolia* from the north-western Mediterranean. *Marine Pollution Bulletin* **30**: 749-755.

GOLDBERG E.D. & ARRHENIUS G.O.S. 1958. Chemistry of Pacific pelagic sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **13**: 153-198.

GOMMES R., DU GUERNY J., NACHTERGAELE F. & BRINKMAN R. 1998. *Potential impacts of sea-level rise on populations and agriculture*. SD Dimensions, Food and Agriculture Organization of the United Nations, (disponible sur le site <http://www.fao.org/sd/eidirect/eire0045.htm>), 30 pp.

GOODWIN D.H., FLESSA K.W., SCHÖNE B.R. & DETTMAN D.L. 2001. Cross-calibration of daily growth increments, stable isotope variation, and temperature in the Gulf of California bivalve mollusk *Chione cortezi*: Implications for paleoenvironmental environmental analyses. *Palaios* **16**: 387-398.

GOODWIN D.H., SCHÖNE B.R. & DETTMAN D.L. 2003. Resolution and fidelity of oxygen isotopes as paleotemperature proxies in bivalve mollusk shells: models and observations. *Palaios* **18**: 110-125.

GOREAU T.F. 1961. On the relation of calcification to primary productivity in reef building organisms. In *The biology of hydra and of some other coelenterates* (eds. H.M. Lenhoff & W.F. Loomis), University of Miami Press, Coral Gables, p. 269-285.

GRAY A.L. 1985. Solid sample introduction by laser ablation for inductively coupled plasma source mass spectrometry. *The Analyst* **110**: 551-556.

GRIFFITHS H. 1998. *Stable isotopes: integration of biological, ecological and geochemical processes*, Bios Scientific Publishers, Oxford, 438 pp.

GRIFFITHS J.R. 1971. Reconstruction of the South-West Pacific margin of Gondwanaland. *Nature* **234**: 203-207.

GRISCOM S.B., FISHER N.S. & LUOMA S.N. 2002. Kinetic modeling of Ag, Cd and Co bioaccumulation in the clam *Macoma balthica*: quantifying dietary and dissolved sources. *Marine Ecology Progress Series* **240**: 127-141.

- GRUFFYDD L.D. 1981. Observations on the rate of production of external ridges on the shell of *Pecten maximus* in the laboratory. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **61**: 401-411.
- GÜNTHER D. & HATTENDORF B. 2005. Solid sample analysis using laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry. *Trends in Analytical Chemistry* **24**: 255-265.
- GUO L., HUNT B.J., SANTSCI P.H. & RAY S.M. 2001. Effect of dissolved organic matter on the uptake of trace metals by American oysters. *Environmental Science and Technology* **35**: 885-893.

- H -

- HAGAN M.E., FORBES J.M. & VIAL F. 1993. Numerical investigation of the propagation of the quasi-two-day wave into the lower thermosphere. *Journal of Geophysical Research* **98**: 23193-23205.
- HART S.R. & BLUSZTAJN J. 1998. Clams as recorders of ocean ridge volcanism and hydrothermal vent field activity. *Science* **280**: 883-886.
- HAY W.W. & ZAKEVICH E. 1999. Cesare Emiliani (1922–1995): the founder of paleoceanography. *International Microbiology* **2**: 52-54.
- HEALD D.I. & CAPUTI N. 1981. Some aspects of growth, recruitment and reproduction in the southern saucer scallop, *Amusium balloti* (Bernardi, 1861) in Shark Bay, Western Australia. *Fisheries Research Bulletin, Western Australia* **25**: 1-33.
- HELLINGS L., DEHAIRS F., DAMME S.V. & BAEYENS W. 2001. Dissolved inorganic carbon in a highly polluted estuary (the Scheldt). *Limnology and Oceanography* **46**: 1406–1414.
- HELM N.E. & MALOUF R.E. 1983. Rate of production of the external ridges in the bay scallop, *Argopecten irradians*. *American Zoologist* **23**: 835.
- HEMMINGSSEN A.M. 1960. *Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution*. Reports of the Steno Memorial Hospital and Nordinsk Insulin Laboratorium, Vol. 9, Copenhagen, p. 7-110.
- HENDERSON G.M. 2002. New oceanic proxies for paleoclimate. *Earth and Planetary Science Letters* **203**: 1-13.
- HENDERSON J.T. 1929. Lethal temperatures of Lamellibranchiata. *Contributions to Canadian Biology and Fisheries* **4**: 397-412.
- HICKSON J.A. 1997. *Stable isotope profiles in shells of the bivalve Aequipecten opercularis (L.) as environmental indicators*. PhD Thesis, University of Derby, Royaume-Uni, 306 pp.
- HICKSON J.A., JOHNSON A.L.A., HEATON T.H.E. & BALSON P.S. 1999. The shell of the Queen Scallop *Aequipecten opercularis* (L.) as a promising tool for palaeoenvironmental reconstruction: evidence and reasons for equilibrium stable-isotope incorporation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **154**: 325-337.
- HICKSON J.A., JOHNSON A.L.A., HEATON T.H.E. & BALSON P.S. 2000. Late holocene environment of the southern north sea from the stable isotopic composition of queen scallop shells. *Palaeontologica Electronica* **3**: 1-11.
- HOEFS J. 2004. *Stable isotope geochemistry*, Springer, Berlin, 244 pp.
- HOLMES M.R., AMINOT A., KÉROUEL R., HOOKER B.A. & PETERSON B.J. 1999. A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**: 1801-1808.

HURLEY G.V., TREMBLAY M.J. & COUTURIER C. 1987. Age estimation of sea scallop larvae (*Placopecten magellanicus*) from daily growth lines on shells. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **7**: 123-129.

HUXLEY J.S. 1972. *Problems of relative growth*, Dover Publications, New York, 250 pp.

- I -

IMBER 2005. *Science plan and implementation strategy*. IGBP Report n°52, IGBP Secretariat, Stockholm, 76 pp.

IVANY L.C., WILKINSON B.H. & JONES D.S. 2003. Using stable isotopic data to resolve rate and duration of growth throughout ontogeny: An example from the surf clam, *Spisula solidissima*. *Palaios* **18**: 126-137.

- J -

JACQUET S. 2005. *Impact des apports en nutriments sur le réseau trophique planctonique du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie*. Thèse de Doctorat, Université Paris VI, France, 246 pp.

JACQUET S., TORRÉTON J.-P., FAURE V., BRIAND E. & PRINGAULT O. Temporal dynamics of planktonic communities (Southwestern lagoon, New Caledonia). *Coral Reefs soumis*.

JARVIS K.E., GRAY A.L. & HOUK R.S. 1992. *Handbook of inductively coupled plasma mass spectrometry*, Blackie & Sin, New York, 380 pp.

JEANDEL C., DUPRE B., LEBARON G., MONNIN C. & MINSTER J.-F. 1996. Longitudinal distributions of dissolved barium, silica and alkalinity in the western and southern Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **43**: 1-31.

JEANDEL C., TACHIKAWA K., BORY A. & DEHAIRS F. 2000. Biogenic barium in suspended and trapped material as a tracer of export production in the tropical NE Atlantic EUMELI sites. *Marine Chemistry* **71**: 125–142.

JOLL L.M. 1988. Daily growth rings in juvenile saucer scallops, *Amusium balloti* (Bernardi). *Journal of Shellfish Research* **7**: 73-76.

JONES D.S. 1981. Annual growth increments in shells of *Spisula solidissima* record marine temperature variability. *Science* **211**: 165-167.

JONES D.S., WILLIAMS D.F. & ARTHUR M.A. 1983. Growth history and ecology of the Atlantic surf clam, *Spisula solidissima* (Dillwyn), as revealed by stable isotopes and annual shell increments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **73**: 225-242.

JONES D.S. 1989. Growth rings and longevity in bivalves. *American Conchologist* **17**: 12-13.

JONES D.S. & QUITMYER I.R. 1996. Marking time with bivalve shells: oxygen isotopes and season of annual increment formation. *Palaios* **11**: 340-346.

JØRGENSEN B.B. 2001. Life in the diffusive boundary layer. In *The benthic boundary layer: Transport processes and biogeochemistry* (eds. B.P. Boudreau & B.B. Jørgensen), Oxford University Press, Oxford, p. 348–373.

- K -

- KAEHLER S. & MCQUAID C.D. 1999. Use of the fluorochrome calcein as an in situ growth marker in the brown mussel *Perna perna*. *Marine Biology* **133**: 455-460.
- KARL D.M., LETELIER R., HEBEL D.V., BIRD D.F. & WINN C.D. 1992. *Trichodesmium* blooms and new nitrogen in the North Pacific gyre. In *Marine pelagic cyanobacteria: Trichodesmium and other diazotrophs* (eds. E.J. Carpenter, D.G. Capone & J.G. Rueter), Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, p. 219-237.
- KARL D., LETELIER R., TUPAS L., DORE J., CHRISTIAN J. & HEBEL D. 1997. The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature* **388**: 533-538.
- KEELEY J.E. & SANDQUIST D.R. 1992. Carbon: freshwater plants. *Plant, Cell and Environment* **15**: 1021-1035.
- KELLER N., DEL PIERO D. & LONGINELLI A. 2002. Isotopic composition, growth rates and biological behaviour of *Chamelea gallina* and *Callista chione* from the Bay of Trieste (Italy). *Marine Biology* **140**: 9-15.
- KENNEDY H., RICHARDSON C.A., DUARTE C.M. & KENNEDY D.P. 2001. Oxygen and carbon stable isotopic profiles of the fan mussel, *Pinna nobilis*, and reconstruction of sea surface temperatures in the Mediterranean. *Marine Biology* **139**: 1115-1124.
- KENNISH M.J. & OLSSON R.K. 1975. Effects of thermal discharges on the microstructural growth of *Mercenaria mercenaria*. *Environmental Geology* **1**: 41-64.
- KENYON K.E. 1996. Bi-daily variation of meteorological properties at sea level across the Pacific along 35°N. *Atmospheric Research* **43**: 31-46.
- KILBOURNE K.H., QUINN T.M., TAYLOR F.W., DELCROIX T. & GOURIOU Y. 2004. El Niño–Southern Oscillation–related salinity variations recorded in the skeletal geochemistry of a *Porites* coral from Espiritu Santo, Vanuatu. *Paleoceanography* **19**: doi:10.1029/2004PA001033.
- KIM S.-T. & O'NEIL J.R. 1997. Equilibrium and nonequilibrium oxygen isotope effects in synthetic carbonates. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **61**: 3461-3475.
- KIRBY M.X., SONIAT T.M. & SPERO H.J. 1998. Stable isotope sclerochronology of Pleistocene and Recent oyster shells (*Crassostrea virginica*). *Palaeos* **13**: 560-569.
- KLEIN R.T., LOHMANN K.C. & THAYER C.W. 1996a. Bivalve skeletons record sea-surface temperature and $\delta^{18}\text{O}$ via Mg/Ca and $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios. *Geology* **24**: 415-418.
- KLEIN R.T., LOHMANN K.C. & THAYER C.W. 1996b. Sr/Ca and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in skeletal calcite of *Mytilus trossulus* : covariation with metabolic rate, salinity, and carbon isotopic composition of seawater. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **60**: 4207-4221.
- KNUTSON D.W., BUDDEMEIER R.W. & SMITH S.V. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science* **177**: 270-272.
- KOIDE M., LEE D.S. & GOLDBERG E.D. 1982. Metal and transuranic records in mussel shells, byssal threads and tissues. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **15**: 679-695.
- KRANTZ D.E., JONES D.S. & WILLIAMS D.F. 1984. Growth rates of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*, determined from the $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ record in shell calcite. *Biological Bulletin* **167**: 186-199.
- KRANTZ D.E., WILLIAMS D.F. & JONES D.S. 1987. Ecological and paleoenvironmental information using stable isotope profiles from living and fossil molluscs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **58**: 249-266.

KREMER H.H., TISSIER M.D.A.L., BURBRIDGE P.R., TALAUE-McMANUS L., RABALAIS N.N., PARSLow J., CROSSLAND C.J. & YOUNG B. 2005. *Land–Ocean Interactions in the Coastal Zone. Science plan and implementation strategy*. IGBP Report n°51 / IHDP Report n°18, IGBP Secretariat, Stockholm, 68 pp.

KUNZENDORF H., VOSS M., BRENNER W., ANDRÉN T. & VALLIUS H. 2001. Molybdenum in sediments of the central Baltic Sea as an indicator for algal blooms. *Baltica* **14**: 122-130.

- L -

LABROSSE P., FICHEZ R., FARMAN R. & ADAMS T. 2000. New Caledonia. In *Seas at the millenium: An environmental evaluation* (ed. C. Sheppard), Elsevier, Amsterdam, p. 723-736.

LAGADIC L., CAQUET T., AMIARD J.-C. & RAMADE F. 1998. *Utilisation des biomarqueurs pour la surveillance de la qualité de l'environnement*, Lavoisier, Paris, 316 pp.

LAING I. 2000. Effect of temperature and ration on growth and condition of king scallop (*Pecten maximus*) spat. *Aquaculture* **183**: 325-334.

LAJTHA K. & MARSHALL J.D. 1994. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. In *Stable isotopes in ecology and environmental science* (eds. K. Lajtha & R.H. Michener), Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 1-21.

LAJTHA K. & MICHENER R.M. 1994. *Stable isotopes in ecology and environmental science*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 316 pp.

LAMPRELL K. & WHITEHEAD T. 1992. *Bivalves of Australia*, Crawford House Press, Bathurst, 196 pp.

LARVOR H. 1996. *La biominéralisation de Pecten maximus L. : anomalies liées aux perturbations du milieu - Volume I*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, France, 185 pp.

LAZARETH C.E., PUTTEN E.V., ANDRE L. & DEHAIRS F. 2003. High-resolution trace element profiles in shells of the mangrove bivalve *Isognomon ehippium*: A record of environmental spatio-temporal variations? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **57**: 1103-1114.

LE PENNEC M., PAUGAM A. & LE PENNEC G. 2003. The pelagic life of the pectinid *Pecten maximus*: A review. *ICES Journal of Marine Science* **60**: 211-223.

LEA D.W., SHEN G.T. & BOYLE E.A. 1989. Coralline barium records temporal variability in equatorial Pacific upwelling. *Nature* **340**: 373-376.

LEFORT Y. 1991. *Etude des populations de pectinidés du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie*. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I, France, 234 pp.

LEFORT Y. & CLAVIER J. 1992. *Etude des populations de bivalves pectinidés dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie*. Conventions Sciences de la Mer, Biologie Marine, Vol. 7, ORSTOM, Nouméa, 84 pp.

LEFORT Y. 1994. Growth and mortality of the tropical scallops: *Annachlamys flabellata* (Bernardi), *Comptopallium radula* (Linne) and *Mimachlamys gloriosa* (Reeve) in South-West Lagoon of New Caledonia. *Journal of Shellfish Research* **13**: 539-546.

LEFORT Y. & CLAVIER J. 1994. Reproduction of *Annachlamys flabellata*, *Comptopallium radula* and *Mimachlamys gloriosa* (Mollusca: Pectinidae) in the south-west lagoon of New Caledonia. *Aquatic Living Resources* **7**: 39-46.

LEGENDRE P. & LEGENDRE L. 1998. *Numerical ecology*, Elsevier, Amsterdam, 853 pp.

LEMARIE D.P., SMITH D.R., VILLELLA R.F. & WELLER D.A. 2000. Evaluation of tag types and adhesives for marking freshwater mussels (Mollusca : Unionidae). *Journal of Shellfish Research* **19**: 247-250.

- LI Y.-H. & GREGORY S. 1974. Diffusion of ions in sea water and in deep-sea sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **38**: 703-714.
- LIEHR G.A., ZETTLER M.L., LEIPE T. & WITT G. 2005. The ocean quahog *Arctica islandica* L.: a bioindicator for contaminated sediments. *Marine Biology* **147**: 671-679.
- LONGHURST A.R. & HARRISON W.G. 1989. The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography* **22**: 47-123.
- LORENS R.B. & BENDER M.L. 1980. The impact of solution chemistry on *Mytilus edulis* calcite and aragonite. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **44**: 1265-1278.
- LORRAIN A., PAULET Y.M., CHAUVAUD L., SAVOYE N., NEZAN E. & GUÉRIN L. 2000. Growth anomalies in *Pecten maximus* from coastal waters (Bay of Brest, France): relationship with diatom blooms. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **80**: 667-673.
- LORRAIN A. 2002. *Utilisation de la coquille Saint-Jacques comme traceur environnemental : approches biologique et biogéochimique*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, France, 289 pp.
- LORRAIN A., PAULET Y.-M., CHAUVAUD L., SAVOYE N., DONVAL A. & SAOUT C. 2002. Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: Implications for ecology and physiology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **275**: 47-61.
- LORRAIN A., PAULET Y.-M., CHAUVAUD L., DUNBAR R.B., MUCCIARONE D. & FONTUGNE M. 2004. $\delta^{13}\text{C}$ variation in scallop shells: Increasing metabolic carbon contribution with body size? *Geochimica et Cosmochimica Acta* **68**: 3509-3519.
- LORRAIN A., GILLIKIN D.P., PAULET Y.-M., CHAUVAUD L., NAVEZ J., LE MERCIER A. & ANDRÉ L. Strong kinetic effects on Sr/Ca ratios in the calcitic bivalve *Pecten maximus*. *Geology* **sous presse**.
- LUOMA S.N. 1983. Bioavailability of trace metals to aquatic organisms: a review. *The Science of The Total Environment* **28**: 1-22.
- LUOMA S.N. 1989. Can we determine the biological availability of sediment-bound trace elements? *Hydrobiologia* **176-177**: 379-396.
- LUOMA S.N. & RAINBOW P.S. 2005. Why is metal bioaccumulation so variable? Biodynamics as a unifying concept. *Environmental Science and Technology* **39**: 1921-1931.

- M -

- MAGES M., WOELFL S., ÓVÁRI M., v. TÜMPLING JR. W. & ENCINA F. 2004. The use of a portable total reflection X-ray fluorescence spectrometer for trace element determination in freshwater microcrustaceans (Daphnia). *Spectrochimica Acta Part B: Atomic Spectroscopy* **59**: 1265-1272.
- MCCARTHY J.J., CANZIANI O.F., LEARY N.A., DOKKEN D.J. & WHITE K.S. 2001. *Climate change 2001: Impacts, adaptation, and vulnerability*, Cambridge University Press, Cambridge, 1042 pp.
- MCCONNAUGHEY T. 1989. ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibrium in biological carbonates: I. Patterns. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **53**: 151-162.
- MCCONNAUGHEY T.A., BURDETT J., WHELAN J.F. & PAULL C.K. 1997. Carbon isotopes in biological carbonates: Respiration and photosynthesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **61**: 611-622.
- MCCONNAUGHEY T.A. 2003. Sub-equilibrium oxygen-18 and carbon-13 levels in biological carbonates: carbonate and kinetic models. *Coral Reefs* **22**: 316-327.
- MCCREA J.M. 1950. On the isotopic chemistry of carbonates and a paleotemperature scale. *Journal of Chemical Physics* **18**: 849-857.

- MCDONALD B.A. & THOMPSON R.J. 1986. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. III. Physiological ecology, the gametogenic cycle and scope for growth. *Marine Biology* **93**: 37-48.
- McFARLANE G.A. & BEAMISH R.J. 1987. Selection of dosages of oxytetracycline for age validation studies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **44**: 905-909.
- MEIBOM A., STAGE M., WOODEN J., CONSTANTZ B.R., DUNBAR R.B., OWEN A., GRUMET N., BACON C.R. & CHAMBERLAIN C.P. 2003. Monthly Strontium/Calcium oscillations in symbiotic coral aragonite: Biological effects limiting the precision of the paleotemperature proxy. *Geophysical Research Letters* **30**: doi:10.1029/2002GL016864.
- MEIBOM A., CUIF J.-P., HILLION F., CONSTANTZ B.R., JUILLET-LECLERC A., DAUPHIN Y., WATANABE T. & DUNBAR R.B. 2004. Distribution of magnesium in coral skeleton. *Geophysical Research Letters* **31**: doi:10.1029/2004GL021313.
- MICHENER R.H. & SCHELL D.M. 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In *Stable isotopes in ecology and environmental science* (eds. K. Lajtha & R.H. Michener), Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 138-157.
- MITCHELL L., FALICK A.E. & CURRY G.B. 1994. Stable carbon and oxygen isotope compositions of mollusc shells from Britain and New Zealand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **111**: 207-216.
- MOBERG A., SONECHKIN D.M., HOLMGREN K., DATSENKO N.M. & KARLEN W. 2005. Highly variable Northern Hemisphere temperatures reconstructed from low- and high-resolution proxy data. *Nature* **433**: 613-617.
- MONAGHAN J.P. 1993. Comparison of calcein and tetracycline as chemical markers in summer flounder. *Transactions of the American Fisheries Society* **122**: 298-301.
- MONNIOT F., MARTOJA M. & MONNIOT C. 1994. Cellular sites of iron and nickel accumulation in ascidians related to the naturally and anthropic enriched New Caledonian environment. *Annales de l'Institut Océanographique, Paris* **1**: 205-216.
- MOOK W.G. & VOGEL J.C. 1968. Isotopic equilibrium between shells and their environment. *Science* **159**: 874-875.
- MORAN A.L. 2000. Calcein as a marker in experimental studies newly-hatched gastropods. *Marine Biology* **137**: 893-898.
- MULLIN J.B. & RILEY J.P. 1955. The colorimetric determination of silicate with special reference to sea and natural waters. *Analytica Chimica Acta* **12**: 162-176.
- MURPHY J. & RILEY J.P. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* **27**: 31-36.
- MUSCATINE L., PORTER J.W. & KAPLAN I.R. 1989. Resource partitioning by reef corals as determined from stable isotope composition. I. $\delta^{13}\text{C}$ of zooxanthellae and animal tissue vs depth. *Marine Biology* **100**: 185-193.

- N -

- NEFF J.M. 2002. *Bioaccumulation in marine organisms: Effect of contaminants from oil well produced water*, Elsevier, Oxford, 452 pp.
- NIER A.O. 1947. A mass spectrometer for isotope and gas analysis. *Review of Scientific Instruments* **18**: 398-411.

- O -

- O'CONNOR T.P., CANTILLO A.Y. & LAUENSTEIN G.G. 1994. Monitoring of temporal trends in chemical contamination by the NOAA National Status and Trends Mussel Watch Project. In *Biomonitoring of coastal waters and estuaries* (ed. K.J.M. Kramer), CRC Press, Boca Raton, p. 29-45.
- OUILLOON S., DOUILLET P., FICHEZ R. & PANCHÉ J.-Y. Enhancement of regional variations in salinity and temperature in a coral reef lagoon, New Caledonia. *Comptes Rendus Geosciences* **sous presse**.
- OWEN R., KENNEDY H. & RICHARDSON C. 2002b. Experimental investigation into partitioning of stable isotopes between scallop (*Pecten maximus*) shell calcite and sea water. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **185**: 163-174.
- OWEN R., KENNEDY H. & RICHARDSON C. 2002c. Isotopic partitioning between scallop shell calcite and seawater: effect of shell growth rate. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **66**: 1727-1737.
- OWEN R., RICHARDSON C. & KENNEDY H. 2002a. The influence of shell growth rate on striae deposition in the scallop *Pecten maximus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **82**: 621-623.

- P -

- PALMER J.D. 1975. Biological clocks of the tidal zone. *Scientific American* **232**: 70-79.
- PANNELLA G. & MCCLINTOCK C. 1968. Biological and environmental rhythms reflected in molluscan shell growth. *Journal of Paleontology* **42 (Mem. 2)**: 64-80.
- PARSONS G.J., ROBINSON S.M.C., ROFF J.C. & DADSWELL M.J. 1993. Daily growth rates as indicated by valve ridges in postlarval giant scallop (*Placopecten magellanicus*) (Bivalvia: Pectinidae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 456-464.
- PAYTAN A., KASTNER M. & CHAVEZ F.P. 1996. Glacial to interglacial fluctuations in productivity in the Equatorial Pacific as indicated by marine barite. *Science* **274**: 1355-1357.
- PEARSE V.B. 1970. Incorporation of metabolic CO₂ into coral skeleton. *Nature* **228**: 383.
- PETERSON G.S., ANKLEY G.T. & LEONARD E.N. 1996. Effects of bioturbation on metal-sulfide oxidation in surficial freshwater sediments. *Environmental Toxicology and Chemistry* **15**: 2147-2155.
- PHILLIPS D.J.H. 1977. The use of biological indicator organisms to monitor trace metal pollution in marine and estuarine environments: a review. *Environmental Pollution* **13**: 281-317.
- PHILLIPS D.J.H. 1994. Macrophytes as biomonitors of trace metals. In *Biomonitoring of coastal waters and estuaries* (ed. K.J.M. Kramer), CRC Press, Boca Raton, p. 85-103.
- PILKEY O.H. & GOODELL H.G. 1963. Trace elements in recent mollusk shells. *Limnology and Oceanography* **8**: 137-148.
- PILKEY O.H. & HARRISS R.C. 1966. The effect of intertidal environment on the composition of calcareous skeletal material. *Limnology and Oceanography* **11**: 381-385.
- PINAZO C., BUJAN S., DOUILLET P., FICHEZ R., GRENZ C. & MAURIN A. 2004. Impact of wind and freshwater inputs on phytoplankton biomass in the coral reef lagoon of New Caledonia during the summer cyclonic period: a coupled three-dimensional biogeochemical modeling approach. *Coral Reefs* **23**: 281-296.
- PIRKER J.G. & SCHIEL D.R. 1993. Tetracycline as a fluorescent shell-marker in the abalone *Haliotis iris*. *Marine Biology* **116**: 81-86.

PRICE G.D. & PEARCE N.J.G. 1997. Biomonitoring of pollution by *Cerastoderma edule* from the British Isles: a Laser Ablation ICP-MS study. *Marine Pollution Bulletin* **34**: 1025-1031.

- Q -

QUAY P.D., EMERSON S.R., QUAY B.M. & DEVOL A.H. 1986. The carbon cycle for Lake Washington - A stable isotope study. *Limnology and Oceanography* **31**: 596-611.

QUAY P.D., TILBROOK B. & WONG C.S. 1992. Oceanic uptake of fossil fuel CO₂: Carbon-13 evidence. *Science* **256**: 74-79.

QUAY P.D. & MCNICHOL A. 2000. The $\delta^{13}\text{C}$ of dissolved inorganic carbon in the upper ocean during the 1990s. *Eos, Transactions, American Geophysical Union* **81 (48) Fall Meet. Suppl.**: Abstract OS72E-07.

QUINN T.M., CROWLEY T.J. & TAYLOR F.W. 1996a. New stable isotope results from a 173-year coral record from Espiritu Santo, Vanuatu. *Geophysical Research Letters* **23**: 3413-3416.

QUINN T.M., TAYLOR F.W., CROWLEY T.J. & LINK S.M. 1996b. Evaluation of sampling resolution in coral stable isotope records: a case study using monthly stable isotope records from New Caledonia and Tarawa. *Paleoceanography* **11**: 529-542.

QUINN T.M., CROWLEY T.J., TAYLOR F.W., HENIN C., JOANNOT P. & JOIN Y. 1998. A multicentury stable isotope record from a New Caledonia coral: Interannual and decadal SST variability in the southwest Pacific since 1657. *Paleoceanography* **13**: 412-426.

QUINN T.M. & SAMPSON D.E. 2002. A multiproxy approach to reconstructing sea surface conditions using coral skeleton geochemistry. *Paleoceanography* **17**: doi:10.1029/2000PA000528.

- R -

RAIMBAULT P., SLAWYK G., COSTE B. & FRY J. 1990. Feasibility of using an automated colorimetric procedure for the determination of seawater nitrate in the 0 to 100 nM range: examples from field and culture. *Marine Biology* **104**: 347-351.

RAINBOW P.S. 1995. Biomonitoring of heavy metal availability in the marine environment. *Marine Pollution Bulletin* **31**: 183-192.

RAITH A., PERKINS W.T., PEARCE N.J.G. & JEFFRIES T.E. 1996. Environmental monitoring on shellfish using UV laser ablation ICP-MS. *Fresenius' Journal of Analytical Chemistry* **355**: 789-792.

RANNEY T.A. & PARKER L.V. 1996. *Sorption and leaching of trace-level metals by polymeric well casings*. Special Report 96-8, U.S. Army Cold Regions Research and Engineering Laboratory, Hanover, 1-22 pp.

RAURET G., LOPEZ-SANCHEZ J.F., LÜCK D., YLI-HALLA M., MUNTAU H. & QUEVAUVILLER P. 2001. *The certification of the extractable contents (mass fractions) of Cd, Cr, Cu, Ni, Pb and Zn in freshwater sediment following a sequential extraction procedure - BCR 701*. Report EUR 19775 EN, European Commission, Luxembourg, 76 pp.

REAKA-KUDLA M.L. 1997. The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. In *Biodiversity II: Understanding and protecting our biological resources* (eds. M.L. Reaka-Kudla, D.E. Wilson & E.O. Wilson), Joseph Henry Press, Washington, p. 83-108.

REDFIELD A.C., KETCHUM B.H. & RICHARDS F.A. 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. In *The Sea* (ed. M.N. Hill), Wiley Interscience, New York, p. 26-79.

- REUER M.K., BOYLE E.A. & COLE J.E. 2003. A mid-twentieth century reduction in tropical upwelling inferred from coralline trace element proxies. *Earth and Planetary Science Letters* **210**: 437-452.
- REYNAUD S., FERRIER-PAGÈS C., SAMBROTTO R., JUILLET-LECLERC A., JAUBERT J. & GATTUSO J.-P. 2002. Effect of feeding on the carbon and oxygen isotopic composition in the tissues and skeleton of the zooxanthellate coral *Stylophora pistillata*. *Marine Ecology Progress Series* **238**: 81-89.
- RICHARDSON C.A. 2001. Molluscs as archives of environmental change. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* **39**: 103-164.
- RICHARDSON C.A., CHENERY S.R.N. & COOK J.M. 2001. Assessing the history of trace metal (Cu, Zn, Pb) contamination in the North Sea through laser ablation - ICP-MS of horse mussel *Modiolus modiolus* shells. *Marine Ecology Progress Series* **211**: 157-167.
- RICHER DE FORGES B. 1991. *Le benthos des fonds meubles des lagons de Nouvelle-Calédonie*. Collection Etudes et Thèses, ORSTOM, Paris, 311 pp.
- RICHER DE FORGES B. 1998. *La diversité du benthos marin de Nouvelle-Calédonie : de l'espèce à la notion de patrimoine*. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, France, 326 pp.
- RICHER DE FORGES B. & HOFFSCHIR C. 2000. *Base de données sur la biodiversité littorale de Nouvelle-Calédonie*. Catalogue Sciences de la Mer, Biologie Marine, Vol. 2, IRD, Nouméa, 56 pp.
- RISK M.J. & PEARCE T.H. 1992. Interference imaging of daily growth bands in massive corals. *Nature* **358**: 572-573.
- RIVERA-DUARTE I. & FLEGAL A.R. 1997. Pore-water silver concentration gradients and benthic fluxes from contaminated sediments of San Francisco Bay, California, U.S.A. *Marine Chemistry* **56**: 15-26.
- RODITI H.A., FISHER N.S. & SANUDO-WILHELMY S.A. 2000. Uptake of dissolved organic carbon and trace elements by zebra mussels. *Nature* **407**: 78-80.
- ROMANEK C.S., JONES D.S., WILLIAMS D.F., KRANTZ D.E. & RADTKE R. 1987. Stable isotopic investigation of physiological and environmental changes recorded in shell carbonate from the giant clam *Tridacna maxima*. *Marine Biology* **94**: 385-393.
- ROMANEK C.S., GROSSMAN E.L. & MORSE J.W. 1992. Carbon isotopic fractionation in synthetic aragonite and calcite : effects of temperature and precipitation rate. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **56**: 419-430.
- ROSENBERG G.D. & JONES C.B. 1975. Approaches to chemical periodicities in molluscs and stromatolites. In *Growth rhythms and the history of the Earth's rotation* (eds. G.D. Rosenberg & S.K. Runcorn), John Wiley & Sons, London, p. 223-242.
- ROSS K.A., THORPE J.P., NORTON T.A. & BRAND A.R. 2001. An assessment of some methods for tagging the great scallop, *Pecten maximus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **81**: 975-977.
- ROUX M., SCHEIN E., RIO M., DAVANZO F. & FILLY A. 1990. Enregistrement des paramètres du milieu et des phases de croissance par les rapports $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ et $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ dans la coquille de *Pecten maximus* (Pectinidae, Bivalvia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* **310**: 385-390.
- ROWLEY R.J. & MCKINNON D.I. 1995. Use of the fluorescent marker calcein in biomineralisation studies of brachiopods and other marine organisms. *Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco Special Issue* **14**: 111-120.

- SALBY M.L. 1981. The 2-day wave in the middle atmosphere: observations and theory. *Journal of Geophysical Research* **86**: 9654-9660.
- SALOMONS W., ROOIJ N.M., KERDIJK H. & BRIL J. 1987. Sediments as a source for contaminants? *Hydrobiologia* **149**: 13-30.
- SAOUT C. 2000. *Contrôle de la reproduction chez Pecten maximus (L.) : études in situ et expérimentales*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, France, 172 pp.
- SAVOYE N. 2001. *Origine et transfert de matière organique particulaire dans les écosystèmes littoraux macrotidaux*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, France, 324 pp.
- SCHERRER B. 1984. *Biostatistiques*, Gaëtan Morin, Québec, 850 pp.
- SCHETTLER G. & PEARCE N.J.G. 1996. Metal pollution recorded in extinct *Dreissena polymorpha* communities, Lake Breitling, Havel Lakes system, Germany: A laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry study. *Hydrobiologia* **317**: 1-11.
- SCHÖNE B.R., TANABE K., DETTMAN D.L. & SATO S. 2003. Environmental controls on shell growth rates and delta¹⁸O of the shallow-marine bivalve mollusk *Phacosoma japonicum* in Japan. *Marine Biology* **142**: 473-485.
- SELLNER K.G. 1997. Physiology, ecology, and toxic properties of marine cyanobacteria blooms. *Limnology and Oceanography* **42**: 1089-1104.
- SHAFEE M.S. 1982. Variations saisonnières de la consommation d'oxygène chez le pétoncle noir *Chlamys varia* (L.) de Lanvéoc (rade de Brest). *Oceanologica Acta* **5**: 189-197.
- SHASHAR N., KINANE S., JOKIEL P.L. & PATTERSON M.R. 1996. Hydromechanical boundary layers over a coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **199**: 17-28.
- SHEN G.T. & BOYLE E.A. 1987. Lead in corals: reconstruction of historical industrial fluxes to the surface ocean. *Earth and Planetary Science Letters* **82**: 289-304.
- SHUMWAY S.E., BARTER J. & STAHLNECKER J. 1988. Seasonal changes in oxygen consumption of the giant scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Journal of Shellfish Research* **7**: 77-82.
- SMITH S.V. 1978. Coral reef area and contributions of reefs to processes and resource of the world's oceans. *Nature* **273**: 225-226.
- SMITH D.C., SIMON M., ALLDREDGE A.L. & AZAM F. 1992. Intense hydrolytic enzyme activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution. *Nature* **359**: 139-142.
- SODDY F. 1913. Intra-atomic charge. *Nature* **92**: 399-400.
- SPERO H.J., BIJMA J., LEA D.W. & BEMIS B.E. 1997. Effect of seawater carbonate concentration on foraminiferal carbon and oxygen isotopes. *Nature* **390**: 497-500.
- STECHER H.A., KRANTZ D.E., LORD C.J., LUTHER G.W. & BOCK K.W. 1996. Profiles of strontium and barium in *Mercenaria mercenaria* and *Spisula solidissima* shells. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **60**: 3445-3456.
- STERNBERG E., TANG D., HO T.-Y., JEANDEL C. & MOREL F.M.M. 2005. Barium uptake and adsorption in diatoms. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **69**: 2745-2752.
- STEVENS G.R. 1977. *Mesozoic biogeography of the South-West Pacific and its relationship to plate tectonics*. Proceedings from the Internatrional Symposium on Geodynamics in South-West Pacific, Noumea (New Caledonia), 27 August-2 September 1976, Technip, Paris, p. 309-326.
- STOTZ W.B. & GONZALEZ S.A. 1997. Abundance, growth, and production of the sea scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck 1819) : bases for sustainable exploitation of natural scallop beds in north-central Chile. *Fisheries Research* **32**: 173-183.

- STROOBANTS N., DEHAIRS F., GOEYENS L., VANDERHEIJDEN N. & VAN GRIEKEN R. 1991. Barite formation in the Southern Ocean water column. *Marine Chemistry* **35**: 411-421.
- SUNDBY B., GOBEIL C., SILVERBERG N. & MUCCI A. 1992. The phosphorus cycle in coastal marine sediments. *Limnology and Oceanography* **37**: 1129-1145.
- SURGE D., LOHMANN K.C. & DETTMAN D.L. 2001. Controls on isotopic chemistry of the American oyster, *Crassostrea virginica*: implications for growth patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **172**: 283-296.
- SWART P.K. 1983. Carbon and oxygen isotope fractionation in scleractinian corals: a review. *Earth-Science Reviews* **19**: 51-80.

- T -

- TAN F.C., CAI D. & RODDICK D.L. 1988. Oxygen isotope studies on sea scallops, *Placopecten magellanicus*, from Browns Bank, Nova Scotia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**: 1378-1386.
- TANAKA N., MONAGHAN M.C. & RYE D.M. 1986. Contribution of metabolic carbon to mollusc and barnacle shell carbonate. *Nature* **320**: 520-523.
- TESSIER A., CAMPBELL P.G.C., AUCLAIR J.C. & BISSON M. 1984. Relationships between the partitioning of trace metals in sediments and their accumulation in the tissues of the freshwater mollusc *Elliptio complanata* in a mining area. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **41**: 1463-1472.
- TESSIER A. & CAMPBELL P.G.C. 1987. Partitioning of trace metals in sediments : relationship with bioavailability. *Hydrobiologia* **149**: 43-52.
- TESSIER A. 1992. Sorption of trace elements on natural particles in oxic environments. In *Environmental particles* (eds. J. Buffle & H.P. van Leeuwen), Lewis Publishers, Boca Raton, p. 425-453.
- TESSIER A., CARIGNAN R. & BELZILE N. 1994. Processes occurring at the sediment-water interface: emphasis on trace elements. In *Chemical and biological regulation of aquatic systems* (eds. J. Buffle & R.R. de Vitre), Lewis Publishers, Boca Raton, p. 137-173.
- TESTAU J.L. & CONAND F. 1983. *Estimation des surfaces des différentes zones des lagons de Nouvelle Calédonie*. ORSTOM, Nouméa, 5 pp.
- THÉBAULT J. 2001. *Argopecten purpuratus (Lmk.) : calibration d'un capteur eulérien de la variabilité de l'environnement côtier dans l'Océan Pacifique sud (Rinconada, Chili)*. Mémoire de DEA, Université de Bretagne Occidentale, France, 30 pp.
- THÉBAULT J., CHAUVAUD L., CLAVIER J., FICHEZ R. & MORIZE E. Evidence of a 2-day periodicity of striae formation in the tropical scallop *Comptopallium radula* using calcein marking. *Marine Biology* **accepté**.
- THÉBAULT J., CHAUVAUD L., CLAVIER J., GUARINI J., DUNBAR R.B., FICHEZ R., MUCCIARONE D.A. & MORIZE E. Reconstruction of temperature seasonal variability in the tropical Pacific Ocean from the shell of the scallop, *Comptopallium radula*. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **soumis b**.
- THÉBAULT J., CHAUVAUD L., CLAVIER J., JACQUET S., BARATS A., PÉCHEYRAN C. & AMOUROUX D. Molybdenum and barium content in scallop shells as high resolution proxies for diazotroph and diatom dynamics in tropical coastal seawater. *Limnology and Oceanography* **soumis c**.
- THÉBAULT J., THOUZEAU G., CHAUVAUD L., CANTILLANEZ M. & AVENDAÑO M. Influence of environmental factors on shell growth of the scallop *Argopecten purpuratus* in Northern Chile (Rinconada Bay, 2nd Region). *ICES Journal of Marine Science* **soumis a**.

- THOMPSON I. 1975. Biological clocks and shell growth in bivalves. In *Growth rhythms and the history of the Earth's rotation* (eds. G.D. Rosenberg & S.K. Runcorn), John Wiley & Sons, London, p. 149-161.
- THOMSON J.J. 1914. Rays of positive electricity. *Proceedings of the Royal Society of London - Series A* **89**: 1-20.
- THORNTON S.F. & McMANUS J. 1994. Application of organic carbon and nitrogen stable isotope and C/N ratios as source indicators of organic matter provenance in estuarine systems: Evidence from the Tay Estuary, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **38**: 219-233.
- TRIPATI A., ZACHOS J., MARINCOVICH J., LOUIE & BICE K. 2001. Late Paleocene Arctic coastal climate inferred from molluscan stable and radiogenic isotope ratios. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **170**: 101-113.
- TUREKIAN K.K. & TAUSCH E.H. 1964. Barium in deep-sea sediments of the Atlantic Ocean. *Nature* **201**: 696.
- TURNER A. & OLSEN Y.S. 2000. Chemical versus enzymatic digestion of contaminated estuarine sediment: Relative importance of iron and manganese oxides in controlling trace metal bioavailability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **51**: 717-728.

- U -

- UREY H.C. 1947. The thermodynamic properties of isotopic substances. *Journal of the Chemical Society*: 562-581.
- UREY H.C., LOWENSTAM H.A., EPSTEIN S. & MCKINNEY C.R. 1951. Measurement of paleotemperatures and temperatures of the upper Cretaceous of England, Denmark, and the southeastern United States. *Bulletin of the Geological Society of America* **62**: 399-416.

- V -

- VAHL O. 1978. Seasonal changes in oxygen consumption of the Iceland Scallop (*Chlamys islandica* (O.F. Müller)) from 70°N. *Ophelia* **17**: 143-154.
- VAHL O. & SUNDET J.H. 1985. Is sperm really so cheap? In *Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms* (eds. J.S. Gray & M.E. Christiansen), John Wiley & Sons, New York, p. 281-285.
- VAN DAM L. 1954. On the respiration in scallops (Lamellibranchiata). *Biological Bulletin* **107**: 192-202.
- VANDER PUTTEN E., DEHAIRS F., ANDRE L. & BAEYENS W. 1999. Quantitative in situ microanalysis of minor and trace elements in biogenic calcite using infrared laser ablation - inductively coupled plasma mass spectrometry: a critical evaluation. *Analytica Chimica Acta* **378**: 261-272.
- VANDER PUTTEN E., DEHAIRS F., KEPPENS E. & BAEYENS W. 2000. High resolution distribution of trace elements in the calcite shell layer of modern *Mytilus edulis*: environmental and biological controls. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **64**: 997-1011.
- VILLAREAL T.A. 1992. Marine nitrogen-fixing diatom-cyanobacteria symbioses. In *Marine pelagic cyanobacteria: Trichodesmium and other diazotrophs* (eds. E.J. Carpenter, D.G. Capone & J.G. Rueter), Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, p. 163-175.
- VON BERTALANFFY L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* **10**: 181-213.

- W -

- WADA K. & FUJINUKI T. 1976. Biomineralization in bivalve molluscs with emphasis on the chemical composition of the extrapallial fluid. In *The mechanisms of mineralization in the invertebrates and plants* (eds. N. Watabe & K.M. Wilbur), University of South Carolina Press, Columbia, p. 175-190.
- WALLACE J.C. & REISNES T.G. 1985. The significance of various environmental parameters for growth of the iceland scallop, *Chlamys islandica* (Pectinidae), in hanging culture. *Aquaculture* **44**: 229-242.
- WANG W.-X. & FISHER N.S. 1999. Delineating metal accumulation pathways for marine invertebrates. *The Science of The Total Environment* **237-238**: 459-472.
- WATANABE T., GAGAN M.K., CORRÈGE T., SCOTT-GAGAN H., COWLEY J. & HANTORO W.S. 2003. Oxygen isotope systematics in *Diploastrea heliopora*: new coral archive of tropical paleoclimate. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **67**: 1349-1358.
- WEBSTER I.T., FORD P.W. & HODGSON B. 2002. Microphytobenthos contribution to nutrient-phytoplankton dynamics in a shallow coastal lagoon. *Estuaries* **25**: 540-551.
- WEFER G. & KILLINGLEY J.S. 1980. Growth histories of strombid snails from Bermuda recorded in their ^{18}O and ^{13}C profiles. *Marine Biology* **60**: 129-135.
- WEFER G., BERGER W.H., BIJMA J. & FISCHER G. 1999. Clues to ocean history: a brief overview of proxies. In *Use of proxies in paleoceanography: examples from the South Atlantic* (eds. G. Fischer & G. Wefer), Springer-Verlag, Berlin, p. 1-68.
- WEN B., SHAN X.-Q. & XU S.-G. 1999. Preconcentration of ultratrace rare earth elements in seawater with 8-hydroxyquinoline immobilized polyacrylonitrile hollow fibre membrane for determination by inductively coupled plasma mass spectrometry. *The Analyst* **124**: 621-626.
- WHEELER A.P., BLACKWELDER P.L. & WILBUR K.M. 1975. Shell growth in the scallop *Argopecten irradians*. I. Isotope incorporation with reference to diurnal growth. *Biological Bulletin* **148**: 472-482.
- WILBUR K.M. & SALEUDDIN A.S.M. 1983. Shell formation. In *The Mollusca - Volume 4 : Physiology - Part 1* (eds. A.S.M. Saleuddin & K.M. Wilbur), Academic Press, New York, p. 235-287.
- WILKINSON B.H. & IVANY L.C. 2002. Paleoclimatic inference from stable isotope profiles of accretionary biogenic hardparts - a quantitative approach to the evaluation of incomplete data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **185**: 95-114.
- WILSON C.A., BECKMAN D.W. & DEAN J.M. 1987. Calcein as a fluorescent marker of otoliths of larval and juvenile fish. *Transactions of the American Fisheries Society* **116**: 668-670.
- WILSON J.H. 1987. Environmental parameters controlling growth of *Ostrea edulis* L. and *Pecten maximus* L. in suspended culture. *Aquaculture* **64**: 119-131.
- WOLFF M. 1987. Population dynamics of the peruvian scallop *Argopecten purpuratus* during the El Niño phenomenon of 1983. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **44**: 1684-1691.
- WOLFF M. & GARRIDO J. 1991. Comparative study on growth and survival of two colour morphs of the chilean scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck 1819) in suspended culture. *Journal of Shellfish Research* **10**: 47-53.
- WOOLFE K.J. & LARCOMBE P. 1999. Terrigenous sedimentation and coral reef growth: a conceptual framework. *Marine Geology* **155**: 331-345.
- WRENN S.L. 1972. Daily increment formation and synchronization in the shell of the bay scallop. *American Zoologist* **12**: 32.

WYNDHAM T., MCCULLOCH M., FALLON S. & ALIBERT C. 2004. High-resolution coral records of rare earth elements in coastal seawater: biogeochemical cycling and a new environmental proxy. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **68**: 2067-2080.

- Y -

YENTSCH C.S. & MENZEL D.W. 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* **10**: 221-231.

- Z -

ZEEBE R.E. 1999. An explanation of the effect of seawater carbonate concentration on foraminiferal oxygen isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **63**: 2001-2007.

ZEEBE R.E. & WOLF-GLADROW D. 2001. *CO₂ in seawater: Equilibrium, kinetics, isotopes*, Elsevier Science, Amsterdam, 346 pp.

ZEHR J.P., WATERBURY J.B., TURNER P.J., MONTOYA J.P., OMOREGIE E., STEWARD G.F., HANSEN A. & KARL D.M. 2001. Unicellular cyanobacteria fix N₂ in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature* **412**: 635-638.

ZHANG H. & DAVISON W. 1995. Performance characteristics of diffusion gradients in thin films for the in situ measurement of trace metals in aqueous solution. *Analytical Chemistry* **67**: 3391-3400.

ZHANG H., DAVISON W., MILLER S. & TYCH W. 1995. In situ high resolution measurements of fluxes of Ni, Cu, Fe, and Mn and concentrations of Zn and Cd in porewaters by DGT. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **59**: 4181-4192.

