



HAL
open science

Signature paléoenvironnementale des séquences holocènes en Rade de Brest : forçages climatiques et anthropiques

Clément Lambert

► **To cite this version:**

Clément Lambert. Signature paléoenvironnementale des séquences holocènes en Rade de Brest : forçages climatiques et anthropiques. Sciences de la Terre. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2017. Français. NNT : 2017BRES0112 . tel-01783962

HAL Id: tel-01783962

<https://theses.hal.science/tel-01783962v1>

Submitted on 2 May 2018

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 préparée à l'Université de Bretagne Occidentale
pour obtenir le diplôme de DOCTEUR délivré de façon partagée par
L'Université de Bretagne Occidentale et l'Université de Bretagne Loire

Spécialité : Géosciences marines

École Doctorale Sciences de la Mer et du Littoral

présentée par

Clément Lambert

Signature paléoenvironnementale des séquences holocènes en Rade de Brest : forçages climatiques et anthropiques

Thèse soutenue le 01/12/2017

devant le jury composé de :

Mary Elliot

Professeur, Université de Nantes / *Rapporteur*

Emilie Gauthier

Professeur, Université de Franche-Comté / *Rapporteur*

William Fletcher

Maître de Conférences, Université de Manchester / *Examineur*

Kenneth Mertens

Chercheur, Ifremer, Concarneau / *Examineur*

Pierre Stéphane

Chargé de recherche, CNRS, LETG, Brest / *Examineur*

Olivier Ragueneau

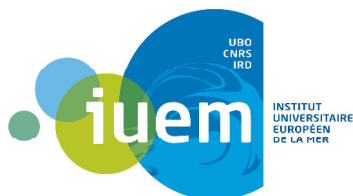
Directeur de recherche, CNRS, LEMAR, Brest / *Directeur de thèse*

Aurélie Penaud

Maître de Conférences, Université de Bretagne occidentale /
Co-directrice de thèse

Muriel Vidal

Maître de Conférences, Université de Bretagne occidentale /
Co-directrice de thèse



Remerciements

Je me disais, voilà maintenant trois ans, qu'au moment de la rédaction de ces quelques lignes, beaucoup d'eau aurait coulé sous les ponts et que les paléoenvironnements bretons n'auraient plus aucun secret pour moi... Deux assertions qui s'avèrent, je le découvre aujourd'hui, fausses. i) Si de l'eau a effectivement coulé sous les ponts, elle l'a fait à un débit vertigineux et ii) il n'y a jamais de point final à un projet de recherche, seulement des points de suspension qui ne font qu'amplifier l'envie de poursuivre le travail et de résoudre les nouvelles problématiques soulevées.

Une certaine nostalgie s'empare de moi au moment où j'écris ces lignes. Le film de ces trois années se rejoue dans ma mémoire et je pense à toutes ces personnes sans lesquelles ces pages n'auraient pu voir le jour...

Antoine de Saint Exupéry disait dans « Terre des hommes » que *dans un monde où la vie rejoint si bien la vie, où les fleurs dans le lit même du vent se mêlent aux fleurs, où le cygne connaît tous les cygnes, les hommes seuls bâtissent leur solitude...* Si ce constat s'applique de plus en plus à la réalité de nos sociétés, je reconnais en revanche l'énorme privilège que j'ai eu de n'avoir jamais été seul et d'avoir même été entouré de nombreux bras qui m'ont portés jusqu'ici, bras auxquels il est grand temps de rendre un chaleureux hommage.

...

Aurélië, merci, je ne pourrai jamais oublier le coup de fil que tu m'as passé ce jour-là pour m'annoncer que j'étais pris en thèse ! Je n'imaginai alors même pas le 10^{ème} de l'aventure dans laquelle j'allais pleinement me lancer ... Merci pour ton soutien, ta bienveillance, ton humour et le dynamisme que tu as toujours su m'insuffler dans les moments de doutes. J'ai conscience de la chance que j'ai eu de te rencontrer dans ce moment charnière de ma carrière tout juste débutante et de l'investissement que tu as fourni.

Muriel, à ton tour merci ! Merci pour ta gentillesse et ton humanité. Nos discussions, tes nombreux conseils et ta bienveillance m'ont aidé. Je mesure toute la dextérité dont il faut faire preuve pour la réalisation du grand écart temporel entre le Paléozoïque et l'Holocène.

J'espère que nous continuerons à nous croiser et à travailler ensemble à l'avenir, merci encore pour votre investissement, une grande partie de l'aboutissement de ce travail vous revient.

Olivier enfin merci, HDR de ma thèse qui a rendu possible son financement, un peu en dehors il est vrai de tes thématiques de recherches. Tu as en revanche toujours manifesté un grand intérêt pour le travail que j'ai mené et je t'en remercie.

...

L'ambition n'est évidemment pas d'écrire une autobiographie (je n'en ai pas encore l'âge et je ne suis pas certain de l'intérêt qu'elle susciterait), mais si je veux revenir aux sources de ma vocation, je me dois de remercier Jean-Luc Schneider, professeur à l'université de Bordeaux sans qui les géosciences seraient encore une terre inconnue malheureusement délaissée et bien évidemment Frédérique Eynaud qui a jalonné ma vie étudiante de conseils avisés et de coups de mains plus que nécessaires, sois en très chaleureusement remerciée, je n'en serais très certainement pas là sans toi. Merci également à Jérôme et Pierre-Antoine, qui m'ont fait (encore plus) aimer la paléoclimatologie au cours de mon stage de Master 2.

...

Parce qu'un travail de recherche ne se fait pas tout seul (loin s'en faut), il est à présent temps de remercier toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à la réflexion scientifique et sans qui ces pages n'auraient pu voir le jour. J'ai peur d'oublier du monde tant ce travail est le fruit des nombreuses interactions qui ont jalonné ces trois riches années.

Vincent Lebreton et Nathalie Combourieu-Nebout, merci de m'avoir accueilli deux semaines au Muséum d'Histoire Naturelle à Paris et de m'avoir formé aux traitements palynologiques. Merci enfin pour nos discussions et l'aide fournie dans les déterminations polliniques.

Yvan Pailler, merci d'avoir à chaque fois répondu à mes sollicitations et pour ces discussions qui ont bien souvent permis d'éclairer ma lanterne et qui ont quelque peu comblé mes fortes carences en connaissances archéologiques. Le dialogue entre environmentalistes et archéologues n'est pas toujours aisé mais tu as été ouvert au dialogue autant que nécessaire et tu as su faire montre d'une grande pédagogie, éveillant chez moi un grand intérêt pour ta discipline.

Evelyne Goubert, merci pour ce moment passé à Vannes et pour avoir donné de ton temps lors de la rédaction de certaines pages sous le coup d'une échéance approchant trop vite.

Merci également à Axel Ehrhold, Pascal Leroy et Gwendoline Grégoire, pour m'avoir laissé embarquer sur notre rade et de m'avoir aidé à y réaliser quelques trous supplémentaires.

Merci bien sûr à Raffaele Siano et Khadija Klouch pour les passionnantes discussions et pour l'innovant travail réalisé avec vous.

Merci à Sophie Martin et Erwann Legrand de la station biologique de Roscoff pour nos discussions sur la biologie du maërl et pour avoir accepté de me faire une petite place dans vos aquariums. Puisqu'on évoque le maërl, je pense également à vous Laurent et Jacques, pour nos discussions qui ont permis d'envisager de très intéressantes perspectives de recherche (à suivre ... ?).

Merci à Marion Hardegen et Sylvie Magnanon du Conservatoire National Botanique de Brest, pour les très riches discussions que nous avons eues et qui ont été si nécessaires à ce travail.

Merci à Oanez Lebeau du PSO, à Véronique Cuq du laboratoire GEOMER, à Jean-Pierre Oldra du LGO, à Angélique Rouby et Mickael Rovere du laboratoire de Géosciences Marines de l'Ifremer, pour le soutien technique et les nombreuses analyses qui ont été réalisées avec votre aide sur les carottes et les multiples échantillons. Merci également à Muriel Georget du laboratoire EPOC à Bordeaux pour les traitements palynologiques.

Merci enfin à mes deux stagiaires Gwenn Le Normand et Nathan Jaouen pour m'avoir fait découvrir les joies de l'encadrement et désolé de vous avoir fait essuyer les plâtres ;-)

...

Je tiens également à remercier très chaleureusement tous les membres du jury (Emilie Gauthier, Mary Eliott, Kenneth Mertens, William Fletcher et Pierre Stephan) qui ont accepté d'évaluer mon travail.

...

Même si ma participation à la vie doctorante du laboratoire s'est faite plus anecdotique ces quelques mois (je suis sûr qu'ils m'excuseront), je tiens à chaleureusement remercier tous les collègues qui ont rendu ces trois années agréables : Réjanne, Muriel, Caroline, Marion, MarieS, Marco, Morgane, Pierre-Olivier et tant d'autres ... Roza, tu me refais ton chachouka quand tu veux !

Merci également aux collègues que je croise de congrès en congrès et qui me manquent beaucoup entre les congrès : Coralie, Mélanie, Axelle et Assia (je suis fier d'avoir fait ce périple avec toi pour aller parler de Brest et de Kerzine jusqu'au Japon).

Merci enfin aux deux personnes avec lesquelles j'ai eu l'honneur de partager mon bureau, Marie et William, et qui m'ont prouvé que la folie pouvait prendre de multiples visages. Je ne pouvais personnellement rêver de cohabitation plus agréable (même si je suis à peu près persuadé que cet avis ne fait pas tellement l'unanimité chez nos voisins de couloir).

Enfin, il y a des moments dans la vie où il est nécessaire d'être bien entouré et la fin de la thèse est de ceux-là... Je l'ai assurément été ! Merci encore Marie et Alex car c'est à vous que je dois l'impression de ce manuscrit... merci d'avoir su anticiper la perte d'autonomie et de réflexes vitaux inhérente à ce type de projets...

...

Je ne suis pas sûr d'être très à l'aise pour dire l'importance que certaines personnes ont dans ma vie mais je souhaite sincèrement le faire passer à l'écrit.

Rémy tout d'abord, partenaire de toujours et frère de cœur (25 ans déjà)... Ces années à Bordeaux sans vous (je pense également bien sûr à toi Marie), n'auraient pas eu la même saveur et ne m'auraient peut-être pas conduit jusqu'ici. Merci également aux « vieux » potes : Alexis, Andréa, Raf, Guillaume, Félix, M.P., et bien sûr Laurine qui s'est heureusement retrouvée sur la route de mon aventure brestoise.

Je remercie bien évidemment mes parents grâce auxquels je me suis senti libre d'être moi-même et de prendre la voie professionnelle que je désirais suivre... Ayez conscience que l'on ne se fait pas tout seul et que votre soutien sans faille et l'amour dont vous avez su m'entourer sont mon équilibre.

Paris-Brest ... j'aimais déjà le gâteau mais j'aime encore plus à présent la ligne de train !

Thomas bien sûr, merci pour ta présence dans les moments d'angoisses et ce chemin à mes côtés. A l'image de ma vie, cette thèse sans toi n'aurait tout simplement pas la même saveur...

...



Le monde est un et il a une superbe cohérence, en équilibre à chaque instant, et la première chose à apprendre aux enfants des hommes est sans doute que la Terre est née de l'Univers, la vie de la matière, l'homme de la vie animale et l'esprit de l'homme du développement de son système nerveux. L'histoire des astres, celle de la vie, l'histoire de l'homme, l'histoire de sa pensée sont une seule et même histoire, sont l'Histoire. L'avènement de la réflexion est un événement cosmique et l'homme est enfant des étoiles.

Yves Coppens, « Pré-ludes : Autour de l'homme préhistorique »

Avec l'idole de la certitude (qui inclut celle de la certitude imparfaite ou probabilité) tombe l'une des défenses de l'obscurantisme, lequel met un obstacle sur la voie du progrès scientifique. Car l'hommage rendu à cette idole non seulement réprime l'audace de nos questions, mais en outre compromet la rigueur et l'honnêteté de nos tests. La conception erronée de la science se révèle dans la soif d'exactitude. Car ce qui fait l'homme de science, ce n'est pas la possession de connaissances, d'irréfutables vérités, mais la quête obstinée et audacieusement critique de la vérité.

Karl Popper, « Logique de la découverte scientifique ».

Un matin de mars n'est jamais plus morne que l'individu qui s'y aventure sans lever les yeux dans l'espoir d'apercevoir les oies. J'ai connu une dame fort cultivée (certifiée par son label universitaire), disant qu'elle n'avait jamais entendu les oies qui, deux fois par an, proclament le retour des saisons à sa toiture bien isolée. Se pourrait-il que la culture soit une manière de troquer la conscience des choses contre d'autres compétences de moindre valeur ? L'oie qui se risquerait à cet échange ne serait bientôt plus qu'un tas de plumes.

Aldo Leopold, « Almanach d'un comté des sables »

A mes parents

A Thomas

Sommaire

INTRODUCTION	1
CHAPITRE I. CONTEXTES ENVIRONNEMENTAUX ACTUEL ET PASSE ET EVOLUTION CULTURELLE A LA POINTE BRETONNE	7
I.1. CONTEXTES GEOLOGIQUE ET GEOMORPHOLOGIQUE	9
I.1.1. Histoire géologique du Massif armoricain	9
I.1.2. Contextes géomorphologique et sédimentaire	13
I.2. CONTEXTE CLIMATIQUE ACTUEL	21
I.2.1. La circulation atmosphérique	21
I.2.2. Circulation océanique de l'Atlantique Nord	25
I.2.3. Bilan sur les facteurs forçant de la variabilité climatique de la façade nord-ouest Atlantique	29
I.3. EVOLUTION PALEOCLIMATIQUE HOLOCENE	30
I.3.1. Variabilité climatique de la dernière période glaciaire.....	30
I.3.2. Variabilité climatique long-terme	32
I.3.3. Variabilité climatique rapide millénaire à infra-millénaire	33
I.4. EVOLUTION DES PAYSAGES ET DYNAMIQUE D'OCCUPATION DES TERRITOIRES	35
I.4.1. Végétation actuelle en Bretagne	35
I.4.2. Evolution de la végétation à l'Holocène	42
I.4.3. Evolution culturelle et dynamique d'occupation des territoires	45
CHAPITRE II. MATERIEL ET METHODES.....	57
II.1. PRESENTATION DU MATERIEL D'ETUDE	59
II.1.1. Localisation géographique	59
II.1.2. Analyses sédimentologiques.....	60
II.2. MODELES D'AGE DES DIFFERENTES CAROTTES ETUDIEES	68
II.2.1. Méthodes de datation	68
II.2.2. Carotte VC-08 (Baie de Douarnenez)	69
II.2.3. Carottes A et KS24 (Baie de Roscanvel, Rade de Brest).....	70
II.2.4. Carotte G (Sud Plougastel)	71
II.2.5. Carotte KS-02 (Sud Plougastel)	71

II.2.6.	Carotte KS-22 bis (Aulne)	72
II.2.7.	Carotte I09 (Baie de Daoulas)	72
II.3.	OUTILS MIS EN ŒUVRE AU COURS DE CETTE ETUDE	73
II.3.1.	Outil principal : la palynologie et le palynofaciès	74
II.3.2.	Autres outils mis en œuvre	87
II.3.3.	Autres outils mis en œuvre par les collaborateurs du projet	93
PARTIE 1 : DONNEES PALYNOLOGIQUES MODERNES EN RADE DE BREST, OU COMMENT AFFINER LA COMPREHENSION DES SIGNAUX PALYNOLOGIQUES POUR LA LECTURE DES DONNEES FOSSILES		95
CHAPITRE III. MODERN PALYNOLOGICAL RECORD IN THE BAY OF BREST (NW FRANCE): SIGNAL CALIBRATION FOR PALAEO-RECONSTRUCTIONS		99
III.1.	INTRODUCTION.....	103
III.2.	ENVIRONMENTAL SETTINGS	104
III.2.1.	Geographical context.....	104
III.2.2.	Climatic context	106
III.2.3.	Current vegetation cover on Finistère and BB watersheds	107
III.3.	METHODS	109
III.3.1.	Sampling strategy.....	109
III.3.2.	Palynological study.....	111
III.4.	RESULTS	114
III.4.1.	Marine surface sediments	114
III.4.2.	Mosses	115
III.5.	DISCUSSION.....	119
III.5.1.	Mosses: pollen collectors of surrounding vegetation.....	119
III.5.2.	Understanding the overall distribution of pollen grains in modern BB sediments	120
III.6.	CONCLUSION.....	124
CHAPITRE IV. HUMAN-INDUCED RIVER RUNOFF OVERLAPPING NATURAL CLIMATE VARIABILITY OVER THE LAST 150 YEARS: PALYNOLOGICAL EVIDENCE (BAY OF BREST, NW FRANCE)		127
IV.1.	INTRODUCTION.....	131

IV.2.	BAY OF BREST ENVIRONMENTAL SETTINGS.....	133
IV.2.1.	Geomorphological and geographical contexts	133
IV.2.2.	Environmental settings of Bay of Brest watersheds	134
IV.2.3.	Climatological context.....	136
IV.3.	MATERIAL AND METHODS	137
IV.3.1.	Study core: sedimentological characteristics and age model.....	137
IV.3.2.	Palynological study.....	137
IV.3.3.	Foraminiferal analysis	139
IV.4.	PALYNOLOGICAL RESULTS FROM I_09 DAOULAS CORE.....	139
IV.4.1.	Palynomorph diversity and concentrations.....	139
IV.4.2.	Pollen assemblages	140
IV.4.3.	Dinocyst assemblages	141
IV.5.	DISCUSSION	144
IV.5.1.	Climate forcing on tree pollination rates.....	144
IV.5.2.	Major runoff increase over the last 60 years.....	146
IV.5.3.	Major trophic disturbances since 1990.....	148
IV.6.	CONCLUSION.....	152
PARTIE 2 : EVOLUTION PALEOENVIRONNEMENTALE A LA POINTE BRETONNE		153
CHAPITRE V. PALAEOENVIRONMENTAL RECONSTRUCTIONS (POLLEN, DINOCYST, FORAMINIFERA) ACROSS THE MESO- TO NEOLITHIC IN WESTERN BRITTANY (NW FRANCE).....		157
V.1.	INTRODUCTION.....	161
V.2.	ENVIRONMENTAL CONTEXTS	162
V.2.1.	Present and past sedimentological contexts of study sites.....	162
V.2.2.	Climatic Context.....	166
V.2.3.	Cultural evolution and territorial occupation dynamics.....	166
V.3.	MATERIAL AND METHODS	168
V.3.1.	Study sediment cores.....	168
V.3.2.	Palynological analyses.....	171
V.3.3.	Foraminiferal analyses	172
V.4.	SEDIMENTARY CONTEXT AND PALYNOLOGICAL RESULTS	173

V.4.1.	Bay of Douarnenez, BD (core VC-08)	173
V.4.2.	Western Bay of Brest (A and KS-24 cores Bay of Roscanvel)	179
V.5.	CLIMATE IMPACTS AND LAND-USE CHANGES	187
V.5.1.	Local imprints of the 9,000-8,000 and 6,000-5,000 years BP RCC events	187
V.5.2.	Local signal of Cerealia-type pollen grains during the Mesolithic: coastal Poaceae or early traces of a proto-agriculture?	190
V.6.	CONCLUSION.....	194
CHAPITRE VI. PALYNOLOGICAL-BASED RECONSTRUCTIONS OF NATURAL VS. ANTHROPOGENIC PALAEOENVIRONMENTAL CHANGES OVER THE PAST 2,400 YEARS IN THE BAY OF BREST (NW FRANCE)		
197		
VI.1.	INTRODUCTION.....	201
VI.2.	BAY OF BREST ENVIRONMENTAL SETTINGS.....	202
VI.2.1.	Geomorphological and geographical contexts	202
VI.2.2.	Climatic context	203
VI.2.3.	Cultural evolution, population dynamics and human practices	204
VI.3.	MATERIAL AND METHODS	205
VI.3.1.	Study core: sedimentological characteristics and age model.....	205
VI.3.2.	Palynological analyses.....	207
VI.3.3.	Geochemical analyses.....	208
VI.4.	RESULTS	211
VI.4.1.	Cores G and KS-02: composite sequence (South Plougastel)	211
VI.4.2.	Core KS-22bis: eastern inner Bay of Brest	217
VI.5.	DISCUSSION.....	219
VI.5.1.	Record of natural climatic variability and opening of landscapes during the Iron Age....	219
VI.5.2.	An unexpected agricultural waste during the Roman period.....	222
VI.5.3.	Increasing human impacts on the landscape.....	223
VI.6.	CONCLUSION.....	227
SYNTHESE HOLOCENE REGIONALE		231
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES.....		243

RAPPEL DE LA PROBLEMATIQUE ET SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX RESULTATS.....	245
PERSPECTIVES	250
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	253
ANNEXES.....	309
ANNEXE A: PERSPECTIVES DE RECHERCHE : POTENTIALITES ANALYTIQUES DU MAËRL EN RADE DE BREST EN TANT QUE PALEOTHERMOMETRE.....	231
ANNEXE B: PHOTOGRAPHIE DES CAROTTES SEDIMENTAIRES UTILISEES	311
ANNEXE C: RADIOGRAPHIE RX DES CAROTTES SEDIMENTAIRES UTILISEES.....	319
ANNEXE D: PLANCHES PHOTOS DES TAXONS POLLEN, DINOKYSTES ET NPP	327
ANNEXE E: TABLEAUX DE COMPTAGES.....	337
ANNEXE F: ANALYSES CHIMIQUES REALISEES SUR LES SOMMETS DES CAROTTES A ET G AU LEMAR EN 2003 (D. DENIS, MASTER 1), EXPLIQUANT LA DESTRUCTION DES PREMIERS CENTIMETRES	355
ANNEXE G: ARTICLE : «RARE EARTH ELEMENTS IN COLD SEEP CARBONATES FROM THE NIGER DELTA » (RONGEMAILLE ET AL., 2011), PRESENTANT LE PROTOCOLE DE PREPARATION DES CARBONATES A LA SPECTROMETRIE POUR L'ANALYSE DES METAUX TRACES, DEVELOPPE A L'IUEM (BREST) ET SUIVIT POUR LES ANALYSES SUR LES CARBONATES DU MAËRL	359
ANNEXE H: CARTES DE REPARTITION DES METAUX TRACES DANS LES CARBONATES DU MAËRL – CAROTTES D'INTERFACES	373
ANNEXE I: ARTICLE (« HISTORICAL RECORDS FROM DATED SEDIMENT CORES REVEAL THE MULTIDECADAL DYNAMIC OF THE TOXIC DINOFLAGELLATE ALEXANDRIUM MINUTUM IN THE BAY OF BREST (FRANCE) »; KLOUCH ET AL., 2016B).....	377

Liste des figures

Figure I.1 : Carte et coupe synthétiques du Massif armoricain présentant les quatre grandes unités morphologiques séparées par les zones de cisaillement (Ballèvre et al., 2009, 2013).	10
Figure I.2 : Le Massif armoricain durant l’orogénèse hercynienne (Ballèvre et al., 2009).	11
Figure I.3 : Carte bathymétrique de la Rade de Brest (Gregoire et al., 2016).	13
Figure I.4 : Nature de la couverture sédimentaire superficielle en Rade de Brest (Gregoire et al., 2016).	14
Figure I.5 : Histoire du remplissage sédimentaire de la Rade de Brest dans le contexte de la transgression holocène (Gregoire et al., 2017).	17
Figure I.6 : Carte bathymétrique de la Baie de Douarnenez (Augris et al., 2005).	18
Figure I.7 : Bathymétrie du substratum rocheux de la Baie de Douarnenez (Augris et al., 2005).	19
Figure I.8 : Histoire du remplissage sédimentaire holocène de la paléo-vallée d’Ys et de la Baie de Douarnenez lors de la dernière remontée du niveau marin (d’après Augris et al., 2005).	20
Figure I.9 : a) Trajets des vents générés par les gradients de pression et la « Force » de Coriolis. b) Trajets des vents en tenant compte de la disposition des masses continentales (d’après Lutgens et Tarbuck, 2001).	21
Figure I.10 : A) Moyenne annuelle des températures (1997-2006) et des précipitations (1971-2000) (d’après Belleguic et al., 2012) ; B) Diagrammes ombrothermiques (station de Brest-Guipavas).	22
Figure I.11 : A) Carte du gisement éolien en Bretagne (moyenne sur la période 1999-2008) (d’après www.bretagne-environnement.org) B) Rose des vents dominants moyennés sur une année (Météo-France, station de Brest-Guipavas).	23
Figure I.12 : L’Oscillation Nord Atlantique (NAO) et son influence sur l’Europe de l’Ouest en fonction des modes NAO- ou NAO+ (Morley et al., 2014).	25
Figure I.13 : Températures de surface (World Ocean Atlas 2016) et circulation océanique simplifiée en Atlantique Nord. SPG : « SubPolar Gyre » ou gyre subpolaire ; STG : « SubTropical Gyre » ou gyre subtropical ; NAC : « North Atlantic Current » ou courant nord-atlantique ; IC : « Irminger Current » ou courant d’Irminger ; EGC : « East Greenland Current » ou courant est-groenlandais ; WGC : « West Greenland Current » ou courant ouest-groenlandais ; LC : « Labrador Current » ou courant du Labrador ; NADW : « North Atlantic Deep Water » ou eau profonde nord-atlantique ; GS : « Gulf Stream »)	26
Figure I.14 : Menary et al. (2015) : compilation de données publiées issues de la simulation de la variabilité décennale de l’AMOC au niveau du SPG. Les études publiées utilisées pour établir les modèles sont répertoriées dans le tableau de droite. A chacune est attribué un numéro reporté sur la figure de gauche. Pour chaque étude, la rétroaction ou le processus considéré comme prédominant dans l’installation de la cyclicité à l’échelle de temps est indiqué (i.e. renforcement de la convection et des courants de fond, ondes de Rossby et propagation des anomalies des eaux de surface depuis les tropiques). Enfin, en utilisant la même clé numérique, les études sont divisées en deux parties (en haut à gauche de la carte) selon que la température (T) ou la salinité (S) sont considérées comme le forçage principal contrôlant les variations de densités décennales des eaux de surface au niveau des zones de convection en Mer du Labrador.	28
Figure I.15 : D’après Lisiecki et Raymo (2005), Lamont-Doherty Earth Observatory, Raymo.net	30

Figure I.16 : Le climat des derniers 50 000 ans BP à partir des données glaciologiques NGRIP (Groenland). Les événements climatiques abrupts de la dernière période glaciaire sont identifiés par des numéros en rouge qui symbolisent les interstades de Dansgaard-Oeschger tandis que les bandes bleues représentent les évènements de Heinrich.....	31
Figure I.17 : Variations de la température (normalisée par rapport à la gamme de variation de températures entre une période glaciaire (G ; 0) et interglaciaire (IG ; 1)) entre le Dernier Maximum Glaciaire et l’Holocène en fonction de la latitude (Shakun et Carlson, 2010).	32
Figure I.18 : Données isotopiques groenlandaises (Johnsen et al., 2001), valeurs d’insolation dressant le contexte climatique Holocène (Berger et Loutre, 1991), évènements climatiques rapides et périodes culturelles de l’histoire régionale bretonne (d’après LBR HoloceneEvents&NorthGRIP02 5/2010).....	33
Figure I.19 : Reconstitution de la courbe régionale de remontée du niveau marin par la méthode des sea level index points (Goslin et al., 2015).....	35
Figure I.20 : Couverture végétale des bassins versants de la Rade de Brest (Lambert et al., 2017 ; source : SoeS, Corine Land Cover, 2006).....	36
Figure I.21 : Transects théoriques de végétation sur le littoral depuis la zone intertidale jusqu’à la forêt, tels qu’observés aux abords de la Rade de Brest et de la Baie de Douarnenez.....	37
Figure I.22 : Photos de milieux littoraux rencontrés dans le Finistère et la région de la Rade de Brest. A et B : Falaises littorales et landes (Morgat, Presqu’île de Crozon). C et D :Falaises littorales, landes et prairies aérohalines (Pen Hir, Presqu’île de Crozon). Photos personnelles.....	39
Figure I.23 : Photos de milieux littoraux rencontrés dans le Finistère et la région de la Rade de Brest. A et C : Landes (Morgat, presqu’île de Crozon). B : Lande (île de Bréhat). D : Falaise littorale (Côte Nord du Finistère, Pointe de Primel). Photos personnelles.....	40
Figure I.24 : Photos de milieux-types rencontrés dans le Finistère et la région de la Rade de Brest. A : Prairies aérohalines et bocage (Côte Nord du Finistère, Pointe de Primel). B : Forêt d’Huelgoat (Monts d’Arrée). C : Prairie aérohaline (Anse des Blancs Sablons, Le Conquet). D : Tourbière de Langazel et haies bocagères. Photos personnelles.....	41
Figure I.25 : Photos de milieux-types rencontrés dans le Finistère et la région de la Rade de Brest. A : Schorre (Rivière du Faou, Rade de Brest). B : Slikke (Rivière du Faou, Rade de Brest). Photos personnelles.....	42
Figure I.26 : Chronologies stratigraphiques de l’Holocène (Walker et al., 2012), polliniques (Mangerud et al., 1974 ; recalibrées par Walanus et Nalepka (2010)) et culturelles (Lecerf, 2014 ; Demoule, 2007).....	44
Figure I.27 : Voies de néolithisation de l’Europe : (d’après François Giligny, in Demoule, 2007, modifié).....	47
Figure I.28 : Principales aires culturelles au Mésolithique (à gauche) et au Néolithique (à droite) dans l’ouest de la France (Marchand, 2007).	49
Figure I.29 : Site archéologique de Beg ar Loued (île de Molène) (© Marine Nationale et © L. Duigou, association Tumulus ; www.inrap.fr).....	51
Figure I.30 : Exemple de paysage rural agricole dans les côtes d’Armor (1900 – 1903) Auteur inconnu © Archives départementales des Côtes d’Armor, fonds 18FI (coll. Bailly), cote 18FI_7, droits réservés et Auteur inconnu © Archives départementales des Côtes d’Armor, fonds 16FI (coll. Bailly), cote 16FI_5098, droits réservés ; evolution-paysage.bretagne-environnement.org	55

Figure I.31: Comparaison entre une photo aérienne de 1950 et de 2011 montrant l'évolution du paysage bocager en Finistère ; Source BD ORTHO® Historique, IGN 2011 ; www.pays-des-abers.fr.
.....56

Figure II-1: Localisation des 7 carottes longues utilisées pour cette étude, en Rade de Brest et en Baie de Douarnenez (caractéristiques géographiques dans le Tableau II.1).60

Figure II-2: Répartition des 41 carottes d'interface (triangles noirs) et des 12 mousses (croix vertes ; Figure 2.6 D) sur le pourtour de la Rade de Brest, utilisées pour l'étude de la distribution actuelle des palynomorphes, afin de tester la représentativité de l'enregistrement pollinique sub-fossile vis-à-vis de la végétation environnante actuelle (modifié, d'après Gregoire et al., 2016).61

Figure II-3: Photographies présentant (a) le carottage à bord du navire « N/O Thalia » (missions SERABEQ I et III), (b) l'échantillonnage sur les tronçons de carottes longues, (c) le lavage et le tamisage du sédiment brut (tamis 150 µm), (d) le prélèvement de mousses.64

Figure II-4: Situation du lieu de prélèvement de la carotte VC-08 en Baie de Douarnenez, couverture temporelle et faciès sédimentaire.....65

Figure II-5: Situation du lieu de prélèvement des carottes A et KS-24 en Rade de Brest, couverture temporelle et faciès sédimentaire.....66

Figure II-6: Situation du lieu de prélèvement des carottes G et KS-02 en Rade de Brest, couverture temporelle et faciès sédimentaire.....67

Figure II-7: Situation du lieu de prélèvement des carottes KS-22bis (/KS22) et I09 en Rade de Brest, couverture temporelle et faciès sédimentaire.68

Figure II-8: Tableau des datations effectuées sur la carotte VC-08 (Baie de Douarnenez) et modèle d'âge réalisé en deux segments par régression linéaire.70

Figure II-9: Tableau des datations effectuées sur la carotte A (a) et la carotte KS24 (b) et modèle d'âge établi par régression linéaire entre tous les pointeurs ^{14}C de la carotte A, sans aucune exclusion. *Le niveau à 190-191cm daté à partir de matière organique continentale n'est pas considéré dans le modèle d'âge. Il a été doublé à partir du niveau 190-191cm daté sur bivalves afin de calculer l'âge réservoir en Rade de Brest.....71

Figure II-10: Tableau des datations effectuées et modèle d'âge réalisé par interpolation linéaire pour la carotte G. *La date sur maërl résultait d'un test mais n'a pas été prise en compte dans le modèle d'âge afin de rester homogène sur le type de matériel daté (bivalves ou gastéropodes).72

Figure II-11: Tableau des datations effectuées et modèle d'âge réalisé par interpolation linéaire pour la carotte KS-02. Les 2 dates sur gastéropodes et *Turritella* obtenues à 2cm ont été moyennées dans le modèle d'âge final. *La date sur maërl résultait d'un test mais n'a pas été prise en compte dans le modèle d'âge afin de rester homogène sur le type de matériel daté (bivalves ou gastéropodes).72

Figure II-12: Tableau des datations effectuées sur la carotte KS-22 bis et représentation profondeur-âge illustrant la tentative d'établir un modèle d'âge par régression linéaire. Finalement, aucun modèle d'âge ne sera retenu pour cette séquence sédimentaire.73

Figure II-13: Modèle d'âge effectué pour la carotte I-09 (Klouch et al. 2016a). Profil du $^{210}\text{Pb}_{\text{XS}}$ (a) ; modèle d'âge (b) ; profil du ^{137}Cs (c).73

Figure II-14: Représentation schématique du cycle de reproduction d'une plante et de la pollinisation (<https://en.wikipedia.org/>, d'après Judd et al., 1999).....75

Figure II-15: Schéma de la structure d'un grain de pollen (source : acces.ens-lyon.fr).76

Figure II-16: Eléments de morphologie des grains de pollen. A : Exemples d'ornementation de l'exine (d'après Moore et al., 1991) ; B : Exemples d'ouvertures (pores et sillons) (d'après Lang, 1994).	77
Figure II-17: Photos de grains de pollen après traitements palynologiques tels qu'observés au microscope (X630). a : Alnus, b : Quercus, c : Poaceae, d : Pinus.	79
Figure II-18 : Représentation schématique du cycle de vie des dinoflagellés et de la production du kyste (Bravo et Figueroa, 2014).	80
Figure II-19 : Structure externe (A) et interne (B) d'un dinoflagellé ; kyste fossile (C). D'après : Evitt, 1985.	81
Figure II-20 : « Marée rouge » sur les côtes bretonnes (efflorescence de <i>Noctiluca scintillans</i>) (source : Phenomer, IFREMER).	82
Figure II-21 : Occurrence spécifique de certains dinokystes dans les sédiments holocènes de différents sites côtiers de Bretagne (d'après Morzadec-Kerfourn, 1976). Les « % Dinokystes » sont exprimés par rapport au contenu palynologique total dénombré sur lame. Les pourcentages de <i>Spiniferites bentorii</i> , <i>Spiniferites pachydermus</i> et <i>L. machaerophorum</i> sont calculés par rapport à une somme totale de dinokystes comptés.	83
Figure II-22 : Distribution schématique des dinokystes dans les sédiments de surface au niveau du delta du Rhône et du Golfe de Gabès (d'après Morzadec-Kerfourn, 1979, 1984).	84
Figure II-23 : Photos des kystes de dinoflagellés fossilisés après traitements chimiques tels qu'observés au microscope (X 63 à immersion. a : <i>Lingulodinium machaerophorum</i> , b : <i>Spiniferites bentorii</i> , c : <i>Spiniferites delicatus</i> , d : <i>Ataxodinium choane</i> .	85
Figure II-24 : Photos de microrestes non polliniques fossilisés après traitements chimiques tels qu'observés au microscope (a : Basale de foraminifère, b : <i>Concentricystes</i> sp., c : <i>Halodinium</i> sp., d : <i>Euglypha</i> sp.).	85
Figure II-25 : a : protections nécessaires pour pratiquer les traitements palynologiques, b : traitement des échantillons au MNHN, c : coquille de bivalve prélevée pour ¹⁴ C et d : spectromètre de masse sur lequel ont été réalisées les analyses isotopiques (PSO, IUEM).	88
Figure II-26 : Tests de foraminifères de natures minéralogique et chimique différentes. a : test « hyalin » (<i>Elphidium excavatum</i>) ; b : test « porcelané » (<i>Triloculina tricarinata</i>) ; c : test « agglutiné » (<i>Martinottiella communis</i>). In: Hesemann, M. 2017, http://www.foraminifera.eu .	89
Figure II-27 : Cycle de vie et de reproduction des foraminifères benthiques (Mathieu et al., 2011).	89
Figure II-28 : Modèle TROX (Jorissen et al. 1995).	90
Figure II-29 : a. et b: tests déformés (loges atrophiées) de l'espèce <i>Elphidium excavatum</i> . c. : test déformé (loge hypertrophiée) de l'espèce <i>Elphidium gerthi</i> . d. : fusion de tests de l'espèce <i>Ammonia beccarii</i> . (www.foraminifera.eu/ , d'après Polovodova et Schönfeld, 2008).	91
Figure II-30 : A : Représentation graphique de la signature isotopique en fonction de la salinité et de la température des eaux de surface. B : représentation schématique du fractionnement et de la signature isotopique de l'océan au cours des processus d'évaporation et de précipitation (d'après Jousseau, 1999).	92
Figure II-31 : Fractionnement isotopique du carbone induit par la pompe biologique (source : accs.ens-lyon.fr).	94

Figure III-1: Location of the Bay of Brest (BB) in northwestern France. a) Location of sampling sites on a topographical map of the BB (after Gregoire et al., 2016). Black triangles: surface

sediment samples; green crosses: moss samples. b) Present-day climate data with an ombrothermic diagram (temperatures and precipitations) and wind rose showing prevailing wind directions, strength (km/h) in course of one year averaged over 10 years. (Sources: station of Brest-Guipavas “climate-data.org”, and Météo France, respectively). c) Map of surface currents speed (m/s) across the BB (source: SHOM)..... 102

Figure III-2: Continental vegetation cover on the watersheds of the Bay of Brest (BB). a) Map of different types of vegetation found on BB watersheds (from Corine Land Cover database), extracted thanks to Arcgis software (ESRI 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute). b) Conversion of the surfaces covered by these types of vegetation in % of the total surface. c-c') Land cover proportions of vegetation types for the "Finistere" department (c) and detail distribution of crops in agricultural areas (c') plotted in pie charts from the “Chambre d’agriculture du Finistère” data..... 105

Figure III-3: Pollen spectra (major taxa higher than 2% in at least one sample are represented) in a) surface sediment samples from the Bay of Brest (BB), and b) continental mosses collected from the periphery of the BB..... 114

Figure III-4: Pie charts of average pollen percentages (taxa grouped in vegetation-types; see Table III.3) in surface sediment and moss samples. 115

Figure III-5: Modern dinocyst records in the Bay of Brest (BB) : a) Diagram showing dinocyst concentrations (total and specific) as well as the dinocyst / pollen ratio, and b) Distribution map of total dinocyst concentrations in modern BB sediments (41 surface sediments) performed with the ArcGIS software using the Inverse Distance Weighted method (interpolation between different pointers done by averaging values of sample data points in the neighborhood with values becoming higher from bottom to top and from right to left). 115

Figure III-6: Distribution maps of selected pollen taxa across the Bay of Brest (BB, 41 surface sediments) performed with the ArcGIS software using the Inverse Distance Weighted method (interpolation between different pointers done by averaging values of sample data points in the neighborhood with values becoming higher from bottom to top and from right to left)..... 119

Figure IV.1: Locations of : a) the Bay of Brest in north-western France, as well as of : b) I_09 study core (orange star) in the Daoulas Estuary, and of the hydrological stations (yellow points A and B) from which river discharge data are discussed in the manuscript. c) Present-day climate data with an ombrothermic diagram (temperatures and precipitations). d) wind rose showing prevailing mean annual wind directions averaged over 10 years (source : Météo France)..... 127

Figure IV.2: I_09 core photograph and X-Ray radiography, with the sampling procedure carried out for palynological and micropaleontological analyses (this study) and genetic analyses (Klouch et al., 2016b). 132

Figure IV.3: Depth chart representing dinocysts, pollen grains, spores and major non-pollen palynomorphs (NPP) in concentrations. From left to right, NPP comprise foraminiferal linings, *Radiosperma corbiferum* (marine algae), freshwater fossils (*Halodinium*, *Concentricystes*, *Pediastrum*), amoebae, and *Hexasteria problematica* (estuarine algae; Milzer et al. 2014). The C/M index is a ratio between selected continental (*Concentricystes*, *Pediastrum*, *Halodinium*, and amoebae) and marine markers (*R. corbiferum* and foraminiferal linings). Grey bands highlight intervals characterized by total dinocyst and pollen concentrations higher than the average of the series. 136

Figure IV.4: Depth chart diagram representing major pollen taxa and dinocyst species (above 2%) in percentages, along I_09 core (Daoulas Estuary, Bay of Brest). Grey bands highlight intervals characterized by total dinocyst and pollen concentrations higher than the average of the series (cf. Figure IV.3)..... 137

Figure IV.5: Comparison between selected pollen percentages (cereals, *Quercus*, sum of *Alnus*, *Salix*, *Betula*, and *Fraxinus*, and sum of trees), with XRF Ti/Ca ratio, the measured AMO index for this time period (Enfield et al., 2001), as well as atmospheric temperature data and seasonality (difference between summer and winter mean temperatures) from the Rennes meteorological station (the most complete meteorological record of Brittany for the study time period ; infoclimat.fr). 139

Figure IV.6: Comparison between palynological data from I_09 core, data from literature, and instrumental data from in situ measurements in watersheds. From left to right: precipitations from the Rennes meteorological station (infoclimat.fr), EA pattern index (NOAA), XRF Ti/Ca ratio from the study core, selected pollen percentages (*Plantago maritima*, *Chenopodiaceae*, *Betula*, *Alnus* and the sum *Fraxinus* + *Salix*), Aulne River flows (from DREAL Bretagne (i.e. regional directorate for the environment) and SOMLIT-Brest (i.e. French marine monitoring network, <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr>), concentrations of freshwater fossils (sum of *Halodinium*, *Pediastrum* and *Concentricystes*), as well as marine algae *R. corbiferum*, pollen grains and dinocysts. Grey bands highlight intervals characterized by total dinocyst and pollen concentrations higher than the average of the series (cf. Figure IV.3)..... 141

Figure IV.7: Comparison between selected palynological data from I_09 core, data from literature, and instrumental data from in situ measurements in watersheds. From left to right: XRF Ti/Ca ratio from the study core, dinocyst percentages (*L. machaerophorum*, *S. bentorii*, cysts of *P. dalei* and *S. membranaceus*), amoebae concentrations, percentages of deformed foraminiferal shells, detection curve of *A. minutum* species in the same core (from Klouch et al., 2016b), measured nitrate concentrations in the Elorn and Mignonne rivers (SAGE Elorn) and in the Aulne river (ECOFLUX: river monitoring network that collects samples at the mouth of rivers of Western Brittany on a weekly basis, wwiuem.univ-brest.fr/ecoflux) and measured atmospheric temperatures (Rennes meteorological station; infoclimat.fr). Grey band highlights the interval characterized by pollution indicators (deformed benthic foraminifera, *A. minutum*, nitrate concentrations). 145

Figure V.1: a) Location of study sites in North Western France; location of sediment cores on the bathymetric maps of the (b) Bay of Douarnenez (black star) and of the (c) Bay of Brest (white stars). 153

Figure V.2: Schematic scenario of the Bay of Douarnenez sediment infilling (after Augris et al. 2005). From base to the top, four sketches related to the sedimentary units defined from seismic and sedimentological analysis (cdetails in Augris et al. 2005)..... 154

Figure V.3: a) Pictures and b) RX radiography of the VC-08 core. The red strips represent the sampled core portion to perform palynological analyzes.	159
Figure V.4: Sedimentological log of the VC-08 core (b), grain size evolution and magnetic susceptibility along the core (a). For the different sedimentary units (identified by color strips), a graph representing the grain percentages distribution by size was added. ¹⁴ C dates are represented by red stars on the log.	160
Figure V.5: Cores of the Bay of Brest, “A” and KS-24, and their location on a MNT of the Bay of Roscanvel with their bathymetric position (c). Sedimentological logs, photographs and X-ray radiography for the “A” (a) and KS-24 cores (b). The ¹⁴ C dates are represented on the logs by red stars. The red strips represent the sampled core portion to perform palynological analyzes.	161
Figure V.6: a) VC-08 (Bay of Douarnenez) and b) “A” core (Bay of Brest) age models with their sedimentological logs, Linear regression lines (in black) and sedimentation rates in cm/yr.	164
Figure V.7: Graphs on depths with major taxa (greater than 2%) of dinocysts (a) and pollen (b) along the VC-08 core, Bay of Douarnenez. The ¹⁴ C dates are represented by red stars. The dotted lines represent the pollen concentration peaks.....	166
Figure V.8: Diagram depicted in ages, from the VC-08 core, grouping together data from palynological counting (Pollen, dinocyst and spore concentrations, percentages of trees, Corylus, Quercus, Poaceae, Brassicaceae, Rumex, Cerealia, the L.machaerophorum / S. bentorii and the Pollen / dinocysts ratios), and the magnetic susceptibility, with respect to sedimentary units defined in Figures V.2, V.4.....	167
Figure V.9: Diagram in depth grouping the major taxa (greater than 2%) of dinocysts (a) and pollen (b) for the “A” and KS-24 cores, both taken from the Bay of Roscanvel and plotted one above the other according to the time periods covered by the two sequences. The ¹⁴ C dates are represented by red stars. For the “A” core, the most significant minor pollen taxa (greater than 1%) were also reported. The dotted lines represent the pollen concentration peaks.	172
Figure V.10: Major benthic foraminiferal taxa data plotted in depths (greater than 2%) in the “A” and KS-24 cores. ¹⁴ C dates are represented by red stars. Ammonia spp, Cibicides spp, P. mediterraneensis, Epiphytic species, Lagena spp and Miliolidae are represented in percentages according to a main sum excluding the Elphidium species, major taxa that greatly tainted the individual signal of each one. The isotopic data measured on shells of E. aculeatum species are added to the graph.	174
Figure V.11: Mean palynological (pollen and dinocysts) and micropalaeontological (benthic foraminifera) data for the “A” and KS-24 cores represented in pie charts (a). Diagrams representing two models of the landscape evolution in the Bay of Roscanvel following the sea level rise (b). On each model, the typical foraminifera encountered in the different environments according to their ecology were added.....	175
Figure V.12: a) Published reconstituted palaeoclimatic data across the Holocene in the North Atlantic region (solar irradiance (dTSi) by Steinhilber et al. 2009, Sea surface temperature (SST) by Jiang et al., 2015 and Northern Hemisphere summer insolation by Berger and Loutre, 1991) and the detrital Hematite Stained Grains by Bond et al., 2008. b) Diagram showing the palynological data of the “A” core between 6,600 and 5,400 years Cal. BP. (from left to right: pollen and dinocyst concentrations, tree percentages, Corylus, Alnus, percentages and the L.machaerophorum / S.bentorii ratio). c) Diagram showing the palynological data of the VC-08 core between 8,700 and 8,400 years Cal. BP with the same succession of palynological proxies. The temporal extent of each core is represented by a black rectangle in the a) part and the temporal extent of the graphs b) and c) is	

represented by a blue rectangle. The limits of palynozones A-B / A-C and VC-B / VC-C have also been reported in the a) part of the figure..... 179

Figure V.13: Pollen grains photographs of wild Poaceae (a) and cereals (b), with grain and annulus diameter measurements for each one, on 4 levels of the VC-08 core..... 181

Figure V.14: Map showing the first occurrences of Cerealia in published pollen records, with related dates. The two circled areas (Teviecien and Retzien) delimit the cultural specificities of the end of the Mesolithic after Marchand et al. (2005). The gray arrows correspond to the different neolithisation paths reaching Western Europe..... 183

Figure VI.1: Location of study sites in north-western France and location of Holocene sediment cores on the bathymetric maps (white stars) (from Gregoire et al., 2016) 193

Figure VI.2: Pictures, X-ray radiographies and sedimentological logs of study cores “G” (a), “KS-02” (b), and KS-22 (c). 196

Figure VI.3: Tables of ^{14}C dates carried out on study cores, sedimentation rates and age models performed by linear interpolation for cores G (a) and KS-02 (b). Dates on maërl carbonates (*) were not taken into account in final age models in order to be homogeneous with the dated material (i.e. bivalves or gasteropods). The two dates obtained at 2 cm on KS-02 core have been averages for the age model. Also, even a linear interpolation is drawn for core KS-22bis (c), none age model has been finally retained for this core because of uncertainties regarding the obtained 3 ages across the last 25 cm..... 197

Figure VI.4: Pollinic concentrations and assemblages represented in depth, with major pollen taxa greater than 2 % at least one in pollen spectra, along cores G and KS-02 (South of Plouguastel peninsula). ^{14}C dates are represented by red stars..... 201

Figure VI.5: Pollinic concentrations and assemblages represented in depth, with major pollen taxa greater than 2 % at least one in pollen spectra, along cores G and KS-02 (South of Plouguastel peninsula). ^{14}C dates are represented by red stars. The Warm/Cold ratio (W/(W+C)) is an index based on the sum of *S. bentorii* and *S. belerius* (W) and on the sum of cysts of *P. dalei* and *O. centrocarpum* (C). 203

Figure VI.6: Pollinic (a) as well as dinocyst (b) concentrations and assemblages represented in depth, with major taxa greater than 2 % at least one in spectra, along core KS-22 (Aulne mouth). ^{14}C dates are represented by red stars. Trace metals measured on maërl carbonates as well as XRF-Ti/Ca ratio have also been plotted. Grey bands highlight periods of increasing XRF-Ti/Ca ratio..... 205

Figure VI.7: Diagram depicted in ages across the last 2,400 years BP, grouping i) data from literature : solar irradiance (dT_{Si}) by Steinhilber et al. (2009), NAO index by Olsen et al. (2012), Northern Hemisphere temperatures by Mann et al. (2008), North of Iceland SST by Sicre et al. (2008), and southern Bay of Biscay SST by Mary et al. (2015), ii) palynological data from cores G and KS-02 (percentages of trees, *Quercus*, Poaceae, and Cerealia, Warm/Cold dinocyst ratio, iii) $\delta^{18}\text{O}$ on benthic foraminiferal species *Elphidium aculeatum*, and iv) reconstituted French demography from Insee, Ined data, Dupâquier, (1988). Cultural periods (Modern Era, Middle Ages, Gallo-Roman Period and Iron Age) have been reported, as well as the well-known climatic events (Little Ice Age, Medieval Warm Period, Dark Ages, Roman Warm Period). Green bands highlights NH temperature minimal values and dotted lines highlight NAO index minimal values. 208

Figure VI.8: Diagram depicted in ages, grouping together i) palynological data (percentages of dinocyst taxa *S. bentorii*, cysts of *P. dalei*, *S. quanta* and *L. machaerophorum*, as well as percentages

of pollen taxa *Alnus*, *Corylus*), and ii) geochemical data ($\delta^{13}\text{C}$ on benthic foraminiferal species *Elphidium aculeatum*, trace metal concentrations expressed in ppb and measured on maërl carbonates (Pb, Zn, Fe), as well as the XRF-Fe ratio). Palynozones and climatic events have also been reported.....213

Figure S 1: Diagramme en âge sur l'Holocène présentant i) des reconstitutions paléoclimatiques globales publiées (la courbe isotopique groenlandaise de référence NGRIP1 ($\delta^{18}\text{O}$ des glaces ; GICC05), la variation de l'insolation à 65°N (Berger et Loutre, 1991), l'irradiance solaire (dTSI ; Steinhilber et al., 2012), la courbe globale de température (Marcott et al., 2013)), ii) des données paléoclimatiques pour l'Atlantique Nord (le taux de grains détritiques dans les sédiments (HSG ; Bond et al., 2001), les températures de surface (SST ; Moossen et al., 2015), l'évolution du niveau marin en Rade de Brest (Goslin et al., 2015) et les conditions NAO-like reconstituées par Mojtahid et al. (2015) dans le Golfe de Gascogne), iii) les données issues des comptages palynologiques menés au cours de ce travail de thèse sur 6 carottes sédimentaires (i.e. I-09, KS-02, G, A, KS-24, VC08), présentées sous la forme d'une séquence composite (les concentrations en pollen, dinokystes et spores, et pour les pollen : les pourcentages de *Corylus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Alnus*, *Betula*, *Salix*, *Fagus*, des arbres dans leur totalité, des poacées, de *Cerealia* et la richesse spécifique pollinique. Pour les dinokystes, sont présentés les pourcentages de *L. machaerophorum*, *S. quanta*, *S. bentorii*, kystes de *P. dalei*, *O. centrocarpum*, *S. ramosus*, la richesse spécifique des dinokystes et le rapport du nombre de pollen sur le nombre de dinokystes comptés par niveaux), auxquels est ajouté le rapport XRF Ti/Ca.....235

Figure S 2: Diagramme en âge sur l'Holocène présentant i) des reconstitutions paléoclimatiques globales publiées (la courbe isotopique groenlandaise de référence NGRIP1 ($\delta^{18}\text{O}$ des glaces ; GICC05), la variation de l'insolation à 65°N (Berger et Loutre, 1991), le taux de grains détritiques dans les sédiments (HSG ; Bond et al., 2001)) et ii) une synthèse présentant une sélection de données palynologiques (i.e. pourcentages d'arbres, de *Quercus*, *Corylus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Alnus*, *Salix*, *Cerealia*, *L. machaerophorum*), issues de travaux publiés ou en cours sur des séquences sédimentaires régionales localisées sur la carte en haut à gauche (i.e. (A) en Rade de Brest (ce travail de thèse), (B) à Porsmilin (Fernane et al., 2014), (C) à Guidel (Fernane et al., 2015) et (D) dans la Grande Vasière (Penaud et al., in prep.)). Pour la séquence de Porsmilin, la partie supérieure est présentée en profondeur et les dates ^{14}C sont figurées par des étoiles rouges.241

Liste des tableaux

Tableau I-1 : Calibration par Walanus et Nalepka (2010) des chronozones de Mangerud et al. (1974) et chronozones de Morzadec-Kerfourn (1974).	43
Tableau II-1: Caractéristiques géographiques et détails concernant les carottes longues étudiées pour discuter les données paléoenvironnementales holocènes.	61
Tableau II-2: Résultats des tests effectués sur un même niveau de la carotte A sur du matériel organique et carbonaté pour quantifier l'âge réservoir en Rade de Brest.	70
Tableau II-3: Inventaire des analyses et études réalisées pour chaque carotte : les parties rouges « OUI » ont été réalisées par moi-même, les autres mentions font référence aux collaborations. Deux stages de Master 1 Géosciences Océan (IUEM) ont été co-encadrés en 2016 par moi-même au cours de mes travaux de thèse : Jaouen Nathan, co-encadré avec S. Lalonde (LGO) ; et Le Normand Gwen, co-encadré avec P. Stephan (GEOMER). Cf. Références biblio.	74
Table III-1: Location of surface sediment samples, depths and deposit environments.	107
Table III-2: Location of moss sampling areas.	108
Table III-3: Pollen taxa occurrences, average, maximum percentages, and standard deviations in the overall marine surface sediments and in the overall moss samples, with the vegetation-type attribution.	110
Table III-4: Non-pollen palynomorph taxa occurrences, average and maximum percentages in the overall marine surface sediments from the Bay of Brest.	111
Table VI-1: Pollen taxa occurrences (+ : 0-5 %; ++ : 5-10 %; +++ : 10-20 %; ++++ : 20-40 %; +++++ : 40-100 %) in in palynozones defined in the G-KS02 composite sequence. The last column also indicates their presence in the KS-22 core.	200

Introduction

L'Holocène, période interglaciaire actuelle amorcée il y a 11 700 ans et longtemps considérée comme une période de stabilité climatique, révèle des changements rapides et significatifs de périodicité variable qui s'inscrivent dans une dynamique naturelle, comme l'attestent les archives géologiques marines (e.g. *Bond et al., 2001*), terrestres (e.g. *Davis et al., 2003*) ou glaciologiques (e.g. *O'Brien et al., 1995*), ainsi qu'une élévation constante du niveau marin stabilisée il y a environ 6 000 ans, dont les effets sur l'environnement régional sont notables (*Goslin et al., 2015*). En plus de son évolution climatique dictée par différents forçages externes et internes à la machine climatique, l'Holocène présente la particularité de soutenir l'évolution de nos sociétés modernes. Cette période reste cependant particulièrement complexe et mal comprise en raison du manque de reconstructions climatiques à très haute résolution et de l'imbrication des forçages naturels et anthropiques en œuvre sur les derniers millénaires.