ZHANG H. & DAVISON W. 2000. Direct in situ measurements of labile inorganic and organically bound metal species in synthetic solutions and natural waters using diffusive gradients in thin films. *Analytical Chemistry* **72**: 4447-4457.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	11
-----------------------	-----------

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La zone côtière, un écosystème perturbé	17
Reconstruction de la variabilité passée du climat et de l'environnement : la notion de proxy et d'archive	18
Potentiel paléocéanographique des coquilles de bivalves	20
Contexte et problématique de ce travail de thèse	21
Organisation du manuscrit	23

1^{ère} PARTIE

PRÉSENTATION DU SITE ET DE L'ESPÈCE ÉTUDIÉS

CHAPITRE 1 : ZONE D'ÉTUDE ET STRATÉGIE SCIENTIFIQUE

1 - Présentation générale de la Nouvelle-Calédonie	29
1.1 - Paléobiogéographie	29
1.2 - Géomorphologie	29
1.2.1 - La Grande Terre	31
1.2.2 - Les îles Loyauté et dépendances	32
1.2.3 - Les Chesterfield.....	32
1.3 - Géologie et extraction minière	33
1.4 - Climatologie.....	34
1.4.1 - Saisonnalité	34
1.4.2 - Moyennes (1971-2000)	35
2 - Le lagon sud-ouest	36
2.1 - Géomorphologie	36
2.2 - Hydrodynamisme et hydrologie.....	36
2.3 - Sédimentologie	38
3 - Stratégie scientifique	38
3.1 - Sélection de l'espèce	38
3.1.1 - Biodiversité benthique.....	39
3.1.2 - Les pectinidés de Nouvelle-Calédonie	40
3.1.3 - Etat des connaissances sur <i>Comptopallium radula</i>	42
3.1.4 - Description de la coquille de <i>Comptopallium radula</i>	43
3.2 - Présentation des sites d'étude.....	46
3.2.1 - La baie de Sainte-Marie	47
3.2.2 - La baie de Koutio	49

CHAPITRE 2 : SUIVI ENVIRONNEMENTAL

1 - Introduction	55
2 - Matériel et méthodes.....	55
2.1 - Stratégie d'échantillonnage.....	55
2.2 - Paramètres physiques.....	57
2.2.1 - Paramètres météorologiques.....	57
2.2.2 - Température, salinité, fluorescence et turbidité.....	57
2.2.3 - Oxygène dissous.....	58
2.3 - Matière particulaire et pigments chlorophylliens.....	58
2.3.1 - Carbone et azote organique particulaire.....	58
2.3.2 - Chloropigments.....	59
2.4 - Sels nutritifs.....	59
2.4.1 - Ammonium.....	59
2.4.2 - Nitrates, nitrites et phosphates.....	60
2.4.3 - Silicates.....	60
3 - Résultats et discussion	60
3.1 - Météorologie.....	60
3.2 - Caractérisation de l'eau de fond des deux sites.....	64
3.2.1 - Paramètres physiques.....	64
3.2.2 - Caractérisation de la matière particulaire.....	66
• Baie de Sainte-Marie.....	66
• Baie de Koutio.....	68
3.2.3 - Sels nutritifs.....	70
• Baie de Sainte-Marie.....	70
• Baie de Koutio.....	72
4 - Conclusion	74

2^{ème} PARTIE

CROISSANCE COQUILLIÈRE DE *COMPTOPALLIUM RADULA*

1 - Introduction.....	77
2 - Allométrie et gamétogénèse.....	78
2.1 - Introduction et rappels.....	78
2.2 - Méthode.....	79
2.3 - Résultats.....	81
2.4 - Discussion.....	84
3 - Méthode de marquage-recapture	85
3.1 - Introduction.....	85
3.2 - Matériel et méthodes.....	87
3.3 - Résultats.....	88
3.4 - Discussion.....	89
4 - Comparaison des profils de croissance	93
4.1 - Introduction.....	93
4.2 - Matériel et méthodes.....	95

4.3 - Résultats	96
4.4 - Discussion	97
5 - Marquage fluorescent.....	101
5.1 - Version française abrégée de l'article	101
5.2 - Introduction	103
5.3 - Methods.....	105
5.3.1 - Scallop collection and shell marking.....	105
5.3.2 - Sample preparation and observation	106
5.3.3 - Statistical analyses.....	107
5.4 - Results.....	107
5.4.1 - Calcein marking experiments	107
5.4.2 - Periodicity of striae formation.....	109
5.5 - Discussion	111
5.5.1 - Effects of calcein concentration and immersion time.....	111
5.5.2 - Calcein toxicity	111
5.5.3 - Relationship between marking success and shell height	112
5.5.4 - Periodicity of striae formation.....	112
5.5.5 - Origin of the 2-day periodicity	113
5.5.6 - <i>Comptopallium radula</i> in the pectinid family	114
5.5.7 - Implications for further studies	115
6 - Conclusion	116

3^{ème} PARTIE

ANALYSES GÉOCHIMIQUES DE LA COQUILLE DE *COMPTOPALLIUM RADULA*

CHAPITRE 1 : ANALYSES ISOTOPIQUES

1 - Introduction.....	123
1.1 - Historique.....	123
1.2 - Caractéristiques générales des isotopes.....	123
1.3 - Analyse et notation.....	124
1.4 - Rappels sur le fractionnement isotopique	126
1.5 - Utilisations de la géochimie isotopique dans les carbonates biogéniques marins.....	127
2 - Calibration de l'équation de paléotempérature.....	128
2.1 - Version française abrégée de l'article	128
2.2 - Introduction.....	130
2.3 - Methods.....	132
2.3.1 - Study area.....	132
2.3.2 - Scallop sampling, preparation and shell analyses.....	134
2.3.3 - Calibration of $\delta^{18}\text{O}$:temperature relationship	136
2.4 - Results.....	138
2.4.1 - Mineralogy	138
2.4.2 - Hydrologic survey	139
2.4.3 - Shell growth rate and $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$	140
2.4.4 - Calibration of the paleotemperature equation.....	143
2.5 - Discussion	144
2.5.1 - Accuracy and limits of the temperature prediction.....	144
2.5.2 - Explanations for the observed fractionation	146
2.5.3 - Perspectives as climatic and paleoclimatic indicators	149

3 - Analyse des variations ontogéniques du $\delta^{18}\text{O}$: enrichissement des connaissances sur la biologie de <i>Comptopallium radula</i>	150
3.1 - Introduction.....	150
3.2 - Méthodologie et résultats	151
3.2.1 - Profil ontogénique.....	151
3.2.2 - Modèle prédictif : élaboration du profil de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ théorique.....	153
3.2.3 - Modélisation des profils saisonniers de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$	155
3.2.4 - Délimitation temporelle des périodes d'arrêts de croissance	160
3.2.5 - Nouvelle preuve de la périodicité de formation des stries.....	163
3.3 - Discussion	164
3.3.1 - Limites de l'approche modélisatrice	164
3.3.2 - Accroissement net annuel de la coquille	166
3.3.3 - Dynamique temporelle des arrêts de croissance saisonniers	166
3.4 - Conclusion	169
4 - Étude du $\delta^{13}\text{C}$ dans la coquille de <i>Comptopallium radula</i> : quel potentiel en terme de proxy paléocéanographique ?	170
4.1 - Introduction	170
4.2 - Matériel et méthodes.....	171
4.2.1 - Echantillonnage, préparation et analyse des coquilles.....	171
4.2.2 - Analyse de la composition isotopique du carbone inorganique dissous.....	172
4.3 - Résultats.....	173
4.3.1 - $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$	173
4.3.2 - $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des coquilles juvéniles de la baie de Sainte-Marie	174
4.3.3 - $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des coquilles juvéniles de la baie de Koutio	176
4.3.4 - Variations ontogéniques du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$	176
4.4 - Discussion	178
4.4.1 - Variations de la composition isotopique du CID.....	178
4.4.2 - Comparaison $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ - $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$	181
4.4.3 - $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des coquilles juvéniles de la baie de Sainte-Marie : application du modèle de Lorrain et al. (2004).....	185
4.4.4 - $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des coquilles juvéniles de la baie de Koutio	189
4.4.5 - Variations ontogéniques du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$	189
4.5 - Conclusion	190
5 - Conclusion	191

CHAPITRE 2 : ANALYSES ÉLÉMENTAIRES

1 - Introduction.....	197
2 - Analyse de la composition élémentaire de la coquille de <i>Comptopallium radula</i> : aspects méthodologiques.....	200
2.1 - Principe de la méthode LA-ICP-MS	200
2.1.1 - Ablation laser	201
2.1.2 - Spectrométrie de masse à plasma induit.....	203
2.2 - Standard interne	204
2.3 - Calibration par pastilles de CaCO_3	204
2.4 - Recalage temporel des prélèvements	205
3 - La coquille de <i>Comptopallium radula</i>, archive des apports métalliques en milieu tropical minier ?	205
3.1 - Introduction.....	205
3.2 - Matériel et méthodes.....	208

3.2.1 - Mesure des concentrations en métaux dissous dans l'eau.....	208
• <i>Choix de la technique</i>	208
• <i>Principe</i>	209
• <i>Théorie</i>	209
• <i>Pratique</i>	210
• <i>Analyse</i>	212
3.2.2 - Mesure des concentrations en métaux dans le sédiment.....	214
3.2.3 - Mesure des concentrations en métaux dans les coquilles.....	216
3.2.4 - Traitement statistique des résultats.....	217
3.3 - Résultats.....	217
3.3.1 - Concentrations en métaux dissous.....	217
3.3.2 - Concentrations en métaux dans les sédiments.....	221
3.3.3 - Concentrations en métaux dans les coquilles.....	224
• <i>Chrome</i>	224
• <i>Manganèse</i>	225
• <i>Cobalt</i>	226
• <i>Nickel</i>	227
• <i>Cuivre</i>	228
• <i>Cadmium</i>	229
• <i>Plomb</i>	230
• <i>Variabilité interindividuelle</i>	231
• <i>Variabilité inter-site</i>	231
3.3.4 - Approche comparative.....	232
3.4 - Discussion.....	233
3.4.1 - Fiabilité des méthodes de mesure des concentrations en métaux.....	234
• <i>DGT</i>	234
• <i>LA-ICP-MS</i>	236
3.4.2 - Origine des métaux incorporés dans la coquille.....	238
3.5 - Conclusion.....	243
4 - Les concentrations coquillières en molybdène et baryum, proxies de la dynamique de la biomasse des organismes diazotrophes et des diatomées ?.....	245
4.1 - Version française abrégée de l'article.....	245
4.2 - Introduction.....	247
4.3 - Methods.....	248
4.4 - Results.....	250
4.5 - Discussion.....	251
4.5.1 - Barium.....	251
4.5.2 - Molybdenum.....	253
4.6 - Conclusion.....	255
5 - Conclusion.....	256

SYNTHÈSE ET DISCUSSION GÉNÉRALE

1 - Synthèse.....	261
1.1 - Les stries des pectinidés, des repères chronologiques ?.....	261
1.2 - La coquille de <i>Comptopallium radula</i> , une archive paléothermométrique ?.....	262
1.3 - Les variations de la productivité des eaux côtières peuvent-elles être reconstruites à partir de la coquille de <i>Comptopallium radula</i> ?.....	263
1.4 - La coquille de <i>Comptopallium radula</i> , un bio-enregistreur des apports en métaux lourds issus des activités anthropiques ?.....	266
2 - Réflexions, questions ouvertes.....	266

2.1 - De la périodicité des stries des pectinidés	266
2.2 - Du rôle des interfaces et des couches limites de diffusion	267
2.3 - De la notion d'espace-temps	269
2.4 - De l'origine des éléments traces de la coquille.....	270
2.5 – Le concept et la nécessité d'une approche plurielle	270
3 – Conclusions et perspectives	271
<hr/>	
BIBLIOGRAPHIE	275
TABLE DES MATIÈRES	299
LISTE DES FIGURES.....	307
LISTE DES TABLEAUX	315
ANNEXES.....	319

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Schéma rappelant les principales perturbations anthropiques affectant la structure et le fonctionnement des écosystèmes côtiers.....	18
Figure 2 : Situation de la Nouvelle-Calédonie dans l'Océan Pacifique ouest, au sud de la Mélanésie.	30
Figure 3 : Carte de la zone économique exclusive de la Nouvelle-Calédonie et dépendances (source du fond de carte : programme ZoNéCo - évaluation des ressources marines de la zone économique de Nouvelle-Calédonie).	30
Figure 4 : Carte de la Nouvelle-Calédonie (îles Belep, Grande Terre, île des Pins, et îles Loyauté).....	32
Figure 5 : Carte bathymétrique du lagon sud-ouest.	37
Figure 6 : Carte de l'Océan Indien et de l'Océan Pacifique, délimitant 4 grandes zones biogéographiques de répartition des pectinidés inventoriés dans les lagons de Nouvelle-Calédonie.	41
Figure 7 : Carte de répartition biogéographique de <i>Comptopallium radula</i> . Sa distribution couvre l'Océan Indo-Pacifique ouest de l'Inde aux Samoa. Elle s'étend au nord jusqu'au Japon et au sud jusqu'en Nouvelle-Calédonie (source : Carpenter & Niem, 1998).....	42
Figure 8 : Présentation des deux valves de la coquille de <i>Comptopallium radula</i> (d'après Lamprell & Whitehead, 1992).....	44
Figure 9 : Photographie (microscope optique) de la surface externe de la valve gauche de <i>Comptopallium radula</i> . Les 4 agrandissements réalisés au microscope électronique à balayage (photographies de droite) présentent distinctement les deux types de striation concentriques.	45
Figure 10 : Carte des stations prospectées en plongée dans le but de trouver des gisements de <i>Comptopallium radula</i> . Sont également indiquées les positions des sites retenus pour le suivi environnemental, du Centre IRD et de l'une de ses stations de mesures de la température et de la salinité du lagon (Anse Vata).....	46
Figure 11 : Carte des concentrations en nickel dissous dans le lagon sud-ouest (B. Moreton, comm. pers.), illustrant le contraste entre la baie de Sainte-Marie et la baie de Koutio.	47
Figure 12 : Carte des apports terrigènes en baie de Sainte-Marie (C. Chevillon, comm. pers.).....	48
Figure 13 : Carte des courants de fond générés en baie de Sainte-Marie par un alizé (110°) de 8 m.s ⁻¹ (Douillet, 2001). L'origine et l'importance des apports métalliques sont également représentées...	49
Figure 14 : Carte des apports terrigènes en baie de Dumbéa et en baie de Koutio (C. Chevillon, comm. pers.).....	50
Figure 15 : Carte des courants de fond générés en baie de Dumbéa par un alizé (110°) de 8 m.s ⁻¹ (Douillet, 2001). L'origine et l'importance des apports métalliques en baie de Koutio sont également représentées.	51
Figure 16 : Evolution saisonnière (valeurs journalières et moyennes mensuelles) de la vitesse moyenne du vent tri-horaire de janvier 2002 à septembre 2003, mesurée par la station Météo-France du Faubourg Blanchot (Nouméa). La normale des moyennes mensuelles est également représentée pour la période 1971-2000.....	61
Figure 17 : Rose des vents tracée à partir des données de direction du vent tri-horaire, mesurées à la station Météo-France du Faubourg Blanchot (Nouméa) du 18 juin 2002 au 17 septembre 2003....	62
Figure 18 : Evolution saisonnière (valeurs journalières et cumuls mensuels) des précipitations de janvier 2002 à septembre 2003, mesurées par la station Météo-France du Faubourg Blanchot (Nouméa). La normale des cumuls mensuels est également représentée pour la période 1971-2000.	63
Figure 19 : Evolution saisonnière des débits moyens journaliers de la Dumbéa, de la Coulée, et de la Rivière des Pirogues, mesurés de juin 2002 à septembre 2003 par l'Observatoire de la Ressource en Eau.	63
Figure 20 : Evolution saisonnière (juillet 2002 - septembre 2003) de la température, de la salinité et de la concentration en oxygène dissous dans l'eau de fond (A) du site de la baie de Sainte-Marie, et (B) du site de la baie de Koutio.	64
Figure 21 : Profil vertical de température et salinité effectué par la sonde CTD sur le site SM le 07/05/2003.	65

Figure 22 : Evolution saisonnière dans l'eau de fond du site de la baie de Sainte-Marie (A) des concentrations en chlorophylle <i>a</i> , phéopigments, et du rapport massique chlorophylle <i>a</i> / phéopigments, (B) des concentrations en carbone et azote organique particulaire, et du rapport molaire COP/NOP, et (C) du rapport massique COP/Chl <i>a</i>	67
Figure 23 : Evolution saisonnière dans l'eau de fond du site de la baie de Koutio (A) des concentrations en chlorophylle <i>a</i> , phéopigments, et du rapport massique chlorophylle <i>a</i> / phéopigments, (B) des concentrations en carbone et azote organique particulaire, et du rapport molaire COP/NOP, et (C) du rapport massique COP/Chl <i>a</i>	69
Figure 24 : Evolution saisonnière dans l'eau de fond du site de la baie de Sainte-Marie (A) des concentrations en ammonium et en nitrates+nitrites, et (B) des concentrations en phosphates et silicates.	71
Figure 25 : Evolution saisonnière dans l'eau de fond du site de la baie de Koutio (A) des concentrations en ammonium et en nitrates+nitrites, et (B) des concentrations en phosphates et silicates.	73
Figure 26 : Histogramme des fréquences de tailles des individus prélevés ($n = 488$).....	81
Figure 27 : Principales relations d'allométrie chez <i>Comptopallium radula</i>	82
Figure 28 : Evolution mensuelle du poids frais moyen du muscle, de la gonade et de la glande digestive d'août 2002 à août 2003 (absence de prélèvement en juin 2003).....	83
Figure 29 : Evolution de l'indice gonadique frais d'août 2002 à août 2003 (moyenne $\pm 1\sigma$). Les deux flèches représentent les principales périodes d'émission des gamètes.	83
Figure 30 : Histogramme de distribution de fréquences de taille des 231 individus marqués et immergés dans le parc expérimental le 11/07/2002. Ces individus ont été répartis en 6 classes de tailles.	88
Figure 31 : Taux d'accroissement moyen des coquilles entre leur immersion dans le parc et leur recapture, exprimée en fonction de leur hauteur au moment de l'immersion (11/07/2002).....	91
Figure 32 : Comparaison des courbes de croissance de <i>Comptopallium radula</i> établies lors de l'étude de Lefort (1994) et lors de notre étude.	92
Figure 33 : Représentation schématique de la méthode de comparaison des profils de croissance, utilisée pour déterminer le rythme de formation des stries de <i>Comptopallium radula</i> . Le profil de croissance de ces deux individus A et B est établi en mesurant les distances inter-stries le long de l'axe de croissance maximal des coquilles (flèche blanche sur la photographie).	94
Figure 34 : Profils de croissance coquillière de 8 spécimens (hauteur : 56,0-63,5 mm), pêchés le 26/03/2003 sur le site de la baie de Sainte-Marie. La strie n°1 est celle située au niveau du bord ventral de la coquille et correspond approximativement à la dernière strie formée avant la pêche.	98
Figure 35 : Comparaison des profils moyens de croissance coquillière (moyenne + 1σ) de 8 lots d'individus (hauteur : 45-75 mm) pêchés à 8 dates différentes sur le site de la baie de Sainte-Marie.....	99
Figure 36 : A) Photograph of the left valve of the shell. <i>Dashed line</i> delimits the shell piece embedded in resin. Arrow indicates the maximal growth axis along which shell pieces were sagittally sectioned B) Image (scanning electron microscopy) of striae taken along the maximal growth axis and showing 1 stria splitting into 2 "sub-striae" (<i>dashed line</i>).	104
Figure 37 : Diagram of a benthic chamber designed for calcein marking.	106
Figure 38 : Drawing of a sagittally sectioned left valve of a shell. The variation in growth rate was assessed by measuring the mean length of the n increments (i.e. inter-striae distance) preceding ($= a/n$) and following ($= b/n$) the calcein mark. Here, $n = 10$	107
Figure 39 : Mean MQI (<i>open diamonds</i>) and mean net accretion (i.e. distance between the calcein mark and the ventral margin; <i>solid circles</i>) for each of 7 size classes of <i>C. radula</i> (initial shell height of 139 scallops).....	109
Figure 40 : Difference (Δ) between the mean length of increments before and after the calcein mark, plotted vs. initial shell height. A decrease of the mean length of increments was observed after the calcein marking for all scallops ($\Delta < 0$) but the initial shell height did not influence the importance of this decrease.	109

- Figure 41** : Photograph of sagittally sectioned shell viewed with I2/3 block filter. This shell (initial shell height = 55.2 mm) was marked for 3 hours in a 600 mg L⁻¹ calcein solution and collected 20 days later. The bright green calcein mark (*a*) is readily identifiable and allows for exact counting of new striae (indicated by *arrows*). On this shell, 10 new striae were formed beyond calcein marking, suggesting a 2-day periodicity of striae formation. *Dashed line* delimits an area where the exact number of actual striae (2, 3, or 4) is difficult to assess. 110
- Figure 42** : Relationship between the number of new striae formed after the calcein marking and the number of days of growth between the calcein marking and the post-marking collection. A-C) data collected by each of the 3 readers D) pooled data indicating that *C. radula* formed, in average, 1 stria every 2.1 days. 110
- Figure 43** : Notation isotopique, illustrée par l'exemple de l'isotope 16 de l'oxygène (¹⁶O). 124
- Figure 44** : A) Photograph of the upper surface of the left valve of *Comptopallium radula*. The maximal growth axis indicated by the white arrow. B) Image (scanning electron microscopy) of striae taken along the maximal growth axis. These striae have been demonstrated to form with a 2-day periodicity (Thébault et al., accepted). Three shell samples drilled for isotopic analysis can be readily seen. Each sample contains material from two striae and is separated from the next one by two striae. 132
- Figure 45** : Scallop sampling locations in the southwest lagoon of New Caledonia. Dashed line delimits the area of water sampling for $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$: salinity calibration. 134
- Figure 46** : XRD diffractograms of four CaCO₃ samples drilled at different depths in the shell of a specimen of *Comptopallium radula*, from the outer towards the inner layer (a → b → c → d). The samples taken for stable isotopic analyses were drilled in the outer layer (a). All diffractograms show the same 8 main Bragg diffraction peaks for calcite. 138
- Figure 47** : Linear relationship between salinity and $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$, established along a salinity gradient in the Dumbéa River (see Figure 45 for location). The least-square regression equation for the fit is ($n = 12$, $r^2 = 0.999$, $p < 0.001$): $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}} = 0.168 S - 5.068$ 139
- Figure 48** : Variations of $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ (black points), bottom-water temperature (5-day moving average; black line) and shell growth rate (grey area) in the six studied *Comptopallium radula* specimens, from August 2002 to July 2003. 140
- Figure 48**: Continued. 141
- Figure 49** : Relationships between $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ and bottom-water temperature (a; highly significant linear relationship, $n = 225$, $r^2 = 0.668$, $p < 0.001$), shell growth rate (b; absence of significant linear relationship, $n = 225$, $r^2 = 0.009$, $p = 0.156$), and bottom-water salinity (c; absence of significant linear relationship, $n = 225$, $r^2 < 0.001$, $p = 0.793$). 142
- Figure 50** : Relationship between bottom-water temperature (°C) and ($\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$) where $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ are expressed on the VPDB and VSMOW scales, respectively. Also represented are the linear regression model and its equation. 143
- Figure 51** : Comparison of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}}$ values expected under the hypothesis of equilibrium precipitation of pure calcite (using Kim & O'Neil (1997) equation with an acid fractionation factor of 1.01025) versus measured values. The position of the scatter of points with respect to the 1:1 line (predicted equilibrium line) indicates that the shell of *Comptopallium radula* is enriched in ¹⁸O by 0.73 ‰, in average, with respect to the predicted equilibrium. 145
- Figure 52** : $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell calcite}} / \delta^{13}\text{C}_{\text{shell calcite}}$ plot for the 6 juvenile scallops (OLS regression: $n = 225$, $r^2 = 0.206$, $p < 0.001$). 147
- Figure 53** : Evolution du $\delta^{18}\text{O}$ (exprimé en ‰ sur l'échelle VPDB inversée) le long de l'axe de croissance maximal d'une coquille adulte de grande taille (H = 97,6 mm) pêchée vivante le 28/11/2002 sur le site de la baie de Sainte-Marie (117 prélèvements de calcite, repérés par les traits noirs sur la photographie en haut de la figure). Cette évolution spatiale du $\delta^{18}\text{O}$ correspond à une évolution temporelle au cours de la vie de ce spécimen (profil ontogénique). L'alternance des minimums et maximums isotopiques (= maximums et minimums thermiques enregistrés) permet d'identifier les différentes saisons de croissance. Les bandes grises correspondent aux endroits de la coquille présentant des accidents de croissance. 152

Figure 54 : Variations de la composition isotopique théorique d'un spécimen de <i>Comptopallium radula</i> , calculées de mai 1997 à novembre 2002 à partir des valeurs journalières de température et salinité mesurées à l'Anse Vata. Pour chaque saison, les flèches rouges et bleues indiquent, respectivement, les dates d'appauvrissement et d'enrichissement maximal.	154
Figure 55 : Résultat de la modélisation sinusoïdale des profils isotopiques des 5 premières saisons de croissance : en gris, le profil isotopique dans son intégralité (valeur purement informative) ; en noir le profil isotopique de la saison considérée ; en rouge la sinusoïde modélisant ce dernier. Sont également indiquées, pour chaque saison, les valeurs des paramètres de la sinusoïde, ainsi que le coefficient de détermination.	156
Figure 55 : Suite (résultat de la modélisation sinusoïdale des profils isotopiques des 5 dernières saisons de croissance).	157
Figure 56 : Variations de l'accroissement net, du taux de croissance moyen et du nombre de jours de croissance, calculés pour chaque printemps et chaque automne à partir des résultats de la modélisation sinusoïdale des 10 profils saisonniers de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$	159
Figure 57 : Variations de l'accroissement net, du taux de croissance moyen et du nombre de jours de croissance, calculés pour chacune des 5 années de croissance à partir des résultats de la modélisation sinusoïdale des 10 profils saisonniers de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$	160
Figure 58 : Représentation schématique de la méthode utilisée pour l'identification des dates de reprise et d'arrêt de croissance pour chacune des 10 saisons (exemple du 1 ^{er} automne).	161
Figure 59 : Délimitation temporelle des périodes de croissance et d'arrêt de croissance au cours de la vie du spécimen étudié (de 1997 à sa mort le 28/11/2002). Les périodes de croissance printanières (noir) et automnales (gris) alternent avec des périodes d'arrêt de croissance. Le manque de données isotopiques dans les parties les plus jeunes et les plus anciennes de la coquille n'a pas permis de reconstituer la croissance au cours du printemps 2002 et au cours de l'automne 1997. .	161
Figure 60 : Amplitudes des températures au cours de chacune des 10 saisons de croissance (1 = 1 ^{er} printemps). La bande hachurée représente la gamme de températures au sein de laquelle la coquille grandit quelle que soit la saison considérée (optimum thermique).	162
Figure 61 : Courbe de croissance du spécimen de <i>Comptopallium radula</i> étudié, établie à partir des données isotopiques collectées le long de l'axe de croissance maximal de sa coquille, après délimitation temporelle des périodes d'arrêts de croissance saisonniers. La courbe noire représente la modélisation de cette courbe de croissance par le modèle de Von Bertalanffy (1938).	163
Figure 62 : Recalage du profil de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ du 1 ^{er} automne (en rouge) sur le profil de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ théorique (en noir), effectué dans l'hypothèse d'une formation bi-journalière des stries de <i>Comptopallium radula</i> . Les flèches délimitent temporellement la période de croissance automnale de l'année 1998 (18/02/1998 - 07/08/1998).	164
Figure 63 : A) Evolution temporelle de la composition isotopique du carbone inorganique dissous ($\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$) mesuré à 1 m au dessus du fond sur le site de la baie de Sainte-Marie et de la température de l'eau. B) Evolution temporelle du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ et de la concentration en chlorophylle a sur le site de la baie de Sainte-Marie.	173
Figure 64 : Variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des 3 individus juvéniles (SM1, SM2, et SM3) pêchés en baie de Sainte-Marie. Sont également représentés l'évolution temporelle du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ ainsi que le passage du cyclone Erica sur la zone d'étude.	174
Figure 65 : Relation entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ de l'eau du site de la baie de Sainte-Marie (valeurs interpolées) et les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des 3 coquilles juvéniles SM1, SM2, et SM3.	175
Figure 66 : Variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ des 3 individus juvéniles (BK1, BK2, et BK3) pêchés en baie de Koutio. Sont également représentés l'évolution temporelle de la concentration en chlorophylle a ainsi que le passage du cyclone Erica sur la zone d'étude.	176
Figure 67 : Evolution des valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ (exprimées en ‰ sur l'échelle VPDB inversée) le long de l'axe de croissance maximal d'une coquille adulte de grande taille (H = 97,6 mm) pêchée vivante le 28/11/2002 sur le site de la baie de Sainte-Marie. Sont également représentées les variations ontogéniques du $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ de cette coquille.	177

Figure 68 : Variations ontogéniques des maximums et minimums annuels de $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ du spécimen adulte de <i>Comptopallium radula</i>	177
Figure 69 : Valeur du $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous dans la couche superficielle des océans (d'après Quay & McNichol, 2000).....	178
Figure 70 : Evolution temporelle, pour chacune des 3 coquilles juvéniles de la baie de Sainte-Marie, de l'écart entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ mesuré et le $\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$ théorique (calculé dans l'hypothèse d'une précipitation de la calcite à l'équilibre isotopique, et avec pour seule source de carbone le CID de l'eau).....	182
Figure 71 : Relation entre le coefficient a de la relation d'allométrie $\text{VO}_2 = a M^b$ (données <i>in</i> Bricelj & Shumway, 1991), et la température moyenne de l'eau de mer. Cette dernière étant de 25 °C dans le lagon sud ouest de Nouvelle-Calédonie, le coefficient a de l'équation reliant la consommation d'oxygène VO_2 de <i>Comptopallium radula</i> à la masse sèche M de ses tissus mous, est de l'ordre de 0,7.	186
Figure 72 : Evolution temporelle, pour chacune des 3 coquilles juvéniles de la baie de Sainte-Marie : A) de la consommation journalière en oxygène, B) de la quantité journalière de carbone précipité, et C) de l'indice de disponibilité en carbone métabolique.....	188
Figure 73 : Représentation schématique de l'instrumentation utilisée pour les analyses en LA-ICP-MS (modifié d'après Günther & Hattendorf, 2005).....	200
Figure 74 : Photographies (microscopie optique et microscopie électronique à balayage) d'une coquille de <i>Comptopallium radula</i> . A) Surface externe de la valve gauche de la coquille. La flèche blanche indique l'axe de croissance maximale. B) Zoom sur une série de prélèvements effectués par ablation laser le long de cet axe. C) Zoom sur l'un de ces prélèvements, effectué dans une strie de croissance.....	202
Figure 75 : La coquille de <i>Comptopallium radula</i> se forme par précipitation à partir des ions calcium Ca^{2+} et bicarbonates HCO_3^- , présents en fortes concentrations dans l'eau de mer. Les rejets de métaux issus des activités minières arrivent jusqu'au lagon, principalement par le biais des rivières. Ces métaux peuvent ensuite être incorporés dans la coquille de <i>C. radula</i> lors de sa biominéralisation.	208
Figure 76 : Représentation schématique d'un capteur DGT. A) Aspect extérieur et dimensions du capteur. B) Vue en coupe des différentes couches de gel enfermées dans le capteur.	209
Figure 77 : Schéma d'un DGT (vue éclatée). La préconcentration <i>in situ</i> repose sur l'établissement d'un gradient de concentration en métaux dissous entre le milieu extérieur (concentration = C_{ext}) et la résine (concentration = 0).	210
Figure 78 : Schéma du portoir utilisé pour l'immersion <i>in situ</i> des DGT.....	211
Figure 79 : Evolution temporelle des concentrations en métaux dissous (ions inorganiques et formes organiques labiles) mesurées sur le site SM à l'aide des DGT. A) Chrome. B) Manganèse. C) Cobalt. D) Nickel. E) Cuivre. F) Cadmium. G) Plomb.....	218
Figure 80 : Evolution temporelle des concentrations en métaux dissous (ions inorganiques et formes organiques labiles) mesurées sur le site BK à l'aide des DGT. A) Chrome. B) Manganèse. C) Cobalt. D) Nickel. E) Cuivre. F) Cadmium. G) Plomb.....	219
Figure 81 : Projection des variables "concentrations en métaux dissous" dans le plan factoriel formé par les 1 ^{er} et 2 ^{ème} axes principaux de l'analyse en composantes principales (ACP), expliquant 67,43 % de la variance totale.	221
Figure 82 : Evolution temporelle des concentrations en métaux dans la fraction biodisponible des sédiments de surface (5 premiers mm) des sites SM et BK (moyenne $\pm 1\sigma$). A) Manganèse. B) Nickel. C) Cobalt (résultats pour le site SM non représentés car inférieurs à la limite de détection pour cet élément).....	223
Figure 83 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en chrome dans les coquilles de 6 spécimens de <i>Comptopallium radula</i> prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le chrome.	224

Figure 84 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en manganèse dans les coquilles de 6 spécimens de <i>Comptopallium radula</i> prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le manganèse.....	225
Figure 85 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en cobalt dans les coquilles de 6 spécimens de <i>Comptopallium radula</i> prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le cobalt.....	226
Figure 86 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en nickel dans les coquilles de 6 spécimens de <i>Comptopallium radula</i> prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le nickel.....	227
Figure 87 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en cuivre dans les coquilles de 6 spécimens de <i>Comptopallium radula</i> prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le cuivre.	228
Figure 88 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en cadmium dans les coquilles de 6 spécimens de <i>Comptopallium radula</i> prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le cadmium.	229
Figure 89 : Variations temporelles (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en plomb dans les coquilles de 6 spécimens de <i>Comptopallium radula</i> prélevés : A) sur le site SM ($n = 3$), et B) sur le site BK ($n = 3$). La ligne pointillée rouge représente la limite de détection de la méthode pour le plomb.	230
Figure 90 : Représentation schématique des concentrations en métaux dissous à proximité de l'interface eau-sédiment (d'après Zhang et al., 1995).	241
Figure 91 : Photographs of the upper surface of the left valve of <i>Comptopallium radula</i> . (A) Dashed line delimits the shell cross section inserted into the ablation chamber. The maximal growth axis, along which shell samples were ablated, is indicated by the white arrow. (B) Image (scanning electron microscopy) of striae taken along the maximal growth axis. These striae are formed with a 2-day periodicity (Thébault et al., accepted). Shell samples taken for elemental analysis can be readily identified (black lines).	249
Figure 92 : Temporal variations of measured variables from August 2002 to July 2003. (A) Chlorophyll <i>a</i> concentration in bottom water. (B) Skeletal barium concentration in the shell of <i>Comptopallium radula</i> (average of skeletal concentrations in three shells).	251
Figure 93 : Temporal variations of measured variables from August 2002 to July 2003. (A) Ammonium concentration in bottom water. (B) Nitrate+nitrite concentration in bottom water. (C) Phosphate concentration in bottom water. (D) Skeletal molybdenum concentration in the shell of <i>Comptopallium radula</i> (average of skeletal concentrations in three shells). The detection limit for ^{98}Mo is indicated by the dashed line.	252
Figure 94 : Représentation schématique des relations entre l'environnement de <i>Comptopallium radula</i> et les variations des signaux géochimiques archivés dans sa coquille, telles que nous les concevons à l'issue de cette thèse	265
Figure 95 : Représentation schématique des différentes couches limites de diffusion isolant, en milieu récifal, les organismes benthiques (dont <i>Comptopallium radula</i>) de la colonne d'eau.	268
Figure 96 : Représentation schématique des échelles d'espace et de temps auxquelles se déroulent les processus à l'origine des signaux géochimiques archivés dans différents outils paléocéanographiques.	269

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Liste des espèces de pectinidés inventoriés dans les lagons de Nouvelle-Calédonie et des îles Chesterfield (d'après Dijkstra et al., 1989 ; Dijkstra et al., 1990a ; Dijkstra et al., 1990b).....	41
Tableau 2 : Résultats des tests de comparaison des pentes des droites d'allométrie par rapport à la valeur 3. PT = poids frais total de l'individu. PC = poids frais des chairs. PCoq = poids sec de la coquille.	82
Tableau 3 : Dates de recapture et effectifs prélevés (individus vivants) par classe de tailles au cours du suivi (11/07/2002 – 24/04/2003).....	89
Tableau 4 : Biométrie des 33 individus, répartis en 6 classes de taille, recapturés vivants et ayant grandi au cours des 287 jours de suivi dans le parc.	90
Tableau 5 : Résultats des recalages des profils moyens de croissance coquillière (Figure 35), effectués par maximisation du coefficient de détermination entre les profils pris deux à deux.	100
Tableau 6 : Description of the six marking experiments conducted on scallops in benthic chambers	105
Tableau 7 : Average marking quality index for each of the six experiments. The two-way variance analysis indicated the absence of significant effect of calcein concentration or immersion time on MQI.	108
Tableau 8 : Parameters of the $\delta^{18}\text{O}$:temperature relationships (OLS regressions) calculated for each of the six shells separately, then for the shells of each study site separately. Also shown are the p-values resulting from the "comparison of regression lines" procedure.	144
Tableau 9 : Amplitude, moyenne et dates d'occurrence des valeurs maximales et minimales du signal isotopique ($\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$) théorique, pour chacune des 10 saisons de croissance identifiées.	154
Tableau 10 : Caractéristiques et conditions opératoires du laser et de l'ICP-MS lors de l'analyse des coquilles de <i>Comptopallium radula</i>	203
Tableau 11 : Conditions opératoires de l'ICP-MS utilisé pour la détermination des concentrations en métaux dissous dans l'eau (méthode DGT).	212
Tableau 12 : Coefficients de diffusion des ions métalliques dans le gel de diffusion des DGT, pour des températures de l'eau comprises entre 20 et 30 °C (calculés d'après Li & Gregory, 1974).	213
Tableau 13 : Limites de détection de la méthode LA-ICP-MS, mesurées dans nos conditions opératoires.	216
Tableau 14 : Variabilité inter-DGT des mesures des concentrations en métaux dissous (Cr, Mn, Co, Ni, Cu, Cd et Pb), sur chacun des deux sites d'étude.	217
Tableau 15 : Concentrations moyennes en métaux dissous dans l'eau des deux sites (ions inorganiques et formes organiques labiles) et statistiques des ANOVA (ou test de Kruskal-Wallis dans le cas du Mn) effectuées pour déterminer l'existence ou non de différences significatives entre les deux sites d'étude.	220
Tableau 16 : Matrice des coefficients de corrélation de Pearson entre les différents métaux analysés dans le compartiment dissous (NS : $p > 0,05$; * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).	221
Tableau 17 : Concentrations moyennes en métaux (Cr, Mn, Co, Ni, Cu, Cd, et Pb) mesurées dans le sédiment de référence certifié BCR-701. Ces valeurs sont à comparer avec les valeurs certifiées (NC : valeur non communiquée ; IC 95 % : intervalle de confiance à 95 %). Sont également indiquées les limites de détection de la méthode.	222
Tableau 18 : Variabilité interindividuelle des concentrations coquillières en métaux, calculée pour chaque élément à partir des données des 3 coquilles de chaque site d'étude.	231
Tableau 19 : Coefficients de corrélation de Pearson (r) calculés pour chaque élément entre sa concentration dans le compartiment dissous (DGT) et dans les coquilles (NS : $p > 0,05$; * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).	232
Tableau 20 : Concentrations moyennes en métaux dans le compartiment dissous (formes mesurées par les DGT) et dans les coquilles, pour le site SM, pour le site BK, et tous sites confondus. Est également indiqué le rapport coquille/dissous.	233

ANNEXES

- ANNEXE 1* : Liste des travaux (articles, chapitres d'ouvrages, rapports et communications scientifiques) réalisés au cours de cette thèse.
- ANNEXE 2* : Article traitant de l'influence des paramètres environnementaux sur la croissance coquillière d'*Argopecten purpuratus* au Chili (soumis à ICES Journal of Marine Science).
- ANNEXE 3* : Communications internationales sur les thèmes suivants :
A – Bioaccumulation de métaux lourds dans les tissus de *Comptopallium radula*.
B – Paléothermométrie.
C – Relations baryum/diatomées et molybdène/diazotrophes.
- ANNEXE 4* : Informations sur les 17 stations prospectées en plongée pour la recherche de gisements de *Comptopallium radula*.
- ANNEXE 5* : Variations saisonnières de la fluorimétrie et de la turbidité dans l'eau de fond des deux sites d'étude (moyenne du dernier mètre de la colonne d'eau au dessus du sédiment).
- ANNEXE 6* : Profils ontogéniques individuels des concentrations en baryum et molybdène dans les 6 coquilles prélevées sur les sites SM et BK.
- ANNEXE 7* : Tableaux de résultats du suivi environnemental hebdomadaire (sels nutritifs, matière particulaire, paramètres physiques, $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$) effectué sur chacun des deux sites d'étude de juin 2002 à septembre 2003 :
A – Site de la baie de Sainte-Marie.
B – Site de la baie de Koutio.
- ANNEXE 8* : Tableau de résultats du suivi horaire de la température de l'eau effectué à 30 cm au-dessus du sédiment de chacun des deux sites d'étude d'août 2002 à septembre 2003 (sondes EBI-85A). Les valeurs présentées sont des moyennes journalières.
- ANNEXE 9* : Tableaux de résultats du suivi des concentrations en métaux dans les compartiments dissous (ions inorganiques et formes organiques labiles, mesurées par les DGT) et sédimentaires (fraction biodisponible des sédiments de surface) effectué sur chacun des deux sites d'étude d'octobre 2002 à septembre 2003.
- ANNEXE 10* : Tableaux de résultats du suivi biométrique effectué sur 489 spécimens de *Comptopallium radula*, pêchés vivants entre août 2002 et août 2003 :
A – Coquilles prélevées sur le site de la baie de Sainte-Marie.
B – Coquilles prélevées sur le site de la baie de Koutio.
- ANNEXE 11* : Tableaux de résultats des mesures des distances inter-stries (taux de croissance coquillière) effectuées sur les 6 spécimens de *Comptopallium radula* analysés pour leur composition géochimique (SM1, SM2, SM3, BK1, BK2, et BK3).

ANNEXE 12 : Tableaux de résultats des analyses isotopiques effectuées sur 6 spécimens juvéniles de *Comptopallium radula* (SM1, SM2, SM3, BK1, BK2, et BK3).

ANNEXE 13 : Tableaux de résultats des analyses élémentaires effectuées sur 6 spécimens juvéniles de *Comptopallium radula* (SM1, SM2, SM3, BK1, BK2, et BK3).

ANNEXE 14 : Tableau de résultats des analyses isotopiques effectuées sur un spécimen adulte de *Comptopallium radula* prélevé en baie de Sainte-Marie (variations ontogéniques).

ANNEXE 15 : De l'origine du nickel en Nouvelle-Calédonie...

ARTICLES (REVUES À COMITÉ DE LECTURE)

FICHEZ R., ADJEROUD M., BOZEC Y.-M., BREAU L., CHANCERELLE Y., CHEVILLON C., DOUILLET P., FERNANDEZ J.-M., FROUIN P., KULBICKI M., MORETON B., OUILLOIN S., PAYRI C., PEREZ T., SASAL P. & THÉBAULT J. 2005. A review of selected indicators of particle, nutrient and metal inputs in coral reef lagoon systems. *Aquatic Living Resources* **18**: 125-147.

THÉBAULT J., CHAUVAUD L., CLAVIER J., FICHEZ R. & MORIZE E. Evidence of a 2-day periodicity of striae formation in the tropical scallop *Comptopallium radula* using calcein marking. *Marine Biology* (accepté).

THÉBAULT J., CHAUVAUD L., CLAVIER J., GUARINI J., DUNBAR R.B., FICHEZ R., MUCCIARONE D.A. & MORIZE E. Reconstruction of temperature seasonal variability in the tropical Pacific Ocean from the shell of the scallop, *Comptopallium radula*. *Geochimica et Cosmochimica Acta* (soumis).

THÉBAULT J., CHAUVAUD L., CLAVIER J., JACQUET S., BARATS A., PÉCHEYRAN C. & AMOUROUX D. Molybdenum and barium content in scallop shells as high resolution proxies for diazotroph and diatom dynamics in tropical coastal seawater. *Limnology & Oceanography* (soumis).

THÉBAULT J., THOUZEAU G., CHAUVAUD L., CANTILLANEZ M. & AVENDAÑO M. Influence of environmental factors on shell growth of the scallop *Argopecten purpuratus* in Northern Chile (Rinconada Bay, 2nd Region). *ICES Journal of Marine Science* (soumis).

CHAPITRES D'OUVRAGES

THÉBAULT J., CLAVIER J., CHAUVAUD L., FICHEZ R., MORIZE E., AMOUROUX D., BARATS A., PEIGNON C. & PÉCHEYRAN C. The shell of *Comptopallium radula*: towards a proxy of climatic and environmental variability in New Caledonia. In *The great scallop, environmental archives* (eds. J.-Y. Monnat, L. Chauvaud, Y.-M. Paulet & J.-M. Guarini), soumis.

THOUZEAU G., THÉBAULT J., CANTILLANEZ M., AVENDAÑO M., BLAMART D. & CHAUVAUD L. *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819): an eulerian sensor of coastal environmental variability on the Chilean coast. In *The great scallop, environmental archives* (eds. J.-Y. Monnat, L. Chauvaud, Y.-M. Paulet & J.-M. Guarini), soumis.

ARTICLES (REVUES SANS COMITÉ DE LECTURE)

FICHEZ R., BREAU L., CHEVILLON C., CHIFFLET S., DI MATTEO A., DOUILLET P., FAURE V., FERNANDEZ J.M., GÉRARD P., HÉDOUIN L., JACQUET S., JOUON A., LAPETITE A., MORETON B., OUILLOIN S., PRINGAULT O., THÉBAULT J., TORRETON J.-P. & VIRET H. Origine, transport et devenir des apports terrigènes et anthropiques dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. *Journal de Recherche Océanographique* (sous presse).

RAPPORTS

FICHEZ R., HÉDOUIN L., PRINGAULT O., THÉBAULT J., VIRET H. & WARNAU M. 2004. Fiche 2 "Bioaccumulation des métaux". *Rapport intermédiaire, Contrat de Consultance IRD-Goro Nickel, Convention n° 9104*, 22 p.

FICHEZ R., HÉDOUIN L., PRINGAULT O., THÉBAULT J., VIRET H. & WARNAU M. 2005. Fiche 2 "Bioaccumulation des métaux". *Rapport final, Contrat de Consultance IRD-Goro Nickel, Convention n° 9104*, 110 p.

COMMUNICATIONS INTERNATIONALES

THÉBAULT J., CLAVIER J., CHAUVAUD L., FICHEZ R., AMOUROUX D. & BARATS A. 2005. The shell of the tropical scallop *Comptopallium radula*: archives of siliceous and cyanobacterial pelagic primary production? *ASLO Summer Meeting, Saint-Jacques de Compostelle, Espagne, 19-24 juin 2005*. (Présentation orale)

THÉBAULT J., CHAUVAUD L., CLAVIER J., DUNBAR R.B., FICHEZ R. & MUCCIARONE D.A. 2005. Use of oxygen isotope thermometry for the calibration of the scallop *Comptopallium radula* as a high-resolution temperature recorder in New Caledonia. *ASLO Aquatic Sciences Meeting, Salt Lake City, Utah, USA, 20-25 février 2005*. (Présentation orale)

THÉBAULT J., FICHEZ R., CLAVIER J., CHAUVAUD L. & PEIGNON C. 2003. Bioaccumulation of trace elements in the scallop *Comptopallium radula* in the south-west lagoon of New Caledonia. *International meeting "Preservation and ecological restoration in tropical mining environments", Nouméa, Nouvelle-Calédonie, 15-20 juillet 2003*. (Poster)

AUTRES COMMUNICATIONS

THÉBAULT J. 2005. The shell of the tropical scallop *Comptopallium radula*: archives of climatic and environmental variability in New Caledonia. *Department of Geology, University of California, Davis, Californie, USA, 3 mars 2005*. (Présentation orale)

THÉBAULT J. 2005. The shell of the tropical scallop *Comptopallium radula*: archives of climatic and environmental variability in New Caledonia. *Department of Geological Sciences, University of California, Santa Barbara, Californie, USA, 1^{er} mars 2005*. (Présentation orale)

THÉBAULT J. 2004. Information isotopique et géochimique archivée dans la coquille de *Comptopallium radula* (Pectinidé, Nouvelle-Calédonie). *Journées des Doctorants du LEMAR, Plouzané, France, 2-3 décembre 2004*. (Présentation orale)

THÉBAULT J. 2004. La coquille Saint-Jacques dans le lagon de Nouvelle-Calédonie : vers un bio-enregistreur de contamination en métaux lourds. *Forum des Doctorants de l'École Doctorale des Sciences de la Mer, Plouzané, France, 11 mars 2004*. (Poster)

THÉBAULT J. 2003. *Comptopallium radula* (lagon sud-ouest, Nouvelle Calédonie) : vers un outil de bio-surveillance des apports métalliques en milieu tropical minier. *Réunion de travail ACI-PECTEN, Plouzané, France, 30-31 octobre 2003*. (Présentation orale)

THÉBAULT J. 2003. La coquille St-Jacques, descripteur de la variabilité de l'environnement côtier en milieu tropical : potentialités en terme de surveillance des apports métalliques. *Séminaires scientifiques de l'IRD, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, 29 septembre 2003*. (Présentation orale)

MIRAMAND P., FICHET D., AMIARD J.C., BERTHET B., BREAU L., CHAUVAUD L., CLAVIER J., FICHEZ R., MORETON B., RADENAC G. & THÉBAULT J. 2002. Transfert des métaux dans la chaîne trophique: bioaccumulation, biodisponibilité potentielle et effets biologiques. *Journées de prospective du Programme National Environnement Côtier, Banyuls, France, 16-17 décembre 2002*. (Présentation orale)

THÉBAULT J., CHAUVAUD L., CLAVIER J., FICHEZ R. & MORETON B. 2002. *Comptopallium radula* (L.) : calibration d'un outil de surveillance de la qualité du milieu marin. Application aux écosystèmes anthropisés. Lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. *Séminaire PNEC, Nouvelle-Calédonie, 17-20 septembre 2002*. (Présentation orale)

Influence of environmental factors on shell growth of the scallop *Argopecten purpuratus* in Northern Chile (Rinconada Bay, 2nd Region)

Julien Thébault, Gérard Thouzeau, Laurent Chauvaud,
Marcela Cantillanez, and Miguel Avendaño

Soumis à *ICES Journal of Marine Science*

Striae on the shell of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* were used to assess the growth of this species in the Rinconada Bay (2nd Region, Northern Chile). This method has already been successfully used for other scallop species owing to the periodical formation of these striae, this characteristic ensuring an accurate back-dating of each part of the shell. The hypothesis of a daily periodicity of striae formation is made from the close relationship between skeletal Ba concentration and pelagic siliceous primary production and from the expression of the synodic-month periodicity in the variations of the daily shell growth rate. A mean growth curve has been drawn from six individual shells. The age at commercial size (i.e. 90 mm) is about 10-11 months and the von Bertalanffy growth parameters are $K = 2.44 \text{ y}^{-1}$ and $L_{\infty} = 122 \text{ mm}$. These parameters are different from those calculated in earlier studies, but most of the latter originated from suspended cultures. Differences in shell growth rate between studies may be explained by: (1) higher growth rate on the seafloor compared to suspended cultures, (2) the physical structure of the water masses near Antofagasta, (3) food availability during the study, (4) particular environmental forcings such as ENSO or La Niña events, or (5) differences in sample analysis (length frequency vs. striae analyses). The multiple stepwise regression analysis performed on the growth data shows that an increase in temperature stimulates shell growth whereas particular organic carbon concentration seems to become stressful above ca. 2.5 mg l^{-1} . Hence, the upwelling dynamics related to the ENSO phenomenon, by inducing major changes in water temperature and primary production, may strongly influence the growth performances of *A. purpuratus*.

Keywords: *Argopecten purpuratus*, ENSO, growth-regulating factors, Rinconada Bay, shell growth.

J. Thébault, G. Thouzeau, and L. Chauvaud: IUEM-UBO, UMR CNRS 6539, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané, France. M. Cantillanez, and M. Avendaño: Universidad de Antofagasta, Facultad de Recursos del Mar, Av. Universidad de Chile S/N, Casilla 170 Antofagasta, Chile. Correspondence to J. Thébault: tel.: +33 2 98 49 86 70; fax: +33 2 98 49 86 45; e-mail: julien.thebault@univ-brest.fr.

Introduction

Argopecten purpuratus (Lamarck, 1819) is a scallop (Mollusca Bivalvia, Pectinidae) living on sand bottoms in shallow bays of Peru and Chile. Its natural geographical distribution extends from Paita, Peru (5°S 81°W) to Bahía Vicente, Chile (37°S 73°W; Wolff and Mendo, 2000). This species has a considerable economic importance in Chile. If the fishery landings were relatively low until 1980 (ca. 500 t y^{-1}), they quickly increased with the government help and on-growing demand of international markets, reaching 5276 t y^{-1} in 1984. However, natural beds rapidly became overfished and landings decreased dramatically after 1984. Several regulations, including the establishment of a commercial size, had no effect on the recovery of these beds and the fishery was closed in 1988. It was progressively replaced by aquaculture production, the latter reaching more than 16 000 t in 1998 (Stotz, 2000). Until 1986, the natural bed of the Rinconada Bay (Northern Chile) was one of the most exploited of the country (Avendaño and Cantillanez, 1992). The fishery was closed in 1986 but illegal harvesting prevented stock recovery (Cantillanez, 2000).

On another hand, a better understanding of *A. purpuratus* biology appeared necessary in order to characterize the population dynamics within its geographical distribution area

and to provide the bases for a sustainable exploitation (Stotz and González, 1997). In the previous studies dealing with *A. purpuratus* shell growth, authors used different methods to describe growth, such as length-frequency analysis (Wolff and Wolff, 1983; Wolff, 1987; Mendo and Jurado, 1993; Stotz and González, 1997), culture experiments in 'pocket' nets (Wolff and Wolff, 1983), pearl nets (Wolff and Garrido, 1991), lantern nets (Mendo and Jurado, 1993) or off-bottom cages (Wolff, 1987), and mark-and-recovery experiments (Wolff, 1987; Stotz and González, 1997). The von Bertalanffy growth function (von Bertalanffy, 1938), characterised by two parameters K and L_{∞} , was used by several authors to describe *A. purpuratus* shell growth (Wolff, 1987; Wolff and Garrido, 1991; Mendo and Jurado, 1993; Stotz and González, 1997). Within the species geographical distribution area, the results varied greatly, K ranging from 0.35 (Wolff and Garrido, 1991) to 2.68 y^{-1} (Wolff, 1987) and L_{∞} from 94.3 (Mendo and Jurado, 1993) to 220 mm (Wolff and Garrido, 1991).

Wolff and Wolff (1983) tried also to analyse *Argopecten purpuratus* shell growth by counting disturbance rings. They concluded that this method was too subjective because it was difficult to decide when and for what reasons disturbance rings were formed. Stotz and González (1997) also concluded that

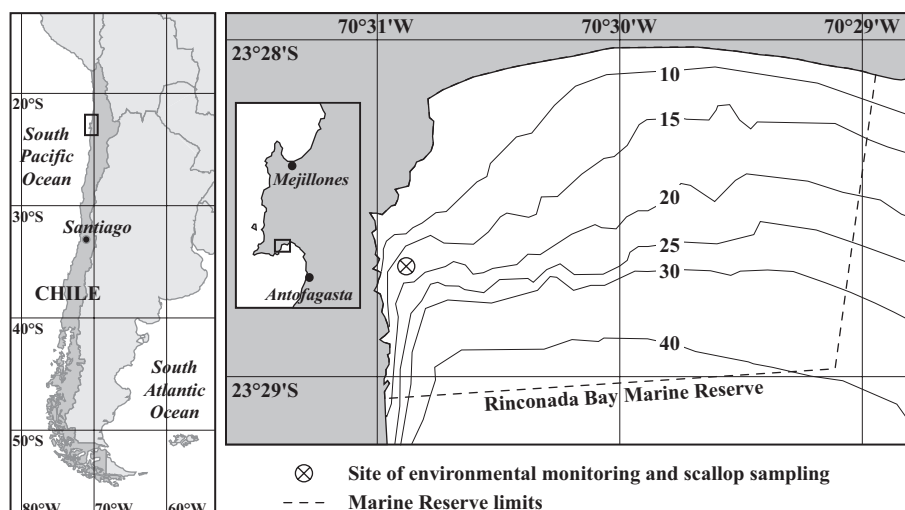


Figure 1. Study area in the marine reserve of the Rinconada Bay (2nd Region, Northern Chile).

striae analysis did not allow estimating shell growth. However, some studies pointed out the potential of striae (see Richardson (2001) for terminology) for the description of *Pecten maximus* growth (Chauvaud *et al.*, 1998; Lorrain, 2002). As many other pectinid species, *A. purpuratus* exhibits striae on the external surface of its valves. Since Clark (1968), daily periodicity of striae formation has been suggested for several species studied in laboratory or in field experiments. In the *Pecten* genus, this periodicity has been demonstrated for juvenile *P. diegensis* (Clark, 1968) and *P. vogdesi* (Clark, 1968, 1975), as well as for juvenile and adult *P. maximus* (Antoine, 1978; Chauvaud *et al.*, 1998). In the *Argopecten* genus, daily formation of striae has been suggested for *A. irradians* (Wrenn, 1972; Clark, 1975; Wheeler *et al.*, 1975; Helm and Malouf, 1983), *A. gibbus* and *A. circularis* (Clark, 1975). Daily periodicity of striae formation has also been identified in other pectinids such as *Amusium balloti* juveniles (Joll, 1988), *Placopecten magellanicus* larvae and post-larvae (Hurley *et al.*, 1987; Parsons *et al.*, 1993) and *Aequipecten (Chlamys) opercularis* juveniles (Broom and Mason, 1978). However, a 2-day periodicity (bi-daily) of striae formation has been demonstrated in *Comptopallium radula* juveniles (Thébault *et al.*, submitted for publication), while Clark (1975) reported that *A. gibbus* could form two striae per day (semi-daily periodicity). Knowing the time period in which a certain skeletal portion is formed helps to add a calendar axis to the growth record and thus, to study the growth of a given species with accuracy.

It has been demonstrated that scallop growth was influenced by many environmental parameters among which temperature and food availability seem to be the major ones (Broom and Mason, 1978; Wallace and Reinsnes, 1985; Wilson, 1987; Thouzeau and Leahy, 1988; Thouzeau, 1991a, 1991b; Thouzeau *et al.*, 1991, 1995; Chauvaud *et al.*, 1998; Laing, 2000; Chauvaud *et al.*, 2001). With respect to *A. purpuratus*, Navarro *et al.* (2000) indicated that growth was mainly affected by the diet composition but not by temperature. The influence of temperature was shown however by Wolff (1987), Mendo and Jurado (1993) and González *et al.* (2002). Some authors also mentioned the influence of food quantity and dissolved oxygen concentration in bottom waters (Wolff, 1987; González *et al.*, 1999).

The present study is the first one really focusing on the use of striae to describe *A. purpuratus* shell growth rate. The objectives of this work were (1) to describe the growth of this species in the Rinconada Bay and to test the hypothesis of a continuous daily periodicity of striae formation, and (2) to determine how environmental parameters, and especially the ENSO phenomenon, influence shell growth.

Material and methods

Study site

The Rinconada Bay (23°29'S 70°30'W) is an open bay situated near Antofagasta (Region II of Chile) in a region presenting a desert climate moderated by the influence of the sea (Figure 1). The average rainfall in Antofagasta is about 3 mm per year (<http://en.wikipedia.org/wiki/Atacama>), explaining the absence of freshwater inputs in the Bay. The ocean influences temperature because of the Humboldt Current, which has a cooling effect on air. This bay is opened to the dominant southwesterly winds. The marine reserve of the Rinconada is situated in the north of the bay (Figure 1). It extends on 350 ha, with a maximum depth of 40 m.

Environmental parameters

Between February and November 1999, bottom-water temperature was measured daily within the marine reserve, at a depth of 16 m. Bottom-water salinity, pH, chlorophyll *a*, phaeophytin *a*, phytoplankton cell count, particulate organic carbon (POC) and dissolved oxygen concentrations were measured about twice a month during the study period, at the same place as temperature recording. All these parameters were monitored by the University of Antofagasta (see Cantillanez, 2000; Cantillanez *et al.*, 2005). Water heights in Antofagasta (1 January 1999 to 31 December 1999) were obtained from the Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM – French Ministry of Defence; <http://www.shom.fr>).

The mean Southern Oscillation Index (SOI) was calculated between February and October 1999, with monthly SOI provided by the Australian Governments' Bureau of Meteorology (<http://www.bom.gov.au>). The SOI is calculated

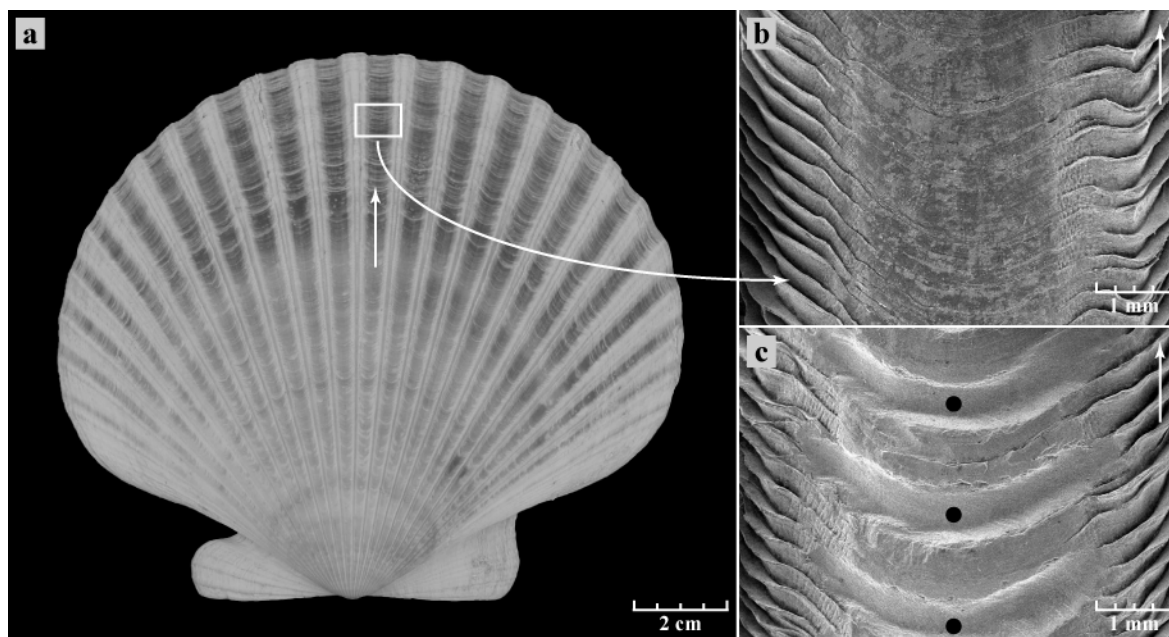


Figure 2. (a) Upper surface of the right valve of *Argopecten purpuratus*. The maximal growth axis is indicated by the white arrow. (b) Image (scanning electron microscopy) of striae taken along the maximal growth axis. Inter-striae distances can be measured to reconstruct individual growth curves. Direction of growth is indicated by the white arrow. (c) Striae can be drilled for elemental analysis. Drilled samples are marked with filled circles.

from the monthly fluctuations in the air pressure difference between Tahiti (French Polynesia) and Darwin (Australia). Negative values of the SOI correspond to El Niño episodes. Mean SOI were also calculated for other studies dealing with *A. purpuratus* shell growth, in order to determine whether the ENSO phenomenon has an effect on shell growth.

Shell growth analysis

Six scallops (shell height range: 91-100 mm) were sampled by SCUBA diving on 15 October 1999 at 19.6 m depth, near the site of environmental parameter monitoring. Before analysis, right valves (Figure 2a) were cleaned with acetic acid in order to remove most of the epibionts, then rinsed with deionised water and air-dried. Each valve was placed under a video camera equipped with a 50-mm Canon macroscopic lens and connected to a computer. A set of overlapping photographs was first taken all along the maximal growth axis, from the ventral margin towards the hinge. They were then fitted with the PanaVue Image Assembler software and the whole-shell picture was analysed with the Visilog 5.3 software. Each stria (Figure 2b) was identified by its coordinates X and Y. The distance D_{AB} between two adjacent striae A and B was calculated with the equation:

$$D_{AB} = \sqrt{(X_B - X_A)^2 + (Y_B - Y_A)^2}$$

Pixel distances were converted into metric system (μm) after calibration with a micrometer (see Chauvaud *et al.* (1998) for a complete description of the method). The growth curves were drawn under the hypothesis of a continuous daily deposition of striae, i.e. without growth stops.

Sometimes, the first stria observed at the ventral margin and the last stria formed are not the same, due to shell damage

(abrasion, break). As a result, a variable and unknown number of striae may be lost on shells sampled at the same date. Therefore, it was necessary to synchronise the growth increment sequences of these different shells. A computer program has been developed (S. Fixot, pers. comm.) in order to maximise the correlation coefficient between curves. This way, a mean growth curve ($N = 6$) was obtained.

Elemental analysis

Given the close relationship previously demonstrated between barium concentration in bivalve shells and the pelagic siliceous primary production (Stecher *et al.*, 1996; Vander Putten *et al.*, 2000), barium concentration has been measured in the shell of one individual. Shell samples were obtained using a small drill equipped with a 0.6-mm engraving bit. They were drilled parallel to striae along a transect from oldest to youngest material (Figure 2c), to a depth shallower than 150 μm to ensure that they were not collected from different layers of CaCO_3 deposition. They were weighted with a precision scale and dissolved with 10 μl of ultrapure 30 % hydrochloric acid. The elemental analysis was then performed on an ICP-AES (ISA JY 70 Plus) in the laboratory "Domaines Océaniques – UMR 6538 CNRS" of the University of Western Brittany (Brest, France). Results are expressed in ppm.

Shell growth model

Many mathematical functions are used for the description of the growth process. The most commonly used was first described by von Bertalanffy (1938) and is characterised by the equation:

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})$$

Daily shell growth rate data were plotted against shell height to obtain the von Bertalanffy growth parameters, K and L_{∞} (Gulland-Holt plot):

$$(L_2 - L_1) / (t_2 - t_1) = a - bL$$

where L_2 and L_1 were the shell heights at the times t_1 and t_2 and $L = (L_1 + L_2) / 2$. The parameters K (expressed in y^{-1}) and L_{∞} (expressed in mm) were estimated by:

$$K = -b \times 365$$

and

$$L_{\infty} = -a / b$$

The von Bertalanffy's growth function well describes the growth of large individuals but is unsuitable for small ones (Lefort, 1994). Williams and Dredge (1981) also found that this model can correctly describe the growth of the saucer scallop *A. balloti*, but only when the size is larger than 50 mm. Therefore, only growth data above 50 mm shell height were used in the Gulland-Holt plot. Since growth is not linear, growth comparisons using K and L_{∞} separately may be wrong. To avoid such errors, a growth performance index ϕ once proposed by Pauly and Munro (1984) was calculated:

$$\phi = \log K + 2 \log L_{\infty}$$

where K is in y^{-1} and L_{∞} in cm.

Statistical analysis

A multiple forward stepwise regression analysis ($F_{enter} = 4.0$) was performed in order to determine the influence of the various environmental parameters on the shell growth rate of *A. purpuratus* in 1999 (Statgraphics Plus 5.1). Before performing this analysis, Pearson correlation coefficients were calculated to check multicollinearity between environmental variables ($\alpha = 0.01$). This preliminary study led us to exclude pH and phytoplankton cell count from the regression analysis. A linear regression and an ANOVA were also performed between the growth performance indices of different studies dealing with the growth of *A. purpuratus* and the mean SOI during each of these studies.

Results

Environmental parameters

During the study period, bottom-water temperature (Figure 3a) ranged from 13.40 °C (on 23 July and 26 August) to 20.38 °C (on 7 March). A seasonal cycle cannot be identified, because of high-frequency variability, sometimes at a day-scale (e.g. a 4.45 °C drop between 7 and 9 March, for measurements done at the same hour). Salinity was quite constant, ranging from 34.43 to 34.72 (Figure 3b). Lowest values were recorded in February, April-May and at the end of August. Dissolved oxygen concentration in bottom water was very variable, from 1.69 mg l⁻¹ on 26 June to 7.47 mg l⁻¹ on 25 September (Figure 3c). Important drops were recorded in April, June and at the beginning of October. The pH ranged from 7.10 on 10 April to 8.22 on 5 September (Figure 3d). The most important drop

occurred at the end of March, with a decrease of 0.75 units. From April to October, pH increased quite regularly.

Phytoplankton blooms occurred all year long. Chlorophyll *a* concentration varied from 1.40 to 11.88 µg l⁻¹ (Figure 3e). Maximum values were measured on 10 April, 12 June and 23 July. At the beginning of spring, Chl *a* concentration was quite high (4-5 µg l⁻¹) during ca. 1 month (20 August to 25 September). Phaeophytin *a* concentration was also very variable, with highest values on 24 April (3.17 µg l⁻¹), 23 July (3.50 µg l⁻¹) and 5 September (4.75 µg l⁻¹) and a baseline lower than 1 µg l⁻¹ (Figure 3f). Maximum values were recorded during the same period as for chlorophyll *a*. Phytoplanktonic cell concentration also showed great variability but followed the same pattern as chlorophyll *a* (Figure 3g). From February to October 1999, 4 peaks were observed on 10 April (105 cell ml⁻¹), 12 June (207 cell ml⁻¹), 23 July (148 cell ml⁻¹) and 5 September (139 cell ml⁻¹). Diatoms were dominant overall, while toxic dinoflagellates were scarce (Cantillanez, 2000).

Particulate organic carbon concentration (Figure 3h) was high (3.54 mg l⁻¹) in early February, then it dropped at the end of this month (2.04 mg l⁻¹). From March to July, the POC concentration was quite constant (ca. 2.25 mg l⁻¹). From mid-July to mid-August, the POC concentration increased and was about 3 mg l⁻¹ until the end of September. It dropped again to 2.5 mg l⁻¹ on 9 October.

Water height data indicate that the tidal regime in the Rinconada Bay is semi-diurnal with diurnal inequality. The maximal tidal range is 1.42 m. Two spring tides occurred each synodic month from February to late October 1999, in phase with New and Full Moon syzygies (astronomic term for the lunar phases when the centres of the Sun, the Earth, and the Moon lie along the same axis). However, the tidal amplitude at each New Moon syzygy was greater than the one at the immediately preceding or immediately following Full Moon syzygy. These spring tides occurred on 18 March, 18 April, 17 May, 15 June, 14 July, 11 August and 9 September 1999 during the study period.

A. purpuratus shell growth

The mean growth curve of scallop shells does not exhibit a clear seasonal cycle for the year 1999, but a succession of increases and decreases of the shell growth rate (Figure 4). This pattern is most obvious from February to June 1999. From mid-February to the beginning of March, and with the assumption of a daily periodicity of striae formation, the daily shell growth rate dropped from 300 to 200 µm d⁻¹. A sharp increase up to ca. 400 µm d⁻¹ occurred at the beginning of March. This increase in daily growth rate was the first of four successive dome-shaped growth episodes from early March to late June, leading to maximum growth rates in the 3rd week of May (up to 640 µm d⁻¹ on 21 May). There was a trend for growth rate increasing from the 1st to the 3rd growth event, while the mean growth rate was lower during the 4th event (450-500 µm d⁻¹ in mid-June). The mean shell growth rate progressively decreased after this 4th event until 200 µm d⁻¹ on the day of sampling.

A spectral analysis performed on the shell growth data indicated a maximum spectral density at 31.6 days. This result means that the evolution of the daily shell growth rate exhibits a periodic oscillation with a wave-length of 31.6 days. The latter

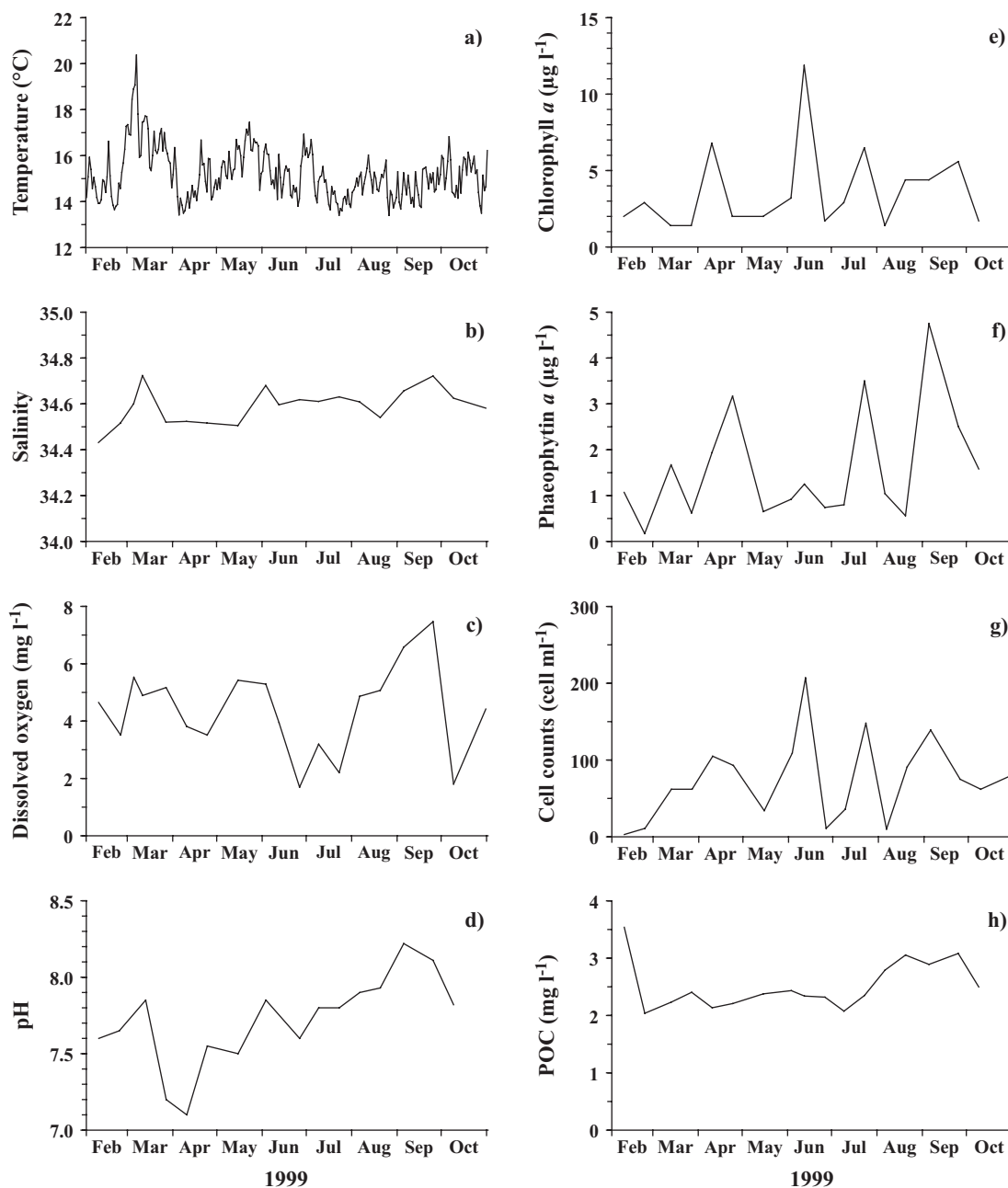


Figure 3. Temporal variations of (a) temperature, (b) salinity, (c) dissolved oxygen concentration, (d) pH, (e) chlorophyll *a* concentration, (f) phaeophytin *a* concentration, (g) phytoplankton cell concentration and (h) particulate organic carbon (POC) concentration in bottom-water (16 m depth) from February to November 1999.

is most obvious from February to June 1999. Moreover, the synodic month (29-day cycle) would be expressed in the variations of the daily shell growth rate because the top of each of the four dome-shaped growth episodes always occurred around spring tides of New Moon syzygies (Figure 4).

The date of formation of each shell sample collected for elemental analysis has been estimated by back-dating striae from the sampling date. Of the three rhythms of striae formation tested (semi-daily, daily and bi-daily), the daily periodicity was the only one providing a close relationship between chlorophyll *a* concentration in bottom-water and Ba concentration in shells. The latter exhibited a baseline around 1-2 ppm and 3 groups of

peaks (Figure 5): in April (3.6 ppm), from early June to early July (3 close peaks of 4.0, 9.4 and 15.9 ppm), and in the beginning of August (6.6 ppm). On the assumption of a daily periodicity of striae formation, all of these peaks occurred within 1 to 3 weeks after a phytoplankton bloom.

This study allowed the reconstruction of the mean growth curve of the six scallops between 26 and 100 mm shell height. The spat collector data of Cantillanez (2000) and Cantillanez *et al.* (submitted for publication) were used to fit the shell growth of *A. purpuratus* from settlement size to 26 mm. The collectors were immersed on 16 January 1999 at 16 m depth in the Rinconada Bay, near the site where scallops were sampled for

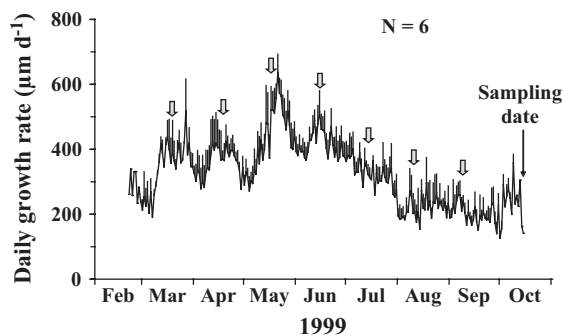


Figure 4. Mean daily shell growth rate of six *Argopecten purpuratus* individuals in 1999 (vertical bars = $\frac{1}{2}$ S.D.). Scallops were sampled by SCUBA diving on 15 October 1999. Grey arrows indicate highest spring tides (New Moon syzygies). See Figure 1 for scallop sampling site.

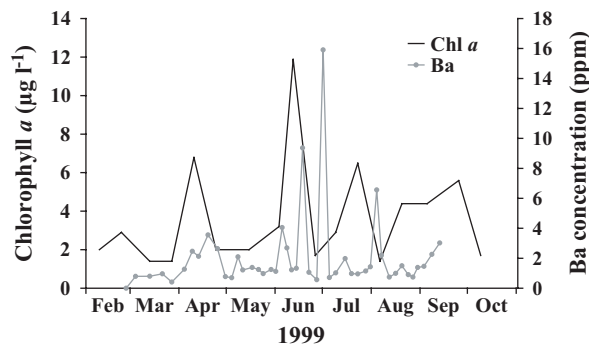


Figure 5. Evolution of chlorophyll *a* concentration in bottom-water (dark line) and barium concentration in the shell of a specimen of *Argopecten purpuratus* (grey line and dots). The age of each shell sample taken for elemental analysis was assessed by back-dating striae from the sampling date and on the assumption of a daily periodicity of striae formation.

this growth study. The length-frequency histograms of each cohort which settled in the collectors were used to calculate post-larval growth up to a shell height of 26 mm (Figure 6). The juxtaposition of the two sets of data (0.24-26 mm and 26-100 mm) allowed to reconstruct the mean growth curve of the six scallops from settlement on (Figure 7). The minimum catch size in Chile (MCS = 90 mm) would be reached after ca. 312 days, according to these data. Von Bertalanffy growth parameters were then calculated using the Gulland-Holt plot (Figure 8). We found $K = 2.44 \text{ y}^{-1}$ and $L_{\infty} = 122.05 \text{ mm}$. The growth performance index was $\phi = 2.56$.

Influence of environmental parameters

Shell growth rate was significantly influenced by POC concentration and temperature in 1999 (multiple forward stepwise regression analysis; $p < 0.01$, Table 1). POC concentration would explain 53.72 % of shell growth variability. The r^2 coefficient rises to 80.05 % by adding temperature in the model.

The mean SOI and growth performance indices were also calculated for previous studies dealing with *A. purpuratus* shell growth in order to compare the different data sets (Table 2). The regression analysis and the ANOVA performed on these data showed that there was a significant positive relationship between SOI and ϕ overall ($r^2 = 0.66$, $p < 0.01$, Figure 9), thus emphasizing the influence of ENSO events on *A. purpuratus* shell growth.

Discussion

Variability of environmental parameters in 1999

Although located in the tropical zone, the coastal area near Antofagasta is characterised by quite cold waters because of the influence of the Humboldt Current. Coastal seawater temperature is generally the highest in December-January (20-21 °C) and the lowest in August-September (14-15 °C; Escribano *et al.*, 1995; Cantillanez *et al.*, 2005). This area is also subject to upwelling events throughout the year, generating intermittent breaks in the seawater temperature seasonal cycle (Escribano *et al.*, 1995). The Rinconada Bay, located in an area

affected by the ENSO phenomenon, was under the influence of La Niña in 1999. This event usually provokes an intensification of cold-water upwelling episodes near shore.

Five water masses have been described off northern Chile between Arica (18.5°S) and Coquimbo (30°S; for a review, see Sobarzo and Figueroa, 2001). The surface water mass near Antofagasta in "normal" conditions is the Subtropical Surface Water (SSW), characterised by temperature between 16 and 24 °C, salinity between 34.9 and 35.3, and dissolved oxygen concentration between 6.4 and 7.9 mg l⁻¹ (Silva and Konow, 1975). Depending on its strength, the coastal upwelling may bring Subantarctic Water (SAAW), Equatorial Subsurface Water (ESSW) or a mixture of both in surface (Sobarzo and Figueroa, 2001). Given their physical characteristics, these two water masses will have different effects on the Rinconada Bay waters. SAAW will provoke a cooling, a weak salinity decrease and an increase in dissolved oxygen content of the water column (7.1-10.0 mg l⁻¹), whereas ESSW will induce a more important cooling, still a weak salinity decrease, but an important decrease in dissolved oxygen content (0.3-4.3 mg l⁻¹; Sobarzo and Figueroa, 2001).

In February and at the beginning of April 1999, the seawater

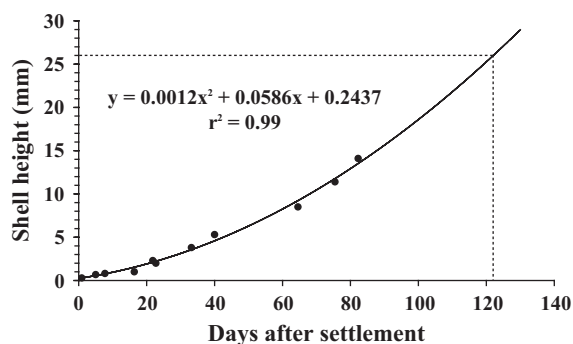


Figure 6. Evolution of post-larval shell height (mm) in artificial collectors between January and April 1999 (data in Cantillanez, 2000; Cantillanez *et al.*, submitted for publication). Assuming that this polynomial regression equation may fit the shell growth until a height of 26 mm, then a 26-mm shell is 124 days old.

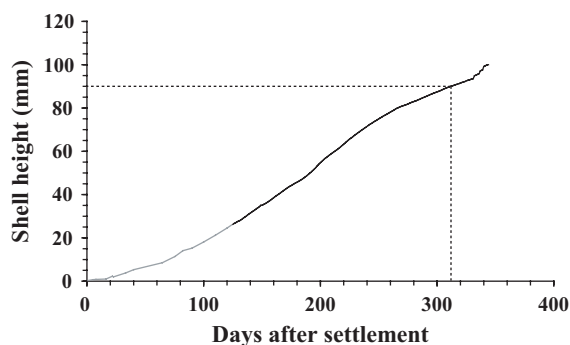


Figure 7. Shell growth curve of *Argopecten purpuratus* (age class 1999) in the Rinconada Bay in 1999. This curve was fitted from post-larvae growth data extrapolated until a shell height of 26 mm (grey line; data in Cantillanez, 2000) and from the growth data of the six scallops sampled on 15 October 1999 (dark line). A 90-mm scallop (minimum catch size) is about 312 days old.

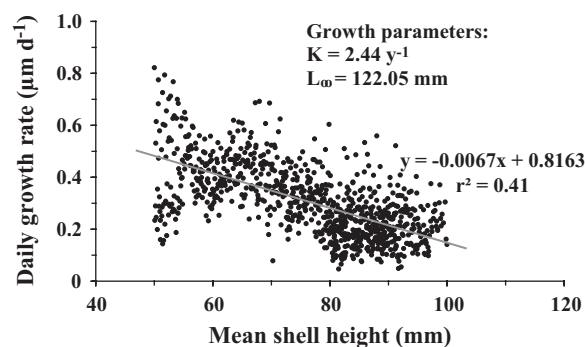


Figure 8. Gulland-Holt plot used for growth parameter estimates. Linear regression has been performed on shell heights > 50 mm.

temperature, salinity and dissolved oxygen content, lower than in normal conditions, emphasized two upwelling periods. The low dissolved oxygen concentrations indicated the inflow of ESSW. These nutrient-rich waters sustained the development of two phytoplankton blooms (23 February and 10 April). Between these two upwelling periods, temperature increased up to 20–21 °C, salinity up to 34.7 and dissolved oxygen content up to 5.5 mg l⁻¹, indicating the progressive come back to normal conditions (SSW).

In June 1999, the decreases of temperature, salinity and especially dissolved oxygen content (down to 1.69 mg l⁻¹) indicated a strong upwelling of ESSW. The associated nutrient increase sustained a major phytoplankton bloom on 12 June (11.88 µg l⁻¹). This upwelling event lasted until the end of July, even if an increase of temperature and oxygen concentration was observed at the beginning of July, probably due to a weakening of the upwelling. The phytoplankton bloom observed in July (6.49 µg l⁻¹) was made of smaller cells (e.g. no *Chaetoceros* spp.) including more dinoflagellates (especially *Protoperidinium divergens*), compared to the June bloom (Cantillanez, 2000).

From late August to late September, the important increase of dissolved oxygen concentration in bottom water (up to 7.47 mg l⁻¹) indicated the come back to “normal” conditions with SSW in Rinconada Bay. Although poorer than ESSW, SSW was nutrient-rich enough to sustain a bloom (> 4 µg l⁻¹ Chl *a*).

At the beginning of October, the sharp decrease of dissolved oxygen content (down to 1.8 mg l⁻¹) and the weak decrease of

salinity highlighted a strong upwelling of ESSW. Unfortunately, the lack of pigment data in October did not allow to quantify the associated pelagic primary production.

To resume, four main periods of upwelling conditions were identified in 1999: two weak upwellings of ESSW (February and April) and two strong upwellings of ESSW (June–July and October). These results agree with the observations of Morales *et al.* (1996) who found that ESSW was the main source of upwelled water in the region off northern Chile. The effects of hydrological variability on scallop shell growth are discussed hereafter.

Shell growth of *A. purpuratus*

This study is based on the hypotheses that striae are formed with a daily periodicity and that there is no growth stop during the study period. The daily assumption is most likely when considering the elemental analysis data. Skeletal Ba concentration exhibited a baseline around 1–2 ppm with episodic 5-fold to 10-fold increases. Similar Ba concentration increases were observed in the shells of other bivalve species (Stecher *et al.*, 1996; Vander Putten *et al.*, 2000; Lorrain, 2002). Stecher *et al.* (1996) suggested that these peaks might be the result of high levels of particulate Ba associated with diatom blooms. High levels of Ba in waters have been shown to be linked with regions of high primary productivity, this phenomenon resulting from the precipitation of barite inside organic-rich siliceous microenvironments formed primarily by assemblages of decaying diatoms (Bishop, 1988; Stroobants *et al.*, 1991). The Ba-rich particles are then supposed to be ingested by filter-feeding bivalves and Ba is trapped in the shell via the

Table 1. Results of the multiple stepwise regression analysis performed between shell growth rate and environmental factors (forward procedure).

Model fitting results			Analysis of variance					r ² "step by step" (%)
Environmental parameter	Coefficient	P-value	Source	Sum of square	D.F.	F-ratio	P-value	
POC	-265.17	0.0001	Model	117 410	2	22.06	0.0001	53.72
Temperature	57.38	0.0029	Error	29 268	11			80.05
CONSTANT	151.85	0.5355						

Table 2. Von Bertalanffy (1938) growth parameters and age at minimum catch size (90 mm) in other studies dealing with *Argopecten purpuratus* shell growth along the Peruvian and Chilean coasts.

Study site	Latitude	K (Y ⁻¹)	L _∞ (mm)	φ ^a	Age at 90 mm (months)	Mean SOI ^c	Origin of samples	Method	Authors
Paracas Bay, Peru	13.7°S	2.02	95	2.26	17-18 ^b	-0.57	Off-bottom cages	Fortnightly measurements	Wolff, 1987
-	-	2.68	95	2.38	13-14 ^b	0.93	Off-bottom cages	Fortnightly measurements	Wolff, 1987
-	-	1.99	99.2	2.29	14-15 ^b	ND	Natural bank	Mark-and-recovery	Wolff, 1987
-	-	1.26	110	2.18	16-17 ^b	-1.15	Natural bank	Length-frequency analysis	Wolff, 1987
-	-	2.10	111.5	2.42	9-10 ^b	0.53	Natural bank	Length-frequency analysis	Wolff, 1987
-	-	ND	112	ND	6-7 ^b	-4.32	Natural bank	Length-frequency analysis	Mendo and Jurado, 1993
Independence Bay, Peru	14.2°S	2.25	94.3	2.30	16-17 ^b	1.90	Lantern nets	Biannual measurements	Mendo and Jurado, 1993
Tunga, Peru	14.2°S	0.57	110	1.83	35-36 ^b	-3.77	Natural bank	Length-frequency analysis	Mendo and Jurado, 1993
Rinconada Bay, Chile	23.3°S	2.44	122	2.56	10-11	5.99	Natural bank	Striae analysis	This study
Herradura Bay, Chile	29.6°S	0.35	220	2.23	18	-4.52	Pearl nets	Monthly measurements	Wolff and Garrido, 1991
Puerto Aldea, Chile	30.2°S	ND	ND	ND	18	-9.75	Natural bank	Length-frequency analysis	Stotz and González, 1997
-	-	0.84	124.6	2.12	18-19 ^b	-3.70	Natural bank	Mark-and-recovery	Stotz and González, 1997
Metri Bay, Chile	41.4°S	ND	ND	ND	16-21	-6.13	Lantern nets	Bimonthly measurements	Gonzalez <i>et al.</i> , 1999

^a φ : growth performance index (Pauly and Munro, 1984). $\phi = \log K + 2 \log L_{\infty}$

^b Age at MCS (Minimum Catch Size = 90 mm) estimated using the growth parameters cited (K and L_∞)

^c Mean Southern Oscillation Index calculated on the study period with the data of the Bureau of Meteorology (Australia)

ND = no data

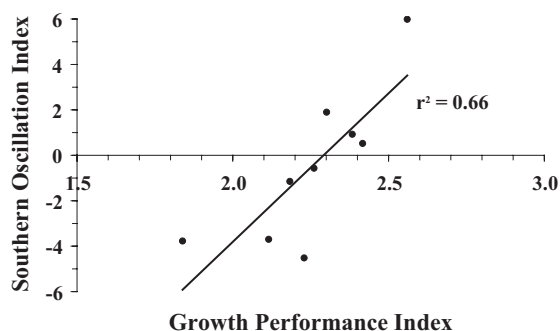


Figure 9. Influence of the ENSO phenomenon (defined by the Southern Oscillation Index; <http://www.bom.gov.au>) on the growth of *Argopecten purpuratus* shells (defined by the growth performance index: Pauly and Munro, 1984). Negative values of the SOI indicate El Niño episodes whereas positive ones indicate La Niña events. See Table 2 for data sources.

extrapallial fluid (Stecher *et al.*, 1996). The occurrence of Ba peaks in the *A. purpuratus* shell a few days or weeks after the phytoplankton blooms and the predominance of diatoms all year-round in the Rinconada Bay (Cantillanez, 2000) agree with Stecher *et al.* (1996) suggesting a relationship between skeletal Ba concentration and pelagic siliceous primary production.

At least three periodicities in striae formation have been previously observed in scallops. The daily periodicity is by far the most widespread (see Chauvaud *et al.* (1998) for review). However, Clark (1975) found that *Argopecten gibbus* could form two striae per day (semi-daily periodicity), while a bi-daily rhythm has been observed in *Comptopallium radula* (Thébault *et al.*, submitted for publication). In this study, the close relationship between skeletal Ba concentration and bottom-water chlorophyll *a* was obtained only when assuming a daily periodicity of striae formation, in contrast to semi-daily or bi-daily periodicities. Thus, skeletal Ba concentration provides good evidence of a daily deposition of striae in *Argopecten purpuratus* shells.

Growth stops are usually indicated on scallop shells by disturbance rings. Wolff and Wolff (1983) concluded that two disturbance rings were formed each year in *A. purpuratus* off Pisco (Peru), but the study design did not allow to conclude on the time of ring deposition. Such disturbance rings have not been observed on the six scallops sampled in the Rinconada Bay, indicating that growth may have been continuous between February and October 1999. This might be the result of favourable environmental conditions (La Niña) ensuring important food supply to bottom water through high levels of surface-water primary production.

The daily striae hypothesis leads to an age at MCS of about 10-11 months in this study. This value is lower than those calculated in previous studies within the geographical range of *A. purpuratus* (Table 2). Several reasons can explain the discrepancies observed between the different studies:

(1) Differences may be due to the various methods used to estimate shell growth. We used striae analysis whereas other studies used length-frequency analysis (Wolff, 1987; Mendo and Jurado, 1993; Stotz and González, 1997), mark-and-recovery experiments (Wolff, 1987; Stotz and González, 1997) or regular measurements of shell height of a given batch of scallops

(Wolff, 1987; Wolff and Garrido, 1991; Mendo and Jurado, 1993; González *et al.*, 1999). Length-frequency analysis may lead to errors because cohort identification is sometimes difficult, especially when *A. purpuratus* breeders spawn all-year-long (Cantillanez, 2000; Cantillanez *et al.*, 2005). Regular shell height measurements with a caliper can break the shell at the ventral margin, where newly formed calcite is very thin, and thus disturb shell growth for a few days. This bias has already been pointed out for other scallop species, including *Pecten maximus* (Chauvaud, pers. comm.), *Chlamys opercularis* (Broom and Mason, 1978) and *Comptopallium radula* (Lefort, 1994; Thébault, unpublished results). On the other hand, striae analysis may be sometimes difficult when daily striae are damaged;

(2) Depending on whether scallops come from a natural bank or are cultured in suspended devices (pearl nets, lantern nets or off-bottom cages), growth rates may be slightly different. Although some studies pointed out that shell growth rate could be increased in suspended culture (Wallace and Reinsnes, 1985; Mendoza *et al.*, 2003), other ones showed the limits of these rearing methods. González *et al.* (1999) observed higher growth rates of *A. purpuratus* cultured in small pockets (1 scallop per pocket) than in lantern nets (25 scallops per lantern net), highlighting a density-dependent effect. Other scallop species have higher growth rates on the seabed than in suspended cultures, e.g. *Placopecten magellanicus* in Canada (Kleinman *et al.*, 1996) or *Euvola ziczac* in Venezuela (Vélez *et al.*, 1995). The negative effect of shell epibionts on growth is one of the explanatory factors; the former are less important on the seabed because scallops can bury partly in the sediment and thus expose a smaller area to biofouling (Vélez *et al.*, 1995; Lodeiros and Himmelman, 2000);

(3) Climatic conditions during the study periods and particularly the (non-)occurrence of ENSO events may have had a major effect on shell growth. A significant relationship was observed between the mean SOI and the growth performance index ϕ in this study and other ones performed on *A. purpuratus* growth. This relationship may be due to the upwelling events that cause important phytoplankton blooms during La Niña and thus increase food available for scallops. On the other hand, some studies found that temperature rising associated with El Niño led to an increase in reproductive activity of the adults (Wolff, 1987; Cantillanez, 2000; Cantillanez *et al.*, 2005), probably at the expense of somatic growth and particularly shell growth (Wolff, 1987). The presence of a very active upwelling zone around Antofagasta and the Peninsula of Mejillones (Sobarzo and Figueroa, 2001) might be one of the main reasons explaining why scallop shell growth is faster in the Rinconada Bay, compared with other scallop grounds in Chile and Peru;

(4) It is likely that there is a latitudinal gradient in growth rate of *A. purpuratus* between the fishing area of Pisco in Peru and the south of Chile (e.g. Metri Bay). This trend has already been pointed out for the clam *Tivela stultorum* on the west coast of North America (Hall, 1975). This gradient would be the result of different environmental and meteorological forcing all along the distribution area of the species. One may note that *A. purpuratus* shell growth would be optimal in the middle part of its distribution area along the latitudinal range;

(5) And finally, major differences in shell growth rates may occur locally, that is within given scallop populations. Wolff (1987) performed length-frequency analyses on a natural bank

of Paracas Bay in 1983: the growth parameter K ranged from 1.26 to 2.10 y^{-1} , ϕ from 2.18 to 2.42 and the age at MCS from 9 to 17 months. However, large uncertainties remain in the latter study due to the difficulty of aging the different cohorts.

Influence of environmental factors on *A. purpuratus* shell growth

This study highlights a 31.6-day periodicity in the variations of the daily shell growth rate, close to the 29-day cycle describing the synodic month. The small difference between these two periodicities may come from the data set (237 date/growth rate pairs), too small to achieve an accurate spectral analysis. We thus suggest that the synodic-month periodicity is expressed in the variations of the daily shell growth rate, at least when scallops are juveniles: from early March to late June 1999, maximum growth rate periods (middle of the four dome-shaped growth episodes) occurred during the highest spring tides, i.e. at New Moon syzygies. This growth pattern may be controlled by an endogenous oscillator synchronized by the lunar cycle, either directly or indirectly via changes in environmental factors. The influence of the synodic month on bivalves' growth has been previously demonstrated for the Northern Quahog *Mercenaria mercenaria* (Pannella and MacClintock, 1968; Kennish and Olsson, 1975). The expression of this periodicity in the shell growth rate of *A. purpuratus* may constitute another evidence of a daily periodicity in striae formation.

The regression analysis showed that shell growth rate was mainly influenced by temperature (positive relationship) and POC concentration (negative relationship). Temperature has often been described as one of the main factors controlling scallop growth (Broom and Mason, 1978; Wilson, 1987; Wolff, 1987; Mendo and Jurado, 1993; Chauvaud *et al.*, 1998; González *et al.*, 1999; Laing, 2000; González *et al.*, 2002). An increase in growth rate with temperature would be the result of an increase in metabolic rate, provided enough food is available (Broom and Mason, 1978).

The negative relationship observed between shell growth rate and POC concentration might be mainly due to the shift observed in July, when POC concentration showed a 50 % increase at the same time as a rapid decrease of shell growth rate. POC concentration would be stressful for scallops above a threshold of ca. 2.5 $mg\ l^{-1}$. The negative effect of the mass sedimentation of high amounts of particles has also been observed for *Pecten maximus* (Chauvaud *et al.*, 1998; Lorrain *et al.*, 2000; Chauvaud *et al.*, 2001). These authors assumed that high organic matter levels in bottom water either led to gill clogging, stopping scallops from ingesting food, or created oxygen depletion at the sediment-water interface, thus altering scallop respiration and growth. Surprisingly, the very low oxygen concentrations recorded in the Rinconada Bay in June and early October ($< 1.8\ mg\ l^{-1}$) did not seem to alter *Argopecten* shell growth, while metabolic activity of benthic organisms can be altered when the percentage of oxygen saturation is below 80 % (Harris *et al.*, 1999). Hypoxia is defined as occurring when oxygen concentration declines to 1.9-2.9 $mg\ l^{-1}$ (Dauer *et al.*, 1992; Ritter and Montagna, 1999). Such levels were observed in the Rinconada Bay in 1999.

To resume, *A. purpuratus* shell growth can be divided in two periods. The first one, from February to July, during the major growth episode (increasing mean growth rate overall), was

mainly governed by temperature. Quite moderate levels of POC ensured a basic source of food for scallops and shell growth was stimulated when cell concentration increased (upwelling rising). The variations of the daily shell growth rate were also controlled by the synodic-month cycle, the latter acting as a zeitgeber synchronizing an endogenous oscillator or "biological clock". The second phase, from July to October, during the natural shell growth slow down of mature individuals, was probably governed by endogenous factors more than by environmental parameters. However, it is likely that an increase in POC concentration above a threshold around 2.5 $mg\ l^{-1}$ enhanced this growth slow down.

Conclusions

This study dealing with *Argopecten purpuratus* shell growth provides new insights for the understanding of growth patterns in one of the main wild stocks of the East Pacific coast. The use of striae analysis appears to be a powerful tool to characterise high-frequency variations in shell growth of this species. Further studies will focus on the validation of this daily deposition rate of striae by using fluorescent markers such as calcein. Striae analysis allowed us to determine that the age at commercial size in the Rinconada Bay was lower than the ones calculated elsewhere by other authors. Different analytical methods or growth performances between on-bottom and suspended culture, the particular climatic conditions in 1999 and/or the physical properties of the water masses around the Rinconada Bay (active upwelling zone) may explain these results. This study should be repeated in different areas facing various environmental conditions to confirm these trends. The Rinconada Bay appears as a very interesting site for scallop culture, when considering shell growth rate.

Acknowledgements

We would like to express our gratitude to Alain Le Mercier and Erwan Amice (UMR 6539 CNRS) for image analysis and photography. We would also like to acknowledge Jo Cotten (UMR 6538 CNRS) for his valuable help during ICP-AES analyses and Luis Rodriguez (univ. Antofagasta) for phytoplankton species identification. This work was supported by international programs of co-operation between France and Chile (CNRS-CONICYT and ECOS-Sud C98B02) undertaken by the University of Antofagasta (Departamento de Acuicultura) and the University of Western Brittany (UMR 6539 CNRS).