Comprendre les mécanismes et les réponses régionales de cette variabilité Holocène reste ainsi un enjeu en paléoclimatologie, et ce plus particulièrement dans les environnements côtiers, où la vulnérabilité des sociétés humaines aux aléas climatiques est particulièrement élevée. Les zones à l'interface Terre/Mer comptent une grande diversité de milieux et de ressources pour des populations toujours plus nombreuses, avec une exposition croissante liée non seulement à la variabilité naturelle du climat mais également aux activités humaines qui entraînent une modification durable des écosystèmes (déforestation, urbanisation, artificialisation des sols...). Les zones côtières sont ainsi en perpétuelle mutation, façonnées par des agents dynamiques tels que les variations du niveau marin, la houle, le vent, les marées ou encore les flux sédimentaires. L'impact anthropique y est de plus fortement marqué et particulièrement depuis le Néolithique qui voit éclore l'agro-pastoralisme accompagnant une dynamique d'occupation des territoires de plus en plus prononcée (*Oguerram et Visset, 2001; Paillet et al., 2011, 2014*). Ainsi, les défrichements massifs et l'accroissement des surfaces agricoles ont, au cours du temps, fortement impacté les bassins versants ainsi que les apports en sédiments et nutriments vers le milieu côtier.

En Bretagne, l'exposition géographique du littoral à l'océan et aux aléas climatiques caractéristiques de l'Atlantique Nord fait de cette région un milieu de prédilection pour l'étude du climat actuel ou passé. De plus, les environnements côtiers sous influence fluviale sont des pièges à sédiments soumis à de forts taux de sédimentation qui offrent la possibilité d'enregistrer les changements paléoenvironnementaux sur des milliers d'années. La Rade de Brest présente des taux de sédimentation très importants (de 0,1 à 0,5 cm/an ; *Gregoire et al., 2016*) et se dessine ainsi comme un environnement extrêmement favorable à la préservation du signal sédimentaire de la dernière remontée du niveau marin, de la variabilité climatique Holocène à très haute résolution, de l'impact anthropique sur les bassins versants et de l'eutrophisation croissante à l'échelle des derniers

siècles. De par sa position géographique et sa morphologie, la Rade de Brest enregistre une sédimentation mixte marine et fluviatile, au sein d'un environnement relativement abrité et directement sous l'influence continentale de ses bassins versants adjacents. Ainsi, les archives sédimentaires de Rade de Brest préserveront à la fois les signaux marins (kystes de dinoflagellés ou dinokystes et foraminifères) et terrestres (pollen, spores et polluants) permettant de discuter en parallèle l'évolution croisée des compartiments terre-mer, sans souci de raccord chronostratigraphique (cf. *Turon et al., 2003*).

L'Etude complète du continuum terre-mer en milieu côtier à partir de l'analyse croisée et complémentaire des bio-indicateurs terrestres et marins sur des échelles de temps courtes (derniers siècles) et longues (derniers milliers d'années) permet de discerner l'origine des signaux analysés et ainsi de comprendre les mécanismes de forçages. Traditionnellement, en palynologie, les études polliniques permettent de caractériser l'évolution des paysages terrestres tandis que les dinokystes, dénombrés à partir des mêmes lames palynologiques que les grains de pollen et spores, permettent de qualifier les variations paléohydrologiques de surface (température, salinité, concentration en nutriments, proximité ou éloignement de la côte). Le remplissage sédimentaire en Rade de Brest étant compartimenté (*Gregoire et al., 2017*), aucune carotte ne permet d'accéder à une résolution continue sur les derniers 10 000 ans. Même si plusieurs séries sédimentaires locales ont déjà été étudiées sur le pourtour du littoral ouest breton (*Morzadec-Kerfourn, 1974 ; Fernane et al., 2014, 2015*), la plupart sont ponctuelles ou présentent des lacunes stratigraphiques importantes. Dans le cadre de cette thèse, l'acquisition de données sur plusieurs carottes sédimentaires couvrant de courtes fenêtres temporelles à très haute résolution permet de discuter l'évolution des signaux environnementaux, d'enregistrer une évolution locale, dont l'anthropisation fait partie, et de dégager une histoire paléoenvironnementale Holocène intégrée des bassins versants de Rade de Brest. L'anthropisation des milieux est particulièrement mise en évidence par les modifications des paysages (déforestation, augmentation des plantes rudérales et des cultures) mais également via le lessivage des sols continentaux qui draine des métaux traces et des contaminants issus des activités humaines dans les bassins versants. En prenant ainsi du recul par rapport aux observations actuelles, nous nous efforçons de déconvoluer le signal anthropique du signal climatique sur les changements paysagers et écologiques côtiers, sur l'eutrophisation et la dynamique des communautés phytoplanctoniques. Ce travail de thèse s'intègre dans le cadre des programmes de recherche UBO BQR « PARADE » (2014-2015, « Signature paléoenvironnementale des séquences holocènes en Rade de Brest : forçages climatiques et anthropiques », coord A. Penaud) et INSU EC2CO « CA'MOMI » (2015-2016, « Convergences / approches croisées des signaux moléculaires et

micropaléontologiques pour décrypter les forçages anthropiques et climatiques en milieu côtier (Rade de Brest) », coord. A. Penaud).

Ce manuscrit est structuré de la façon suivante. Le premier chapitre dresse une description détaillée du cadre géographique et environnemental replacé dans le contexte climatique actuel et passé, puis succinctement l'évolution des sociétés humaines et leurs modalités d'implantation et d'occupation des sols sur les bassins versants de la Rade de Brest. Le second chapitre présente les différents outils utilisés dans la suite de l'étude et particulièrement les proxies palynologiques (i.e. pollen et dinokystes). Il s'intéresse également à la description du matériel sédimentaire, à la stratigraphie des carottes et à l'élaboration des modèles d'âges. Les chapitres suivants, constitués par des articles (publiés, soumis, ou à soumettre, dans des revues internationales) s'attachent à décrire, analyser, interpréter, et discuter les différents résultats obtenus à partir des études paléoenvironnementales menées en Rade de Brest et en Baie de Douarnenez. En préambule des études paléoenvironnementales holocènes, deux études menées sur des données actuelles à sub-actuelles sont présentées en Partie 1 pour une meilleure compréhension des signaux palynologiques. Ainsi, le chapitre 3 (article publié en 2017 dans « *Review of Palaeobotany and Palynology* ») basé sur l'étude de plusieurs échantillonnages de sédiments de surface en Rade de Brest, a pour objectif de comparer la cartographie actuelle de la végétation, la cartographie moderne des assemblages (pollen et dinokystes) en rade de Brest, et d'imager l'enregistrement actuel de nos proxies palynologiques afin d'interpréter au mieux les signaux fossiles dans les enregistrements holocènes. Le chapitre 4 (article accepté pour publication dans « *Global and Planetary change* ») discute l'évolution environnementale à l'échelle séculaire, à partir d'une analyse très haute résolution sur des archives sédimentaires couvrant les 150 dernières années en parallèle de différentes données instrumentales pour affiner la compréhension des modifications écologiques en cours (e.g. changements dans la structuration des communautés planctoniques, efflorescences algales toxiques, ruissellement continental et lessivage des sols) et tenter de discriminer la part attribuée au signal climatique de celle liée aux activités humaines. Dans un deuxième temps, la Partie 2 s'attache à discuter l'évolution paléoenvironnementale holocène à la pointe bretonne. Le chapitre 5 (article à soumettre), à l'aide de l'étude de carottes sédimentaires prélevées en Rade de Brest et en Baie de Douarnenez et couvrant des fenêtres temporelles de l'Holocène inférieur et moyen, permet de reconstituer l'évolution environnementale des milieux côtiers soumis à la remontée du niveau marin suivant la déglaciation, de détecter les effets régionaux de la variabilité climatique millénaire et de discuter l'apparition de l'agriculture durant cette période clé qui voit éclore la néolithisation au cœur des sociétés humaines. Le chapitre 6 (article à soumettre) présente quant à lui l'étude

paléoenvironnementale menée sur les 2 400 dernières années et couvrant ainsi des périodes majeures de l'histoire récente de nos sociétés avec pour objectif de discriminer les effets anthropiques et naturels sur les séquences fossiles. Enfin, la brève synthèse régionale proposée en fin de manuscrit permet de replacer les différentes séquences sédimentaires étudiées dans un contexte environnemental plus global et de discuter de l'évolution environnementale de l'Ouest Bretagne au cours de l'Holocène.

Chapitre I.

Contextes environnementaux actuel et passé et évolution culturelle à la pointe bretonne

Plan du chapitre

I.1.	CONTEXTES GEOLOGIQUE ET GEOMORPHOLOGIQUE	9
I.1.1.	Histoire géologique du Massif armoricain.....	9
I.1.1.1.	Les cycles orogéniques icartien et cadomien	9
I.1.1.2.	Histoire paléozoïque et cycle orogénique hercynien (542 – 251 Ma)	10
I.1.1.3.	Histoire Méso-Cénozoïque (251 – 65 Ma - actuel)	11
I.1.2.	Contextes géomorphologique et sédimentaire.....	13
I.1.2.1.	La Rade de Brest	13
I.1.2.1.1.	Contexte actuel.....	13
I.1.2.1.2.	Remplissage sédimentaire holocène	15
I.1.2.2.	La Baie de Douarnenez	18
I.1.2.2.1.	Contexte actuel.....	18
I.1.2.2.2.	Remplissage sédimentaire holocène	20
I.2.	CONTEXTES CLIMATIQUE ACTUEL	21
I.2.1.	La circulation atmosphérique.....	21
I.2.1.1.	Météorologie de la pointe bretonne	22
I.2.1.2.	Modes de circulation atmosphérique majeurs dans le nord-ouest de l'Europe.....	23
I.2.2.	Circulation océanique de l'Atlantique Nord	25
I.2.2.1.	Circulation de surface.....	25
I.2.2.2.	L'oscillation multi-décennale atlantique (AMO).....	25
I.2.2.3.	Dynamique du gyre subpolaire.....	26
I.2.3.	Bilan sur les facteurs forçant de la variabilité climatique de la façade nord-ouest Atlantique.....	29
I.3.	EVOLUTION PALEOCLIMATIQUE HOLOCENE	30
I.3.1.	Variabilité climatique de la dernière période glaciaire	30
I.3.2.	Variabilité climatique long-terme.....	32
I.3.3.	Variabilité climatique rapide millénaire à infra-millénaire.....	33
I.4.	EVOLUTION DES PAYSAGES ET DYNAMIQUE D'OCCUPATION DES TERRITOIRES	35
I.4.1.	Végétation actuelle en Bretagne	35
I.4.2.	Evolution de la végétation à l'Holocène.....	42
I.4.3.	Evolution culturelle et dynamique d'occupation des territoires.....	45
I.4.3.1.	Du Mésolithique au Néolithique (10 500 av J.C. – 2 500 BC (12 450 – 4 450 ans BP))	45
I.4.3.2.	L'âge des métaux (2 200 – 52 BC (4 150 – 2 000 ans BP)).....	50
I.4.3.3.	De la période Gallo-romaine à l'actuel	52
I.4.3.4.	Evolution des pratiques et du paysage agricole en Bretagne depuis le XIXème siècle.....	54

I.1. Contextes géologique et géomorphologique

I.1.1. Histoire géologique du Massif armoricain

Le Massif armoricain se situe au nord-ouest de la France et correspond à la partie occidentale de la chaîne hercynienne qui traverse le continent européen. Le socle est d'âge protérozoïque, représenté par des formations d'âges icartien (Protérozoïque inférieur) à briovérien (Protérozoïque terminal) et par une couverture sédimentaire d'âge paléozoïque. Le Massif armoricain a été façonné, au cours de son histoire géologique, par deux événements orogéniques majeurs : l'orogénèse cadomienne et l'orogénèse hercynienne (ou varisque).

Quatre grands domaines géologiques peuvent être reconnus au sein du Massif armoricain selon la nature du socle protérozoïque, l'histoire sédimentaire (ou magmatique) paléozoïque et la nature de la déformation. Ces quatre domaines structuraux sont le domaine du Léon, le domaine nord-armoricain, le domaine centre-armoricain et le domaine sud-armoricain (Figure I.1). Deux grands cisaillements, séparant ces domaines en décrochement, ont été mis en place lors de la surrection de la chaîne hercynienne au Carbonifère : le cisaillement nord armoricain (CNA) et le cisaillement sud armoricain (CSA) (*Gapais et Le Corre, 1980 ; Percevault et Cobbold, 1982 ; Gumiaux et al., 2004b*). L'origine des séries métamorphiques du domaine du Léon reste incertaine et discutée. Les autres domaines structuraux font partie de la micro-plaque lithosphérique "Armorica" située en bordure nord du Gondwana au Paléozoïque inférieur (*Chantraine et al., 2001 ; Ballèvre, 2008 ; Vidal et al., 2011*).

I.1.1.1. Les cycles orogéniques icartien et cadomien

Parmi les cycles orogéniques jalonnant l'histoire géologique pré-mésozoïque du Massif armoricain, le cycle icartien est le plus ancien (2 Ga). Les affleurements sont très rares et confinés au nord de la région entre Lannion et Cherbourg. Les orthogneiss constituant majoritairement ces affleurements sont les roches les plus anciennes identifiées dans le Massif armoricain. Si elles permettent de connaître l'existence d'une croûte continentale dès le Paléoprotérozoïque, ces données plus que parcellaires ne permettent pas de reconstituer le cadre géodynamique à l'origine de leur mise en place (*Auvray et al., 1980a ; Samson et D'Lemos, 1998 ; Ballèvre et al., 2014*).

Durant l'orogénèse cadomienne (-650 Ma à -540 Ma) (*Bertrand, 1921*), le Massif armoricain se situait en bordure nord du Gondwana, proche de l'actuelle Afrique du Nord. La chaîne cadomienne est contemporaine, et parfois considérée comme faisant partie, de la chaîne panafricaine (*Chantraine et al., 2001*). Sa surrection est issue de la subduction du plancher de l'Océan celtique se traduisant

par une déformation intense du socle icartien et entraînant une période de fusion crustale et de métamorphisme (Peucat et al., 1986 ; Ballèvre et al., 2001, 2013). La sédimentation briovérienne (Néoprotérozoïque) est issue de l'érosion des reliefs cadomiens (Graindor, 1957 ; Denis, 1981 ; Chantraine et al., 1982 ; Dupret et al., 1990 ; Rabu et al., 1990).

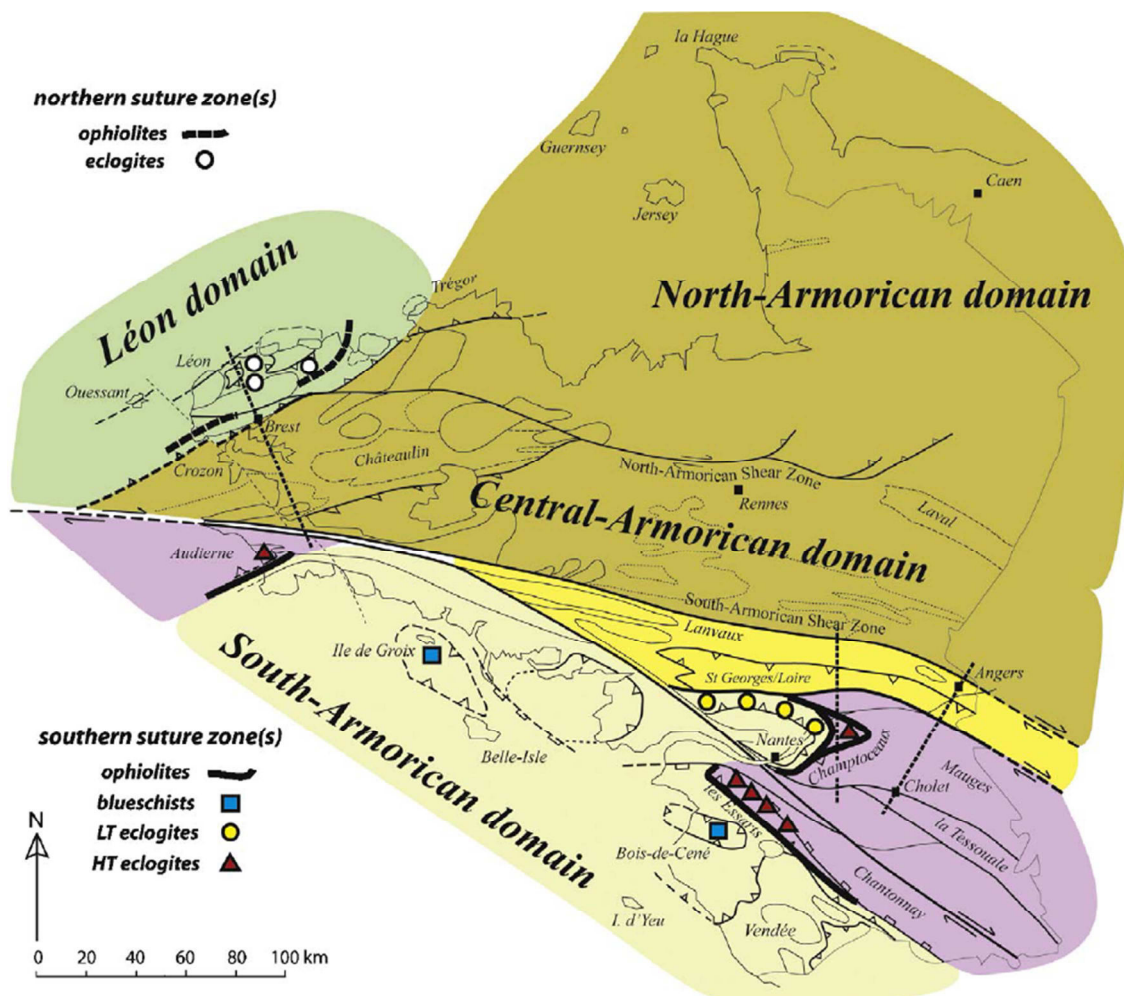


Figure I.1 : Carte et coupe synthétiques du Massif armoricain présentant les quatre grandes unités morphologiques séparées par les zones de cisaillement (Ballèvre et al., 2009, 2013).

I.1.1.2. Histoire paléozoïque et cycle orogénique hercynien (542 – 251 Ma)

La sédimentation paléozoïque se met en place sur les granites cadomiens et les séries sédimentaires briovériennes. Le milieu s'ouvre progressivement au domaine marin, en lien avec la phase de rifting témoignant de l'ouverture de l'océan rhéique entre le sud d'Avalonia et le nord du Gondwana (Figure I.2) (Paris et Robardet, 1990 ; Prigmore et al., 1997 ; Ballèvre et al., 2009). La transgression marine paléozoïque débute ainsi dès le Cambrien (530 Ma) dans le domaine nord armoricain (Doré, 1969 ; Pillola, 1993), et se poursuit durant l'Ordovicien, avec la mise en place de la Formation du Grès Armoricain sur l'ensemble du massif (Noblet, 1984 ; Durand, 1985). Ensuite,

la sédimentation marine enregistre une succession d'épisodes transgressifs et régressifs (Dabard et al., 2007, 2015) depuis l'Ordovicien jusqu'au Dévonien inclus (Dabard et al., 2009 ; Vidal et al., 2011).

La surrection de la chaîne hercynienne au Dévonien (420 – 360 Ma) et au Carbonifère (360 – 300 Ma), résulte de la convergence puis de la collision entre deux super-continents : Gondwana et Laurussia (i.e. réunion de Laurentia, Baltica et Avalonia) (Paquette et al., 1984; Ballèvre et al., 2002 ; Ducassou et al., 2009) (Figure I.2).



Figure I.2 : Le Massif armoricain durant l'orogénèse hercynienne (Ballèvre et al., 2009).

I.1.1.3. Histoire Méso-Cénozoïque (251 – 65 Ma - actuel)

Le Mésozoïque est une période majoritairement continentale pour le Massif armoricain durant laquelle la chaîne hercynienne subit une pénéplanation conséquente depuis la fin de son orogénèse sous un climat tropical chaud et humide. Durant ce long épisode érosif, les masses continentales voient l'éclatement de la Pangée et l'ouverture de l'Océan atlantique. La grande transgression marine

du Jurassique n'affecte que très peu le Massif armoricain et laisse place à l'érosion de la chaîne hercynienne qui reste émergée (Wyns, 1991 ; Ziegler, 1992 ; Durand, 1960 ; Estéoule-Choux, 1967). L'altération des roches du substratum à l'Eocène (56 – 34 Ma), favorisée par une régression marine, s'effectue sous un climat chaud et humide, les transformant en arènes et argiles d'altération (Estéoule-Choux, 1967 ; Wyns, 1991).

Le relief actuel est principalement formé par l'importante phase tectonique alpine à partir de l'Eocène supérieur (Ziegler, 1992). Le réseau hydrographique, sensiblement identique à l'actuel, se met en place et traverse alors la Rade de Brest du SE au NO (Hallégouët et Hénaff, 1993). Conséquemment à la poursuite du rifting atlantique, le Massif armoricain et la marge sud-armoricaine plus largement, rentrent en subsidence (Pomerol, 1975 ; Delanoë, 1988). Les orogénèses alpine et pyrénéenne de la fin de l'Oligocène (23 Ma) donnent lieu à deux épisodes tectoniques affectant la marge ouest-européenne et redessinant un nouveau réseau de vallées dans le Massif armoricain (Ziegler, 1992). Les différentes transgressions marines du Langhien-Serravalien (Miocène moyen : 16 – 11 Ma), caractérisées par la mise en place de faluns calcaires en contexte tropical humide, envahissent progressivement le nouveau système de vallées fluviales telles que la Rade de Brest mais laissent émergée la partie centrale du Massif armoricain (Thomas, 1999 ; Guillocheau et al., 2004 ; Bauer et al., 2016).

Dans un réseau fluvial quasiment identique à l'actuel, des sables estuariens recouvrent la sédimentation du Miocène et du Pliocène, dans un contexte de refroidissement généralisé du climat initié au Néogène (van Vliet-Lanoë et al. 1997).

Enfin, la sédimentation quaternaire enfin (2.6 Ma – actuel) est essentiellement constituée de dépôts littoraux résiduels, de nappes alluviales et de loess, déposés au rythme de l'alternance des périodes glaciaires et interglaciaires (Hallégouët, 1981 ; Lautridou et al., 1986). Les formations holocènes (11 700 ans – actuel), quant à elles, correspondent à des ensembles sédimentaires meubles pouvant s'organiser en cordons littoraux délimitant des zones protégées à sédimentation fine (estrans vaseux, marais littoraux, tourbières ...).

I.1.2. Contextes géomorphologique et sédimentaire

I.1.2.1. La Rade de Brest

I.1.2.1.1. Contexte actuel

La Rade de Brest est une baie macrotidale largement dominée par la marée et correspond à un bassin semi-fermé peu profond de 180 km² alimenté à l'est par deux rivières principales (l'Aulne et l'Elorn) et rejoignant à l'ouest l'Océan Atlantique (Mer d'Iroise) par un étroit goulet de 1,5 km de large (Figure I.3). Sur 60 % de sa surface, en dehors de l'axe des chenaux sous-marins principaux, la profondeur n'excède pas 10 m (Troadec et al., 1997).

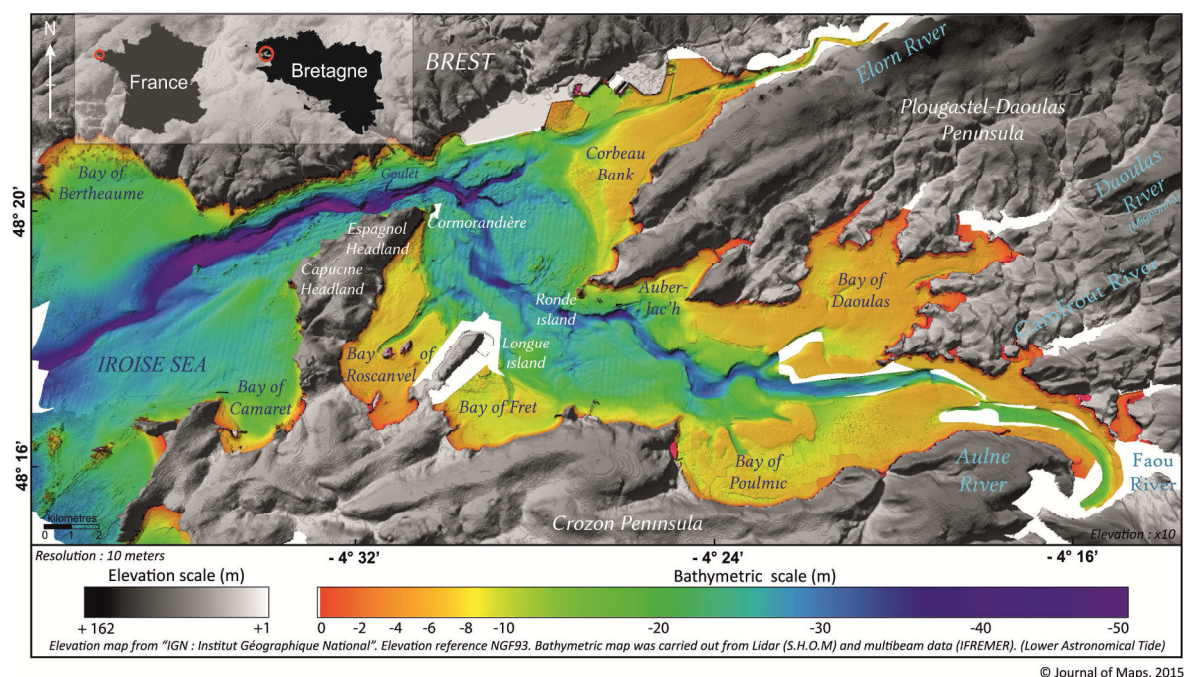


Figure I.3 : Carte bathymétrique de la Rade de Brest (Gregoire et al., 2016).

Les terrains géologiques constituant le socle de la Rade de Brest et ses bassins versants correspondent, pour l'essentiel, à des formations sédimentaires briovériennes ou paléozoïques du domaine centre-armoricain et, au NO de l'Elorn, à des roches magmatiques et métamorphiques appartenant au domaine nord-armoricain. Les reliefs actuels constituant le cœur des bassins versants de la rade (Monts d'Arrée) sont issus de l'arasement progressif de la chaîne hercynienne, tardivement repris lors de l'orogénèse alpine. Ainsi, la partie occidentale de la Bretagne présente aujourd'hui des reliefs plus contrastés que la partie orientale (particulièrement dans le bassin de Rennes), du fait de son soulèvement au cours du Tertiaire (Barrois, 1887 ; Bonjour, 1888 ; Troadec et al., 1997 ; Ballèvre et al., 2009).

La carte bathymétrique de la Rade de Brest (Figure I.3 ; *Gregoire et al., 2016*) met en lumière un réseau de chenaux bien marqué incisant le substratum paléozoïque. Ces chenaux, prolongeant les vallées de l’Aulne et de l’Elorn, se rejoignent à la sortie de la rade, au niveau du goulet, y atteignant des profondeurs d’une cinquantaine de mètres. Ils correspondent aux paléo-vallées des périodes de bas niveau marin ayant jalonné le Quaternaire (*Hallegouët et al., 1994 ; Gregoire et al., 2016*).

La répartition des sédiments dans l’estuaire est dictée par l’hydrodynamisme (*Troadec et al., 1997 ; Gregoire et al., 2016 ; Figure I.4*). Les forts courants (i.e. plusieurs centaines de millions de mètres cubes d’eau échangés à chaque cycle de marée) impliquent une sédimentation grossière, voire inexistante, au niveau de l’axe principal de la paléo-vallée de l’Aulne (Figure I.4). De part et d’autre de cet axe, en allant vers les plateaux peu profonds et les anses isolées de la rade, l’hydrodynamisme est moins intense et devient propice à la sédimentation de matériel fin (argile, silt) (*Troadec et al., 1997 ; Gregoire et al., 2015, 2016*) (Figure I.4).

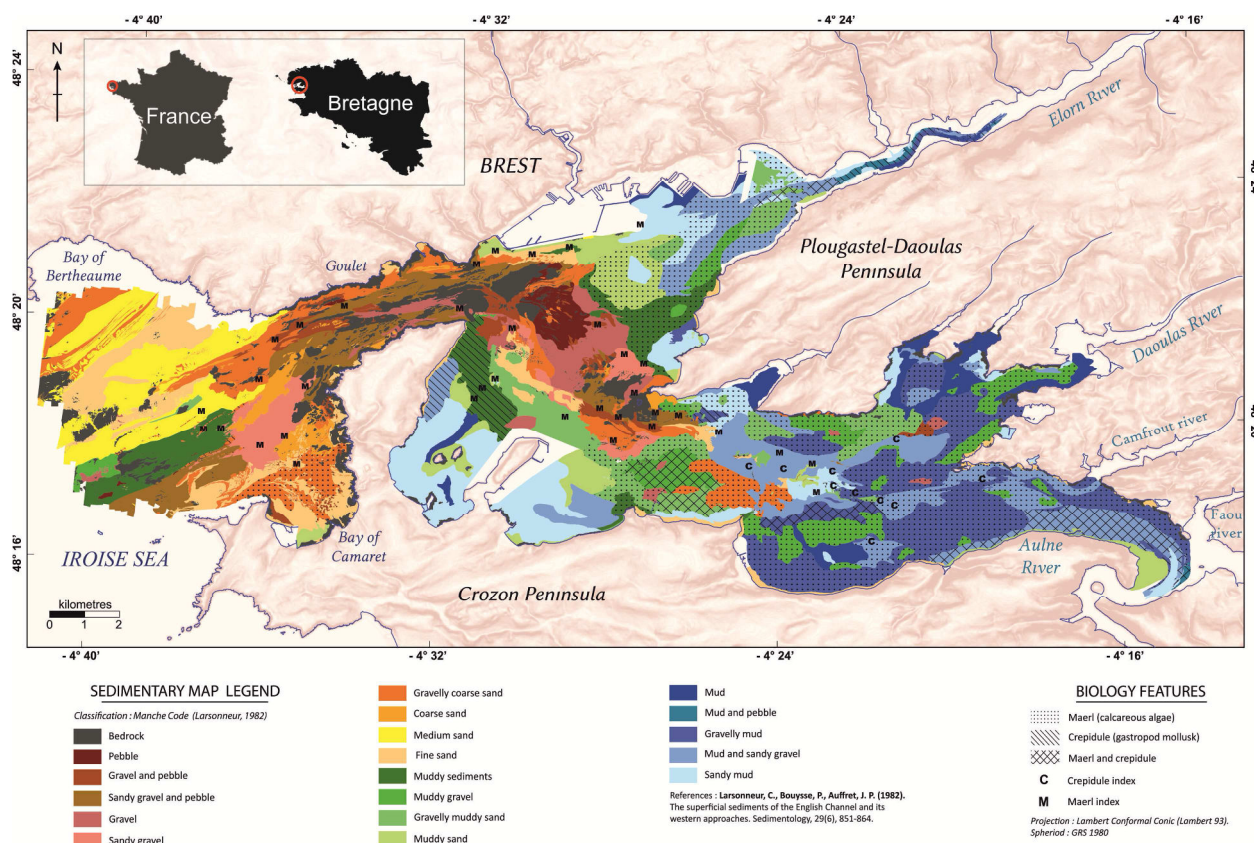


Figure I.4 : Nature de la couverture sédimentaire superficielle en Rade de Brest (*Gregoire et al., 2016*).

L’institut géographique national (IGN) recense environ 2 000 km de cours d’eau sur l’ensemble des bassins versants de la Rade de Brest (2 650 km²). L’essentiel des eaux de ruissellement nées dans les reliefs du centre du département (Monts d’Arrée) se jette dans la rade par le biais des fleuves

côtiers orientés Est-Ouest. C'est particulièrement le cas de l'Aulne, dont le bassin versant draine le bassin agricole de Châteaulin, qui contribue à la plus grande arrivée d'eau douce dans l'estuaire (1 224 km² ; débit 20,40 m³) (Troadec et al., 1997). Enfin, il est également à noter que, outre l'Elorn, de nombreuses petites rivières côtières débouchent dans les rias orientales de la rade (la Mignonne, le Camfrou, ou la rivière du Faou; Figure I.4).

L'isolement partiel de la rade des houles atlantiques en fait une zone abritée dont les côtes sont essentiellement soumises aux vagues formées à l'intérieur même de la baie. Artificialisés au nord, les littoraux sont constitués par quelques falaises et par des platiers et estrans dans le bassin sud ainsi qu'autour de la presqu'île de Plougastel. On retrouve également de nombreuses zones de slikke et de schorre en fond de rade et aux débouchés des rivières, dans les zones caractérisées par un faible hydrodynamisme (Hallegouët, 1996).

I.1.2.1.2. Remplissage sédimentaire holocène

L'histoire du remplissage sédimentaire de la Rade de Brest est complexe du fait de la non-uniformité morphologique du substratum, des variations de vitesse et d'amplitude de la remontée du niveau marin et de l'installation d'un hydrodynamisme important. A partir de l'interprétation des profils sismiques, le comblement sédimentaire a été décrit selon quatre unités, déposées au cours de la transgression holocène selon le modèle décrit ci-après (Gregoire et al., 2017 ; Figure I.5).

- Du Dernier Maximum Glaciaire (DMG ; ~21 000 ans BP) à 10 000 ans BP :

Au DMG, le niveau marin se situe -135 m en dessous du niveau actuel (Lambeck et al., 2014) et les paléo-vallées sont dominées par une dynamique fluviale associée à une importante érosion continentale. Les vallées de l'Aulne et de l'Elorn incisent ainsi le substratum principalement constitué par des schistes et des grès. Vers 10 000 ans BP, le niveau marin ne se trouve plus que 35 m en dessous du niveau actuel (Camoïn et al., 2012) ce qui se caractérise par le passage progressif d'un domaine strictement continental à ce qui pourrait s'apparenter aux premiers stades d'une ria, au niveau du réseau principal, où l'influence tidale commence à se manifester aux abords de l'Aulne et de l'Elorn (Gregoire et al., 2017 ; Figure I.5).

- De 10 000 à 7 000 ans BP :

Entre 10 000 et 9 000 ans BP, au rythme de la transgression marine qui se poursuit, l'envasement de la Rade de Brest progresse et dépasse le ressaut topographique qui sépare l'axe central des chenaux (-35 m) et le plateau central (-25/-20 m), ce qui suggère une migration rapide du trait de côte estimée à plus de 10 cm/an (Gregoire et al., 2017). Ces plateaux situés de part et d'autre de l'axe des chenaux sont progressivement gagnés par la mer, permettant une sédimentation estuarienne

contrôlée par la morphologie et la dynamique tidale, tandis que les parties les plus élevées (principalement les anses) restent continentales. L'espace soumis à la dynamique intertidale s'agrandit et le chenal central est vraisemblablement bordé par des marais maritimes (*Gregoire et al., 2017* ; Figure I.5).

L'enneigement finit par atteindre les parties les moins profondes à l'Holocène inférieur entre 9 000 et 7 000 ans BP (Figure I.5) et gagne petit à petit l'intégralité de la Rade de Brest, en passant le deuxième seuil topographique séparant cette fois-ci les terrasses centrales (-25/-20 m) des anses isolées (-10 m). La sédimentation estuarienne sous influence tidale est stoppée par un ravinement important autour de 7 500 ans BP, érodant les dépôts sur la pente des plateaux constituant les anses. Ceci est causé par l'installation de forts courants de marées, tandis que la sédimentation se poursuit dans les zones les moins profondes (*Gregoire et al., 2017*).

- De 7 000 à 3 000 ans BP :

Autour de 6 500 ans BP, la hausse du niveau marin s'infléchit et connaît une stabilisation (0,08 cm/an) (*Goslin et al., 2015*; *Stéphan et al., 2015*), mettant ainsi fin au cycle de dépôts en contexte transgressif (*Cattaneo et Steel, 2003*). A cette période, seules les parties les plus élevées des anses de la Rade de Brest se trouvent en domaine intertidal, alors que les plateaux centraux et les chenaux principaux sont en domaine infra-tidal. La sédimentation de matériel fin continue dans les parties les moins profondes et les plus isolées, dans des conditions de basse énergie (*Gregoire et al., 2017*). Il y a 3 000 ans BP, le niveau marin atteint approximativement son niveau actuel (*Goslin et al., 2015*), entraînant un arrêt temporaire de la sédimentation suite à l'atteinte de la surface maximale d'enneigement (*Gregoire et al., 2017*).

- De 2 000 ans BP à l'actuel :

Le domaine intertidal étant retranché dans les parties les plus continentales de la zone côtière (Figure I.5), le centre de la rade est majoritairement sous influence marine. Toute la baie est ennoyée et les embouchures des principales rivières se sont déplacées vers l'Est. Le centre de la rade et l'axe principal des courants de marée sont donc sujets à un fort hydrodynamisme, limitant la sédimentation de matériel fin aux parties les moins profondes (au niveau des baies isolées et des zones estuariennes) (*Gregoire et al., 2016*).

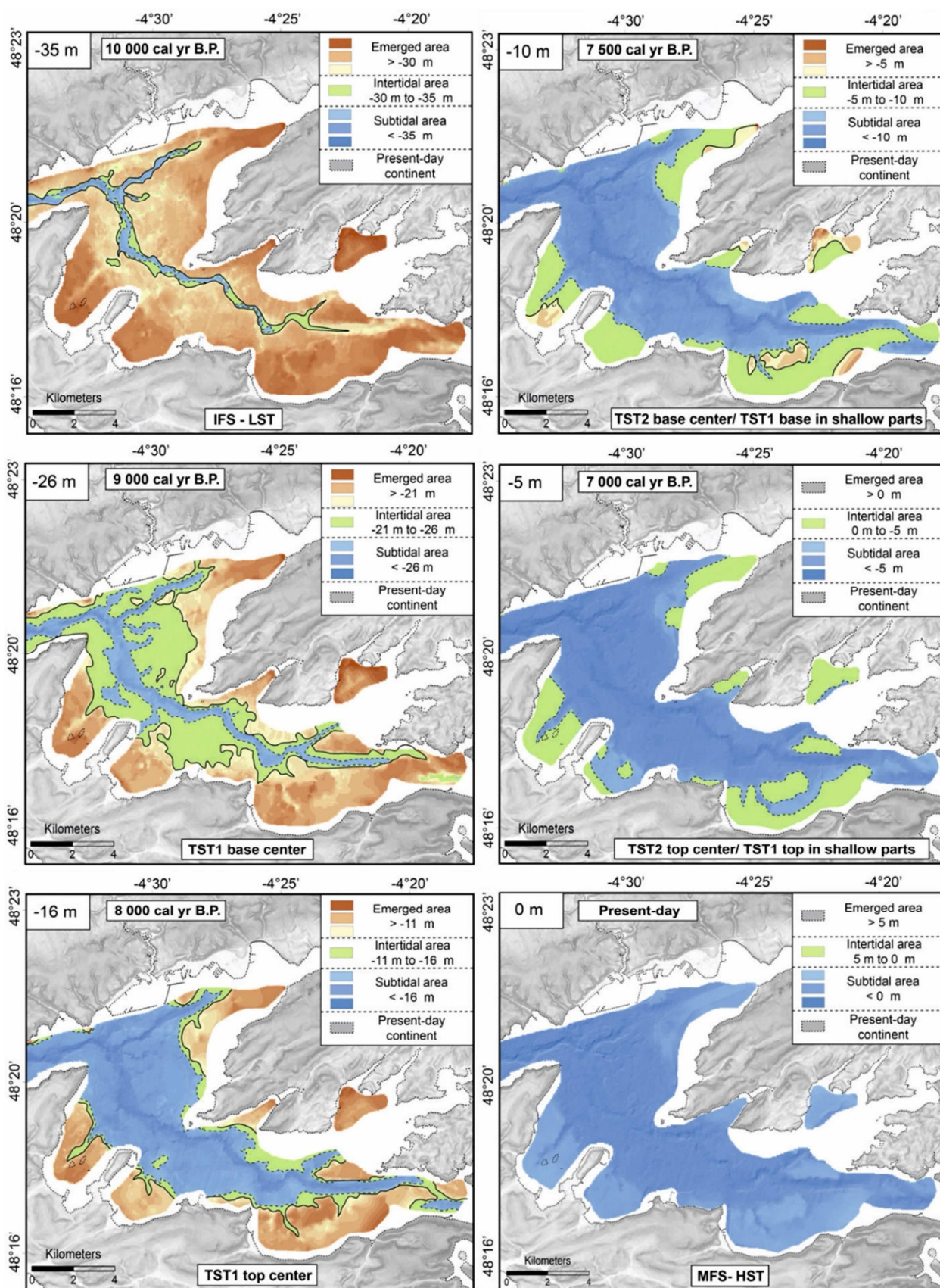


Figure I.5 : Histoire du remplissage sédimentaire de la Rade de Brest dans le contexte de la transgression holocène (Gregoire et al., 2017).

I.1.2.2. La Baie de Douarnenez

I.1.2.2.1. Contexte actuel

La Baie de Douarnenez est une grande baie circulaire d'une superficie d'environ 350 km² limitée au nord par la presqu'île de Crozon et au sud par le Cap Sizun (Figure I.6). Elle est ouverte sur la Mer d'Iroise (Océan Atlantique) par un détroit d'environ 9 km de large entre le Cap de la Chèvre et le Cap Sizun. Avec une moyenne d'environ 20 m, la profondeur d'eau atteint 30 m maximum au centre de la baie.

Géologiquement, la Baie de Douarnenez fait partie du domaine centre armoricain. Les terrains géologiques qui l'encadrent et constituent son soubassement sont pour l'essentiel des séries sédimentaires détritiques terrigènes d'âges briovérien et paléozoïque au nord, ainsi que des roches métamorphiques et plutoniques au sud, zone correspondant au cisaillement sud armoricain (Lefort, 1973 ; Augris et al., 2005). La présence d'un important réseau de failles décrochantes parcourant la baie, dont la plus célèbre est la faille Kerforne (Lefort, 1973 ; Caroff et al., 1995), témoigne des effets de l'orogénèse hercynienne.

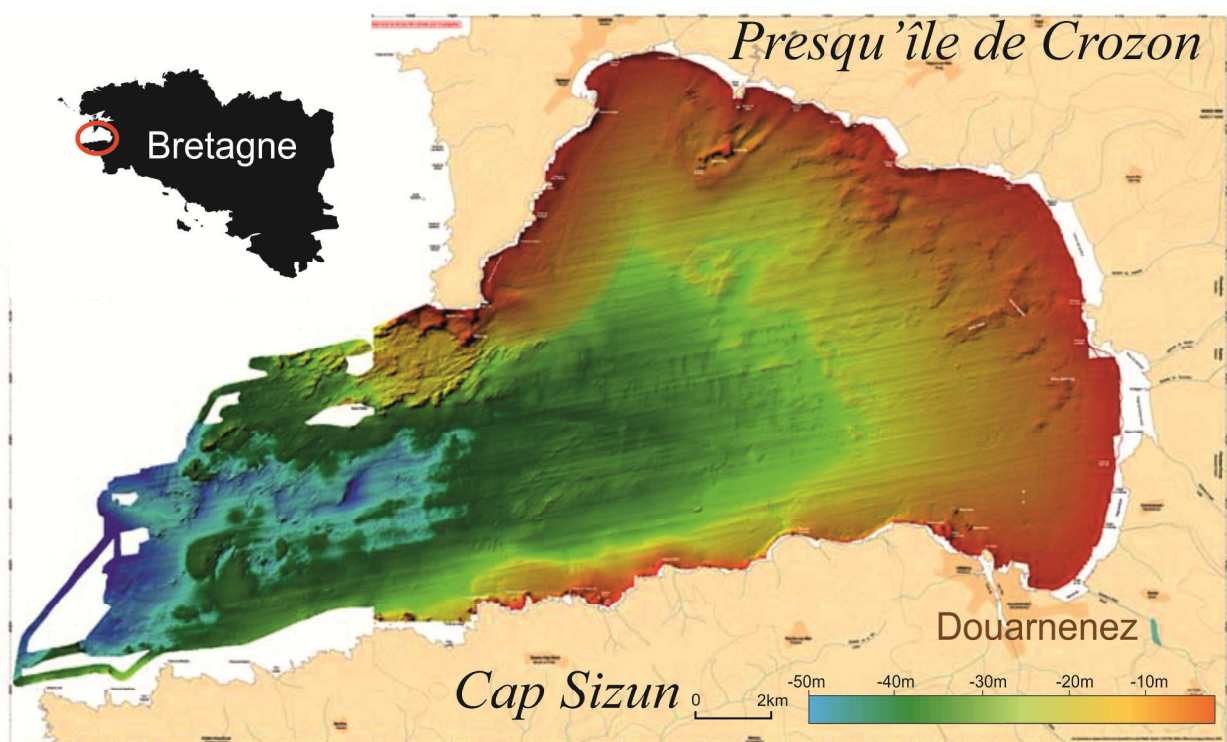


Figure I.6 : Carte bathymétrique de la Baie de Douarnenez (Augris et al., 2005).