References

- Antoine, L. 1978. La croissance journalière chez *Pecten maximus* (L.) (Pectinidae, Bivalvia). *Halictis*, 9: 117-126.
- Avendaño, M., and Cantillanez, M. 1992. Colecta artificial de semilla de *A. purpuratus* (Lamarck, 1819) en la Bahía de Mejillones, Chile. II.- Observaciones sobre niveles optimos de captacion. *Estudios Oceanologicos*, 11: 39-43.
- Bishop, J. K. B. 1988. The barite-opal-organic carbon association in oceanic particulate matter. *Nature*, 332: 341-343.
- Broom, M. J., and Mason, J. 1978. Growth and spawning in the pectinid *Chlamys opercularis* in relation to temperature and phytoplankton concentration. *Marine Biology*, 47: 277-285.
- Cantillanez, M. 2000. Reproduction, vie larvaire et pré-recrutement du pectinidé *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) dans la baie

- d'Antofagasta (Chili). Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 167 pp.
- Cantillanez, M., Avendaño, M., and Thouzeau, G. Growth of *Argopecten purpuratus* larvae, post-larvae and juveniles in the Rinconada Bay (Chile). Aquaculture, submitted for publication.
- Cantillanez, M., Avendaño, M., Thouzeau, G., and Le Penne, M. 2005. Reproductive cycle of *Argopecten purpuratus* (Bivalvia: Pectinidae) in La Rinconada marine reserve (Antofagasta, Chile): Response to environmental effects of El Niño and La Niña. Aquaculture, 246: 181-195.
- Chauvaud, L., Donval, A., Thouzeau, G., Paulet, Y.-M., and Nézan, E. 2001. Variations in food intake of *Pecten maximus* (L.) from the Bay of Brest (France): Influence of environmental factors and phytoplankton species composition. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie, 324: 743-755.
- Chauvaud, L., Thouzeau, G., and Paulet, Y.-M. 1998. Effects of environmental factors on the daily growth rate of *Pecten maximus* juveniles in the Bay of Brest (France). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 227: 83-111.
- Clark, G. R. 1968. Mollusk shell: daily growth lines. Science, 161: 800-802.
- Clark, G. R. 1975. Periodic growth and biological rhythms in experimentally grown bivalves. In Growth rhythms and the history of the earth's rotation, pp. 103-117. Ed. by G. D. Rosenberg and S. K. Runcorn. John Wiley & Sons, London New York Sydney Toronto.
- Dauer, D. M., Rodi, A. J. J., and Ranasinghe, J. A. 1992. Effects of low dissolved oxygen events on the macrobenthos of the lower Chesapeake Bay. Estuaries, 15: 384-391.
- Escribano, R., Rodríguez, L., and Iribarren, C. 1995. Temporal variability of sea temperature in Bay of Antofagasta, northern Chile (1991-1995). Estudios Oceanológicos, 14: 39-47.
- González, M. L., López, D. A., Pérez, M. C., and Castro, J. M. 2002. Effect of temperature on the scope for growth in juveniles scallops *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819). Aquaculture International, 10: 339-348.
- González, M. L., López, D. A., Pérez, M. C., Riquelme, V. A., Uribe, J. M., and Le Penne, M. 1999. Growth of the scallop, *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819), in southern Chile. Aquaculture, 175: 307-316.
- Hall, C. A. 1975. Latitudinal variation in shell growth patterns of bivalve molluscs: implications and problems. In Growth rhythms and the history of the earth's rotation, pp. 163-175. Ed. by G. D. Rosenberg and S. K. Runcorn. John Wiley & Sons, London New York Sydney Toronto.
- Harris, J. O., B. Maguire, G., Edwards, S. J., and Johns, D. R. 1999. Low dissolved oxygen reduces growth rate and oxygen consumption rate of juvenile greenlip abalone, *Haliotis laevigata* Donovan. Aquaculture, 174: 265-278.
- Helm, N. E., and Malouf, R. E. 1983. Rate of production of the external ridges in the bay scallop, *Argopecten irradians*. American Zoologist, 23: 835.
- Hurley, G. V., Tremblay, M. J., and Couturier, C. 1987. Age estimation of sea scallop larvae (*Placopecten magellanicus*) from daily growth lines on shells. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 7: 123-129.
- Joll, L. M. 1988. Daily growth rings in juvenile saucer scallops, *Amusium balloti* (Bernardi). Journal of Shellfish Research, 7: 73-76.
- Kennish, M. J., and Olsson, R. K. 1975. Effects of thermal discharges on the microstructural growth of *Mercenaria mercenaria*. Environmental Geology, 1: 41-64.
- Kleinman, S., Hatcher, B. G., Scheibling, R. E., Taylor, L. H., and Hennigar, A. W. 1996. Shell and tissue growth of juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus*) in suspended and bottom culture in Lunenburg Bay, Nova Scotia. Aquaculture, 142: 75-97.
- Laing, I. 2000. Effect of temperature and ration on growth and condition of king scallop (*Pecten maximus*) spat. Aquaculture, 183: 325-334.
- Lefort, Y. 1994. Growth and mortality of the tropical scallops: *Annachlamys flabellata* (Bernardi), *Comptopallium radula* (Linne) and *Mimachlamys gloriosa* (Reeve) in South-West Lagoon of New Caledonia. Journal of Shellfish Research, 13: 539-546.
- Lodeiros, C. J. M., and Himmelman, J. H. 2000. Identification of factors affecting growth and survival of the tropical scallop *Euvola (Pecten) ziczac* in the Golfo de Cariaco, Venezuela. Aquaculture, 182: 91-114.
- Lorrain, A. 2002. Utilisation de la coquille Saint-Jacques comme traceur environnemental : approches biologique et biogéochimique. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 289 pp.
- Lorrain, A., Paulet, Y. M., Chauvaud, L., Savoye, N., Nézan, E., and Guérin, L. 2000. Growth anomalies in *Pecten maximus* from coastal waters (Bay of Brest, France): relationship with diatom blooms. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 80: 667-673.
- Mendo, J., and Jurado, E. 1993. Length-based growth parameter estimates of the Peruvian scallop (*Argopecten purpuratus*). Fisheries Research, 15: 357-367.
- Mendoza, Y., Freitas, L., Lodeiros, C. J., López, J. A., and Himmelman, J. H. 2003. Evaluation of biological and economical aspects of the culture of the scallop *Lyropecten (Nodipecten) nodosus* in suspended and bottom culture. Aquaculture, 221: 207-219.
- Morales, C. E., Blanco, J. L., Braun, M., Reyes, H., and Silva, N. 1996. Chlorophyll-a distribution and associated oceanographic conditions in the upwelling region off northern Chile during the winter and spring 1993. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 43: 267-289.
- Navarro, J. M., Leiva, G. E., Martínez, G., and Aguilera, C. 2000. Interactive effects of diet and temperature on the scope for growth of the scallop *Argopecten purpuratus* during reproductive conditioning. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 247: 67-83.
- Pannella, G., and MacClintock, C. 1968. Biological and environmental rhythms reflected in molluscan shell growth. Journal of Paleontology, 42: 64-80.
- Parsons, G. J., Robinson, S. M. C., Roff, J. C., and Dadswell, M. J. 1993. Daily growth rates as indicated by valve ridges in postlarval giant scallop (*Placopecten magellanicus*) (Bivalvia: Pectinidae). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 50: 456-464.
- Pauly, D., and Munro, J. L. 1984. Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. Fishbyte, 2: 21.
- Richardson, C. A. 2001. Molluscs as archives of environmental change. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review, 39: 103-164.
- Ritter, C., and Montagna, P. A. 1999. Seasonal hypoxia and models of benthic response in a Texas bay. Estuaries, 22: 7-20.
- Silva, N., and Konow, D. 1975. Contribucion al conocimiento de las masas de agua en el Pacifico Sudoriental. Expedicion KRILL. Crucero 3-4 Julio-Agosto 1974. Revista de la Comision Permanente del Pacifico Sur, 3: 63-75.
- Sobarzo, M., and Figueroa, D. 2001. The physical structure of a cold filament in a Chilean upwelling zone (Peninsula de Mejillones, Chile, 23°S). Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 48: 2699-2726.
- Stecher III, H. A., Krantz, D. E., Lord III, C. J., Luther III, G. W., and Bock, K. W. 1996. Profiles of strontium and barium in *Mercenaria mercenaria* and *Spisula solidissima* shells. Geochimica et Cosmochimica Acta, 60: 3445-3456.
- Stotz, W. 2000. When aquaculture restores and replaces an overfished stock: is the conservation of the species assured? The case of the scallop *Argopecten purpuratus* in northern Chile. Aquaculture International, 8: 237-247.
- Stotz, W. B., and González, S. A. 1997. Abundance, growth, and production of the sea scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck 1819): bases for sustainable exploitation of natural scallop beds in north-central Chile. Fisheries Research, 32: 173-183.
- Stroobants, N., Dehairs, F., Goeyens, L., Vanderheijden, N., and Van Grieken, R. 1991. Barite formation in the Southern Ocean water column. Marine Chemistry, 35: 411-421.
- Thébault, J., Chauvaud, L., Clavier, J., Fichez, R., and Morize, E. Evidence of a 2-day periodicity of striae formation in the tropical scallop *Comptopallium radula* using calcein marking. Marine Biology, submitted for publication.

- Thouzeau, G. 1991a. Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.), en baie de Saint-Brieuc: processus régulateurs de l'abondance, de la survie et de la croissance des post-larves et juvéniles. *Aquatic Living Resources*, 4: 77-99.
- Thouzeau, G. 1991b. Experimental collection of post-larvae of *Pecten maximus* (L.) and other benthic macrofaunal species, in the Bay of Saint-Brieuc. II - Reproduction patterns and post-larval growth of 5 mollusc species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 148: 181-200.
- Thouzeau, G. 1995. Aspects de la dynamique spatio-temporelle du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.), en baie de Saint-Brieuc. *ICES Marine Science Symposia*, 199: 31-39.
- Thouzeau, G., and Leahy, D. 1988. Variabilité spatio-temporelle de la distribution, de la croissance, et de la survie des juvéniles de *Pecten maximus* (L.) issus des pontes 1985, en baie de Saint-Brieuc. *Oceanologica Acta*, 11: 267-284.
- Thouzeau, G., Robert, G., and Smith, S. J. 1991. Spatial variability in distribution and growth of juvenile and adult sea scallops, *Placopecten magellanicus* (G.), on eastern Georges Bank (Northwest Atlantic). *Marine Ecology Progress Series*, 74: 205-218.
- Vander Putten, E., Dehairs, F., Keppens, E., and Baeyens, W. 2000. High resolution distribution of trace elements in the calcite shell layer of modern *Mytilus edulis*: environmental and biological controls. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 64: 997-1011.
- Vélez, A., Freitas, L., Himmelman, J. H., Senior, W., and Marín, N. 1995. Growth of the tropical scallop, *Euvola* (*Pecten*) *ziczac*, in bottom and suspended culture in the Golfo de Cariaco, Venezuela. *Aquaculture*, 136: 257-276.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, 10: 181-213.
- Wallace, J. C., and Reines, T. G. 1985. The significance of various environmental parameters for growth of the iceland scallop, *Chlamys islandica* (Pectinidae), in hanging culture. *Aquaculture*, 44: 229-242.
- Wheeler, A. P., Blackwelder, P. L., and Wilbur, K. M. 1975. Shell growth in the scallop *Argopecten irradians*. I. Isotope incorporation with reference to diurnal growth. *Biological Bulletin*, 148: 472-482.
- Williams, M. J., and Dredge, M. C. L. 1981. Growth of the saucer scallop *Amusium japonicum balloti* Habe in Central Eastern Queensland. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 32: 657-666.
- Wilson, J. H. 1987. Environmental parameters controlling growth of *Ostrea edulis* L. and *Pecten maximus* L. in suspended culture. *Aquaculture*, 64: 119-131.
- Wolff, M. 1987. Population dynamics of the peruvian scallop *Argopecten purpuratus* during the El Niño phenomenon of 1983. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44: 1684-1691.
- Wolff, M., and Garrido, J. 1991. Comparative study on growth and survival of two colour morphs of the chilean scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck 1819) in suspended culture. *Journal of Shellfish Research*, 10: 47-53.
- Wolff, M., and Mendo, J. 2000. Management of the peruvian bay scallop (*Argopecten purpuratus*) metapopulation with regard to environmental change. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 10: 117-126.
- Wolff, M., and Wolff, R. 1983. Observations on the utilization and growth of the pectinid *Argopecten purpuratus* (L) in the fishing area of Pisco, Peru. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*, 7: 211-235.
- Wrenn, S. L. 1972. Daily increment formation and synchronization in the shell of the bay scallop. *American Zoologist*, 12: 32.

Bioaccumulation of trace elements in the scallop *Comptopallium radula* in the south-west lagoon of New Caledonia

JULIEN THÉBAULT,^{1,*} RENAUD FICHEZ,¹ JACQUES CLAVIER,² LAURENT CHAUVAUD,² and CHRISTOPHE PEIGNON¹

(1) Centre IRD de Nouméa, BP A5, 98848 Nouméa Cedex, New Caledonia

(2) IUEM-UBO, UMR CNRS 6539, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané, France

*Presenting author (poster)

Meeting: International meeting "Preservation and ecological restoration in tropical mining environments", Nouméa, New Caledonia (15-20 July 2003).

Session: Biomineralized tissues in marine and freshwater organisms.

Objectives

The development of human activities in coastal environments leads to the perturbation of marine ecosystems. In New Caledonia, lateritic soils are very rich in metals (eg. Ni, Co, Cr) and the increasing development of mining exploitation enhances the erosion process, leading to metal enrichment in the lagoon. Urban development also increases the concentration of pollutants. With increasing pressure from these anthropogenic and terrigenous sources, it has become necessary to monitor the impact of these inputs in coastal ecosystems.

Many studies have already indicated the bioaccumulation capabilities of marine bivalves. The scallop *Comptopallium radula* (Mollusca; Pectinidae) is frequently found in shallow coastal bays of the south-west lagoon of New Caledonia and thus, subjected to these inputs. This preliminary study was conducted in order to determine trace metal concentrations in the tissues of this filter feeding bivalve.

Study sites & Methods

Comptopallium radula was sampled in two shallow bays around Noumea (Figure 1): Sainte-Marie Bay (mainly influenced by urban inputs) and Koutio Bay (principally subjected to industrial and terrigenous contamination).

Eighteen scallops (62 to 77 mm shell height) were collected by scuba diving in each site from August to October 2002. After a 5-day depuration phase in continuously filtered seawater, they were dissected into five compartments (adductor muscle, gonad, digestive gland, gills and mantle). A sixth compartment called rest (i.e. posterior intestine + kidneys + labial palps + heart + foot + crystalline style + connective tissues) was also analysed. Each of the six compartments was then freeze-dried, acid-mineralised (HNO₃ and H₂O₂) under high-pressure conditions in a microwave oven and analysed for Al, As, Co, Cr, Cu, Fe, Mn, Ni and Zn with ICP-OES. Results are expressed in µg of element per g of dry tissue. Whole-body metal concentration was then calculated for each scallop and each element:

$$\text{concentration}_{\text{whole-body}} = (\sum_{\text{compartment}} \text{concentration} \times \text{dry weight}) / (\sum_{\text{compartment}} \text{dry weight})$$

A certified reference material (DORM-2) was used to validate the efficiency of mineralisation and the analytical technique.



Figure 1. Study area and sampling locations

Results & Discussion

The pattern of trace element accumulation in the whole-body (Figure 2) follows the same order in both study sites:



This is likely to reflect the concentration of these elements in the environment. These average concentrations are in fairly good agreement with a previous study on the cockle *Gafrarium tumidum* in Dumbea Bay (Breau, pers. comm.), except for Fe and Mn (ca. 8-fold higher in *G. tumidum*) and Zn (ca. 3-fold lower).

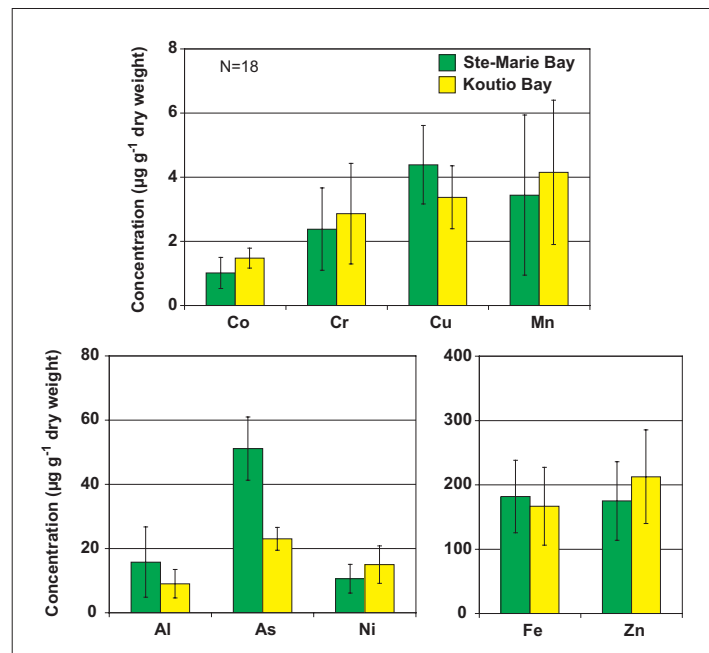


Figure 2. Whole-body trace element concentrations

The analysis of variance performed on our data indicates that significantly higher concentrations ($p < 0.05$) of As and Cu were found in Sainte-Marie Bay and of Co and Ni in Koutio Bay.

These results confirm the main inputs into Koutio Bay to be mainly terrigenous in source. They also indicate an urban origin for Cu and As. These two elements could come from purification plants, insecticides, etc.

For these four elements, the digestive gland was found to be the most contaminated organ whereas the adductor muscle was the less impacted one (Figure 3). This is important in terms of human health because adductor muscle is the only organ to be consumed.

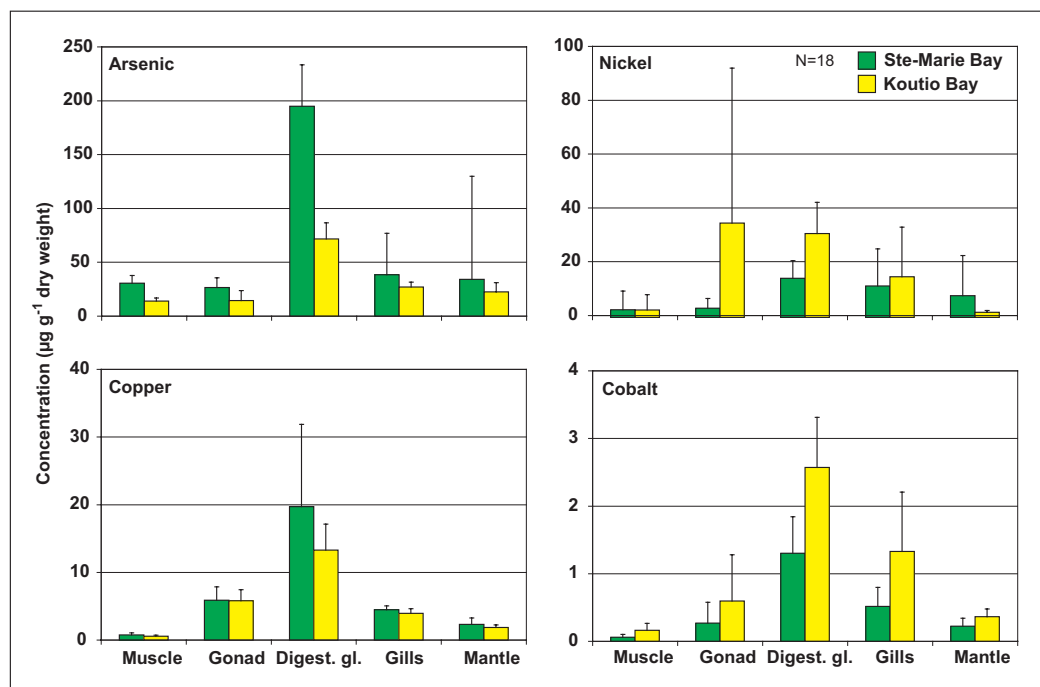


Figure 3. As, Cu, Ni and Co concentrations in the organs of the scallop

Conclusions

This study highlights the bioaccumulation capabilities of *Comptopallium radula* in the south-west lagoon of New Caledonia. Its tissues are good bio-indicators of the type of pollution found in its environment. Significantly higher concentrations of As in Sainte-Marie Bay suggest an urban source. Further studies should be done to determine whether this element is toxic for the scallop or metabolised (eg. arsenobetain). There is probably little risk associated with human consumption of this bivalve because the edible parts appear to have relatively lower metal concentration compared to other parts.

This study will be continued over a year to confirm these results and to observe possible seasonal variations in metal concentrations in organs, probably in relation with reproductive activity. It will also be compared with metal concentration in sediments, settling particulate matter and the dissolved phase to identify the source of contamination. This will also be useful for the calculation of bioaccumulation factors.

This work also focused on this species because of the presence of growth rings of calcite on the shell. These rings, formed with a daily periodicity on many scallops, allow the exact dating of each part of the shell. Thus, in addition to the trace metal analysis in soft parts of the scallop, the analysis of trace metals in these rings (laser ablation ICP-MS) would be a useful tool for the reconstruction of metals contamination over the life of the scallop with an excellent accuracy.

Use of oxygen isotope thermometry for the calibration of the scallop *Comptopallium radula* as a high-resolution temperature recorder in New Caledonia

**JULIEN THÉBAULT,^{1,*} LAURENT CHAUGAUD,² JACQUES CLAVIER,² ROBERT B. DUNBAR,³
RENAUD FICHEZ,⁴ and DAVID A. MUCCIARONE²**

(1) Institut de Recherche pour le Développement, Plouzané, France

(2) Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France

(3) Stanford University Stable Isotope Laboratory, Stanford, USA

(4) Institut de Recherche pour le Développement, Centre d'Océanologie de Marseille, Marseille, France

*Presenting author (oral)

Meeting: ASLO Aquatic Sciences Meeting, Salt Lake City, Utah, USA (20-25 February 2005).

Session: Advances in otolith chemistry and applications in freshwater systems.

Abstract

Coral skeletons have been extensively used for temperature reconstitution of actual and past tropical oceans, using oxygen isotope thermometry. Given their long lifetime, they provide temperature data over hundreds of years. However, their small growth rates limit the temporal resolution (monthly to annual) of the paleo-thermometric reconstruction. Assessing daily to weekly thermal variations requires a higher resolution which could be achieved with a fast-growing organism. In this context, bivalves are good candidates as new paleoclimatic tools. In New Caledonia, the scallop *Comptopallium radula* has been used as a high-resolution lagoon temperature recorder. Its fast growth rate allows the sampling of ca. one sample per week of shell growth. Moreover, the presence of bidaily growth striae on the shell allows an accurate time-positioning of these samples. Results of oxygen isotopic analyses performed on 6 recent shells were used to establish an equation predicting temperature with a mean accuracy $< 1^{\circ}\text{C}$. *C. radula*'s short lifetime does not allow temperature reconstruction over many years however this species does provide complementary information, ie. a better resolution, compared to corals.

The shell of the tropical scallop *Comptopallium radula*: archives of the dynamics of pelagic diatoms and diazotrophs?

JULIEN THÉBAULT,^{1,*} JACQUES CLAVIER,² LAURENT CHAUVAUD,² RENAUD FICHEZ,³
DAVID AMOUROUX,⁴ and AURÉLIE BARATS⁴

(1) Institut de Recherche pour le Développement, Plouzané, France

(2) Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France

(3) Institut de Recherche pour le Développement, Centre d'Océanologie de Marseille, Marseille, France

(4) Laboratoire de Chimie Analytique Bio-Inorganique et Environnement, Pau, France

*Presenting author (oral)

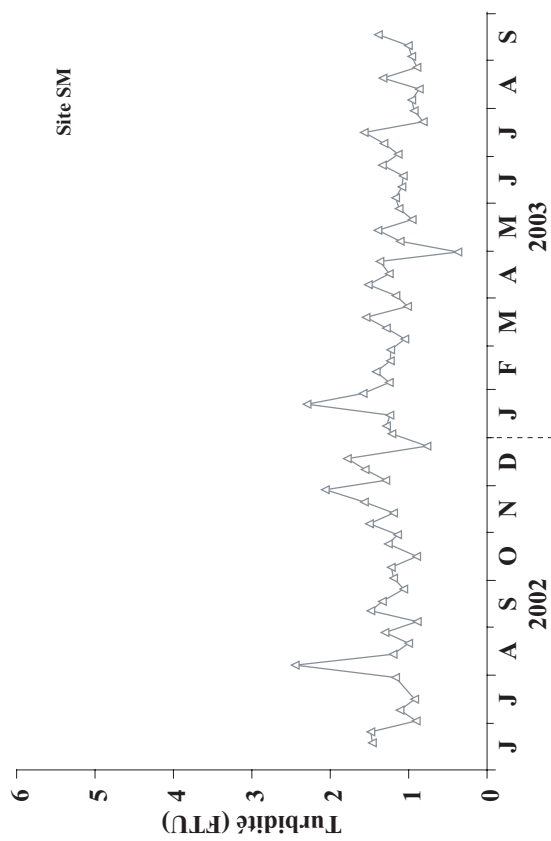
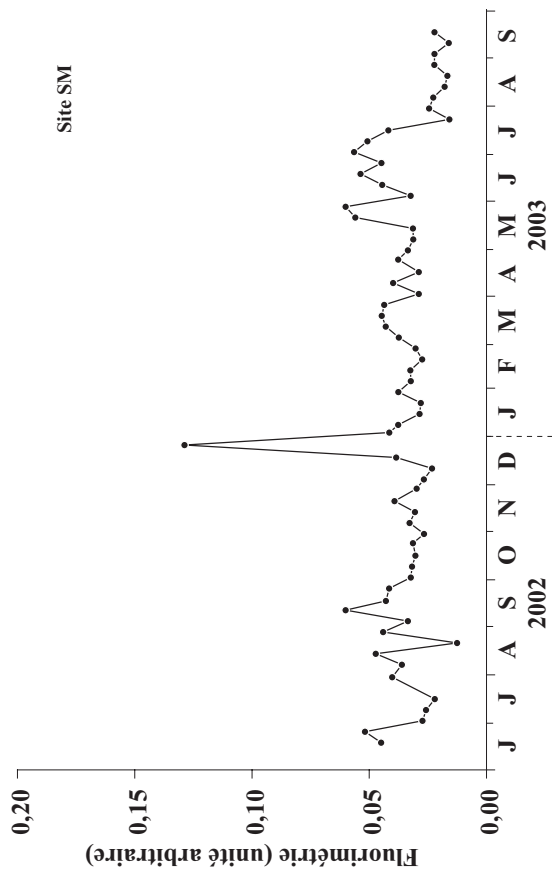
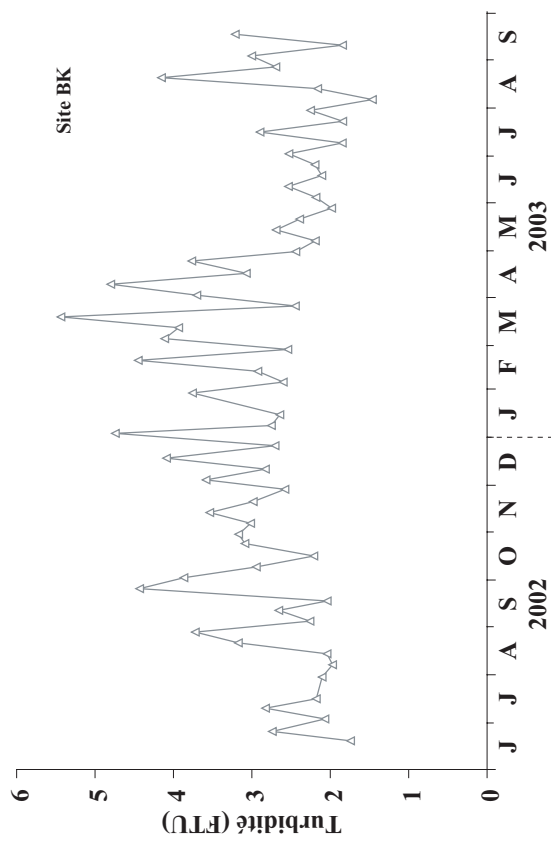
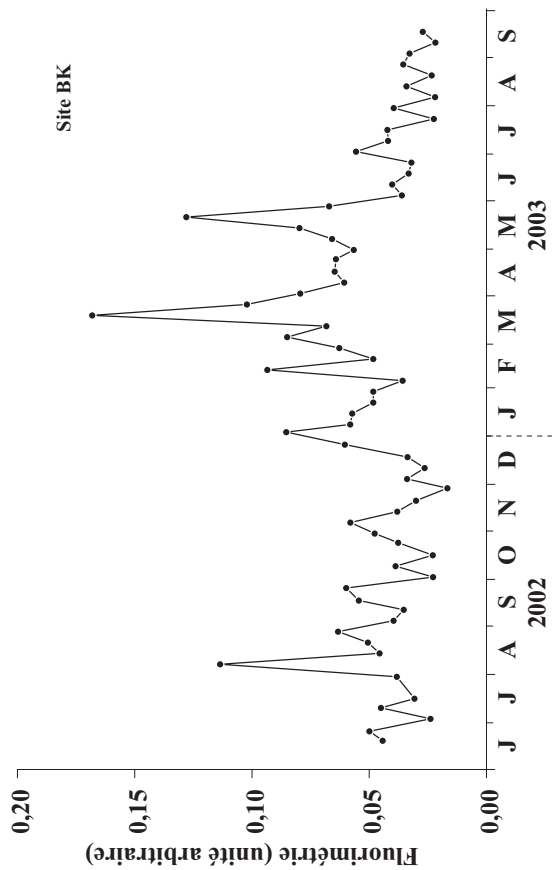
Meeting: *ASLO Summer Meeting, Santiago de Compostela, Spain (19-24 June 2005)*.

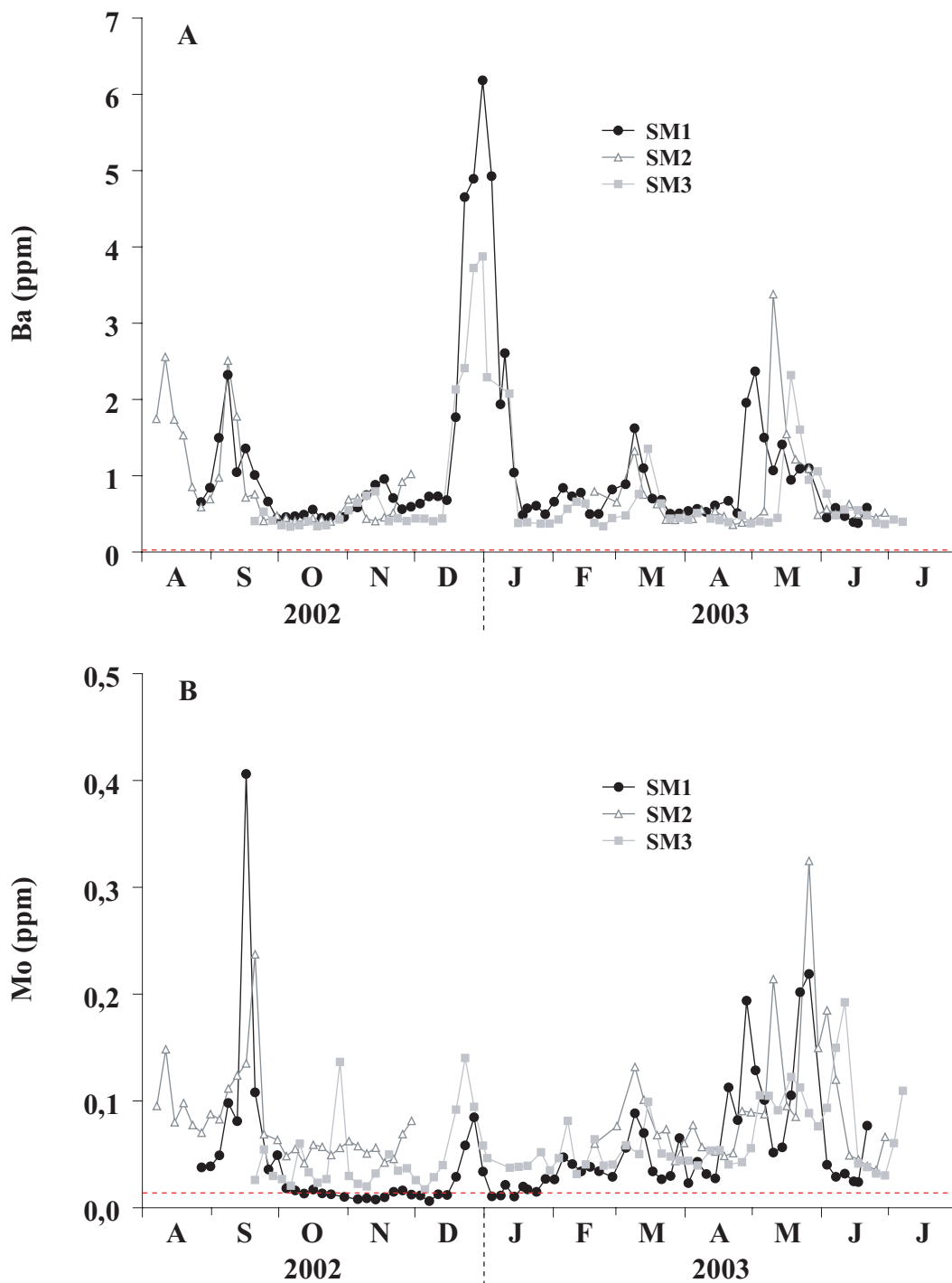
Session: *Biom mineralized tissues in marine and freshwater organisms*.

Abstract

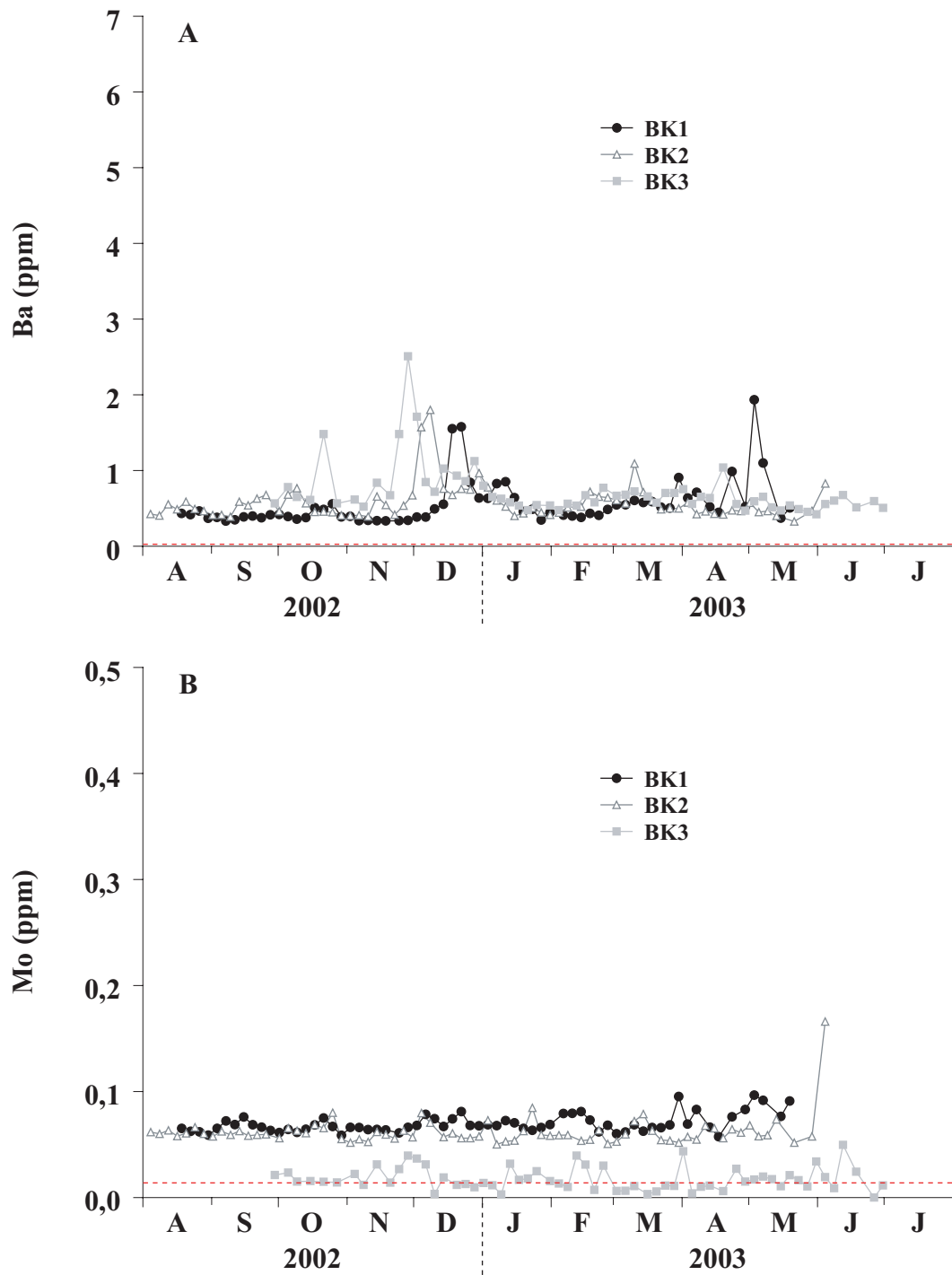
Marine carbonated skeletons have been extensively used for their potential in reconstructing past-ocean variability. In this context, and because periodically formed growth patterns allow for an accurate dating of each part of the shell, we investigated the potential of the scallop *Comptopallium radula* as an eulerian sensor of climatic and environmental variability in New Caledonia (SW Pacific). The fast growth rate of the species allowed for a sub-weekly resolution of samples for LA/ICP-MS analysis. We present results of barium and molybdenum skeletal concentrations in shells. The synchronism of skeletal Ba and chlorophyll a peaks in seawater confirms the relationship between skeletal Ba and diatom production. As Mo is essential for N₂-fixing organisms, skeletal Mo peaks are suggested to be the result of cyanobacteria blooms. Thus far, *C. radula* appears as a powerful proxy of diazotrophy and siliceous pelagic primary production in the tropical Pacific Ocean. The co-occurrence of Mo and Ba peaks in shells allows us to suggest that they might be the result of blooms of the symbiosis *Rhizosolenia-Richelina* (diatom-cyanobacteria symbiosis).

Date	Station	Coordonnées GPS Latitude (S) Longitude (E)	Profondeur maximum (m)	Durée de la plongée (min)	Visibilité (m)	Type de fond/Commentaires	Nombre de spécimens récoltés
17/05/2002	Baie Maa	22°11'794" 166°20'470"	4,2	60	2-10	Fond sablo-vaseux. Patates de corail (massifs, branchus, feu).	2
17/05/2002	Baie de Dumbéa (anse Maison Neuve)	22°11'861" 166°22'175"	4,2	64	2-5	Fond envasé. Coraux branchus. Beaucoup de débris coralliens et de coquilles mortes.	9
22/05/2002	Baie de Dumbéa (îlot N'Dié)	22°12'713" 166°24'704"	7,6	38	4-5	Fond envasé. Nombreux coraux branchus (vivants et morts).	1
22/05/2002	Baie de Dumbéa (îlot N'Dié)	22°12'813" 166°24'504"	8,4	31	4	Fond envasé. Quelques patates de corail éparses.	0
22/05/2002	Baie de Dumbéa (îlot Tindu)	22°13'515" 166°25'238"	2,8	37	2	Fond très envasé. Coquilles sous les rebords de grosses patates de coraux massifs ou de massifs rocheux.	15
23/05/2002	Baie Maa	22°11'823" 166°20'654"	4,2	71	1,5	Fond envasé avec de nombreuses banquettes de branches de coraux morts. Nombreux coraux de feu.	1
23/05/2002	Baie de Dumbéa (îlot Tindu) - Site BK	22°13'442" 166°25'336"	2,6	48	2	Fond très envasé. Champs de coraux branchus. Coquilles sous les coraux, difficilement accessibles.	98
24/05/2002	Baie de Koutio (récif nord)	22°12'523" 166°24'682"	9	57	2	Fond envasé. Relief assez contrasté avec des chutes à 9 m le long de banquettes de coraux branchus morts.	37
27/05/2002	Grande rade (wharf UNC)	22°15'943 166°24'866"	3,4	26	2	Fond sablo-vaseux avec peu de coraux branchus. Nombreux coraux de feu. Beaucoup de déchets.	0
27/05/2002	Grande rade (silos nord)	22°14'764" 166°25'165"	5,2	26	2	Fond sablo-vaseux. Peu de coraux. Quelques massifs rocheux.	0
27/05/2002	Grande rade (pointe Kongou)	22°14'958" 166°23'664"	4,5	28	3-4	Fond sablo-vaseux. Coraux massifs près du bord, puis descente rapide du fond vers des coraux branchus.	1
27/05/2002	Grande rade (réservoirs nord)	22°14'167" 166°24'160"	3,9	24	3	Fond sablo-vaseux. Peu de coraux (essentiellement des coraux massifs).	1
05/06/2002	Baie de Sainte-Marie (nord-est)	22°17'402" 166°28'752"	2,3	45	5-6	Fond sablo-vaseux avec de nombreux débris coquilliers. Champ d' <i>Acropora</i> sp. (vivants et morts).	76
05/06/2002	Baie de Sainte-Marie (fond de baie)	22°17'490" 166°27'930"	12	5	< 1	Fond très envasé. Visibilité nulle.	0
07/06/2002	Baie de Sainte-Marie (sud-est) - Site SM	22°18'230" 166°28'892"	4,5	85	4	Fond sablo-vaseux. Nombreux <i>Acropora</i> sp.	63
03/07/2002	Baie de Boulari (pointe Lasalle)	22°15'492" 166°29'764"	2,5	40	4	Récif frangeant sur les 3/4 du site. Nombreux coraux massifs, peu de coraux branchus. Phanérogames.	2
03/07/2002	Baie de Sainte-Marie (sud-est)	22°18'328" 166°28'708"	3,9	57	4-5	Fond sablo-vaseux. Nombreux <i>Acropora</i> sp.	33





Variations ontogéniques (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en baryum (A) et molybdène (B) dans les coquilles de 3 spécimens de *Comptopallium radula* prélevés sur le site SM. Les lignes pointillées rouges représentent les limites de détection de la méthode (LA-ICP-MS) pour chacun de ces deux éléments.



Variations ontogéniques (août 2002 – juillet 2003) de la concentration en baryum (A) et molybdène (B) dans les coquilles de 3 spécimens de *Comptopallium radula* prélevés sur le site BK. Les lignes pointillées rouges représentent les limites de détection de la méthode (LA-ICP-MS) pour chacun de ces deux éléments.

Date	NH ₄ ⁺ (μmol.L ⁻¹)	NO ₃ ⁻ +NO ₂ ⁻ (μmol.L ⁻¹)	PO ₄ ³⁻ (μmol.L ⁻¹)	Si(OH) ₄ (μmol.L ⁻¹)	C/N (mol/mol)	COP (μg.L ⁻¹)	NOP (μg.L ⁻¹)	Chl <i>a</i> (μg.L ⁻¹)	Phéo. (μg.L ⁻¹)
18/06/2002	0,60	0,13	0,13	2,57	7,4	150,4	23,7	-	-
25/06/2002	0,42	0,44	0,17	3,38	9,1	117,8	15,2	-	-
02/07/2002	0,66	0,40	0,15	3,38	9,7	103,0	12,4	-	-
09/07/2002	0,25	0,12	0,13	2,13	6,9	97,5	16,6	-	-
16/07/2002	0,21	0,25	0,13	3,40	6,1	74,8	14,4	-	-
30/07/2002	0,01	0,00	0,11	1,67	7,6	121,3	18,7	-	-
07/08/2002	0,09	0,07	0,11	1,95	10,5	169,1	18,9	-	-
14/08/2002	0,30	0,24	0,18	2,16	6,3	129,0	23,9	1,31	-
21/08/2002	0,05	0,03	0,13	1,98	4,5	121,8	31,3	0,48	-
28/08/2002	0,17	0,39	0,19	2,84	2,9	90,1	36,6	0,60	-
04/09/2002	0,11	0,09	0,00	3,16	1,9	67,2	42,0	0,38	-
11/09/2002	1,60	0,29	0,25	1,86	3,6	194,7	63,0	1,31	-
17/09/2002	1,58	1,74	0,63	3,98	3,5	147,3	49,8	1,14	0,13
25/09/2002	0,06	0,08	0,00	1,88	3,5	131,4	43,2	0,92	0,17
02/10/2002	0,10	0,04	0,00	1,37	7,4	122,3	19,3	0,84	0,15
09/10/2002	0,04	0,05	0,12	2,77	7,2	128,7	20,8	0,82	0,19
16/10/2002	0,03	0,07	0,12	1,88	6,8	108,2	18,5	0,66	0,11
24/10/2002	0,09	0,05	0,01	1,80	8,1	128,1	18,5	0,65	0,22
30/10/2002	0,31	0,49	0,08	2,93	6,4	96,6	17,5	0,37	0,19
06/11/2002	0,15	0,10	0,06	8,37	8,6	110,6	15,0	0,55	0,21
13/11/2002	0,02	0,02	0,02	3,26	8,0	103,3	15,0	0,44	0,17
20/11/2002	0,06	0,04	0,06	2,64	7,3	139,4	22,4	0,87	0,32
28/11/2002	0,13	0,09	0,06	3,94	7,1	136,8	22,4	0,84	0,29
04/12/2002	0,09	0,03	0,05	2,13	7,8	145,4	21,8	0,60	0,23
11/12/2002	0,20	0,21	0,05	5,94	7,3	128,1	20,4	0,55	0,24
18/12/2002	0,09	0,04	0,05	2,55	7,9	198,9	29,4	1,15	0,44
26/12/2002	0,04	0,02	0,16	1,98	5,8	363,7	72,9	3,89	0,71
03/01/2003	0,12	0,13	0,07	5,89	6,9	157,5	26,4	1,21	0,37
08/01/2003	0,11	0,16	0,06	2,09	5,6	184,6	38,6	1,24	0,27
15/01/2003	0,39	0,60	0,07	3,31	6,8	106,0	18,2	0,47	0,17
22/01/2003	0,44	0,26	0,05	3,56	6,0	117,9	22,7	0,55	0,22
29/01/2003	0,12	0,09	0,03	4,29	6,1	131,2	24,9	0,70	0,29
05/02/2003	0,18	0,30	0,06	4,06	6,2	116,1	21,9	0,53	0,17
12/02/2003	0,09	0,19	0,02	3,35	6,3	130,2	24,1	0,72	0,21
19/02/2003	0,19	0,14	0,04	4,78	6,4	108,1	19,8	0,50	0,16
26/02/2003	0,48	0,59	0,09	4,71	6,2	123,4	23,1	0,51	0,22
05/03/2003	0,05	0,08	0,05	2,55	6,5	156,1	28,2	1,30	0,33
12/03/2003	0,28	0,49	0,06	2,14	5,7	121,5	24,7	0,84	0,27
19/03/2003	0,12	0,14	0,04	4,34	6,4	167,0	30,5	0,77	0,31
26/03/2003	0,07	0,16	0,04	4,08	6,0	125,1	24,1	0,84	0,19
02/04/2003	0,35	0,54	0,05	4,24	3,9	113,1	34,0	0,69	0,20
09/04/2003	0,44	1,75	0,14	5,41	5,6	85,5	17,7	0,67	0,20
16/04/2003	0,37	0,56	0,08	3,69	4,0	86,5	25,2	0,45	0,18
24/04/2003	0,67	1,83	0,25	5,74	3,7	86,2	26,9	0,72	0,20
30/04/2003	0,57	0,48	0,07	8,75	5,3	100,5	22,2	0,71	0,21
07/05/2003	0,32	0,69	0,08	2,99	6,3	111,6	20,6	0,82	0,20
14/05/2003	0,84	0,86	0,15	3,20	6,7	119,5	20,7	1,16	0,15
21/05/2003	0,32	0,46	0,06	2,21	4,2	169,6	47,6	1,00	0,27
28/05/2003	0,45	0,51	0,17	3,45	6,3	222,7	41,5	1,69	2,70
04/06/2003	0,21	0,30	0,04	3,72	6,2	102,4	19,4	0,62	0,36
11/06/2003	0,21	0,16	0,02	2,66	6,7	107,5	18,8	0,88	0,39
18/06/2003	1,85	0,69	0,24	7,92	6,4	137,8	25,2	0,82	0,30
25/06/2003	0,04	0,16	0,03	2,28	6,0	162,0	31,7	1,46	0,49
02/07/2003	0,02	0,01	0,10	1,31	9,4	528,6	65,3	1,26	0,64
09/07/2003	0,06	0,02	0,03	3,01	6,7	119,1	20,8	1,03	0,32
16/07/2003	0,22	0,20	0,05	3,30	4,8	95,0	22,9	0,64	0,37
23/07/2003	0,14	0,28	0,04	3,30	6,3	85,7	15,8	0,43	0,26
30/07/2003	0,25	0,42	0,09	4,05	5,0	80,0	18,7	0,34	0,24
06/08/2003	0,43	0,31	0,08	3,96	5,6	62,5	13,0	0,31	0,21
13/08/2003	0,11	0,19	0,05	4,78	5,1	58,9	13,5	0,33	0,18
20/08/2003	0,36	0,42	0,13	4,67	6,7	83,1	14,5	0,24	0,25
27/08/2003	0,01	0,21	0,12	3,43	6,5	101,6	18,2	0,72	0,26
03/09/2003	0,14	0,19	0,12	3,49	6,3	119,4	22,2	0,80	0,33
10/09/2003	0,10	0,20	0,08	2,51	6,9	98,6	16,6	0,46	0,26
17/09/2003	0,26	0,38	0,10	2,92	4,0	97,3	28,5	0,36	0,25

Date	O ₂ (mg.L ⁻¹)	Température (°C)		Salinité		Fluorimétrie (u.a.) ³		MES (FTU)		$\delta^{13}\text{C}_{\text{CD}}$ (‰ VPDB)
		Fond ¹	Colonne ²	Fond ¹	Colonne ²	Fond ¹	Colonne ²	Fond ¹	Colonne ²	
18/06/2002	6,99	24,38	24,43	35,18	35,17	0,045	0,041	1,46	1,39	-
25/06/2002	7,45	22,50	22,51	35,02	35,02	0,052	0,055	1,48	1,43	-
02/07/2002	7,06	21,26	21,28	35,17	35,17	0,027	0,028	0,90	0,93	-
09/07/2002	7,31	22,22	22,24	35,21	35,21	0,026	0,024	1,11	1,19	-
16/07/2002	6,79	21,25	21,25	35,29	35,29	0,022	0,022	0,92	0,92	-
30/07/2002	7,19	20,92	20,94	35,37	35,37	0,040	0,033	1,17	1,17	-
07/08/2002	7,53	22,27	22,29	35,39	35,39	0,036	0,040	2,45	2,29	-
14/08/2002	7,16	20,95	20,96	35,48	35,47	0,047	0,048	1,20	1,14	-
21/08/2002	7,29	20,93	20,94	35,49	35,49	0,013	0,011	1,00	0,98	-
28/08/2002	6,88	21,08	21,08	35,37	35,37	0,044	0,044	1,30	1,30	-
04/09/2002	6,76	20,96	21,00	35,52	35,51	0,033	0,031	0,89	0,86	-
11/09/2002	7,27	22,60	22,66	35,45	35,44	0,060	0,063	1,48	1,47	-0,12
17/09/2002	7,04	21,41	21,43	35,44	35,40	0,043	0,043	1,34	1,50	0,08
25/09/2002	7,06	22,98	23,02	35,62	35,62	0,041	0,038	1,06	0,95	-0,03
02/10/2002	6,94	23,53	23,53	35,68	35,68	0,032	0,033	1,19	1,21	0,05
09/10/2002	6,93	21,93	21,99	35,79	35,78	0,032	0,032	1,22	1,35	-0,04
16/10/2002	6,86	22,38	22,38	35,86	35,85	0,030	0,027	0,90	0,85	-0,47
24/10/2002	6,83	24,71	24,76	35,86	35,85	0,031	0,032	1,26	1,13	-0,62
30/10/2002	6,09	26,36	26,43	35,82	35,83	0,027	0,025	1,14	1,27	-0,63
06/11/2002	6,63	24,58	24,60	35,89	35,88	0,033	0,033	1,50	1,31	-0,38
13/11/2002	6,67	24,45	24,48	35,93	35,93	0,030	0,027	1,19	1,16	-0,24
20/11/2002	6,63	23,90	23,93	35,98	35,98	0,039	0,042	1,56	1,53	-0,40
28/11/2002	6,72	23,88	23,92	36,01	35,99	0,030	0,033	2,06	1,77	-0,85
04/12/2002	6,84	24,62	24,65	36,18	36,29	0,027	0,028	1,29	1,22	-0,60
11/12/2002	6,08	25,85	25,85	35,95	35,95	0,023	0,023	1,56	1,57	-0,90
18/12/2002	6,37	25,76	25,76	36,04	36,03	0,038	0,038	1,78	1,79	-0,58
26/12/2002	7,05	27,57	27,60	35,67	35,64	0,129	0,129	0,77	0,84	-0,74
03/01/2003	6,38	27,48	27,48	35,59	35,58	0,041	0,041	1,21	1,20	-1,47
08/01/2003	6,16	27,93	27,94	35,57	35,56	0,038	0,039	1,28	1,31	-0,83
15/01/2003	5,63	28,03	28,10	35,67	35,68	0,029	0,029	1,24	1,24	-1,06
22/01/2003	5,64	27,70	27,70	35,65	35,65	0,028	0,029	2,30	2,26	-0,49
29/01/2003	6,24	26,51	26,53	35,74	35,74	0,038	0,036	1,58	1,54	-1,16
05/02/2003	6,12	26,22	26,25	35,49	35,48	0,032	0,031	1,25	1,14	-1,06
12/02/2003	6,02	26,69	26,69	35,50	35,50	0,032	0,031	1,41	1,27	-0,60
19/02/2003	6,03	26,98	27,04	35,54	35,55	0,027	0,027	1,23	1,26	-0,58
26/02/2003	5,59	27,81	27,95	35,51	35,51	0,030	0,026	1,23	0,98	-1,40
05/03/2003	6,46	27,52	27,53	35,07	35,07	0,037	0,029	1,05	0,93	-1,07
12/03/2003	5,70	28,29	28,29	35,24	35,23	0,043	0,043	1,28	1,17	-0,70
19/03/2003	6,36	26,87	26,86	35,20	34,94	0,045	0,038	1,54	1,10	-1,45
26/03/2003	6,26	28,29	28,31	35,13	35,12	0,044	0,042	1,01	0,85	-1,21
02/04/2003	6,07	26,76	26,78	35,32	35,33	0,029	0,029	1,16	1,16	-1,41
09/04/2003	5,74	26,18	26,18	35,01	35,01	0,040	0,039	1,51	1,51	-
16/04/2003	6,05	25,39	25,42	35,01	35,01	0,029	0,029	1,25	1,28	-
24/04/2003	-	25,11	25,11	35,24	35,24	0,038	0,039	1,37	1,37	-0,93
30/04/2003	6,35	24,68	24,67	35,18	35,16	0,033	0,033	0,37	0,12	-0,36
07/05/2003	6,46	23,97	24,01	32,44	32,91	0,031	0,029	1,11	1,05	-1,86
14/05/2003	6,34	24,16	24,15	34,33	34,53	0,031	0,028	1,39	1,39	-0,84
21/05/2003	6,58	25,22	25,26	35,10	35,09	0,056	0,060	0,95	0,82	-0,37
28/05/2003	6,90	24,68	24,58	35,07	34,86	0,060	0,116	1,12	1,10	-0,66
04/06/2003	6,57	23,04	23,07	35,22	35,21	0,032	0,036	1,17	1,04	-0,35
11/06/2003	6,70	22,63	22,68	35,09	35,08	0,044	0,051	1,09	1,04	-0,51
18/06/2003	7,20	21,78	21,76	34,73	34,72	0,054	0,057	1,07	1,08	-0,88
25/06/2003	6,60	22,55	22,50	35,31	35,26	0,045	0,050	1,34	1,20	-0,18
02/07/2003	8,04	23,31	23,31	35,29	35,29	0,056	0,058	1,13	1,13	-0,32
09/07/2003	7,30	21,06	21,06	35,59	35,58	0,051	0,042	1,32	1,28	-0,03
16/07/2003	7,26	20,82	20,83	35,39	35,33	0,042	0,043	1,57	1,71	-0,01
23/07/2003	7,14	20,95	20,98	35,07	35,06	0,016	0,014	0,81	0,84	-0,14
30/07/2003	7,29	21,05	21,07	34,83	34,83	0,024	0,026	0,93	0,92	-0,36
06/08/2003	6,94	20,53	20,53	35,14	35,14	0,023	0,020	0,96	0,97	-0,44
13/08/2003	7,86	21,05	21,06	35,39	35,38	0,018	0,016	0,86	0,87	-0,01
20/08/2003	7,00	21,15	21,15	35,32	35,32	0,017	0,015	1,33	1,40	-0,06
27/08/2003	7,82	21,48	21,50	35,57	35,57	0,022	0,022	0,89	0,85	-0,58
03/09/2003	7,43	21,93	21,93	35,68	35,68	0,022	0,023	0,96	0,88	-0,16
10/09/2003	7,47	21,47	21,47	35,76	35,76	0,016	0,016	1,00	1,04	-0,07
17/09/2003	6,78	22,85	22,85	35,66	35,64	0,022	0,022	1,39	1,43	-0,19