Les littoraux de la Baie de Douarnenez sont composés de falaises maritimes pouvant atteindre 100 m en presqu'île de Crozon et 85 m au niveau du Cap Sizun. Quelques vallées et petits estuaires drainent des bassins versants très restreints (40 km² pour les plus importants) et s'ouvrent

quelquefois entre les falaises, protégeant ainsi des zones humides et des marais en retrait de la ligne de rivage (Augris *et al.*, 2005). En raison de la faible taille des bassins versants qui encerclent la baie, cette dernière reçoit peu d'eau douce (les débits dépassent rarement 1 m³/s en hiver), au profit d'une influence marine conséquente, lui conférant une salinité relativement stable et uniforme de 35 ‰ (Augris *et al.*, 2005).

Les fonds de la Baie de Douarnenez sont essentiellement composés de graviers et de sables grossiers dans la partie centrale, et de sables fins dans les zones les plus abritées (Hinschberger *et al.*, 1968 ; Augris *et al.*, 1988). La surface actuelle de la couverture sédimentaire présente une morphologie en « cuvette », faiblement pentée et plus profonde en son centre (Figure I.6). La morphologie du substratum, après soustraction de la couverture sédimentaire, laisse apparaître l'encaissement d'un réseau de paléo-chenaux dendritiques qui s'est développé en incision dans les schistes briovériens (Figure I.7). Ce vaste paléo-réseau hydrographique conflue en une vallée principale : la paléo-vallée d'Ys et constitue le réseau fluvial fossile de la Baie de Douarnenez, dans le prolongement des principaux cours d'eau la ceinturant et (Figure I.7). Ce substratum de la Baie de Douarnenez représente alors un grand bassin versant fossile d'environ 700 km² (Collin, 1934 ; Guilcher, 1948 ; Hallegouët, 1989 ; Jouet, 2000, 2003 ; Augris *et al.*, 2009).

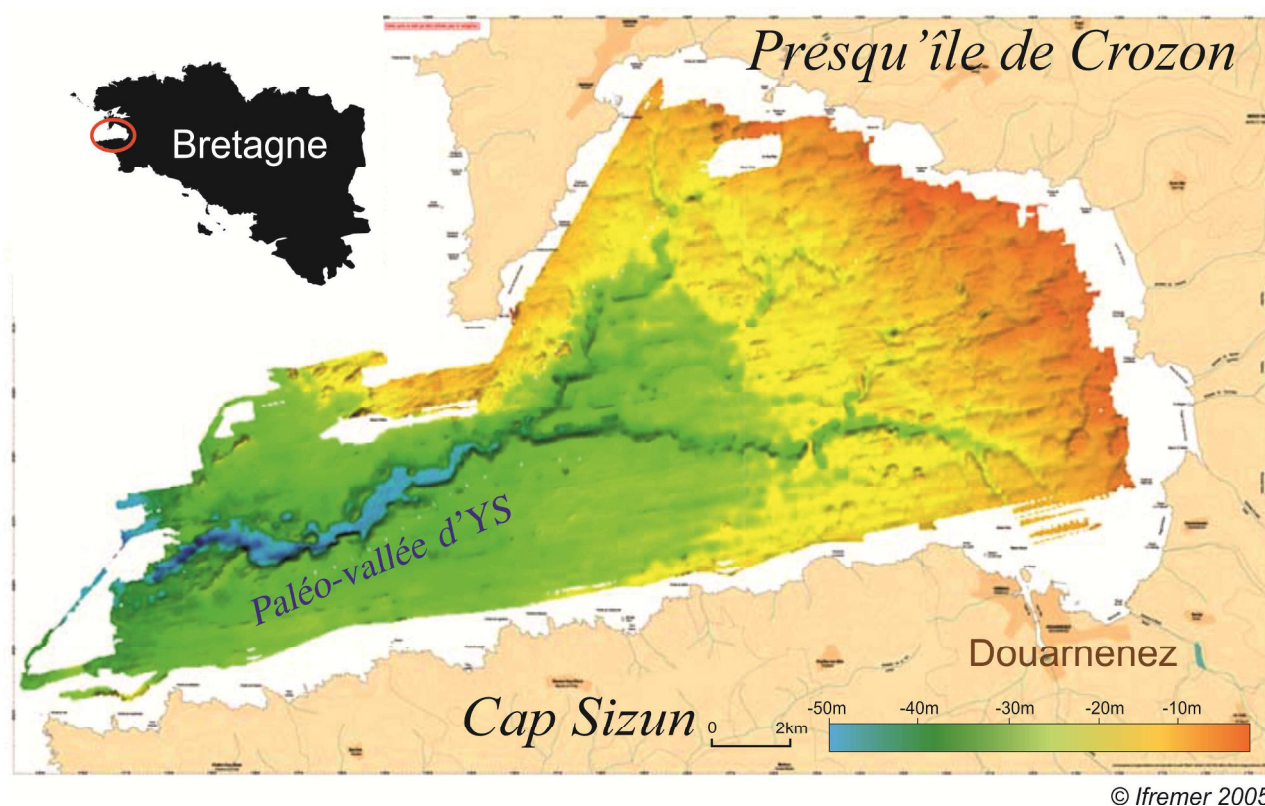


Figure I.7 : Bathymétrie du substratum rocheux de la Baie de Douarnenez (Augris *et al.*, 2005).

I.1.2.2.2. Remplissage sédimentaire holocène

La couverture sédimentaire reste peu épaisse (2 à 4 m ; *Augris et al., 2005*) sur une grande partie de la baie, tandis qu'elle atteint 18 m d'épaisseur à l'intérieur des paléo-vallées. Les formations sédimentaires comblant le paléo-réseau fluvial se sont accumulées de manière polyphasée, au cours de la transgression marine holocène. En effet, durant les périodes glaciaires qui ont jalonné le Quaternaire, les sédiments ont été érodés par les fleuves en incision (Figure I.8 ; *Augris et al., 2005*).

L'histoire du remplissage sédimentaire de la baie est basée, comme pour la Rade de Brest, sur l'analyse de profils sismiques permettant de proposer plusieurs unités sédimentaires (*Jouet et al., 2003 ; Augris et al., 2005* ; « Ux » sur la Figure I.8). Les premières étapes sont confinées aux paléo-vallées (10 000-8 500 ans BP ; Figure I.8) et consistent en une sédimentation sableuse grossière dans des barres de méandre (U3 et U4, Figure I.8b), reposant sur des formations fluviales de fond de talweg caractérisant l'incision des chenaux lors de la dernière période glaciaire (U1 et U2, Figure I.8a). Entre 8 500 et 5 000 ans BP, la sédimentation s'étend progressivement au reste de la baie (U5 ; Figure I.8c) et se caractérise par une sédimentation fine estuarienne associée à une dynamique tidale. La dernière unité sédimentaire (U6, Figure I.8d), marquée par une importante surface d'érosion à sa base, représente le remaniement de matériel sableux sous l'action de la houle dans des conditions hydrodynamiques proches de l'actuel (*Jouet et al., 2003*).

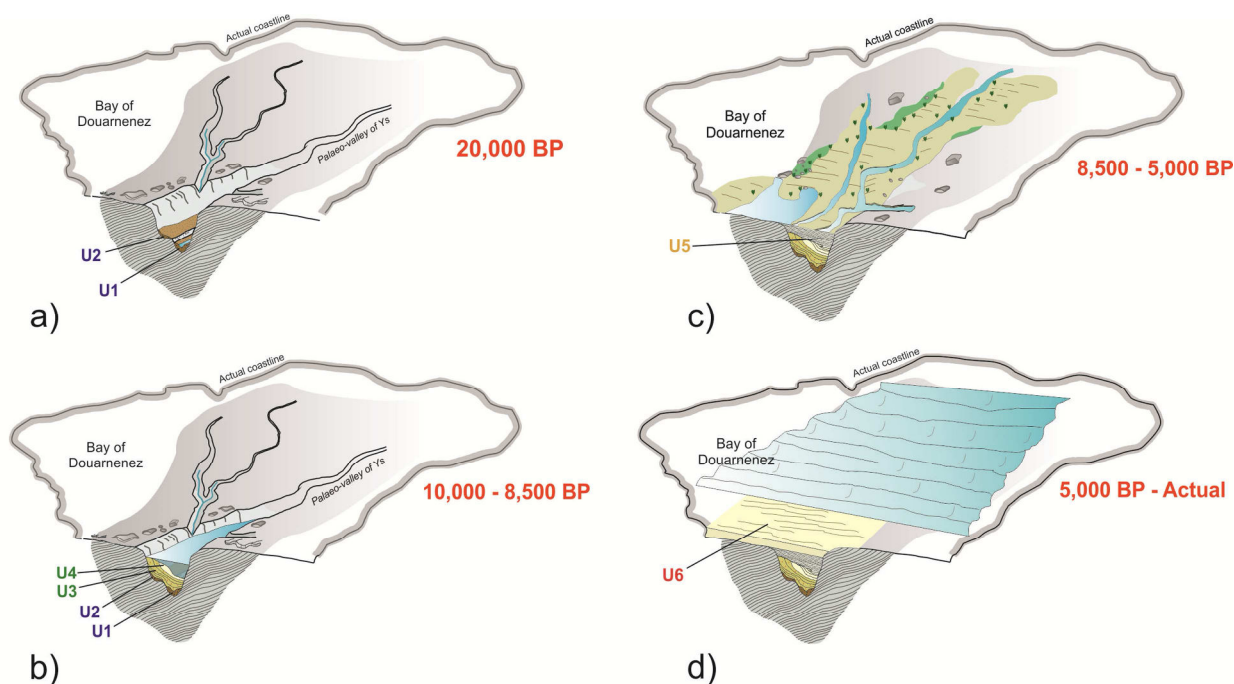


Figure I.8 : Histoire du remplissage sédimentaire holocène de la paléo-vallée d'Ys et de la Baie de Douarnenez lors de la dernière remontée du niveau marin (d'après *Augris et al., 2005*).

I.2. Contexte climatique actuel

Malgré l'équilibre thermique global, le bilan énergétique (différence entre le rayonnement solaire UV incident et le rayonnement IR réémis par la Terre) n'est pas uniforme en tout point du globe. En effet, localement, la température à la surface de la Terre varie à cause de l'inégale répartition de l'énergie solaire reçue par notre planète. Cette inégalité est précisément le moteur des mouvements atmosphériques et océaniques qui sont repris ci-dessous en fonction des mécanismes utiles à la compréhension de la zone d'étude.

I.2.1. La circulation atmosphérique

Dans chaque hémisphère, trois grands types de cellules convectives troposphériques rééquilibrent la balance thermique et modèrent ainsi le déséquilibre énergétique de l'équateur aux pôles : les cellules de Hadley, les cellules de Ferrel et les cellules polaires (Figure I.9). A nos latitudes (30-60°), les cellules de Ferrel jouent un rôle primordial en déterminant notamment les régimes des vents d'Ouest (*westerlies*) qui caractérisent la façade atlantique nord-ouest tempérée. La vitesse et la direction des vents sont dues à l'inégale répartition latitudinale de l'énergie solaire incidente, mais également à la rotation de la Terre et à la position des masses continentales. Les vents de surface transitent des zones de hautes pressions (conditions anticycloniques) vers les zones de basses pressions (conditions dépressionnaires), et sont déviés par la « Force » de Coriolis vers l'Est (/Ouest) dans l'hémisphère nord (/sud) (Figure I.9).

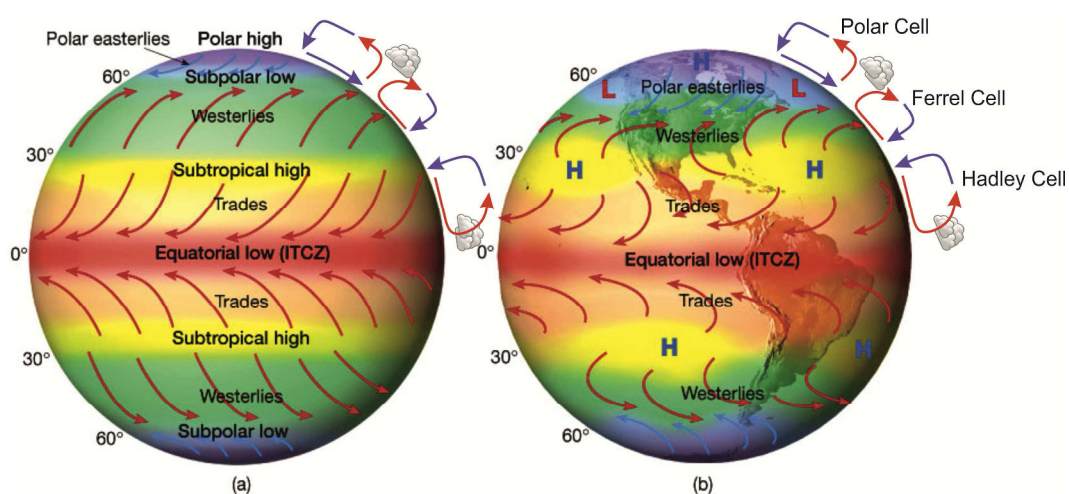


Figure I.9 : a) Trajets des vents générés par les gradients de pression et la « Force » de Coriolis. b) Trajets des vents en tenant compte de la disposition des masses continentales (d'après Lutgens et Tarbuck, 2001).

I.2.1.1. Météorologie de la pointe bretonne

La pointe bretonne est située sur la frange littorale de l’Océan Atlantique nord-est et est soumise à un régime climatique de type océanique tempéré. La proximité de l’océan, qui véhicule de l’air chaud et humide par l’intermédiaire des *westerlies*, induit une faible amplitude thermique entre l’hiver et l’été. Malgré les quelques variations interannuelles (Figure I.10), les moyennes annuelles des températures sont de l’ordre de 10-11°C (15°C en été ; 7.5°C en hiver), avec des températures un peu plus élevées sur la côte et qui diminuent vers les Monts d’Arrée, au cœur du Finistère (*Belleguic et al., 2012* ; Figure I.10).

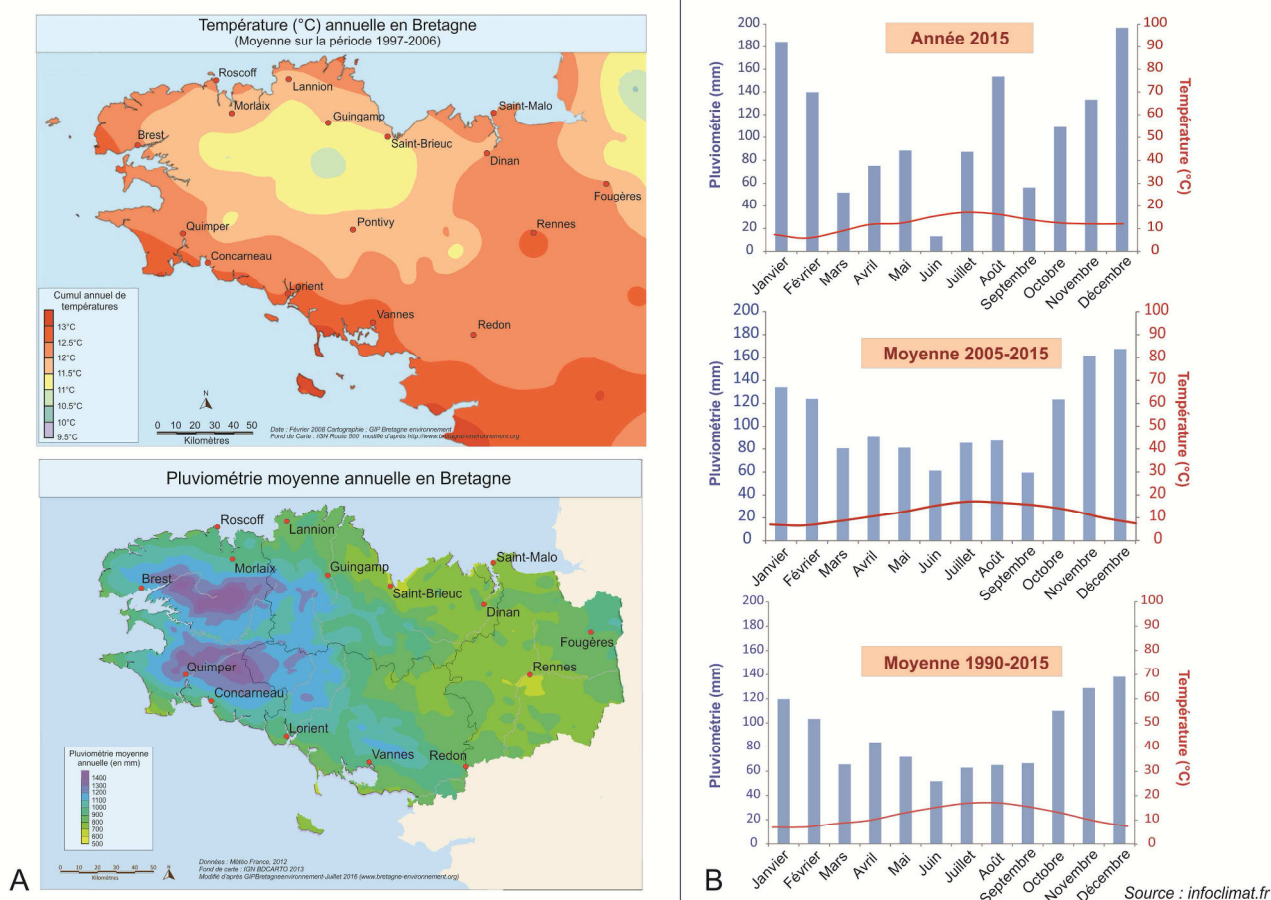


Figure I.10 : A) Moyenne annuelle des températures (1997-2006) et des précipitations (1971-2000) (d’après *Belleguic et al., 2012*) ; B) Diagrammes ombrothermiques (station de Brest-Guipavas).

Le cumul annuel des précipitations en Bretagne varie de 600 à plus de 1 600 mm/an dans les Monts d’Arrée (*Figure I.10 ; Troadec et al., 1997 ; Belleguic et al., 2012*). Les diagrammes ombrothermiques réalisés sur 1, 10 et 25 ans (*Figure I.10*) montrent une certaine disparité interannuelle ainsi qu’une diminution progressive des périodes de « sécheresse » en relation avec une augmentation globale des précipitations annuelles qui pourrait être due à une accélération

du cycle hydrologique contrôlée par l'augmentation récente des températures atmosphériques (Labat, 2008 ; Tréguer et al., 2014).

En raison de cette position très particulière, la Bretagne connaît de fortes perturbations venues de l'Océan Atlantique et des vents en moyenne bien plus importants que la plupart des autres régions françaises (Figure I.11 ; Belleguic et al., 2012). Les vents dominants annuels présentent une composante principalement sud-ouest. En revanche les vents de nord-ouest et de nord-est peuvent apparaître au printemps et en été (Figure I.11 ; Troadec et al., 1997). La vitesse des vents pouvant dépasser 100 km/h durant 5 à 15 jours par an, ils génèrent de fortes tempêtes et entraînent des phénomènes réguliers de submersion et d'érosion côtière (van Vliet-Lanoë et al., 2014).

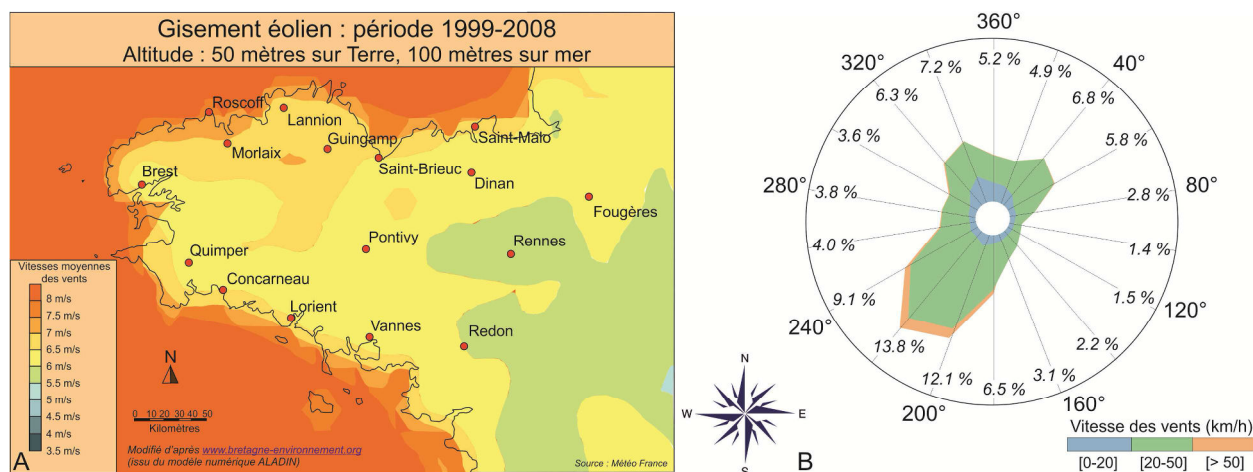


Figure I.11 : A) Carte du gisement éolien en Bretagne (moyenne sur la période 1999-2008) (d'après www.bretagne-environnement.org) B) Rose des vents dominants moyennés sur une année (Météo-France, station de Brest-Guipavas).

I.2.1.2. Modes de circulation atmosphérique majeurs dans le nord-ouest de l'Europe

L'Oscillation Arctique (AO pour *Arctic Oscillation*) désigne la variabilité des pressions atmosphériques (stratosphère), et donc du gradient de pression, entre les basses pressions au-dessus du pôle nord (0°N ; vortex polaire) et les hautes pressions à 20°N. On parle d'Oscillation Arctique positive (négative) ou AO+ (AO-) lorsque le gradient de pression est élevé (faible). Ceci entraîne, au niveau de la troposphère, une intensification des vents d'ouest dominants, apportant de la douceur et de l'humidité en Europe du nord-ouest (Thompson et Wallace, 1998).

L'oscillation Nord Atlantique (ou NAO pour *North Atlantic Oscillation*) est un mode de circulation atmosphérique régissant la variabilité climatique de l'Europe de l'Ouest (Figure I.12). Ce

mode est induit par le gradient de pression variable existant entre les dépressions islandaises et les hautes pressions caractérisant l'anticyclone des Açores ; le calcul de son indice étant basé sur les trois mois d'hiver (*Hurrel, 1995 ; Hurrel et al., 2003*). La NAO influe notamment sur les régimes de vent, de précipitations et de températures hivernales. On parle de phase positive (/négative) de l'Oscillation Nord Atlantique ou NAO+ (/NAO-) lorsque les deux centres d'action sont simultanément intensifiés (/amoindris). Un mode NAO+ est caractérisé par de très basses pressions au-dessus de l'Islande et de très hautes pressions dans le centre anticyclonique des Açores ; le gradient de pression intensifie ainsi les *westerlies* qui sont dirigés plus au nord de l'Europe et donnent naissance à des hivers doux et humides caractérisés par un régime tempétueux soutenu. En mode NAO-, la Bretagne est caractérisée par des hivers froids et secs (*Hurrel, 1995 ; Morley et al., 2014*). La NAO montre des alternances de phases négatives et positives à l'échelle de l'année et à l'échelle interannuelle. Pour des échelles de temps plus longues (décennales, voire pluri-décennales), on parlera davantage de récurrence accrue de tel ou tel mode de la NAO sur une période de temps donnée. Ceci a notamment été discuté dans le cadre d'études sur le Golfe de Gascogne (i.e. *Mojtahid et al., 2013 ; Mary et al., 2017 ; Zumaque et al., 2017*).

L'*East Atlantic Pattern* (EAP) a été initialement décrit par *Wallace et Gutzler (1981)*. Il s'agit du deuxième mode de variabilité atmosphérique de l'Atlantique Nord et semble être le mode principal lorsque l'on considère le climat sur une année entière et non pas sur les 3 mois d'hiver. Ce mode est structuré selon un dipôle nord-sud des centres d'anomalies recouvrant l'Atlantique Nord d'est en ouest (un centre de hautes pressions à 55°N et 20-35°W en Atlantique Nord, et un centre de basses pressions au-dessus de l'Atlantique subtropical et l'Europe de l'Est ; *Barnston et Livezey, 1987 ; Moore et Renfrew, 2012 ; Moore et al., 2013 ; Comas-Bru et McDermott, 2014 ; Ruprich-Robert et Cassou, 2015*).

Les phases positives de la NAO, de l'AO et de l'EAP sont associées à des précipitations continentales supérieures à la moyenne sur le nord-ouest de l'Europe (*Rodriguez-Puebla et al., 1998 ; Tréguer et al., 2014 ; Comas-Bru et McDermott, 2014*). A ces évènements s'ajoutent les phénomènes de blocus atmosphériques (EB pour *atmospheric Blocking Events*) qui sont des systèmes anticycloniques quasi-stationnaires de haute pression d'une durée de plusieurs jours à plusieurs semaines qui s'installent au-dessus du nord de l'Europe. Ces évènements peuvent jouer un rôle dans la variabilité climatique sur le nord-ouest de l'Europe. En raison de leur ampleur spatio-temporelle, ces évènements peuvent être responsables de la présence et de la persistance d'hivers froids et secs au niveau des régions se situant au centre et en aval du blocus, suite à la perturbation et à la déviation des *westerlies* (*Trigo et al., 2004*).

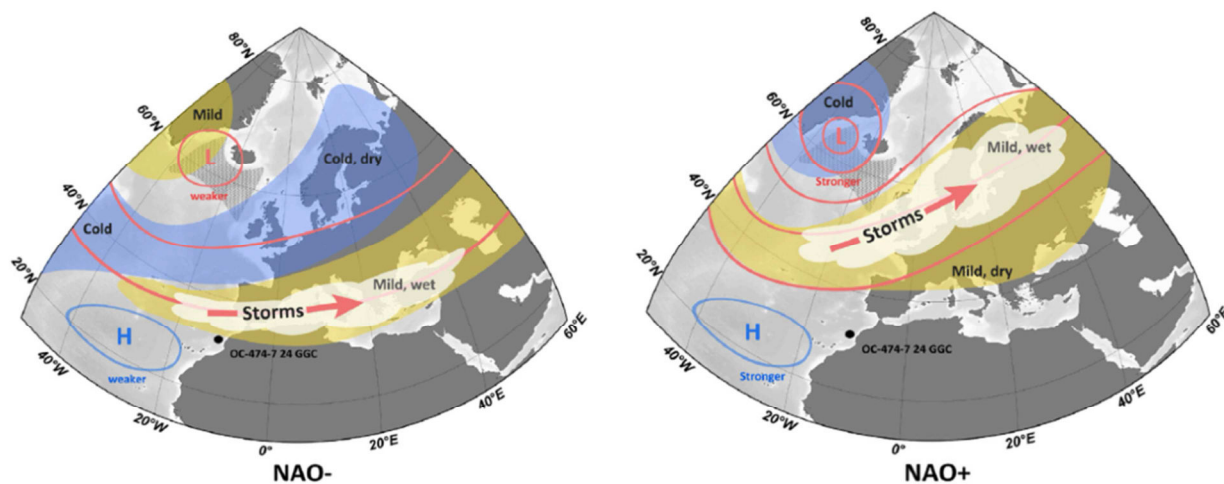


Figure I.12 : L'Oscillation Nord Atlantique (NAO) et son influence sur l'Europe de l'Ouest en fonction des modes NAO- ou NAO+ (Morley et al., 2014).

I.2.2. Circulation océanique de l'Atlantique Nord

I.2.2.1. Circulation de surface

Le gradient latitudinal des températures et des salinités est le témoin de la distribution zonale non uniforme de l'énergie solaire incidente. Dans les moyennes et hautes latitudes, le principal moteur de redistribution de cet excédent de chaleur est la circulation océanique de surface. A nos latitudes, le *Gulf Stream* (Figure I.13) se prolonge par la Dérive Nord Atlantique ou *North Atlantic Current* (NAC) (Figure I.13) qui, grâce à son apport calorifique, fait bénéficier l'Europe de l'Ouest d'un climat relativement doux. Le NAC se divise ensuite en plusieurs branches. Une branche se dirige vers les mers nordiques jusqu'aux sites de formation d'eaux profondes (NADW pour *North Atlantic Deep Water*) et une branche revient vers le Groenland en passant au sud de l'Islande formant le courant d'Irminger (Figure I.13). Ce dernier courant rejoint le courant est-groenlandais, un courant froid venu des mers nordiques, pour devenir alors le courant ouest-groenlandais. Enfin, ce dernier atteint la Mer du Labrador et converge avec un courant venu de l'Océan Arctique pour former le courant du Labrador qui longe les côtes canadienne et nord-américaine, et boucle ainsi le gyre cyclonique subpolaire (SPG pour *Subpolar Gyre*) (Figure I.13).

I.2.2.2. L'oscillation multi-décennale atlantique (AMO)

Les températures océaniques de surface (SST pour *Sea Surface Temperature*) font partie des variables physico-chimiques environnementales et climatiques les plus importantes dans la machine climatique au sens large (Deser et al., 2010).

L'oscillation multi-décennale atlantique (AMO pour *Atlantic Multidecadal Oscillation*) rend compte de la variabilité des températures de surface en Atlantique Nord, en soustrayant l'effet du réchauffement d'origine anthropique observé depuis quelques années (*Enfield et al., 2001 ; Knight et al., 2005*). Cette oscillation est liée à l'insolation et à l'énergie reçue par les masses d'eau intertropicales et sa redistribution par les grands courants atlantiques (*Knudsen et al., 2014*). La variabilité des températures de surface semble liée à la variabilité climatique à l'échelle pluri-décennale et semble avoir des influences tant sur la pluviosité que sur les températures atmosphériques (*Kerr, 2000*).

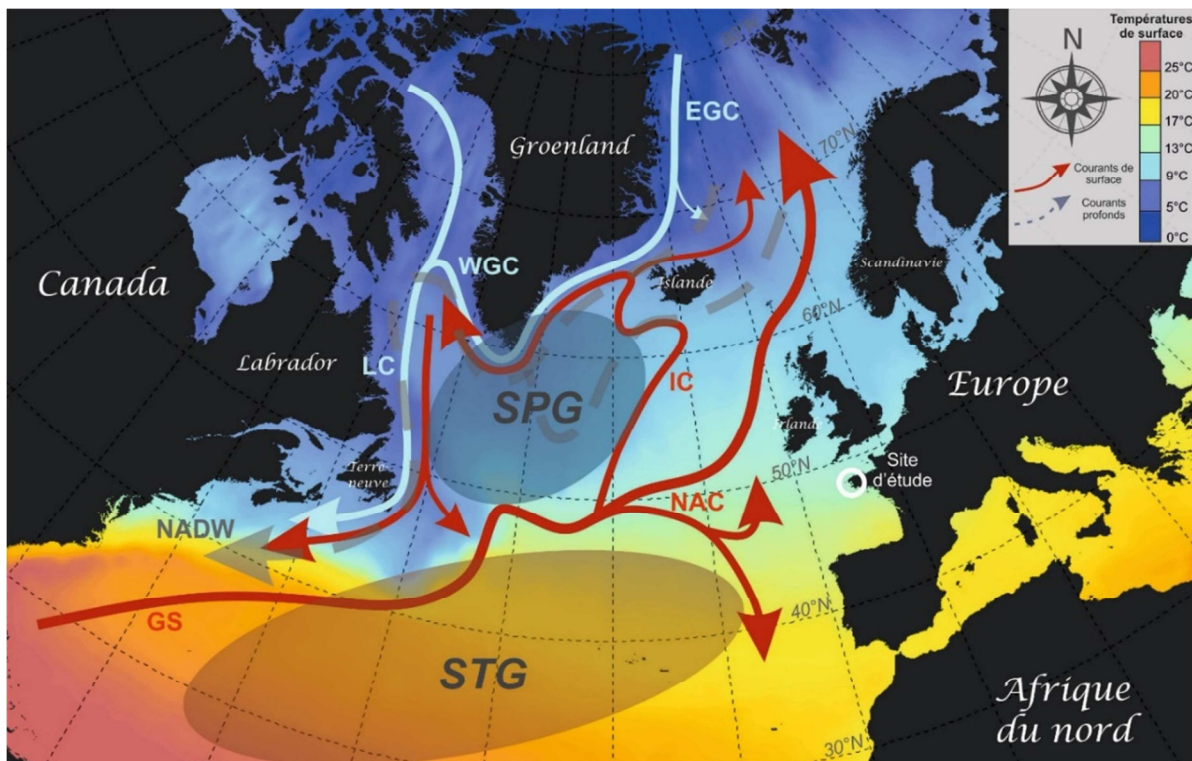


Figure I.13 : Températures de surface (*World Ocean Atlas 2016*) et circulation océanique simplifiée en Atlantique Nord. SPG : « SubPolar Gyre » ou gyre subpolaire ; STG : « SubTropical Gyre » ou gyre subtropical ; NAC : « North Atlantic Current » ou courant nord-atlantique ; IC : « Irminger Current » ou courant d'Irminger ; EGC : « East Greenland Current » ou courant est-groenlandais ; WGC : « West Greenland Current » ou courant ouest-groenlandais ; LC : « Labrador Current » ou courant du Labrador ; NADW : « North Atlantic Deep Water » ou eau profonde nord-atlantique ; GS : « Gulf Stream »)

I.2.2.3. Dynamique du gyre subpolaire

Les gradients de densité conduisent par la suite à des mouvements convectifs en Mer du Labrador et plus particulièrement dans les mers nordiques, i.e. à la formation d'eaux profondes atlantiques qui constituent la circulation thermohaline (THC pour *Thermohaline Circulation*) à l'échelle de l'ensemble des bassins de la planète (*Dickson et Brown, 1994 ; Hansen et al., 2004*). L'afflux des eaux atlantiques jusqu'aux zones de convection est largement imputable à la dynamique des deux gyres principaux de l'Atlantique Nord (SPG et STG (pour SubTropical Gyre) ; Figure I.13).

Hatun et al. (2005) notent en effet que les anomalies de salinité en Atlantique Nord sont corrélées à l'intensité du SPG, faisant de ce dernier un contributeur majeur de la THC et ainsi du transport de chaleur des tropiques vers les hautes latitudes.

En retour, une part très significative de la variabilité de la circulation océanique et du SPG est contrôlée à l'échelle multi-décennale par la circulation atmosphérique (e.g. NAO, EAP ; *Flateau et al., 2003* ; *Bersch et al., 2007* ; *Lohmann et al., 2009* ; *Barrier et al., 2015* ; *McCarthy 2017 (comm.)*). Certains auteurs estiment en effet que 90 % de la variance de la circulation thermohaline et des transports de chaleur dans la région subpolaire sont liés à la NAO (*Eden et al., 2001*). Les phases NAO+ (intensification des *westerlies*) ont pour effet de renforcer l'intensité du SPG ainsi que son étendue vers l'est et donc de renforcer les apports d'eaux chaudes et salées vers les mers nordiques (*Lohmann et al., 2009*). Ainsi, la circulation atmosphérique (*westerlies* notamment), en jouant sur les températures de surface, constituerait un mécanisme probable forçant la variabilité climatique millénaire de l'Holocène. Dans cette hypothèse, l'intensification zonale des *westerlies* à travers l'Atlantique Nord entraînerait un transport plus intense du courant est-groenlandais et ainsi de la glace de mer, dans le SPG (bassin sud-Islande) (*Bond et al., 2001*), causant des refroidissements et des *pulses* de faible salinité dans l'Atlantique Nord (*Thornalley et al., 2009* ; *Morley et Rosenthal, 2014*). Les observations de *Zumaque et al. (2017)* corroborent cette hypothèse en soulignant que les épisodes de refroidissement et de faible salinité enregistrés au nord-ouest du Golfe de Gascogne correspondraient à des périodes d'augmentation de l'intensité du transport de glace de mer le long du courant est-groenlandais et donc de contraction vers l'est du SPG (NAO+) (*Andrews et al., 2009*). Inversement, les périodes présentant de plus fortes températures et salinités de surface en Atlantique Nord correspondraient à des phases de forte stratification des masses d'eau dans le bassin sud-Islande. L'advection de masses d'eaux plus chaudes et salées résulterait de l'extension vers le Nord des eaux du STG dans l'Atlantique nord-est, en lien avec une extension vers l'ouest du SPG sous un régime de moindre intensité des *westerlies* (régime NAO-) (*Sorrel et al., 2012* ; *Staines-Urias et al., 2013, Zumaque et al., 2017*).

Ces phases de contraction/extension du SPG, *via* l'action des *westerlies*, joueraient ainsi un rôle majeur sur les conditions hydrologiques de surface en Atlantique Nord, sur l'AMO, mais également sur l'AMOC (*Atlantic Meridional Overturning Circulation*) qui enregistre notamment plusieurs épisodes de moindre intensité (*Hall et al., 2004* ; *Hoogakker et al., 2011* ; *Thornalley et al., 2013*). Les modes AO+ et NAO+, en renforçant l'action des *westerlies* et l'export de glace de mer et d'eaux de fonte le long de la marge est groenlandaise (renforcement de l'EGC ; Figure 1.13), affecteraient ainsi la salinité de surface de l'Atlantique Nord, sa densité, et donc la vigueur de la THC (*Thornalley et al., 2009, 2013*).

Menary *et al.* (2015) a réalisé une synthèse, qui prend en compte la grande variété de mécanismes comme autant de facteurs forçant, à partir de différents modèles compilés dans la figure I.14 et d'une vingtaine de publications.

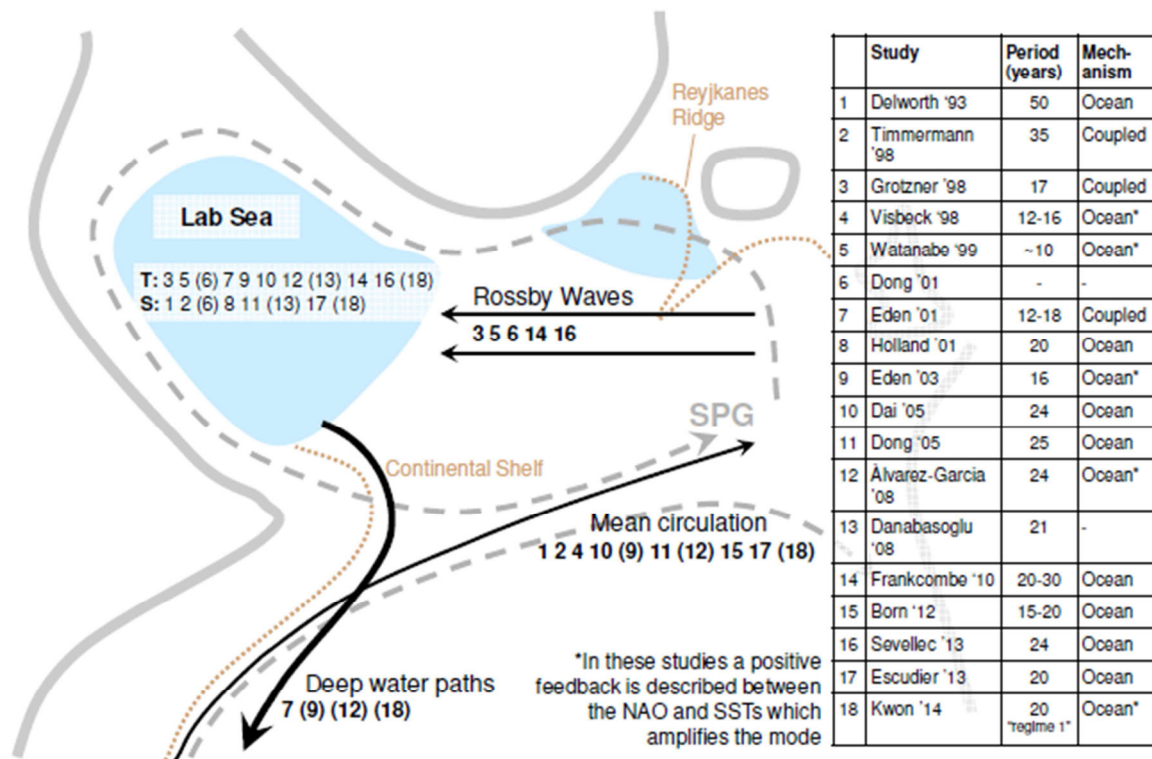


Figure I.14 : Menary *et al.* (2015) : compilation de données publiées issues de la simulation de la variabilité décennale de l'AMOC au niveau du SPG. Les études publiées utilisées pour établir les modèles sont répertoriées dans le tableau de droite. A chacune est attribué un numéro reporté sur la figure de gauche. Pour chaque étude, la rétroaction ou le processus considéré comme prédominant dans l'installation de la cyclicité à l'échelle de temps est indiqué (i.e. renforcement de la convection et des courants de fond, ondes de Rossby et propagation des anomalies des eaux de surface depuis les tropiques). Enfin, en utilisant la même clé numérique, les études sont divisées en deux parties (en haut à gauche de la carte) selon que la température (T) ou la salinité (S) sont considérées comme le forçage principal contrôlant les variations de densités décennales des eaux de surface au niveau des zones de convection en Mer du Labrador.

Il existe en effet une grande disparité entre les modèles concernant les processus et les facteurs forçant de la variabilité du SPG. Ceci concerne principalement l'influence réelle des phénomènes atmosphériques et le forçage dominant des variations de densité de l'eau à différentes échelles de temps (i.e. SSS ou SST). Parmi les différents mécanismes évoqués pour expliquer les changements de densité des eaux, sont évoqués :

- Les ondes de Rossby, i.e. des courants géostrophiques qui parcourent l'Atlantique Nord et auxquels certaines études attribuent la mise en place des gradients de températures est-ouest au niveau du SPG (Frankcombe *et al.*, 2010 ; McMartin *et al.*, 2013).

- L'advection des eaux de surface des tropiques vers les bassins nordiques et la propagation des anomalies de température et de salinité au niveau des zones de convection (*Born et al., 2012 ; Escudier et al., 2013*).
- L'accroissement de l'activité convective au niveau des cellules de convection en Mer du Labrador et le renforcement de la circulation thermohaline qui en résulte, augmentant ainsi les transports de chaleur vers le Nord (i.e. interaction entre eaux de surface et mode NAO+ ; *Eden et al., 2001*).

I.2.3. Bilan sur les facteurs forçant de la variabilité climatique de la façade nord-ouest Atlantique

A l'échelle pluri-millénaire, l'Holocène est caractérisé par une diminution progressive des températures estivales et de la saisonnalité (amplitude thermique saisonnière) en lien avec la baisse continue de l'insolation estivale à 65°N. A cette tendance long-terme se superpose une variabilité climatique millénaire à infra-millénaire principalement connectée aux échanges inter-hémisphériques de chaleur par le biais de la circulation thermohaline.

Sur des échelles de temps décennales à pluri-décennales, le climat de la pointe bretonne est attribuable à des influences combinées des modes de circulation atmosphérique (NAO, EAP) et océanique (AMO, AMOC) (*Treguer et al., 2014 ; Ruprich-Robert et Cassou, 2015*). A ces échelles de temps et en raison des différentes téléconnexions et des échanges physico-chimiques à l'interface air/océan, les variations de température de surface (SST) de l'Atlantique Nord semblent contrôler une grande partie de la variabilité climatique sur le continent (*Knight et al., 2006 ; McCarthy et al., 2015 ; Ruprich-Robert et Cassou, 2015*). La circulation océanique semble être le principal précurseur des variations de SST dans l'Atlantique Nord. En effet, une AMOC plus forte entrainera un transport de chaleur plus important des tropiques vers le Nord, et conduira à des SST plus élevées (mode AMO+) (*McCarthy et al., 2015 ; Ruprich-Robert et Cassou, 2015*). Aussi, *Msadek et Frankignoul (2009)* ont montré que l'AMOC pouvait influencer sur l'atmosphère par le simple fait des modulations de SST. Les cycles AMOC/AMO sont à leur tour connectés à une combinaison complexe d'évènements de type NAO et EAP qui doivent être considérés à une échelle de temps plus courte (*Treguer et al., 2014*), l'un influençant l'autre dans une série de rétroactions qui reste à comprendre. Il reste en effet à préciser la manière exacte dont ces mécanismes interagissent ensemble (*Ruprich-Robert et Cassou, 2015*).

I.3. Evolution paléoclimatique holocène

Le système Quaternaire (2.6 Ma – actuel) est caractérisé par la succession de périodes glaciaires et interglaciaires avec une récurrence de 40 000 ans, puis 100 000 ans, à partir de la révolution du Pléistocène Moyen vers 1.2 Ma – 800 ka BP (Figure I.15). La configuration orbitale de la Terre autour du Soleil (excentricité, obliquité, précession des équinoxes) détermine la quantité d’insolation reçue, constituant ainsi le principal moteur des changements climatiques passés à grande échelle (Milankovich, 1941 ; Berger et al., 1998, 2001). L’Holocène est le nom donné à la période interglaciaire actuelle, débutée il y a environ 11 700 ans, qui succède à la dernière période glaciaire du Pléistocène.

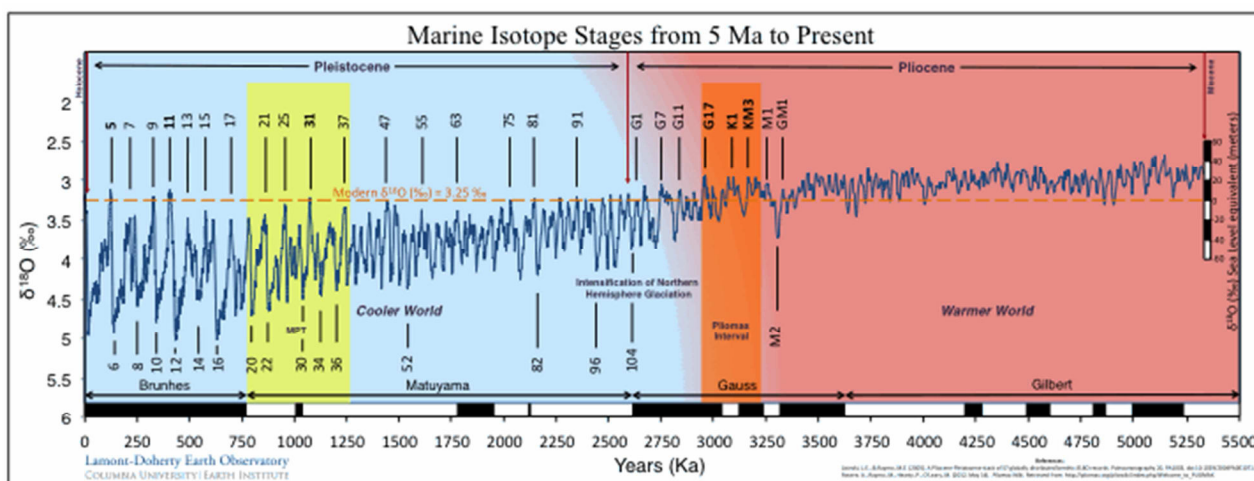


Figure I.15 : D’après Lisiecki et Raymo (2005), Lamont-Doherty Earth Observatory, Raymo.net.

I.3.1. Variabilité climatique de la dernière période glaciaire

Durant la dernière période glaciaire (70 – 15 ka BP), des évènements climatiques rapides ou évènements de Dansgaard-Oeschger (D – O) (i.e. réchauffements atmosphériques abrupts ou interstadias, suivis par des refroidissements plus progressifs ou stadias ; Figure I.16) sont identifiés dans les calottes de glace (e.g. Dansgaard et al., 1993; Grootes et al., 1993). Aussi, parmi ces refroidissements notables, certains des stadias coïncident avec des débâcles massives d’icebergs enregistrées dans les sédiments de l’Atlantique Nord par une forte concentration en grains détritiques grossiers entre 40 et 55°N (Ruddiman, 1977), et nommés évènements d’Heinrich (Heinrich, 1988). La succession des phases stadias et interstadias entre deux évènements d’Heinrich constitue un « cycle de Bond » (Bond et al., 1993) et chacun de ces cycles présente des D

– O de moins en moins marqués et se termine par une débâcle d’icebergs (*Bond et al., 1992 ; Bond et Lotti, 1995*) (Figure I.16).

La transition climatique entre le Dernier Maximum Glaciaire (DMG, 19-23 ka BP) et l’Holocène est marquée par une augmentation abrupte des températures estimée à une vingtaine de degrés Celsius au niveau du Groenland ; nos latitudes tempérées ayant subi les plus fortes amplitudes thermiques au cours de la déglaciation (*Shakun et Carlson, 2010*; Figure I.17).

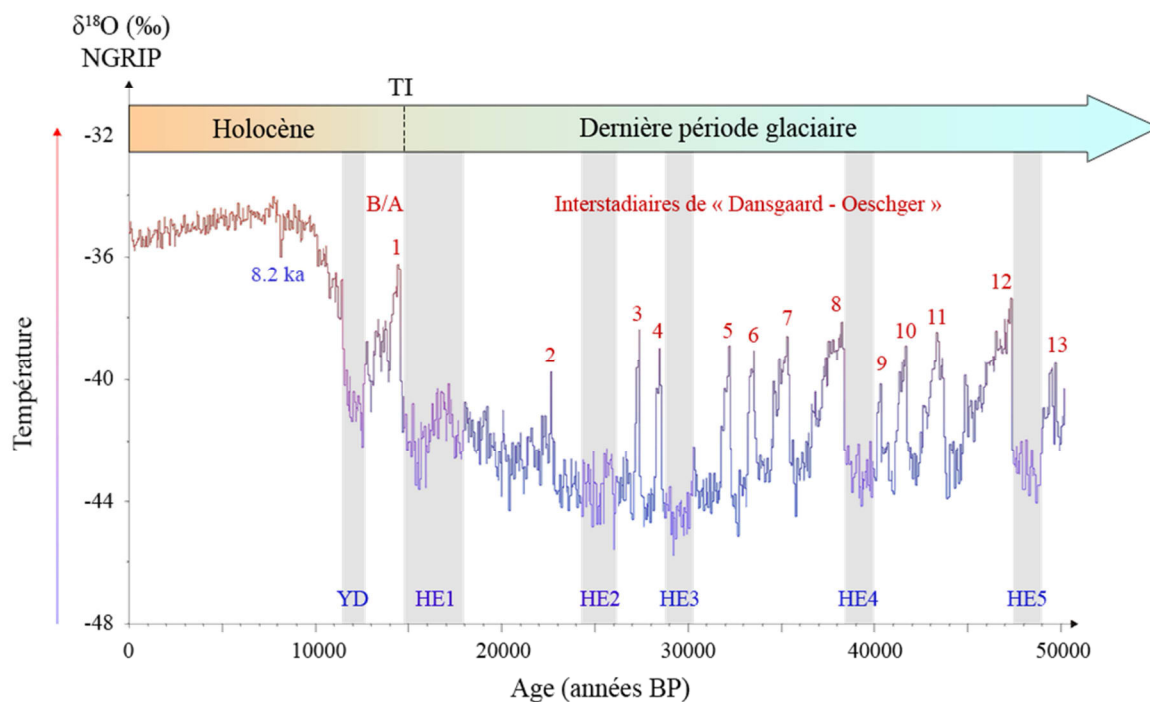


Figure I.16 : Le climat des derniers 50 000 ans BP à partir des données glaciologiques NGRIP (Groenland). Les événements climatiques abrupts de la dernière période glaciaire sont identifiés par des numéros en rouge qui symbolisent les interstades de Dansgaard-Oeschger tandis que les bandes bleues représentent les événements de Heinrich.

YD : Younger Dryas ; B/A : Bölling-Alleröd ; TI : Terminaison 1 (*Penaud, 2009*).

Alors que l’Holocène fut longtemps considéré comme une période de forte stabilité au regard de la variabilité climatique de la dernière période glaciaire (Figure I.16), de nombreuses études menées sur des archives marines (e.g. *Bond et al., 1997, 2001, Mayewski et al., 2004*), terrestres (e.g. *Davis et al., 2003*) ou glaciaires (e.g. *O’Brien et al., 1995*) mettent en lumière des fluctuations rapides et significatives. En plus de son évolution climatique dictée par de nombreux forçages externes et internes à la machine climatique, l’Holocène présente la particularité de soutenir l’évolution de nos sociétés modernes. Comprendre les mécanismes forçant et les réponses régionales de cette variabilité reste donc un enjeu en paléoclimatologie, et ce, plus particulièrement, dans des environnements clés où l’impact du changement climatique actuel s’ajoute aux forçages anthropiques de plus en plus prégnants.

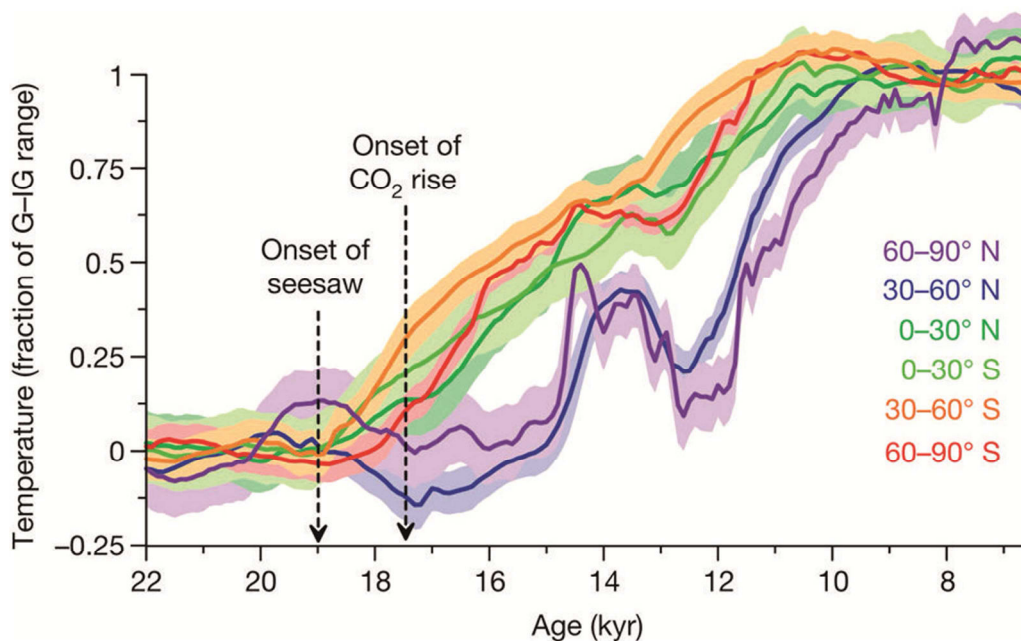


Figure I.17 : Variations de la température (normalisée par rapport à la gamme de variation de températures entre une période glaciaire (G ; 0) et interglaciaire (IG ; 1)) entre le Dernier Maximum Glaciaire et l'Holocène en fonction de la latitude (Shakun et Carlson, 2010).

I.3.2. Variabilité climatique long-terme

L'Holocène peut être divisé en 3 parties, selon une stratigraphie récemment proposée, à l'aide de deux événements climatiques majeurs ayant eu des répercussions globales ou quasi-globales (Walker *et al.*, 2012; Figure I.18).

Ainsi, l'Holocène inférieur (11.7 à 8.2 ka BP) est caractérisé par de fortes valeurs d'insolation estivale et est encore fortement impacté par la présence rémanente de glaces continentales qui s'étaient développées lors de la dernière période glaciaire. L'événement abrupt qui s'est déroulé il y a environ 8 200 ans BP (O'Brien *et al.*, 1995 ; Barber *et al.*, 1999) est ainsi caractérisé par le déversement massif d'eaux douces issues de la calotte Laurentide dans le gyre subtropical nord atlantique, suite à la vidange d'un lac proglaciaire canadien (i.e. Agassiz ; Clarke *et al.*, 2004 ; Kleiven *et al.*, 2008 ; Torbjorn *et al.*, 2012), réduisant ainsi la formation de masses d'eaux profondes dans l'Océan Atlantique Nord (Barber *et al.*, 1999) et refroidissant le climat de l'hémisphère Nord, tel qu'enregistré dans les glaces groenlandaises (Alley *et al.*, 1997 ; Alley et Agustsdottir, 2005). En Europe de l'Ouest et Europe Centrale, cet événement s'enregistre plus précisément comme une période plus froide et humide (Haas *et al.*, 1998 ; Hughes *et al.*, 2000 ; Macklin et Lewin, 2003 ; Magny *et al.*, 2003). L'Holocène moyen (8.2 à 4.2 ka BP) correspond à l'optimum thermique de

l'Holocène, caractérisé par une augmentation des températures atmosphériques pouvant aller jusqu'à 4°C en moyenne dans les zones polaires (Koshkarova et Koshkarov, 2004). Cet intervalle est limité par l'événement à 4.2 ka BP, qui voit l'aridification des moyennes et basses latitudes et la fin progressive de la période humide africaine (Berkelhammer et al., 2012 ; de Menocal et Tierney, 2012 ; de Menocal, 2015). La période la plus récente (4.2 ka BP à l'actuel) est marquée par une diminution continue des températures estivales liée à la baisse de l'insolation à 65°N (Berger et Loutre, 1991).

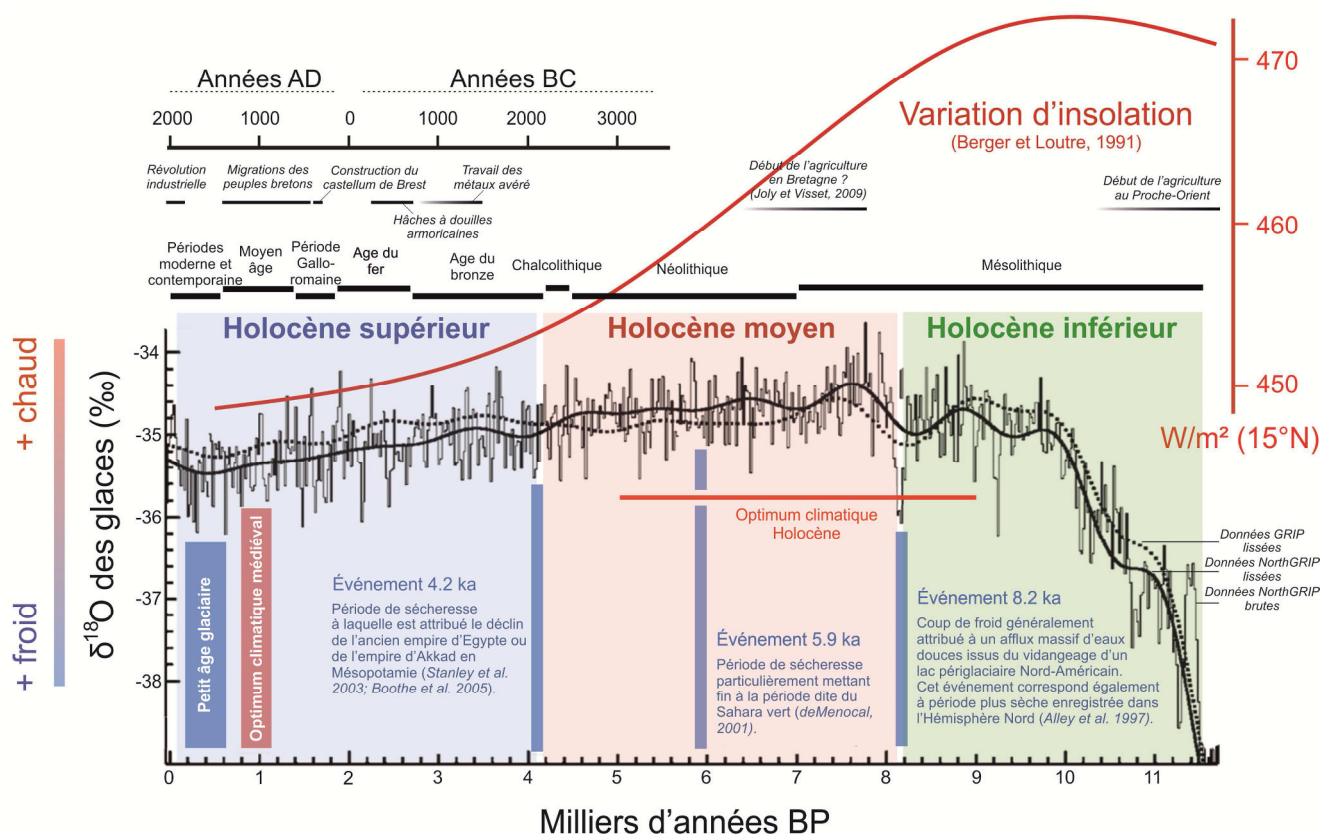


Figure 1.18: Données isotopiques groenlandaises (Johnsen et al., 2001), valeurs d'insolation dressant le contexte climatique Holocène (Berger et Loutre, 1991), évènements climatiques rapides et périodes culturelles de l'histoire régionale bretonne (d'après LBR *HoloceneEvents&NorthGRIP02 5/2010*).

1.3.3. Variabilité climatique rapide millénaire à infra-millénaire

L'Holocène est jalonné par des événements climatiques abrupts millénaires, aussi appelés « événements de Bond », repérés dans les carottes sédimentaires prélevées en Atlantique Nord par la présence de débris terrigènes grossiers résultant de l'advection de glace de mer (Bond et al., 1997, 2001). Mayewski et al. (2004) ont recensé ces épisodes froids (RCC pour *Rapid Climate Change* selon la chronologie suivante : 9 000 – 8 000, 6 000 – 5 000, 4 200 – 3 800, 3 500 – 2 500,

1 200 – 1 000 et 600 – 150 ans BP. Ces épisodes sont souvent marqués par un refroidissement climatique significatif dans l'Atlantique Nord et une aridité accrue dans les zones tropicales. Toutefois, les facteurs déclenchants sont multiples et peu connus. Parmi les mécanismes fréquemment invoqués et souvent interdépendants, on peut notamment relever les variations de l'activité solaire (taux d'irradiance), l'extension variable du couvert de glace de mer, ou encore les réorganisations courantologiques et notamment celles de l'AMOC. Le dernier RCC en date, ou Petit Age Glaciaire (1 350 – 1 800 ans AD ou 600 – 150 ans BP), correspond à un refroidissement identifié aussi bien dans les archives climatiques que dans les archives historiques (e.g. peintures, gravures, relevés de températures, dates de vendanges). Les relevés historiques permettent ainsi d'accéder à plusieurs de ces événements climatiques sur les deux derniers milliers d'années comme par exemple la période chaude gallo-romaine, les âges sombres médiévaux, ou l'optimum climatique médiéval (Figure I.18).

Par ailleurs, durant l'Holocène, l'élévation du niveau marin a impacté l'ensemble des milieux littoraux d'un point de vue géomorphologique, sédimentologique et écologique. De récents travaux sur les derniers 8 000 ans BP (*Goslin et al., 2013, 2015 ; Stéphan et al., 2014*) ont permis de quantifier plus précisément les variations du niveau marin à l'échelle des côtes bretonnes (Figure I.19). Une compilation des données recueillies à partir d'une cinquantaine de publications par *Stéphan (2011)* puis *Goslin (2014)* et *Goslin et al., (2013, 2015)* en s'appuyant sur la méthode des *Sea Level Index Points (SLIPs)* a été effectuée et permet d'estimer les vitesses de remontée du niveau marin holocène pour la façade nord-atlantique et la Manche (Figure I.19). Ainsi pour l'ouest de la Bretagne, il a été estimé à 10 à 15 mm/an entre la dernière période glaciaire et 9 000 ans BP, puis il atteint 4,6 mm/an entre 7 500 et 6 900 ans BP, pour s'infléchir fortement par la suite avec moins d'1 mm/an (*Stéphan et al., 2014*). Ces données ne mettent pas en évidence d'oscillations millénaires notables dans les variations de niveau marin comme cela fut envisagé, notamment entre 3 et 2.7 ka BP (i.e. événement considéré régressif de -4m ; *Morzadec-Kerfourn, 1974 ; Stéphan, 2008*).

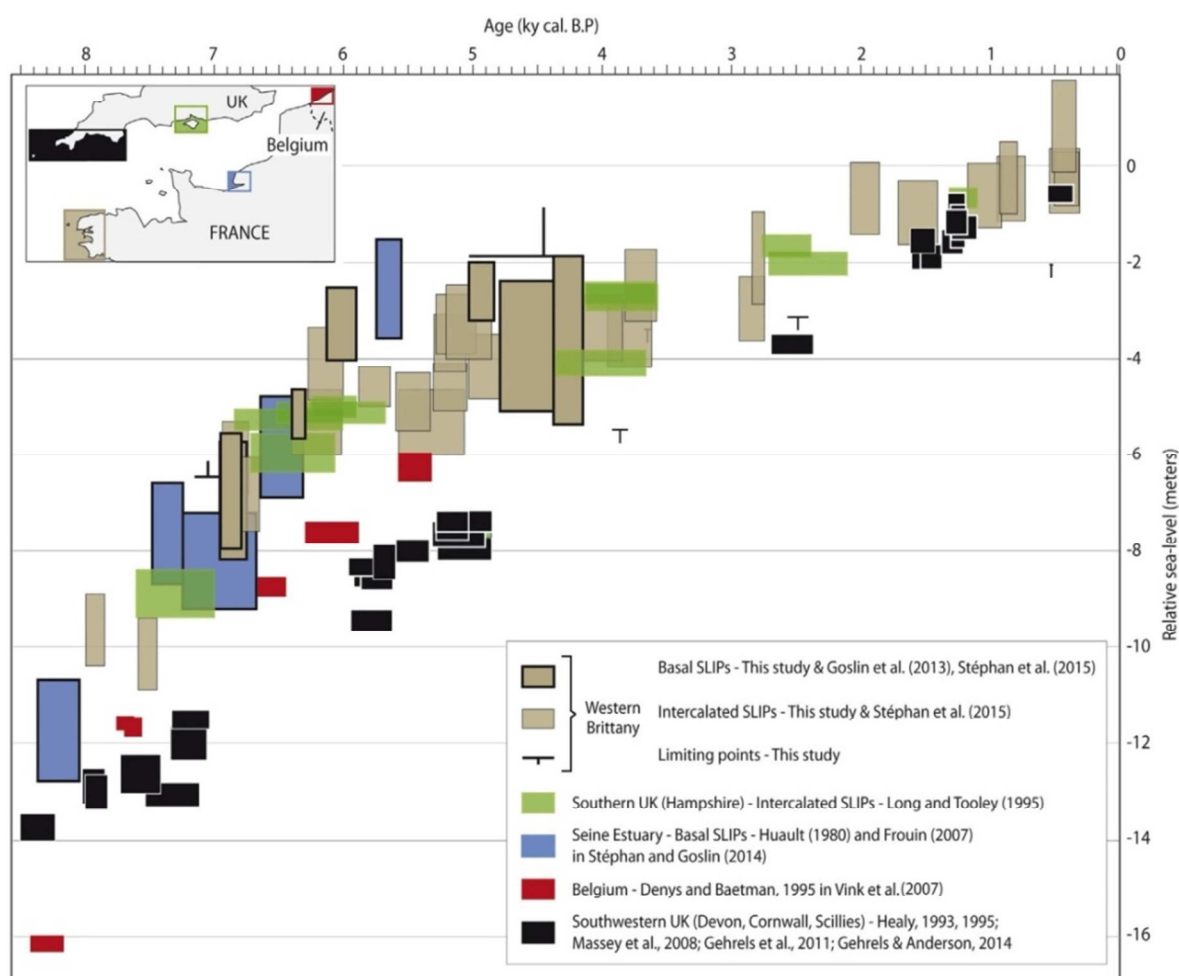


Figure I.19 : Reconstitution de la courbe régionale de remontée du niveau marin par la méthode des sea level index points (Goslin et al., 2015).

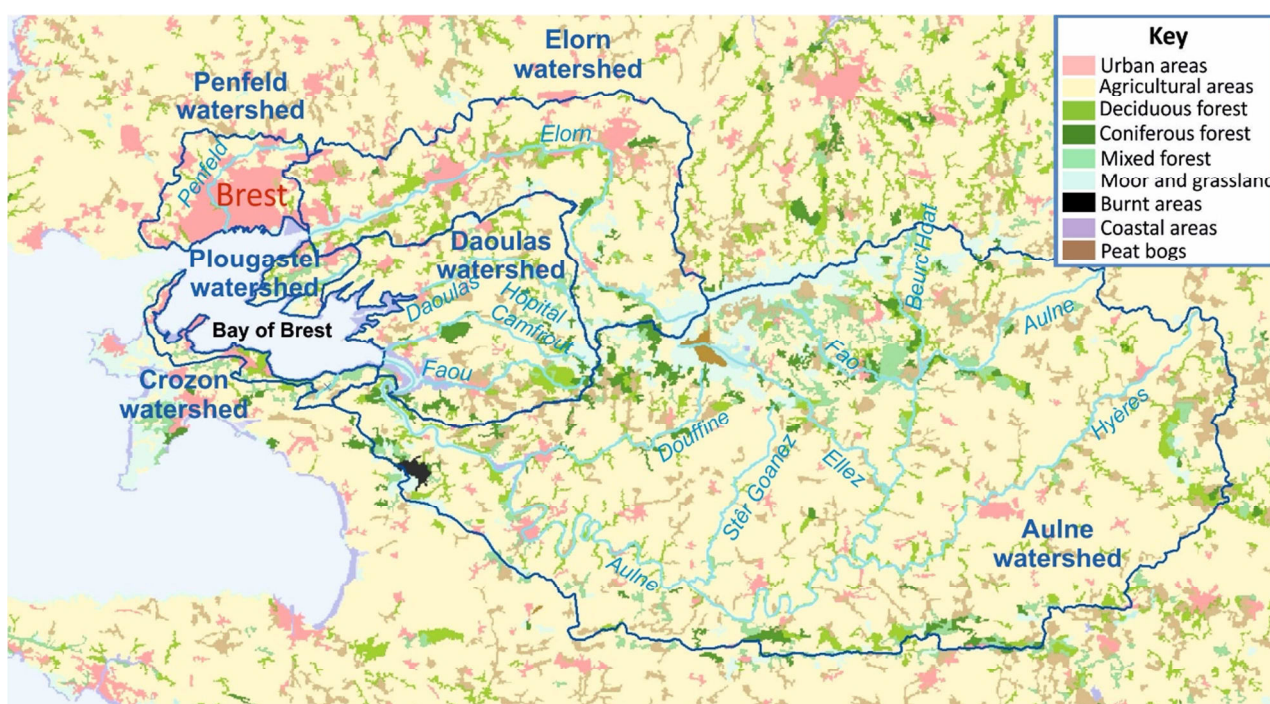
I.4. Evolution des paysages et dynamique d'occupation des territoires

I.4.1. Végétation actuelle en Bretagne

Avec 58 % de surface agricole utile (SAU), le Finistère est l'un des principaux départements agricoles de France. Deux tiers de sa surface sont utilisés à des fins agropastorales, avec principalement des cultures de céréales, de fourrages ou de légumes, particulièrement représentées dans le bassin de Châteaulin (bassin versant de l'Aulne) (cf. recensement général, *Quéré et al., 2008*). Les zones boisées en revanche sont fragmentées en petites parcelles et couvrent une surface beaucoup plus faible que la moyenne française. Les forêts de feuillus occupent 67 % de la surface boisée du département et le principal taxon est *Quercus robur* (également très présent dans les

environnements bocagers et les haies des talus), accompagné de *Salix atrocinerea*, *Castanea sativa*, *Corylus avellana* et *Fagus sylvatica*. Les plantations de conifères sont quant à elles majoritairement constituées de *Pinus* (cf. Inventaire forestier national 1996, Quéré et al., 2008).

A l'échelle des bassins versants de la Rade de Brest, la base de données européenne sur la couverture biophysique du territoire Corine Land Cover (Lundberg et Strand, 2010) estime les zones agricoles à plus de 75 % de la surface, les forêts et les terres boisées à 11 %, les landes et les prairies à 6 % et les zones côtières (Slikke, Schorre ...) à moins de 1 %, le reste étant occupé par les zones urbanisées (Figure I.20 ; Lambert et al., 2017)



source : European union – SOeS, Corine Land Cover, 2006

Figure I.20: Couverture végétale des bassins versants de la Rade de Brest (Lambert et al., 2017 ; source : SoeS, Corine Land Cover, 2006).

Les milieux de la Rade de Brest et de ses bassins versants sont très variés depuis les zones côtières (falaises littorales, prairies aérohalines, landes, marais littoraux, caractérisées par certains taxons comme les chenopodiacées, *Plantago spp*, les brassicacées, *Ulex spp*, les éricacées) aux forêts et bocages (caractérisés par la présence de *Quercus robur*, *Corylus avellana*, *Fagus sylvatica* ou encore *Pinus pinaster*).

La végétation est soumise à des conditions écologiques spécifiques du fait de la proximité du littoral. Des zones côtières à la forêt continentale, il est possible d'observer une zonation de la végétation définie par les gradients de salinité, d'humidité atmosphérique ainsi que par le régime des vents dominants et les types de sols (cf. principe de phytosociologie Willner, 2006 ; Delassus et

Magnanon, 2014). Ainsi, cette zonation depuis le haut de plage ou la falaise littorale est représentée sous forme d'un transect végétal Figure I.21. L'étagement de la végétation est plus ou moins étendu selon l'exposition aux conditions littorales, la forêt de feuillus pouvant atteindre la limite des hautes mers de vives eaux dans les zones abritées de la Rade de Brest (embouchure de l'Aulne par exemple).

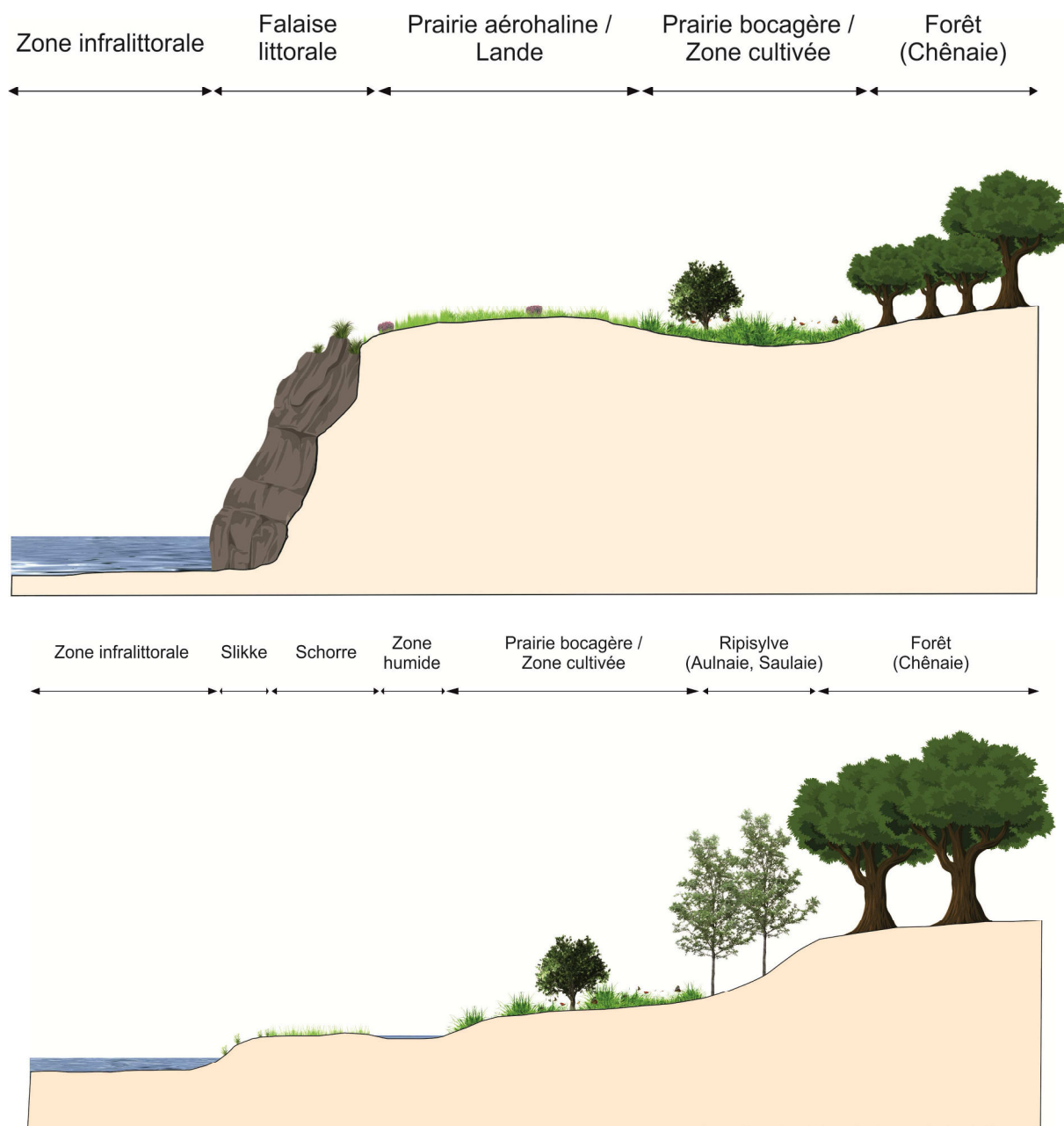


Figure I.21: Transects théoriques de végétation sur le littoral depuis la zone intertidale jusqu'à la forêt, tels qu'observés aux abords de la Rade de Brest et de la Baie de Douarnenez.

Chaque association végétale est caractéristique d'un milieu type :

- Les taxons retrouvés dans les milieux de haut et d'arrière dune sont pour majorité des taxons halo-nitrophiles, c'est-à-dire favorisés par le sel et l'azote, et pouvant se développer sur des

sols plutôt pauvres comme certaines brassicacées (e.g. *Cakile maritima* (le cakilier maritime), *Crambe maritima* (le chou marin)), poacées (e.g. *Ammophila arenaria* (l'oyat), *Elymus farctus* (le chiendent des sables), *Lagurus ovatus*), chenopodiacées (e.g. *Beta maritima* (la bette maritime)), astéracées (e.g. *Helichrysum stoechas* (l'immortelle des dunes), caryophyllacées (e.g. *Honckenia peploides* (le pourpier de mer)) et euphorbiacées (comme *Euphorbia paralias* (l'euphorbe des sables)) (Quéré et al., 2008).

- Les falaises littorales et des prairies aérohalines (Figures I.22 et I.23) correspondent à des milieux hostiles au développement de végétations supérieures du fait du substrat rocheux et des sols peu épais, de l'exposition aux vents dominants et aux embruns (Quéré et al., 2008). Parmi les espèces végétales adaptées à ces conditions difficiles, sur la falaise elle-même (Figure I.22 a et b), on trouve des plumbaginacées (i.e. *Armeria maritima* (l'armérie maritime)), des apiacées (i.e. *Crithmum maritimum* (la criste-marine)), des caryophyllacées (i.e. *Silene vulgaris* subsp. *maritima* (le silène maritime), *Spergularia rupicola* (la spergulaire des rochers)) et des fabacées (comme *Lotus corniculatus* (le lotier corniculé) ou *Trifolium strictum* (le trèfle droit)). Au-dessus de la falaise, la lande est très représentée avec les éricacées (e.g. *Erica cinerea* (la Bruyère cendrée), *E. ciliaris* (la Bruyère ciliée), *Calluna vulgaris* (la Callune commune)), les fabacées (i.e. *Ulex europaeus* (l'ajonc d'Europe), *Ulex galii* (l'ajonc de Le Gall), *Cytisus scoparius* subsp. *maritimus* (le genêt maritime)) (Figure I.22 c et d et Figure I.23). Si la prairie aérohaline est moins exposée aux embruns et se développe sur un sol plus organique, on peut voir se développer également quelques espèces pré-forestières comme des primulacées (e.g. *Primula vulgaris* (la primevère commune)) ou des malvacées (comme *Malva arborea* (la mauve royale)) (Quéré et al., 2008) (Figure I.24 a et c).
- Les vasières des baies abritées de la Rade de Brest et des estuaires sont colonisées par des végétations spécifiques (Figure I.25, a et b). Elles constituent parfois des marais littoraux qui s'étendent sur la zone de balancement des marées (Quéré et al., 2008). Les espèces de la « slikke » (partie basse des marais salés littoraux, immergée à chaque marée) et du « schorre » (partie située au-dessus du niveau des marées de mortes-eaux), sont exposées à des cycles de submersion et d'émersion. La basse slikke peut être occupée par les herbiers de zostères (i.e. *Zostera marina* (la zostère marine)), mais plus fréquemment par des chenopodiacées (comme *Salicornia spp* (les salicornes s.l.)) et certaines poacées (comme *Spartina spp.* (la spartine)). Le schorre est le domaine de certaines chenopodiacées (e.g. *Halimione portulacoides* (l'obione faux-pourpier), *Suaeda maritima* (la soude maritime)), de

poacées (comme *Puccinellia maritima* (la glycérie maritime) ou *Elymus pycnanthus* (le chiendent du littoral)), de plantaginacées (i.e. *Plantago maritima* (le plantain maritime)), d'astéracées (e.g. *Aster tripolium* (l'aster maritime)), de joncacées (e.g. *Juncus maritimus* (le jonc maritime)) ou de plumbaginacées (e.g. *Limonium vulgare* subsp. *vulgare* (le statice commun)) (Quéré et al., 2008).

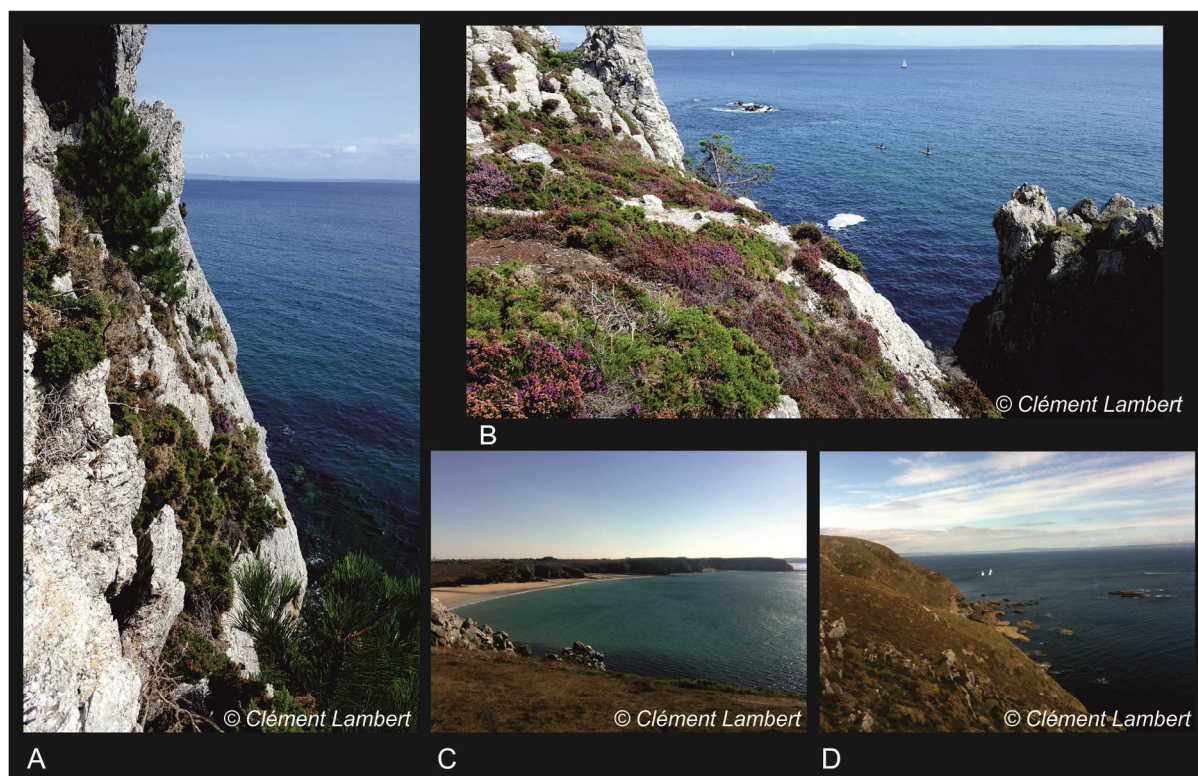


Figure I.22: Photos de milieux littoraux rencontrés dans le Finistère et la région de la Rade de Brest. A et B : Falaises littorales et landes (Morgat, Presqu'île de Crozon). C et D : Falaises littorales, landes et prairies aérohalines (Pen Hir, Presqu'île de Crozon).

- Le bocage couvre une grande partie du Finistère (Figure I.24, a et d). En effet, les paysages agricoles sont caractérisés par un maillage de talus et de haies qui bordent les champs. Dans ces milieux, *Quercus robur* (le chêne pédonculé) est l'arbre le plus représenté, souvent accompagné de *Castanea sativa* (le châtaignier), *Fagus sylvatica* (le hêtre) et *Corylus avellana* (le noisetier) (Quéré et al., 2008). La flore rudérale se développe sur des terrains vagues, en bordure des routes et des chemins, à proximité des habitations ou sur des remblais, et les adventices sont associées aux cultures. Rudérales, adventices et plantes messicoles (i.e. plantes annuelles inféodées aux cultures de céréales), témoignent de la présence de sols remaniés et/ou enrichis. Il est par exemple possible de trouver parmi les paysages agricoles, de nombreuses caryophyllacées (e.g. *Silene gallica* (le silène de France), *Spergularia rubra* (la spergulaire des champs), *Spergula arvensis* (la spergule des champs)), des euphorbiacées

(i.e. *Euphorbia peplus* (l'euphorbe des jardins)), des scrophulariacées (e.g. *Linaria vulgaris* (la linaria commune)), des chenopodiacées (comme *Chenopodium album* (le chénopode blanc)), des lamiacées (e.g. *Lamium purpurea* (le lamier pourpre)), des brassicacées (e.g. *Raphanus raphanistrum* (la ravelle), *Sinapis arvensis* (la moutarde des champs)), des polygonacées (comme *Rumex acetosella* ou *acetosa* (la petite ou grande oseille) ou *Polygonum aviculare* (la renouée des oiseaux)), des onagracées (e.g. *Epilobium lanceolatum* (l'épilobe à feuilles lancéolées)), des astéracées (e.g. *Bellis perennis* (la pâquerette) ou *Chrysanthemum segetum* (le chrysanthème des moissons)), des renonculacées (e.g. *Ranunculus arvensis* (la renoncule des champs)), des plantaginacées (e.g. *Plantago lanceolata* (le plantain lancéolé) couramment rencontré dans les zones de pâturages), des urticacées (e.g. *Urtica urens* (l'ortie brûlante)) ou encore de nombreuses poacées (e.g. *Digitaria sanguinalis* (la digitale sanguine)) (Quéré et al., 2008).



Figure I.23: Photos de milieux littoraux rencontrés dans le Finistère et la région de la Rade de Brest. A et C : Landes (Morgat, presque île de Crozon). B : Lande (île de Bréhat). D : Falaise littorale (Côte Nord du Finistère, Pointe de Primel).

- Les zones forestières couvrent de faibles surfaces et sont majoritairement composées de bois de taille réduite, le plus souvent privés. Parmi les forêts domaniales, la forêt du Cranou, de Huelgoat (Figure I.24, b) ou de Landevennec se situent sur les bassins versants de la Rade de Brest. Ces forêts sont en grande majorité des chênaies-hêtraies acidophiles dominées par *Fagus sylvatica* (le hêtre), *Quercus robur* (le chêne pédonculé) et *Castanea sativa* (le

châtaignier, cultivé et introduit à partir de l'époque romaine (*Conedera et al., 2004*). La strate arbustive est dominée par *Ilex aquifolium* (le houx), *Taxus baccata* (l'if commun) ou encore *Prunus spinosa* (le prunellier). Quelques plantes herbacées peuvent constituer les sous-bois des forêts à feuillage caduque comme des renonculacées (e.g. *Anemone nemorosa* (l'anémone des bois)), des liliacées (e.g. *Hyacinthoides non-scripta* (la jacinthe des bois)), des cypéracées (e.g. *Carex pilulifera* (la lâche à pilules)) ou des poacées (comme *Holcus mollis* (la houlque molle)). Les sols des forêts neutroclines (qui se développent sur des sols un peu moins acides, comme celle du Cranou), abritent une végétation de sous-bois beaucoup plus variée. *Corylus avellana* (le noisetier) peut y être particulièrement abondant. *Pinus sylvestris* (le pin sylvestre, introduit au 18^{ème} siècle (*de la Fouchardière, 1968*)), se retrouve au sein de rares pinèdes (comme dans la forêt de Landévennec) (*Quéré et al., 2008*).



Figure I.24: Photos de milieux-types rencontrés dans le Finistère et la région de la Rade de Brest. A : Prairies aérohalines et bocage (Côte Nord du Finistère, Pointe de Primel). B : Forêt d'Huelgoat (Monts d'Arrée). C : Prairie aérohaline (Anse des Blancs Sablons, Le Conquet). D : Tourbière de Langazel et haies bocagères.

- En bordure des rivières et des ruisseaux, les forêts alluviales (ripisylves) restent généralement restreintes à un linéaire étroit dans le Finistère. A proximité immédiate des cours d'eau sur les versants des vallées de la Rade de Brest, la ripisylve est essentiellement composée de saulaies et de rares aulnaies auxquels s'ajoutent dans les zones ripariennes plus étendues, *Salix*

atrocinerea (le saule roux-cendré), *Alnus glutinosa* (l'aulne glutineux), *Fraxinus excelsior* (le frêne commun), *Ulmus minor* (l'orme champêtre), *Corylus avellana* (le noisetier) ou encore *Betula pubescens* (le bouleau pubescent) (Quéré et al., 2008 ; Oillic, 2011).



Figure I.25: Photos de milieux-types rencontrés dans le Finistère et la région de la Rade de Brest. A : Schorre (Rivière du Faou, Rade de Brest). B : Slikke (Rivière du Faou, Rade de Brest).

I.4.2. Evolution de la végétation à l'Holocène

Les études paléoenvironnementales menées en Bretagne occidentale sont principalement fondées sur des sondages sporadiques plutôt que sur des enregistrements régionaux continus. En dépit de la discontinuité des données sur l'évolution des paysages bretons et du climat à l'Holocène, les travaux de M.T Morzadec-Kerfourn dans les années 70 ont permis d'établir une chrono-stratigraphie basée sur les assemblages polliniques du Massif armoricain. Ces données permettent de mettre en évidence des périodes chaudes et humides, Atlantiques, et des périodes plus froides et plus sèches, Boréales (Morzadec-Kerfourn, 1974). De telles chronozones basées sur un relai de taxons spécifiques peuvent différer en fonction des régions étudiées. La période dite Atlantique (8 000 – 5 000 ans BP; 6 050 - 3 050 BC) est par exemple marquée par la présence de l'aulne, du chêne et du tilleul alors que la période du Subboréal est plutôt marquée par le développement d'espèces végétales telles que le chêne, l'aulne et l'orme, et la chute du tilleul. La période du Subatlantique (2 500 BP (550 BC) – actuel) est caractérisée par la présence du chêne, de l'aulne et du hêtre, ainsi que par l'absence du tilleul (Morzadec-Kerfourn, 1974). D'une façon générale, les chronozones ont été établies à partir des biozones décrites par Mangerud et al. (1974) puis recalibrées en 2010 par Walanus et Nalepka (Cf. tableau I.1 et Figure I.26). Notons que les limites régionales proposées par Morzadec-Kerfourn (1974) sont cohérentes avec celles de Mangerud et al. (1974) à l'exception de la transition Atlantique/Subboréal proposée à 5700 BP (3 750 BC) par Morzadec-Kerfourn plutôt qu'à 5000 BP

(3 050 BC) par *Mangerud et al. (1974)*, et de la base du subatlantique datée en Bretagne Nord à 3000 BP (1 050 BC) (*Morzadec-Kerfourn, 1974*) et à 2500 BP (550 BC) par *Mangerud et al. (1974)*. De récents travaux montrent des disparités en Bretagne, certaines régions (*Guidel, Fernane et al., 2015*) étant plus en accord avec celles de *Mangerud et al. (1974)*, qui seront donc utilisées dans ce travail, afin de faciliter les comparaisons.

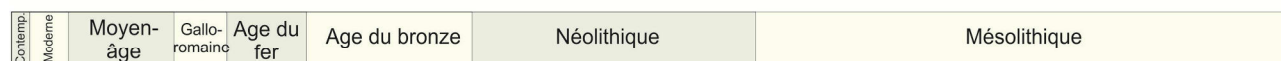
Limite	Age (Cal. BP)	Age (années Cal. BC)	Age (années Cal. BP) <i>(Morzadec-Kerfourn 1974)</i>
Subboréal /Subatlantique	2500	600	3600 / 3000
Atlantique / Subboréal	5000	3800	5700 / 5500
Boréal / Atlantique	8000	7000	7800
Préboréal / Boréal	9000	8200	9000
Younger Dryas /Préboréal	10 000	9500	10 000
Allerod / Younger Dryas	11 000	11 000	Vers 10 500
Older Dryas / Allerod	11 800	11 700	Vers 11 700
Bolling / Older Dryas	12 000	11 900	-
Glaciaire / Bolling	13 000	13 600	

*Tableau I-1 : Calibration par *Walanus et Nalepka (2010)* des chronozones de *Mangerud et al. (1974)* et chronozones de *Morzadec-Kerfourn (1974)*.*

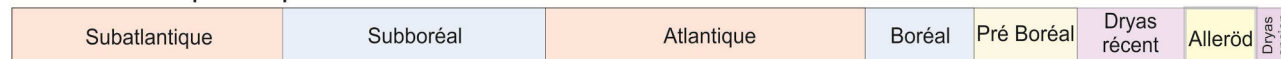
Durant le dernier maximum glaciaire, les températures moyennes au nord de l'Europe étaient réduites de 25 à 30°C par rapport à l'actuel alors que les régions méditerranéennes montraient des températures moyennes inférieures de 15°C (*Peyron et al., 1998*), jouant ainsi un rôle prépondérant dans la dynamique de la végétation au cours de l'Holocène. La fin de la dernière période glaciaire est marquée par un réchauffement climatique généralisé qui s'accompagne du recul des glaciers, de l'augmentation du niveau de la mer et de l'évolution de la végétation au Mésolithique et au Néolithique, impactant profondément les paysages, les grandes plaines à l'origine steppiques se couvrant d'une végétation de plus en plus dense (*Pons, 1984 ; Brewer et al., 2002*). Il a en effet été montré que les espèces tempérées et la forêt décidue particulièrement, ont pu subsister lors de la

dernière période glaciaire dans des zones dites refuges, à partir desquelles elles ont pu recoloniser la totalité de l'Europe au début de l'Holocène (*Birks and line, 1993 ; Tzedakis, 1993 ; Brewer et al., 2002*). A la steppe périglaciaire a succédé une forêt boréale constituée majoritairement de bouleaux et de pins. A partir d'environ 10 000 ans BP (8 050 BC) et particulièrement du maximum thermique de l'Holocène (autour de 8 000 ans cal. BP; 6 050 BC), l'augmentation généralisée des températures a conduit à une migration vers le Nord du front polaire océanique, conduisant à une augmentation de l'humidité en Europe de l'Ouest (*Ruddiman et McIntyre, 1981*). Certaines espèces se répandent rapidement dès le début de l'Holocène comme le noisetier (*Huntley, 1993 ; Tinner et Lotter, 2001*). La chênaie mixte fait ensuite son apparition sous nos latitudes avec un cortège végétal essentiellement composé de chênes, de tilleuls et d'ormes (*Brewer et al., 2002*). Le chêne colonise particulièrement rapidement le nord et l'ouest de la France, atteignant le sud de l'Irlande et de l'Angleterre vers 9 000 ans BP (7 050 BC), démontrant ainsi la forte corrélation entre les variations climatiques, les mouvements du front polaire et la propagation de la végétation (*Brewer et al., 2002*). A partir du Néolithique, l'évolution de la végétation est aussi impactée par les activités humaines (*Marguerie in Giot et al., 1998*).

Subdivisions culturelles



Subdivisions polliniques



Subdivisions stratigraphiques

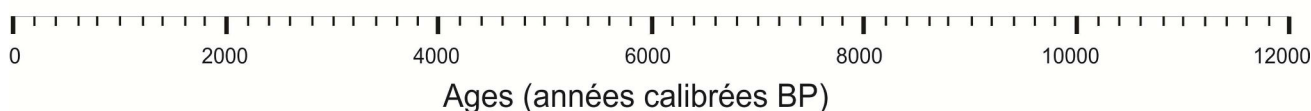
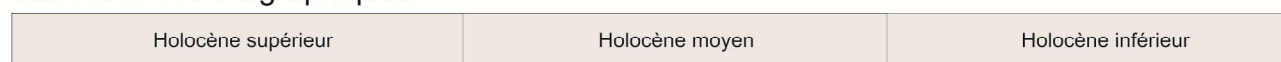


Figure 1.26: Chronologies stratigraphiques de l'Holocène (*Walker et al., 2012*), polliniques (*Mangerud et al., 1974 ; recalibrées par Walanus et Nalepka (2010)*) et culturelles (*Lecerf, 2014 ; Demoule, 2007*).

Dans les milieux littoraux du Léon (côte nord du Finistère), les données paléobotaniques témoignent d'une claire influence anthropique dans les cortèges floristiques au Néolithique (entre 5 000 et 4 000 BC, \pm 7 000 – 5 000 B.P.), et ce particulièrement dans les zones déboisées à la périphérie des constructions mégalithiques, où sont identifiées des essences végétales de reconquête de milieux déboisés (i.e. noisetier, genêt, ajonc, érable) (*Marguerie, 1991, 1995*). Les plantes rudérales indiquent quant à elles une implantation humaine et la pratique potentielle de l'élevage. La culture céréalière y est également attestée. En dehors de ces zones de constructions mégalithiques,

dans les tourbières environnantes, les différentes études palynologiques menées ne montrent aucun indice de culture ou d'implantation humaine mais une claire dominance de la chênaie mixte dans le paysage (*Marguerie, 1987, 1991, 1995 ; Marguerie in Giot et al., 1998*).

Au Néolithique final, de nombreuses preuves de défrichement sont enregistrées dans les séquences polliniques du Finistère associées à des essences végétales typiques de la reconquête des milieux (la lande cohabite avec la forêt en Baie d'Audierne et le noisetier domine en Baie de Douarnenez) (*Marguerie in Giot et al., 1998*). Sur la côte Nord du Finistère, l'agriculture est signalée par la présence de céréales cultivées dans les spectres polliniques (*Marguerie, 1991*). Les indices polliniques d'anthropisation restent peu présents et s'enregistrent de manière sporadique. Il faut attendre le début de l'Âge du Fer pour voir les défrichements et l'agriculture s'accroître. L'anthropisation du milieu semble en revanche restreinte aux milieux littoraux et de basse altitude, tant les traces d'espèces végétales cultivées dans les séquences polliniques prélevées dans les Monts d'Arrée sont rares (*Marguerie in Giot et al., 1998*).

L'ouverture des paysages se poursuit du Néolithique à l'actuel avec le développement de l'agriculture, la déforestation et la présence de plus en plus importante des rudérales et des indices polliniques d'anthropisation (*Fernane et al., 2014*).

I.4.3. Evolution culturelle et dynamique d'occupation des territoires

L'Holocène est une période qui voit éclore la néolithisation, les sociétés agro-pastorales et une dynamique d'occupation des territoires par l'Homme de plus en plus prononcée (*Visset et al., 2001 ; Pailler et al., 2011*). Ainsi, la remontée du niveau marin, la variabilité climatique et les activités humaines sur les bassins versants sont autant de forçages qui impactent les signatures paléoenvironnementales des séquences sédimentaires côtières.

I.4.3.1. Du Mésolithique au Néolithique (10 500 – 2 500 BC (12 450 – 4 450 ans BP))

A la suite du Paléolithique (1 200 000 – 10 500 BC (12 019 50 – 12 450 ans BP)), débute le Mésolithique (10 500 – 5 000 BC (12 450 – 6 950 ans BP)), qui voit l'entrée dans l'Holocène. Le Mésolithique français est souvent divisé en premier Mésolithique (Xème, IXème et VIIIème millénaires BC et second Mésolithique (VIIème, VIème et début du Vème millénaire BC en fonction des régions), selon des critères culturels se basant sur les techniques de débitage de l'industrie lithique. En raison du faible nombre de sites préservés, le Mésolithique est cependant mal documenté

en Armorique. Certains auteurs attribuent la lacune observationnelle généralisée des sites archéologiques témoignant de la transition Mésolithique/Néolithique à des biais taphonomiques induits par l'augmentation des précipitations et du lessivage des sols autour de l'évènement climatique du 8.2 ka BP (*Berger et Guilaine, 2009*). Quelques sites localisés sur le littoral ont livré des traces de consommation de coquillages et d'industrie microlithique qui permettent d'envisager la présence de plusieurs communautés au nombre d'individus restreint, avec une grande irrégularité de distribution (on estime la population totale de la Bretagne à cette époque entre 25 000 et 50 000 habitants (*Giot et al., 1998*). A partir de sites ayant livré des produits lithiques issus du débitage, *Gouletquer et al. (1994, 1996)* proposent que des groupes s'acheminaient saisonnièrement à partir de ces implantations continentales en direction des côtes et des bordures des fleuves (L'Elorn et l'Aulne) pour y installer des campements secondaires. La multiplication des communautés à cette période annonce les prémices de l'organisation sociale et voit naître les premières sépultures (*Kayser, 1984*). A partir du milieu du VII^{ème} millénaire BC, durant le second Mésolithique, une zonation géographique entre plusieurs entités culturelles a été proposée sur la base du mobilier lithique (*Marchand, 2000*). De nombreux sites archéologiques vendéens ont permis de définir l'entité culturelle du Retzien en Loire-Atlantique et en Vendée (*Rozoy, 1978*). A l'ouest de la Bretagne (i.e. Finistère et Morbihan), a été défini le Tévécien, sur la base des restes lithiques découverts sur l'île de Téviéc et Hoëdic (*Rozoy, 1978*). Au cours du Mésolithique, le niveau marin est monté de 50 m et a conduit à la formation de certaines îles bretonnes comme celles de l'archipel de Molène, Ouessant, Sein ou Groix. C'est ainsi que beaucoup de sites archéologiques se trouvent aujourd'hui sous le niveau de la mer. Du fait de leur faible nombre, les populations nomades vivant essentiellement de chasse et de cueillette n'ont que très peu modifié leur environnement naturel (*Morzadec-Kerfourn, 1974*).