¹ Moyenne du dernier mètre de la colonne d'eau au-dessus du sédiment² Moyenne sur toute la colonne d'eau³ Fluorimétrie exprimée en unités arbitraires

Date	NH ₄ ⁺ (µmolL ⁻¹)	NO ₃ ⁻ +NO ₂ ⁻ (µmolL ⁻¹)	PO ₄ ³⁻ (µmolL ⁻¹)	Si(OH) ₄ (µmolL ⁻¹)	C/N (mol/mol)	COP (µg.L ⁻¹)	NOP (µg.L ⁻¹)	Chl <i>a</i> (µg.L ⁻¹)	Phéo. (µg.L ⁻¹)
19/06/2002	0,31	0,25	0,14	11,37	6,4	140,1	25,4	-	-
25/06/2002	0,60	0,69	0,30	8,25	8,1	178,6	25,6	-	-
03/07/2002	0,35	0,20	0,19	12,81	8,6	183,7	24,8	-	-
10/07/2002	0,21	0,22	0,25	5,98	9,0	209,2	27,2	-	-
16/07/2002	0,24	0,43	0,27	10,87	7,4	109,3	17,4	-	-
30/07/2002	0,17	0,36	0,22	6,65	6,1	98,6	18,9	-	-
07/08/2002	0,35	0,46	0,27	14,00	8,3	190,0	26,8	-	-
14/08/2002	0,10	0,21	0,25	7,38	5,1	121,1	27,6	1,05	-
21/08/2002	0,13	0,40	0,30	7,38	4,9	119,1	28,2	0,76	-
28/08/2002	0,21	0,52	0,22	8,44	3,2	142,3	52,1	0,68	-
04/09/2002	0,26	0,27	0,02	7,55	2,7	159,8	68,8	0,77	-
11/09/2002	0,14	0,34	0,06	6,77	3,0	114,5	45,0	0,79	0,15
17/09/2002	0,16	0,16	0,06	6,21	4,6	186,1	46,9	1,16	0,23
25/09/2002	0,08	0,11	0,00	6,87	5,3	252,9	56,0	1,67	0,35
02/10/2002	0,25	0,19	0,14	3,35	6,4	170,4	30,9	0,83	0,22
09/10/2002	0,26	0,35	0,28	5,24	10,2	139,1	15,9	0,94	0,26
16/10/2002	0,14	0,26	0,19	4,29	7,7	141,9	21,4	0,52	0,17
24/10/2002	0,17	0,27	0,10	4,97	8,0	174,7	25,5	0,97	0,38
30/10/2002	0,34	0,31	0,04	3,12	76,6	166,0	2,5	1,08	0,44
06/11/2002	0,20	0,22	0,13	7,14	7,9	200,7	29,8	1,30	0,46
13/11/2002	0,07	0,29	0,13	6,09	8,7	208,4	28,0	0,88	0,38
20/11/2002	0,17	0,39	0,13	5,68	8,8	179,0	23,7	0,77	0,30
28/11/2002	0,27	0,33	0,05	2,75	11,3	98,4	10,1	0,32	0,18
04/12/2002	0,11	0,14	0,09	5,72	9,3	236,6	29,6	1,03	0,39
11/12/2002	0,28	0,38	0,05	4,22	7,9	137,7	20,4	0,54	0,20
18/12/2002	0,23	0,37	0,12	5,13	9,3	226,7	28,3	1,52	0,58
26/12/2002	0,08	0,02	0,10	6,23	8,3	333,8	46,7	2,26	0,56
03/01/2003	0,09	0,07	0,12	7,75	7,8	310,1	46,2	2,39	0,94
08/01/2003	0,18	0,15	0,09	6,95	4,8	312,9	76,2	3,12	0,48
15/01/2003	0,07	0,06	0,05	8,86	8,4	258,1	35,7	1,93	0,49
22/01/2003	0,18	0,46	0,13	8,90	7,1	190,2	31,2	1,02	0,38
29/01/2003	1,02	0,92	0,28	8,65	6,1	263,5	50,2	1,12	0,56
05/02/2003	0,15	0,39	0,11	7,77	7,1	203,1	33,3	1,33	0,38
12/02/2003	0,14	0,22	0,06	7,57	7,2	212,4	34,3	1,14	0,33
19/02/2003	0,22	0,38	0,09	5,31	6,5	204,7	36,8	1,23	0,34
26/02/2003	0,13	0,14	0,07	9,49	7,5	234,8	36,7	1,48	0,43
05/03/2003	0,06	0,15	0,09	7,90	8,5	383,4	52,5	4,23	0,46
12/03/2003	0,07	0,06	0,08	7,33	3,5	289,7	96,9	4,71	0,76
19/03/2003	0,02	0,01	0,07	4,12	4,5	499,6	130,8	7,00	0,92
26/03/2003	0,02	0,01	0,05	10,70	5,6	384,4	80,5	3,15	0,36
02/04/2003	0,09	0,05	0,13	21,29	5,3	298,0	66,0	2,16	0,86
09/04/2003	0,07	3,43	0,35	53,67	6,6	376,5	66,3	4,60	0,64
16/04/2003	0,02	0,03	0,07	18,05	6,4	307,8	56,6	2,14	0,29
24/04/2003	0,35	1,12	0,23	7,60	4,1	179,4	50,9	2,30	0,53
30/04/2003	0,31	0,51	0,23	8,82	4,6	212,0	54,3	1,83	0,31
07/05/2003	0,04	0,31	0,05	23,10	6,8	190,2	32,7	2,11	0,31
14/05/2003	0,29	0,65	0,20	16,48	5,3	309,5	67,9	4,26	0,73
21/05/2003	0,17	0,16	0,04	28,13	4,2	204,3	57,2	1,59	0,58
28/05/2003	0,18	0,28	0,07	17,24	4,0	134,2	39,4	1,36	0,69
04/06/2003	0,47	0,77	0,14	6,12	5,5	108,2	23,0	0,49	0,34
11/06/2003	1,24	1,14	0,23	9,18	3,6	127,2	41,3	0,70	0,42
18/06/2003	0,16	0,28	0,08	11,08	5,8	118,9	24,0	0,44	0,21
25/06/2003	0,37	0,57	0,09	5,62	4,2	143,9	39,9	0,76	0,44
02/07/2003	0,13	0,11	0,10	6,29	3,2	173,2	63,4	1,20	0,56
09/07/2003	0,34	0,47	0,21	8,74	3,6	113,5	36,8	0,49	0,33
16/07/2003	1,00	3,03	0,45	15,20	3,9	175,2	51,9	0,48	0,35
23/07/2003	0,20	0,45	0,10	8,90	4,4	105,6	28,1	0,48	0,31
30/07/2003	0,12	0,24	0,10	18,65	4,5	143,7	37,2	0,77	0,33
06/08/2003	0,16	0,16	0,12	7,68	3,6	115,1	37,7	0,55	0,31
13/08/2003	0,15	0,17	0,13	8,42	3,9	127,0	37,5	0,60	0,34
20/08/2003	0,20	0,21	0,15	11,51	2,1	121,6	67,0	0,58	0,53
27/08/2003	0,00	0,03	0,12	9,32	5,8	244,4	49,2	1,27	0,49
03/09/2003	0,10	0,12	0,20	5,25	3,4	166,9	58,0	1,32	0,80
10/09/2003	0,18	0,10	0,10	7,88	4,2	96,7	26,8	0,41	0,34
17/09/2003	0,20	0,19	0,10	7,31	5,5	144,3	30,6	0,56	0,34

Date	O ₂ (mg.L ⁻¹)	Température (°C)		Salinité		Fluorimétrie (u.a.) ³		MES (FTU)	
		Fond ¹	Colonne ²	Fond ¹	Colonne ²	Fond ¹	Colonne ²	Fond ¹	Colonne ²
19/06/2002	6,46	24,28	24,28	34,39	34,39	0,044	0,044	1,74	1,73
25/06/2002	7,17	22,31	22,31	34,39	34,39	0,050	0,050	2,74	2,75
03/07/2002	7,95	21,52	21,48	33,83	33,74	0,024	0,031	2,07	2,03
10/07/2002	7,83	22,13	22,13	34,13	34,12	0,045	0,045	2,83	2,84
16/07/2002	7,74	20,59	20,65	33,90	33,89	0,031	0,030	2,18	2,28
30/07/2002	7,49	21,21	21,21	34,81	34,81	0,038	0,037	2,10	2,10
07/08/2002	6,87	22,17	22,17	34,34	34,34	0,114	0,114	1,97	1,90
14/08/2002	7,91	21,44	21,44	34,97	34,97	0,046	0,045	2,04	2,06
21/08/2002	8,17	21,46	21,47	34,97	34,97	0,051	0,049	3,17	3,06
28/08/2002	7,16	21,64	21,66	34,85	34,84	0,063	0,062	3,72	3,72
04/09/2002	7,86	22,47	22,47	35,10	35,10	0,040	0,038	2,26	2,24
11/09/2002	7,40	23,57	23,81	35,04	35,07	0,035	0,035	2,66	2,67
17/09/2002	7,65	22,17	22,17	34,91	34,91	0,054	0,056	2,04	2,04
25/09/2002	7,50	24,51	24,52	35,05	35,05	0,060	0,060	4,43	4,45
02/10/2002	7,19	23,70	23,70	35,59	35,59	0,023	0,023	3,87	3,89
09/10/2002	7,31	23,04	23,05	35,77	35,77	0,039	0,041	2,94	2,85
16/10/2002	7,64	23,98	23,99	35,91	35,91	0,023	0,023	2,21	2,18
24/10/2002	7,34	25,72	25,93	35,85	35,87	0,038	0,038	3,09	2,94
30/10/2002	6,63	26,55	26,55	36,01	36,01	0,048	0,050	3,17	3,12
06/11/2002	7,13	25,08	25,08	36,26	36,26	0,058	0,057	3,02	3,02
13/11/2002	7,57	25,45	25,48	36,27	36,27	0,038	0,035	3,54	3,61
20/11/2002	7,13	24,69	24,69	36,22	36,22	0,030	0,028	2,98	2,97
28/11/2002	7,26	24,69	24,69	36,14	36,14	0,017	0,015	2,58	2,57
04/12/2002	7,49	26,21	26,21	36,52	36,52	0,034	0,034	3,58	3,58
11/12/2002	6,92	26,83	27,00	36,26	36,26	0,026	0,023	2,83	2,81
18/12/2002	6,92	26,05	26,05	36,28	36,28	0,034	0,034	4,09	4,09
26/12/2002	6,60	27,84	28,11	35,87	35,76	0,060	0,064	2,70	2,35
03/01/2003	6,43	28,51	28,50	35,46	35,46	0,085	0,087	4,74	4,55
08/01/2003	6,19	28,19	28,41	35,27	35,26	0,058	0,061	2,75	3,03
15/01/2003	6,71	28,82	28,81	35,04	35,04	0,057	0,055	2,64	2,59
22/01/2003	6,28	28,29	28,30	35,44	35,44	0,048	0,046	-	-
29/01/2003	5,69	26,17	26,15	35,66	35,62	0,048	0,051	3,76	3,34
05/02/2003	6,71	26,34	26,45	35,36	35,33	0,036	0,034	2,60	2,76
12/02/2003	7,10	27,55	27,55	35,50	35,53	0,093	0,093	2,92	2,93
19/02/2003	6,28	27,81	27,84	35,61	35,61	0,048	0,047	4,45	4,45
26/02/2003	6,74	28,77	28,97	35,34	35,27	0,063	0,061	2,54	2,25
05/03/2003	6,63	27,49	27,49	35,00	35,00	0,085	0,081	4,11	4,13
12/03/2003	6,62	28,56	28,60	34,97	34,85	0,068	0,096	3,93	4,27
19/03/2003	6,98	27,30	27,30	34,55	34,55	0,168	0,168	5,44	5,44
26/03/2003	7,12	28,27	28,67	34,71	33,95	0,102	0,104	2,44	2,22
02/04/2003	6,42	27,42	27,51	34,56	34,54	0,079	0,082	3,70	3,71
09/04/2003	6,53	26,32	26,23	34,33	32,71	0,061	0,099	4,80	4,82
16/04/2003	7,01	26,09	26,09	33,99	33,98	0,065	0,065	3,07	3,07
24/04/2003	-	24,93	24,90	35,01	34,97	0,064	0,070	3,77	3,23
30/04/2003	7,01	25,27	25,30	34,97	34,97	0,057	0,056	2,44	1,59
07/05/2003	6,88	23,93	23,93	33,43	33,38	0,066	0,066	2,19	2,10
14/05/2003	6,91	24,64	24,65	34,39	34,41	0,080	0,080	2,69	2,86
21/05/2003	6,78	25,17	25,15	34,36	33,98	0,128	0,109	2,39	1,99
28/05/2003	6,85	24,81	24,75	34,22	34,06	0,067	0,069	1,98	1,96
04/06/2003	7,50	23,82	23,83	35,20	35,20	0,036	0,035	2,18	2,17
11/06/2003	7,23	22,39	22,37	34,65	34,64	0,040	0,041	2,53	2,58
18/06/2003	7,36	22,34	22,34	34,42	34,37	0,033	0,033	2,11	2,11
25/06/2003	7,28	23,13	23,15	35,14	35,16	0,032	0,032	2,19	2,25
02/07/2003	7,60	23,94	24,04	34,68	34,66	0,056	0,055	2,53	2,47
09/07/2003	7,94	20,62	20,61	35,02	35,02	0,042	0,042	1,85	1,88
16/07/2003	7,56	21,01	21,05	34,38	34,17	0,042	0,044	2,90	3,46
23/07/2003	8,14	21,24	21,23	34,82	34,81	0,022	0,022	1,84	1,87
30/07/2003	8,35	21,61	21,61	34,15	34,15	0,040	0,039	2,25	2,23
06/08/2003	8,23	20,87	20,86	34,56	34,53	0,022	0,021	1,46	1,48
13/08/2003	8,20	21,46	21,46	34,63	34,63	0,034	0,034	2,16	2,17
20/08/2003	7,67	21,50	21,50	34,58	34,58	0,023	0,023	4,15	4,15
27/08/2003	9,30	21,88	21,96	34,65	34,60	0,035	0,034	2,69	2,67
03/09/2003	8,29	22,33	22,46	35,05	35,04	0,033	0,039	3,00	3,30
10/09/2003	8,80	21,86	21,85	34,94	34,93	0,022	0,022	1,84	1,77
17/09/2003	7,60	23,43	23,51	35,03	35,05	0,027	0,025	3,21	3,23

¹ Moyenne du dernier mètre de la colonne d'eau au-dessus du sédiment

² Moyenne sur toute la colonne d'eau

³ Fluorimétrie exprimée en unités arbitraires

Date	T (°C)		Date	T (°C)		Date	T (°C)		Date	T (°C)		Date	T (°C)	
	SM	BK		SM	BK		SM	BK		SM	BK		SM	BK
07/08/2002	22,0	22,3	28/10/2002	26,3	26,9	18/01/2003	28,3	28,5	10/04/2003	25,9	26,5	01/07/2003	23,4	23,4
08/08/2002	21,8	22,0	29/10/2002	26,7	27,2	19/01/2003	28,3	28,2	11/04/2003	25,9	26,7	02/07/2003	23,4	23,6
09/08/2002	21,5	21,6	30/10/2002	26,2	26,6	20/01/2003	28,2	28,2	12/04/2003	25,9	26,6	03/07/2003	23,5	23,5
10/08/2002	21,2	21,2	31/10/2002	25,6	26,0	21/01/2003	27,9	28,1	13/04/2003	26,0	26,3	04/07/2003	23,4	23,4
11/08/2002	20,8	20,5	01/11/2002	25,3	25,5	22/01/2003	27,9	28,2	14/04/2003	26,0	26,0	05/07/2003	23,1	23,0
12/08/2002	20,4	20,1	02/11/2002	25,3	25,8	23/01/2003	27,9	28,3	15/04/2003	25,9	25,7	06/07/2003	22,7	22,2
13/08/2002	20,4	20,6	03/11/2002	25,3	25,5	24/01/2003	27,9	27,9	16/04/2003	25,9	25,7	07/07/2003	21,9	20,9
14/08/2002	20,9	21,2	04/11/2002	25,1	25,0	25/01/2003	27,6	27,4	17/04/2003	25,9	25,8	08/07/2003	21,4	20,6
15/08/2002	20,9	21,2	05/11/2002	24,8	24,8	26/01/2003	27,1	26,8	18/04/2003	25,9	25,9	09/07/2003	21,1	20,5
16/08/2002	20,7	21,0	06/11/2002	24,8	24,8	27/01/2003	26,8	26,4	19/04/2003	26,0	25,9	10/07/2003	21,0	20,7
17/08/2002	20,7	20,8	07/11/2002	24,7	24,8	28/01/2003	26,7	26,7	20/04/2003	26,0	25,8	11/07/2003	21,1	20,9
18/08/2002	20,8	20,7	08/11/2002	24,4	24,5	29/01/2003	26,5	26,3	21/04/2003	25,8	25,5	12/07/2003	21,2	21,1
19/08/2002	20,9	20,6	09/11/2002	24,2	24,6	30/01/2003	26,1	25,3	22/04/2003	25,7	25,1	13/07/2003	21,0	20,9
20/08/2002	20,9	20,7	10/11/2002	24,3	24,3	31/01/2003	25,9	25,6	23/04/2003	25,5	24,9	14/07/2003	20,8	20,7
21/08/2002	20,9	20,9	11/11/2002	24,6	25,3	01/02/2003	25,8	25,8	24/04/2003	25,4	25,0	15/07/2003	20,7	20,7
22/08/2002	20,8	21,0	12/11/2002	24,8	25,2	02/02/2003	26,2	26,5	25/04/2003	25,2	25,2	16/07/2003	20,9	21,0
23/08/2002	21,0	21,1	13/11/2002	24,7	24,9	03/02/2003	26,4	26,5	26/04/2003	24,9	25,1	17/07/2003	21,1	21,5
24/08/2002	21,0	21,5	14/11/2002	24,6	24,9	04/02/2003	26,5	26,7	27/04/2003	24,8	24,8	18/07/2003	21,3	21,6
25/08/2002	21,1	21,7	15/11/2002	24,5	24,9	05/02/2003	26,4	26,6	28/04/2003	24,8	24,6	19/07/2003	21,2	21,4
26/08/2002	21,3	21,7	16/11/2002	24,5	25,0	06/02/2003	26,4	26,6	29/04/2003	24,8	24,7	20/07/2003	21,4	21,3
27/08/2002	21,4	21,8	17/11/2002	24,8	25,2	07/02/2003	26,4	26,6	30/04/2003	25,0	25,2	21/07/2003	21,1	21,4
28/08/2002	21,1	21,4	18/11/2002	24,6	24,6	08/02/2003	26,7	26,9	01/05/2003	25,3	25,5	22/07/2003	21,4	21,3
29/08/2002	21,0	21,0	19/11/2002	24,2	24,2	09/02/2003	26,5	27,0	02/05/2003	25,7	25,6	23/07/2003	21,2	21,1
30/08/2002	20,8	20,7	20/11/2002	24,1	24,4	10/02/2003	26,7	26,8	03/05/2003	25,6	25,5	24/07/2003	21,1	20,9
31/08/2002	20,7	20,6	21/11/2002	24,0	24,3	11/02/2003	26,8	26,9	04/05/2003	25,4	25,3	25/07/2003	20,9	20,9
01/09/2002	20,7	20,9	22/11/2002	24,0	24,1	12/02/2003	26,8	27,2	05/05/2003	24,9	24,9	26/07/2003	21,0	21,0
02/09/2002	20,7	21,1	23/11/2002	23,9	24,3	13/02/2003	26,9	27,4	06/05/2003	24,5	24,1	27/07/2003	21,1	21,1
03/09/2002	20,7	21,2	24/11/2002	24,0	24,5	14/02/2003	27,2	27,9	07/05/2003	24,2	23,9	28/07/2003	21,4	21,3
04/09/2002	21,0	21,5	25/11/2002	24,0	24,5	15/02/2003	27,0	27,7	08/05/2003	24,2	24,6	29/07/2003	21,4	21,7
05/09/2002	21,4	21,9	26/11/2002	24,0	24,3	16/02/2003	26,9	27,4	09/05/2003	24,2	24,7	30/07/2003	21,4	21,2
06/09/2002	21,5	22,1	27/11/2002	24,0	24,3	17/02/2003	27,0	27,4	10/05/2003	24,1	24,5	31/07/2003	21,4	21,1
07/09/2002	21,7	22,4	28/11/2002	24,1	24,5	18/02/2003	27,1	27,4	11/05/2003	24,2	24,3	01/08/2003	21,1	20,9
08/09/2002	22,1	22,6	29/11/2002	24,1	24,6	19/02/2003	27,1	27,4	12/05/2003	24,3	24,7	02/08/2003	21,0	20,7
09/09/2002	22,6	22,9	30/11/2002	24,3	24,8	20/02/2003	27,2	27,4	13/05/2003	24,3	24,3	03/08/2003	20,9	20,6
10/09/2002	22,6	23,1	01/12/2002	24,4	24,8	21/02/2003	27,4	27,5	14/05/2003	24,4	24,6	04/08/2003	20,9	20,7
11/09/2002	22,8	23,3	02/12/2002	24,6	24,8	22/02/2003	27,3	27,8	15/05/2003	24,5	25,0	05/08/2003	20,8	20,7
12/09/2002	23,0	23,3	03/12/2002	24,7	24,9	23/02/2003	27,2	27,9	16/05/2003	24,5	24,9	06/08/2003	20,9	20,9
13/09/2002	22,4	22,5	04/12/2002	24,8	25,1	24/02/2003	27,4	28,0	17/05/2003	24,6	24,7	07/08/2003	20,9	21,0
14/09/2002	21,9	21,6	05/12/2002	24,9	25,3	25/02/2003	28,0	28,4	18/05/2003	24,6	24,8	08/08/2003	21,1	21,1
15/09/2002	21,4	21,0	06/12/2002	25,3	25,5	26/02/2003	27,9	28,7	19/05/2003	24,7	25,1	09/08/2003	21,6	21,3
16/09/2002	21,4	21,0	07/12/2002	25,9	26,0	27/02/2003	28,3	29,1	20/05/2003	25,0	25,1	10/08/2003	21,9	21,4
17/09/2002	21,6	21,7	08/12/2002	26,1	26,4	28/02/2003	28,5	29,4	21/05/2003	25,2	25,2	11/08/2003	21,8	21,5
18/09/2002	22,6	22,3	09/12/2002	25,8	26,5	01/03/2003	28,8	29,6	22/05/2003	25,0	25,2	12/08/2003	21,4	21,3
19/09/2002	22,9	22,7	10/12/2002	26,0	26,6	02/03/2003	29,3	29,7	23/05/2003	25,0	25,3	13/08/2003	21,3	21,2
20/09/2002	23,0	23,1	11/12/2002	26,2	26,7	03/03/2003	28,7	29,1	24/05/2003	24,9	25,2	14/08/2003	21,2	21,2
21/09/2002	22,7	23,0	12/12/2002	26,9	27,1	04/03/2003	28,1	28,0	25/05/2003	24,8	25,1	15/08/2003	21,1	21,1
22/09/2002	22,8	23,1	13/12/2002	26,8	27,2	05/03/2003	28,6	27,4	26/05/2003	24,8	25,0	16/08/2003	21,1	21,2
23/09/2002	23,0	23,3	14/12/2002	26,4	27,2	06/03/2003	27,4	27,4	27/05/2003	24,7	25,0	17/08/2003	21,3	21,5
24/09/2002	23,1	23,5	15/12/2002	26,4	26,7	07/03/2003	27,5	27,4	28/05/2003	24,7	25,1	18/08/2003	21,6	21,6
25/09/2002	23,2	23,4	16/12/2002	26,4	26,5	08/03/2003	27,9	28,0	29/05/2003	24,7	25,1	19/08/2003	21,6	21,4
26/09/2002	23,0	23,3	17/12/2002	26,1	26,3	09/03/2003	28,2	28,2	30/05/2003	24,2	24,1	20/08/2003	21,4	21,2
27/09/2002	23,1	23,3	18/12/2002	25,9	26,0	10/03/2003	28,3	28,3	31/05/2003	23,7	23,3	21/08/2003	21,2	20,8
28/09/2002	23,3	23,6	19/12/2002	25,9	26,1	11/03/2003	28,4	28,6	01/06/2003	23,3	22,9	22/08/2003	21,1	20,6
29/09/2002	23,4	23,7	20/12/2002	25,8	26,2	12/03/2003	28,4	28,2	02/06/2003	23,2	23,0	23/08/2003	21,2	20,5
30/09/2002	23,7	24,0	21/12/2002	25,8	26,0	13/03/2003	28,0	27,6	03/06/2003	23,1	23,3	24/08/2003	21,3	20,8
01/10/2002	24,2	24,3	22/12/2002	25,9	26,2	14/03/2003	27,4	26,9	04/06/2003	23,2	23,6	25/08/2003	21,4	21,2
02/10/2002	23,6	23,5	23/12/2002	25,9	26,2	15/03/2003	27,4	26,8	05/06/2003	23,3	23,7	26/08/2003	21,5	21,3
03/10/2002	23,0	22,4	24/12/2002	26,2	26,1	16/03/2003	27,3	27,0	06/06/2003	23,3	23,8	27/08/2003	21,9	21,5
04/10/2002	22,5	21,8	25/12/2002	26,7	27,1	17/03/2003	27,1	27,3	07/06/2003	23,5	23,8	28/08/2003	22,1	21,7
05/10/2002	22,2	21,8	26/12/2002	27,3	27,8	18/03/2003	27,2	27,2	08/06/2003	23,9	23,9	29/08/2003	21,7	21,2
06/10/2002	22,1	21,8	27/12/2002	27,0	28,3	19/03/2003	27,0	27,0	09/06/2003	23,7	23,7	30/08/2003	21,4	21,0
07/10/2002	22,1	22,0	28/12/2002	27,1	28,4	20/03/2003	26,9	27,0	10/06/2003	23,2	22,9	31/08/2003	21,3	21,1
08/10/2002	22,1	22,4	29/12/2002	27,4	28,5	21/03/2003	27,0	26,9	11/06/2003	22,8	22,3	01/09/2003	21,4	21,3
09/10/2002	22,1	22,5	30/12/2002	27,5	28,4	22/03/2003	27,3	27,4	12/06/2003	22,5	22,1	02/09/2003	21,9	21,8
10/10/2002	22,0	22,4	31/12/2002	28,0	28,4	23/03/2003	27,5	27,6	13/06/2003	22,2	22,0	03/09/2003	21,9	22,0
11/10/2002	21,9	22,2	01/01/2003	27,6	28,2	24/03/2003	27,8	27,9	14/06/2003	22,0	22,0	04/09/2003	21,6	21,7
12/10/2002	22,0	22,4	02/01/2003	27,7	28,3	25/03/2003	28,1	28,4	15/06/2003	22,0	22,2	05/09/2003	21,5	21,3
13/10/2002	22,2	22,7	03/01/2003	27,7	28,3	26/03/2003	28,3	28,4	16/06/2003	22,1	22,1	06/09/2003	21,5	21,3
14/10/2002	22,5	23,1	04/01/2003	27,9	28,3	27/03/2003	28,0	28,5	17/06/2003	22,2	22,3	07/09/2003	21,5	21,4
15/10/2002	22,5	23,3	05/01/2003	28,0	28,7	28/03/2003	27,6	27,8	18/06/2003	22,1	22,1	08/09/2003	21,8	21,4
16/10/2002	22,7	23,5	06/01/2003	28,2	28,8	29/03/2003	27,2	27,4	19/06/2003	22,2	22,1	09/09/2003	22,0	21,6
17/10/2002	22,9	23,9												

Date ¹	Cr ($\mu\text{g.L}^{-1}$)		Mn ($\mu\text{g.L}^{-1}$)		Co ($\mu\text{g.L}^{-1}$)		Ni ($\mu\text{g.L}^{-1}$)		Cu ($\mu\text{g.L}^{-1}$)		Cd ($\mu\text{g.L}^{-1}$)		Pb ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	
	SM	BK	SM	BK	SM	BK	SM	BK	SM	BK	SM	BK	SM	BK
12/10/2002	0,044	0,033	0,723	1,235	0,009	0,025	1,003	1,898	0,020	0,015	0,001	0,001	0,011	0,014
20/10/2002	0,030	0,032	0,654	1,367	0,011	0,034	0,726	2,321	0,028	0,099	0,006	0,010	0,014	0,012
27/10/2002	0,034	0,042	0,904	2,320	0,006	0,029	0,827	2,450	0,020	0,177	0,001	0,005	0,012	0,016
02/11/2002	0,024	0,037	0,809	1,990	0,007	0,038	0,623	2,401	0,033	0,054	0,002	0,005	0,017	0,012
09/11/2002	0,034	0,029	0,808	1,619	0,016	0,049	0,836	2,147	0,147	0,064	0,011	0,003	0,020	0,055
16/11/2002	0,024	0,020	1,035	1,682	0,051	0,056	0,753	1,999	0,144	0,124	0,016	0,015	0,039	0,027
24/11/2002	0,020	0,020	1,055	1,162	0,041	0,054	0,809	1,674	0,080	0,070	0,005	0,004	0,024	0,024
01/12/2002	0,025	0,029	1,008	1,934	0,047	0,057	0,507	1,807	0,170	0,078	0,006	0,005	0,034	0,029
07/12/2002	0,021	0,017	0,911	0,844	0,036	0,051	0,532	1,552	0,065	0,068	0,004	0,003	0,015	0,013
14/12/2002	0,014	0,014	0,685	1,087	0,043	0,046	0,400	1,827	0,044	0,049	0,001	0,002	0,012	0,024
22/12/2002	0,011	0,011	0,762	0,799	0,039	0,048	0,377	1,575	0,064	0,052	0,002	0,002	0,013	0,011
30/12/2002	0,013	0,010	0,999	0,829	0,041	0,060	0,539	2,164	0,109	0,045	0,004	0,002	0,015	0,014
05/01/2003	0,013	0,019	0,880	1,300	0,035	0,068	0,043	2,304	0,035	0,060	0,001	0,002	0,015	0,014
11/01/2003	0,004	0,004	0,581	0,725	0,027	0,033	0,948	1,444	0,017	0,029	0,000	0,001	0,247	0,121
22/01/2003	0,008	0,003	0,634	0,334	0,037	0,020	1,062	0,872	0,041	0,008	0,002	0,000	0,099	0,080
01/02/2003	0,006	0,014	0,566	1,092	0,025	0,050	0,589	1,242	0,007	0,084	0,000	0,007	0,149	0,217
08/02/2003	0,031	0,029	1,059	0,686	0,107	0,055	3,995	2,093	0,085	0,048	0,005	0,003	0,143	0,139
15/02/2003	0,006	0,026	0,852	1,215	0,041	0,061	1,604	1,595	0,019	0,116	0,001	0,004	0,151	0,204
22/02/2003	0,008	0,025	0,934	2,206	0,034	0,127	1,184	3,162	0,029	0,069	0,000	0,003	0,101	0,117
01/03/2003	0,035	0,024	2,066	0,612	0,134	0,030	2,785	0,688	0,079	0,053	0,003	0,000	0,164	0,215
08/03/2003	0,024	0,029	0,619	1,166	0,053	0,076	1,884	1,845	0,032	0,064	0,001	0,000	0,109	0,127
15/03/2003	0,015	0,013	0,897	0,886	0,034	0,057	0,922	1,288	0,030	0,045	0,000	0,000	0,214	0,142
22/03/2003	0,029	0,016	1,170	0,887	0,078	0,049	1,926	1,312	0,043	0,232	0,002	0,002	0,142	0,125
29/03/2003	0,040	0,020	0,925	0,805	0,062	0,063	1,356	2,008	0,061	0,039	0,002	0,000	0,119	0,137
13/04/2003	0,004	0,005	0,305	0,252	0,012	0,014	0,364	0,366	0,011	0,004	0,001	0,000	0,087	0,031
27/04/2003	0,016	0,025	0,515	0,711	0,038	0,043	0,788	1,150	0,005	0,008	0,000	0,000	0,122	0,149
03/05/2003	0,005	0,019	0,381	0,724	0,024	0,043	0,605	1,289	0,006	0,007	0,000	0,001	0,142	0,250
10/05/2003	0,004	0,015	0,596	0,541	0,035	0,043	1,174	1,551	0,009	0,023	0,001	0,000	0,126	0,160
17/05/2003	0,011	0,020	0,399	0,549	0,030	0,042	0,663	1,309	0,015	0,025	0,000	0,000	0,098	0,142
24/05/2003	0,008	0,013	0,853	0,577	0,032	0,042	0,857	1,235	0,008	0,022	0,001	0,004	0,175	0,145
31/05/2003	0,015	0,022	0,517	0,469	0,034	0,050	1,063	1,583	0,010	0,026	0,000	0,000	0,118	0,162
07/06/2003	0,021	0,021	0,480	0,538	0,030	0,032	1,015	1,139	0,028	0,017	0,000	0,001	0,091	0,118
14/06/2003	0,027	0,022	0,518	0,747	0,039	0,041	1,171	1,255	0,026	0,014	0,001	0,000	0,203	0,168
21/06/2003	0,022	0,021	0,734	0,707	0,044	0,042	1,675	1,312	0,019	0,020	0,002	0,001	0,138	0,114
28/06/2003	0,009	0,011	0,616	0,765	0,022	0,030	0,664	0,912	0,009	0,010	0,000	0,000	0,080	0,066
09/07/2003	0,012	0,008	0,396	0,419	0,023	0,032	0,826	1,132	0,008	0,017	0,000	0,001	0,058	0,053
19/07/2003	0,031	0,013	0,853	0,915	0,046	0,040	1,325	1,366	0,021	0,040	0,001	0,001	0,205	0,301
26/07/2003	0,020	0,011	1,008	0,385	0,071	0,025	2,894	0,610	0,016	0,000	0,002	0,000	0,086	0,057
02/08/2003	0,014	0,006	0,803	0,652	0,043	0,032	2,110	1,108	0,002	0,000	0,001	0,000	0,066	0,055
09/08/2003	0,016	0,021	0,417	0,473	0,028	0,037	0,733	0,823	0,000	0,000	0,001	0,001	0,056	0,074
16/08/2003	0,029	-	0,669	-	0,051	-	2,224	-	0,020	-	0,002	-	0,088	-
20/08/2003	-	0,011	-	0,324	-	0,013	-	0,445	-	0,002	-	0,001	-	0,031
23/08/2003	0,024	-	0,768	-	0,034	-	1,121	-	0,009	-	0,001	-	0,055	-
30/08/2003	0,033	0,015	0,825	0,398	0,044	0,019	1,702	0,574	0,000	0,020	0,001	0,000	0,068	0,078
06/09/2003	0,056	0,035	0,660	1,210	0,035	0,064	1,634	2,255	0,016	0,026	0,001	0,002	0,116	0,098
13/09/2003	0,010	0,024	0,654	0,464	0,047	0,023	1,176	0,708	0,019	0,015	0,002	0,000	0,113	0,088

¹ La date indiquée correspond à la médiane de la période comprise entre l'installation et la relève des DGT

Date	Cr (mg.kg^{-1})		Mn (mg.kg^{-1})		Co (mg.kg^{-1})		Ni (mg.kg^{-1})		Cu (mg.kg^{-1})		Cd (mg.kg^{-1})		Pb (mg.kg^{-1})	
	SM	BK	SM	BK	SM	BK	SM	BK	SM	BK	SM	BK	SM	BK
24/10/2002	<LD	<LD	19,06	58,95	<LD	0,33	0,72	2,64	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD
20/11/2002	<LD	<LD	24,53	45,05	<LD	0,25	0,73	2,42	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD
18/12/2002	<LD	<LD	21,50	53,40	<LD	0,30	0,67	2,35	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD
29/01/2003	<LD	<LD	22,43	47,17	<LD	0,35	0,70	2,39	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD
19/02/2003	<LD	<LD	19,95	58,70	<LD	0,41	0,75	2,62	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD
19/03/2003	<LD	<LD	30,92	64,71	<LD	0,79	0,95	3,90	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD
24/04/2003	<LD	<LD	29,21	46,45	<LD	0,48	0,79	2,65	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD
14/05/2003	<LD	<LD	35,23	46,45	<LD	0,49	1,56	2,41	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD
11/06/2003	<LD	<LD	30,93	40,06	<LD	0,47	0,92	2,65	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD
16/07/2003	<LD	<LD	25,70	39,94	<LD	0,40	0,95	2,38	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD
13/08/2003	<LD	<LD	33,88	37,26	<LD	0,41	1,19	2,26	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD
10/09/2003	<LD	<LD	31,97	53,86	<LD	0,53	1,03	2,65	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD	<LD

< LD : les concentrations mesurées en solution sont inférieures aux limites de détection de la méthode

Date de pêche	Individu	Hauteur (mm)	Poids frais (g)								Poids sec de la coquille (g)
			Total	Chairs	Muscle	Gonade	Gl. digestive	Branchies	Manteau	Reste	
21/08/2002	# 1	72,95	51,51	9,71	5,07	0,43	0,60	0,91	2,14	0,54	30,53
21/08/2002	# 2	70,10	48,49	10,19	4,92	0,44	0,68	0,95	2,48	0,72	27,96
21/08/2002	# 3	71,60	56,44	11,16	6,38	0,62	0,77	0,71	2,11	0,57	33,34
21/08/2002	# 4	72,10	65,33	7,52	3,30	0,18	0,60	0,75	2,13	0,56	39,63
21/08/2002	# 5	73,10	45,88	9,62	4,91	0,23	0,69	0,87	2,31	0,60	26,83
21/08/2002	# 6	72,25	54,07	9,66	5,20	0,35	0,66	0,69	2,11	0,66	32,95
21/08/2002	# 7	75,10	63,35	13,68	7,09	0,62	1,06	1,04	3,03	0,83	38,18
21/08/2002	# 8	74,15	56,55	10,11	5,37	0,26	0,82	0,77	2,15	0,74	34,68
21/08/2002	# 9	74,95	64,42	13,73	7,61	0,83	1,15	0,92	2,30	0,91	38,84
21/08/2002	# 10	74,15	55,61	10,72	5,51	0,46	0,68	0,80	2,65	0,62	33,29
21/08/2002	# 11	76,25	59,73	11,92	6,04	0,42	0,88	0,96	2,91	0,72	34,35
21/08/2002	# 12	75,45	70,93	16,43	8,53	1,01	1,23	1,11	3,48	1,06	39,43
21/08/2002	# 21	78,70	77,01	16,70	7,89	1,12	1,30	1,17	4,18	1,03	42,94
21/08/2002	# 22	82,70	80,86	18,36	9,56	1,01	1,67	1,15	4,12	0,86	44,22
21/08/2002	# 23	82,50	80,89	17,47	8,70	0,83	1,40	1,47	4,12	0,95	46,03
21/08/2002	# 24	88,00	105,87	19,55	9,16	0,87	1,50	1,65	4,81	1,57	58,31
21/08/2002	# 25	94,80	123,14	26,67	12,10	3,29	2,62	2,03	5,16	1,47	66,88
21/08/2002	# 26	67,40	53,18	9,09	4,49	0,70	0,63	0,67	1,91	0,69	33,86
21/08/2002	# 27	67,30	52,41	9,21	4,45	0,38	0,65	0,68	2,49	0,56	30,32
02/10/2002	# 1	74,40	66,32	14,41	7,12	1,54	0,91	1,11	2,76	0,96	40,63
02/10/2002	# 2	73,20	51,99	9,46	4,50	0,66	0,63	0,85	2,19	0,62	31,08
02/10/2002	# 3	68,90	40,59	7,11	3,32	0,37	0,44	0,74	1,80	0,45	23,90
02/10/2002	# 4	71,50	52,08	11,78	4,62	2,43	0,60	0,96	2,24	0,93	31,81
02/10/2002	# 5	62,30	33,32	6,37	3,11	0,46	0,44	0,54	1,44	0,37	19,73
02/10/2002	# 6	84,20	70,90	14,54	6,07	1,29	1,08	1,53	3,69	0,88	40,62
02/10/2002	# 7	82,10	87,82	15,87	7,36	1,24	1,06	1,26	3,80	1,16	52,13
02/10/2002	# 8	89,70	107,50	23,49	10,72	1,95	1,67	1,90	5,77	1,47	59,72
02/10/2002	# 9	73,60	54,32	10,75	5,31	0,71	0,75	0,84	2,16	0,98	30,52
02/10/2002	# 10	107,20	190,96	42,59	20,91	3,05	2,99	3,20	9,23	3,22	107,67
02/10/2002	# 11	96,80	129,98	24,83	10,95	1,99	1,79	2,31	6,16	1,64	74,30
02/10/2002	# 12	99,90	115,30	28,54	12,73	2,40	2,36	2,58	6,90	1,56	60,46
02/10/2002	# 13	90,50	109,15	22,59	10,81	1,89	1,70	1,88	4,77	1,55	61,24
02/10/2002	# 14	73,70	61,18	12,91	6,74	1,02	0,96	0,89	2,62	0,69	35,83
02/10/2002	# 15	77,80	59,44	12,12	6,04	1,20	0,79	0,86	2,47	0,77	34,31
02/10/2002	# 16	83,10	68,58	13,35	6,66	1,04	0,89	1,16	2,79	0,82	39,20
02/10/2002	# 17	86,60	95,27	16,71	7,66	1,03	1,35	1,37	3,86	1,43	55,86
02/10/2002	# 18	92,80	99,11	22,57	11,92	1,87	1,68	1,54	4,43	1,12	55,43
30/10/2002	# 1	95,50	126,65	28,40	11,99	2,56	1,94	2,08	8,36	1,47	72,59
30/10/2002	# 2	95,40	136,51	25,79	10,30	3,12	1,52	2,45	6,76	1,64	81,47
30/10/2002	# 3	88,20	143,84	27,85	13,28	2,41	2,03	2,15	6,40	1,59	83,88
30/10/2002	# 4	91,80	126,36	24,82	11,90	2,46	2,02	1,79	5,35	1,31	77,68
30/10/2002	# 5	89,70	103,79	20,01	9,68	1,69	1,48	1,65	4,54	0,98	63,88
30/10/2002	# 6	84,80	87,15	15,49	7,08	1,42	0,90	1,42	4,03	0,64	54,75
30/10/2002	# 7	86,70	117,86	19,16	8,58	1,92	1,02	1,49	4,87	1,29	70,66
30/10/2002	# 8	80,40	77,83	10,57	5,23	0,35	0,70	0,85	2,89	0,55	47,14
30/10/2002	# 9	84,50	87,87	20,13	9,37	2,82	1,53	1,47	3,83	1,10	47,98
30/10/2002	# 10	73,60	54,36	10,25	4,44	1,23	0,49	0,96	2,45	0,68	31,95
30/10/2002	# 11	80,00	83,09	18,80	9,27	2,46	1,26	1,27	3,64	0,90	49,53
30/10/2002	# 12	73,40	57,52	11,65	4,93	2,09	0,66	0,84	2,46	0,67	33,57
30/10/2002	# 13	75,10	65,25	13,48	6,42	1,88	0,86	0,91	2,69	0,73	38,30
30/10/2002	# 14	71,40	55,67	10,46	4,82	0,89	0,68	0,87	2,46	0,75	33,02
30/10/2002	# 15	82,40	74,13	15,49	7,22	1,91	0,88	1,21	3,31	0,95	42,71
30/10/2002	# 16	69,60	44,28	8,78	4,21	0,83	0,46	0,79	1,98	0,50	25,47
30/10/2002	# 17	77,60	78,26	16,79	9,28	1,38	1,10	1,04	3,03	0,97	47,03
30/10/2002	# 18	63,60	48,05	8,86	3,78	1,37	0,42	0,61	2,07	0,61	29,80
30/10/2002	# 19	67,70	50,86	9,53	3,99	2,05	0,51	0,73	1,71	0,55	29,93
28/11/2002	# 1	98,25	130,36	23,89	8,80	3,96	1,44	2,54	5,48	1,69	74,69
28/11/2002	# 2	97,60	131,62	28,16	8,36	7,48	1,56	2,71	5,97	2,07	71,75
28/11/2002	# 3	91,80	110,62	24,87	8,60	6,39	1,31	2,20	4,43	1,95	63,57
28/11/2002	# 4	87,30	103,02	22,88	9,33	3,57	1,50	2,02	5,13	1,34	59,42
28/11/2002	# 5	92,15	116,11	25,39	9,06	6,32	1,20	2,21	5,10	1,50	67,88
28/11/2002	# 6	86,60	87,55	19,82	6,81	5,10	1,05	1,75	3,83	1,29	48,59
28/11/2002	# 7	82,50	75,26	16,04	6,00	4,42	0,72	1,33	2,44	1,14	44,77
28/11/2002	# 8	81,60	83,22	15,52	6,75	1,11	1,16	1,55	3,80	1,16	50,58
28/11/2002	# 9	80,60	70,90	17,66	7,31	3,39	0,90	1,60	3,13	1,33	41,05
28/11/2002	# 10	77,60	54,18	11,45	4,17	2,10	0,46	1,13	2,75	0,85	33,19
28/11/2002	# 11	78,70	62,76	11,77	4,49	1,65	0,58	0,92	3,07	1,07	37,85
28/11/2002	# 12	73,70	67,60	15,89	6,32	3,24	0,78	1,20	3,46	0,90	41,02
28/11/2002	# 13	77,20	64,54	13,56	5,13	2,32	0,70	1,25	3,07	1,10	37,24
28/11/2002	# 14	70,10	49,06	11,66	4,45	2,83	0,53	1,06	1,90	0,88	28,67
28/11/2002	# 15	68,70	49,17	10,66	3,84	2,05	0,51	0,98	2,48	0,80	29,96
28/11/2002	# 16	72,10	56,95	9,14	3,78	0,87	0,44	1,02	2,38	0,66	33,88
28/11/2002	# 17	69,90	54,85	10,74	4,44	0,90	0,65	1,10	2,80	0,86	32,76
28/11/2002	# 18	64,70	40,55	7,25	2,53	1,15	0,40	0,76	1,91	0,50	25,13
03/01/2003	# 1	91,40	104,05	20,70	8,05	3,17	1,21	1,97	4,41	1,89	60,30
03/01/2003	# 2	89,40	130,77	18,74	7,20	2,41	1,33	1,72	4,33	1,76	74,48
03/01/2003	# 3	86,00	84,95	18,07	6,66	1,84	1,49	2,08	4,47	1,54	51,50
03/01/2003	# 4	86,00	93,53	18,80	7,86	2,33	1,14	1,96	3,92	1,59	54,13
03/01/2003	# 5	85,20	83,39	16,53	6,08	2,15	1,17	1,64	3,54	1,95	46,52
03/01/2003	# 6	84,60	82,73	12,84	4,98	1,95	0,69	1,06	3,03	1,12	49,63
03/01/2003	# 7	82,30	79,71	14,05	5,89	1,91	0,72	1,36	2,83	1,34	44,70
03/01/2003	# 8	81,50	68,47	13,80	5,59	1,58	1,03	1,45	2,96	1,19	41,83
03/01/2003	# 9	80,40	72,64	12,28	4,54	1,81	0,78	1,15	2,63	1,37	44,05
03/01/2003	# 10	78,60	56,61	11,57	4,32	1,34	0,86	1,28	2,69	1,08	34,45
03/01/2003	# 11	77,40	54,93	11,98	4,59	1,40	0,81	1,05	3,02	1,11	35,15