Le Néolithique est apparu à l'est du bassin méditerranéen (9 000 BC / 11 000 BP) (Figure I.27), au Proche-Orient, ainsi que plus tard, dans d'autres centres névralgiques du fait de conditions climatiques favorables (Sud-Est asiatique, Amérique du Sud) ; il est associé au travail de la terre, à la culture de graminées sauvages, aux pratiques d'élevage, avec une tendance à l'établissement durable des populations. La « révolution » Néolithique atteint l'Europe de l'Ouest vers 5 500 BC (7 450 BP) et le Massif armoricain plus spécifiquement vers 5 000 BC (6 950 BP) (*Demoule, 2007*). La colonisation progressive de la péninsule armoricaine entre 4 900 et 4 700 BC (6 850 – 6650 BP) a sans doute pour origine l'extension occidentale du groupement culturel du BVSG (*Blicquy-Villeneuve-Saint-Germain* ; une extension du VSG apparentée à la culture rubanée, voir ci-après) (*Ghesquière et al., 2008 ; Marcigny et al., 2010*) dont on retrouve plusieurs indices et notamment dans le sud du Finistère (*Tinévez et al., 2015*). A l'échelle de l'Europe, la culture Néolithique se

répand selon deux courants de néolithisation (danubien par la basse-Normandie et méditerranéen par le Poitou et la Vendée ; Figure I.27). L'Armorique se trouvant à la convergence de ces deux courants, le passage de la culture mésolithique à la culture néolithique y est difficile à définir (Arias, 1999 ; Marchand, 2006).

Elle semble toutefois avoir été acheminée dans l'ouest de la France dans un premier temps par les populations agricoles danubiennes (culture rubanée) d'après les datations obtenues sur des habitats du VSG en Bretagne autour de 5 200 – 5 000 BC (7 050 BP) (Blanchet et al., 2010) et 4 900 – 4 800 BC (6 800 BP) (Juhél et al., 2014 ; Tinévez et al., 2015) (Figure I.27). La lente colonisation venue d'Europe de l'Est, et dont on retrouve la trace en Armorique grâce aux séquençages génétiques (Thorpe, 1996 ; Giot et al., 1998), permet la diffusion de la culture néolithique à une vitesse estimée à 1 km/an (Giot et al., 1998). Une mutation culturelle importante se produit au cœur des populations autochtones se trouvant à la confluence des fronts pionniers de néolithisation (i.e. la culture rubanée (voie danubienne) et cardiale (voie méditerranéenne), bien que plus récente dans la région (4 700 BC ; 6 650 BP ; Laporte et al., 2002) et sans transfert technique avéré, on parlera plus volontiers de culture « épi-cardiale » pour la façade atlantique française).

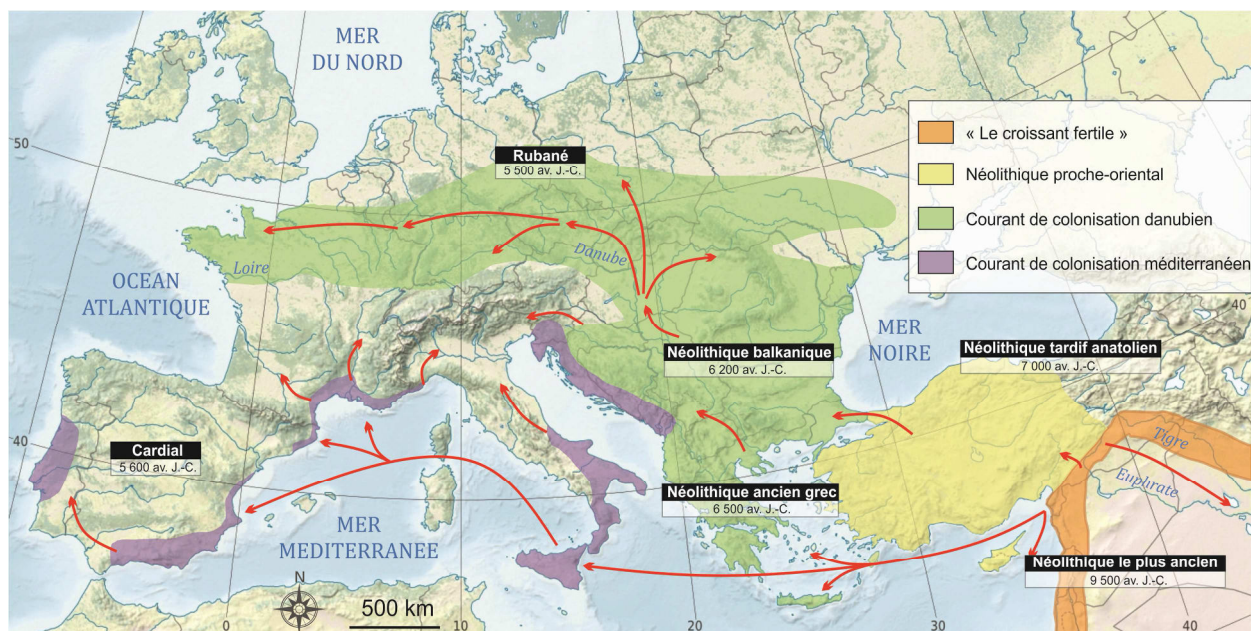


Figure I.27: Voies de néolithisation de l'Europe : (d'après François Giligny, in Demoule, 2007, modifié).

Ainsi les populations passent progressivement d'une économie de prédation à une économie de production, par le biais de la domestication de quelques espèces animales et végétales. Les populations du nord-ouest de l'Europe semblent s'être mises très progressivement au mode vie néolithique et avoir développé l'agriculture et l'élevage tout en effectuant une rotation entre plusieurs lieux de séjours selon leurs besoins, la sédentarisation totale n'étant arrivée que plus tardivement

(Giot *et al.*, 1998). Même si la pratique du pastoralisme à la fin du Mésolithique n'est pas à exclure (Giot *et al.*, 1998 ; Tresset, 2002), la présence d'un important assemblage faunique révélant un approvisionnement carné des populations fondé avant tout sur l'élevage des bovins et des ovins en atteste l'existence à la fin du 4^{ème} millénaire BC (~5 000 ans BP) sur l'île d'Hoëdic dans le Morbihan (Tresset, 2002) et au 3^{ème} millénaire BC (~4 500 ans BP) sur l'archipel de Molène (Dréano *et al.*, 2007). De plus, même si les premières traces de monumentalisme funéraire coïncident avec les toutes premières phases du Néolithique ancien (Hinguant et Boujot in Demoule, 2009 ; Cassen *et al.*, 2014), le mégalithisme se développera parallèlement (i.e. érection de menhirs, cairns, tertres, tumulus...) au Néolithique moyen. Depuis de nombreuses années, le débat se poursuit pour savoir si ces changements culturels sont le fait de l'acculturation de populations autochtones de chasseurs-cueilleurs ou d'un remplacement de la population par les sociétés néolithiques arrivées de l'Est. De récentes études génétiques sur les populations européennes et l'ADN fossile permettent d'envisager un modèle de remplacement des populations mésolithiques plutôt que de diffusion de la culture néolithique, en soulignant néanmoins une mosaïque de scénarii en fonction des régions et une transition démographique non uniforme à travers l'Europe, avec tout de même quelques traces d'adoption culturelle par des populations autochtones (Haak *et al.*, 2007 ; Sampietro *et al.*, 2007 ; Bramanti *et al.*, 2009 ; Cramon-Taubadel and Pinhasi, 2011 ; Skoglund *et al.*, 2012).

En ce qui concerne l'apparition de l'agriculture dans le Finistère, les données palynologiques et paléobotaniques sont rares, rendant le début de la néolithisation difficile à établir avec précision, contrairement à d'autres régions d'Europe (Kirleis *et al.*, 2011 ; McClatchie *et al.*, 2012). Les études menées en Bretagne se basent principalement sur les industries lithiques et les mœurs funéraires avec pour divisions chronologiques du second Mésolithique et Néolithique ancien : le Sauveterrien (10 500 – 8 500 BP; 8 550 - 6 550 BC), le Gildasien (8 500 – 7 600 BP; 6 550 - 5 650 BC), le Teviezien (7 600 – 7 000 BP; 5 650 - 5 050 BC), la culture rubanée (7 000 – 6 700; 5 050 - 4 750 BC), l'horizon Cerny (6 700 – 6 500 BP; 4 750 - 4 550 BC) (Marchand, 2000) (Figure I.28 Les voies d'apports de l'agriculture dans la région sont associées au rubané nord-occidental, avec l'installation des premiers agriculteurs-éleveurs sédentaires dans le centre et le nord-ouest de l'Europe entre 5 500 et 4 900 BC (7 450 - 6 850 BP) (Salavert, 2010a,b). L'archéobotanique par le biais des études carpologiques rend compte de l'extension de la culture rubanée par la diffusion de plantes cultivées à l'ouest du Rhin comme le pavot ou l'orge (Heim et Jadin, 1998 ; Salavert, 2010b). L'avènement du Néolithique ancien s'accompagne d'un développement des outils de broyages et d'abrasion des graines associés au rubané ou au VSG sur de nombreux sites du Bassin Parisien (Hamon, 2004). Concernant la région Bretagne plus précisément, Visset *et al.* (1996) signalent la présence de grains de pollen de céréales au Mésolithique (dès 5 800 BC; 7 750 BP) et une diminution de la forêt dans

la séquence pollinique de Locmariaquer dans le Morbihan. Même si cela est toujours discuté, d'autres études palynologiques confirment la présence de taxons cultivés dès le Mésolithique (*Barbier et al., 1997 ; Ouguerram et Visset, 2001 ; Visset et al., 2002 ; Joly et Visset, 2009*) et une certaine rudéralisation de la végétation à la fin du Mésolithique dans le Bassin Parisien (entre 8 et 7 000 ans BP; 6 050 - 5 050 BC) (*Leroyer, 1997*). Au Néolithique ancien, l'influence anthropique et les preuves de céréaliculture se font plus présentes mais ne sont toutefois pas enregistrées dans les spectres polliniques de façon synchrone sur le territoire et il semblerait que les zones littorales aient connues plus tôt l'influence de l'Homme (i.e. entre 5 000 et 4 700 BC (6 950 - 6 650 BP) en Brière en Loire-Atlantique (*Visset, 1979*) ; entre 5 000 et 4 000 BC (6 950 - 5 950 BP) sur les côtes nord du Léon (Finistère) (*Marguerie, 1991*). Plus proche de notre zone d'étude, la pratique de la céréaliculture est attestée au Néolithique récent, dès 3 500 BC (5 450 ans BP) grâce à la présence de caryopses de céréales sur un site archéologique de l'archipel de Molène (*Dréano et al., 2007*). L'absence d'outils liés à l'agriculture dans les sites archéologiques du Néolithique à proximité immédiate des sites évoqués précédemment ne permet cependant pas de confirmer cette apparition ancienne. En revanche, il apparaît clairement que l'impact de l'homme sur son environnement devient sensible dès la première moitié du 5ème millénaire BC, avec en particulier l'apparition des premiers outils à écraser le grain (*Giot et al., 1998 ; Marchand, 2014*).

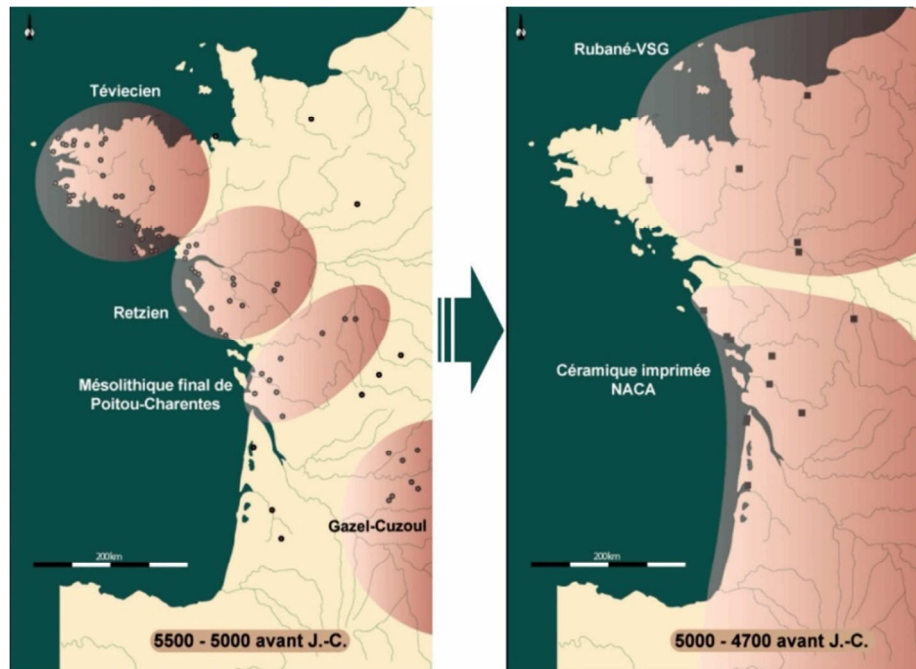


Figure I.28: Principales aires culturelles au Mésolithique (à gauche) et au Néolithique (à droite) dans l'ouest de la France (*Marchand, 2007*).

Les restes de faunes retrouvés sur les îles et les côtes du Finistère attestent d'une exploitation intense du milieu littoral à des fins alimentaires, avec en particulier la pratique de la pêche à pied d'une part, la consommation de coquillages et de crustacés dès la fin du Mésolithique (*Dupont, 2003*,

2006 ; Pailler et al., 2007 ; Pailler et al., 2011), et par le biais de pêcheries d'autre part, dont les premières semblent dater du III^{ème} millénaire BC (entre 5000 et 6000 ans Cal. BP) (Daire et Langouët, 2011). La pratique de la chasse côtière et la consommation de phoques gris et d'oiseaux marins par les communautés mésolithiques et néolithiques est également attestée sur de nombreux sites en Morbihan (Schulting et al., 2004 ; Tresset et al., 2006 ; Dupont et al., 2009). L'exploitation préhistorique du littoral était favorisée par la taille des estrans, bien plus importante qu'à l'actuel du fait de la remontée progressive du niveau marin et les potentialités de ressources maritimes étaient alors accrues (il est estimé que la superficie totale de l'archipel de Molène atteignait 63 km² contre 15 km² à l'heure actuelle) (Pailler et al., 2011). Dans le cadre d'une économie de subsistance, l'utilisation de ces ressources alimentaires était réalisée conjointement à la pratique de l'élevage et de l'agriculture (Pailler et al., 2011, 2014).

I.4.3.2. L'âge des métaux (2 200 – 52 BC (4 150 – 2 000 ans BP))

Au début du 3^{ème} millénaire avant notre ère, l'exploitation et le travail du cuivre apparaît en France. L'Armorique n'adopte pas cette innovation technique et les différents sites d'études ne montrent pas de réelle appropriation de ce métal par les populations.

En revanche, la Bretagne présente une métallurgie de l'Âge du Bronze développée (2 200 - 750 BC (4 150 – 2 700 ans BP)) avec la présence d'objets constitués de cet alliage de cuivre et d'étain, notamment une grande production de haches (Blanchet et al., sous presse). Des objets en tôle d'alliage cuivreux ont également été retrouvés sur l'archipel de Molène témoignant d'une métallurgie précoce du cuivre et de l'étain entre 2 300 et 1 800 ans BC (4 250 - 3 750 BP) (Gandois et al., in Pailler et Nicolas, sous presse). L'habitat comprenant des maisons abritant une cellule familiale s'organise progressivement en village. Les pratiques agricoles et artisanales évoluant, l'impact de l'homme sur son milieu, amorcé dès la fin du Néolithique, s'intensifie à l'Âge du Bronze (Marguerie et al., 1995 ; Gaudin, 2004). De même sur le littoral, la déforestation s'intensifie, l'agropastoralisme connaît un essor sans précédent parallèlement à la densification des zones habitées. Des pratiques agropastorales ont notamment été mises en évidence sur l'archipel de Molène, à l'ouest du Finistère, à la fin du Néolithique et à l'Âge du Bronze, avec notamment le déclin de la chênaie au profit des landes et fourrés perçu dans les données anthracologiques (Site de Beg ar Loued, Figure I.29) (Dréano et al., 2007 ; Pailler et al., 2010 ; Marcoux et al., in Pailler et Nicolas sous presse).

Les systèmes commerciaux sont bien développés à l'Âge du Bronze, les gisements d'étain ne se trouvant principalement qu'en Cornouaille anglaise et en Armorique stimulant les relations commerciales entre l'ouest et l'est de l'Europe. La Bretagne occupe alors une place singulière du fait

de l'abondance de la matière première nécessaire à la métallurgie dans son sous-sol. Ainsi, alors que la hache à douille en bronze apparaît dans toute l'Europe à la fin de l'Âge du Bronze, on assiste à une production très importante de haches à douilles de type armoricain dans toute la région, rassemblées en de très volumineux dépôts et très probablement initiée au premier âge du Fer (*Gomez de Soto et al., 2009 ; Gomez de Soto, 2015*). Leur alliage de cuivre et d'étain est enrichi par de grandes quantités de plomb qui les rend non-fonctionnelles. Certains archéologues imaginent une utilisation rituelle ou proto-monétaire. On assiste alors à l'émergence d'un pouvoir de type aristocratique et d'une hiérarchisation sociale de plus en plus marquée en lien avec la circulation des biens marchands sur de longues distances (*Mordant, 2008*). Cette période est à l'évidence marquée par un développement économique et culturel important (*Giot et al., 1995*).



Figure I.29: Site archéologique de Beg ar Loued (île de Molène) (© Marine Nationale et © L. Duigou, association Tumulus ; www.inrap.fr).

L'Âge du Fer daté de 750 à 52 BC (2 700 – 2 000 ans BP) en Europe de l'Ouest est apparu dès le 9^{ème} siècle BC (2 750 - 2 850 BP) en Europe centrale. L'Armorique, bien que restant semblait-il un peu à l'écart des grandes routes migratoires et culturelles des populations celtes venues d'Europe centrale pendant la seconde moitié du 1^{er} millénaire BC (1 950 - 2 450 BP), entretient des relations commerciales avec les territoires voisins qui la bordent. A la même époque en effet, l'émigration celte fait naître sur le territoire français une culture particulière au contact des agriculteurs sédentaires qui y résident et qui adoptent la culture, la langue, les dieux et les techniques agricoles révolutionnaires des nouveaux arrivants (*Kruta, 2000*). Certains auteurs parlent plus volontiers de diffusion de la culture et de la langue celte en constatant une grande stabilité des peuplements autochtones de l'occident gaulois, et particulièrement à l'ouest de l'Armorique (i.e. peuple des Osismes, voir plus loin) (*Galliou et al., 2014*). A ce moment-là, l'Armorique est constituée de plusieurs petits états indépendants, sortes de territoires tribaux.

De nombreuses communautés armoricaines s'organisent en effet en petites nations hiérarchisées autonomes gravitant autour d'un chef de village et se sédentarisent durablement (*Galliou et al., 2014*). C'est ainsi qu'apparaissent les premiers habitats fortifiés (pouvant aller de la grosse ferme au village). A l'extrémité ouest, dans l'actuel Finistère, est établi le peuple celte armoricain des Osismes (du grec « les ultimes », i.e. ceux qui habitent au bout du monde connu). Même si l'on ne sait rien d'un possible état ou de la présence d'une « capitale », le peuple des Osismes semble avoir eu pour *oppidum* fortifié principal à la fin de l'âge du fer (i.e. plus vaste enceinte jusqu'ici identifiée sur le territoire), le camp d'Artus à Huelgoat (*Galliou et al., 2014*).

I.4.3.3. De la période Gallo-romaine à l'actuel

En 52 BC (2 002 BP), la capitulation de Vercingétorix à Alésia marque la fin de la Protohistoire et les cités gauloises sont progressivement soumises par les armées romaines. Bâties sous la menace de l'invasion, les *oppidums* gaulois sont les seules traces de fortifications pré-romaines qu'il nous reste aujourd'hui (dont certains exemples ont été retrouvés sur le littoral à l'ouest de Brest) (*Wheeler et Richardson, 1957*). Après la conquête romaine, le chef-lieu nouvellement créé des Osismes est *Vorgium* (i.e. l'actuelle Carhaix) (*Galliou, 2014*). Entre 52 et 50 BC (2 000 BP), les peuples d'Armorique continuent à vivre de manière assez autonome dans un régime qui pourrait s'apparenter à un protectorat (*Giot et al., 1979*). Peu de témoignages nous restent aujourd'hui du fait de la faible intégration de l'Armorique à l'empire romain, favorisée par son éloignement. Il faudra attendre le 1^{er} siècle AD (1 950 - 1 850 BP) pour voir apparaître une organisation administrative et économique de la péninsule armoricaine. Si l'influence romaine a entraîné des changements dans la manière de vivre (i.e. urbanisme, techniques de construction, création de routes), une certaine continuité dans le domaine rural en termes de production et de pratiques agricoles ainsi que de densité de peuplement est à souligner (*Galliou, 2014*). L'époque gallo-romaine est économiquement fondée sur l'agriculture (i.e. blé, seigle, orge, millet, avoine, fruits, légumes, chanvre, lin), la très grande majorité de la population vivant et travaillant à la campagne (*Briard, 1991 ; Galliou, 1991*) ainsi que la pêche et les salaisons sur les côtes (*Sanquer et Galliou, 1972 ; Gomez De Soto, in Daire, 1994*). Plusieurs établissements ruraux sont recensés sous forme de *villae* et de nombreuses villes se développent. Même si les premières villes s'établissent à l'Âge du Fer, il y a à l'origine de la grande majorité des villes bretonnes actuelles de plus de 7 000 habitants, un établissement gallo-romain (des fortifications romaines sont d'ailleurs toujours présentes à Brest, qui fut un grand port gallo-romain) (*Giot et al., 1979 ; Cassard, 1994*).

De 350 au V^{ème} siècle AD (~1 600 - 1 500 BP) les îles britanniques traversent des crises qui entraîneront une émigration massive des populations celtes bretonnes (britanniques) vers l'Armorique, fuyant les Angles et les Saxons, ayant entraîné une pérennité de la culture celte en Bretagne, au contraire du reste du pays. De plus, les premiers raids des peuples maritimes sur les côtes armoricaines semblent avoir causés de très sérieux dommages à l'économie locale en désorganisant les réseaux commerciaux et en ruinant l'agriculture (à partir du 3^{ème} siècle AD d'après *Galliou, 1991*). Les populations tentent de survivre entre les révoltes et les invasions. L'insécurité, sur les côtes et les réseaux de circulation, est associée à l'abandon de *villae* côtières ou à l'arrêt des industries de salaison à Douarnenez et à Crozon vers 280 AD (1 670 BP) (*Cassard, 1996 ; Cornette, 2008*). *Galliou (1991)* estime qu'il est probable que l'effondrement du système agricole de l'Armorique romaine ait causé une désertification de plus de 75 % des *villae* au milieu du 5^{ème} siècle AD, se traduisant par un recul des surfaces cultivées et un retour des formations végétales secondaires, de la lande et de la forêt (*Galliou, 1991; Cassard, 1996*). Il y voit les effets conjugués d'une baisse de la démographie, d'un exode des populations rurales et d'une concentration foncière au profit des gros propriétaires terriens entraînant la paupérisation et la marginalisation de la petite paysannerie. Conséquemment, les relations avec Rome s'amenuisent. La péninsule établit alors une mutation culturelle et s'approprie une langue calquée sur les modèles celtiques de la Cornouailles et du Pays de Galles. Le VI^{ème} siècle AD est considéré comme l'apogée de l'immigration bretonne et l'Armorique devient alors la Bretagne (*Chadwick, 1965*).

Le Moyen âge (V^{ème} – XV^{ème} siècle AD) est jalonné de conflits qui affaiblissent globalement la croissance, sans détériorer durablement l'essor économique de la Bretagne, qui se traduit par la construction de fortifications, de châteaux, la création de l'éphémère royaume de Bretagne (*Cassard, 1990, 1994*) et la naissance du duché de Bretagne au X^{ème} siècle (Il sera rattaché au trône de France au XVI^{ème} siècle). L'époque est marquée par une augmentation de l'agriculture au cours de l'optimum climatique médiéval (*Fernane et al., 2015*), associée à l'augmentation des parcelles agricoles suite à des défrichements massifs, qui n'auront de cesse d'augmenter, conduisant à l'augmentation des zones habitées et à la création de nouveaux bourgs sur la côte. L'exploitation des ressources maritimes et particulièrement du sel sur la côte méridionale et en Loire-Atlantique constitue l'autre grande source de richesses locales (*Cassard, 1994*). Dans la société paysanne, la cellule de base de la vie agricole s'organise autour d'une unité d'exploitation et de résidence : les *ran*, précisément délimités et s'organisant sous la forme de hameaux (« trebo » en vieux celtique, puis « treb » et « tré » en breton). La culture des céréales (i.e. légumes, lin, chanvre), la culture herbagère pour l'engraissement du bétail et la mise en place de vergers s'organisent autour de la maison et du jardin domestique. On observe donc une dispersion de l'habitat avec cependant quelques centres de regroupements plus

importants qui conservent l'appellation latine de *vici* (Cassard, 1994). Le cadre de la vie sociale des ruraux est en revanche la « plebs » (ou « plou » en breton), correspondant à « la paroisse primitive ». Le « plou », le « tre » et le « ran » borne donc au Moyen-Âge l'horizon de la sociabilité et la majorité des habitants y font référence pour se situer dans l'espace (Cassard, 1994). Si l'étude sur le parcellaire ancien est rendue difficile, Cassard (1994) estime qu'au 9^{ème} siècle déjà, sans parler de réel linéaire bocager, la plupart des terres agricoles sont protégées par des fossés ou des haies vives (on en retrouve aussi les prémices dans les vastes champs bornés que sont les centuriations romaines). Les siècles suivants verront la systématisation et la densification du système bocager qui ne prendra fin qu'avec la grande rupture paysagère contemporaine et le remembrement des parcelles agricoles (Cassard, 1994) (voir 1.1.4).

Depuis la fin du Moyen âge et au cours de la période moderne, la pression humaine sur le littoral n'a cessé de croître, avec comme point d'orgue, la deuxième moitié du XX^{ème} siècle. Le XIX^{ème} siècle voit lui la modernisation de l'agriculture avec la mécanisation des engins agricoles, la diversification des cultures, l'utilisation d'engrais phosphatés et le développement des moyens de transport et des exportations (Monnier et Cassard, 2012).

1.4.3.4. Evolution des pratiques et du paysage agricole en Bretagne depuis le XIX^{ème} siècle.

Au XIX^{ème} siècle, le paysage rural est essentiellement composé de parcelles cultivées avec une végétation relativement basse et des arbres peu nombreux. A partir de la seconde moitié du siècle (1850 AD), et jusqu'en 1950, le réseau bocager se densifie considérablement et voit l'éclatement des terres agricoles en de multiples petites parcelles cultivées délimitées par des talus et des haies composées de buissons et d'arbustes. Le partage des terres entre héritiers, l'augmentation de la population et de la consommation de viande sont autant de facteurs qui expliquent cette modification des pratiques agraires et du paysage rural (Eveillard, 2010 ; Moëlo et Levasseur, 2010). Les haies bocagères permettent en effet également de délimiter les pâtures. Cette mosaïque de parcelles (Figure I.30) à fort impact paysager gagne beaucoup de surfaces sur les zones de landes.

La première modernisation agricole est attestée dès la fin du XIX^{ème} siècle. Elle voit l'assolement des cultures, autrement dit une diversification géographique des espèces cultivées et une amélioration des techniques de fertilisation des parcelles. La modernisation radicale et la rupture paysagère prend une véritable ampleur dans les années 1940 et particulièrement après la seconde

guerre mondiale. Parmi les processus intervenant dans ce changement, la mécanisation de l'agriculture a une place très importante. L'espace agricole et plus généralement rural est aménagé pour faciliter l'utilisation et le déplacement des machines modernes. Une politique de remembrement agricole est mise en place et entraîne le regroupement des parcelles cultivées, la destruction des haies bocagères et la modification du tracé des chemins, réduisant ainsi considérablement le maillage lors de ces campagnes de réaménagement foncier. La perte de bocage entre 1960 et 1980 est ainsi estimée à environ 60% du linéaire breton (Figure I.31). Dans les vallées, les parcelles trop difficiles d'accès sont abandonnées au profit de la friche (Baudry et Jouin, 2003). L'évolution des modes de vie et de consommation dans cette deuxième moitié de siècle ainsi que la prolifération de friches arborées conséquemment à l'abandon de certaines parcelles entraînent un reboisement des campagnes bretonnes (Le Du-Blayo, 2007).



Figure I.30: Exemple de paysage rural agricole dans les côtes d'Armor (1900 – 1903) Auteur inconnu © Archives départementales des Côtes d'Armor, fonds 18FI (coll. Bailly), cote 18FI_7, droits réservés et Auteur inconnu © Archives départementales des Côtes d'Armor, fonds 16FI (coll. Bailly), cote 16FI_5098, droits réservés ; evolution-paysage.bretagne-environnement.org

La mise en place de ce modèle productiviste durant la deuxième moitié du XX^{ème} siècle entraîne une intensification de l'agriculture et un agrandissement des parcelles cultivées, qui grignotent ainsi les zones humides et les landes. De plus, l'usage des fertilisants agricoles chimiques s'est considérablement développé après la seconde guerre mondiale. Dans les années 1960-70, le Finistère était en tête de la liste des départements utilisant le plus d'azote et d'acide phosphorique dans les zones cultivées (Flatrès, 1963). Un élevage de plus en plus intensif de porcs et de bovins est également contemporain de la hausse des épandages de fertilisants agricoles (Flatrès, 1963).

Depuis les années 1980, les effets de la mise en place des politiques agricoles récentes ont alerté les pouvoirs publics. En effet, conséquemment au remembrement, l'augmentation à grande échelle des terres cultivées a favorisé l'érosion, le ruissellement et donc le lessivage des sols induisant un

apport accru vers les cours d'eau des rejets agricoles. Parallèlement, l'utilisation de plus en plus importante de fertilisants et d'engrais chimiques ont régulièrement provoqué un dépassement des limites de qualité sanitaire des eaux bretonnes. De récentes études ont montré que l'agriculture et les pratiques d'élevage, à travers le lessivage des sols artificialisés, étaient les plus gros contributeurs à l'apport de phosphates et de nitrates dans les rivières de Bretagne (entre 60 et 80 %), dépassant souvent le standard national de 50mg/l (Lemerrier, 2003 ; *Eau et rivières de Bretagne*, 2005 ; *Conseil scientifique de l'environnement de Bretagne*, 2008). Depuis les années 1990 différents programmes de remédiation se succèdent pour endiguer les effets néfastes sur l'environnement des politiques agricoles passées. En effet, bien que le niveau de pollution reste élevé dans les rivières du Finistère, les concentrations en nitrates dans les eaux du sous-sol sont passées de 35% à 26% depuis 1996 (*Chambre d'agriculture de Bretagne*, 2015).



Figure I.31: Comparaison entre une photo aérienne de 1950 et de 2011 montrant l'évolution du paysage bocager en Finistère ; Source BD ORTHO® Historique, IGN 2011 ; www.pays-des-abers.fr.

Chapitre II.

Matériel et méthodes

Plan du chapitre

II.1. PRESENTATION DU MATERIEL D'ETUDE	59
II.1.1. Localisation géographique.....	59
II.1.2. Analyses sédimentologiques	60
II.1.2.1. Baie de Douarnenez.....	61
II.1.2.2. Baie de Roscanvel	61
II.1.2.3. Sud Plougastel, Banc de Rozegat	62
II.1.2.4. Aulne	62
II.2. MODELES D'AGE DES DIFFERENTES CAROTTES ETUDIEES	68
II.2.1. Méthodes de datation	68
II.2.2. Carotte VC-08 (Baie de Douarnenez)	69
II.2.3. Carottes A et KS24 (Baie de Roscanvel, Rade de Brest)	70
II.2.4. Carotte G (Sud Plougastel)	71
II.2.5. Carotte KS-02 (Sud Plougastel).....	71
II.2.6. Carotte KS-22 bis (Aulne).....	72
II.2.7. Carotte I09 (Baie de Daoulas).....	72
II.3. OUTILS MIS EN ŒUVRE AU COURS DE CETTE ETUDE	73
II.3.1. Outil principal : la palynologie et le palynofaciès	74
II.3.1.1. Le pollen	74
II.3.1.2. Les spores	78
II.3.1.3. Les dinokystes.....	78
II.3.1.3.1. Cycle de vie des dinoflagellés.....	78
II.3.1.3.2. Ecologie : généralités	80
II.3.1.3.3. Schéma de distribution des dinokystes dans les environnements côtiers.....	82
II.3.1.4. Autres microrestes non polliniques (ou NPP pour « <i>Non-Pollen Palynomorphs</i> »)	84
II.3.1.5. Protocoles palynologiques et analyses au microscope.....	85
II.3.1.5.1. Protocole pour les sédiments	85
II.3.1.5.2. Protocole pour les mousses	86
II.3.1.5.3. Observations et comptages	86
II.3.2. Autres outils mis en œuvre	87
II.3.2.1. Les foraminifères benthiques	87
II.3.2.1.1. Les assemblages de foraminifères benthiques	87
II.3.2.1.2. Les foraminifères déformés	89
II.3.2.2. Les analyses isotopiques.....	90
II.3.2.2.1. La signature $\delta^{18}O$	91
II.3.2.2.2. La signature $\delta^{13}C$	92
II.3.3. Autres outils mis en œuvre par les collaborateurs du projet.....	93
II.3.3.1. Les métaux traces	93
II.3.3.2. Les analyses génétiques	94

II.1. Présentation du matériel d'étude

II.1.1. Localisation géographique

Les sites étudiés au cours de cette thèse se situent à la pointe occidentale de la Bretagne, en Rade de Brest et en Baie de Douarnenez (Figure II.1 ; Tableau II.1). Six enregistrements sédimentaires longs ont été retenus pour discuter l'évolution paléoenvironnementale Holocène et une carotte (I_09) permet de discuter les derniers 150 ans en Baie de Daoulas.

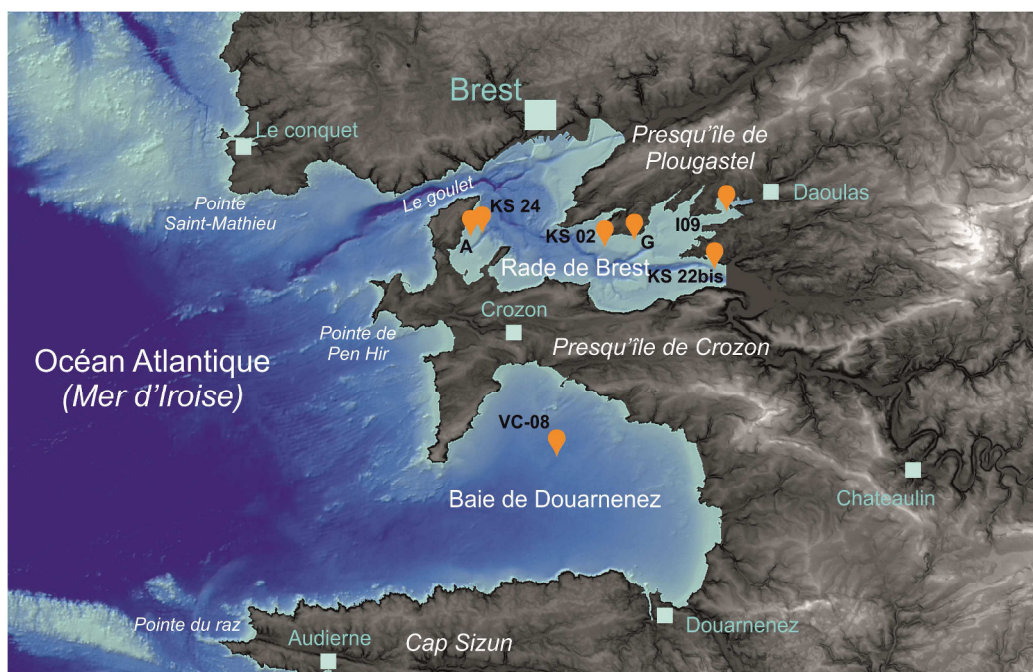


Figure II-1: Localisation des 7 carottes longues utilisées pour cette étude, en Rade de Brest et en Baie de Douarnenez (caractéristiques géographiques dans le Tableau II.1).

Carottes étudiées	Localisation	Latitude/ Longitude	Longueur (cm)	Profondeur (m)	Info.
A	Roscanvel	48°19'12.42''N / 4°31'46.26''W	418	8.2	0-100cm non disponible
KS 24	Roscanvel	48°19'19.8''N / 4°31'22.139''W	181.5	26	Composite avec carotte A
G	Rozegat	48°19'14.46''N / 4°23'4.919''W	358	7.4	0-160cm non disponible
KS02	Rozegat	48°18'46.01''N / 4°24'27.36''W	253.5	8	Composite avec carotte G
KS22 -KS22bis	Aulne	48°18'21.54''N / 4°17'54.119''W	110	9.4	
VC08	Baie Douarnenez	48°10'16.26''N / 4°26'22.379''W	486	28	
I09b	Estuaire de Daoulas	48°20'44.412''N / 4°17'42.179''W	58	4.4	

Tableau II-1: Caractéristiques géographiques et détails concernant les carottes longues étudiées pour discuter les données paléoenvironnementales holocènes.

De plus, 41 échantillons de surface (prélevés dans le cadre de la mission SERABEQ I, IFREMER) sont issus de tops (5 premiers centimètres) de carottes d'interface d'une cinquantaine de centimètres chacune, réparties sur l'ensemble de la Rade de Brest (Figure II.2). Ces sédiments, considérés modernes (i.e. une trentaine d'années d'enregistrement pollinique), ont servi de point de départ à une étude menée dans le cadre de cette thèse sur la distribution actuelle des palynomorphes dans la Rade de Brest.

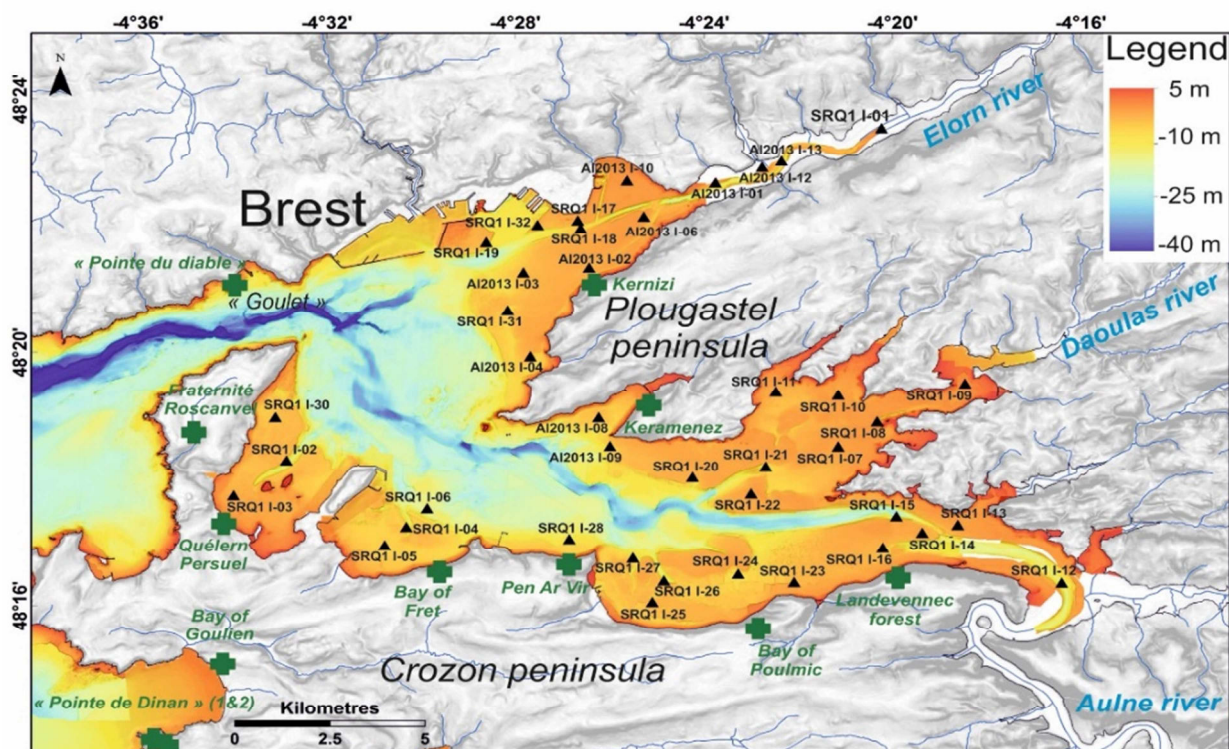


Figure II-2: Répartition des 41 carottes d'interface (triangles noirs) et des 12 mousses (croix vertes ; Figure 2.6 D) sur le pourtour de la Rade de Brest, utilisées pour l'étude de la distribution actuelle des palynomorphes, afin de tester la représentativité de l'enregistrement pollinique sub-fossile vis-à-vis de la végétation environnante actuelle (modifié, d'après Gregoire et al., 2016).

II.1.2. Analyses sédimentologiques

Différentes analyses sédimentologiques ont été réalisées au Laboratoire Géosciences Océan (LGO) de l'IUEM et au Laboratoire Géosciences Marines de l'IFREMER pour toutes les carottes étudiées au cours de cette thèse. La radiographie RX (« CT-Scan ») est une méthode non destructive, réalisée sur section complète ou demi-section de carotte, permettant de caractériser au mieux l'organisation des sédiments, de mettre en évidence les structures sédimentaires et de rendre compte des différentes structures d'origine biogène ou terrigène invisibles en surface (les radiographies RX

et les photographies des carottes sont présentées en annexes A et B). Des mesures physiques ont parfois été réalisées à l'aide du banc MSCL (« *Multi Sensor Core Logger* »). Cet outil détermine de manière automatisée la masse volumique du sédiment, la vitesse de propagation des ondes, ainsi que la susceptibilité magnétique qui permet de déterminer la quantité de minéraux ferro- et paramagnétiques contenus dans le sédiment. La plupart des carottes ont également été analysées par le scanner XRF de l'IFREMER (« *Avaatech XRF Core Scanner* »). Cet outil permet de restituer la composition chimique de la matrice sédimentaire de manière semi-quantitative (en nombre de coups/seconde) avec un pas de 1 cm. A chaque fois, deux passages ont été effectués avec un courant de 600 μA et 10 kV pour mesurer les éléments chimiques tels que Al, Si, Ca, Cl, S, Ti, Mn et Fe et un courant de 1000 μA et 30 kV pour les éléments Ni, Zn, Br, Rb, Sr, Zr et Pb. De plus, des mesures granulométriques ont été réalisées à l'aide d'un granulomètre à diffraction laser (MASTERSIZER 2000), permettant ainsi de mieux définir les faciès sédimentaires des carottes décrites.

II.1.2.1. Baie de Douarnenez

La carotte VC08 (Figures II.1 et II.4 ; Tableau II.1) a été prélevée au cœur de la Baie de Douarnenez par 28 m de fond en 2012, à l'aide d'un vibrocarottier, dans le cadre de la mission PROTEUS-DUNES (SHOM) à bord du « *Pourquoi pas ?* ». Elle mesure 4,86 m (5 tronçons) et se caractérise par plusieurs faciès sédimentaires très différents à granulométrie variable repérés par le log ainsi que les photographies et radiographies RX (Figure II.4). De la base à 430 cm, le sédiment correspond à un sable très grossier contenant de nombreux débris coquilliers. De 430 à 350 cm la granulométrie diminue légèrement et une alternance entre faciès silto-sableux et silteux se met en place, suivie d'un faciès quasi-exclusivement argileux finement laminé à rares passées silto-sableuses jusqu'à 30 cm. De 30 cm jusqu'au sommet, les argiles font place à du sable fin à débris de coquilles marines, mis en place sur une surface érosive, correspondant à la sédimentation actuelle contrôlée par la houle. Les analyses palynologiques ont été réalisées sur la section 420-60 cm afin d'éviter les sections dont la granulométrie était trop grossière, défavorables à la conservation des palynomorphes, et pour limiter les risques de remaniement sédimentaire.

II.1.2.2. Baie de Roscanvel

La carotte A a été prélevée en Baie de Roscanvel en 2003 par le N/O « *Côtes de la Manche* » à l'aide d'un vibrocarottier, dans le cadre du projet « *Défis Golfe de Gascogne* » (IFREMER) par 8,2 m de profondeur (Figures II.1 et II.5 ; Tableau II.1). Elle mesurait initialement 418 cm de long mais le premier mètre (demi-sections archive et travail) a été intégralement utilisé pour des analyses chimiques en 2003-2004 (LEMAR ; cf. Annexe E). La description sédimentologique qui avait été faite de la carotte en 2003 mettait en évidence une sédimentation fine argileuse tout le long de la carotte avec de nombreux débris coquilliers et des coquilles entières de bivalves et de gastéropodes.

Nous avons pu récupérer 318 cm (correspondant aux trois tronçons représentés sur la Figure II.5) sur lesquels des descriptions sédimentaires, datations, et analyses palynologiques ont été conduites.

La carotte KS24 (Figures II.1 et II.5 ; Tableau II.1) a été également prélevée en Baie de Roscanvel, par 26 m de fond en 2015 à bord du N/O « *Thalia* » à l'aide d'un carottier gravitaire, et mesure 181,5 cm de long (mission SERABEQ III, IFREMER). La description sédimentologique de cette carotte nous permet de mettre en évidence deux parties distinctes : une première partie issue de la sédimentation de matériel fin argileux, sur laquelle ont été réalisées les analyses palynologiques, et une partie caractérisée par du sable grossier et contenant quelques débris coquillers, reposant en discordance sur la partie basale au-dessus d'une surface érosive bien marquée (2 tronçons ; Figure II.5).

II.1.2.3. Sud Plougastel, Banc de Rozegat

La carotte G (Figures II.1 et II.6 ; Tableau II.1) a été prélevée par le N/O « *Côtes de la Manche* » au cours de la même mission que la carotte A en 2003 à l'aide d'un vibrocarottier. De la même manière, le premier mètre et demi (demi-sections archive et travail) a entièrement été utilisé pour des analyses chimiques en 2003-2004 (LEMAR ; cf. Annexe E). La description qui en avait été faite initialement en 2003 mettait en évidence une sédimentation fine argileuse avec quelques débris coquillers tout le long de la séquence avec de nombreuses passées denses à maerl fossile. Nous avons pu travailler sur les deux mètres de séquence basale (correspondant aux deux tronçons représentés sur la Figure II.6).

La carotte KS-02 (Figures II.1 et II.6 ; Tableau II.1) a été prélevée dans le cadre de la mission d'essai EssCALICO par le navire océanographique « *Côtes de la Manche* » à l'aide d'un carottier gravitaire, afin de prolonger la séquence sédimentaire précédente et de couvrir l'intervalle manquant du sommet de la carotte G. Le faciès sédimentaire est composé de matériel fin argileux à argilo-silteux avec, à l'instar de la séquence précédente, de nombreuses passées à maerl fossile et de nombreux débris coquillers (Figure II.6). Les derniers 15 cm (240 à 253 cm) de la carotte sont sableux avec de nombreux bivalves. Les analyses palynologiques ont été réalisées sur la partie argilo-silteuse de la carotte (entre 0 et 240 cm).

II.1.2.4. Aulne

Les carottes KS-22 et KS-22bis (Figures II.1 et II.7 ; Tableau II.1) ont été prélevées au débouché de l'Aulne dans la partie extrême-orientale de la Rade de Brest, par 9,4 m de fond, en 2015 (mission SERABEQ III, N/O « *Thalia* », carottier gravitaire). La séquence KS-22bis mesurait 110 cm et a été entièrement découpée à quai tous les centimètres pour les analyses palynologiques ainsi que pour les analyses paléogénétiques (collaboration avec R. Siano, DYNECO/Pelagos, IFREMER),

afin de pouvoir congeler les échantillons en vue de réaliser des analyses moléculaires (ADN ancien). Les photographies et radiographies RX ont été effectuées sur un répliquât, KS-22, i.e. une carotte prélevée au même endroit quelques minutes avant. Elle correspond à une sédimentation globalement fine (argileuse à argilo-silteuse), avec quelques débris de bivalves et de nombreuses passées à maerl fossile, extrêmement denses au sommet et plus diluées vers la base de la carotte (Figure II.7).

La carotte I-09 (Figures II.1 et II.7 ; Tableau II.1) a été prélevée en 2014 dans l'estuaire de la Mignonne à Daoulas (mission SERABEQ I, IFREMER). Cette séquence de 58 cm a été échantillonnée à quai pour les mêmes raisons que précédemment, et les photographies et radiographies RX ont été faites sur le répliquât mesurant 68 cm. La granularité de la séquence est fine (argileuse à argilo-silteuse) avec des débris coquilliers, des coquilles entières de bivalves et des gastéropodes (Figure II.7).

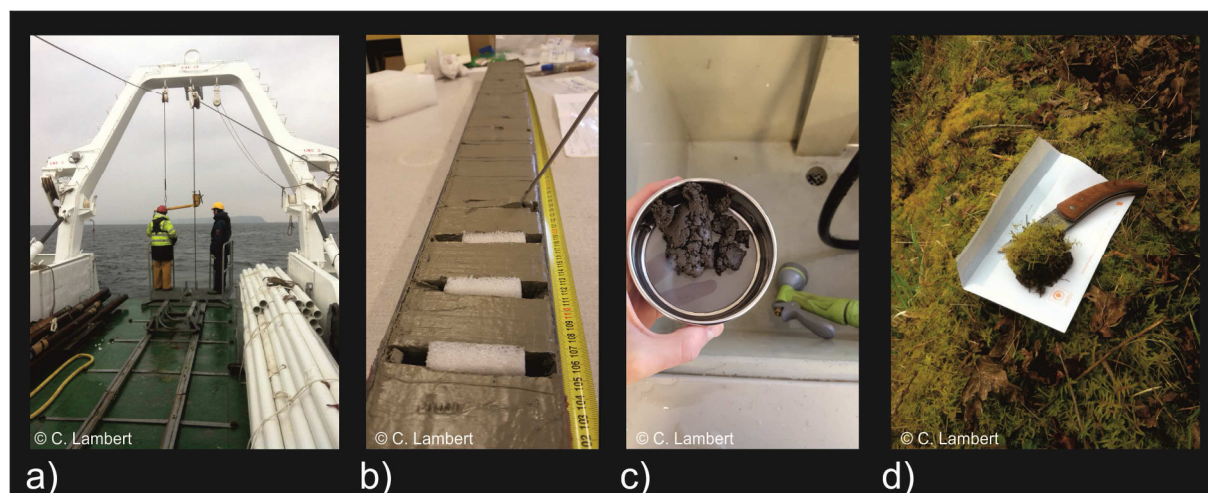
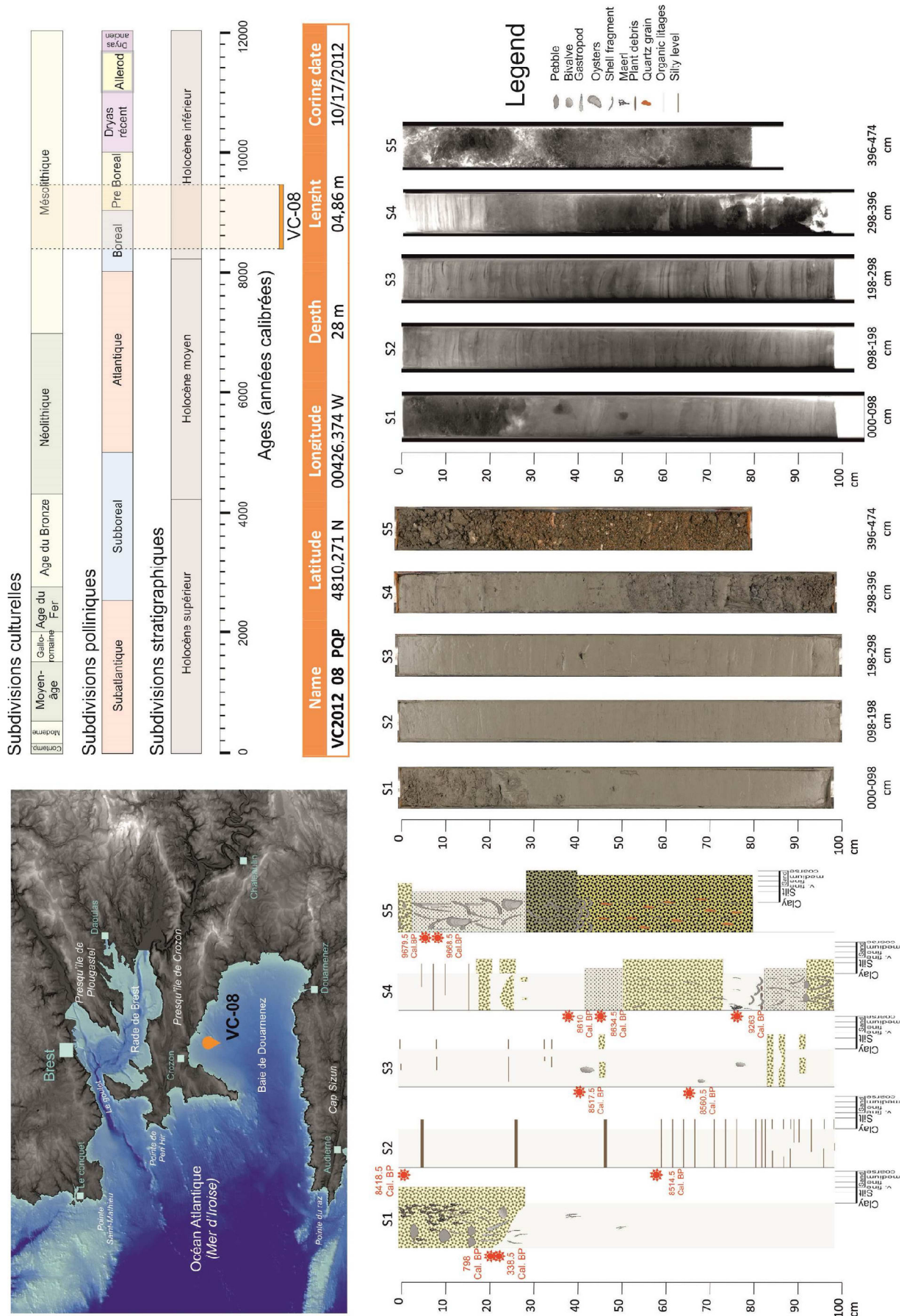


Figure II-3: Photographies présentant (a) le carottage à bord du navire « N/O Thalia » (missions SERABEQ I et III), (b) l'échantillonnage sur les tronçons de carottes longues, (c) le lavage et le tamisage du sédiment brut (tamis 150 µm), (d) le prélèvement de mousses.



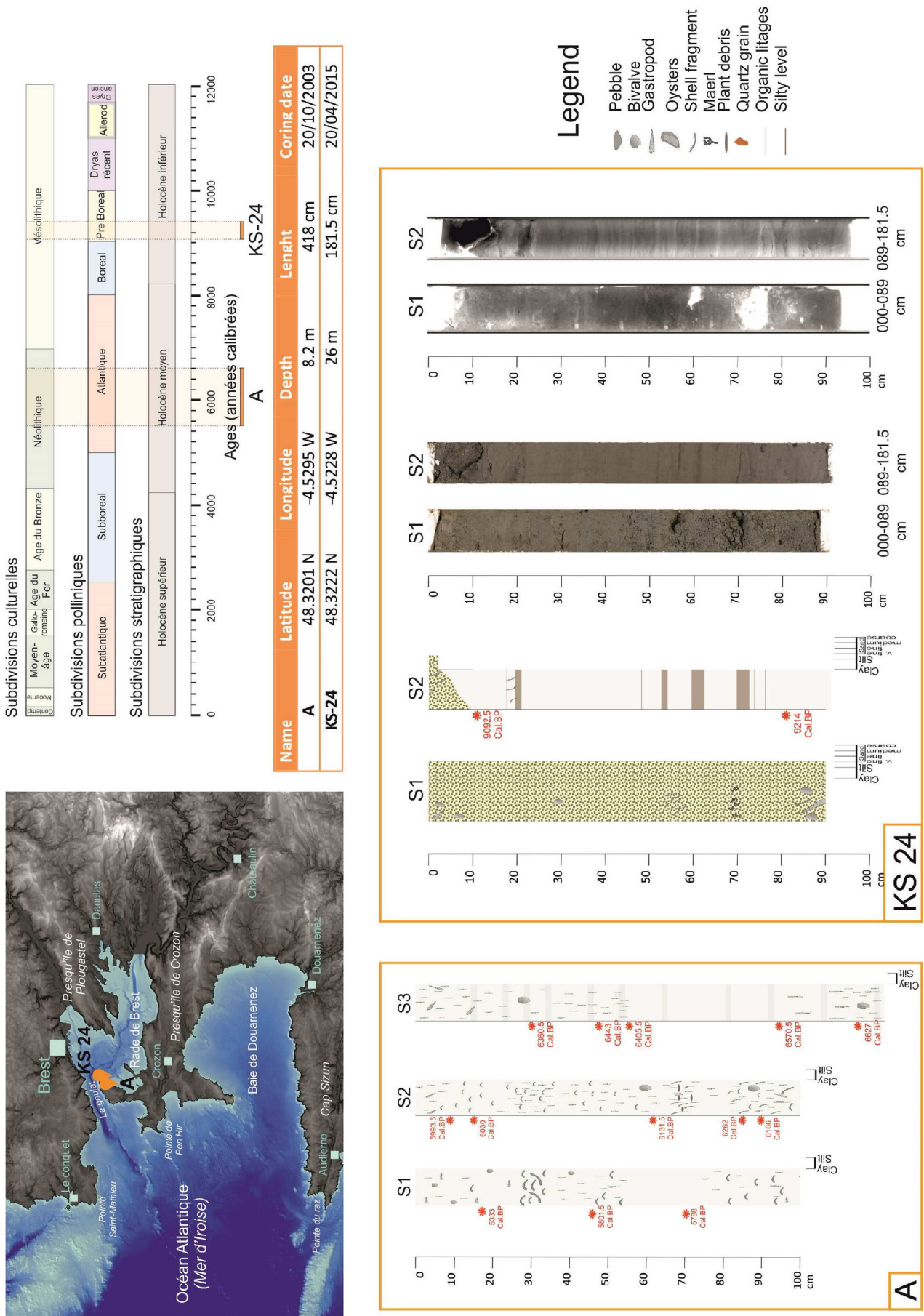


Figure II-5: Situation du lieu de prélèvement des carottes A et KS-24 en Rade de Brest, couverture temporelle et faciès sédimentaire.

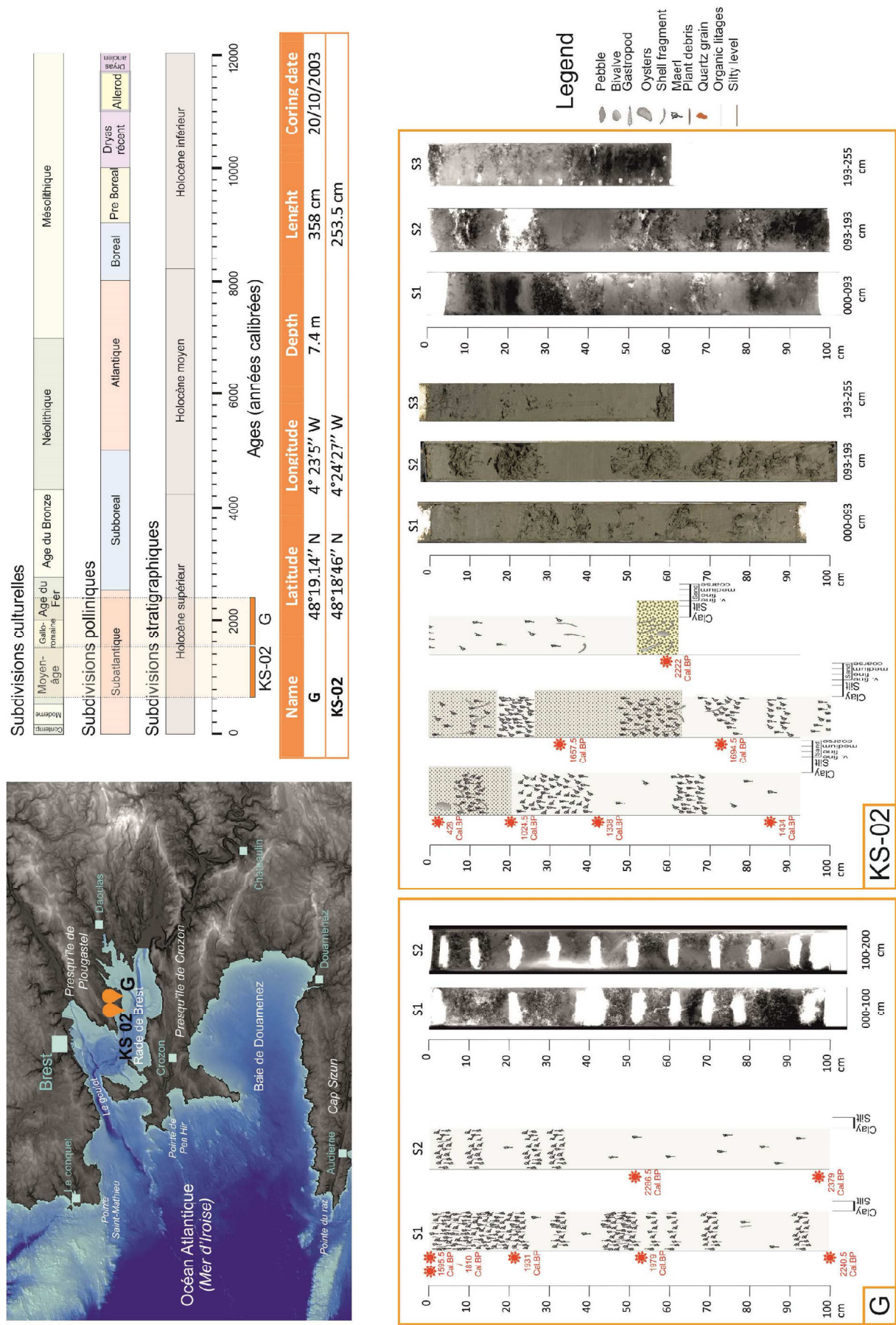


Figure II-6: Situation du lieu de prélèvement des carottes G et KS-02 en Rade de Brest, couverture temporelle et faciès sédimentaire.

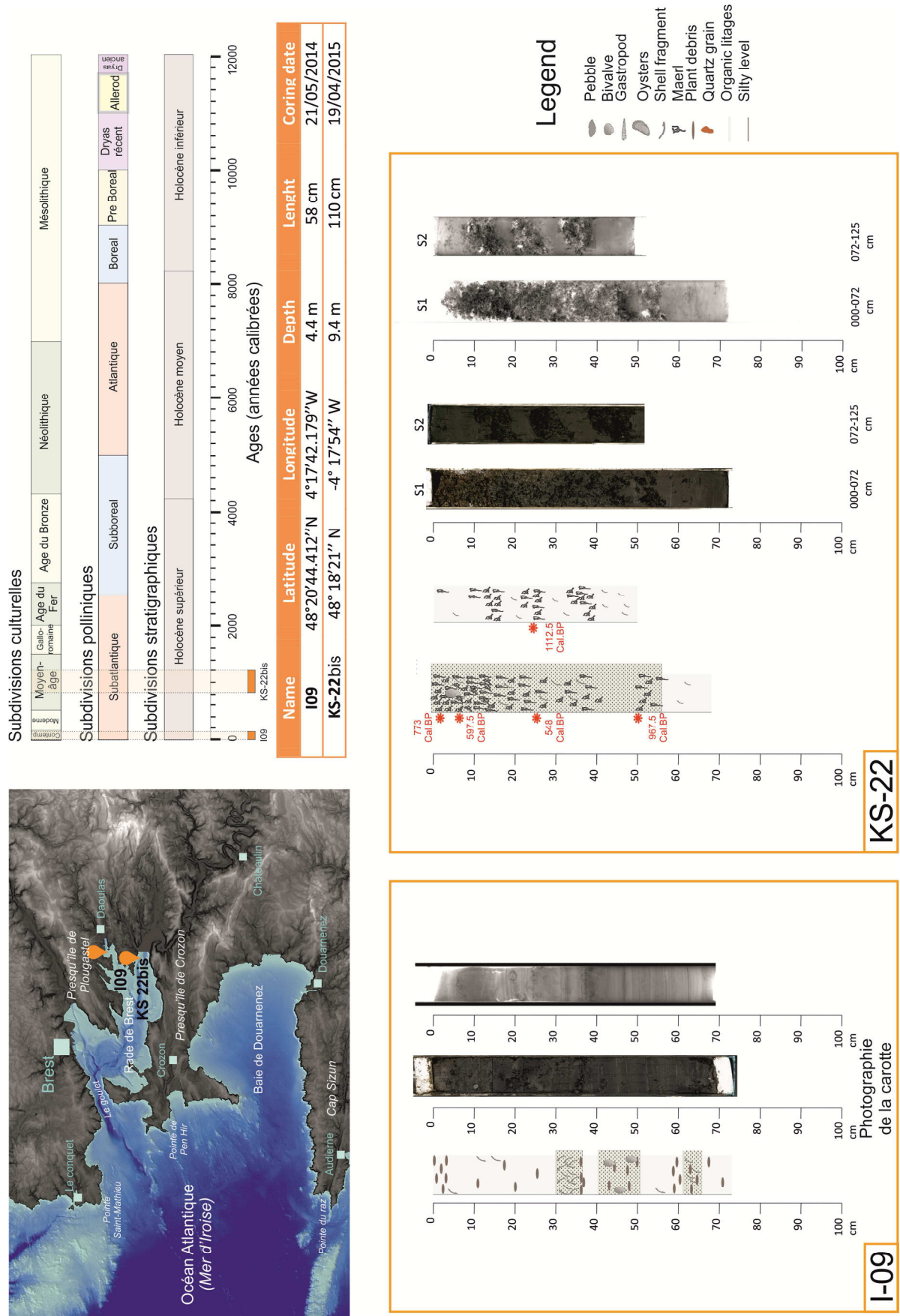


Figure II-7: Situation du lieu de prélèvement des carottes KS-22bis (/KS22) et I09 en Rade de Brest, couverture temporelle et faciès sédimentaire.

II.2. Modèles d'âge des différentes carottes étudiées

II.2.1. Méthodes de datation

La principale méthode de datation utilisée pour établir les modèles d'âge des séquences sédimentaires est la datation ^{14}C à partir des carbonates des coquilles de mollusques (bivalves et gastéropodes principalement) ou des tests de foraminifères. Ce principe de datation est basé sur le principe de décroissance radioactive exponentielle du ^{14}C dans le test des organismes après leur mort (le carbone contenu dans les organismes vivants étant en équilibre avec le CO_2 atmosphérique ambiant). La période radioactive (ou demi-vie) est le temps nécessaire pour que la moitié des noyaux de l'isotope radioactif initialement présent se désintègre ; dans le cas du ^{14}C , elle est de $5\,734 \pm 40$ ans. Or, la formation du ^{14}C est continuellement entretenue par l'interaction entre les bombardements cosmiques et l'azote contenu dans l'atmosphère terrestre et varie au cours du temps. Ainsi, des courbes de calibration ont été établies sous forme de régressions polynomiales afin de relier les âges bruts (radiocarbone) aux âges réels (calendaires).

Dans cette thèse, basée sur des séquences marines, nous avons utilisé Calib 7.1 et l'option de calibration « Marine 13 » (*Stuiver et Reimer, 1993; Reimer et al., 2013*) qui considère une correction de 400 ans pour l'âge réservoir océanique moyen de surface. Toutefois, l'âge réservoir peut varier spatialement et temporellement. La déviation régionale par rapport à la moyenne océanique (ΔR) est estimée à -40 ± 23 ans au large de la pointe bretonne, vers l'île de Sein (« *Marine Reservoir Correction Database* » ; <http://calib.qub.ac.uk/marine>; *Mangerud et al., 2006*). Nous avons appliqué cette correction supplémentaire à toutes les datations obtenues sur du matériel carbonaté marin dans le cadre de cette thèse. Ainsi, toutes les dates ont été calibrées et seront exprimées par la suite en âges calendaires (Cal.) BP (« *Before present* », avant 1950). Un test a été réalisé pour estimer l'âge réservoir en Rade de Brest (Tableau II.2). Ainsi, pour un même niveau dans la carotte A (190-191 cm), une coquille de bivalve a été datée en même temps que des débris végétaux ; la mort de ces derniers étant considérée comme contemporaine de leur enfouissement. Après calibration avec l'option Intcal13, un âge réservoir de 357 ans (= $6\,493,5 - 6\,136,5$ BP) est obtenu. La déviation régionale par rapport à la moyenne océanique de 400 ans est ainsi estimée à - 43 ans. On retrouve une valeur très proche de la correction de -40 ± 23 ans, validant ainsi cette valeur de ΔR pour les modèles d'âge établis au cours de cette thèse.

Pour la carotte courte I-09 (Figures II.1 et II.7), une autre méthode de datation a été utilisée, permettant de dater jusqu'à environ 2 siècles et basée sur la réalisation de profils $^{210}\text{Pb}_{\text{XS}}$ et ^{137}Cs le long de la carotte (*Schmidt et De Deckker, 2015*). En effet, le ^{210}Pb possède une demi-vie de 22,3 ans et le ^{137}Cs (isotope artificiel) de 30 ans. Les pics de concentration en ^{137}Cs observés dans les

sédiments correspondent aux bombardements nucléaires (Hiroshima, 1945), essais nucléaires des années 1960 et, plus récemment, à l'accident de la centrale nucléaire de Tchernobyl survenu en 1986.

Référence échantillon	Nature	Age ¹⁴ C BP	Erreur	Age Cal. BP INTCAL13
Carotte A 190-191	Bivalve	5 715	30	6 493,5
Carotte A 190-191	Débris végétaux	5 350	60	6 136,5

Tableau II-2: Résultats des tests effectués sur un même niveau de la carotte A sur du matériel organique et carbonaté pour quantifier l'âge réservoir en Rade de Brest.

II.2.2. Carotte VC-08 (Baie de Douarnenez)

Des échantillons de bivalves et de gastéropodes ont été envoyés et datés au laboratoire de Saclay (« SacA » ; France), à l'exception d'un échantillon envoyé à Poznań (« Poz » ; Pologne). Le modèle d'âge, réalisé à l'aide de 9 pointeurs ¹⁴C (Figure II.8), a été scindé en deux régressions linéaires. En effet, une rupture conséquente dans les taux de sédimentation autour de 8 500 ans BP (Figure II.8), liée à la transgression marine et à l'histoire du remplissage sédimentaire Holocène, nous oblige à considérer deux tendances bien marquées.

Code laboratoire	Profondeur (cm)	matériel	Age ¹⁴ C	Erreur	Age Cal. BP	Age Cal. AD/BC
Poz-85161	20	Gastéropode	1210	30	702-894	1152 AD
SacA47754	23.5	Bivalve	635	30	257-420	1611.5 AD
SacA47756	103	Bivalve	7905	45	8313-8524	6468.5 BC
SacA47755	158	Bivalve	8025	40	8401-8628	6564.5 BC
SacA43117	240	<i>Acanthocardia</i> sp.	8030	35	8410-8625	6567.5 BC
SacA43118	266.5	Bivalve	8060	35	8433-8688	6610.5 BC
SacA43119	337.5	Bivalve	8090	30	8483-8737	6660 BC
SacA49420	345	Bivalve	8105	35	8492-8774	6684.5 BC
SacA43120	375.5	<i>Bittium</i> sp.	8580	60	9091-9435	7313 BC
SacA43115	405	<i>Spisula</i> sp.	8960	35	9532-9827	7729.5 BC
SacA43121	408	<i>Ostrea</i> sp.	8950	35	9527-9810	7718.5 BC

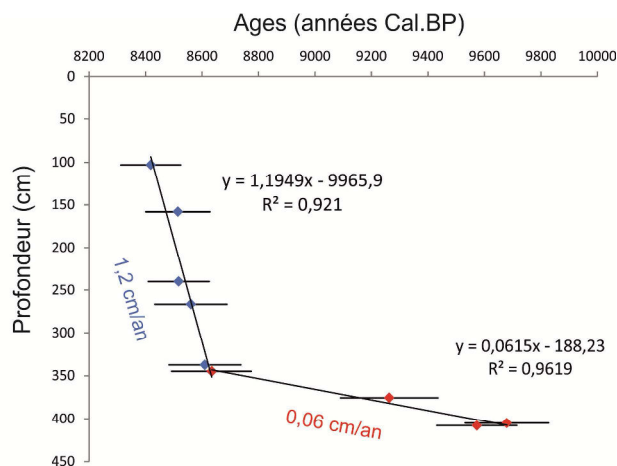


Figure II-8: Tableau des datations effectuées sur la carotte VC-08 (Baie de Douarnenez) et modèle d'âge réalisé en deux segments par régression linéaire.

Les dates obtenues sur les échantillons des deux premiers niveaux (20 et 23,5 cm) sont beaucoup plus récentes, mettant en évidence une rupture dans la sédimentation, vraisemblablement associée à une surface d'érosion marquée à la base de l'intervalle sableux (Figure II.4). Dans un souci de

cohérence, le modèle d'âge exclut ces deux dates récentes pour ne prendre en compte que les dates correspondant à la sédimentation fine intertidale dans laquelle ont été prélevés les échantillons pour les études palynologiques et couvrant une période comprise entre 9 573 et 8 307 ans Cal. BP, i.e. Mésolithique final.

II.2.3. Carottes A et KS24 (Baie de Roscanvel, Rade de Brest)

Le modèle d'âge, réalisé par régression linéaire à partir de 13 pointeurs ¹⁴C (Figure II.9a), nous permet d'estimer une couverture temporelle d'environ 1 365 ans (6 540 à 5 175 ans Cal. BP). De plus, deux dates obtenues sur le niveau 190-191 cm ont permis de calculer l'âge réservoir moyen en Rade de Brest pour l'Holocène moyen (Tableau II.2).

Pour la carotte KS24, les deux dates ¹⁴C nous permettent de renseigner un intervalle d'environ 200 ans (9 214 à 9 092,5 ans Cal. BP) (Figure II.9b).

Code laboratoire	Profondeur (cm)	matériel	Age ¹⁴ C	Erreur	Age Cal. BP	Age Cal.AD/BC
Poz-42799	18-19	<i>Venerupis seneqalensis</i>	4930	35	5221-5445 (5333)	3383 BC
SacA49424	46	<i>Turritella sp.</i>	5390	30	5704-5899 (5801.5)	3851.5 BC
SacA41585	70	Bivalve	5375	30	5686-5890 (5788)	3838 BC
SacA43114	109-110	<i>Venus sp</i>	5540	40	5873-6114 (5993.5)	4043.5 BC
Poz-42840	114.5-116.5	<i>Venerupis seneqalensis</i>	5580	35	5911-6149 (6030)	4080 BC
Poz-42841	161	<i>Dosinia lupinus</i>	5690	40	6005-6258 (6131.5)	4181.5 BC
Poz-42842	187	<i>Patia rhomboides</i>	5790	40	6159-6365 (6262)	4312 BC
SacA41583	190-191	Bivalve	5715	30	6059-6273 (6166)	4216 BC
SacA41584	190-191	Matière organique *	5350	60	5993-6280 (6136.5)	4186.5 BC
Poz-42843	229-231	<i>Venerupis seneqalensis</i>	5900	40	6264-6457 (6360.5)	4410.5 BC
SacA41581	248-249	Bivalve	5990	30	6335-6557 (6443)	4496 BC
SacA41579	258	Bivalve	5960	30	6303-6508 (6405.5)	4455.5 BC
SacA41580	297	Bivalve	6105	30	6464-6677 (6570.5)	4620.5 BC
Poz-42844	316	<i>Venerupis seneqalensis</i>	6155	35	6510-6744 (6627)	4677 BC

a)

Code laboratoire	Profondeur (cm)	matériel	Age ¹⁴ C	Erreur	Age Cal. BP	Age Cal.AD/BC
Poz-78151	102.5	Gastéropode	8410	50	8938-9247 (9092.5)	7142.5 BC
Poz-78152	173.5	Gastéropode	8530	50	9045-9383 (9214)	7264 BC

b)

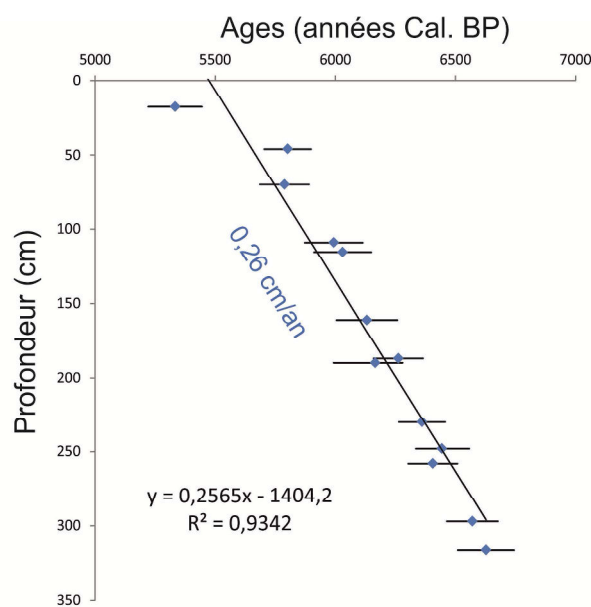


Figure II-9: Tableau des datations effectuées sur la carotte A (a) et la carotte KS24 (b) et modèle d'âge établi par régression linéaire entre tous les pointeurs ¹⁴C de la carotte A, sans aucune exclusion. *Le niveau à 190-191cm daté à partir de matière organique continentale n'est pas considéré dans le modèle d'âge. Il a été doublé à partir du niveau 190-191cm daté sur bivalves afin de calculer l'âge réservoir en Rade de Brest.

II.2.4. Carotte G (Sud Plougastel)

Le modèle d'âge a été réalisé par interpolation linéaire à partir de 6 pointeurs ¹⁴C et donne à la carotte une couverture temporelle d'environ 750 ans (de 2 242 à 1 486 ans BP) (figure II.10). Les taux de sédimentation (avec une moyenne de 0,1 à 0,5 cm/an) montrent quelques changements importants et notamment autour de 2 200 ans et 1 900 ans BP.

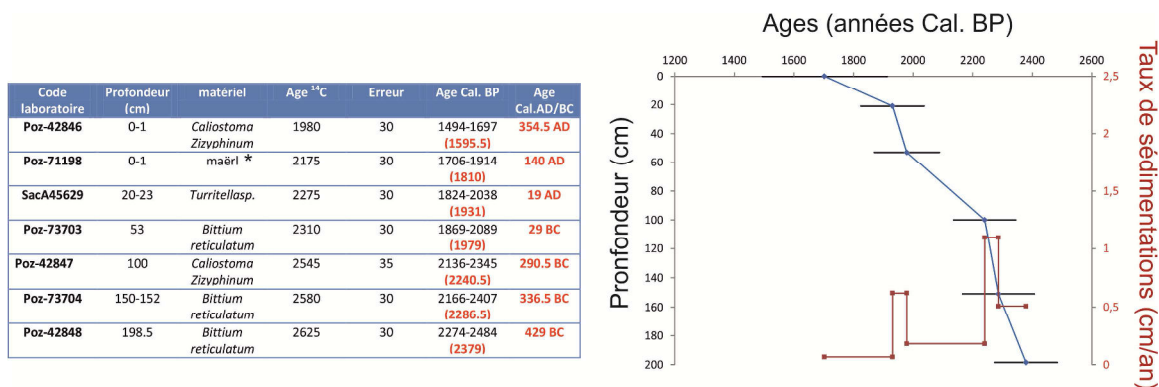


Figure II-10: Tableau des datations effectuées et modèle d'âge réalisé par interpolation linéaire pour la carotte G. *La date sur maërl résultait d'un test mais n'a pas été prise en compte dans le modèle d'âge afin de rester homogène sur le type de matériel daté (bivalves ou gastéropodes).

II.2.5. Carotte KS-02 (Sud Plougastel)

Le modèle d'âge, réalisé par interpolation linéaire à partir de 7 pointeurs ¹⁴C, confirme que la carotte KS02 renseigne bien la continuité de la carotte G et couvre une période allant de 2 144 à 285 ans BP, permettant ainsi de constituer une séquence longue composite sur la période historique, soit environ 2 000 ans d'enregistrement sédimentaire (figure II.11).

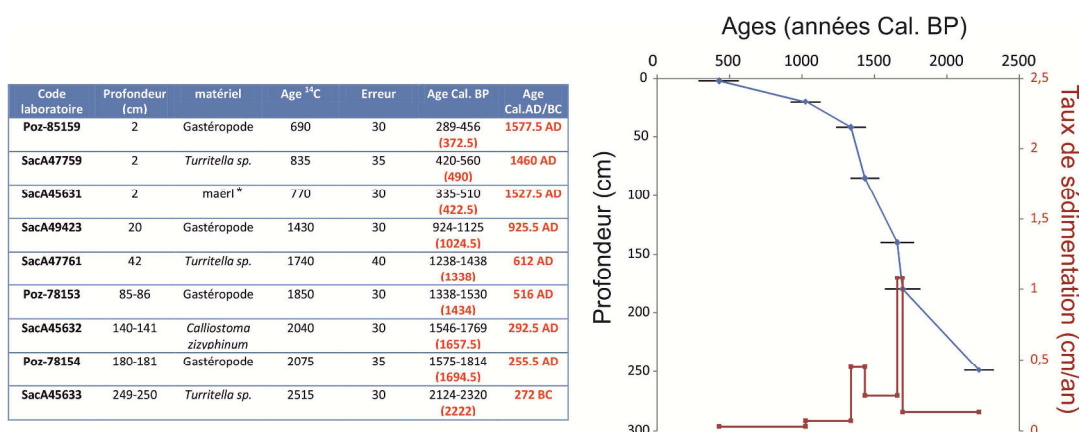


Figure II-11: Tableau des datations effectuées et modèle d'âge réalisé par interpolation linéaire pour la carotte KS-02. Les 2 dates sur gastéropodes et Turritella obtenues à 2cm ont été moyennées dans le modèle d'âge final. *La date sur maërl résultait d'un test mais n'a pas été prise en compte dans le modèle d'âge afin de rester homogène sur le type de matériel daté (bivalves ou gastéropodes).

II.2.6. Carotte KS-22 bis (Aulne)

Le modèle d'âge a été réalisé à partir de 5 pointeurs ¹⁴C et donne une couverture temporelle assez réduite, couvrant l'intervalle 1 029 - 699 ans BP (figure II.12). En raison du faible alignement des dates obtenues sur le court intervalle daté, aucun modèle d'âge n'a été finalement retenu pour cette carotte. Les données sédimentologiques et palynologiques de cette carotte seront ainsi systématiquement adressées en profondeur avec une double échelle d'âge permettant de positionner les pointeurs stratigraphiques obtenus.

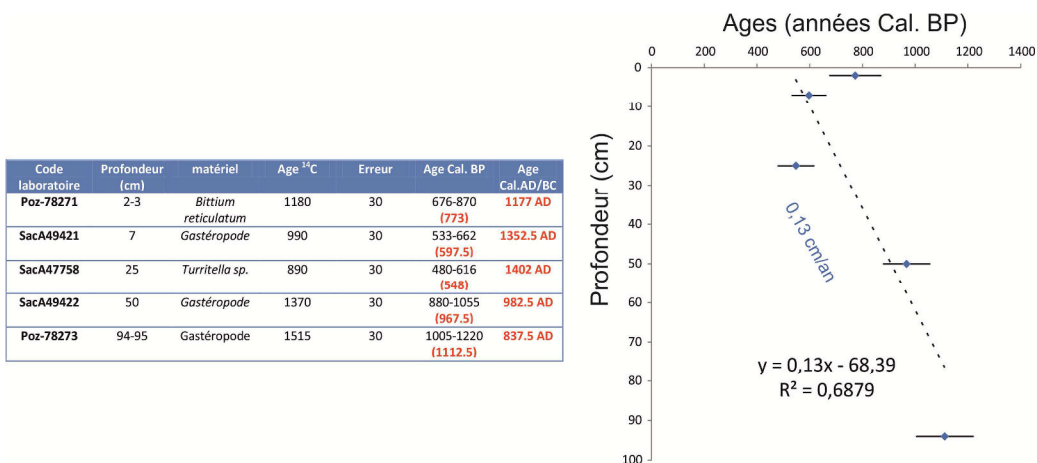


Figure II-12: Tableau des datations effectuées sur la carotte KS-22 bis et représentation profondeur-âge illustrant la tentative d'établir un modèle d'âge par régression linéaire. Finalement, aucun modèle d'âge ne sera retenu pour cette séquence sédimentaire.

II.2.7. Carotte I09 (Baie de Daoulas)

Le modèle d'âge de cette carotte courte (60 cm) a été réalisé par ²¹⁰Pb_{XS} et ¹³⁷Cs au laboratoire EPOC (S. Schmidt ; Université de Bordeaux), et donne une couverture temporelle depuis 1 858 jusqu'à 2 013 AD (Klouch et al., 2016b ; Annexe H) (Figure II.13).

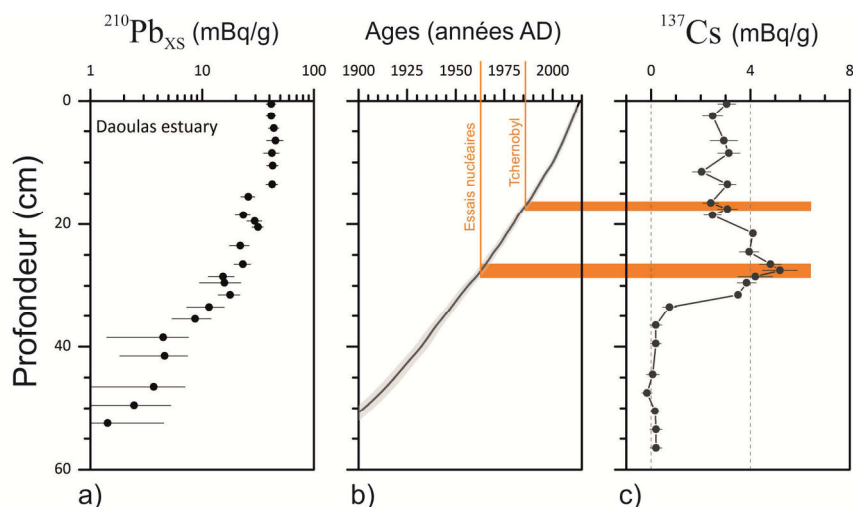


Figure II-13: Modèle d'âge effectué pour la carotte I-09 (Klouch et al. 2016a). Profil du ²¹⁰Pb_{XS} (a) ; modèle d'âge (b) ; profil du ¹³⁷Cs (c).

II.3. Outils mis en œuvre au cours de cette étude

Les 7 carottes retenues dans ce travail de thèse ont fait l'objet de multiples études sédimentologiques, palynologiques, micro-paléontologiques et/ou géochimiques. Le Tableau II.3 dresse un bilan des analyses menées et des proxys utilisés pour chacun des enregistrements sédimentaires.

Carottes/ échantillons	Mousses	Interfaces	I-09	KS02	G	A	KS24	F	KS22bis	VC-08	Maerl actuel
Prélèvements terrain /Missions carottages	1 jour Terrain	SRQ1 (IFREMER)	SRQ1 (IFREMER)	EssCALICO (IFREMER)	Défis Golfe Gascogne (LEMAR)	Défis Golfe Gascogne (LEMAR)	SRQ3 (IFREMER)	Défis Golfe Gascogne (LEMAR)	SRQ3 (IFREMER)	Proteus- Dunes (SHOM)	SRQ1
Ouverture carottes	---	IFREMER	IFREMER	OUI	LEMAR	LEMAR	OUI	LEMAR	OUI	OUI	---
Echantillonnages	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI
Traitements palynologiques	OUI (MNHN)	OUI (MNHN)	EPOC	EPOC	EPOC	EPOC	EPOC	EPOC	EPOC	EPOC	---
Photographies	---	---	IFREMER	OUI	---	---	OUI	OUI	OUI	OUI	---
Radiographies RX	---	---	IFREMER	OUI	OUI	---	OUI	OUI	OUI	OUI	---
MSCL	---	---	IFREMER	OUI	OUI	---	OUI	OUI	OUI	OUI	---
Descriptions sédimentaires	---	---	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	---
Granulométrie	---	---	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	---
Pollen	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	---
Dinokystes	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	---
Foraminifères benthiques	---	---	OUI	---	---	Stage M1	Stage M1	---	---	---	---
Isotopes stables	---	OUI	---	Stage M1	Stage M1	OUI	OUI	OUI	Stage M1	OUI	Stage M1
Métaux traces	---	---	---	Stage M1	Stage M1	---	---	---	Stage M1	---	---
XRF	---	---	IFREMER	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	---
Datations ¹⁴ C	---	---	---	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	---
Datations ²¹⁰ Pb	---	EPOC	EPOC	---	---	---	---	---	---	---	---

Tableau II-3: Inventaire des analyses et études réalisées pour chaque carotte : les parties rouges « OUI » ont été réalisées par moi-même, les autres mentions font référence aux collaborations. Deux stages de Master 1 Géosciences Océan (IUEM) ont été co-encadrés en 2016 par moi-même au cours de mes travaux de thèse : Jaouen Nathan, co-encadré avec S. Lalonde (LGO) ; et Le Normand Gwen, co-encadré avec P. Stephan (GEOMER). Cf. Références biblio

II.3.1. Outil principal : la palynologie et le palynofaciès

La palynologie est une discipline qui s'intéresse aux grains de pollen ainsi qu'à tous les micro-restes organiques (i.e. palynofaciès) préservés dans les dépôts sédimentaires ou tourbeux, et identifiés sur lames après traitements palynologiques. En raison des techniques d'extraction palynologiques des sédiments utilisant de l'acide fluorhydrique (HF) et chlorhydrique (HCl), les lames palynologiques sont dépourvues de fossiles siliceux et/ou calcaires.

II.3.1.1. Le pollen

Les grains de pollen (gamétophytes mâles) sont produits par les étamines (organes mâles) des Gymnospermes ou des Angiospermes lors de la reproduction sexuée et protègent les gamètes mâles (Figure II.14). Ils sont ensuite disséminés par le vent, dans le cas des végétaux dits anémophiles, par l'eau dans le cas des végétaux dits hydrophiles, ou par les insectes dans le cas des végétaux dits entomophiles.

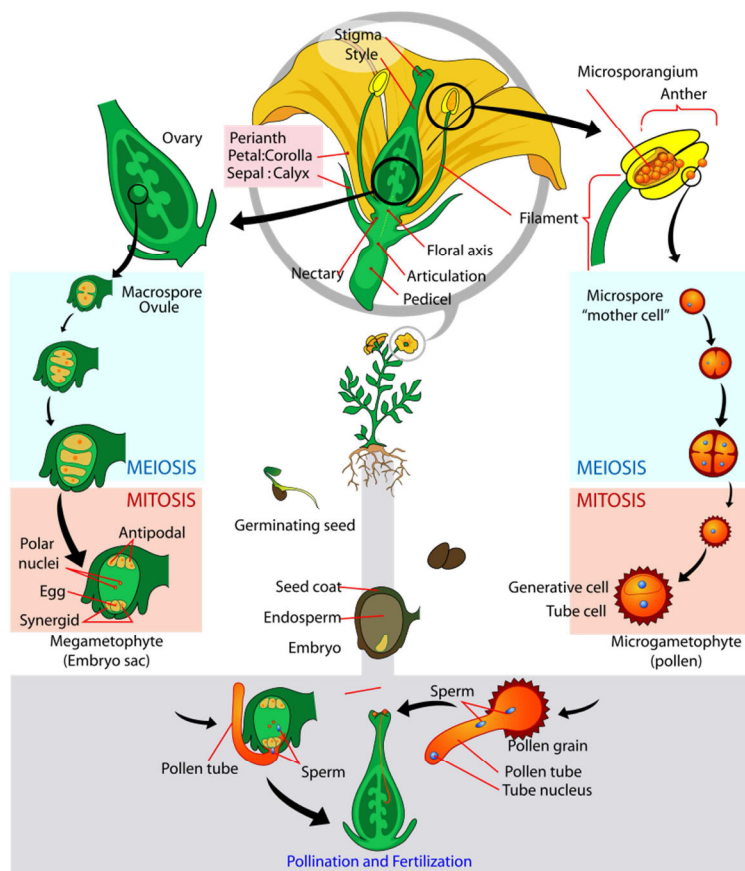


Figure II-14: Représentation schématique du cycle de reproduction d'une plante et de la pollinisation (<https://en.wikipedia.org/>, d'après Judd et al., 1999).

Les plantes anémogames sont les plus grosses productrices de pollen et leurs grains sont plus largement dispersés que les autres espèces de plantes, accentuant leur représentation dans les spectres polliniques fossiles. Par tous ces moyens de transport, le grain de pollen parvient au niveau de l'organe sexuel femelle (le pistil). Lors de la fécondation (germination), le pollen éjecte son tube pollinique par différentes ouvertures (apertures) qui ornent la paroi pollinique, permettant la libération des gamètes mâles qui fusionnent avec les gamètes femelles (Figure II.14).

Le grain est entouré d'une série de parois organiques (sporoderme) constituées de sporopollénine, substance chimique composée de longues chaînes hydrocarbonées, permettant au pollen de résister à l'oxydation et aux multiples corrosions liées à l'enfouissement sédimentaire (Reille et Pons, 1990; Marouf, 2000). Le sporoderme est ainsi composé de plusieurs couches allant de l'intine vers l'intérieur à l'exine vers l'extérieur (Figure II.15).

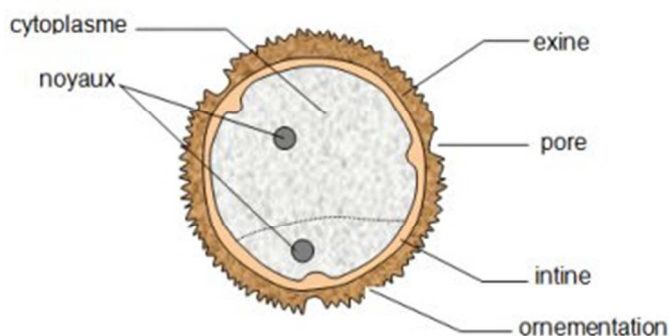


Figure II-15: Schéma de la structure d'un grain de pollen (source : acces.ens-lyon.fr).

L'exine, du fait de sa forte résistance aux agents chimiques ou biochimiques, se retrouve fossilisée dans les sédiments (Defer et Suc, 2003). Les différentes ornementsations de la paroi pollinique participent à permettre l'identification des grains de pollen fossilisés. Les différents taxons polliniques sont ainsi définis en fonction de cette particularité de l'exine et de la présence ou non d'apertures (pores et/ou sillons ; Figure II.16). Le plus souvent, l'identification se fait au niveau du genre pour les taxons arboréens et au niveau de la famille pour la plupart des taxons herbacés (Reille et Pons, 1990).

Les grains de pollen constituent l'un des outils les plus communément utilisés (et parmi les plus anciens) dans le cadre des études paléoenvironnementales et paléoclimatiques. L'analyse du contenu pollinique des sédiments donne en effet une image, plus ou moins fidèle, de la végétation environnante ayant émis les grains de pollen retrouvés sur le lieu de prélèvement.

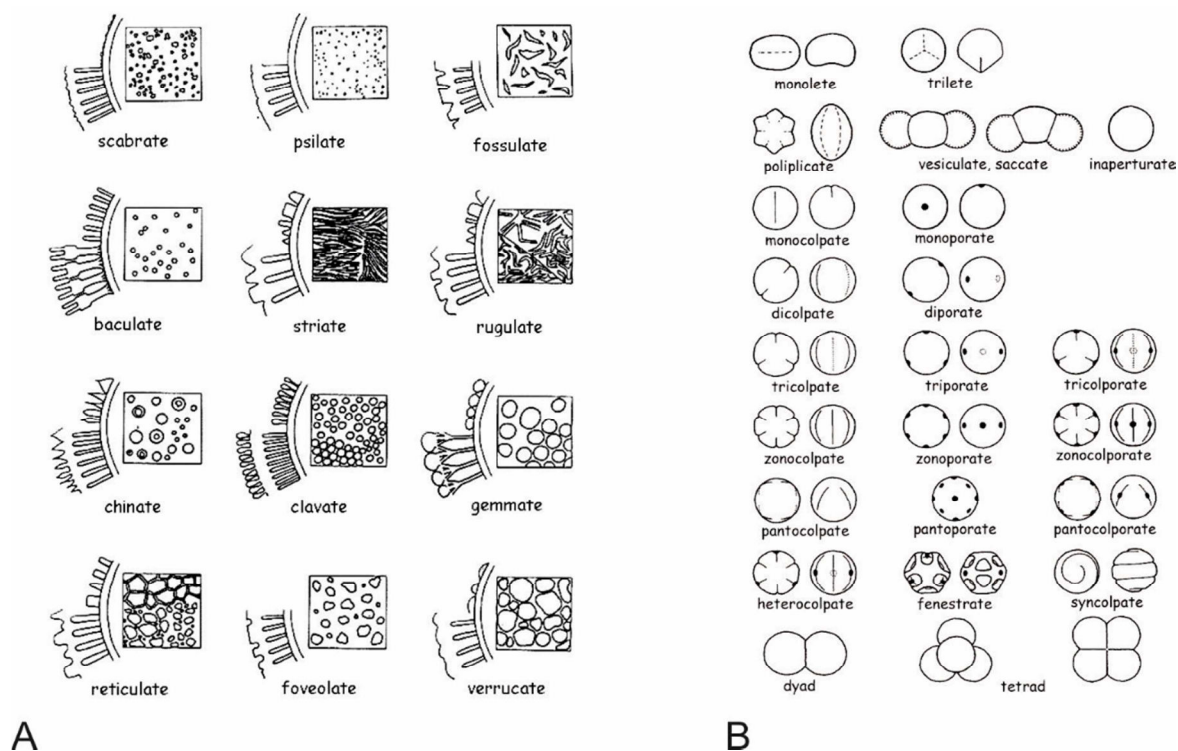


Figure II-16: Eléments de morphologie des grains de pollen. A : Exemples d'ornementation de l'exine (d'après Moore et al., 1991) ; B : Exemples d'apertures (pores et sillons) (d'après Lang, 1994).

L'analyse pollinique se fonde sur plusieurs hypothèses de travail et en particulier sur le fait que : i) le dépôt des grains de pollen dans les sédiments est représentatif de la pluie pollinique régionale, ii) l'extraction palynologique en laboratoire et le comptage au microscope n'altèrent pas les données de végétation enregistrées dans les sédiments analysés (Reille et Pons, 1990). Aussi, la conservation des grains de pollen dépend du milieu de dépôt, elle est optimale dans les sédiments fins (argiles, silts) des sites caractérisés par de forts taux de sédimentation, et médiocre dans les sédiments grossiers (sables) qui sont, très souvent, stériles en grains de pollen. Il existe également des différences de résistance à l'oxydation en fonction des taxons polliniques (Havinga, 1964; Lebreton, 2010). Afin de simplifier les diagrammes et les figures, de nombreux taxons parmi ceux reconnus et discutés dans le cadre de cette thèse (Annexe C) ont été regroupés en fonction de leurs affinités écologiques et/ou anthropiques (Behre, 1981) :

- **Taxons dits anthropiques (Indices Polliniques d'Anthropisation ou IPA) :**

- Plantes cultivées : *Cerealia*-type (i.e. *Secale sp.*, *Avena sp.*), *Cannabis sp./ Humulus sp.*, *Fagopyrum sp.*

- Plantes adventices (liées à l'agriculture): *Rumex sp.* (Polygonaceae), *Mercurialis sp.* (Euphorbiaceae), *Centaurea sp.* (Asteraceae), *Plantago lanceolata* (considéré généralement comme étant lié aux activités pastorales)
- Plantes rudérales (liées aux friches et aux chemins): *Plantago sp.*, Brassicaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Ranunculaceae, *Potentilla sp.*, *Trifolium*, Urticaceae, Fabaceae (i.e. *Trifolium repens*), Asteraceae (dont *Taraxacum*), Cichorioïdeae, Poaceae (Figure II.17c), Rubiaceae, Polygonaceae (*Polygonum aviculare*), Apiaceae, Urticaceae, Lamiaceae, Dipsacaceae
- Arbres plantés: *Juglans regia*, *Pinus* (Figure II.17d), *Castanea sativa*

- **Landes, prairies aérohalines et falaises littorales**: *Ulex sp.*, Ericaceae, Fabaceae (i.e. *Ulex sp.*, *Cytisus sp.*), Apiaceae, Primulaceae, *Helianthemum sp.*, *Cytisus scoparius*, *Trifolium strictum*
Halophytes et plantes de dunes: Chenopodiaceae, Brassicaceae, Asteraceae, Caryophyllaceae, Euphorbiaceae, *Ephedra sp.*

- **Plantes aquatiques**: *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Sagittaria*, *Nuphar*, *Typha*

- **Autres herbacées**: Rosaceae, Scophulariaceae, *Circaea*, Cyperaceae, *Epilobium*, *Geranium*, *Radiola*, Valerianaceae, Primulaceae, Ranunculaceae

- **Système forestier**: *Quercus sp.* (Figure II.17b), *Ulmus sp.*, *Corylus avellana*, *Carpinus betulus*, *Castanea sativa*, *Tilia sp.*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus sp.*, *Pinus sp.*, *Juglans regia*, *Betula sp.*, *Populus sp.*, *Cupressus macrocarpa*, Lamiaceae

- **Espèces buissonnantes**: *Hedera helix*, *Ilex aquifolium*, *Juniperus communis*, *Acacia*

- **Arbres de zones humides ou associés au domaine de la ripisylve**: *Alnus sp.* (Figure II.17a), *Salix sp.*, *Fraxinus sp.*, *Betula sp.*

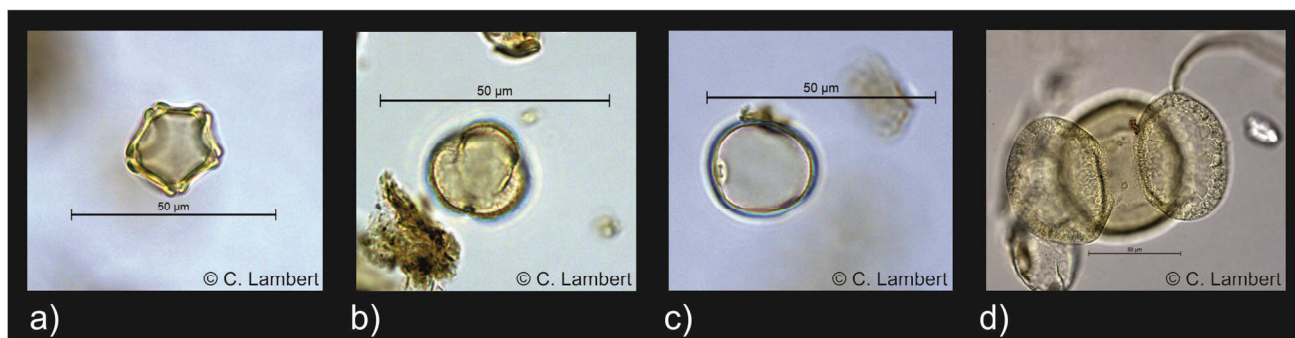


Figure II-17: Photos de grains de pollen après traitements palynologiques tels qu’observés au microscope (X630). a : *Alnus*, b : *Quercus*, c : *Poaceae*, d : *Pinus*.