Date de pêche	Individu	Hauteur (mm)	Poids frais (g)								Poids sec de la coquille (g)
			Total	Chairs	Muscle	Gonade	Gl. digestive	Branchies	Manteau	Reste	
03/01/2003	# 12	75,70	60,20	11,39	4,96	1,22	0,66	1,15	2,37	1,05	35,87
03/01/2003	# 13	74,60	57,00	12,61	5,28	1,53	0,70	1,28	2,59	1,24	35,55
03/01/2003	# 14	74,60	70,69	11,22	4,60	1,34	0,55	1,01	2,53	1,20	42,14
03/01/2003	# 15	74,50	55,16	10,71	3,94	1,33	0,56	1,12	2,61	1,15	32,19
03/01/2003	# 16	74,40	61,35	9,30	3,72	1,16	0,50	0,85	2,28	0,79	37,58
03/01/2003	# 17	67,90	49,54	10,26	4,05	1,48	0,61	0,91	2,28	0,94	28,38
03/01/2003	# 18	63,80	37,45	9,32	3,18	1,27	0,56	0,97	2,36	0,99	23,68
29/01/2003	# 1	94,10	128,99	23,20	8,73	2,92	1,45	2,81	5,30	2,00	73,66
29/01/2003	# 2	93,60	134,85	18,18	6,64	0,94	1,30	2,34	5,59	1,36	77,33
29/01/2003	# 3	88,50	92,00	13,54	5,34	0,88	0,89	1,58	3,68	1,17	54,53
29/01/2003	# 4	88,00	91,04	14,55	5,13	0,97	0,81	2,02	4,42	1,20	53,68
29/01/2003	# 5	86,00	93,94	15,94	7,04	1,08	0,88	1,73	3,91	1,30	54,25
29/01/2003	# 6	85,20	88,32	18,36	6,78	3,27	1,18	1,78	3,84	1,52	49,25
29/01/2003	# 7	78,70	72,94	13,47	5,19	1,62	0,70	1,31	3,57	1,09	44,62
29/01/2003	# 8	77,70	74,79	12,25	5,14	0,84	0,50	1,41	3,24	1,12	44,45
29/01/2003	# 9	77,60	66,02	11,29	5,21	0,67	0,58	1,22	2,67	0,94	40,04
29/01/2003	# 10	77,00	69,85	13,38	5,18	2,12	0,85	1,16	2,97	1,09	42,27
29/01/2003	# 11	76,70	61,89	11,49	4,80	1,16	0,66	1,19	2,74	0,94	37,12
29/01/2003	# 12	75,80	60,39	8,70	3,16	0,36	0,48	1,01	2,93	0,76	36,92
29/01/2003	# 13	73,80	58,94	12,22	5,76	0,97	0,68	1,10	2,75	0,97	33,63
29/01/2003	# 14	73,50	65,03	10,56	4,12	1,38	0,54	0,95	2,74	0,83	40,27
29/01/2003	# 15	67,60	46,41	8,20	3,43	1,04	0,42	0,67	1,91	0,74	28,69
29/01/2003	# 16	63,40	43,24	7,70	2,99	0,97	0,39	0,65	2,10	0,60	26,67
29/01/2003	# 17	61,10	34,23	6,27	2,80	0,66	0,31	0,58	1,41	0,52	22,06
29/01/2003	# 18	59,80	37,70	5,74	2,28	0,65	0,28	0,62	1,45	0,46	23,19
26/02/2003	# 1	92,50	120,75	13,75	4,38	1,32	0,88	1,69	4,41	1,05	71,03
26/02/2003	# 2	92,40	121,62	11,91	2,88	0,49	0,77	1,77	4,87	1,13	69,78
26/02/2003	# 3	88,80	107,81	16,05	5,49	1,85	1,25	2,02	3,99	1,45	63,51
26/02/2003	# 4	88,30	81,38	11,45	4,68	1,42	0,46	1,20	2,66	1,03	49,78
26/02/2003	# 5	86,00	96,63	14,96	4,43	1,90	0,87	1,61	4,76	1,40	56,52
26/02/2003	# 6	85,10	98,05	15,26	4,90	2,09	1,09	1,92	4,24	1,02	54,52
26/02/2003	# 7	83,40	86,85	13,33	5,17	1,29	0,85	1,49	3,35	1,16	50,90
26/02/2003	# 8	81,30	73,51	14,44	4,71	3,65	0,55	1,26	3,16	1,12	42,38
26/02/2003	# 9	80,60	81,72	14,91	4,86	2,61	0,66	1,42	4,23	1,14	48,25
26/02/2003	# 10	78,40	73,29	10,88	4,14	0,63	0,69	0,79	3,64	0,99	43,33
26/02/2003	# 11	76,70	65,72	12,38	4,32	1,89	0,52	1,11	3,25	1,29	38,57
26/02/2003	# 12	76,50	65,45	10,50	3,66	0,99	0,64	1,03	3,22	0,95	37,01
26/02/2003	# 13	75,10	56,22	8,68	2,46	0,69	0,67	0,94	3,04	0,88	32,57
26/02/2003	# 14	74,90	67,44	10,69	4,20	1,52	0,54	0,98	2,43	1,02	42,05
26/02/2003	# 15	74,70	67,21	11,06	4,83	0,85	0,53	0,90	3,18	0,77	40,14
26/02/2003	# 16	74,50	54,93	9,38	3,58	0,69	0,50	1,00	2,84	0,78	32,28
26/02/2003	# 17	70,50	57,32	11,29	3,36	2,15	0,61	1,12	3,11	0,94	34,30
26/02/2003	# 18	66,10	48,93	9,00	3,61	1,49	0,55	0,66	2,00	0,70	30,46
26/02/2003	# 19	60,80	31,97	4,56	2,00	0,26	0,21	0,48	1,20	0,41	20,01
26/02/2003	# 20	55,50	24,95	2,97	1,24	0,16	0,13	0,30	0,84	0,30	15,81
26/03/2003	# 1	96,70	120,05	18,19	6,70	0,99	1,24	2,21	5,29	1,75	72,20
26/03/2003	# 2	90,00	124,27	17,47	5,51	1,16	1,16	2,11	5,93	1,60	72,32
26/03/2003	# 3	88,40	90,52	14,79	6,06	0,87	0,90	1,62	4,02	1,32	55,57
26/03/2003	# 4	87,20	102,89	15,00	5,34	1,26	0,98	1,65	4,43	1,35	64,38
26/03/2003	# 5	86,80	110,85	15,05	5,80	1,15	1,04	1,47	4,25	1,34	66,25
26/03/2003	# 6	86,00	94,47	15,67	5,21	2,43	1,00	1,37	4,16	1,50	57,96
26/03/2003	# 7	84,20	88,50	12,41	4,56	0,62	1,01	1,46	3,78	0,98	54,96
26/03/2003	# 8	79,90	73,55	11,81	4,99	0,63	0,67	1,31	3,23	0,97	43,43
26/03/2003	# 9	79,60	83,07	13,97	5,26	1,09	0,89	1,49	4,09	1,16	49,26
26/03/2003	# 10	78,60	77,83	12,05	4,16	0,48	0,75	1,53	4,20	0,94	49,90
26/03/2003	# 11	78,20	62,84	12,68	4,78	1,34	0,75	1,53	3,26	1,02	38,92
26/03/2003	# 12	78,10	59,61	10,08	4,32	0,29	0,57	1,23	2,85	0,83	37,91
26/03/2003	# 13	75,00	54,24	9,01	3,13	0,30	0,56	1,16	3,00	0,86	36,06
26/03/2003	# 14	74,90	62,72	12,88	4,67	1,95	0,66	1,26	3,23	1,10	37,97
26/03/2003	# 15	74,70	55,72	9,78	3,79	0,93	0,45	1,11	2,73	0,77	34,41
26/03/2003	# 16	74,00	60,56	10,92	4,57	1,08	0,50	1,20	2,65	0,92	38,73
26/03/2003	# 17	73,80	57,67	10,24	4,09	0,62	0,59	1,13	2,82	0,99	37,87
26/03/2003	# 18	72,60	57,82	8,24	2,92	0,33	0,56	1,06	2,64	0,74	37,05
26/03/2003	# 19	71,40	55,26	9,90	4,07	0,87	0,46	1,12	2,55	0,82	33,43
26/03/2003	# 20	70,30	55,39	6,69	2,05	0,37	0,36	0,79	2,43	0,69	36,84
26/03/2003	# 21	64,80	36,45	6,37	-	-	-	-	-	-	21,90
26/03/2003	# 22	63,50	36,24	5,18	-	-	-	-	-	-	23,54
26/03/2003	# 23	63,50	34,04	6,73	-	-	-	-	-	-	20,48
26/03/2003	# 24	63,30	36,24	6,55	-	-	-	-	-	-	22,81
26/03/2003	# 25	62,80	39,23	6,25	-	-	-	-	-	-	25,37
26/03/2003	# 26	60,10	34,20	5,84	-	-	-	-	-	-	21,61
26/03/2003	# 27	60,10	35,58	6,08	-	-	-	-	-	-	23,29
26/03/2003	# 28	58,40	33,96	6,00	-	-	-	-	-	-	22,88
26/03/2003	# 29	56,00	26,25	4,93	-	-	-	-	-	-	15,94
26/03/2003	# 30	56,00	24,75	4,20	-	-	-	-	-	-	16,16
26/03/2003	# 31	54,50	23,49	4,03	-	-	-	-	-	-	15,10
26/03/2003	# 32	53,20	23,37	3,58	-	-	-	-	-	-	14,81
24/04/2003	# 1	94,20	136,17	19,98	6,65	2,34	1,42	2,74	5,37	1,46	79,20
24/04/2003	# 2	90,00	95,81	13,91	5,65	0,52	0,99	1,75	3,95	1,06	58,77
24/04/2003	# 3	89,10	99,54	16,66	6,45	0,74	1,16	2,11	4,71	1,49	57,21
24/04/2003	# 4	88,60	97,45	14,99	6,49	0,84	0,95	1,67	3,93	1,10	56,00
24/04/2003	# 5	88,00	106,74	15,10	6,87	1,00	1,07	1,40	3,56	1,21	63,80
24/04/2003	# 6	87,70	96,41	16,93	6,44	2,46	0,93	1,63	4,06	1,40	55,36
24/04/2003	# 7	82,20	75,96	12,76	4,90	2,13	0,61	1,21	2,92	0,99	45,76
24/04/2003	# 8	81,30	67,69	8,06	3,59	0,21	0,43	0,84	2,26	0,74	41,83

Date de pêche	Individu	Hauteur (mm)	Poids frais (g)							Poids sec de la coquille (g)	
			Total	Chairs	Muscle	Gonade	Gl. digestive	Branchies	Manteau		Reste
24/04/2003	# 9	79,80	67,98	9,58	3,80	0,65	0,50	0,91	2,97	0,75	42,55
24/04/2003	# 10	78,10	68,60	14,00	5,13	2,37	0,58	1,37	3,21	1,33	40,54
24/04/2003	# 11	76,60	83,82	15,48	5,47	1,85	1,06	1,39	4,46	1,25	49,83
24/04/2003	# 12	76,20	70,89	12,71	4,78	1,24	0,66	1,30	3,70	1,02	42,33
24/04/2003	# 13	74,80	67,80	11,21	4,46	1,06	0,61	1,23	2,82	1,02	40,71
24/04/2003	# 14	72,80	53,10	8,75	3,67	0,63	0,51	0,86	2,33	0,75	31,13
24/04/2003	# 15	71,00	53,63	7,86	3,19	0,13	0,42	0,82	2,63	0,67	32,23
24/04/2003	# 16	70,10	60,72	10,10	3,98	0,97	0,52	0,94	2,80	0,89	36,37
24/04/2003	# 17	69,00	43,57	7,67	3,16	0,65	0,55	0,69	1,96	0,67	26,97
24/04/2003	# 18	67,00	37,87	6,34	2,34	0,67	0,26	0,61	1,82	0,65	24,16
24/04/2003	# 19	62,90	36,99	5,74	2,37	0,27	0,27	0,67	1,65	0,53	23,06
24/04/2003	# 20	56,40	27,71	3,85	1,55	0,05	0,17	0,49	1,22	0,38	17,23
24/04/2003	# 21	50,10	19,87	-	-	-	-	-	-	-	13,03
21/05/2003	# 1	91,10	128,63	24,61	11,19	1,48	1,84	2,53	5,21	2,36	75,58
21/05/2003	# 2	90,80	134,46	20,73	8,57	0,63	1,72	2,61	5,49	1,71	79,73
21/05/2003	# 3	88,30	108,31	18,72	6,17	1,11	1,50	2,24	5,83	1,87	64,30
21/05/2003	# 4	88,10	92,56	16,30	5,96	0,81	1,21	1,83	4,65	1,83	59,52
21/05/2003	# 5	87,50	118,68	20,52	8,70	0,81	1,21	2,17	6,03	1,61	69,63
21/05/2003	# 6	85,90	97,72	19,86	8,79	0,69	1,35	1,93	5,53	1,56	54,25
21/05/2003	# 7	83,00	74,93	14,80	6,90	0,68	1,17	1,64	3,25	1,15	46,86
21/05/2003	# 8	82,80	73,53	13,23	6,08	0,66	0,70	1,43	3,25	1,10	45,33
21/05/2003	# 9	79,20	64,60	12,40	6,08	0,41	0,75	1,42	2,76	0,98	36,46
21/05/2003	# 10	78,90	65,20	10,61	4,35	0,27	0,53	1,03	3,49	0,94	40,26
21/05/2003	# 11	77,40	64,07	9,59	3,95	0,20	0,61	1,13	2,88	0,82	40,76
21/05/2003	# 12	76,60	66,38	11,59	4,92	0,44	0,70	1,23	3,25	1,05	43,39
21/05/2003	# 13	74,80	67,51	13,44	5,99	0,80	1,05	1,19	3,27	1,13	43,75
21/05/2003	# 14	73,50	57,20	9,05	3,85	0,38	0,53	0,93	2,58	0,77	36,45
21/05/2003	# 15	73,30	55,99	9,49	4,35	0,29	0,55	0,86	2,66	0,79	36,64
21/05/2003	# 16	71,60	45,87	7,12	2,83	0,11	0,47	0,76	2,42	0,54	28,25
21/05/2003	# 17	68,50	47,11	7,60	3,40	0,13	0,47	0,78	2,15	0,66	29,57
21/05/2003	# 18	67,00	41,59	7,42	3,18	0,18	0,45	0,78	1,87	0,95	24,76
21/05/2003	# 19	66,40	-	-	-	-	-	-	-	-	27,44
21/05/2003	# 20	65,80	-	-	-	-	-	-	-	-	30,46
21/05/2003	# 21	63,20	-	-	-	-	-	-	-	-	26,33
21/05/2003	# 22	62,70	-	-	-	-	-	-	-	-	22,22
21/05/2003	# 23	61,80	-	-	-	-	-	-	-	-	22,03
21/05/2003	# 24	56,50	-	-	-	-	-	-	-	-	16,97
21/05/2003	# 25	43,80	-	-	-	-	-	-	-	-	7,74
21/05/2003	# 26	29,40	-	-	-	-	-	-	-	-	2,36
21/05/2003	# 27	28,50	-	-	-	-	-	-	-	-	1,63
23/07/2003	# 1	88,30	92,52	18,94	8,98	0,89	1,24	1,34	5,09	1,40	53,86
23/07/2003	# 2	88,30	99,23	18,21	7,46	1,43	1,35	1,65	4,78	1,54	56,76
23/07/2003	# 3	88,20	85,26	14,57	6,10	0,61	0,99	1,62	4,07	1,18	52,08
23/07/2003	# 4	87,50	89,23	15,12	6,77	0,59	0,96	1,35	4,20	1,26	54,77
23/07/2003	# 5	87,00	81,20	19,02	8,88	1,51	1,40	1,58	3,97	1,68	47,04
23/07/2003	# 6	86,10	84,08	16,15	7,81	0,39	1,11	1,53	3,96	1,36	51,35
23/07/2003	# 7	85,30	90,09	18,49	8,34	0,81	1,18	1,33	5,37	1,45	53,25
23/07/2003	# 8	83,30	77,92	15,11	7,38	0,49	1,17	1,47	3,51	1,09	46,62
23/07/2003	# 9	81,30	70,43	14,71	7,23	0,30	0,95	1,22	3,81	1,19	42,74
23/07/2003	# 10	80,60	72,37	14,58	6,35	0,70	1,16	1,24	3,69	1,45	43,98
23/07/2003	# 11	80,50	82,46	16,57	8,25	0,67	1,31	1,35	3,41	1,57	49,80
23/07/2003	# 12	79,90	66,46	17,80	7,20	3,32	1,10	1,40	3,51	1,26	36,66
23/07/2003	# 13	72,30	47,45	11,23	5,19	1,11	0,81	0,77	2,41	0,94	26,85
23/07/2003	# 14	71,20	44,47	9,74	4,69	0,69	0,66	0,76	2,08	0,85	25,29
23/07/2003	# 15	65,80	41,73	6,79	3,39	0,13	0,49	0,61	1,59	0,59	24,15
23/07/2003	# 16	63,20	39,32	8,34	4,06	0,49	0,51	0,59	1,83	0,86	21,21
23/07/2003	# 17	59,70	30,15	5,96	2,80	0,17	0,47	0,54	1,56	0,42	17,42
23/07/2003	# 18	55,30	20,12	3,98	1,63	0,16	0,27	0,42	1,13	0,36	11,48
23/07/2003	# 19	51,90	21,30	-	-	-	-	-	-	-	13,29
23/07/2003	# 20	47,60	15,97	-	-	-	-	-	-	-	9,86
23/07/2003	# 21	43,40	10,77	-	-	-	-	-	-	-	6,26
23/07/2003	# 22	40,90	10,33	-	-	-	-	-	-	-	6,37
27/08/2003	# 1	90,90	109,89	19,41	7,99	0,83	1,38	1,95	5,80	1,47	64,63
27/08/2003	# 2	89,70	106,29	20,92	9,44	1,89	1,24	1,85	4,84	1,67	62,66
27/08/2003	# 3	88,60	90,58	19,70	9,28	1,33	1,04	1,74	4,60	1,72	50,96
27/08/2003	# 4	88,50	98,15	18,34	7,76	0,72	1,22	1,83	5,41	1,39	58,98
27/08/2003	# 5	86,50	87,30	17,71	8,47	0,47	1,47	1,67	4,44	1,19	51,33
27/08/2003	# 6	86,30	93,13	21,08	10,22	1,23	1,52	1,80	4,85	1,45	54,28
27/08/2003	# 7	85,10	79,39	16,76	7,70	0,95	1,02	1,74	3,89	1,47	45,66
27/08/2003	# 8	83,40	87,53	19,78	9,19	2,03	1,33	1,59	4,29	1,35	50,44
27/08/2003	# 9	83,10	74,86	15,52	6,85	0,79	0,94	1,59	3,98	1,36	44,70
27/08/2003	# 10	81,70	73,38	16,59	7,60	1,05	1,15	1,43	4,19	1,18	41,72
27/08/2003	# 11	81,70	69,07	12,38	6,19	0,25	0,84	1,13	2,83	1,15	41,40
27/08/2003	# 12	80,60	72,08	14,52	6,75	0,64	0,96	1,29	3,83	1,06	41,31
27/08/2003	# 13	80,60	64,88	13,06	5,99	0,31	1,03	1,39	3,28	1,07	34,07
27/08/2003	# 14	77,80	65,51	12,04	5,13	0,55	0,71	1,06	3,54	1,04	40,05
27/08/2003	# 15	74,10	56,51	11,42	5,24	0,48	0,81	0,81	3,05	1,04	33,09
27/08/2003	# 16	73,40	52,52	10,55	4,85	0,51	0,69	0,96	2,70	0,85	31,77
27/08/2003	# 17	72,70	50,32	10,11	4,39	0,50	0,77	0,92	2,71	0,83	28,03
27/08/2003	# 18	69,20	61,24	10,32	5,09	0,31	0,70	0,75	2,68	0,80	37,10
27/08/2003	# 19	56,50	27,47	4,86	2,41	0,10	0,34	0,41	1,19	0,40	16,02
27/08/2003	# 20	47,90	-	-	-	-	-	-	-	-	10,50
27/08/2003	# 21	43,00	-	-	-	-	-	-	-	-	7,68
27/08/2003	# 22	42,50	-	-	-	-	-	-	-	-	7,90

Date de pêche	Individu	Hauteur (mm)	Poids frais (g)								Poids sec de la coquille (g)
			Total	Chairs	Muscle	Gonade	Gl. digestive	Branchies	Manteau	Reste	
21/08/2002	# 1	70,75	53,00	8,84	4,72	0,39	0,83	0,59	1,80	0,52	32,03
21/08/2002	# 2	78,65	67,45	10,63	5,31	0,29	0,88	0,71	2,55	0,90	39,30
21/08/2002	# 3	70,15	49,47	7,23	3,42	0,25	0,59	0,71	1,81	0,45	29,05
21/08/2002	# 4	69,35	48,37	9,06	4,53	0,79	0,78	0,60	1,62	0,76	28,68
21/08/2002	# 5	72,30	52,53	7,98	4,02	0,27	0,59	0,73	1,79	0,58	31,47
21/08/2002	# 6	82,80	80,78	14,31	7,48	0,84	1,08	1,10	2,83	0,98	45,97
21/08/2002	# 7	78,55	84,22	13,99	6,90	0,56	1,31	0,96	3,07	1,20	49,95
21/08/2002	# 8	75,65	57,57	8,81	4,35	0,32	0,67	0,69	2,19	0,59	35,64
21/08/2002	# 9	74,90	58,41	9,62	5,48	0,14	0,72	0,73	1,90	0,65	35,97
21/08/2002	# 10	82,60	79,33	14,07	7,09	0,63	1,14	1,17	3,17	0,89	43,70
21/08/2002	# 11	66,15	43,50	6,78	3,43	0,33	0,52	0,48	1,43	0,59	25,75
21/08/2002	# 12	64,70	38,29	5,88	2,93	0,27	0,52	0,49	1,26	0,41	23,17
21/08/2002	# 13	87,10	93,79	19,87	9,10	1,84	1,43	1,54	4,31	1,65	61,94
21/08/2002	# 14	88,35	90,33	15,89	6,85	0,92	1,68	1,76	3,33	1,36	61,41
21/08/2002	# 15	56,10	25,45	4,12	2,06	0,13	0,30	0,40	0,90	0,33	17,81
09/10/2002	# 1	91,20	103,09	17,13	6,93	1,04	1,43	1,80	4,44	1,51	68,92
09/10/2002	# 2	78,30	53,09	10,27	5,21	0,59	0,68	0,61	2,45	0,73	34,38
09/10/2002	# 3	91,30	113,67	22,93	9,75	2,95	2,02	1,73	4,89	1,61	74,02
09/10/2002	# 4	82,80	70,60	15,34	8,05	0,90	1,22	1,22	3,04	0,91	44,39
09/10/2002	# 5	85,40	79,12	17,72	9,29	1,70	1,28	0,97	3,48	0,99	48,66
09/10/2002	# 6	84,90	95,20	17,94	9,87	1,16	1,75	1,22	2,29	1,65	55,42
09/10/2002	# 7	86,90	88,10	14,63	7,23	1,11	1,10	0,72	3,24	1,25	51,58
09/10/2002	# 8	86,10	67,96	14,86	7,76	1,11	1,27	0,47	3,13	1,11	43,64
09/10/2002	# 9	87,60	94,28	19,15	9,74	1,14	1,56	1,09	4,32	1,30	58,67
09/10/2002	# 10	70,80	47,66	8,54	4,67	0,72	0,64	0,24	1,68	0,60	32,04
09/10/2002	# 11	81,50	75,40	16,75	8,72	0,94	1,36	0,68	3,78	1,27	48,09
09/10/2002	# 12	79,10	61,40	11,30	5,37	0,59	1,21	0,41	2,56	1,17	37,62
09/10/2002	# 13	72,60	50,64	9,86	5,17	0,72	0,75	0,32	2,08	0,82	32,41
09/10/2002	# 14	81,40	86,65	11,89	5,63	0,27	1,27	0,59	3,05	1,08	51,71
09/10/2002	# 15	70,80	41,65	8,41	4,72	0,43	0,66	0,25	1,77	0,58	28,14
09/10/2002	# 16	68,60	42,04	7,11	3,55	0,29	0,59	0,45	1,67	0,55	24,92
09/10/2002	# 17	77,00	75,05	13,90	6,86	1,00	1,11	0,92	3,02	1,00	43,37
09/10/2002	# 18	63,10	34,27	6,02	2,78	0,25	0,35	0,54	1,69	0,42	20,62
30/10/2002	# 1	90,50	91,86	19,38	7,41	3,09	1,02	2,03	4,18	1,64	52,78
30/10/2002	# 2	92,70	128,47	29,53	12,34	4,65	1,69	2,73	6,29	1,84	73,69
30/10/2002	# 3	96,90	114,78	24,44	8,14	6,15	1,15	2,38	4,74	1,88	63,90
30/10/2002	# 4	84,90	85,99	15,96	6,19	2,89	0,79	1,52	3,61	0,96	51,59
30/10/2002	# 5	90,70	86,67	16,49	6,63	2,51	0,77	1,91	3,59	1,08	52,67
30/10/2002	# 6	80,20	64,48	13,12	4,81	2,73	0,73	1,31	2,68	0,86	38,33
30/10/2002	# 7	85,70	96,04	18,10	6,85	2,85	1,22	2,15	3,61	1,43	56,60
30/10/2002	# 8	81,40	68,16	11,02	3,72	1,42	0,69	1,37	2,89	0,94	38,76
30/10/2002	# 9	80,70	73,91	15,98	6,30	2,83	0,88	1,56	3,45	0,95	44,77
30/10/2002	# 10	67,10	42,12	7,81	3,23	1,23	0,45	0,71	1,65	0,54	25,84
30/10/2002	# 11	74,70	51,86	9,49	3,85	1,19	0,60	0,86	2,31	0,69	32,95
30/10/2002	# 12	77,90	66,29	14,17	5,99	2,13	0,91	1,18	2,96	1,00	40,05
30/10/2002	# 13	72,10	50,96	8,86	3,09	1,42	0,59	0,82	2,18	0,77	32,54
30/10/2002	# 14	68,50	42,89	7,83	3,33	1,04	0,52	0,82	1,60	0,53	25,89
30/10/2002	# 15	73,30	55,51	10,30	4,33	1,48	0,67	0,99	1,93	0,90	34,45
30/10/2002	# 16	77,00	59,52	12,20	4,88	1,80	0,66	1,19	2,77	0,90	35,08
30/10/2002	# 17	76,60	67,10	14,85	5,83	2,63	0,88	1,25	3,20	1,06	40,51
30/10/2002	# 18	68,80	42,99	8,33	3,49	1,44	0,47	0,78	1,67	0,49	26,24
28/11/2002	# 1	91,10	90,77	18,51	6,41	3,97	1,02	1,87	3,63	1,61	51,23
28/11/2002	# 2	93,70	105,46	22,43	6,58	6,28	1,44	2,39	3,90	1,85	58,75
28/11/2002	# 3	90,60	101,76	20,77	6,80	4,69	1,26	2,55	4,12	1,34	60,24
28/11/2002	# 4	89,00	98,70	15,50	5,40	1,82	0,94	1,68	4,22	1,45	55,44
28/11/2002	# 5	91,15	100,86	19,63	6,54	4,24	1,24	2,07	3,92	1,62	57,97
28/11/2002	# 6	85,45	90,30	16,32	3,90	4,44	1,17	1,93	3,67	1,23	53,70
28/11/2002	# 7	83,65	78,84	13,13	4,03	2,25	0,93	1,82	2,85	1,25	47,55
28/11/2002	# 8	90,05	96,72	19,66	7,77	3,97	0,83	2,00	3,35	1,74	56,00
28/11/2002	# 9	78,45	70,41	14,96	3,96	4,58	0,80	1,59	2,67	1,36	38,51
28/11/2002	# 10	80,80	72,05	16,87	4,92	5,06	0,84	1,45	3,36	1,26	42,09
28/11/2002	# 11	76,70	64,53	14,24	4,60	3,80	0,59	1,29	2,85	1,11	37,48
28/11/2002	# 12	75,55	57,35	10,65	3,55	1,75	0,60	1,37	2,40	0,98	34,31
28/11/2002	# 13	74,15	57,74	11,47	3,70	2,47	0,50	1,14	2,70	0,95	34,76
28/11/2002	# 14	75,00	61,71	11,47	4,35	2,30	0,59	1,16	2,00	1,08	38,46
28/11/2002	# 15	68,45	39,70	7,15	2,62	0,97	0,38	0,96	1,56	0,67	23,07
28/11/2002	# 16	68,00	46,63	7,75	2,58	1,51	0,41	0,84	1,65	0,75	28,14
28/11/2002	# 17	67,40	41,64	6,94	2,19	1,24	0,36	0,77	1,66	0,71	25,48
28/11/2002	# 18	64,85	41,17	8,27	2,95	1,70	0,36	0,74	1,96	0,57	24,25
28/11/2002	# 19	57,85	29,40	4,67	1,78	0,49	0,25	0,65	1,06	0,45	18,25
03/01/2003	# 1	96,30	120,47	18,24	6,41	2,48	1,18	2,10	4,46	1,71	65,00
03/01/2003	# 2	93,90	113,24	20,93	7,59	2,09	1,82	3,02	4,99	1,42	66,30
03/01/2003	# 3	93,00	112,97	14,33	6,35	1,34	0,91	1,33	3,36	1,04	65,22
03/01/2003	# 4	92,70	112,82	14,19	5,21	1,61	0,86	1,37	3,82	1,33	69,15
03/01/2003	# 5	92,30	94,97	13,54	5,45	0,79	0,93	1,84	3,31	1,24	55,16
03/01/2003	# 6	86,60	79,31	15,73	5,85	1,84	1,09	1,39	4,08	1,47	47,77
03/01/2003	# 7	81,10	77,94	15,60	7,09	1,43	1,08	1,55	3,26	1,19	45,78
03/01/2003	# 8	80,70	80,06	11,82	5,23	0,80	0,65	1,20	2,99	0,95	43,35
03/01/2003	# 9	80,40	67,04	11,96	5,25	0,97	0,58	1,29	2,94	0,92	37,77
03/01/2003	# 10	80,10	71,10	10,47	4,22	1,21	0,54	1,16	2,40	0,94	41,30
03/01/2003	# 11	79,90	66,68	9,88	3,62	0,73	0,42	1,24	2,87	1,00	38,43
03/01/2003	# 12	79,10	63,27	12,62	4,66	1,61	0,92	1,44	2,94	1,05	36,81
03/01/2003	# 13	77,40	66,02	9,98	4,19	1,18	0,53	0,93	2,29	0,85	37,26
03/01/2003	# 14	76,80	63,76	13,89	5,24	1,92	0,82	1,33	3,30	1,30	38,15
03/01/2003	# 15	76,30	57,51	11,87	4,83	1,62	0,69	1,03	2,73	0,97	33,90

Date de pêche	Individu	Hauteur (mm)	Poids frais (g)								Poids sec de la coquille (g)
			Total	Chairs	Muscle	Gonade	Gl. digestive	Branchies	Manteau	Reste	
03/01/2003	# 16	74,50	59,59	11,21	4,95	1,00	0,59	0,91	2,76	1,00	36,70
03/01/2003	# 17	71,10	54,59	9,16	3,73	0,81	0,48	0,93	2,42	0,79	32,08
03/01/2003	# 18	70,00	56,77	6,75	2,82	0,55	0,39	0,68	1,74	0,57	35,58
29/01/2003	# 1	97,40	115,74	19,53	6,47	1,62	1,42	2,49	5,75	1,78	67,20
29/01/2003	# 2	87,20	74,88	13,73	5,86	1,05	0,93	1,66	3,18	1,05	41,66
29/01/2003	# 3	87,10	86,33	15,25	6,82	1,33	0,79	1,65	3,57	1,09	49,53
29/01/2003	# 4	86,60	82,77	14,75	5,36	1,50	1,10	2,00	3,50	1,30	46,82
29/01/2003	# 5	86,00	74,55	14,14	5,70	1,25	0,91	1,74	3,53	1,01	41,01
29/01/2003	# 6	85,00	77,10	12,62	5,03	1,43	0,91	1,59	2,81	0,87	47,67
29/01/2003	# 7	83,30	74,47	14,10	5,94	1,17	1,01	1,84	2,97	1,16	42,55
29/01/2003	# 8	83,10	73,70	13,78	6,20	1,06	0,70	1,50	3,54	0,78	42,87
29/01/2003	# 9	82,00	80,86	11,94	4,16	1,03	0,95	1,56	3,45	0,78	49,54
29/01/2003	# 10	81,60	75,03	12,45	5,30	0,84	0,80	1,73	2,91	0,86	43,60
29/01/2003	# 11	80,20	68,17	11,79	5,10	1,03	0,73	1,38	2,75	0,80	40,24
29/01/2003	# 12	78,80	69,85	11,16	4,75	0,74	0,64	1,32	2,60	1,10	41,64
29/01/2003	# 13	77,80	58,07	10,54	4,25	0,79	0,62	1,35	2,77	0,76	34,74
29/01/2003	# 14	75,90	56,19	9,43	3,58	0,77	0,60	1,05	2,53	0,90	33,75
29/01/2003	# 15	71,80	46,22	7,67	3,36	0,45	0,51	0,89	1,86	0,60	28,07
29/01/2003	# 16	71,50	56,97	9,86	4,07	0,82	0,56	1,01	2,50	0,90	35,06
29/01/2003	# 17	69,60	44,75	8,06	3,51	0,39	0,47	0,90	2,13	0,67	27,48
29/01/2003	# 18	64,10	41,27	6,52	2,54	0,46	0,36	0,80	1,76	0,59	26,19
26/02/2003	# 1	92,80	96,12	11,79	3,72	0,58	1,10	1,41	3,64	1,34	50,61
26/02/2003	# 2	89,30	107,02	12,65	4,75	0,99	1,11	1,47	3,19	1,13	64,34
26/02/2003	# 3	88,10	92,59	16,10	6,31	2,71	0,80	1,57	3,53	1,19	52,21
26/02/2003	# 4	86,80	103,90	15,65	5,78	2,37	1,14	1,47	3,86	1,03	59,26
26/02/2003	# 5	86,50	90,84	12,64	5,24	0,79	0,95	1,25	3,22	1,18	51,44
26/02/2003	# 6	80,70	66,04	10,13	3,97	1,54	0,45	1,06	2,32	0,80	39,32
26/02/2003	# 7	80,40	75,54	10,55	4,12	1,25	0,80	1,02	2,59	0,77	43,26
26/02/2003	# 8	80,30	79,09	11,68	4,95	1,01	0,78	1,01	3,01	0,92	46,31
26/02/2003	# 9	80,00	61,59	9,10	3,77	0,66	0,42	0,91	2,59	0,74	38,23
26/02/2003	# 10	79,40	79,23	12,11	4,77	1,24	0,78	1,19	3,09	1,05	47,13
26/02/2003	# 11	78,70	72,09	11,77	4,83	0,95	0,89	1,24	2,76	1,11	41,30
26/02/2003	# 12	73,50	64,30	9,88	4,04	1,13	0,58	0,97	2,41	0,75	38,49
26/02/2003	# 13	72,70	52,94	8,72	3,24	1,16	0,57	0,80	2,27	0,68	31,27
26/02/2003	# 14	71,90	55,84	8,84	3,56	0,65	0,63	0,79	2,15	1,06	34,38
26/02/2003	# 15	71,20	46,30	7,91	3,11	0,74	0,45	0,78	2,17	0,66	27,31
26/02/2003	# 16	57,00	27,59	3,61	1,62	0,22	0,19	0,37	0,87	0,33	17,83
26/02/2003	# 17	54,90	23,62	2,87	1,32	0,04	0,12	0,30	0,77	0,32	14,78
26/02/2003	# 18	53,10	21,92	2,40	1,16	0,03	0,14	0,30	0,64	0,13	13,56
26/02/2003	# 19	49,70	19,03	2,15	0,94	0,03	0,11	0,25	0,65	0,17	12,41
26/03/2003	# 1	99,10	143,40	23,44	8,27	1,94	2,06	2,89	5,68	2,61	83,82
26/03/2003	# 2	95,20	115,07	13,05	4,35	0,63	1,38	1,93	3,46	1,30	71,16
26/03/2003	# 3	93,40	119,78	23,43	8,53	3,11	1,75	2,72	5,33	2,00	66,93
26/03/2003	# 4	92,60	109,23	18,06	7,06	1,42	1,53	2,01	4,38	1,67	63,94
26/03/2003	# 5	91,60	101,62	19,16	7,29	3,00	1,42	2,04	3,92	1,50	57,53
26/03/2003	# 6	88,60	90,94	15,63	6,22	1,06	1,23	1,92	3,90	1,29	52,13
26/03/2003	# 7	82,10	75,39	15,61	6,67	1,91	0,89	1,71	3,39	1,03	43,90
26/03/2003	# 8	79,30	64,31	11,60	5,05	0,88	0,86	1,27	2,69	0,86	37,54
26/03/2003	# 9	77,60	61,61	11,08	4,42	0,81	0,76	1,27	2,65	1,16	34,90
26/03/2003	# 10	77,40	63,78	15,65	5,38	3,28	1,00	1,50	3,17	1,31	35,11
26/03/2003	# 11	76,30	64,57	13,53	5,52	1,50	0,87	1,45	3,02	1,16	38,64
26/03/2003	# 12	75,60	53,86	10,92	4,23	1,10	0,77	1,05	2,74	1,03	31,62
26/03/2003	# 13	73,70	54,60	11,51	4,89	0,79	0,82	1,29	2,71	1,00	31,94
26/03/2003	# 14	73,60	55,63	8,89	3,69	0,49	0,60	1,01	2,31	0,79	35,33
26/03/2003	# 15	73,00	53,53	11,53	5,09	1,12	0,82	1,06	2,47	0,96	30,91
26/03/2003	# 16	72,90	56,09	10,78	4,16	1,25	0,65	1,15	2,71	0,86	34,02
26/03/2003	# 17	66,70	39,09	7,30	2,92	0,76	0,42	0,85	1,66	0,69	23,80
26/03/2003	# 18	65,60	42,85	6,71	2,94	0,50	0,42	0,75	1,51	0,60	26,96
26/03/2003	# 19	64,30	36,99	6,16	-	-	-	-	-	-	22,15
26/03/2003	# 20	64,00	31,50	5,15	-	-	-	-	-	-	19,64
26/03/2003	# 21	62,20	33,62	6,07	-	-	-	-	-	-	21,01
26/03/2003	# 22	61,20	39,06	6,99	-	-	-	-	-	-	24,59
26/03/2003	# 23	52,50	20,89	3,90	-	-	-	-	-	-	13,25
24/04/2003	# 1	89,50	104,95	22,64	9,16	3,88	1,39	1,74	4,68	1,79	61,87
24/04/2003	# 2	88,20	102,39	19,04	7,64	2,20	1,44	1,89	4,18	1,68	60,02
24/04/2003	# 3	87,90	85,15	15,69	6,37	2,14	0,91	1,70	3,22	1,35	51,14
24/04/2003	# 4	87,80	102,08	17,89	7,80	1,81	1,21	1,55	3,87	1,64	61,33
24/04/2003	# 5	86,40	83,61	14,60	6,40	0,95	1,05	1,52	3,61	1,06	48,30
24/04/2003	# 6	85,60	83,87	15,85	6,03	2,40	0,98	1,78	3,29	1,38	48,71
24/04/2003	# 7	84,70	94,62	18,58	7,32	2,67	1,28	1,73	3,92	1,65	55,58
24/04/2003	# 8	79,60	74,67	15,51	5,54	3,57	0,87	1,24	2,88	1,41	45,10
24/04/2003	# 9	78,20	72,45	13,87	5,76	1,48	0,86	1,35	3,28	1,14	43,60
24/04/2003	# 10	76,60	63,16	11,72	4,12	1,16	0,90	1,15	3,17	1,22	37,55
24/04/2003	# 11	76,50	62,33	12,48	4,99	1,35	0,93	1,15	2,76	1,31	36,75
24/04/2003	# 12	75,60	64,49	11,61	4,85	1,00	0,80	1,05	2,88	1,04	38,44
24/04/2003	# 13	75,10	59,34	10,65	4,19	0,94	0,65	1,01	2,86	1,01	35,27
24/04/2003	# 14	75,10	52,28	11,22	4,42	1,68	0,64	0,95	2,52	1,00	30,22
24/04/2003	# 15	75,00	55,48	12,42	4,88	2,27	0,78	1,07	2,35	1,07	32,49
24/04/2003	# 16	68,70	40,21	6,35	2,85	0,35	0,32	0,63	1,63	0,57	25,56
24/04/2003	# 17	67,00	41,95	7,41	3,32	0,76	0,38	0,71	1,58	0,65	25,66
24/04/2003	# 18	66,10	38,46	6,99	2,45	1,11	0,38	0,71	1,62	0,72	23,54
21/05/2003	# 1	97,10	121,95	19,56	7,48	1,21	1,53	2,70	4,83	1,80	69,88
21/05/2003	# 2	90,10	101,32	18,89	8,42	0,92	1,33	2,03	4,63	1,56	60,82
21/05/2003	# 3	88,00	78,53	14,66	6,47	0,60	0,91	1,73	3,60	1,36	47,94
21/05/2003	# 4	86,80	83,36	15,24	6,72	0,59	1,08	1,71	3,45	1,69	49,51

Date de pêche	Individu	Hauteur (mm)	Poids frais (g)								Poids sec de la coquille (g)
			Total	Chairs	Muscle	Gonade	Gl. digestive	Branchies	Manteau	Reste	
21/05/2003	# 5	86,60	86,16	14,24	6,55	0,66	0,94	1,58	3,31	1,20	49,96
21/05/2003	# 6	85,80	86,34	16,69	7,49	0,72	1,27	1,90	3,90	1,41	52,36
21/05/2003	# 7	83,80	66,93	11,22	5,07	0,23	0,68	1,23	3,08	0,94	40,60
21/05/2003	# 8	82,70	69,88	14,40	6,95	0,49	1,06	1,41	3,41	1,08	43,32
21/05/2003	# 9	81,70	63,82	11,93	4,96	0,32	0,69	1,48	3,35	1,13	39,42
21/05/2003	# 10	80,70	58,43	11,38	5,22	0,26	0,75	1,16	3,03	0,95	33,12
21/05/2003	# 11	78,80	58,63	10,38	4,92	0,15	0,78	1,09	2,46	0,97	35,27
21/05/2003	# 12	78,60	62,58	10,49	4,97	0,21	0,68	1,03	2,64	0,97	37,44
21/05/2003	# 13	74,30	58,31	9,47	4,55	0,26	0,61	0,98	2,21	0,88	37,20
21/05/2003	# 14	73,00	54,26	9,37	4,14	0,25	0,61	0,98	2,52	0,88	32,01
21/05/2003	# 15	72,80	51,05	9,60	4,71	0,30	0,73	0,93	2,07	0,86	30,95
21/05/2003	# 16	69,90	41,61	7,93	3,57	0,28	0,51	0,78	2,07	0,72	25,32
21/05/2003	# 17	68,60	45,67	6,71	3,19	0,08	0,43	0,67	1,56	0,77	28,61
21/05/2003	# 18	67,10	41,75	6,77	3,20	0,13	0,42	0,82	1,55	0,65	26,62
21/05/2003	# 19	66,10	38,30	-	-	-	-	-	-	-	23,35
21/05/2003	# 20	65,80	38,09	-	-	-	-	-	-	-	23,29
21/05/2003	# 21	63,90	36,71	-	-	-	-	-	-	-	23,97
21/05/2003	# 22	59,60	33,09	-	-	-	-	-	-	-	21,85
21/05/2003	# 23	58,40	28,94	-	-	-	-	-	-	-	19,34
23/07/2003	# 1	96,10	118,59	18,52	7,63	1,22	1,52	1,95	4,66	1,54	76,10
23/07/2003	# 2	95,40	99,21	20,62	9,34	0,78	1,32	2,19	5,30	1,69	56,91
23/07/2003	# 3	90,70	109,01	19,47	8,96	0,93	1,39	2,07	4,77	1,34	65,11
23/07/2003	# 4	89,10	85,15	14,06	6,10	0,50	1,02	1,46	3,75	1,23	52,78
23/07/2003	# 5	87,30	89,35	18,91	8,71	1,07	1,49	1,70	4,52	1,42	51,59
23/07/2003	# 6	86,20	90,83	16,07	6,91	1,27	1,20	1,64	3,59	1,46	55,35
23/07/2003	# 7	85,50	86,45	17,10	7,54	0,86	1,33	1,62	4,52	1,22	50,49
23/07/2003	# 8	83,40	74,64	13,51	6,00	1,03	0,93	1,33	3,04	1,18	45,28
23/07/2003	# 9	82,60	74,53	13,36	5,95	0,73	1,03	1,50	2,87	1,28	42,55
23/07/2003	# 10	80,50	67,20	13,75	6,53	0,67	0,94	1,18	3,29	1,14	40,38
23/07/2003	# 11	79,40	66,16	13,55	5,74	1,68	0,83	1,17	3,14	0,99	39,86
23/07/2003	# 12	79,10	65,71	12,34	5,73	0,82	0,69	1,08	3,01	1,01	40,99
23/07/2003	# 13	78,90	69,25	14,25	6,85	0,89	0,95	1,22	3,23	1,12	41,27
23/07/2003	# 14	74,60	52,27	9,48	4,48	0,42	0,57	0,94	2,35	0,72	30,46
23/07/2003	# 15	73,10	59,54	10,66	4,74	0,43	0,71	0,90	3,01	0,87	36,11
23/07/2003	# 16	71,90	51,82	8,97	4,01	0,18	0,57	0,77	2,53	0,91	31,59
23/07/2003	# 17	70,00	47,64	7,72	3,76	0,15	0,39	0,77	1,87	0,78	28,57
23/07/2003	# 18	69,90	45,54	7,17	3,40	0,07	0,37	0,52	2,33	0,50	30,16
23/07/2003	# 19	69,00	41,48	6,36	3,11	0,12	0,33	0,69	1,56	0,55	26,57
23/07/2003	# 20	68,00	40,36	-	-	-	-	-	-	-	26,96
23/07/2003	# 21	67,60	38,47	-	-	-	-	-	-	-	25,39
23/07/2003	# 22	64,70	38,51	-	-	-	-	-	-	-	24,58
23/07/2003	# 23	63,20	32,69	-	-	-	-	-	-	-	21,04
23/07/2003	# 24	60,70	27,86	-	-	-	-	-	-	-	17,63
27/08/2003	# 1	93,80	121,43	23,50	10,66	1,24	2,03	2,47	5,30	1,81	70,62
27/08/2003	# 2	91,90	102,31	23,09	12,29	0,99	1,62	1,97	4,72	1,50	58,32
27/08/2003	# 3	89,30	96,56	17,81	7,33	0,89	1,20	1,88	4,97	1,55	57,36
27/08/2003	# 4	88,70	98,22	15,84	6,70	0,47	1,26	1,85	4,34	1,21	57,28
27/08/2003	# 5	87,70	79,62	14,73	6,52	0,84	1,00	1,41	3,80	1,17	46,69
27/08/2003	# 6	85,90	77,15	15,67	7,08	0,41	1,06	1,83	3,95	1,34	44,90
27/08/2003	# 7	82,50	73,00	13,57	5,95	0,45	1,05	1,29	3,72	1,11	42,99
27/08/2003	# 8	82,10	74,00	14,01	6,68	0,50	0,87	1,30	3,60	1,06	44,89
27/08/2003	# 9	81,30	67,78	12,12	5,44	0,76	0,69	1,12	3,07	1,05	42,80
27/08/2003	# 10	81,00	70,38	12,95	6,16	0,83	0,94	1,26	2,71	1,06	42,32
27/08/2003	# 11	78,20	69,74	14,58	6,84	0,76	0,99	1,34	3,59	1,07	41,83
27/08/2003	# 12	77,70	57,10	10,23	5,19	0,27	0,58	0,97	2,51	0,72	33,37
27/08/2003	# 13	73,30	50,13	8,69	4,44	0,14	0,49	0,85	2,13	0,64	29,26
27/08/2003	# 14	71,50	50,99	8,57	3,85	0,26	0,47	0,92	2,29	0,78	30,94
27/08/2003	# 15	69,60	46,44	7,60	3,46	0,16	0,45	0,81	2,04	0,68	29,07
27/08/2003	# 16	69,60	44,07	7,66	3,51	0,16	0,46	0,74	2,22	0,58	26,39
27/08/2003	# 17	69,20	42,12	6,85	3,18	0,12	0,45	0,77	1,69	0,64	25,16
27/08/2003	# 18	67,70	39,61	6,33	2,82	0,13	0,37	0,73	1,69	0,58	23,92
27/08/2003	# 19	75,30	59,87	-	-	-	-	-	-	-	35,88
27/08/2003	# 20	74,70	63,65	-	-	-	-	-	-	-	38,24
27/08/2003	# 21	66,50	39,38	-	-	-	-	-	-	-	-
27/08/2003	# 22	54,80	24,85	-	-	-	-	-	-	-	14,76

Spécimen SM1				Spécimen SM2				Spécimen SM3			
Date	Croissance ($\mu\text{m.2j}^{-1}$)	Date	Croissance ($\mu\text{m.2j}^{-1}$)	Date	Croissance ($\mu\text{m.2j}^{-1}$)	Date	Croissance ($\mu\text{m.2j}^{-1}$)	Date	Croissance ($\mu\text{m.2j}^{-1}$)	Date	Croissance ($\mu\text{m.2j}^{-1}$)
23/06/2003	183	12/01/2003	329	01/07/2003	431	07/11/2002	314	13/07/2003	282	01/02/2003	265
21/06/2003	191	10/01/2003	342	29/06/2003	340	05/11/2002	341	11/07/2003	249	30/01/2003	224
19/06/2003	292	08/01/2003	321	27/06/2003	340	03/11/2002	404	09/07/2003	207	28/01/2003	206
17/06/2003	246	06/01/2003	334	25/06/2003	363	01/11/2002	371	07/07/2003	192	26/01/2003	193
15/06/2003	317	04/01/2003	309	23/06/2003	392	30/10/2002	267	05/07/2003	292	24/01/2003	220
13/06/2003	259	02/01/2003	325	21/06/2003	399	28/10/2002	336	03/07/2003	261	22/01/2003	189
11/06/2003	221	31/12/2002	379	19/06/2003	358	26/10/2002	327	01/07/2003	258	20/01/2003	214
09/06/2003	205	29/12/2002	325	17/06/2003	371	24/10/2002	382	29/06/2003	303	18/01/2003	240
07/06/2003	242	27/12/2002	417	15/06/2003	366	22/10/2002	399	27/06/2003	213	16/01/2003	241
05/06/2003	188	25/12/2002	325	13/06/2003	322	20/10/2002	344	25/06/2003	240	14/01/2003	244
03/06/2003	155	23/12/2002	317	11/06/2003	250	18/10/2002	319	23/06/2003	351	12/01/2003	241
01/06/2003	159	21/12/2002	300	09/06/2003	314	16/10/2002	283	21/06/2003	272	10/01/2003	203
30/05/2003	125	19/12/2002	288	07/06/2003	300	14/10/2002	267	19/06/2003	347	08/01/2003	200
28/05/2003	188	17/12/2002	288	05/06/2003	237	12/10/2002	350	17/06/2003	240	06/01/2003	196
26/05/2003	250	15/12/2002	246	03/06/2003	305	10/10/2002	314	15/06/2003	265	04/01/2003	220
24/05/2003	209	13/12/2002	288	01/06/2003	317	08/10/2002	355	13/06/2003	255	02/01/2003	237
22/05/2003	234	11/12/2002	267	30/05/2003	314	06/10/2002	300	11/06/2003	310	31/12/2002	258
20/05/2003	184	09/12/2002	317	28/05/2003	327	04/10/2002	281	09/06/2003	355	29/12/2002	292
18/05/2003	175	07/12/2002	309	26/05/2003	366	02/10/2002	223	07/06/2003	406	27/12/2002	351
16/05/2003	217	05/12/2002	279	24/05/2003	256	30/09/2002	176	05/06/2003	319	25/12/2002	361
14/05/2003	254	03/12/2002	325	22/05/2003	325	28/09/2002	157	03/06/2003	330	23/12/2002	248
12/05/2003	279	01/12/2002	321	20/05/2003	281	26/09/2002	303	01/06/2003	303	21/12/2002	248
10/05/2003	271	29/11/2002	309	18/05/2003	291	24/09/2002	272	30/05/2003	251	19/12/2002	227
08/05/2003	325	27/11/2002	338	16/05/2003	283	22/09/2002	259	28/05/2003	399	17/12/2002	261
06/05/2003	271	25/11/2002	271	14/05/2003	333	20/09/2002	363	26/05/2003	392	15/12/2002	258
04/05/2003	305	23/11/2002	338	12/05/2003	292	18/09/2002	396	24/05/2003	378	13/12/2002	299
02/05/2003	246	21/11/2002	342	10/05/2003	264	16/09/2002	393	22/05/2003	337	11/12/2002	327
30/04/2003	250	19/11/2002	304	08/05/2003	333	14/09/2002	347	20/05/2003	344	09/12/2002	293
28/04/2003	250	17/11/2002	392	06/05/2003	382	12/09/2002	385	18/05/2003	285	07/12/2002	285
26/04/2003	250	15/11/2002	342	04/05/2003	300	10/09/2002	347	16/05/2003	247	05/12/2002	262
24/04/2003	213	13/11/2002	334	02/05/2003	314	08/09/2002	316	14/05/2003	237	03/12/2002	296
22/04/2003	196	11/11/2002	371	30/04/2003	289	06/09/2002	316	12/05/2003	313	01/12/2002	309
20/04/2003	184	09/11/2002	329	28/04/2003	234	04/09/2002	303	10/05/2003	310	29/11/2002	268
18/04/2003	146	07/11/2002	284	26/04/2003	231	02/09/2002	262	08/05/2003	289	27/11/2002	268
16/04/2003	171	05/11/2002	272	24/04/2003	281	31/08/2002	283	06/05/2003	395	25/11/2002	265
14/04/2003	188	03/11/2002	201	22/04/2003	360	29/08/2002	319	04/05/2003	278	23/11/2002	213
12/04/2003	225	01/11/2002	233	20/04/2003	363	27/08/2002	284	02/05/2003	234	21/11/2002	265
10/04/2003	242	30/10/2002	213	18/04/2003	261	25/08/2002	297	30/04/2003	189	19/11/2002	179
08/04/2003	213	28/10/2002	267	16/04/2003	300	23/08/2002	253	28/04/2003	258	17/11/2002	227
06/04/2003	225	26/10/2002	263	14/04/2003	292	21/08/2002	250	26/04/2003	227	15/11/2002	217
04/04/2003	192	24/10/2002	250	12/04/2003	333	19/08/2002	201	24/04/2003	275	13/11/2002	241
02/04/2003	234	22/10/2002	255	10/04/2003	319	17/08/2002	196	22/04/2003	296	11/11/2002	244
31/03/2003	192	20/10/2002	242	08/04/2003	333	15/08/2002	206	20/04/2003	372	09/11/2002	237
29/03/2003	200	18/10/2002	267	06/04/2003	281	13/08/2002	198	18/04/2003	251	07/11/2002	213
27/03/2003	230	16/10/2002	271	04/04/2003	330	11/08/2002	195	16/04/2003	323	05/11/2002	234
25/03/2003	175	14/10/2002	267	02/04/2003	292	09/08/2002	212	14/04/2003	268	03/11/2002	217
23/03/2003	213	12/10/2002	296	31/03/2003	292	07/08/2002	204	12/04/2003	281	01/11/2002	169
21/03/2003	233	10/10/2002	246	29/03/2003	360	05/08/2002	176	10/04/2003	320	30/10/2002	210
19/03/2003	250	08/10/2002	292	27/03/2003	316	03/08/2002	209	08/04/2003	217	28/10/2002	189
17/03/2003	176	06/10/2002	254	25/03/2003	248	01/08/2002	227	06/04/2003	251	26/10/2002	251
15/03/2003	250	04/10/2002	259	23/03/2003	250	30/07/2002	116	04/04/2003	234	24/10/2002	255
13/03/2003	129	02/10/2002	259	21/03/2003	187	28/07/2002	141	02/04/2003	276	22/10/2002	213
11/03/2003	263	30/09/2002	200	19/03/2003	226	26/07/2002	165	31/03/2003	261	20/10/2002	248
09/03/2003	196	28/09/2002	196	17/03/2003	206			29/03/2003	313	18/10/2002	145
07/03/2003	250	26/09/2002	196	15/03/2003	234			27/03/2003	299	16/10/2002	196
05/03/2003	188	24/09/2002	208	13/03/2003	182			25/03/2003	347	14/10/2002	172
03/03/2003	163	22/09/2002	234	11/03/2003	171			23/03/2003	334	12/10/2002	186
01/03/2003	171	20/09/2002	246	09/03/2003	124			21/03/2003	240	10/10/2002	203
27/02/2003	167	18/09/2002	217	07/03/2003	130			19/03/2003	289	08/10/2002	186
25/02/2003	184	16/09/2002	242	05/03/2003	132			17/03/2003	237	06/10/2002	172
23/02/2003	204	14/09/2002	238	03/03/2003	138			15/03/2003	272	04/10/2002	155
21/02/2003	213	12/09/2002	221	01/03/2003	140			13/03/2003	341	02/10/2002	141
19/02/2003	279	10/09/2002	279	27/02/2003	124			11/03/2003	210	30/09/2002	166
17/02/2003	204	08/09/2002	234	25/02/2003	127			09/03/2003	227	28/09/2002	152
15/02/2003	296	06/09/2002	267	23/02/2003	102			07/03/2003	217	26/09/2002	148
13/02/2003	300	04/09/2002	234	21/02/2003	86			05/03/2003	179	24/09/2002	114
11/02/2003	321	02/09/2002	238	19/02/2003	83			03/03/2003	169	22/09/2002	127
09/02/2003	313	31/08/2002	217			01/03/2003	176	20/09/2002	176
07/02/2003	330	29/08/2002	213	arrêt de croissance				27/02/2003	265	18/09/2002	145
05/02/2003	279	27/08/2002	238			25/02/2003	244	16/09/2002	129
03/02/2003	246	25/08/2002	192	29/11/2002	237			23/02/2003	295		
01/02/2003	304	23/08/2002	250	27/11/2002	239			21/02/2003	248		
30/01/2003	250	21/08/2002	196	25/11/2002	248			19/02/2003	289		
28/01/2003	267	19/08/2002	267	23/11/2002	248			17/02/2003	265		
26/01/2003	275	17/08/2002	234	21/11/2002	264			15/02/2003	299		
24/01/2003	254	15/08/2002	238	19/11/2002	374			13/02/2003	254		
22/01/2003	296	13/08/2002	254	17/11/2002	344			11/02/2003	278		
20/01/2003	271	11/08/2002	229	15/11/2002	253			09/02/2003	285		
18/01/2003	317	09/08/2002	267	13/11/2002	289			07/02/2003	245		
16/01/2003	309	07/08/2002	251	11/11/2002	336			05/02/2003	261		
14/01/2003	313			09/11/2002	322			03/02/2003	302		