II.3.1.2. Les spores

Les spores sont émises par les Bryophytes, Ptéridophytes ou les champignons. On distingue les macrospores (spores femelles) et les microspores (spores mâles), beaucoup plus facilement transportables et donc plus fréquentes dans les sédiments anciens. La membrane des spores (sporoderme) est de même nature chimique que celle des grains de pollen (sporopollénine) et leur confère une bonne résistance post-dépôt face aux agents chimiques et biogéochimiques (i.e. processus taphonomiques). Elle est constituée de deux couches distinctes : l’exospore (quelquefois ornementée) qui permet l’identification taxonomique et l’endospore. Le sporoderme est souvent incisé par une ouverture de différentes formes permettant la germination (linéaire dans le cas des spores monolètes et en Y pour les spores trilètes). En raison du faible nombre de caractères discriminants, l’identification des spores dans les sédiments fossiles reste souvent parcellaire et succincte.

II.3.1.3. Les dinokystes

II.3.1.3.1. Cycle de vie des dinoflagellés

Les dinoflagellés sont des algues unicellulaires eucaryotes vivant dans la partie supérieure de la colonne d’eau, dans la zone photique. Ils représentent une composante importante du phytoplancton marin et jouent, à ce titre, un rôle primordial dans le réseau trophique. La moitié d’entre eux sont autotrophes (ils effectuent la photosynthèse grâce à la présence d’un ou deux chloroplastes) et jouent un rôle important dans la productivité primaire océanique (Dale, 1996). L’autre moitié est hétérotrophe et se nourrit d’autres dinoflagellés, d’autres algues, de diatomées, et de multiples débris organiques présents dans la colonne d’eau (Evitt, 1985).

Leur nom provient du flagelle qui leur confère une mobilité verticale dans la colonne d'eau et du grec « *dineo* » qui signifie tourbillonner. La grande majorité des formes thécales de dinoflagellés a une membrane formée de plaques celluloseuses, voire calcaires pour certaines espèces. D'autres espèces enfin sont athécales. Au cours de leur cycle de vie (Figure II.18), environ 15% des dinoflagellés produisent des kystes (Dale, 1976; Dodge et Harland, 1991; Head, 1996) (on parle alors de dinokystes), lors de la phase sexuée (Dale, 1983 ; Taylor, 1987). Une centaine de taxons dinokystes sont connus aujourd'hui pour plus de 2 000 espèces de dinoflagellés recensées.

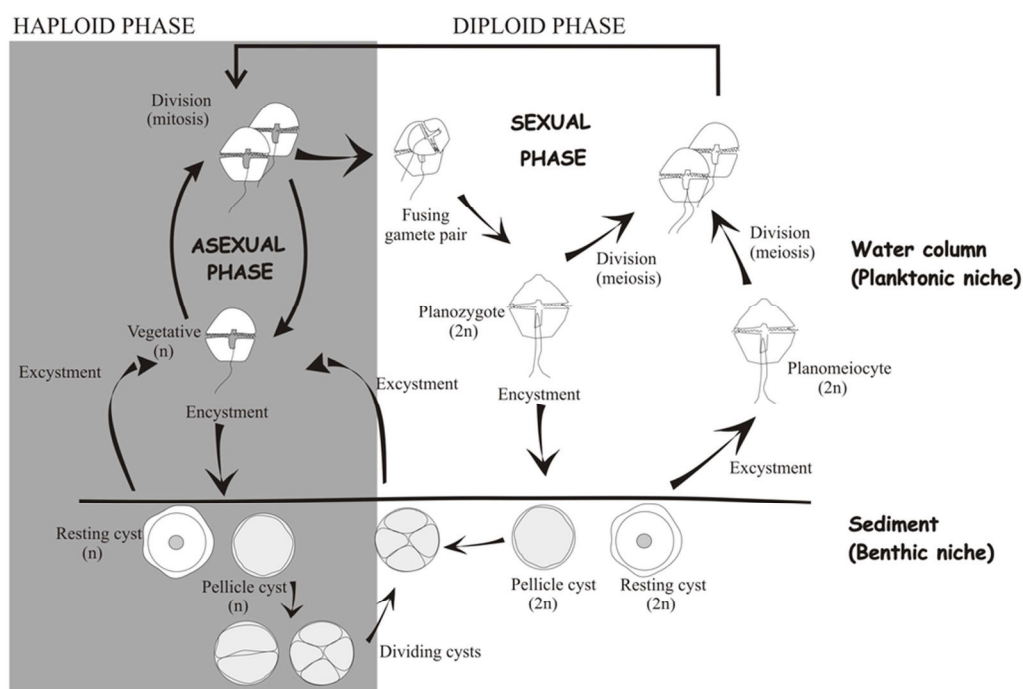


Figure II-18 : Représentation schématique du cycle de vie des dinoflagellés et de la production du kyste (Bravo et Figueroa, 2014).

Seuls les dinokystes sont retrouvés dans les sédiments. En effet, la membrane des dinokystes est composée d'un polymère organique macromoléculaire très proche de la sporopollénine des grains de pollen, appelée dinosporine, leur conférant une grande résistance et une excellente conservation (Evitt, 1985). L'enkystement est une période très importante du cycle de vie des dinoflagellés et permet de protéger les cellules diploïdes (issues de la fusion de deux gamètes provenant de deux dinoflagellés indépendants) pendant la phase de dormance qui peut durer plusieurs mois (Figure II.18). L'amélioration des conditions environnementales (changements de température et/ou de concentrations en nutriments) favorise alors l'exkystement à travers l'archéopyle qui permet au dinoflagellé de recouvrer sa forme mobile (Anderson, 1980 ; Steidinger, 1983). Il a été montré lors

de cultures *in vivo* qu'une forme enkystée pouvait donner naissance à une forme mobile après plusieurs années de dormance (Lewis *et al.*, 1999).

Beaucoup d'incertitudes persistent encore sur la classification des dinokystes tant les différentes cultures réalisées en laboratoire ne permettent pas d'établir avec certitude de lien direct entre les formes enkystées et les formes thécales (Rochon *et al.*, 2009). En effet, une forme végétative peut donner naissance à différents types de kystes et inversement. La taxonomie repose sur l'analyse de la morphologie du kyste (Figure II.19). Les critères d'identification (Figure II.19) des kystes sont : i) la forme générale du kyste, ii) sa taille, iii) l'archéopyle (forme et position), iv) les processus (position, forme et terminaison), i.e. expansions soutenant les plaques celluloses de la forme végétative, v) la tabulation (agencement, forme et nombre de plaques).

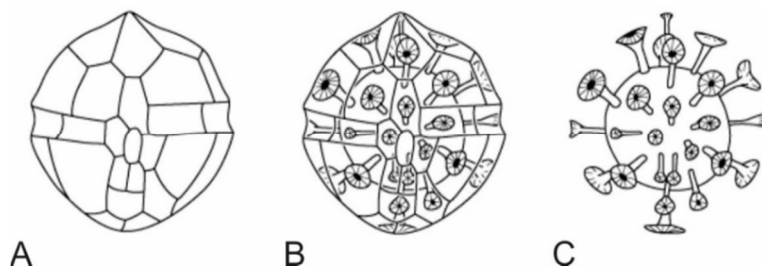


Figure II-19 : Structure externe (A) et interne (B) d'un dinoflagellé ; kyste fossile (C). D'après : Evitt, 1985.

II.3.1.3.2. Ecologie : généralités

Les dinoflagellés ont une très vaste répartition géographique et sont présents dans tous les milieux océaniques et sous toutes les latitudes, leur permettant de tracer précisément les paramètres physico-chimiques des eaux de surface. Leurs plus fortes concentrations sont observées dans les zones néritiques et côtières, du fait de l'abondance des nutriments dans les zones de décharges fluviales ou de remontées d'eaux profondes riches en sels nutritifs (cellules d'upwelling) (Dandonneau, 1973 ; Taylor, 1987). Dans les zones particulièrement impactées par les changements environnementaux liés aux activités humaines et à l'eutrophisation croissante, les dinoflagellés peuvent être responsables d'efflorescences algales de grande ampleur. Depuis la fin du XX^{ème} siècle, la multiplication de marées rouges ou vertes est à relier avec l'augmentation saisonnière croissante des efflorescences de certains dinoflagellés (Gentien, 1998) (Figure II.20). Les blooms de dinoflagellés toxiques sont ainsi responsables d'interdictions de consommation des mollusques filtreurs, avec des conséquences sociétales et économiques fortes pour le secteur de la conchyliculture.



*Figure II-20 : « Marée rouge » sur les côtes bretonnes (efflorescence de Noctiluca scintillans)
(source : Phenomer, IFREMER)*

Différents facteurs contrôlent la prolifération des espèces de dinoflagellés tels que la salinité des eaux de surface, la température, la pénétration de la lumière et la concentration en nutriments. De manière générale, la concentration en nutriments inorganiques (nitrates et phosphates) sont des facteurs limitants et dépendent principalement des apports fluviaux continentaux.

Les micro-paléontologues se sont attachés à décrire précisément les affinités écologiques spécifiques des kystes et leur distribution actuelle à partir des sédiments de surface. Les premières études de thanatocénoses actuelles (Wall *et al.*, 1977 ; Harland, 1983 ; Turon, 1984) ont mis en lien la distribution des dinokystes dans l'Atlantique Nord avec les paramètres hydrologiques de surface. De nombreuses études compilées dans des atlas ont ensuite mis en lumière des schémas spécifiques de distribution spatiale le long de gradients de température, de salinité et de couvert de glace (e.g. Dodge *et Harland*, 1991 ; Rochon *et de Vernal*, 1994 ; Mudie *et Rochon*, 2001 ; Marret *et Zonneveld*, 2003 ; Zonneveld *et al.*, 2013). Ces études, en enrichissant les bases de données modernes, constituent la première étape indispensable pour les approches quantitatives de reconstructions des paramètres hydrologiques de surface (i.e. fonctions de transfert dinokystes ; e.g. Guiot *et de Vernal*, 2007).

II.3.1.3.3. Schéma de distribution des dinokystes dans les environnements côtiers

Au niveau des côtes bretonnes

Les études portant sur la distribution des dinokystes actuels en milieux côtiers sont rares, en particulier pour le littoral de l'Atlantique Nord. Toutefois, des analyses dinokystes de séries holocènes ont été réalisées sur les côtes bretonnes (Morzadec-Kerfourn, 1976, 1977 ; Figure II.21), permettant de confirmer une influence fluviale/estuarienne majeure pour *L. machaerophorum* et marine pour *S. bentorii* (Figure II.21). Les données mettent également en évidence une sédimentation accrue des kystes en milieu estuarien (Morzadec-Kerfourn, 1976 ; Larrazabal et al., 2010).

Localité	Milieu	% Dinokystes	% <i>S. bentorii</i> et <i>S. pachydermus</i>	% <i>L. machaerophorum</i>
Brest (A)	Rade - marin	3,5 %	83 %	16 %
Mousterlin (B)	Schorre Lagune	6 à 18 %	28 à 65 %	34 à 62 %
Arzal (C)	Fluviale 10 km amont	5 à 90 %	3 à 66 %	10 à 96 %
Redon (D)	Fluviale 50 km amont	70 à 90 %	7 à 14 %	85 à 92 %



Figure II-21 : Occurrence spécifique de certains dinokystes dans les sédiments holocènes de différents sites côtiers de Bretagne (d'après Morzadec-Kerfourn, 1976). Les « % Dinokystes » sont exprimés par rapport au contenu palynologique total dénombré sur lame. Les pourcentages de *Spiniferites bentorii*, *Spiniferites pachydermus* et *L. machaerophorum* sont calculés par rapport à une somme totale de dinokystes comptés.

Morzadec-Kerfourn (1977), tout en soulignant que le genre *Spiniferites* constitue la majeure partie des assemblages des régions côtières de l'Atlantique nord-est et particulièrement de la Mer d'Iroise, définit trois zones :

i) Une zone océanique qui s'étend jusqu'à 100 m de profondeur, voire au-delà, majoritairement caractérisée par *Spiniferites ramosus*, *Spiniferites bulloideus* et *Impagidinium aculeatum*.

ii) Une zone côtière caractérisée par *Spiniferites ramosus* et *Spiniferites bentorii*, taxons pouvant également se retrouver dans certains estuaires.

iii) Une zone estuarienne caractérisée par une association quasi-monospécifique à *Lingulodinium machaerophorum*.

Larrazabal et al. (1990), en Baie de Vilaine (Sud Bretagne), confirme aussi l'importance de la distance à la côte (zonation proximale/distale ou fluvial/marin) pour la distribution spécifique des dinokystes.

Delta du Rhône et Golfe de Gabès

Concernant la distribution actuelle des dinokystes en milieu côtier, des études ont été menées dans le delta du Rhône et le Golfe de Gabès (*Morzadec-Kerfourn, 1979, 1984* ; Figure II.22). Ces travaux soulignent à nouveau la préférence écologique de : i) *L. machaerophorum* (Figure II.23a) pour la zone côtière interne, voire estuarienne, ii) *S. bentorii* (Figure II.23b) et *Operculodinium centrocarpum* pour la zone côtière externe, sous influence marine, et iii) *I. aculeatum* et *S. ramosus* pour le milieu marin franc, hauturier.

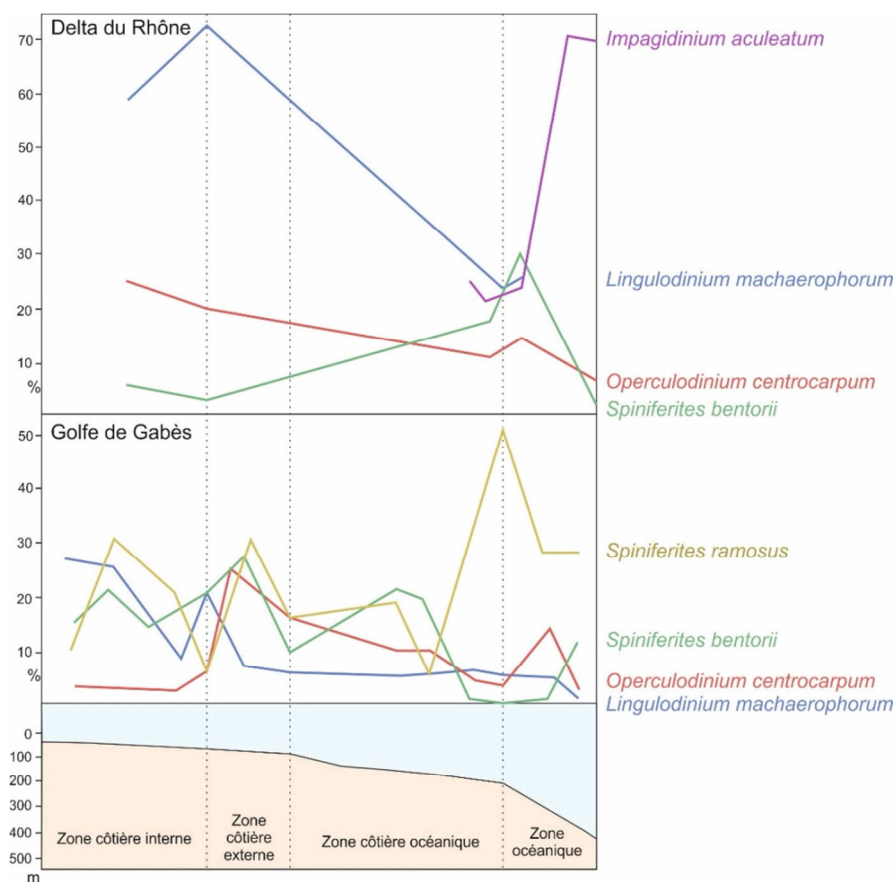


Figure II-22 : Distribution schématique des dinokystes dans les sédiments de surface au niveau du delta du Rhône et du Golfe de Gabès (d'après *Morzadec-Kerfourn, 1979, 1984*).

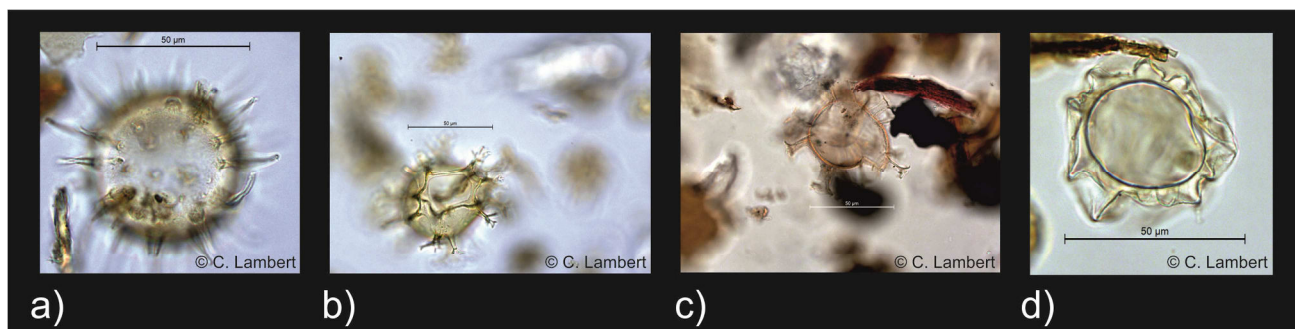


Figure II-23 : Photos des kystes de dinoflagellés fossilisés après traitements chimiques tels qu’observés au microscope (X 63 à immersion. a : *Lingulodinium machaerophorum*, b : *Spiniferites bentorii*, c : *Spiniferites delicatus*, d : *Ataxodinium choane*).

II.3.1.4. Autres microrestes non polliniques (ou NPP pour « *Non-Pollen Palynomorphs* »)

Dans les lames palynologiques, d’autres microfossiles d’origines diverses sont également conservés et observés. Les micro-restes qui retiennent l’attention des palynologues, et qui sont souvent pris en compte dans les interprétations, peuvent être multiples et concerner i) des micro-algues : marines (*Radiosperma corbiferum*), d’eau douce (*Pediastrum*, *Concentricystes* ; Figure II.24b), ou de milieux intermédiaires (*Hexasteria problematica*), ii) des œufs produits par différents petits organismes aquatiques (copépodes), iii) des amibes (*Euglypha* (Figure II.24d), *Arcella*) et thécamoebiens d’eau douce à saumâtre (*Halodinium* ; Figure II.24c), ou encore iv) des basales de foraminifères (Figure II.24a). Parmi les NPP, certains taxons sont encore difficilement identifiés. Cependant, certains d’entre eux, à l’écologie connue, peuvent être utilisés comme indicateurs paléoenvironnementaux.

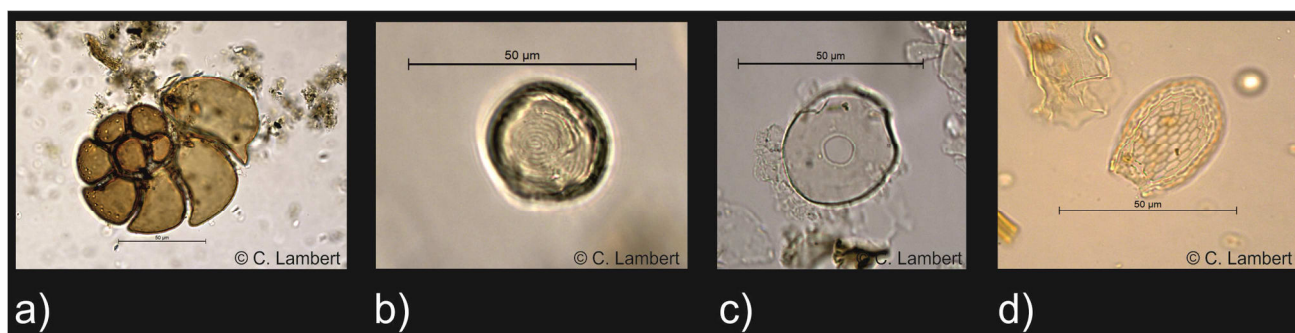


Figure II-24 : Photos de microrestes non polliniques fossilisés après traitements chimiques tels qu’observés au microscope (a : Basale de foraminifère, b : *Concentricystes sp.*, c : *Halodinium sp.*, d : *Euglypha sp.*).

II.3.1.5. Protocoles palynologiques et analyses au microscope

Entre 2 et 4 g de sédiments ont été prélevés sur les carottes avec un pas d'échantillonnage dépendant du modèle d'âge de chaque section, afin de permettre une résolution moyenne d'étude de 20 à 30 ans. Les sédiments ont été traités au laboratoire EPOC (Université de Bordeaux ; <http://www.epoc.u-bordeaux.fr/index.php>) et au Museum d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN), afin d'éliminer la fraction minérale et de concentrer les palynomorphes.

II.3.1.5.1. Protocole pour les sédiments

1. Tamisage à 150 μ m pour éliminer la fraction grossière. La fraction inférieure est récupérée puis laissée à décanter 48h. Enfin, le résidu est centrifugé afin d'éliminer l'eau interstitielle. La fraction supérieure à 150 μ m est séchée à l'étuve à 30°C et conservée pour l'étude et le piquage des foraminifères.
2. Ajout d'une ou deux pastilles de spores de *Lycopodium* à l'échantillon, dont le nombre de spores est connu, pour permettre les calculs de concentrations en palynomorphes (nombre de dinokystes/cm³).
3. Dissolution des carbonates à l'aide de plusieurs attaques à froid à l'acide chlorhydrique (HCl) à 10%, 25%, puis 50%, en agitant jusqu'à la disparition totale de l'effervescence. L'échantillon est ensuite centrifugé et le surnageant est éliminé.
4. Elimination du matériel siliceux à l'aide d'attaques à froid à l'acide fluorhydrique (HF) à 40% sous agitation mécanique pendant 4h, puis à 70% en laissant réagir 24 à 48h). Après chaque réaction, l'échantillon est centrifugé et le surnageant est éliminé.
5. Deux traitements HCl à 25% sous agitateur mécanique pendant une vingtaine de minutes permettent ensuite d'éliminer les fluorosilicates éventuellement formés lors des réactions précédentes. L'échantillon est ensuite centrifugé et le surnageant éliminé.
6. Deux rinçages à l'eau distillée permettent éliminer toute trace d'acide, avec centrifugation et élimination du surnageant.
7. Tamisage à 10 μ m à l'aide d'un système de filtration sous pompe à vide couplée à une sonde à ultra-sons. Une séparation par décantation des plus fines particules peut également être envisagée avec une liqueur dense.
8. Montage en lame mobile, entre lame et lamelle d'une goutte d'échantillon.

II.3.1.5.2. Protocole pour les mousses

Comme pour la réalisation des lames destinées aux collections de références polliniques (montages sur lames de grains collectés à partir de plantes fraîches), une acétolyse (selon *Erdtman, 1943*) est préconisée dans le traitement des mousses.

1. A l'aide de ciseaux, prélèvement jusqu'à la base de la mousse en évitant la terre. L'échantillon est ensuite imbibé d'eau, filtré à 200 µm au-dessus d'un bécher puis centrifugé dans des tubes.
2. Préparation du mélange suivant : 9 parties d'anhydride acétique (C₄H₆O₃) et 1 partie d'acide sulfurique (H₂SO₄).
3. Dans chaque tube contenant les échantillons, 10 ml du mélange précédent est versé.
4. Après agitation, les tubes sont placés une quinzaine de minutes dans un bain-marie à froid.
5. Après centrifugation, le surnageant est ôté.
6. Ajout de 15 ml d'acide acétique (CH₃COOH) dans chaque tube. Après mélange et centrifugation, le surnageant est enlevé. L'opération doit être répétée une deuxième fois.
7. Rinçage à l'eau, centrifugation, élimination du surnageant. Recommencer l'opération.
8. Les tubes sont ensuite retournés sur du papier absorbant.
9. Une fois sec, le résidu dilué avec du glycérol est monté entre lame et lamelle.

II.3.1.5.3. Observations et comptages

Pour chaque échantillon, un minimum de 300 grains de pollen et 150 dinokystes ont été comptés à l'aide d'un microscope optique (Leica DM 2500) afin d'obtenir un assemblage statistiquement fiable et représentatif de l'ensemble de l'échantillon (*Reille et Pons, 1990 ; Fatela et Taborda, 2002*) (Les tableaux de comptages sont en annexe D).

Les assemblages polliniques et les assemblages dinokystes sont décrits en pourcentages pour chacun des taxons identifiés, calculés en fonction de la somme totale des pollen et dinokystes identifiés et comptés séparément pour chacun des 2 groupes. Les concentrations en palynomorphes (pollen, dinokystes ou autres NPP) ont été calculées selon l'équation suivante :

$$C = \frac{N \times L}{l \times V}$$

C : Concentration en palynomorphes (palynomorphes/cm³), *N* : Nombre de palynomorphes comptés, *L* : Nombre de grains de *Lycopodium* ajoutés (marqueurs exotiques), *l* : Nombre de grains de *Lycopodium* comptés, et *V* : Volume de l'échantillon sec analysé (en cm³).

Les flux de palynomorphes ont parfois été calculés en divisant les concentrations par les taux de sédimentation pour s'affranchir du potentiel biais de dilution dans l'expression des concentrations.

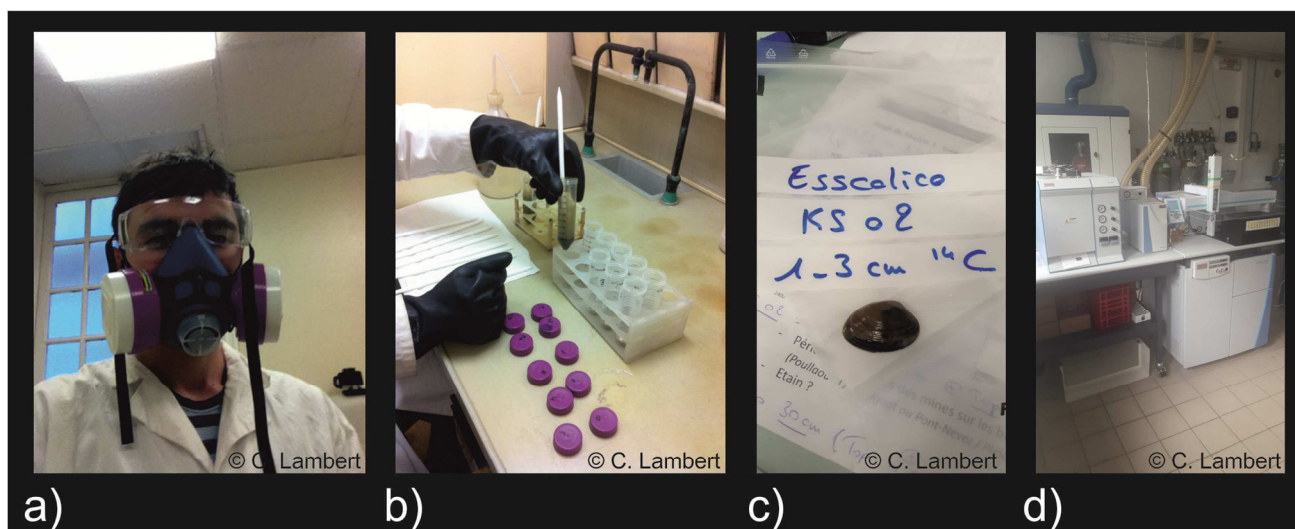


Figure II-25 : a : protections nécessaires pour pratiquer les traitements palynologiques, b : traitement des échantillons au MNHN, c : coquille de bivalve prélevée pour ^{14}C et d : spectromètre de masse sur lequel ont été réalisées les analyses isotopiques (PSO, IUEM).

II.3.2. Autres outils mis en œuvre

II.3.2.1. Les foraminifères benthiques

II.3.2.1.1. Les assemblages de foraminifères benthiques

Les foraminifères benthiques sont des organismes marins unicellulaires majoritairement hétérotrophes, apparus au Cambrien, faisant partie de l'embranchement des Protozoaires (*Gupta et Barun, 1999*). Les formes benthiques vivent à l'interface eau-sédiment (épifaune) ou à quelques centimètres de profondeur dans les sédiments (endofaune). Plus de 40 000 espèces ont été identifiées à ce jour (*Murray, 2006*) dont les habitats sont contrôlés verticalement par leur stratégie trophique (dépositivores, suspensivores, ...).

On appelle « test » des foraminifères, la « coquille » qui leur fait office de squelette externe. Ce test est constitué de plusieurs loges (ou *loculi*) successives dans lesquelles vit l'organisme, ce dernier se déplaçant de loge en loge par le biais des forams. De ces forams sortent des pseudopodes (i.e. extensions du protoplasme) utiles aux fonctions de préhension, d'alimentation et de déplacement. Les tests des foraminifères peuvent être de trois types en fonction de leurs différentes natures minérale et chimique (Figure II.26) : i) « hyalins », i.e. tests composés de calcite translucide, ii) « porcelanés », i.e. tests composés de micro-granules de calcite opaque, ou encore iii)

« agglutinés », i.e. tests composés de divers grains (biogènes ou clastiques) liés entre eux à l'aide d'une « colle » organique.

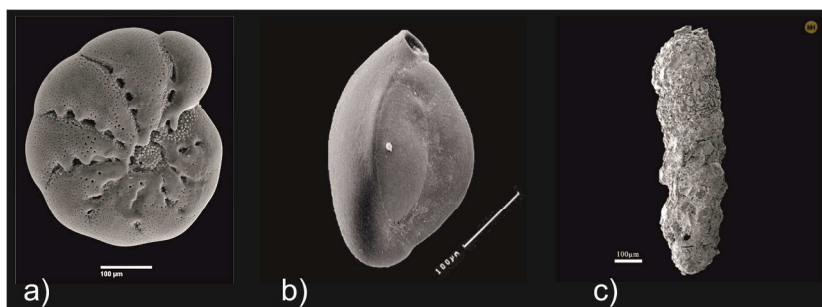


Figure II-26 : Tests de foraminifères de natures minéralogique et chimique différentes. a : test « hyalin » (*Elphidium excavatum*) ; b : test « porcelané » (*Triloculina tricarinata*) ; c : test « agglutiné » (*Martinottiella communis*). In: Hesemann, M. 2017, <http://www.foraminifera.eu>.

Le cycle de vie des foraminifères est caractérisé par une phase sexuée et une phase asexuée (Figure II.27 ; Murray, 2006). Le mode sexué consiste en une gamétogénèse avec formation d'un individu diploïde (agamonte) tandis que la reproduction asexuée donne naissance à un individu haploïde (gamonte). La durée de vie des foraminifères benthiques varie de plusieurs semaines à plusieurs années dans des conditions favorables.

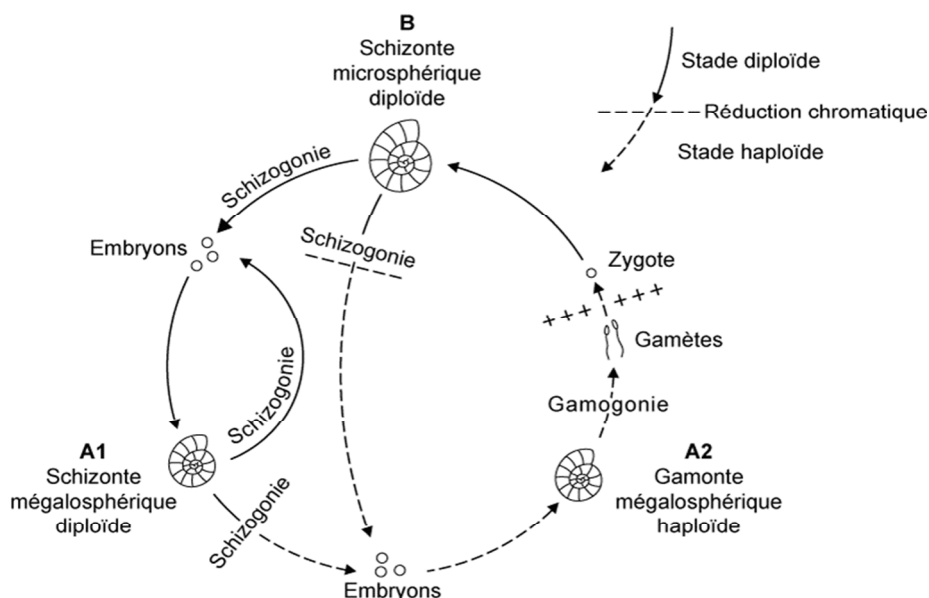


Figure II-27 : Cycle de vie et de reproduction des foraminifères benthiques (Mathieu et al., 2011).

La sensibilité particulière des foraminifères benthiques et leur adaptation face à différents facteurs environnementaux (e.g. température, salinité, oxygénation, pH, hydrodynamisme, apport de matière organique, eutrophisation), ainsi que leur large distribution géographique dans des milieux très différents, permet leur utilisation en tant qu'outil pour reconstituer l'évolution environnementale voire la paléobathymétrie d'une zone donnée (Gooday, 2003 ; Jorissen et al., 2007). Ce type d'étude a été récemment conduit dans le Finistère et notamment en Rade de Brest sur l'Holocène (Stéphan, 2008 ; Stéphan, 2011; Stéphan et al., 2015). Dans les milieux côtiers, de nombreuses espèces de foraminifères témoignent ainsi d'environnements distincts (slikkes, schorres, marais maritimes, ...) et donc d'une potentielle succession écologique passée en lien avec un changement environnemental naturel ou induit par les activités humaines. Dans la majorité des milieux, la concentration en oxygène dissous et la disponibilité en matière organique sont considérés comme des facteurs déterminants vis-à-vis de la distribution des faunes benthiques, donnant ainsi naissance au modèle TROX (Figure II.28).

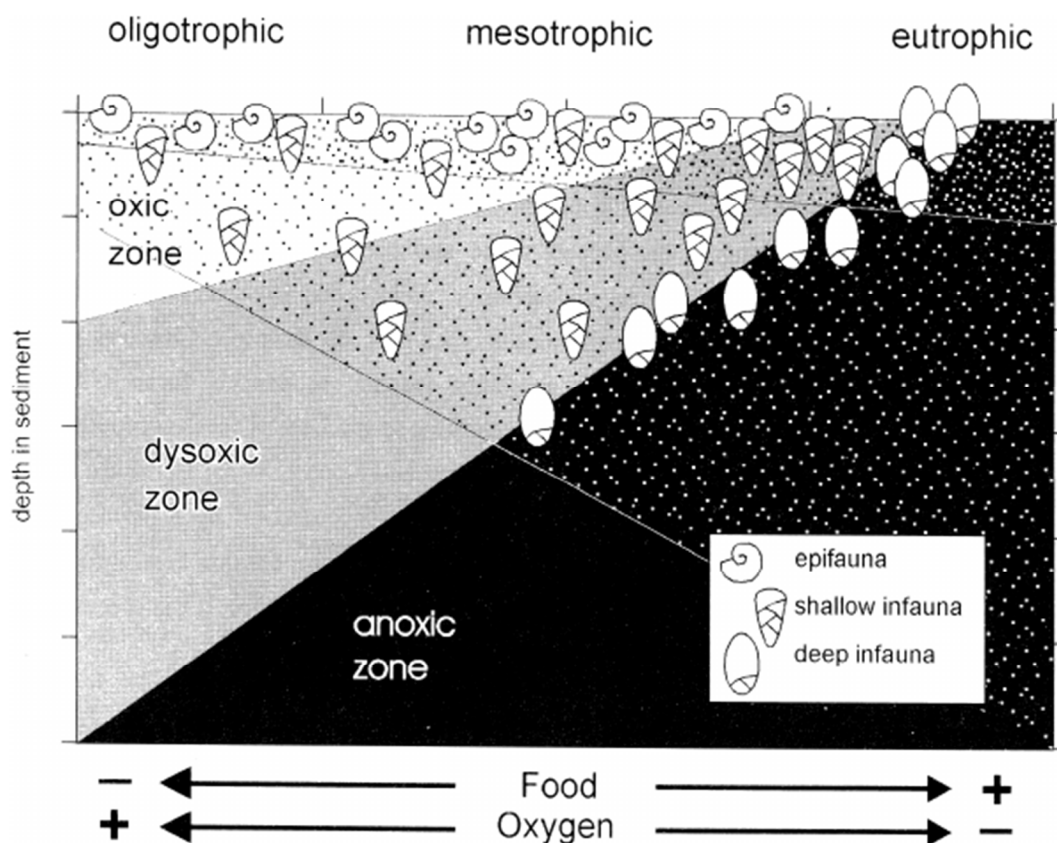


Figure II-28 : Modèle TROX (Jorissen et al. 1995)

II.3.2.1.2. Les foraminifères déformés

De récentes études ont mis en évidence un lien entre la présence de tests déformés de quelques espèces de foraminifères benthiques (Figure II.29) avec la pollution de l'environnement, dans différents milieux et sous différentes latitudes, expliquant cette relation par une réaction de

l'organisme à un stress environnemental induit par des rejets anthropiques et une forte eutrophisation du milieu (Alve, 1995 ; Polovodova, 2008 ; Martins, 2011).

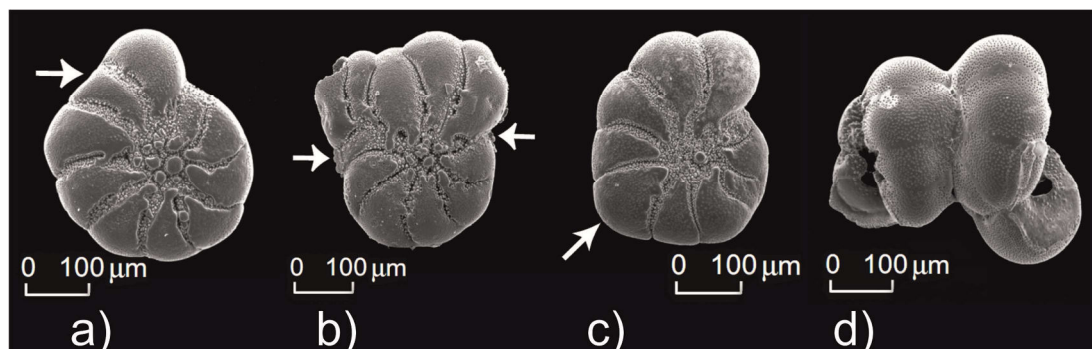


Figure II-29 : a. et b: tests déformés (loges atrophiées) de l'espèce *Elphidium excavatum*. c. : test déformé (loge hypertrophiée) de l'espèce *Elphidium gerthi*. d. : fusion de tests de l'espèce *Ammonia beccarii*. (www.foraminifera.eu/, d'après Polovodova et Schönfeld, 2008).

II.3.2.2. Les analyses isotopiques

En paléoclimatologie, il est courant d'utiliser les rapports isotopiques de l'oxygène et du carbone mesurés dans les carbonates des tests de foraminifères benthiques ou planctoniques pour reconstruire les variations de différents paramètres physico-chimiques de surface au cours du temps, considérant que le fractionnement isotopique de ces organismes se fait plus ou moins en équilibre avec le rapport isotopique de l'eau de mer environnante, en fonction des effets vitaux (Shackelton *et al.*, 1973).

Dans le cadre de cette thèse, les analyses isotopiques ont été menées sur le taxon *Elphidium aculeatum*, présent dans toutes les carottes de la Rade de Brest ainsi qu'en Baie de Douarnenez, pour s'affranchir au maximum des biais liés à l'effet vital spécifique. D'autres tests ont été menées en rade de Brest sur du maërl réduit en poudre (cf. chapitre 7 et annexe G). Dans les deux cas, environ 100 µg de carbonates ont été pesés et analysés à la plateforme IRMS (« *Isotope Ratio Mass Spectrometer* ») du PSO (Pôle Spectrométrie Océan) de l'IUEM. Le système utilisé est un système d'extraction du CO₂ par réaction des carbonates avec de l'acide ascorbique couplé en écoulement continu à un spectromètre de masse de source gaz et secteur magnétique à multi-collection (Thermo Delta V). Le CO₂ produit après décarbonatation des échantillons est directement injecté dans le spectromètre de masse. Les molécules, d'abord ionisées dans la source, sont ensuite accélérées dans un champ électrique et déviées dans un champ magnétique. Leur trajectoire dépend de leur masse et de leur charge. Les différents collecteurs placés sur la trajectoire des molécules chargées enregistrent alors un signal électrique d'intensité proportionnelle à la quantité de molécules reçues, donnant ainsi une image de la proportion de chaque isotope présent dans l'échantillon initial.

II.3.2.2.1. La signature $\delta^{18}\text{O}$

Chaque changement de phase de l'eau de mer est accompagné d'un fractionnement isotopique dépendant de la masse des isotopes (Urey, 1947) et exprimé en notation « delta » qui reflète le rapport de quantité de l'isotope lourd sur l'isotope léger, par comparaison avec un étalon standard PDB (« Pee Dee Belemnite ») :

$$\delta^{18}\text{O} = \left[\left(\frac{\left(\frac{180}{160}\right) \text{échantillon}}{\left(\frac{180}{160}\right) \text{standard PDB}} \right) - 1 \right] \times 1000$$

En ce qui concerne les variations eustatiques à l'échelle orbitale, il est communément admis que lorsqu'une hausse de l'évaporation est constatée dans un contexte de formation des grands inlandsis, l' ^{16}O passe préférentiellement dans la phase vapeur et l'océan s'enrichit en ^{18}O (Figure II.30B), alourdissant la signature $\delta^{18}\text{O}$ dans le test des foraminifères. Les mesures ainsi faites sur les foraminifères benthiques de bassins océaniques profonds ont permis d'évaluer les grandes variations en termes de niveau marin au cours des derniers cycles climatiques ou à l'échelle du Plio-Pléistocène (e.g. Waelbroeck et al., 2002 ; Lisiecki et Raymo, 2005).

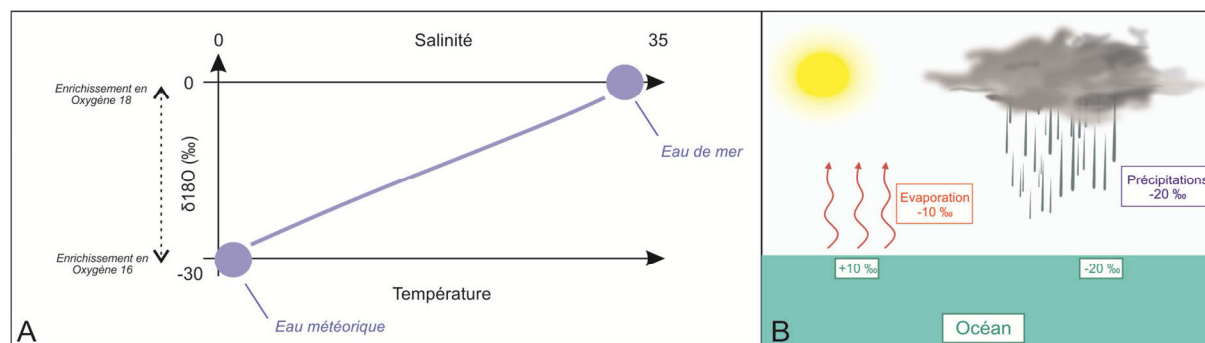


Figure II-30 : A : Représentation graphique de la signature isotopique en fonction de la salinité et de la température des eaux de surface. B : représentation schématique du fractionnement et de la signature isotopique de l'océan au cours des processus d'évaporation et de précipitation (d'après Jousseume, 1999).

A l'échelle de l'Holocène, le signal $\delta^{18}\text{O}$ analysé à partir de foraminifères dans des environnements peu profonds sera davantage utilisé comme marqueur des conditions de température (SST) et salinité (SSS) des eaux environnantes. Sous l'influence de conditions environnementales

locales (e.g. diminution ou augmentation des SST, apports fluviaux plus ou moins intensifiés, pluviosité ou évaporation accrue), le signal enregistré sera ainsi allégé ou au contraire alourdi (Figure II.30A). En effet, comme l'évaporation augmente les SSS et le $\delta^{18}\text{O}$ océanique et que les précipitations possèdent un $\delta^{18}\text{O}$ plus léger que l'eau de mer ($\delta^{18}\text{O}_{\text{SMOW}}$ pour « Standard Mean Ocean Water »), la valeur du rapport isotopique mesurée dans les carbonates est ainsi fortement liée à la salinité (Figure II.30B). De même, il a été empiriquement montré que l'enrichissement en ^{18}O des carbonates de calcium lors de la formation des tests carbonatés de foraminifères dépendait de la température de l'eau de mer environnante (*Epstein et al., 1953*).

II.3.2.2.2. La signature $\delta^{13}\text{C}$

Les deux isotopes stables du carbone (^{13}C et ^{12}C) sont inégalement répartis à la surface de la Terre. Les eaux océaniques de surface sont enrichies en ^{13}C , du fait de la production primaire qui utilise préférentiellement le ^{12}C du carbone inorganique présent dans son environnement proche lors de la photosynthèse, abaissant ainsi le $\delta^{13}\text{C}$ de la matière organique (i.e. loi naturelle du minimum de dépense énergétique) (Figure II.31). La mesure du $\delta^{13}\text{C}$ dans les carbonates de calcium des tests de foraminifères planctoniques ou benthiques permet de reconstituer la composition isotopique passée du carbone inorganique dissous de l'océan et de refléter ainsi indirectement, entre autres, l'intensité de l'activité photosynthétique et la productivité de surface. De plus, dans l'océan plus profond, les sédiments s'enrichissent en ^{12}C issu de la reminéralisation de la matière organique, diminuant ainsi le $\delta^{13}\text{C}$ des organismes benthiques (Figure II.31). La notation « delta », de même que pour la signature $\delta^{18}\text{O}$, exprime le rapport de quantité de l'isotope lourd sur l'isotope léger, par comparaison avec un étalon standard PDB (« *Pee Dee Belemnite* ») :

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\left\{ \frac{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right) \text{échantillon}}{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right) \text{standard PDB}} \right\} - 1 \right] \times 1000$$

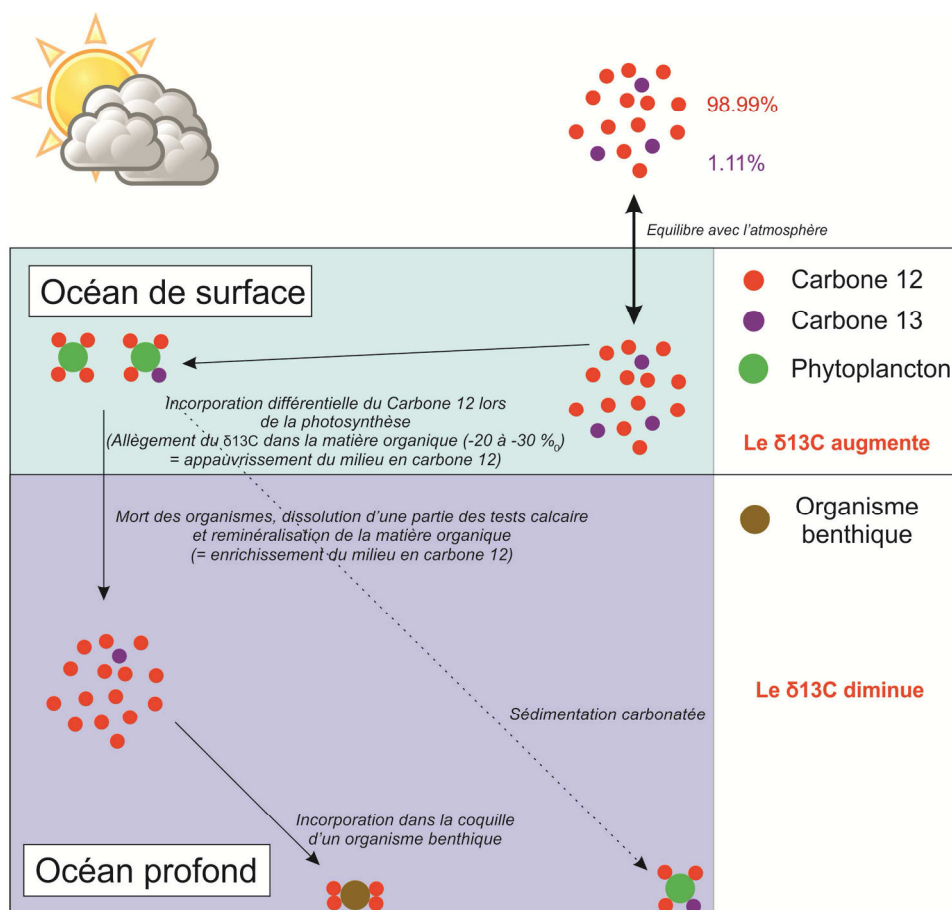


Figure II-31 : Fractionnement isotopique du carbone induit par la pompe biologique (source : accs.ens-lyon.fr).