Spécimen BK1				Spécimen BK2				Spécimen BK3			
Date	Croissance ($\mu\text{m}2\text{j}^{-1}$)	Date	Croissance ($\mu\text{m}2\text{j}^{-1}$)	Date	Croissance ($\mu\text{m}2\text{j}^{-1}$)	Date	Croissance ($\mu\text{m}2\text{j}^{-1}$)	Date	Croissance ($\mu\text{m}2\text{j}^{-1}$)	Date	Croissance ($\mu\text{m}2\text{j}^{-1}$)
21/05/2003	200	10/12/2002	339	14/06/2003	198	03/01/2003	386	02/07/2003	218	21/01/2003	249
19/05/2003	274	08/12/2002	317	12/06/2003	144	01/01/2003	313	30/06/2003	256	19/01/2003	297
17/05/2003	241	06/12/2002	325	10/06/2003	154	30/12/2002	323	28/06/2003	252	17/01/2003	311
15/05/2003	246	04/12/2002	334	08/06/2003	151	28/12/2002	255	26/06/2003	232	15/01/2003	330
13/05/2003	287	02/12/2002	344	06/06/2003	140	26/12/2002	277	24/06/2003	135	13/01/2003	294
11/05/2003	262	30/11/2002	303	04/06/2003	233	24/12/2002	315	22/06/2003	196	11/01/2003	285
09/05/2003	243	28/11/2002	295	02/06/2003	236	22/12/2002	299	20/06/2003	188	09/01/2003	257
07/05/2003	325	26/11/2002	289	31/05/2003	260	20/12/2002	272	18/06/2003	216	07/01/2003	272
05/05/2003	342	24/11/2002	273	29/05/2003	195	18/12/2002	269	16/06/2003	257	05/01/2003	244
03/05/2003	287	22/11/2002	267	27/05/2003	156	16/12/2002	189	14/06/2003	350	03/01/2003	263
01/05/2003	342	20/11/2002	320	25/05/2003	154	14/12/2002	247	12/06/2003	280	01/01/2003	285
29/04/2003	226	18/11/2002	254	23/05/2003	184	12/12/2002	246	10/06/2003	283	30/12/2002	277
27/04/2003	190	16/11/2002	259	21/05/2003	328	10/12/2002	356	08/06/2003	199	28/12/2002	283
25/04/2003	201	14/11/2002	262	19/05/2003	274	08/12/2002	356	06/06/2003	319	26/12/2002	241
23/04/2003	232	12/11/2002	298	17/05/2003	277	06/12/2002	350	04/06/2003	266	24/12/2002	199
21/04/2003	199	10/11/2002	323	15/05/2003	364	04/12/2002	310	02/06/2003	263	22/12/2002	149
19/04/2003	234	08/11/2002	303	13/05/2003	397	02/12/2002	318	31/05/2003	249	20/12/2002	168
17/04/2003	298	06/11/2002	331	11/05/2003	364	30/11/2002	255	29/05/2003	285	18/12/2002	221
15/04/2003	237	04/11/2002	328	09/05/2003	299	28/11/2002	181	27/05/2003	274	27/01/2003	274
13/04/2003	325	02/11/2002	353	07/05/2003	323	26/11/2002	142	25/05/2003	252	14/12/2002	302
11/04/2003	281	31/10/2002	361	05/05/2003	271	24/11/2002	263	23/05/2003	235	12/12/2002	227
09/04/2003	276	29/10/2002	358	03/05/2003	268	22/11/2002	282	21/05/2003	232	10/12/2002	202
07/04/2003	276	27/10/2002	322	01/05/2003	236	20/11/2002	230	19/05/2003	257	08/12/2002	227
05/04/2003	295	25/10/2002	350	29/04/2003	238	18/11/2002	244	17/05/2003	280	06/12/2002	221
03/04/2003	314	23/10/2002	339	27/04/2003	238	16/11/2002	249	15/05/2003	235	04/12/2002	235
01/04/2003	312	21/10/2002	328	25/04/2003	184	14/11/2002	285	13/05/2003	224	02/12/2002	246
30/03/2003	331	19/10/2002	309	23/04/2003	310	12/11/2002	280	11/05/2003	241	30/11/2002	266
28/03/2003	312	17/10/2002	306	21/04/2003	309	10/11/2002	282	09/05/2003	249	28/11/2002	255
26/03/2003	369	15/10/2002	303	19/04/2003	306	08/11/2002	271	07/05/2003	249	26/11/2002	257
24/03/2003	322	13/10/2002	265	17/04/2003	301	06/11/2002	194	05/05/2003	213	24/11/2002	207
22/03/2003	345	11/10/2002	284	15/04/2003	326	04/11/2002	211	03/05/2003	204	22/11/2002	143
20/03/2003	267	09/10/2002	270	13/04/2003	353	02/11/2002	186	01/05/2003	188	20/11/2002	157
18/03/2003	342	07/10/2002	265	11/04/2003	337	31/10/2002	247	29/04/2003	188	18/11/2002	135
16/03/2003	256	05/10/2002	251	09/04/2003	337	29/10/2002	329	27/04/2003	162	16/11/2002	190
14/03/2003	253	03/10/2002	289	07/04/2003	337	27/10/2002	340	25/04/2003	182	14/11/2002	190
12/03/2003	237	01/10/2002	284	05/04/2003	335	25/10/2002	296	23/04/2003	218	12/11/2002	168
10/03/2003	284	29/09/2002	276	03/04/2003	329	23/10/2002	290	21/04/2003	221	10/11/2002	126
08/03/2003	281	27/09/2002	276	01/04/2003	266	21/10/2002	285	19/04/2003	227	08/11/2002	179
06/03/2003	298	25/09/2002	254	30/03/2003	266	19/10/2002	304	17/04/2003	204	06/11/2002	146
04/03/2003	311	23/09/2002	267	28/03/2003	384	17/10/2002	348	15/04/2003	238	04/11/2002	160
02/03/2003	290	21/09/2002	251	26/03/2003	411	15/10/2002	337	13/04/2003	283	02/11/2002	151
28/02/2003	300	19/09/2002	245	24/03/2003	343	13/10/2002	348	11/04/2003	299	31/10/2002	157
26/02/2003	322	17/09/2002	240	22/03/2003	227	11/10/2002	269	09/04/2003	288	29/10/2002	182
24/02/2003	300	15/09/2002	245	20/03/2003	244	09/10/2002	206	07/04/2003	266	27/10/2002	179
22/02/2003	240	13/09/2002	243	18/03/2003	342	07/10/2002	220	05/04/2003	288	25/10/2002	143
20/02/2003	311	11/09/2002	245	16/03/2003	433	05/10/2002	173	03/04/2003	297	23/10/2002	143
18/02/2003	276	09/09/2002	245	14/03/2003	364	03/10/2002	189	01/04/2003	305	21/10/2002	129
16/02/2003	303	07/09/2002	232	12/03/2003	389	01/10/2002	176	30/03/2003	313	19/10/2002	168
14/02/2003	311	05/09/2002	265	10/03/2003	364	29/09/2002	236	28/03/2003	285	17/10/2002	132
12/02/2003	289	03/09/2002	278	08/03/2003	348	27/09/2002	195	26/03/2003	375	15/10/2002	151
10/02/2003	342	01/09/2002	281	06/03/2003	238	25/09/2002	170	24/03/2003	299	13/10/2002	132
08/02/2003	328	30/08/2002	284	04/03/2003	244	23/09/2002	162	22/03/2003	361	11/10/2002	154
06/02/2003	383	28/08/2002	254	02/03/2003	211	21/09/2002	181	20/03/2003	322	09/10/2002	143
04/02/2003	286	26/08/2002	234	28/02/2003	277	19/09/2002	186	18/03/2003	235	07/10/2002	110
02/02/2003	328	24/08/2002	280	26/02/2003	219	17/09/2002	222	16/03/2003	241	05/10/2002	118
31/01/2003	284	22/08/2002	322	24/02/2003	261	15/09/2002	271	14/03/2003	246		
29/01/2003	306	20/08/2002	282	22/02/2003	238	13/09/2002	271	12/03/2003	255		
27/01/2003	298			20/02/2003	241	11/09/2002	320	10/03/2003	232		
25/01/2003	298			18/02/2003	277	09/09/2002	343	08/03/2003	224		
23/01/2003	303			16/02/2003	274	07/09/2002	337	06/03/2003	241		
21/01/2003	295			14/02/2003	280	05/09/2002	261	04/03/2003	171		
19/01/2003	303			12/02/2003	239	03/09/2002	219	02/03/2003	165		
17/01/2003	295			10/02/2003	304	01/09/2002	250	28/02/2003	196		
15/01/2003	245			08/02/2003	309	30/08/2002	222	26/02/2003	188		
13/01/2003	229			06/02/2003	373	28/08/2002	195	24/02/2003	182		
11/01/2003	297			04/02/2003	362	26/08/2002	222	22/02/2003	190		
09/01/2003	273			02/02/2003	378	24/08/2002	217	20/02/2003	185		
07/01/2003	317			31/01/2003	342	22/08/2002	198	18/02/2003	238		
05/01/2003	295			29/01/2003	378	20/08/2002	197	16/02/2003	285		
03/01/2003	355			27/01/2003	392	18/08/2002	200	14/02/2003	257		
01/01/2003	372			25/01/2003	408	16/08/2002	244	12/02/2003	288		
30/12/2002	331			23/01/2003	350	14/08/2002	203	10/02/2003	283		
28/12/2002	328			21/01/2003	307	12/08/2002	203	08/02/2003	285		
26/12/2002	309			19/01/2003	252	10/08/2002	176	06/02/2003	255		
24/12/2002	270			17/01/2003	247	08/08/2002	165	04/02/2003	238		
22/12/2002	270			15/01/2003	225	06/08/2002	162	02/02/2003	143		
20/12/2002	350			13/01/2003	296	04/08/2002	157	31/01/2003	162		
18/12/2002	311			11/01/2003	329	02/08/2002	124	29/01/2003	229		
16/12/2002	317			09/01/2003	392			27/01/2003	291		
14/12/2002	311			07/01/2003	343			25/01/2003	299		
12/12/2002	306			05/01/2003	384			23/01/2003	336		

Spécimen SM1				Spécimen SM2				Spécimen SM3			
Ech ^{on}	Date de formation ¹	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ VPDB)	Ech ^{on}	Date de formation ¹	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ VPDB)	Ech ^{on}	Date de formation ¹	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ VPDB)
# 1	24/05/2003	0,714	-0,092	# 1	27/06/2003	0,673	0,089	# 1	29/06/2003	0,552	-0,103
# 2	16/05/2003	0,667	-0,604	# 2	21/06/2003	0,593	-0,002	# 2	23/06/2003	0,708	0,067
# 3	10/05/2003	0,653	-0,640	# 3	15/06/2003	0,716	-0,120	# 3	17/06/2003	0,566	0,139
# 4	04/05/2003	0,666	-0,491	# 4	07/06/2003	0,679	-0,022	# 4	09/06/2003	0,516	-0,212
# 5	28/04/2003	0,687	-0,493	# 5	01/06/2003	0,663	-0,134	# 5	03/06/2003	0,532	-0,161
# 6	22/04/2003	0,706	-0,689	# 6	22/05/2003	0,660	-0,610	# 6	28/05/2003	0,433	-0,456
# 7	16/04/2003	0,682	-0,753	# 7	16/05/2003	0,682	-0,687	# 7	22/05/2003	0,430	-0,538
# 8	10/04/2003	0,564	-1,030	# 8	10/05/2003	0,701	-0,355	# 8	16/05/2003	0,491	-0,305
# 9	04/04/2003	0,531	-1,139	# 9	04/05/2003	0,639	-0,473	# 9	08/05/2003	0,563	-0,462
# 10	27/03/2003	0,501	-1,173	# 10	26/04/2003	0,656	-0,504	# 10	02/05/2003	0,644	-0,181
# 11	17/03/2003	0,750	-1,141	# 11	20/04/2003	0,611	-0,586	# 11	24/04/2003	0,563	-0,771
# 12	09/03/2003	0,702	-0,991	# 12	14/04/2003	0,604	-0,957	# 12	18/04/2003	0,499	-0,705
# 13	03/03/2003	0,850	-0,890	# 13	08/04/2003	0,601	-1,105	# 13	12/04/2003	0,608	-0,708
# 14	23/02/2003	0,738	-1,173	# 14	31/03/2003	0,541	-1,106	# 14	06/04/2003	0,385	-1,076
# 15	17/02/2003	0,664	-0,974	# 15	23/03/2003	0,539	-1,463	# 15	31/03/2003	0,291	-1,393
# 16	11/02/2003	0,567	-0,870	# 16	17/03/2003	0,793	-1,226	# 16	25/03/2003	0,497	-1,038
# 17	05/02/2003	0,715	-0,682	# 17	11/03/2003	0,719	-1,469	# 17	19/03/2003	0,571	-0,994
# 18	30/01/2003	0,760	-1,073	# 18	05/03/2003	0,734	-1,123	# 18	11/03/2003	0,658	-1,209
# 19	22/01/2003	0,502	-1,328	# 19	25/02/2003	0,853	-0,792	# 19	03/03/2003	0,674	-1,294
# 20	16/01/2003	0,671	-1,159	# 20	25/11/2002	0,802	-0,895	# 20	25/02/2003	0,615	-0,492
# 21	10/01/2003	0,681	-1,147	# 21	17/11/2002	0,638	-0,817	# 21	17/02/2003	0,705	-0,886
# 22	04/01/2003	0,681	-0,972	# 22	11/11/2002	0,627	-0,747	# 22	09/02/2003	0,717	-1,020
# 23	29/12/2002	0,644	-0,825	# 23	05/11/2002	0,820	-0,463	# 23	03/02/2003	0,658	-0,796
# 24	21/12/2002	0,636	-0,765	# 24	30/10/2002	0,729	-0,710	# 24	28/01/2003	0,590	-0,677
# 25	15/12/2002	0,799	-0,483	# 25	22/10/2002	0,787	-0,371	# 25	20/01/2003	0,705	-0,904
# 26	09/12/2002	0,791	-0,594	# 26	16/10/2002	0,758	-0,056	# 26	14/01/2003	0,696	-1,311
# 27	03/12/2002	0,749	-0,714	# 27	10/10/2002	0,690	-0,267	# 27	06/01/2003	0,798	-1,321
# 28	27/11/2002	0,792	-0,641	# 28	04/10/2002	0,769	-0,243	# 28	29/12/2002	0,750	-1,246
# 29	21/11/2002	0,845	-0,370	# 29	26/09/2002	0,953	-0,247	# 29	23/12/2002	0,654	-0,994
# 30	15/11/2002	0,890	-0,215	# 30	18/09/2002	0,945	-0,395	# 30	15/12/2002	0,616	-0,861
# 31	07/11/2002	0,785	-0,255	# 31	12/09/2002	0,744	-0,366	# 31	09/12/2002	0,523	-1,110
# 32	30/10/2002	0,822	-0,266	# 32	06/09/2002	0,755	-0,054	# 32	03/12/2002	0,688	-0,700
# 33	24/10/2002	0,785	-0,127	# 33	31/08/2002	0,731	0,146	# 33	27/11/2002	0,639	-0,750
# 34	18/10/2002	0,802	-0,279	# 34	25/08/2002	0,731	0,168	# 34	19/11/2002	0,621	-0,986
# 35	30/09/2002	0,792	-0,181					# 35	11/11/2002	0,579	-0,901
# 36	20/09/2002	0,936	-0,078					# 36	03/11/2002	0,642	-0,664
# 37	04/09/2002	0,819	0,284					# 37	24/10/2002	0,600	-0,567
# 38	25/08/2002	0,943	0,241					# 38	14/10/2002	0,593	-0,265
								# 39	04/10/2002	0,569	-0,160
								# 40	20/09/2002	0,587	-0,232

¹ Date de formation des échantillons de calcite, attribuée par rétro-calcul à partir de la date de pêche et du rythme bi-journalier de formation des stries

Spécimen BK1				Spécimen BK2				Spécimen BK3			
Ech ^{on}	Date de formation ¹	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ VPDB)	Ech ^{on}	Date de formation ¹	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ VPDB)	Ech ^{on}	Date de formation ¹	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ VPDB)
# 1	17/05/2003	0,491	-0,137	# 1	13/05/2003	0,689	-0,442	# 1	22/06/2003	0,554	0,146
# 2	11/05/2003	0,632	-0,271	# 2	05/05/2003	0,728	-0,333	# 2	14/06/2003	0,666	0,144
# 3	05/05/2003	0,719	-0,203	# 3	29/04/2003	0,734	-0,436	# 3	04/06/2003	0,575	-0,085
# 4	27/04/2003	0,680	-0,520	# 4	23/04/2003	0,749	-0,288	# 4	29/05/2003	0,683	-0,349
# 5	19/04/2003	0,700	-0,550	# 5	17/04/2003	0,532	-0,677	# 5	23/05/2003	0,623	-0,403
# 6	13/04/2003	0,771	-0,570	# 6	11/04/2003	0,453	-0,849	# 6	17/05/2003	0,706	-0,311
# 7	05/04/2003	0,634	-0,767	# 7	05/04/2003	0,421	-0,934	# 7	11/05/2003	0,586	-0,276
# 8	30/03/2003	0,644	-0,756	# 8	30/03/2003	0,419	-1,138	# 8	05/05/2003	0,686	-0,307
# 9	22/03/2003	0,484	-1,086	# 9	24/03/2003	0,385	-1,107	# 9	29/04/2003	0,675	-0,531
# 10	16/03/2003	0,276	-1,070	# 10	18/03/2003	0,382	-1,050	# 10	23/04/2003	0,580	-0,794
# 11	10/03/2003	0,354	-1,064	# 11	10/03/2003	0,273	-1,149	# 11	17/04/2003	0,363	-0,860
# 12	04/03/2003	0,657	-0,733	# 12	04/03/2003	0,399	-1,281	# 12	11/04/2003	0,398	-1,178
# 13	26/02/2003	0,594	-0,808	# 13	24/02/2003	0,526	-1,317	# 13	05/04/2003	0,353	-1,268
# 14	20/02/2003	0,772	-0,654	# 14	14/02/2003	0,774	-0,869	# 14	30/03/2003	0,500	-1,095
# 15	14/02/2003	0,803	-0,703	# 15	08/02/2003	0,651	-0,727	# 15	24/03/2003	0,266	-1,109
# 16	06/02/2003	0,721	-0,558	# 16	02/02/2003	0,439	-0,535	# 16	18/03/2003	0,504	-1,414
# 17	29/01/2003	0,565	-0,594	# 17	27/01/2003	0,485	-0,952	# 17	12/03/2003	0,261	-1,326
# 18	23/01/2003	0,665	-0,391	# 18	21/01/2003	0,198	-1,011	# 18	04/03/2003	0,406	-1,238
# 19	17/01/2003	0,379	-0,830	# 19	15/01/2003	0,239	-1,158	# 19	24/02/2003	0,503	-1,386
# 20	11/01/2003	0,378	-0,919	# 20	09/01/2003	0,185	-1,153	# 20	18/02/2003	0,582	-0,532
# 21	05/01/2003	0,346	-0,943	# 21	01/01/2003	0,680	-1,266	# 21	10/02/2003	0,763	-0,677
# 22	30/12/2002	0,488	-1,144	# 22	24/12/2002	0,726	-1,192	# 22	02/02/2003	0,751	-0,616
# 23	24/12/2002	0,276	-1,158	# 23	16/12/2002	0,459	-1,187	# 23	25/01/2003	0,643	-0,766
# 24	16/12/2002	0,477	-1,160	# 24	10/12/2002	0,466	-0,791	# 24	19/01/2003	0,519	-0,578
# 25	10/12/2002	0,522	-0,693	# 25	02/12/2002	0,809	-0,457	# 25	11/01/2003	0,617	-0,982
# 26	02/12/2002	0,690	-0,584	# 26	26/11/2002	0,811	-0,535	# 26	05/01/2003	0,343	-1,080
# 27	26/11/2002	0,791	-0,579	# 27	18/11/2002	0,772	-0,475	# 27	28/12/2002	0,331	-0,981
# 28	18/11/2002	0,776	-0,476	# 28	12/11/2002	0,809	-0,138	# 28	20/12/2002	0,316	-1,250
# 29	12/11/2002	0,777	-0,156	# 29	06/11/2002	0,827	0,052	# 29	12/12/2002	0,495	-1,102
# 30	04/11/2002	0,753	-0,246	# 30	31/10/2002	0,687	-0,327	# 30	04/12/2002	0,362	-1,082
# 31	29/10/2002	0,758	-0,239	# 31	25/10/2002	0,704	-0,379	# 31	26/11/2002	0,580	-0,838
# 32	23/10/2002	0,634	-0,334	# 32	19/10/2002	0,672	-0,400	# 32	18/11/2002	0,514	-0,718
# 33	17/10/2002	0,733	-0,327	# 33	11/10/2002	0,668	-0,582	# 33	10/11/2002	0,838	-0,490
# 34	11/10/2002	0,685	-0,263	# 34	03/10/2002	0,734	-0,480	# 34	02/11/2002	0,870	-0,706
# 35	05/10/2002	0,669	-0,433	# 35	25/09/2002	0,709	-0,340	# 35	19/10/2002	0,844	-0,193
# 36	27/09/2002	0,724	-0,667	# 36	15/09/2002	0,645	0,130	# 36	11/10/2002	0,834	-0,244
# 37	19/09/2002	0,717	-0,085	# 37	07/09/2002	0,452	0,055				
# 38	11/09/2002	0,781	-0,116								
# 39	03/09/2002	0,616	0,121								
# 40	26/08/2002	0,420	0,236								

¹ Date de formation des échantillons de calcite, attribuée par rétro-calcul à partir de la date de pêche et du rythme bi-journalier de formation des stries

Spécimen SM1

Ech ^{em}	Date de formation ¹	Cr (ppm)	Mn (ppm)	Co (ppm)	Ni (ppm)	Cu (ppm)	Cd (ppm)	Pb (ppm)	Mo (ppm)	Ba (ppm)	Mg (ppm)	Sr (ppm)
# 1	21/06/2003	0,1456	3,6824	0,8668	0,2980	0,2906	0,0170	0,2886	0,0768	0,5818	2951,4	829,1
# 2	17/06/2003	0,0376	0,5726	0,8302	0,2576	0,4218	0,0203	0,1918	0,0240	0,3786	2375,2	703,0
# 3	15/06/2003	0,0162	2,0866	0,8668	0,2150	0,2458	0,0170	0,1660	0,0246	0,3914	2400,2	800,6
# 4	11/06/2003	0,0678	2,3246	0,8782	0,2636	0,3168	0,0164	0,1826	0,0318	0,4688	2902,6	862,6
# 5	07/06/2003	0,0196	2,5760	0,8848	0,2618	0,4364	0,0182	0,2500	0,0290	0,5788	3172,0	936,5
# 6	03/06/2003	0,0616	2,3428	0,8816	0,3194	0,3364	0,0146	0,1712	0,0402	0,4508	2914,4	792,6
# 7	26/05/2003	0,1436	2,7636	0,9060	0,3436	0,6328	0,0168	0,2288	0,2188	1,0978	3507,0	924,1
# 8	22/05/2003	0,0542	1,6560	0,8760	0,3048	0,3570	0,0168	0,4640	0,2018	1,0926	2884,2	840,2
# 9	18/05/2003	0,0000	1,6138	0,8202	0,3314	0,4696	0,0148	0,3630	0,1052	0,9458	3035,2	896,1
# 10	14/05/2003	0,0000	2,7284	0,8500	0,2708	0,3240	0,0172	0,2428	0,0566	1,4106	3155,4	869,0
# 11	10/05/2003	0,0468	1,2030	0,8774	0,2940	0,2776	0,0153	0,2136	0,0516	1,0684	2795,4	810,1
# 12	06/05/2003	0,0876	1,8876	0,8808	0,3118	0,3874	0,0176	0,1962	0,1008	1,4996	2967,6	799,2
# 13	02/05/2003	0,0604	2,2140	0,8628	0,2928	0,3684	0,0186	0,1792	0,1286	2,3680	2858,4	834,9
# 14	28/04/2003	0,0560	2,3426	0,8852	0,2964	0,4042	0,0184	0,1724	0,1938	1,9570	2946,6	741,8
# 15	24/04/2003	0,0878	1,5438	0,8986	0,3084	0,4524	0,0224	0,1794	0,0820	0,5110	2979,0	718,5
# 16	20/04/2003	0,1262	1,2920	1,0626	0,3966	0,6984	0,0196	0,1556	0,1126	0,6710	4047,8	770,9
# 17	14/04/2003	0,0000	1,3150	0,8622	0,3012	0,5848	0,0166	0,1808	0,0274	0,6106	3866,2	787,9
# 18	10/04/2003	0,0766	1,0322	0,8890	0,3350	0,4494	0,0186	0,2065	0,0316	0,5262	3176,6	772,1
# 19	06/04/2003	0,2300	1,7786	0,9362	0,4614	0,6272	0,0214	0,2046	0,0430	0,5652	2889,4	779,6
# 20	02/04/2003	0,0960	1,7612	0,9004	0,3150	0,4682	0,0198	0,2692	0,0230	0,5376	3105,2	759,5
# 21	29/03/2003	0,2414	1,5606	1,0006	0,5382	0,5036	0,0340	0,2612	0,0652	0,5054	3497,2	734,8
# 22	25/03/2003	0,1490	1,6202	0,9626	0,4492	0,4194	0,0230	0,1468	0,0298	0,5022	3609,0	707,8
# 23	21/03/2003	0,0322	3,6720	0,8962	0,3414	0,4752	0,0258	0,2270	0,0266	0,6810	3371,8	798,7
# 24	17/03/2003	0,0080	3,0226	0,8660	0,6682	0,2984	0,0216	0,2650	0,0340	0,7004	3065,6	747,8
# 25	13/03/2003	0,0000	2,5042	0,8596	0,3350	0,8487	0,0244	0,2470	0,0700	1,0994	3620,4	761,2
# 26	09/03/2003	0,0160	1,9012	0,9060	0,4388	0,4640	0,0220	0,2285	0,0884	1,6214	3756,6	865,0
# 27	05/03/2003	0,0000	0,9560	0,8570	0,3370	0,3874	0,0210	0,2704	0,0560	0,8870	3628,6	755,6
# 28	27/02/2003	0,0000	1,5024	0,8498	0,2476	0,4662	0,0224	0,1968	0,0290	0,8186	4644,4	832,9
# 29	21/02/2003	0,0462	0,9650	0,8904	0,3390	0,4806	0,0232	0,1948	0,0342	0,4988	3924,4	770,4
# 30	17/02/2003	0,0506	0,9228	0,8796	0,3262	0,3038	0,0244	0,2018	0,0382	0,4974	3460,2	711,4
# 31	13/02/2003	0,0762	1,2254	0,8994	0,3666	0,5292	0,0226	0,2116	0,0340	0,7784	3404,0	779,6
# 32	09/02/2003	0,0382	1,0610	0,8720	0,3346	0,5662	0,0212	0,1898	0,0408	0,7308	3259,8	772,9
# 33	05/02/2003	0,0000	1,2090	0,8664	0,2592	0,4078	0,0200	0,1776	0,0472	0,8404	3468,2	830,5
# 34	01/02/2003	0,0000	1,2936	0,8528	0,2800	0,2844	0,0200	0,1980	0,0264	0,6600	3865,4	844,5
# 35	28/01/2003	0,0000	1,3332	0,8616	0,4366	0,3786	0,0236	0,1932	0,0270	0,4940	3190,0	773,9
# 36	24/01/2003	0,0044	1,7414	0,8688	0,3466	0,4280	0,0234	0,2028	0,0148	0,6054	3761,2	823,7
# 37	20/01/2003	0,0000	1,4348	0,8598	0,3045	0,3768	0,0188	0,2616	0,0172	0,5724	3935,8	788,9
# 38	18/01/2003	0,0174	1,2620	0,8808	0,2676	0,2790	0,0242	0,2248	0,0198	0,4860	3542,8	770,4
# 39	14/01/2003	0,0000	1,8074	0,8434	0,2346	0,2902	0,0234	0,1936	0,0104	1,0408	3540,2	837,9
# 40	10/01/2003	0,0000	1,4134	0,8258	0,2062	0,3930	0,0196	0,2222	0,0214	2,6070	3925,6	882,1
# 41	08/01/2003	0,0000	0,9868	0,8422	0,2648	0,3342	0,0272	0,2344	0,0114	1,9350	3195,0	867,8
# 42	04/01/2003	0,0000	1,1578	0,7984	0,1622	0,3930	0,0204	0,1886	0,0106	4,9260	2818,6	897,8
# 43	31/12/2002	0,0000	1,5012	0,8144	0,2536	0,2942	0,0196	0,1676	0,0338	6,1834	3852,4	915,8
# 44	27/12/2002	0,0000	2,1602	0,8420	0,2360	0,3222	0,0196	0,1684	0,0846	4,8930	3932,6	908,3
# 45	23/12/2002	0,0000	2,3308	0,8352	0,2744	0,3454	0,0220	0,1816	0,0584	4,6530	3061,4	885,9
# 46	19/12/2002	0,0000	1,9886	0,8522	0,2504	0,2878	0,0284	0,1668	0,0290	1,7668	3363,2	897,5
# 47	15/12/2002	0,0000	2,4044	0,8640	0,3094	0,2890	0,0214	0,2032	0,0120	0,6800	4404,4	838,3
# 48	11/12/2002	0,0000	1,4558	0,8724	0,3162	0,3524	0,0236	0,1992	0,0126	0,7302	4806,4	883,7
# 49	07/12/2002	0,0000	1,5884	0,8372	0,4240	0,3254	0,0160	0,1876	0,0062	0,7270	3421,0	871,1
# 50	03/12/2002	0,1372	2,2340	0,8396	0,2520	0,3174	0,0172	0,2058	0,0114	0,6346	3405,0	881,7
# 51	29/11/2002	0,0000	2,2492	0,8630	0,3014	0,2546	0,0180	0,2322	0,0122	0,5916	4022,0	835,3
# 52	25/11/2002	0,0000	1,9374	0,8610	0,3420	0,2526	0,0256	0,1904	0,0162	0,5616	3868,0	790,7
# 53	21/11/2002	0,0000	1,6536	0,8578	0,2992	0,2086	0,0220	0,1594	0,0148	0,7064	3584,2	772,3
# 54	17/11/2002	0,0000	1,6074	0,8664	0,2890	0,2562	0,0148	0,1650	0,0098	0,9566	3456,6	787,1
# 55	13/11/2002	0,0000	1,8598	0,8280	0,2500	0,2474	0,0164	0,1326	0,0076	0,8810	2865,8	809,1
# 56	09/11/2002	0,0000	3,4510	0,8536	0,2858	0,3082	0,0200	0,1412	0,0088	0,7454	3550,6	846,5
# 57	05/11/2002	0,0000	2,5894	0,8402	0,2508	0,2496	0,0194	0,1462	0,0080	0,5830	3019,0	782,4
# 58	30/10/2002	0,0376	1,6432	0,9008	0,3386	0,2762	0,0150	0,1370	0,0102	0,4572	3095,0	708,1
# 59	24/10/2002	0,0004	1,6130	0,8618	0,3590	0,2386	0,0182	0,1308	0,0126	0,4598	3299,8	707,0
# 60	20/10/2002	0,0806	2,0676	0,9158	0,4680	0,3100	0,0242	0,1524	0,0134	0,4454	3214,4	715,1
# 61	16/10/2002	0,0610	3,4835	0,9372	0,4384	0,4356	0,0382	0,2550	0,0170	0,5568	3771,0	707,6
# 62	12/10/2002	0,0000	1,9636	0,9012	0,3486	0,2222	0,0278	0,2256	0,0132	0,4900	3238,6	700,1
# 63	08/10/2002	0,0000	2,1300	0,9094	0,3316	0,2628	0,0286	0,3512	0,0162	0,4694	3331,8	707,8
# 64	04/10/2002	0,0000	2,5346	0,8794	0,3530	0,2094	0,0210	0,2290	0,0182	0,4588	3261,8	698,8
# 65	30/09/2002	0,2104	2,4470	0,9228	0,4442	0,2532	0,0238	0,1270	0,0492	0,4392	3250,6	668,7
# 66	26/09/2002	0,0000	2,0560	0,8616	0,3216	0,2674	0,0140	0,1020	0,0358	0,6608	3821,4	695,3
# 67	20/09/2002	0,0170	3,1908	0,8740	0,4222	0,3334	0,0124	0,1400	0,1080	1,0082	3455,6	712,0
# 68	16/09/2002	0,0292	4,2294	0,9140	0,3984	0,3514	0,0136	0,1484	0,4060	1,3564	3547,2	728,8
# 69	12/09/2002	0,1052	2,0664	0,9110	0,4538	0,3718	0,0148	0,1370	0,0810	1,0468	4233,0	695,4
# 70	08/09/2002	0,0000	2,0346	0,8854	0,4957	0,3416	0,0162	0,1718	0,0980	2,3226	3179,4	691,2
# 71	04/09/2002	0,0000	1,6364	0,8708	0,3110	0,1746	0,0130	0,0990	0,0490	1,4968	2913,6	663,4
# 72	31/08/2002	0,0502	2,0906	0,8804	0,5334	0,2448	0,0138	0,1316	0,0388	0,8428	3308,4	677,6
# 73	27/08/2002	0,1106	2,2286	0,9574	1,1604	0,3652	0,0146	0,1666	0,0378	0,6546	3409,0	673,2

¹ Date de formation des échantillons de calcite, attribuée par rétro-calcul à partir de la date de pêche et du rythme bi-journalier de formation des stries

Spécimen SM2

Ech ^{on}	Date de formation ¹	Cr (ppm)	Mn (ppm)	Co (ppm)	Ni (ppm)	Cu (ppm)	Cd (ppm)	Pb (ppm)	Mo (ppm)	Ba (ppm)	Mg (ppm)	Sr (ppm)
# 1	29/06/2003	0,5318	3,9382	0,8848	0,1820	0,1794	0,0388	0,0516	0,0664	0,5176	4002,8	1067,4
# 2	25/06/2003	0,1128	4,2682	0,8576	0,0000	0,2124	0,0288	0,0042	0,0354	0,4502	4727,2	1067,7
# 3	21/06/2003	0,1586	3,3918	0,8732	0,0000	0,2366	0,0264	0,0052	0,0392	0,4866	4373,0	1062,9
# 4	17/06/2003	0,0332	5,0814	0,9040	0,1358	0,3216	0,0294	0,0078	0,0452	0,4990	5106,6	1094,0
# 5	13/06/2003	0,1640	8,3012	0,8882	0,1024	0,1942	0,0276	0,0406	0,0490	0,6304	4219,8	966,4
# 6	07/06/2003	0,1810	4,1748	0,9560	0,2226	0,2444	0,0292	0,0000	0,1200	0,4972	4951,0	981,2
# 7	03/06/2003	0,0794	3,1232	0,8646	0,0000	0,1434	0,0238	0,0000	0,1848	0,5624	4200,2	930,6
# 8	30/05/2003	0,1730	2,9320	0,8932	0,0000	0,2284	0,0316	0,0000	0,1496	0,4876	3657,2	963,9
# 9	26/05/2003	0,9650	4,1990	1,1604	1,3343	1,5775	0,0288	0,0580	0,3247	1,0922	6137,4	1097,8
# 10	20/05/2003	0,2974	4,9282	0,9218	0,0000	0,1702	0,0270	0,0000	0,0852	1,2156	4660,6	1067,0
# 11	16/05/2003	0,2234	4,0198	0,9468	0,1232	0,2872	0,0378	0,0000	0,0952	1,5472	4982,2	1009,1
# 12	10/05/2003	0,0468	6,1886	0,9962	0,0000	0,2482	0,0220	0,0024	0,2140	3,3790	3795,0	930,1
# 13	06/05/2003	0,1834	2,9650	0,8710	0,0000	0,1896	0,0196	0,0000	0,0876	0,5356	3741,2	846,9
# 14	30/04/2003	0,2156	3,3572	0,9142	0,0216	0,2585	0,0234	0,0000	0,0894	0,3994	3934,6	901,3
# 15	26/04/2003	0,4404	2,9948	1,1626	0,1824	0,2410	0,0268	0,0000	0,0906	0,3870	4245,0	767,2
# 16	22/04/2003	0,1908	2,6708	1,0008	0,0792	0,2164	0,0280	0,0350	0,0512	0,3576	4187,2	820,4
# 17	18/04/2003	0,0980	2,8266	0,9314	0,0080	0,3768	0,0213	0,0180	0,0486	0,4703	4982,6	1028,5
# 18	14/04/2003	0,7032	8,1634	1,0654	0,1726	0,3243	0,0296	0,0085	0,0526	0,5352	4802,8	1049,4
# 19	08/04/2003	0,2312	4,4146	0,9934	0,1472	0,2640	0,0282	0,0000	0,0568	0,5548	4308,2	948,3
# 20	04/04/2003	0,1282	3,3438	0,9534	0,0000	0,2314	0,0218	0,0000	0,0774	0,4346	4444,2	996,1
# 21	31/03/2003	0,1636	5,6628	0,9112	0,0000	0,2040	0,0286	0,0253	0,0606	0,4812	5301,8	1028,7
# 22	27/03/2003	0,0838	6,5756	0,9110	0,0000	0,2400	0,0234	0,0000	0,0438	0,4214	3664,0	898,6
# 23	23/03/2003	0,1370	5,7254	1,0654	0,1746	0,2876	0,0274	0,0000	0,0736	0,4224	2865,6	890,9
# 24	19/03/2003	0,0688	4,9022	0,9100	0,0000	0,2116	0,0220	0,0000	0,0680	0,6290	3166,0	852,9
# 25	13/03/2003	0,3342	4,3632	0,9328	0,0000	0,2416	0,0306	0,0130	0,1012	0,7536	3422,0	892,3
# 26	09/03/2003	0,1104	5,8496	0,8896	0,0000	0,3008	0,0242	0,0228	0,1318	1,3240	2860,0	889,3
# 27	01/03/2003	0,1498	2,7660	0,9208	0,0000	0,3596	0,0274	0,0000	0,0764	0,6514	6045,2	752,7
# 28	19/02/2003	0,1240	2,8972	0,9322	0,0000	0,3354	0,0246	0,0150	0,0602	0,7950	7092,4	841,7
# 29	29/11/2002	0,1238	1,9904	0,9532	0,0000	0,2644	0,0270	0,0000	0,0814	1,0234	5088,0	847,9
# 30	25/11/2002	0,1170	2,8738	1,0084	0,0294	0,2036	0,0218	0,0000	0,0690	0,9198	4971,8	920,5
# 31	21/11/2002	0,1500	2,8124	0,9198	0,0000	0,3592	0,0250	0,0320	0,0458	0,5156	5679,2	1007,2
# 32	17/11/2002	0,0260	2,6888	0,9178	0,0000	0,2400	0,0242	0,0000	0,0424	0,4544	3561,4	979,7
# 33	13/11/2002	0,1170	2,8102	0,9676	0,0000	0,2486	0,0218	0,0000	0,0562	0,4054	4475,2	920,2
# 34	09/11/2002	0,1092	2,6438	0,9432	0,0000	0,2518	0,0220	0,0650	0,0508	0,4360	4427,8	951,4
# 35	05/11/2002	0,1000	3,7200	0,9688	0,0000	0,2992	0,0240	0,0260	0,0576	0,7082	5230,4	1075,0
# 36	01/11/2002	0,1422	3,8936	0,9494	0,0000	0,3268	0,0268	0,0194	0,0624	0,6882	4622,0	1119,9
# 37	28/10/2002	0,2850	2,6962	0,9988	0,0420	0,4752	0,0258	0,0140	0,0560	0,4864	4018,6	977,2
# 38	24/10/2002	0,0940	3,1102	0,9472	0,0000	0,1980	0,0248	0,0000	0,0494	0,4004	3627,2	934,9
# 39	20/10/2002	0,1896	3,2730	1,0240	0,1308	0,3442	0,0254	0,0152	0,0570	0,4272	3983,4	1014,1
# 40	16/10/2002	0,2416	3,4824	1,0492	0,4006	0,4292	0,0268	0,0322	0,0590	0,4456	4167,0	1015,9
# 41	12/10/2002	0,1204	2,9372	0,9922	0,0076	0,2646	0,0240	0,0000	0,0416	0,4022	3985,0	923,4
# 42	08/10/2002	0,0552	3,7416	0,9626	0,0000	0,2658	0,0328	0,0095	0,0550	0,4088	3337,4	876,9
# 43	04/10/2002	0,1762	3,4676	1,0102	0,1608	0,3648	0,0302	0,0286	0,0484	0,4482	4293,4	922,1
# 44	30/09/2002	0,1172	3,9054	0,9656	0,0000	0,3576	0,0306	0,0224	0,0636	0,4774	4583,4	930,8
# 45	24/09/2002	0,1254	3,1180	0,9938	0,0000	0,2044	0,0284	0,0000	0,0688	0,4078	4001,6	819,3
# 46	20/09/2002	0,1224	5,0892	0,9650	0,0000	0,3702	0,0248	0,0000	0,2372	0,7564	4042,2	1025,3
# 47	16/09/2002	0,1620	3,4784	0,9876	0,0228	0,2362	0,0120	0,0000	0,1352	0,7152	3043,6	925,2
# 48	12/09/2002	0,0964	4,0702	0,9536	0,0000	0,3324	0,0200	0,0000	0,1238	1,7786	3434,8	1076,0
# 49	08/09/2002	0,0460	3,6998	0,9424	0,0000	0,3196	0,0198	0,0000	0,1116	2,5074	3813,8	1074,8
# 50	04/09/2002	0,1064	3,9792	1,0010	0,0000	0,3462	0,0230	0,0000	0,0828	0,9776	3485,4	965,0
# 51	31/08/2002	0,1266	4,8464	0,9646	0,0000	0,4570	0,0190	0,0294	0,0878	0,6944	3077,2	976,1
# 52	27/08/2002	0,0910	4,4504	0,9092	0,0000	0,3818	0,0142	0,0214	0,0702	0,5882	2936,2	958,8
# 53	23/08/2002	0,0992	5,9528	0,9134	0,0000	0,4828	0,0124	0,0120	0,0774	0,8530	2458,8	910,2
# 54	19/08/2002	0,0800	7,9838	0,9270	0,0000	0,7523	0,0112	0,0578	0,0980	1,5308	3719,2	1003,1
# 55	15/08/2002	0,2110	6,5594	1,0014	0,0000	0,5170	0,0142	0,0154	0,0800	1,7368	3110,0	978,9
# 56	11/08/2002	0,2352	5,1890	1,0022	0,0000	0,6366	0,0156	0,0033	0,1484	2,5576	3408,8	923,0
# 57	07/08/2002	0,1344	5,3152	0,9806	0,1274	0,7336	0,0110	0,0008	0,0952	1,7454	3843,2	984,9

¹ Date de formation des échantillons de calcite, attribuée par rétro-calcul à partir de la date de pêche et du rythme bi-journalier de formation des stries

Spécimen SM3

Ech ^{em}	Date de formation ¹	Cr (ppm)	Mn (ppm)	Co (ppm)	Ni (ppm)	Cu (ppm)	Cd (ppm)	Pb (ppm)	Mo (ppm)	Ba (ppm)	Mg (ppm)	Sr (ppm)
# 1	07/07/2003	0,3936	1,1256	0,9498	0,5886	0,4040	0,0518	0,0788	0,1094	0,3954	3780,8	976,0
# 2	03/07/2003	0,6854	1,1880	1,0782	1,2508	0,4814	0,0446	0,0762	0,0604	0,4248	4045,0	1083,2
# 3	29/06/2003	0,4202	1,5218	1,0018	0,7738	0,2822	0,0498	0,0898	0,0302	0,3672	4024,6	1113,4
# 4	25/06/2003	0,4764	1,2956	1,0580	0,9592	0,4422	0,0490	0,0770	0,0320	0,3828	4467,6	1063,6
# 5	21/06/2003	0,2714	1,9940	1,0400	0,9546	0,2934	0,0515	0,0994	0,0380	0,4814	4885,0	1276,8
# 6	17/06/2003	0,3326	0,9462	0,9642	0,9478	0,5356	0,0310	0,1274	0,0414	0,5458	3945,6	1101,6
# 7	11/06/2003	0,2376	0,8440	0,9722	0,8770	0,2604	0,0318	0,0592	0,1924	0,5556	4785,8	1111,6
# 8	07/06/2003	0,2856	0,7958	0,9872	0,8820	0,2596	0,0288	0,0590	0,1496	0,4814	4182,0	1131,8
# 9	03/06/2003	0,4478	1,4364	1,1002	1,1404	0,6424	0,0338	0,0886	0,0934	0,7638	5186,6	1148,8
# 10	30/05/2003	0,3942	1,7230	0,9992	0,9030	0,4782	0,0388	0,0800	0,0762	1,0576	5272,2	1205,2
# 11	26/05/2003	0,3104	1,1364	0,9706	0,9902	0,5626	0,0346	0,0596	0,0886	0,9440	4527,6	1187,0
# 12	22/05/2003	0,3112	1,8410	1,0308	1,1392	0,5746	0,0286	0,0960	0,1126	1,6050	5001,2	1256,8
# 13	18/05/2003	0,3086	1,4246	1,1060	1,2008	0,5756	0,0296	0,0610	0,1224	2,3192	4888,2	1134,4
# 14	12/05/2003	0,2980	1,1452	1,0132	0,9094	0,4064	0,0360	0,0516	0,0912	0,4460	4459,0	1074,8
# 15	08/05/2003	0,3114	1,2914	1,0380	1,1062	0,6964	0,0414	0,0832	0,1048	0,3856	4789,2	1115,6
# 16	04/05/2003	0,2452	0,9426	1,0838	1,3162	0,5280	0,0404	0,0516	0,1052	0,4022	4094,8	1019,3
# 17	30/04/2003	0,4446	0,8328	1,1474	1,3612	0,8136	0,0414	0,0796	0,0558	0,3752	4669,6	1026,1
# 18	26/04/2003	0,0800	0,7388	0,9286	0,8930	0,4844	0,0292	0,0834	0,0426	0,4772	5809,2	1240,0
# 19	20/04/2003	0,1978	0,9484	1,2832	1,1008	0,3618	0,0286	0,0528	0,0405	0,3902	4369,0	1082,8
# 20	16/04/2003	0,2024	1,0274	0,9884	1,0412	0,6742	0,0232	0,0700	0,0540	0,4166	5055,6	1108,6
# 21	12/04/2003	0,3147	1,1150	1,0488	1,2712	0,4182	0,0248	0,0870	0,0536	0,4372	5198,8	1140,6
# 22	06/04/2003	0,3152	1,0920	0,9314	0,8974	0,6780	0,0290	0,1072	0,0396	0,5106	6189,6	1274,2
# 23	02/04/2003	0,3130	2,4104	1,0284	1,0036	0,4236	0,0326	0,0824	0,0440	0,4200	5255,6	1130,2
# 24	29/03/2003	0,2300	1,6302	1,0136	1,2014	0,4556	0,0284	0,0770	0,0442	0,4436	5928,6	1172,0
# 25	25/03/2003	0,1698	1,0422	1,0106	0,9536	0,4116	0,0292	0,0530	0,0478	0,4376	4400,0	1058,9
# 26	21/03/2003	0,3958	2,2308	1,1812	1,3850	0,8478	0,0326	0,0686	0,0506	0,6356	5721,2	1254,2
# 27	15/03/2003	0,1524	1,3192	0,9726	1,1644	0,4012	0,0208	0,0633	0,0992	1,3520	5757,8	1236,2
# 28	11/03/2003	0,1778	0,7582	0,9584	1,0130	0,4340	0,0234	0,0814	0,0502	0,7596	4935,8	1081,6
# 29	05/03/2003	0,2246	0,8798	0,9972	1,1156	0,4540	0,0288	0,0336	0,0584	0,4786	4791,8	1005,1
# 30	27/02/2003	0,2376	1,1194	1,1022	1,2070	0,7202	0,0302	0,1418	0,0404	0,4436	5254,6	1052,1
# 31	23/02/2003	0,2808	0,8294	1,0900	1,2652	0,4176	0,0322	0,0526	0,0394	0,3364	5126,6	1049,2
# 32	19/02/2003	0,2858	0,9582	1,0748	1,2540	0,4314	0,0406	0,0695	0,0640	0,3812	4874,4	1046,4
# 33	15/02/2003	0,3288	1,0450	1,0674	1,3672	0,4110	0,0306	0,0624	0,0406	0,6362	5037,2	1113,2
# 34	11/02/2003	0,1816	0,7862	0,9748	1,1514	0,3788	0,0256	0,0552	0,0316	0,6580	4634,0	1060,6
# 35	07/02/2003	0,2352	0,8700	1,0384	1,2076	0,4216	0,0332	0,0672	0,0814	0,5656	5739,0	1146,4
# 36	03/02/2003	0,1838	0,8166	0,9672	1,1194	0,4294	0,0254	0,0582	0,0464	0,4252	5456,2	1167,8
# 37	30/01/2003	0,1954	1,6044	1,0072	1,3382	0,4358	0,0214	0,0862	0,0350	0,3720	4624,2	1115,4
# 38	26/01/2003	0,2932	0,8384	1,0358	1,3616	0,4776	0,0202	0,0684	0,0520	0,3712	4801,8	1118,6
# 39	20/01/2003	0,2612	1,2340	0,9664	1,1456	0,4252	0,0264	0,0486	0,0392	0,3884	5407,0	1092,8
# 40	16/01/2003	0,4322	0,8674	1,0858	1,4842	0,4876	0,0346	0,0404	0,0382	0,3810	5053,0	1114,6
# 41	12/01/2003	0,3042	1,1784	1,0212	1,3990	0,5642	0,0326	0,0662	0,0374	2,0754	4431,2	1219,0
# 42	02/01/2003	0,2712	0,8492	1,0208	1,2960	0,6168	0,0392	0,1290	0,0464	2,2900	6307,2	1238,2
# 43	31/12/2002	0,3308	1,1716	0,9802	1,2280	0,5592	0,0260	0,1114	0,0582	3,8750	5637,8	1233,8
# 44	27/12/2002	0,2488	1,0576	0,9900	1,1900	0,5410	0,0318	0,0700	0,0944	3,7242	4000,8	1233,4
# 45	23/12/2002	0,2652	1,5164	0,9882	1,2224	0,4858	0,0276	0,0680	0,1402	2,4090	3226,8	1230,6
# 46	19/12/2002	0,1712	1,3498	0,9978	1,1172	0,7296	0,0312	0,0886	0,0918	2,1312	5123,0	1349,6
# 47	13/12/2002	0,4406	0,9266	0,9774	1,3264	0,6102	0,0352	0,1500	0,0398	0,4388	5795,6	1162,0
# 48	09/12/2002	0,1832	0,7498	0,9506	0,9902	0,4488	0,0240	0,0856	0,0286	0,4024	4375,2	1189,0
# 49	05/12/2002	0,2308	2,2916	0,9666	1,1870	0,6014	0,0202	0,0804	0,0172	0,4364	4274,6	1179,4
# 50	01/12/2002	0,0934	1,4136	0,9492	1,1354	0,4440	0,0260	0,1118	0,0258	0,4394	4611,0	1170,8
# 51	27/11/2002	0,1472	1,9452	0,9768	1,1916	0,4438	0,0202	0,0846	0,0370	0,4042	3389,6	1111,4
# 52	23/11/2002	0,1880	1,7844	0,9904	1,3492	0,5414	0,0234	0,0932	0,0346	0,4406	4052,8	1158,0
# 53	19/11/2002	0,2744	1,7822	0,9922	1,1892	0,4782	0,0236	0,0874	0,0498	0,4038	3475,4	1021,6
# 54	13/11/2002	0,4532	1,7956	1,0520	1,2694	0,5360	0,0208	0,0858	0,0320	0,7950	5111,4	1100,8
# 55	09/11/2002	0,2518	1,6642	0,9796	1,2722	0,5242	0,0280	0,1024	0,0200	0,7380	4357,4	1097,2
# 56	05/11/2002	0,2142	2,1322	0,9654	1,2778	0,5082	0,0216	0,0810	0,0224	0,6472	3836,0	1145,4
# 57	01/11/2002	0,8993	2,5082	0,9846	1,5183	0,7153	0,0224	0,2030	0,0298	0,5468	3546,4	1108,6
# 58	28/10/2002	0,1796	1,8472	0,9672	1,1574	0,5330	0,0248	0,1030	0,1364	0,4266	4839,6	1154,6
# 59	22/10/2002	0,2524	1,6118	0,9620	1,3030	0,9186	0,0268	0,1460	0,0268	0,3508	4070,4	1008,2
# 60	18/10/2002	0,1820	1,3460	0,9202	1,0796	0,4328	0,0158	0,0850	0,0234	0,3356	3308,2	990,8
# 61	14/10/2002	0,3698	1,4172	0,9708	1,2572	0,6836	0,0214	0,1700	0,0332	0,4026	4133,4	1063,6
# 62	10/10/2002	0,1978	1,4928	0,9944	1,3484	0,4848	0,0180	0,1100	0,0600	0,3512	4197,8	971,3
# 63	06/10/2002	0,1828	1,8208	0,9414	1,2728	0,4570	0,0152	0,0996	0,0206	0,3316	2949,2	971,8
# 64	02/10/2002	0,2246	1,9634	0,9584	1,2018	0,4530	0,0090	0,0752	0,0268	0,3504	2678,4	983,3
# 65	28/09/2002	0,1444	2,0390	0,9044	1,0216	0,4494	0,0094	0,0633	0,0298	0,4120	3220,2	1000,4
# 66	24/09/2002	0,3948	1,7036	1,0504	1,5452	1,0780	0,0262	0,1853	0,0546	0,5288	5516,8	1111,8
# 67	20/09/2002	0,3700	1,8540	0,9692	1,4518	0,5566	0,0192	0,1458	0,0260	0,4044	3792,4	1036,3

¹ Date de formation des échantillons de calcite, attribuée par rétro-calcul à partir de la date de pêche et du rythme bi-journalier de formation des stries

Spécimen BK1

Ech ^{on}	Date de formation ¹	Cr (ppm)	Mn (ppm)	Co (ppm)	Ni (ppm)	Cu (ppm)	Cd (ppm)	Pb (ppm)	Mo (ppm)	Ba (ppm)	Mg (ppm)	Sr (ppm)
# 1	19/05/2003	0,2272	9,1358	0,8806	0,4478	0,3604	0,0576	0,1214	0,0910	0,5058	4570,4	828,7
# 2	15/05/2003	0,4318	7,1488	0,9416	0,3334	0,4974	0,0536	0,0785	0,0764	0,3698	4280,6	781,3
# 3	07/05/2003	0,7386	6,2592	0,9170	0,8890	1,6844	0,1022	0,3148	0,0916	1,0986	4781,6	827,0
# 4	03/05/2003	0,2968	8,9416	0,8854	0,5874	1,6193	0,0503	0,2524	0,0966	1,9340	4394,8	914,8
# 5	29/04/2003	0,3506	13,8160	0,9684	0,3520	0,5950	0,0548	0,1826	0,0830	0,5212	4644,4	888,9
# 6	23/04/2003	0,3908	5,0706	0,9624	0,3584	0,7817	0,0522	0,1522	0,0762	0,9870	4837,2	858,3
# 7	17/04/2003	0,2322	7,0690	0,9150	0,1890	0,3192	0,0458	0,0514	0,0574	0,4460	4392,4	801,7
# 8	13/04/2003	0,3412	10,8020	1,0002	0,3298	0,3932	0,0508	0,0910	0,0664	0,5200	5357,2	953,0
# 9	07/04/2003	0,3240	11,2920	0,9634	0,2044	0,3910	0,0518	0,1736	0,0830	0,7126	4852,6	923,6
# 10	03/04/2003	0,2560	7,1622	1,0208	0,1906	0,2892	0,0468	0,0722	0,0692	0,6354	4810,4	932,8
# 11	30/03/2003	0,4786	8,3676	1,0530	0,5657	0,7840	0,0538	0,1700	0,0952	0,9070	4711,6	938,1
# 12	26/03/2003	0,3038	4,7106	0,9540	0,2148	0,2984	0,0500	0,0972	0,0684	0,5030	4189,4	844,8
# 13	22/03/2003	0,2218	5,2476	0,9356	0,4318	0,2658	0,0476	0,0488	0,0658	0,5142	4226,4	898,2
# 14	18/03/2003	0,2282	7,2740	0,9378	0,0952	0,1966	0,0473	0,0676	0,0660	0,5878	4046,4	898,0
# 15	14/03/2003	0,7614	7,3634	0,9488	0,0976	0,2090	0,0498	0,0664	0,0626	0,5758	4480,4	933,5
# 16	10/03/2003	0,3630	11,5060	0,9682	0,2114	0,2852	0,0474	0,0970	0,0686	0,6032	5406,4	977,2
# 17	06/03/2003	0,3022	11,2900	0,9792	0,1446	0,3366	0,0526	0,1216	0,0618	0,5478	5085,8	939,3
# 18	02/03/2003	0,2852	10,8880	0,9544	0,1718	0,2986	0,0502	0,1310	0,0602	0,5438	4897,4	934,2
# 19	26/02/2003	0,3898	5,5250	1,0342	0,2702	0,4082	0,0568	0,1108	0,0682	0,4844	5565,2	934,3
# 20	22/02/2003	0,2432	4,5470	0,9546	0,1692	0,2012	0,0464	0,0592	0,0620	0,4064	4277,0	822,0
# 21	18/02/2003	0,3406	6,5138	1,0120	0,1780	0,3032	0,0592	0,0718	0,0730	0,4326	4457,0	929,1
# 22	14/02/2003	0,4124	5,4436	1,0780	0,3574	0,2754	0,0866	0,0946	0,0810	0,3794	3960,2	776,2
# 23	10/02/2003	0,4296	5,8218	1,0828	0,4142	0,1764	0,0594	0,0528	0,0794	0,3990	4126,4	839,9
# 24	06/02/2003	0,3918	5,3850	1,0832	0,2743	0,2104	0,0542	0,0636	0,0792	0,4100	3823,6	831,9
# 25	31/01/2003	0,3096	5,7916	1,0002	0,1688	0,2514	0,0536	0,0788	0,0688	0,4456	4162,6	877,0
# 26	27/01/2003	0,3690	2,8254	1,0456	0,2826	0,2526	0,0516	0,0316	0,0660	0,3456	3833,8	785,5
# 27	23/01/2003	0,2656	4,9350	0,9860	0,1024	0,2130	0,0603	0,0598	0,0634	0,4872	4339,0	885,6
# 28	19/01/2003	0,3168	5,1520	1,0112	0,1474	0,1782	0,0668	0,0398	0,0653	0,4578	4158,0	862,2
# 29	15/01/2003	0,3126	5,3372	1,0072	0,1482	0,1840	0,0670	0,0525	0,0704	0,6406	4318,8	924,5
# 30	11/01/2003	0,3636	8,0166	1,0438	0,2284	0,2324	0,0665	0,1253	0,0726	0,8518	5137,2	1027,4
# 31	07/01/2003	0,2022	8,6610	0,9574	0,1096	0,2120	0,0564	0,1302	0,0678	0,8256	4806,6	1019,1
# 32	03/01/2003	0,2450	6,5626	0,9688	0,1236	0,1398	0,0534	0,0915	0,0686	0,6326	4427,4	963,3
# 33	30/12/2002	0,2036	6,1156	0,9692	0,0610	0,1632	0,0514	0,1292	0,0676	0,6366	4849,6	961,9
# 34	26/12/2002	0,2152	7,9280	0,9652	0,1322	0,1112	0,0514	0,0386	0,0680	0,8428	4204,8	914,7
# 35	22/12/2002	0,2728	12,2940	0,9748	0,1372	0,2458	0,0500	0,1262	0,0810	1,5772	4985,2	933,5
# 36	18/12/2002	0,2095	8,5032	0,9418	0,0258	0,1394	0,0676	0,0424	0,0742	1,5518	4285,0	967,1
# 37	14/12/2002	0,2024	10,9240	0,9480	0,0700	0,0952	0,0496	0,0800	0,0670	0,5542	4082,2	889,4
# 38	10/12/2002	0,2058	5,6634	0,9628	0,0672	0,3022	0,0562	0,1722	0,0744	0,4914	4141,8	916,2
# 39	06/12/2002	0,2054	4,1584	0,9680	0,1064	0,1994	0,0620	0,0926	0,0784	0,3838	3665,6	806,2
# 40	02/12/2002	0,2072	5,1444	0,9836	0,1598	0,2058	0,0642	0,0686	0,0680	0,3836	4064,0	843,9
# 41	28/11/2002	0,2406	4,7364	0,9790	0,0856	0,1394	0,0750	0,0628	0,0662	0,3416	3636,0	775,2
# 42	24/11/2002	0,3766	3,9832	0,9626	0,1310	0,1592	0,0834	0,0690	0,0610	0,3370	3274,4	732,0
# 43	18/11/2002	0,6670	4,1694	0,9756	0,0990	0,1048	0,0722	0,0174	0,0638	0,3330	3915,8	731,0
# 44	14/11/2002	0,2020	3,7770	0,9484	0,0550	0,1680	0,0898	0,0440	0,0642	0,3374	4123,8	772,9
# 45	10/11/2002	0,1870	3,7702	0,9512	0,0030	0,1140	0,0808	0,0626	0,0640	0,3408	3573,0	796,3
# 46	06/11/2002	0,3462	3,7814	0,9676	0,0676	0,1620	0,0820	0,0146	0,0660	0,3366	3828,4	779,8
# 47	02/11/2002	0,1806	3,5598	0,9606	0,0256	0,1970	0,0776	0,0624	0,0662	0,3928	3280,6	786,3
# 48	29/10/2002	0,1880	3,9222	0,9412	0,0010	0,1842	0,0756	0,0000	0,0586	0,3868	3168,2	820,9
# 49	25/10/2002	0,1196	3,8338	0,9338	0,0000	0,1210	0,0784	0,0662	0,0670	0,5592	3512,0	824,2
# 50	21/10/2002	0,1724	3,9046	0,9194	0,0000	0,1896	0,0952	0,1106	0,0750	0,4860	3351,4	808,4
# 51	17/10/2002	0,1468	4,1112	0,9058	0,0000	0,0918	0,0812	0,1390	0,0684	0,5072	3496,2	863,7
# 52	13/10/2002	0,1798	4,9362	0,9512	0,1030	0,1400	0,0818	0,1122	0,0644	0,3786	3614,2	847,2
# 53	09/10/2002	0,2144	5,1396	0,9362	0,0250	0,1160	0,0742	0,0444	0,0614	0,3574	3195,6	833,9
# 54	05/10/2002	0,1608	6,0196	0,9378	0,0090	0,2663	0,1064	0,0794	0,0642	0,3918	4145,2	870,2
# 55	01/10/2002	0,9930	5,8410	0,9426	0,0804	0,1764	0,1234	0,0552	0,0612	0,4180	4632,2	861,3
# 56	27/09/2002	0,1526	6,9826	0,9270	0,0000	0,1610	0,1376	0,0282	0,0632	0,4132	3853,2	867,4
# 57	23/09/2002	0,1646	5,3010	0,9436	0,0346	0,1278	0,1498	0,0196	0,0664	0,3748	4018,2	832,1
# 58	19/09/2002	0,1476	5,5476	0,9368	0,0154	0,1068	0,1600	0,0114	0,0686	0,3986	3887,0	836,5
# 59	15/09/2002	0,2338	5,6106	0,9550	0,1414	0,2064	0,2334	0,0416	0,0760	0,3872	3752,0	815,9
# 60	11/09/2002	0,2364	4,7076	0,9494	0,0298	0,1404	0,1592	0,0000	0,0688	0,3474	3574,8	772,9
# 61	07/09/2002	0,1858	3,3642	0,9474	0,0700	0,1194	0,1874	0,0032	0,0722	0,3312	3346,6	770,9
# 62	03/09/2002	0,2030	4,2972	0,9474	0,0596	0,2418	0,2550	0,0484	0,0652	0,3788	3306,8	788,6
# 63	30/08/2002	0,1174	4,1626	0,9170	0,0000	0,1332	0,2448	0,0014	0,0588	0,3690	2879,0	808,2
# 64	26/08/2002	0,1272	6,8596	0,9270	0,0920	0,2514	0,3590	0,0974	0,0620	0,4656	4346,4	875,8
# 65	22/08/2002	0,1184	6,3032	0,9168	0,0010	0,1318	0,2580	0,0430	0,0624	0,4164	3347,8	825,2
# 66	18/08/2002	0,1742	8,5574	0,9332	0,0356	0,2214	0,2828	0,0316	0,0652	0,4318	3272,8	844,4

¹ Date de formation des échantillons de calcite, attribuée par rétro-calcul à partir de la date de pêche et du rythme bi-journalier de formation des stries

Spécimen BK2

Ech ^{on}	Date de formation ¹	Cr (ppm)	Mn (ppm)	Co (ppm)	Ni (ppm)	Cu (ppm)	Cd (ppm)	Pb (ppm)	Mo (ppm)	Ba (ppm)	Mg (ppm)	Sr (ppm)
# 1	04/06/2003	0,2594	3,4964	0,8068	0,7213	0,4037	0,0178	0,1250	0,1660	0,8284	5678,6	748,3
# 2	29/05/2003	0,2030	2,9412	0,7772	0,6788	0,4152	0,0136	0,1410	0,0577	0,4676	4318,8	745,6
# 3	21/05/2003	0,2554	2,8686	0,7880	0,8035	0,1675	0,0310	0,1210	0,0518	0,3276	3761,0	611,3
# 4	13/05/2003	0,6530	2,9748	0,8730	1,4488	0,4140	0,0220	0,1660	0,0738	0,4004	3865,6	667,0
# 5	09/05/2003	0,4806	3,3732	0,8154	1,2078	0,6138	0,0196	0,1824	0,0588	0,4652	5094,0	751,2
# 6	05/05/2003	0,4376	2,2158	0,8376	1,4078	0,3186	0,0220	0,1676	0,0578	0,4498	3926,0	686,8
# 7	01/05/2003	0,5090	2,0436	0,8286	1,3256	1,0422	0,0190	0,1818	0,0682	0,5736	4458,8	754,7
# 8	27/04/2003	0,3802	2,5464	0,8202	1,2452	0,4362	0,0172	0,1464	0,0612	0,4646	4292,4	772,4
# 9	23/04/2003	0,3808	2,3492	0,8265	1,2132	0,6416	0,0174	0,1746	0,0644	0,4730	3984,0	736,1
# 10	19/04/2003	0,3372	2,8972	0,8184	1,1994	0,5064	0,0068	0,1658	0,0560	0,4180	4488,0	784,2
# 11	15/04/2003	0,4130	2,6952	0,8336	1,2124	0,5812	0,0120	0,1860	0,0654	0,4268	4338,4	740,9
# 12	11/04/2003	0,6326	2,2016	0,8595	1,6310	0,6693	0,0206	0,2198	0,0678	0,4594	4246,6	751,1
# 13	07/04/2003	0,3824	2,7946	0,8218	1,0800	0,4668	0,0125	0,1654	0,0548	0,4242	4383,8	772,9
# 14	03/04/2003	0,6096	2,6790	0,8538	1,3460	0,7644	0,0232	0,2136	0,0574	0,5772	4151,8	777,7
# 15	30/03/2003	0,3070	2,6494	0,8098	1,0548	0,4438	0,0096	0,2220	0,0518	0,4980	4399,4	744,5
# 16	26/03/2003	0,4026	3,0612	0,8204	1,1742	0,4748	0,0134	0,1836	0,0538	0,5012	4706,6	820,3
# 17	22/03/2003	0,3866	3,1952	0,8242	1,1098	0,3924	0,0524	0,1832	0,0542	0,4882	4424,6	794,6
# 18	18/03/2003	0,4498	3,2272	0,8188	1,0108	0,4746	0,0148	0,1946	0,0630	0,5974	5107,2	858,0
# 19	14/03/2003	0,4028	3,6766	0,8022	0,8218	0,4910	0,0062	0,1910	0,0788	0,7130	4521,8	920,7
# 20	10/03/2003	0,3898	3,6220	0,8268	1,1106	0,5914	0,0110	0,1762	0,0720	1,0922	4788,2	859,0
# 21	06/03/2003	0,2776	1,8876	0,8638	0,9654	0,5678	0,0310	0,2024	0,0596	0,5652	4740,8	844,3
# 22	02/03/2003	0,2658	3,1680	0,8024	0,8084	0,4134	0,0258	0,1884	0,0528	0,6094	5249,4	953,0
# 23	26/02/2003	0,3502	3,2222	0,8236	0,9306	0,3682	0,0158	0,1938	0,0506	0,6438	4506,4	856,8
# 24	22/02/2003	0,3190	3,1184	0,8302	1,0202	0,5158	0,0162	0,2040	0,0636	0,6548	5065,2	943,0
# 25	18/02/2003	0,3126	3,9464	0,8162	0,9244	0,5602	0,0215	0,2204	0,0545	0,7202	5558,2	943,8
# 26	14/02/2003	0,3282	2,8730	0,8124	0,8956	0,4540	0,0210	0,2072	0,0536	0,5216	5394,4	874,1
# 27	08/02/2003	0,2736	1,9464	0,8038	1,0260	0,6918	0,0110	0,2248	0,0590	0,5136	4773,6	838,0
# 28	04/02/2003	0,3212	2,2330	0,8228	0,9914	0,6554	0,0232	0,1684	0,0588	0,4428	4389,0	789,2
# 29	31/01/2003	0,3742	1,9428	0,8196	1,0486	0,3552	0,0242	0,1858	0,0584	0,4132	4496,6	782,1
# 30	27/01/2003	0,2050	1,9238	0,8414	0,8086	0,3312	0,0134	0,1628	0,0592	0,4462	4344,4	836,8
# 31	23/01/2003	0,1790	1,9750	0,8070	0,7472	0,3498	0,0156	0,2512	0,0846	0,5088	4145,4	892,5
# 32	19/01/2003	0,4066	2,0226	0,8228	1,1020	0,5414	0,0253	0,2024	0,0628	0,4344	4052,6	816,7
# 33	15/01/2003	0,2386	1,2944	0,8038	0,7590	0,2864	0,0136	0,1934	0,0538	0,4000	3821,0	791,5
# 34	11/01/2003	0,2972	1,7950	0,8004	0,7088	0,4040	0,0100	0,2000	0,0530	0,5244	4617,8	956,0
# 35	07/01/2003	0,1590	2,7152	0,7864	0,5380	0,4230	0,0096	0,2060	0,0502	0,6048	3709,6	991,3
# 36	03/01/2003	0,2198	2,6770	0,7922	0,6302	0,3986	0,0098	0,2520	0,0728	0,7782	5614,0	1089,0
# 37	30/12/2002	0,2438	3,2378	0,8072	0,7182	0,4110	0,0056	0,2474	0,0576	0,9650	4870,0	1010,1
# 38	26/12/2002	0,2234	2,9406	0,8116	0,8566	0,2890	0,0150	0,2322	0,0560	0,7488	4746,2	994,3
# 39	22/12/2002	0,2534	3,5338	0,8112	0,7686	0,3322	0,0192	0,1976	0,0560	0,7565	4856,2	981,8
# 40	18/12/2002	0,2752	2,3308	0,8150	0,7300	0,3026	0,0146	0,1716	0,0606	0,6772	4490,4	851,7
# 41	14/12/2002	0,2922	2,8738	0,7994	0,5816	0,3720	0,0250	0,1780	0,0570	0,7608	5486,6	896,5
# 42	08/12/2002	0,2054	4,8262	0,7962	0,5938	0,3052	0,0206	0,1798	0,0706	1,8008	4573,8	1003,5
# 43	04/12/2002	0,2006	3,3604	0,7934	0,6926	0,3952	0,0166	0,1826	0,0798	1,5732	5731,0	1020,6
# 44	30/11/2002	0,3274	4,5104	0,8072	0,6168	0,2856	0,0164	0,1784	0,0568	0,6724	5075,8	940,6
# 45	26/11/2002	0,2790	2,7194	0,8256	0,8258	0,2892	0,0176	0,1798	0,0630	0,5348	4304,8	847,3
# 46	22/11/2002	0,2104	1,8942	0,8230	0,8070	0,2634	0,0166	0,1514	0,0558	0,4158	3818,0	752,7
# 47	18/11/2002	0,3656	2,6504	0,8262	0,8774	0,4654	0,0186	0,2154	0,0594	0,5444	4810,4	873,3
# 48	14/11/2002	0,6192	4,0028	0,8548	1,0292	0,7225	0,0194	0,3842	0,0620	0,6568	5211,4	884,8
# 49	10/11/2002	0,1842	2,1290	0,7930	0,6642	0,2406	0,0102	0,1196	0,0524	0,3920	3963,8	771,6
# 50	06/11/2002	0,2980	2,3686	0,8136	0,7444	0,3086	0,0082	0,1386	0,0550	0,4092	4294,0	768,5
# 51	02/11/2002	0,2568	2,3078	0,8184	0,7200	0,2326	0,0048	0,1508	0,0518	0,4018	3978,2	785,7
# 52	29/10/2002	0,2080	2,1092	0,7930	0,5608	0,2214	0,0044	0,1306	0,0552	0,4080	3924,8	788,9
# 53	25/10/2002	0,1818	2,4524	0,7912	0,5332	0,2422	0,0076	0,1240	0,0800	0,4486	4285,8	886,9
# 54	21/10/2002	0,1942	2,4370	0,8024	0,5770	0,2738	0,0036	0,1602	0,0656	0,4570	4428,6	864,1
# 55	17/10/2002	0,2350	2,2570	0,8152	0,6458	0,2504	0,0138	0,1798	0,0686	0,4524	4186,4	850,5
# 56	13/10/2002	0,2446	4,4234	0,8078	0,7732	0,3064	0,0064	0,5238	0,0608	0,5668	4276,6	873,9
# 57	09/10/2002	0,4928	2,3780	0,8080	0,5684	0,2554	0,0120	0,1374	0,0630	0,7674	4435,2	902,9
# 58	05/10/2002	0,1990	2,4122	0,8060	0,5836	0,2766	0,0014	0,1748	0,0656	0,6828	3902,8	821,3
# 59	01/10/2002	0,2152	3,0382	0,7980	0,5946	0,2860	0,0030	0,1220	0,0560	0,4616	3294,0	798,4
# 60	25/09/2002	0,1432	2,7690	0,7878	0,4894	0,7163	0,0000	0,1530	0,0596	0,6774	4415,0	883,0
# 61	21/09/2002	0,2792	3,2574	0,8238	0,7112	0,8948	0,0080	0,1694	0,0592	0,6294	5215,6	850,6
# 62	17/09/2002	0,2388	2,7044	0,8192	0,6768	0,4724	0,0078	0,1722	0,0584	0,5408	5011,8	851,6
# 63	13/09/2002	0,4696	2,7682	0,8203	0,7446	0,7054	0,0090	0,2090	0,0628	0,5880	4444,2	746,8
# 64	09/09/2002	0,2382	2,8280	0,8120	0,5812	0,2916	0,0086	0,1100	0,0592	0,3886	3895,8	694,2
# 65	05/09/2002	0,2472	2,1982	0,8198	0,6990	0,3576	0,0078	0,1528	0,0624	0,4134	3678,2	734,6
# 66	01/09/2002	0,2106	2,6178	0,8116	0,5576	0,2160	0,0012	0,1414	0,0576	0,4114	3569,0	768,6
# 67	28/08/2002	0,1892	3,2144	0,7932	0,4092	0,2948	0,0022	0,1366	0,0602	0,4640	3294,4	826,5
# 68	24/08/2002	0,1882	3,1790	0,8056	0,4604	0,3374	0,0040	0,1352	0,0664	0,4924	3770,6	810,0
# 69	20/08/2002	0,2240	3,7950	0,8082	0,5592	0,4056	0,0064	0,1666	0,0606	0,5884	4876,8	900,8
# 70	16/08/2002	0,2268	3,0804	0,8082	0,6030	0,3868	0,0038	0,1334	0,0580	0,4880	4413,2	838,9
# 71	12/08/2002	0,2516	3,1642	0,8104	0,5350	0,5072	0,0028	0,1446	0,0634	0,5544	4246,4	844,2
# 72	08/08/2002	0,1650	2,4902	0,8056	0,5936	0,3500	0,0016	0,1228	0,0602	0,4056	3480,2	766,5
# 73	04/08/2002	0,2244	4,5846	0,8078	0,6196	0,3622	0,0004	0,1466	0,0618	0,4256	3560,6	794,2
# 74	31/07/2002	0,1130	3,9220	0,7864	0,7288	0,6916	0,0078	0,1662	0,0682	0,6468	4058,4	905,3
# 75	27/07/2002	0,2500	3,3622	0,8136	0,6990	0,5504	0,0056	0,1468	0,0640	0,4432	3792,6	770,2

¹ Date de formation des échantillons de calcite, attribuée par rétro-calcul à partir de la date de pêche et du rythme bi-journalier de formation des stries

Spécimen BK3

Ech ^{em}	Date de formation ¹	Cr (ppm)	Mn (ppm)	Co (ppm)	Ni (ppm)	Cu (ppm)	Cd (ppm)	Pb (ppm)	Mo (ppm)	Ba (ppm)	Mg (ppm)	Sr (ppm)
# 1	30/06/2003	0,2650	2,9804	0,8090	0,4824	0,6830	0,0584	0,0000	0,0115	0,5066	5175,4	653,9
# 2	26/06/2003	0,2224	1,7772	0,7860	0,5090	0,3392	0,0485	0,0000	0,0000	0,5946	5515,6	672,8
# 3	18/06/2003	0,4678	3,4306	0,8138	0,9280	0,7914	0,0550	0,0000	0,0244	0,5128	5987,6	666,4
# 4	12/06/2003	0,3046	2,5766	0,8370	0,7350	1,1526	0,0620	0,0814	0,0498	0,6758	8392,4	680,3
# 5	08/06/2003	0,2582	2,2098	0,8116	0,7876	1,4372	0,0550	0,0010	0,0088	0,6024	8051,8	684,6
# 6	04/06/2003	0,3974	2,2450	0,8546	0,8236	1,5770	0,0648	0,0000	0,0192	0,5566	6935,6	659,7
# 7	31/05/2003	0,2756	1,5874	0,8112	0,7132	0,9544	0,0616	0,0000	0,0340	0,4218	6704,8	610,7
# 8	27/05/2003	0,2533	2,3840	0,8228	0,7396	0,9260	0,0488	0,0000	0,0104	0,4520	6686,4	630,0
# 9	23/05/2003	0,2844	2,9844	0,8536	0,6498	0,5630	0,0490	0,0000	0,0164	0,4896	6445,8	683,7
# 10	19/05/2003	0,5180	2,9746	0,8644	0,7856	0,8962	0,0546	0,0000	0,0210	0,5388	7056,0	668,8
# 11	15/05/2003	0,2610	3,4646	0,8108	0,6686	0,6816	0,0454	0,0486	0,0106	0,4712	7412,4	664,7
# 12	11/05/2003	0,4450	2,7544	0,8528	0,7888	0,8065	0,0522	0,0142	0,0173	0,5134	7417,2	671,0
# 13	07/05/2003	0,2820	2,2210	0,8260	0,8803	0,8047	0,0372	0,1252	0,0198	0,6520	7212,6	624,9
# 14	03/05/2003	0,2506	2,0966	0,8274	0,7694	1,4536	0,0582	0,0206	0,0170	0,5938	9058,2	650,4
# 15	29/04/2003	0,3785	2,3114	0,8320	0,8514	0,8507	0,0416	0,0000	0,0150	0,4684	7724,2	630,5
# 16	25/04/2003	0,3524	1,7672	0,8544	0,7263	1,2325	0,0480	0,0612	0,0272	0,5572	8018,6	636,5
# 17	19/04/2003	0,2740	2,4796	0,8390	0,7553	1,1518	0,0504	0,0604	0,0060	1,0388	7139,0	650,2
# 18	13/04/2003	0,1750	3,6016	0,8324	0,6062	1,2388	0,0486	0,0692	0,0112	0,6360	8123,4	729,5
# 19	09/04/2003	0,3924	3,3360	0,8422	0,6938	0,7783	0,0482	0,1044	0,0102	0,6520	8535,8	741,9
# 20	05/04/2003	0,1604	2,2944	0,7928	0,5764	0,7270	0,0352	0,0448	0,0040	0,5590	7246,0	700,2
# 21	01/04/2003	0,3466	3,2520	0,8096	0,5666	1,0213	0,0426	0,0830	0,0436	0,7528	8560,8	797,6
# 22	28/03/2003	0,2052	2,6808	0,8352	0,7196	0,7040	0,0463	0,0000	0,0110	0,7028	7748,2	715,4
# 23	24/03/2003	0,3768	2,3182	0,8180	0,5736	0,8506	0,0502	0,1020	0,0112	0,7028	8466,8	811,5
# 24	20/03/2003	0,2798	1,7324	0,8132	0,6062	0,9844	0,0360	0,0082	0,0058	0,5738	8072,2	760,4
# 25	16/03/2003	0,1920	3,4712	0,7936	0,5844	0,6928	0,0374	0,0346	0,0032	0,6572	6498,4	806,6
# 26	10/03/2003	0,2038	2,8528	0,7988	0,6488	0,8105	0,0434	0,0182	0,0108	0,7234	8564,6	803,9
# 27	06/03/2003	0,1804	3,3604	0,8236	0,7130	2,1713	0,0428	0,1376	0,0064	0,6788	8929,2	770,9
# 28	02/03/2003	0,2466	5,2650	0,8502	0,7023	0,8435	0,0448	0,0280	0,0062	0,6666	8204,6	770,4
# 29	24/02/2003	0,4008	3,7928	0,8436	0,7316	1,4214	0,0432	0,0764	0,0300	0,7718	7451,8	728,6
# 30	20/02/2003	0,1556	2,9012	0,8104	0,5252	0,5778	0,0336	0,0000	0,0072	0,5796	7475,4	703,0
# 31	16/02/2003	0,5290	2,0018	0,8720	0,7927	1,4282	0,0434	0,0084	0,0310	0,6738	7929,8	681,8
# 32	12/02/2003	0,2474	1,8596	0,8314	0,5938	1,2566	0,0448	0,0526	0,0396	0,5346	8341,4	728,8
# 33	08/02/2003	0,1776	2,4562	0,8154	0,5936	0,7635	0,0335	0,0210	0,0100	0,5610	8026,2	701,4
# 34	04/02/2003	0,1984	1,6338	0,8180	0,5740	0,5963	0,0406	0,0000	0,0132	0,4750	7307,8	685,9
# 35	31/01/2003	0,2324	2,5564	0,8212	0,5156	0,6283	0,0360	0,0058	0,0156	0,5370	7447,2	724,9
# 36	25/01/2003	0,2854	2,2404	0,8176	0,6576	0,6980	0,0292	0,0030	0,0248	0,5420	8451,2	755,9
# 37	21/01/2003	0,1196	1,5042	0,8074	0,6294	0,5496	0,0310	0,0000	0,0180	0,4764	7326,8	694,7
# 38	17/01/2003	0,1336	2,7482	0,8110	0,6396	0,6540	0,0355	0,0068	0,0166	0,5348	8670,2	760,3
# 39	13/01/2003	0,1696	1,6454	0,8172	0,5642	0,5262	0,0428	0,0342	0,0318	0,5786	7991,8	749,4
# 40	09/01/2003	0,2250	2,8224	0,8018	0,6338	0,7836	0,0370	0,1010	0,0030	0,6270	8477,0	775,7
# 41	05/01/2003	0,1750	3,3436	0,8080	0,6116	0,6274	0,0412	0,0446	0,0116	0,6506	8678,8	768,9
# 42	01/01/2003	0,1264	3,1952	0,7978	0,6278	0,5218	0,0384	0,0340	0,0138	0,7978	8217,6	778,2
# 43	28/12/2002	0,1404	3,4600	0,8102	0,6644	0,6168	0,0398	0,0320	0,0096	1,1230	9725,4	820,3
# 44	24/12/2002	0,1810	3,9956	0,8098	0,6294	0,5272	0,0358	0,0008	0,0128	0,8584	6660,6	776,4
# 45	20/12/2002	0,1800	4,8406	0,8098	0,6186	0,5810	0,0362	0,0048	0,0120	0,9314	6893,0	784,2
# 46	14/12/2002	0,1762	4,7128	0,8090	0,5974	0,8166	0,0342	0,1102	0,0190	1,0256	10897,0	848,5
# 47	10/12/2002	0,1920	3,3804	0,8224	0,6492	0,5366	0,0356	0,0406	0,0034	0,7176	7737,2	734,1
# 48	06/12/2002	0,2164	3,6684	0,8386	0,6634	0,8198	0,0348	0,0328	0,0312	0,8466	7830,8	731,3
# 49	02/12/2002	0,2138	5,7670	0,8398	0,5720	0,5320	0,0400	0,0278	0,0368	1,7086	8650,2	816,0
# 50	28/11/2002	0,1500	5,8472	0,8140	0,4882	0,5266	0,0372	0,1116	0,0396	2,5070	8700,8	806,5
# 51	24/11/2002	0,1828	4,8778	0,8272	0,6106	0,6795	0,0316	0,0522	0,0268	1,4808	8489,8	758,0
# 52	20/11/2002	0,1628	6,1412	0,8280	0,5442	0,5742	0,0354	0,0000	0,0140	0,6718	6286,8	653,5
# 53	14/11/2002	0,3610	5,2554	0,8628	0,8520	5,3263	0,0454	0,0366	0,0312	0,8372	7489,2	701,6
# 54	08/11/2002	0,1336	2,9804	0,8210	0,5335	0,5043	0,0266	0,0000	0,0120	0,5224	7708,8	712,5
# 55	04/11/2002	0,1564	3,5906	0,8266	0,6890	0,6068	0,0370	0,0294	0,0222	0,6162	8727,4	721,3
# 56	27/10/2002	0,3016	2,0790	0,7910	0,6196	0,6534	0,0294	0,1144	0,0142	0,5642	7138,4	656,1
# 57	21/10/2002	0,1816	2,7068	0,8070	0,5676	0,5722	0,0318	0,1733	0,0148	1,4800	7872,2	716,3
# 58	15/10/2002	0,1318	2,7232	0,8026	0,5314	0,5484	0,0312	0,0274	0,0156	0,6102	8403,8	702,0
# 59	09/10/2002	0,1196	2,6296	0,7920	0,4904	0,4948	0,0320	0,0456	0,0150	0,6500	8594,6	738,0
# 60	05/10/2002	0,4658	11,9117	0,9123	0,9237	1,2986	0,0390	0,3743	0,0236	0,7804	8393,4	764,2
# 61	29/09/2002	0,2720	2,1884	0,8134	0,6018	0,8782	0,0396	0,0938	0,0212	0,5656	6751,8	630,4

¹ Date de formation des échantillons de calcite, attribuée par rétro-calcul à partir de la date de pêche et du rythme bi-journalier de formation des stries

Ech ^{on}	Distance de l'umbo (mm)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ VPDB)	Ech ^{on}	Distance de l'umbo (mm)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ VPDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ VPDB)
# 1	97,61	-0,354	0,441	# 60	54,39	1,042	-0,897
# 2	97,07	0,153	0,024	# 61	53,62	1,063	-0,853
# 3	96,53	0,150	-0,226	# 62	52,93	1,064	-0,829
# 4	96,20	0,193	-0,186	# 63	52,10	1,034	-0,803
# 5	95,76	0,365	-0,313	# 64	51,31	0,990	-0,801
# 6	95,40	-0,098	-0,955	# 65	50,72	1,255	-0,833
# 7	94,99	-0,313	-0,870	# 66	50,13	1,099	-0,704
# 8	94,28	-0,169	-0,328	# 67	49,31	1,056	-0,697
# 9	93,81	0,124	0,367	# 68	48,41	1,065	-0,876
# 10	93,15	0,447	0,261	# 69	47,48	1,121	-1,143
# 11	92,66	0,481	-0,273	# 70	46,89	1,149	-0,650
# 12	92,12	0,418	-0,324	# 71	46,12	1,111	-0,862
# 13	91,55	0,441	-0,613	# 72	45,20	1,033	-0,694
# 14	90,76	0,167	-0,851	# 73	44,53	1,019	-0,702
# 15	90,19	0,109	-0,811	# 74	43,66	0,890	-0,728
# 16	89,58	-0,047	-0,222	# 75	42,74	0,941	-0,625
# 17	88,83	0,131	-0,087	# 76	41,61	0,961	-0,676
# 18	88,30	0,275	-0,189	# 77	40,48	0,979	-0,857
# 19	87,47	0,540	0,311	# 78	39,76	0,974	-0,842
# 20	86,65	0,367	0,243	# 79	38,94	0,955	-1,123
# 21	86,04	0,294	-0,083	# 80	38,06	0,945	-1,075
# 22	85,22	0,039	-0,767	# 81	37,14	0,927	-1,010
# 23	84,50	0,081	0,220	# 82	36,17	0,978	-0,927
# 24	83,24	0,745	0,020	# 83	35,42	1,008	-0,864
# 25	82,49	0,648	0,065	# 84	34,52	1,023	-0,904
# 26	81,65	0,575	-0,585	# 85	33,68	1,010	-0,731
# 27	80,90	0,789	-0,502	# 86	32,83	1,000	-0,694
# 28	80,24	0,972	-0,323	# 87	31,98	0,975	-0,637
# 29	79,57	0,919	-0,484	# 88	31,29	1,010	-0,566
# 30	78,80	0,851	-0,452	# 89	30,65	1,033	-0,347
# 31	78,00	0,825	-0,530	# 90	29,90	1,066	-0,202
# 32	76,98	0,882	-0,307	# 91	29,08	1,013	0,004
# 33	76,15	0,952	0,125	# 92	27,95	1,002	-0,412
# 34	75,33	0,868	0,168	# 93	26,87	0,997	-0,165
# 35	74,56	1,022	0,145	# 94	25,95	0,947	-0,109
# 36	73,84	1,122	0,184	# 95	24,90	0,900	-0,303
# 37	73,13	1,022	0,160	# 96	24,00	0,831	-0,343
# 38	72,23	0,920	-0,108	# 97	23,13	0,897	0,129
# 39	71,51	1,085	0,007	# 98	22,02	0,946	0,133
# 40	70,84	1,063	0,076	# 99	21,20	0,891	-0,016
# 41	70,23	1,029	0,152	# 100	20,46	0,901	-0,025
# 42	69,43	1,052	0,153	# 101	19,56	0,940	-0,038
# 43	68,56	1,017	0,124	# 102	18,79	0,918	0,056
# 44	67,79	0,935	0,125	# 103	18,17	0,790	0,191
# 45	67,02	0,741	0,073	# 104	17,30	0,885	0,238
# 46	66,17	0,776	-0,154	# 105	16,38	0,827	0,234
# 47	65,37	0,866	-0,044	# 106	15,27	0,876	0,317
# 48	64,42	0,827	-0,161	# 107	14,07	0,878	0,288
# 49	63,55	0,833	-0,407	# 108	12,78	0,839	0,065
# 50	62,78	0,716	-0,356	# 109	11,73	0,822	-0,064
# 51	61,83	0,843	-0,486	# 110	10,78	0,930	-0,046
# 52	61,01	0,843	-0,246	# 111	9,75	1,047	0,022
# 53	60,22	0,853	-0,298	# 112	8,60	1,311	0,012
# 54	59,19	0,882	-0,586	# 113	7,29	1,460	-0,045
# 55	58,39	0,903	-0,625	# 114	5,18	1,545	-0,222
# 56	57,70	0,949	-0,503	# 115	4,13	1,881	0,092
# 57	56,85	1,009	-0,710	# 116	2,98	1,834	0,184
# 58	55,85	0,965	-0,917	# 117	1,57	2,124	0,275
# 59	55,18	1,042	-0,738				

DE L'ORIGINE DU NICKEL EN NOUVELLE-CALÉDONIE : QU'EN DIT TONTON MARCEL ?



THE SHELL OF THE SCALLOP, *COMPTOPALLIUM RADULA* (BIVALVIA; PECTINIDAE), EULERIAN HIGH-FREQUENCY ARCHIVES OF THE VARIABILITY OF TROPICAL COASTAL ENVIRONMENTS (PACIFIC OCEAN)

Abstract

Coastal ecosystems are exposed to many disturbances leading to the alteration of their structure and functioning. In order to assess the respective roles of natural variability and anthropogenic influences on this process, and to predict the future state of these ecosystems more accurately, we must be able to reconstruct the past variations of certain parameters (ocean temperature, biological productivity, contaminant inputs, etc.) prior to any major anthropogenic influence. Instrumental measurements of these parameters are, however, fairly recent and the reconstruction of the variability of coastal ecosystems prior to the Industrial Revolution can only be done by using proxies embedded in the available archives.

This PhD dissertation focuses on the use of the shell of *Comptopallium radula*, a tropical bivalve of the mollusc family Pectinidae, for the reconstruction of environmental variability in the southwest lagoon of New Caledonia, an ecosystem influenced by multiple stresses (global warming, urbanization, opencast mining). This work is based on the comparison of geochemical data archived in the scallop shell through ontogeny, with several physical, chemical, and biological variables measured in the lagoon (weekly environmental survey). The aim of this approach is to calibrate and to make use of different climatic and environmental proxies.

Calcein markings, performed *in situ* on juvenile scallops, demonstrated that the growth striae wrinkling the external surface of *C. radula*'s shell are formed with a 2-day periodicity.

Isotopic analyses ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$) were performed on calcite micro-samples collected along the maximal growth axis of 6 juvenile shells. Based on the periodicity of stria formation, a calendar date was accurately assigned to each sample (weekly resolution). Our results indicate that the ontogenetic variations of $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ allow the reconstruction of seawater temperature with a mean accuracy of 1 °C. The carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$) cannot, however, be used as a proxy for the pelagic primary production as its variations could be controlled by the benthic metabolism (sediment and corals).

Following these isotopic analyses, elemental analyses were performed on the same shells using a laser ablation system coupled to an inductively coupled plasma mass spectrometer (LA-ICP-MS). Through the use of skeletal trace metal concentrations, our results show that *C. radula* cannot be used as a biomonitor of metal inputs in the lagoon: the ontogenetic variations of these concentrations probably reflect high-frequency temporal variations of metal fluxes at the sediment-water interface. As for barium and molybdenum, their skeletal concentrations may be used as proxies for the biomass of diatoms and diazotrophs, respectively.

This study points out the considerable potential of the shell of *C. radula* as a high-frequency Eulerian archive of climatic and environmental variability in the southwest lagoon of New Caledonia. It also highlights the major role of benthic processes in the incorporation of geochemical signals in the calcitic matrix of the shell. Its use as a paleoceanographic tool is now governed by the discovery of fossil beds of the species.

Key-words

Biogenic carbonates; Sclerochronology; Biological rhythms; Geochemistry; Stable isotopes; Trace elements; Proxy; Archives; Paleoceanography.

LA COQUILLE DE *COMPTOPALLIUM RADULA* (BIVALVIA; PECTINIDAE), ARCHIVE EULÉRIENNE HAUTE-FRÉQUENCE DE LA VARIABILITÉ DE L'ENVIRONNEMENT CÔTIER TROPICAL (OCÉAN PACIFIQUE)

Résumé

Les écosystèmes côtiers sont soumis à de nombreuses perturbations entraînant la modification de leur structure et de leur fonctionnement. Afin d'estimer les parts respectives de la variabilité naturelle et de l'influence anthropique dans ce processus, et ainsi mieux prédire l'évolution de ces écosystèmes, il est nécessaire d'appréhender la variabilité de certains paramètres (température de l'océan, productivité biologique, apports de contaminants, etc.) avant toute influence anthropique majeure. Les mesures instrumentales de ces paramètres étant assez récentes, la reconstruction de la variabilité des écosystèmes côtiers avant la révolution industrielle ne peut se faire que par l'utilisation de proxys incorporés dans différents types d'archives.

Ce travail de thèse porte sur l'utilisation de la coquille de *Comptopallium radula*, un mollusque bivalve tropical de la famille des Pectinidae, pour reconstruire la variabilité de l'environnement dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, un écosystème sous l'influence de diverses perturbations (réchauffement climatique, urbanisation, exploitation minière). Cette étude repose sur la comparaison de données géochimiques archivées dans la coquille de ce pectinidé au cours de sa vie, avec plusieurs variables physiques, chimiques et biologiques mesurées dans le lagon (suivi environnemental hebdomadaire). L'objectif de cette approche est de calibrer et de mettre en œuvre différents proxys climatiques et environnementaux.

Des marquages à la calcéine, effectués *in situ* sur des individus juvéniles, ont tout d'abord permis de démontrer que les stries de croissance présentes à la surface externe de la coquille de *C. radula* se forment avec une périodicité de 2 jours.

Des analyses isotopiques ($\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$) ont ensuite été effectuées à partir de micro-échantillons de calcite prélevés le long de l'axe de croissance maximale de 6 coquilles juvéniles. Connaissant la périodicité de formation des stries, une date calendaire a pu être attribuée avec précision à chacun de ces prélèvements (résolution hebdomadaire). Nos résultats démontrent que les variations ontogéniques du $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ permettent de reconstruire les variations de la température de l'eau avec une précision de 1 °C. Quant à la composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}_{\text{calcite}}$), elle ne peut pas être utilisée comme proxy de la production primaire pélagique. Ses variations sont vraisemblablement contrôlées par le métabolisme benthique (sédiment et coraux).

Suite à ces analyses isotopiques, des analyses élémentaires ont été effectuées sur les mêmes coquilles à l'aide d'un système d'ablation laser couplé à un spectromètre de masse à plasma induit (LA-ICP-MS). Nos résultats démontrent que *C. radula*, au travers des concentrations en métaux dans sa coquille, ne peut être utilisé comme outil de bio-surveillance des apports en métaux dans le lagon : les variations ontogéniques de ces concentrations reflètent probablement les variations temporelles haute-fréquence des flux de métaux à l'interface eau-sédiment. Quant au baryum et au molybdène, leurs concentrations coquillières pourraient être utilisées comme proxys des biomasses de diatomées et de diazotrophes, respectivement.

Cette étude démontre donc le potentiel considérable de la coquille de *C. radula* comme archive eulérienne haute-fréquence de la variabilité climatique et environnementale dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Elle met également en lumière l'importance des processus benthiques sur l'incorporation des signaux géochimiques dans la matrice calcitique de la coquille. Son utilisation en tant qu'outil paléocéanographique est désormais conditionnée par la découverte de gisements fossiles de l'espèce.

Mots-clés

Carbonates biogéniques ; Sclérochronologie ; Biorythmes ; Géochimie ; Isotopes stables ; Éléments traces ; Proxy ; Archive ; Paléocéanographie.