II.3.3. Autres outils mis en œuvre par les collaborateurs du projet

II.3.3.1. Les métaux traces

Parmi toutes les séquences sédimentaires étudiées au cours de cette thèse, les métaux traces ont été analysés sur trois carottes (G, KS02 et KS22bis) qui présentaient des passées à maërl dans leurs faciès sédimentaires. Ces mesures ont été réalisées sur les carbonates des brins de maërl fossiles réduits en poudre. Les détections de métaux traces ont été effectuées à l'IUEM (collaboration avec S. Lalonde et co-encadrement du stage M1 de G. Le Normand) dans le but de mettre en évidence des périodes d'activités minières métallurgiques sur les bassins versants.

Dans un premier temps, le protocole a consisté à séparer et extraire la partie pure carbonatée (fraction d'intérêt pour les analyses) des parties détritiques et organiques, par attaque sélective (ou « *Leach* ») à l'acide acétique (5%) selon le protocole de *Rongemaille et al. (2011)* (Annexe G). La solution a ensuite été isolée de tous les résidus solides par centrifugation et passée au spectromètre de masse à source plasma (ThermoELEMENT ICP-MS). Ce spectromètre de masse est un modèle de collecteur simple qui effectue une analyse séquentielle d'isotopes des éléments de masse 7 (Ni) à 235 (U). (Annexe F).

II.3.3.2. Les analyses génétiques

Pour la carotte I_09, prélevée dans l'estuaire de la Mignonne au débouché du bassin versant de Daoulas, des analyses paléo-génétiques ont été réalisées sur les mêmes niveaux que les analyses micropaléontologiques et palynologiques. Elles ont été réalisées au Laboratoire Dyneco/Pelagos de l'IFREMER (Plouzané) dans le cadre de la thèse de K. Klouch (collaboration avec R. Siano). L'approche génétique de différents locus de l'ADN, extrait à partir de sédiments sélectionnées en fonction de leurs datations ^{210}Pb et ^{137}Cs , permet une caractérisation fine de la diversité des communautés planctoniques passées. Plus spécifiquement, une approche par PCR quantitative (qPCR) a été utilisée pour détecter et quantifier l'espèce de dinoflagellé toxique *Alexandrium minutum*, afin de déterminer la date d'apparition de ses premières traces en Rade de Brest et d'en étudier la dynamique temporelle au cours des dernières années (Klouch et al., 2016b; Annexe I). Enfin, la technique du séquençage à haut débit (illumina MiSeq) de l'ADN environnemental préservé dans les sédiments a été conduite pour retracer l'évolution de la communauté phyoplanctonique totale (i.e. metabarcoding).

Partie 1 : Données palynologiques
modernes en Rade de Brest, ou comment
affiner la compréhension des signaux
palynologiques pour la lecture des
données fossiles

Préambule au chapitre 3

Au cours des dernières décennies, les environnements côtiers ont été de plus en plus étudiés de par le monde en raison des changements géomorphologiques, de la variabilité climatique et des pressions anthropiques (eutrophisation, artificialisation des sols, rejets de CO₂) les impactant, tentant ainsi d'évaluer l'influence des tendances climatiques futures dans la projection d'évolution de ces milieux tant d'un point de vue géomorphologique et sédimentaire, que d'un point de vue biologique et écologique.

Le vaste système estuarien que constitue la Rade de Brest, à l'interface océan (Mer d'Iroise) - continent (bassins versants de la rade), permet d'étudier des signaux environnementaux régionaux impliquant à la fois des forçages climatiques caractéristiques de l'Atlantique Nord, mais également des pressions anthropiques sur le territoire ouest breton. Une étude sédimentologique récente réalisée par *Gregoire et al. (2016)* a permis de quantifier des taux de sédimentation élevés en Rade de Brest au cours de l'Holocène jusqu'à la période récente (en moyenne de 0,2 cm/an). Cette baie macrotidale offre ainsi une occasion unique d'explorer les changements paléoenvironnementaux via les analyses palynologiques menées à partir de séquences sédimentaires étudiées à haute résolution temporelle.

En préambule de toute interprétation paléoenvironnementale holocène, une fine compréhension des modalités de dépôt des palynomorphes actuels (plus spécifiquement des grains de pollen, spores, et dinokystes) dans les sédiments modernes de la Rade de Brest est nécessaire. En effet, ce type d'étude permet : i) de mieux comprendre la répartition différentielle de taxons particuliers selon certains processus caractéristiques tels que l'éloignement ou la proximité de la côte (et donc des apports marins ou fluviatiles) et l'impact des agents hydrodynamiques (houle, marée) sur la distribution des palynomorphes, et ii) de tester la représentativité du spectre pollinique moderne ainsi obtenu dans les sédiments de surface par rapport à la couverture végétale continentale caractérisant les bassins versants. Ces analyses sur sédiments modernes permettent ainsi d'affiner les interprétations paléopaysagères issues des analyses palynologiques et liées aux dynamiques des cortèges végétaux. Des études similaires antérieures soulignent une distorsion non négligeable entre les grains de pollen conservés dans les sédiments modernes (données palynologiques) et la couverture végétale actuelle des bassins versants (données biogéographiques et botaniques). Cette distorsion est régulièrement expliquée par : i) l'influence des processus taphonomiques sur la conservation des grains, ii) les voies de transport, et iii) les taux variables de production pollinique en fonction des espèces végétales (*Smirnov et al., 1996 ; Brown et al., 2007 ; Zhao et al., 2009 ; Ganne et al., 2016*). Ce biais pollinique a ainsi été observé de manière récurrente sous différentes latitudes et dans différents contextes climatiques, dans des environnements continentaux (*Ruffaldi et al., 1994 ; Gaillard et al., 1998 ; Zhao et al., 2009*) ou littoraux et estuariens (*Brush et de Fries, 1981 ; Smirnov et al., 1996*). De manière plus locale, une étude récemment effectuée le long d'un transect amont-aval dans l'estuaire de la Loire a révélé une grande homogénéité en termes de contenu pollinique (pourcentages et diversité) dans les sédiments modernes, mais une forte distorsion entre les pourcentages élevés de grains de pollen arboréens enregistrés dans les spectres polliniques et la rareté des arbres dans les paysages environnants (*Ganne et al., 2016*). Dans les milieux estuariens stratifiés, les dinokystes ont souvent été étudiés en parallèle des grains de pollen (e.g. *Matsuoka et al., 1999 ; Sildever et al., 2015 ; Ganne et al., 2016*), sur les mêmes lames palynologiques, permettant ainsi de discriminer les influences mixtes fluviales et marines.

L'objectif de l'étude menée en Rade de Brest et faisant l'objet du premier chapitre de la première partie (*Lambert et al., 2017 : Review of Palaeobotany and Palynology*), est d'étudier pour la première fois la signature palynologique moderne, à travers l'analyse de 41 échantillons sédimentaires de surface, afin de soutenir les futures interprétations conduites dans le cadre des études paléoenvironnementales holocènes. En parallèle, 12 prélèvements de mousses continentales provenant du pourtour de la rade permettent de discuter et de déconvoluer les apports aériens et fluviatiles à partir de la comparaison de la teneur pollinique des mousses avec celle des sédiments de surface.

L'étude de ce premier chapitre repose sur les principes et méthodologies de travail suivants:

- 1) Les bassins versants de la Rade de Brest sont bien circonscrits et relativement réduits évitant ainsi les problématiques de transport sur de longues distances des grains de pollen. De plus, leur couverture végétale est régulièrement étudiée par le Conservatoire National Botanique de Brest. Ces conditions se révèlent ainsi favorables pour la conduite d'une étude comparative directe entre les spectres polliniques sédimentaires de surface et les cartes biogéographiques de couverture végétale continentale à partir de la base de données européenne Corine Land Cover.

- 2) L'hydrodynamisme complexe caractéristique des environnements estuariens impliquent des forçages météo-marins (météorologiques et courantologiques) qui influencent la distribution spécifique des palynomorphes en rade. Ainsi, des cartes de répartition des taxons majeurs ont été élaborées à l'aide du logiciel ArcGis et de méthodes statistiques d'interpolation entre points de données, permettant de discuter différents modèles spécifiques de distribution des grains de pollen en Rade de Brest, en fonction des régimes hydrodynamiques connus (dynamiques fluviatiles, courants de marée).

Chapitre III.

Modern palynological record in the Bay of Brest (NW France): signal calibration for palaeo-reconstructions

“Review of Palaeobotany and Palynology”, publié

Lambert Clément, Vidal Muriel, Penaud Aurélie, Combourieu-Nebout Nathalie, Lebreton Vincent, Ragueneau Olivier, Gregoire Gwendoline

Abstract

Modern palynological investigations (pollen and non-pollen palynomorphs) have been carried out for the first time in the entire Bay of Brest (BB; NW France), a semi-enclosed oceanic basin flooded during the Holocene that today is exposed to both marine (North Atlantic surface waters) and fluvial (Aulne and Elorn rivers) influences. Palynological analyses were conducted on 41 surface sediments collected in several muddied bays where low-energy conditions prevail, allowing for fine particle decantation, and also on 12 moss samples considered to be pollen rain collectors taken on the periphery of the BB. Furthermore, the BB allows a direct comparison between landscapes and fossilized pollen assemblages in sediments thanks to relatively small watersheds and well-studied vegetation cover on land. Our data display a well-known distortion between pollen taxa percentages calculated from palynological slides and current vegetation cover on land, with a particular overestimation of arboreal taxa as well as an underestimation of herbaceous ones, especially of cereal crops that represent a major component of the regional continental vegetation. Various factors may be involved, including pollen transport issues, taphonomic processes, and different pollination rates according to trees/herbaceous taxa. Under close examination, we find that while all surface sediments show the same major species, palynological maps established in the BB regarding some specific pollen taxa exhibit differences and upstream-downstream gradients. Also, the comparison between the pollen content in BB surface sediments and in mosses supports the hydrodynamic influence acting on the pollen distribution in sediments. More specifically, we suggest that some arboreal taxa reflect a watershed effect, especially *Alnus*, which seems to be highly correlated to river influences and could therefore be considered as a potential proxy for fluvial Holocene palaeo-discharges within the BB.

Plan du chapitre

III.1.	INTRODUCTION.....	103
III.2.	ENVIRONMENTAL SETTINGS	104
III.2.1.	Geographical context	104
III.2.2.	Climatic context.....	106
III.2.3.	Current vegetation cover on Finistère and BB watersheds.....	107
III.3.	METHODS	109
III.3.1.	Sampling strategy	109
III.3.1.1.	Marine surface sediments from the Bay of Brest.....	109
III.3.1.2.	Mosses from the periphery of the Bay of Brest.....	110
III.3.2.	Palynological study	111
III.3.2.1.	Laboratory procedure.....	111
III.3.2.2.	Palynological identification.....	112
III.4.	RESULTS	114
III.4.1.	Marine surface sediments.....	114
III.4.1.1.	Pollen data.....	114
III.4.1.2.	Dinoflagellate cyst data	115
III.4.2.	Mosses.....	115
III.5.	DISCUSSION	119
III.5.1.	Mosses: pollen collectors of surrounding vegetation	119
III.5.2.	Understanding the overall distribution of pollen grains in modern BB sediments	120
III.5.2.1.	Over- and under-representation of arboreal and herbaceous pollen taxa	120
III.5.2.2.	Specific distribution patterns of selected pollen taxa and palaeo-ecological significances.....	121
III.5.2.2.1.	Quercus and Corylus	122
III.5.2.2.2.	Poaceae and cereal crops	123
III.5.2.2.3.	Alnus and Potamogeton.....	123
III.5.2.2.4.	Pinus	123
III.6.	CONCLUSION.....	124

III.1. Introduction

Coastal areas are highly sensitive to climatic variations and human pressures and may therefore be ideal sites to discuss palaeoenvironmental changes through time. In Brittany (NW France, NW Europe), a recent sedimentological study carried out in the Bay of Brest (BB) highlights high, modern (up to 0.2 cm/year) and Holocene, sedimentation rates (*Gregoire et al., 2016*); the BB thus offers a unique opportunity to explore palaeoenvironmental changes at a high temporal resolution over the last century (*Klouch et al., 2016*), as well as over the last 9 ky BP (*Gregoire et al., 2016*). Within this context, palynology has commonly been used during the last few decades to discuss past Holocene environmental reconstructions (e.g. *Ritchie et al., 1985; Lézine and Casanova, 1989; Davis et al., 2003; Mauri et al., 2015*). However, understanding present-day palynomorph deposits (organic microfossils mainly including pollen, spores, and cysts of dinoflagellates or dinocysts) in modern sediments is first required before any palynological-based palaeoecological reconstructions. Past studies based on modern pollen records underline a distortion between current vegetation cover in surrounding watersheds (studied by botanists, biogeographers) and preserved pollen grains in modern sediments (studied by palynologists, palaeoenvironmentalists), this distortion being explained by different factors such as pollen preservation (taphonomic processes) or pollen production rates (e.g. *Smirnov et al., 1996; Brown et al., 2007; Zhao et al., 2009; Ganne et al., 2016*). This pollinic bias has mainly been discussed in continental environments under different latitudes and climatic contexts (e.g. *Ruffaldi, 1994*, East of France; *Gaillard et al., 1998*, Sweden; *Zhao et al., 2009*, China) as well as in coastal-to-estuarine environments (e.g. *Brush and DeFries, 1981* and *Smirnov et al., 1996*: both studies in North America, the Potomac and Mississippi rivers, respectively). More specifically, a recent study carried out in the Loire River evidenced a large homogeneity of the pollen content throughout the entire upstream-downstream transect (from the upper inner estuary to the river mouth) but a distortion between the arboreal pollen content in sediments (i.e. high percentages of *Quercus* and *Pinus*) and the scarcity of trees within the surrounding landscapes (*Ganne et al. 2016*). Also, in stratified estuarine environments, dinocysts have often been explored in parallel with pollen grains (e.g. *Matsuoka et al., 1999*, Chengjiang river, China; *Silvever et al., 2015*, Baltic Sea; *Ganne et al., 2016*, Loire River, France), highlighting the mixed influence of marine and estuarine waters.

The aim of this study is to describe and understand for the first time the modern palynological signature (pollen and dinocysts) recorded within the BB through 41 surface sediments collected throughout the bay, in order to support future Holocene pollen investigations (*Lambert, C., PhD ongoing*). Also, in order to discuss aerial vs. river inputs and to identify different vegetation-types

around the BB, 12 moss pollsters were collected from the periphery of the BB, and their palynological contents were compared to those of the surface sediments. We then discuss some key issues regarding present-day palynomorph deposits, constituting relevant information for palynological calibration studies:

i) BB watersheds are relatively small and well circumscribed, avoiding long-distance pollen transport and related taphonomic processes, their vegetation cover being regularly studied by the National Botanical Conservatory of Brest. This favourable context allows for a direct comparison between pollen assemblages preserved in sediments and landscape maps built from the Corine Land Cover database. What are the main similarities and differences according to both palynological and botanical approaches?

ii) Complex hydrodynamic features in an estuarine environment involve meteorological and current forcings (wind, wave, fluvial, and tidal forcings) that are able to disperse pollen grains and micro-algae over the BB. Distribution maps of major taxa will enable us to discuss if specific pollen distribution patterns are noticeable within the BB.

III.2. Environmental settings

III.2.1. Geographical context

The Bay of Brest is located in north-western Brittany (Figure III.1a) and represents a shallow semi-enclosed basin of 180 km² surrounded by a 200 km long coastline. Its basement corresponds to Proterozoic igneous rocks in the north and Brioverian (Neoproterozoic, possibly Early Cambrian) to Palaeozoic (Ordovician, Devonian and locally Carboniferous) sediments in the south and east (*Chauris and Plusquellec, 1980*). Present-day low reliefs (few hills reach 330 m high) are inherited from the peneplanation of the Hercynian chain (*Ballèvre et al., 2009*).

The department of Finistère has been subsident since the Eocene (*Ziegler, 1992*) and continued to sag slightly during the Holocene (*Goslin, 2014; Goslin et al., 2015*). The river system settled during the Tertiary (*Hallegouet et al., 1994*).

During the Quaternary, the BB was submitted to alternations of glacial lowstands, river valleys being subsequently deepened by erosive processes, and interglacial highstands characterized by sediment infilling of the bay; the last transgressive episode thus corresponding to a Holocene

sedimentary fill of the BB (*Gregoire et al., 2015*). Bathymetry highlights submarine channels in the BB that attest to palaeo-fluvial systems (Figure III.1a: *Gregoire et al., 2016*). Palaeo-channels of the two main current rivers, the Aulne and the Elorn, are about 30 and 15 m deep respectively, and converge in the west at a trough of about 50 m deep (*Troadec and Le Goff, 1997*). Nevertheless, the depth of the bay does not exceed 10 m deep for approximately 60% of its surface (*Monbet and Bassoulet, 1989*).

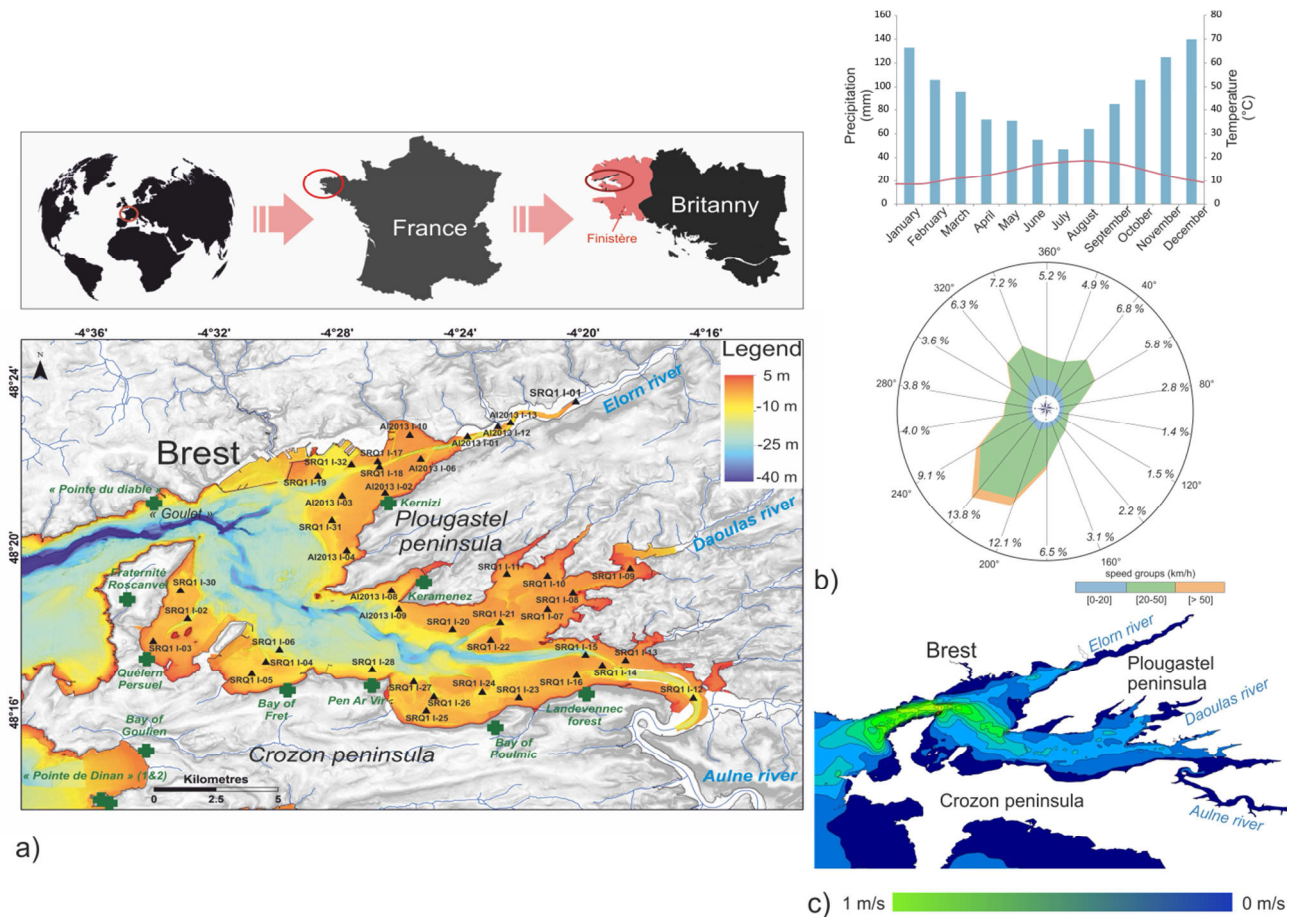


Figure III-1: Location of the Bay of Brest (BB) in northwestern France. a) Location of sampling sites on a topographical map of the BB (after *Gregoire et al., 2016*). Black triangles: surface sediment samples; green crosses: moss samples. b) Present-day climate data with an ombrothermic diagram (temperatures and precipitations) and wind rose showing prevailing wind directions, strength (km/h) in course of one year averaged over 10 years. (Sources: station of Brest-Guipavas “climate-data.org”, and Météo France, respectively). c) Map of surface currents speed (m/s) across the BB (source: SHOM).

Today, the BB is characterized by a macrotidal influence with a maximum tidal amplitude of 8 m (*Troadec and Le Goff, 1997*). Granulometry of modern sediments reflects specific hydrodynamic conditions mainly related to tidal currents (Figure III.1c) (*Gregoire et al., 2016*). In its western part, the BB is connected to Atlantic Ocean shelf waters through the “Goulet”, a strait of about 1.8 km

large and 50 m deep. Marine waters flow into the BB at each new tidal cycle with the current speed reaching 1.03 m/s, mainly S-E oriented. In the stream direction, sedimentation is mainly composed of sands and gravels (*Gregoire et al., 2016*). On either side of this axis, current speed is strongly reduced and grain-size of sediment is fine to very fine (silts and clays) with clay decantation in small bays (*Troadec and Le Goff, 1997; Gregoire et al., 2016*). The lack of interbedded sands or high energy sedimentary structures in these bays argues for *in situ* deposits, an assumption reinforced by ^{210}Pb dating on surface sediments (*Gregoire et al., 2015, 2016; Klouch et al., 2016*). In its eastern part, the BB receives freshwater supplies from the Aulne, the Elorn, and from the smaller Daoulas River as well (Figure III.1a). The Aulne and Elorn outflows contribute to up to 85% of the total river discharges in the BB (*Delmas and Treguer, 1983*). BB watersheds (Figure III.2a) are characterized by 2 000 km of waterways and most of their runoff flows into the BB through the Aulne River (114 km long, 1224 km² of watershed, and 20.40 m³/s of annual debit) (*Troadec and Le Goff, 1997*).

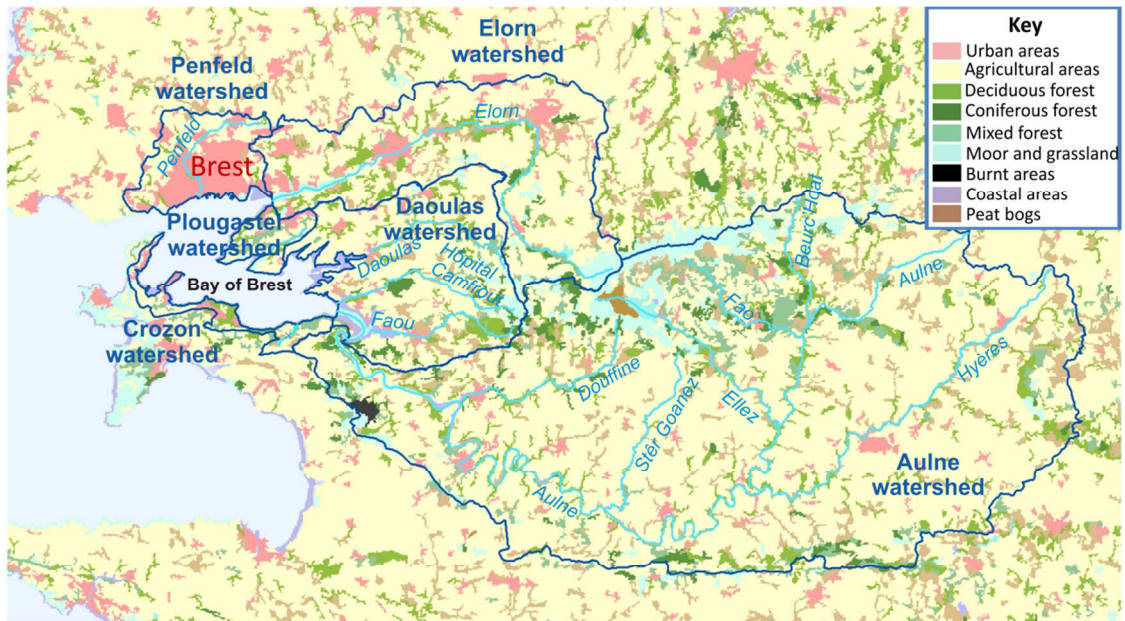
III.2.2. Climatic context

The BB and its watersheds are subjected to an oceanic climate characterized by mild temperatures (slight seasonal variations on the coastline and small daily temperature differences, with an average of 15°C in summer and around 7.5°C in winter, Figure III.1b), and high regular rainfalls (with an average of 200 rainy days/year in western Brittany and 800 to 1,000 mm/year measured in the BB, *Troadec and Le Goff, 1997*). Wind conditions show one dominant direction: mainly from the south-west in autumn and winter (Figure III.1b). North-east and north-west minor components can also appear during spring and summer (*Troadec and Le Goff, 1997*). Winds are characterized by a diurnal evolution due to local effects associated with the sea breeze. Wind speeds in Brittany can exceed 100 km/h during 5 to 15 days per year, generating major storms and related erosion / submersion impacts depending on the coastal exposure (*van Vliet-Lanoë et al., 2014*). The climate of the BB, as in much of northern Europe, is subject to the North Atlantic Oscillation (NAO) configuration (*Hurrell, 1995*). This natural atmospheric variability is characterized by changes in atmospheric pressure anomalies between the Iceland Low and the Azores High. Negative NAO modes are characterized by weakened mid-latitude westerlies and colder and drier winters above Brittany with less storminess. Conversely, positive NAO modes induce mild and moist winter conditions with increasing storm activity (*Cayan, 1992; Hurrell, 1995*).

III.2.3. Current vegetation cover on Finistère and BB watersheds

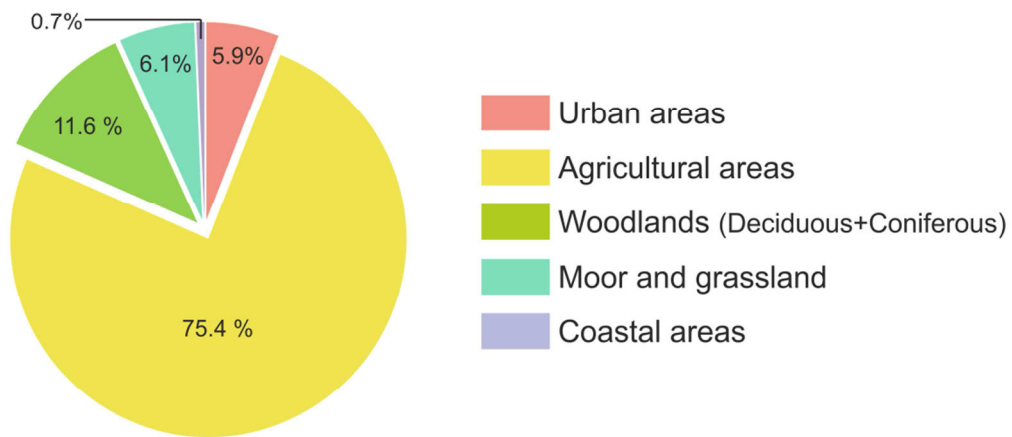
The department of Finistère is one of the leading agricultural regions of France, with a cultivated and/or grazed surface of about 60%, mainly with cereals (132 000 ha), forage (173,000 ha), and vegetable crops (23 000 ha) (Quéré *et al.*, 2008). Finisterian forests and woodlands present a low surface cover and are very fragmented with mainly small parcels and many hedgerows. They are divided into high forests (37.5%), coppices under high forests (30%), and coppices (32.5%) (Quéré *et al.*, 2008). Deciduous forests occupy 67% of the woodlands with *Quercus* (mostly *Quercus robur*) recorded as the predominant taxa (35.5%), then followed by *Salix* (12.5%; mostly *Salix atrocinerea*, *Castanea sativa* (6.6%), and *Fagus sylvatica* (6.3%). Conifer plantations mainly consist of *Pinus* (mostly *Pinus pinaster*) and *Picea sitchensis*. The Finisterian Agriculture Chamber considers that "temporary grasslands", added to "always grassy areas", cover about 41% of the total agricultural surface of the department, reflecting the importance of cattle farming (*Observatoire de l'agriculture du Finistère - Indicateurs de développement durable*, 2015) (Figure III.2c-c'). Some wet heathlands and bogs are found in the hinterland.

At the scale of BB watersheds, Corine Land Cover (CLC, i.e. biophysical land cover database from the European Environment Agency; Aune-Lundberg and Strand, 2010) enables mapping of the different vegetation types encountered on the territory (Figure III.2a). A large majority of continental surfaces are dominated by farmlands, with cereal crops and vegetables, and often bordered by hedgerows (Figure III.2a). Geographic Information System (GIS) analysis applied to the CLC map allows us to express the vegetation cover in terms of land use percentages. Agricultural areas account for more than 75% (temporary and permanent grasslands account for 30.5% and crops for 44.5%), forests and woodlands (including *Quercus robur*, *Corylus avellana*, *Fagus sylvatica*, *Pinus pinaster*, ...) for 11.6%, moors and grasslands (including Poaceae, Ericaceae (*Erica cinerea*, *Erica ciliaris*, *Erica tetralix*, *Calluna vulgaris*), *Ulex* (*europaeus* and *gallii* species), *Cytisus scoparius*, Brassicaceae, Asteraceae, Ranunculaceae, Rosaceae ...) for 6.1%, and coastal areas (cliffs with aerohalin grasslands, moors, as well as salt marshes: Chenopodiaceae, *Plantago* (*lanceolata*, *coronopus*, *major*, *maritima* species), Brassicaceae, *Ulex*, and Ericaceae, ...) for only 0.7% of the BB watersheds (Figure III.2b). These GIS estimates deduced from the CLC map are broadly consistent with the percentages issued from the Finisterian Agriculture Chamber, with a still larger proportion of cultivated areas in the BB watersheds (75%) as compared to the entirety of Finistère (58%, see Figure III.2b-c).



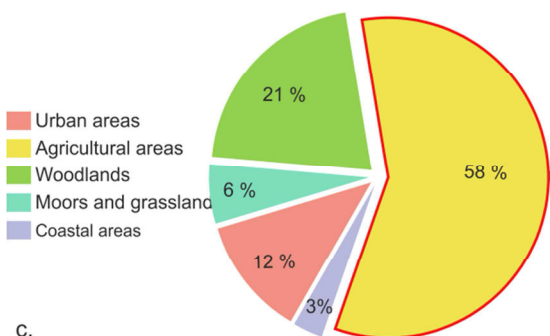
a. source : European union – SOeS, Corine Land Cover, 2006

Land cover on the Bay of Brest watersheds



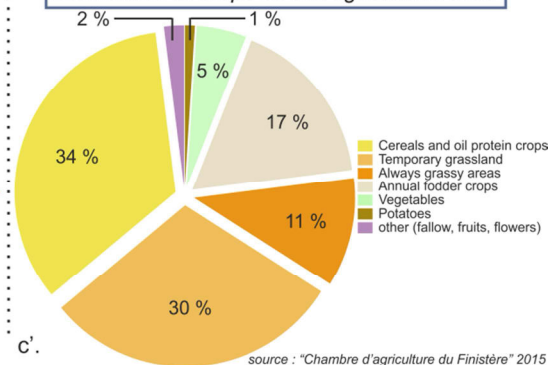
b.

Land cover across the "Finistère"



c. source : "Chambre d'agriculture du Finistère" 2015

Distribution of crops on the agricultural area



source : "Chambre d'agriculture du Finistère" 2015

Figure III-2: Continental vegetation cover on the watersheds of the Bay of Brest (BB). a) Map of different types of vegetation found on BB watersheds (from Corine Land Cover database), extracted thanks to Arcgis software (ESRI 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute). b) Conversion of the surfaces covered by these types of vegetation in % of the total surface. c-c') Land cover proportions of vegetation types for the "Finistère" department (c) and detail distribution of crops in agricultural areas (c') plotted in pie charts from the "Chambre d'agriculture du Finistère" data.

III.3. Methods

III.3.1. Sampling strategy

III.3.1.1. Marine surface sediments from the Bay of Brest

In the BB, surface sediments often contain a large portion of biogenic concretions (maerl or *Crepidula* shells, named indifferently “gravels” in Table III.1), preventing radiometric dating on the fine sediment fraction. These sediments, as well as coarse sediments found in the main axis of the BB channels (Gregoire *et al.*, 2016), have thus been discarded from our palynological study which was only carried out on silty and clayey materials. Modern sediment samples from the BB have been studied by extracting the first 5 cm of 41 interface cores distributed over the shallowest parts of the BB (which represent more than 50% of the Bay), (Figure III.1a and Table III.1) and retrieved during the SERABEQ-1 and AL-2013 drilling campaigns (IFREMER projects). Several core tops were dated using ^{210}Pb and fall-out ^{137}Cs and their chronologies provided estimated sedimentation rates of about 0.15 cm/year (Gregoire *et al.*, 2015; Klouch *et al.*, 2016). Thus a maximum record of 30 to 40 years of sedimentation is expected whatever the sampling location.

Core name	Latitude	Longitude	Depth (m)	Sedimentary context (Gregoire <i>et al.</i> , 2015)
SRQ1-I01	48°24'40.86''N	4°20'0.993''W	4.4	Mud
SRQ1-I02	48°18'38.77''N	4°31'52.931''W	11.6	Mud
SRQ1-I03	48°18'1.152''N	4°32'55.427''W	3.9	Sandy mud
SRQ1-I04	48°17'45.348''N	4°29'11.94''W	8.2	Muddy sand
SRQ1-I05	48°17'26.34''N	4°29'36.959''W	7	Sandy mud
SRQ1-I06	48°18'4.68''N	4°28'47.891''W	16.4	Muddy sand
SRQ1-I07	48°19'36.012''N	4°20'14.172''W	5.8	Gravelly mud
SRQ1-I08	48°20'7.368''N	4°19'36.551''W	5.5	Muddy gravel
SRQ1-I09	48°20'44.412''N	4°17'42.179''W	4.4	Mud
SRQ1-I10	48°20'24.936''N	4°20'21.102''W	6.3	Mud
SRQ1-I11	48°20'23.028''N	4°21'40.787''W	6.8	Mud
SRQ1-I12	48°17'44.268''N	4°15'12.24''W	16.7	Sandy mud
SRQ1-I13	48°18'31.14''N	4°17'31.74''W	3.3	Gravelly mud
SRQ1-I14	48°18'20.808''N	4°18'15.912''W	3.6	Muddy gravel
SRQ1-I15	48°18'34.452''N	4°18'50.796''W	19	Mud and sandy
SRQ1-I16	48°18'3.528''N	4°19'3.9''W	5.1	Gravelly mud
SRQ1-I17	48°22'49.512''N	4°26'15.359''W	5.9	Mud and sandy
SRQ1-I18	48°22'42.06''N	4°26'10.68''W	9.9	Mud and sandy
SRQ1-I19	48°22'21.18''N	4°28'8.687''W	6.4	Sandy mud
SRQ1-I20	48°18'55.44''N	4°23'15.072''W	5.9	Gravelly mud
SRQ1-I21	48°19'11.1''N	4°21'43.487''W	11.4	Sandy mud
SRQ1-I22	48°18'44.388''N	4°21'58.392''W	4.6	Gravelly mud
SRQ1-I23	48°17'24''N	4°20'52.008''W	7.9	Gravelly mud

SRQ1-I24	48°17'27.348''N	4°20'48.418''W	10	Sandy mud
SRQ1-I25	48°16'53.868''N	4°23'49.632''W	7.4	Gravelly mud
SRQ1-I26	48°17'15.288''N	4°23'37.571''W	16	Mud
SRQ1-I27	48°17'34.26''N	4°24'20.087''W	13.4	Gravelly mud
SRQ1-I28	48°17'47.04''N	4°25'43.247''W	14.7	Sandy mud
SRQ1-I30	48°19'18.588''N	4°32'13.02''W	5.2	Mud and sandy
SRQ1-I31	48°21'18.468''N	4°27'32.157''W	8.5	Muddy sand
SRQ1-I32	48°22'41.88''N	4°27'5.615''W	5.2	Sandy mud
AL2013-I01	48°14'9.96''N	4°14'2.759''W	4.5	Sandy mud
AL2013-I02	48°13'15.312''N	4°15'32.687''W	4.5	Mud and sandy
AL2013-I03	48°13'9.3''N	4°15'26.244''W	5.4	Muddy sand
AL2013-I04	48°12'21.96''N	4°17'58.307''W	2.7	Sandy mud
AL2013-I06	48°13'46.956''N	4°14'55.248''W	3	Gravelly muddy
AL2013-I08	48°11'34.908''N	4°15'13.355''W	3.9	Sandy mud
AL2013-I09	48°11'34.908''N	4°15'2.555''W	5.78	Gravelly muddy
AL2013-I10	48°14'6.396''N	4°15'10.8''W	1	Sandy mud
AL2013-I12	48°14'20.76''N	4°13'26.472''W	1	Sandy mud
AL2013-I13	48°14'25.188''N	4°13'14.484''W	?	Gravelly mud

Table III-1: Location of surface sediment samples, depths and deposit environments.

III.3.1.2. Mosses from the periphery of the Bay of Brest

Moss pollsters are well-known as major traps for pollen rain (*Faegri and Iversen, 1989*). Bulk mosses have been used in palynology to accurately record the surrounding vegetation even if the representativeness of the vegetation cover through moss samples is still under discussion (*Boyd, 1986; Gaillard et al., 1994; Ruffaldi, 1994; Hicks and Birks, 1996; Vermoere et al., 2000; Räsänen et al., 2004*). Furthermore, the time elapsed during the deposition of pollen grains must be considered, mainly depending on large interannual variations in pollen productivity (*Hicks et al., 2001*), as well as moss types characterized by specific differential growth rates (*Pitkin, 1975; Pakarinen and Tolonen, 1977; El-Daoushy et al., 1982; Sonesson et al., 2002*). According to previous studies, mosses are assumed to record 1-2 years (*Caseldine, 1981; Cundill, 1991*) or up to 10-15 years (*Crowder and Cuddy, 1973; Bradshaw, 1981; Mulder and Janssen, 1998*) of pollen rain.

In our study, two moss samples of approximately 10 cm² were collected in each of the 12 selected stations around the BB, near the coastline and far from urban areas (Figure III.1a and Table III.2). Sampling stations were carefully selected in order to describe the real diversity of coastal environments, including shoreline cliffs (“Pointe du Diable”, this location is rather anthropized), moors (“Fraternité”, “Pointe de Dinan”), hedgerows (“Quelern/Persuel”, Bay of Fret and “Pen Ar Vir”), forests (“Landévennec”), and fixed dunes (“Bay of Goulien”). Mosses can be divided into

three parts: green shoots, brown shoots, and moss humus (*Cundill, 1991*). Only the moss (green and brown parts) is considered for pollen analyses, the soil fraction is excluded.

Station name	Latitude	Longitude
Pointe de Dinan	48°14'14.27''N	4°33'32.40''W
Pointe de Dinan 2	48°14'14.27''N	4°33'32.40''W
Bay of Goulien	48°15'03.27''N	4°32'31.58''W
Fraternité - Roscanvel	48°18'33.1''N	4°33'57.1''W
Quélern - Persuel	48°17'30.0''N	4°33'01.1''W
Bay of Fret	48°17'07.00''N	4°28'27.4''W
Pen Ar Vir	48°17'17.5''N	4°25'41.1''W
Bay of Poulmic	48°16'36.9''N	4°21'13.7''W
National forest Landévennec	48°17'29.5''N	4°18'44.5''W
Keramenez	48°19'58.2''N	4°24'30.9''W
Kernizi	48°21'50.9''N	4°25'39.3''W
Pointe du Diable	48°21'18.6''N	4°33'31.8''W

Table III-2: Location of moss sampling areas.

III.3.2. Palynological study

III.3.2.1. Laboratory procedure

Palynomorph extraction was performed at UMR 7194 CNRS (French National Museum of Natural History) on the 10-150 μm fraction. Twelve moss samples were primarily crushed through a 150 μm sieve with distilled water. The laboratory procedure for moss samples consisted of acetolysis (*Erdtman, 1969*). Forty-one BB marine surface sediments were analyzed following a standard protocol described by *de Vernal et al. (1999)* that includes 10% HCl and 70% HF to remove carbonate and siliceous fractions, respectively. Heavy liquid was also applied to remove particles with the highest density. In total, fifty three (41 surface sediments and 12 moss samples) final residues were mounted between slides and coverslips with glycerine jelly. Palynomorph concentrations were calculated through the marker grain method (*Stockmarr, 1971; de Vernal et al., 1999; Mertens et al., 2009*). This method consists of adding aliquot volumes of *Lycopodium* spores before the palynological treatment, these exotic spores being then counted in parallel with fossil palynomorphs.

III.3.2.2. Palynological identification

For each analyzed sample, 150 to 200 pollen grains have been identified following *Faegri and Iversen (1989)*, *Moore et al. (1991)*, *Reille (1995)* and *Beug (2004)*. Cereal crops (*Cerealia*-type) have been distinguished from total Poaceae through their >45 µm diameter and their >10 µm annulus pore size (*Joly et al., 2007*). The three species of *Plantago* occurring in our study area have been determined from palynological observations following *Beug (2004)*. Because of their low palynomorph concentrations, a small number of samples contained between 100 and 150 pollen grains but were not discarded, according to *Fatela and Taborda (2002)*. Sixty-five different taxa in total, with pollen, dinoflagellate cysts (dinocysts) and other non-pollen palynomorphs (e.g. spores, amoebas, freshwater and marine micro algae, foraminiferal linings) were then identified in the sediments and mosses (Tables III.3, III.4) using a Leica DM 2500 at magnifications of x630 and x1000. Pollen percentages (assemblages) were calculated on a pollen sum that excludes spores and non-identified pollen, and pollen concentrations were expressed in number of pollen grains/cm³ of dry sediment.

Pollen taxa	Surface sediment samples				Moss samples	Vegetation type
	occurrences	Average percentages (%)	Standard deviations	Maximum percentages (%)	sample occurrences	
<i>Acacia</i>	X	X	X	X	3	Forest
<i>Alnus</i>	41	8,28	4,2	26	9	Riparian forest
<i>Apiaceae</i>	3	0,21	0,4	6,7	1	Herbaceous
<i>Asterioideae</i>	12	0,39	0,6	2,2	7	Herbaceous
<i>Betula</i>	19	1,26	1,4	5,6	9	Forest
<i>Brassicaceae</i>	28	1,71	1,4	5,6	10	Herbaceous
<i>Cannabis</i>	1	0,02	0	1	X	Herbaceous
<i>Caryophyllaceae</i>	2	0,04	0,1	1	5	Forest
<i>Castanea</i>	31	2,49	1,7	7,3	6	Herbaceous
<i>Centaurea</i>	X	X	X	X	1	Herbaceous
<i>Chenopodiaceae</i>	27	1,81	1,3	8,3		Herbaceous
<i>Cichorioideae</i>	19	1,02	1,1	5,6	8	Herbaceous
<i>Corylus</i>	41	10,94	3,3	20	12	Forest
<i>Cupressaceae</i>	12	0,8	1,4	5,6	1	Forest
<i>Cyperaceae</i>	4	0,10	0,2	1,5	X	Herbaceous
<i>Cytisus</i>	2	0,05	0,1	1,1	X	Herbaceous
<i>Dactylis</i>	X	X	X	X	1	Herbaceous
<i>Dipsacaceae</i>	X	X	X	X	6	Herbaceous
<i>Ephedra</i>	1	0,02	0	1	X	Herbaceous
<i>Ericaceae</i>	14	0,52	0,7	2,2	7	Herbaceous
<i>Fabaceae</i>	7	0,29	0,5	4,5	X	Herbaceous
<i>Fagopyrum</i>	1	0,02	0	0,9	X	Crops

<i>Fagus</i>	11	0,34	0,5	2	4	Forest
<i>Filipendula</i>	1	0,02	0	0,9	X	Herbaceous
<i>Fraxinus</i>	21	1,05	1,1	7,1	9	Forest
<i>Geranium</i>	1	0,02	0	1	X	Herbaceous
<i>Hedera</i>	13	0,65	0,9	5,6	8	Forest
<i>Ilex</i>	14	0,48	0,6	4	6	Forest
<i>Juglans</i>	X	X	X	X	1	Forest
Lamiaceae	X	X	X	X	1	Herbaceous
<i>Mercurialis</i>	9	0,35	0,5	3,8	4	Herbaceous
<i>Nuphar</i>	X	X	X	X	1	Herbaceous
<i>Pinus</i>	41	12,91	4,5	33	12	Forest
<i>Plantago coronopus</i>	11	0,41	0,6	3,2	2	Herbaceous
<i>Plantago lanceolata</i>	6	0,29	0,5	3,5	2	Herbaceous
<i>Plantago maritima</i>	21	1,10	1,2	5,6	7	Herbaceous
<i>Plantago spp</i>	2	0,05	0,1	1	1	Herbaceous
Poaceae	41	15	8	38,9	12	Herbaceous
<i>Cerealia type</i>	25	1,1	1,2	4,3	5	Crops
<i>Polygonum aviculare</i>	1	0,02	0	1	X	Herbaceous
<i>Populus</i>	13	0,5	0,7	3	6	Forest
<i>Potamogeton</i>	5	0,23	0,4	2,9	X	Herbaceous
Primulaceae	4	0,17	0,3	4,4	X	Herbaceous
<i>Quercus</i>	41	25,69	7	45	12	Forest
<i>Quercus ilex</i>	2	0,04	0,1	0,9	X	Forest
<i>Radiola linoides</i>	1	0,02	0	1	X	Herbaceous
Ranunculaceae	2	0,09	0,2	2	3	Herbaceous
Rosaceae	3	0,2	0,6	1,9	4	Herbaceous
<i>Rubiaceae</i>	X	X	X	X	1	Herbaceous
<i>Rumex</i>	10	0,36	0,6	2	X	Herbaceous
<i>Salix</i>	22	1,51	1,6	9,7	2	Riparian f
<i>Saxifraga</i>	5	0,24	0,4	2,8	X	Herbaceous
Scrophulariaceae	1	0,02	0	1	X	Herbaceous
<i>Taraxacum</i>	X	X	X	X	1	Herbaceous
<i>Tilia</i>	1	0,02	0	0,8	X	Forest
<i>Trifolium</i>	X	X	X	X	2	Herbaceous
<i>Typha / Sparganium</i>	X	X	X	X	1	Herbaceous
Type-Ulex	1	0,05	0,1	2	3	Herbaceous
<i>Ulmus</i>	33	2,04	1,4	7,8	3	Forest
Urticaceae	15	1,12	1,5	7,4	6	Herbaceous
Valerianaceae	X	X	X	X	1	Herbaceous

Table III-3: Pollen taxa occurrences, average, maximum percentages, and standard deviations in the overall marine surface sediments and in the overall moss samples, with the vegetation-type attribution.

Dinocyst Taxa	Occurrences in marine samples	Average percentages (%)	Maximum percentages (%)	Other NPP Taxa	Occurrences in marine samples	Occurrences in moss samples
<i>Ataxodinium choane</i>	1	0	9	Trilete spore	37	4
<i>Lingulodinium machaerophorum</i>	29	25	100	Monolete spore	32	3
<i>Operculodinium centrocarpum</i>	8	2	27	Macrospore	16	2
<i>Operculodinium longispinigerum</i>	1	0	10	<i>Polypodium</i> spore	27	4
<i>Spiniferites belerius</i>	19	11	50	<i>Asplenium</i> spore	3	3
<i>Spiniferites bentorii</i>	36	37	75	Woodsia spore	1	1
<i>Spiniferites delicatus</i>	4	2	50	Foraminiferal linings	35	0
<i>Spiniferites membranaceus</i>	22	11	50	Microalgae	26	0
<i>Spiniferites mirabilis</i>	2	0	8	<i>Radiosperma corbiferum</i>	1	0
<i>Spiniferites ramosus</i>	1	0	8	<i>Euglypha spp</i>	2	11
Cyst of <i>Pentapharsodinium dalei</i>	5	1	14	<i>Concentricystes</i>	1	0
<i>Selenopemphix quanta</i>	6	1	18	Prasinophyceae	1	0
				Tintinnid	2	0
				<i>Cyclopyxis spp</i>	0	6

Table III-4: Non-pollen palynomorph taxa occurrences, average and maximum percentages in the overall marine surface sediments from the Bay of Brest.

III.4. Results

III.4.1. Marine surface sediments

III.4.1.1. Pollen data

A total of 51 taxa have been identified in total in the BB sediments and taxa reaching percentages higher than 2% have been graphically depicted on a simplified pollen spectrum (Figure III.3a). Average pollen concentrations are about 310,000 grains/cm³ and pollen assemblages are characterized by similar major taxa (e.g. deciduous *Quercus*, *Corylus*, *Pinus*, *Alnus*, or Poaceae) whatever the study site considered in the BB (Figure III.3a). Trees, especially *Quercus*, *Corylus*, *Pinus*, and *Alnus*, are much more highly represented than herbaceous taxa. Other tree pollen grains were frequently counted but never exceeded 20%, such as *Castanea*, *Betula*, and *Ulmus*. In addition to Poaceae, the most represented herbaceous taxa are Chenopodiaceae, Urticaceae, Brassicaceae,

Cichorioideae, and *Plantago* spp. The occurrences of cereal crops (>45 µm diameter) are scarce in BB sediments. Moreover, the overall low diversity (51 taxa) is probably related to the limited surface and uniformity of the BB watersheds (2,645 km² in *Troadec and Le Goff, 1997*), as compared to other estuaries fed by major rivers and therefore draining large watersheds encompassing more varied environments (e.g. Loire watersheds in *Ganne et al., 2016*). A pie chart has thus been made to: i) summarize the four main vegetation groups of identified taxa (forest trees, riparian taxa, herbs, and cereal crops), and ii) average the obtained percentages for all samples in order to provide a general overview of vegetation types recorded within BB sediments (Figure III.4). As previously mentioned, trees are the dominant group (about 57%), followed by herbaceous taxa (around 25%), and riparian forest (around 10%), while cereal crops only represent 1% of pollen assemblages.

III.4.1.2. Dinoflagellate cyst data

In addition to pollen grains, dinocysts were counted on the same palynological slides. A total of 15 different taxa were identified (Figure III.5a). Dinocyst concentrations are low (mean values of 20,600 cysts/cm³), with an average of 11 specimens and a maximum diversity of six taxa per slide. Contrary to pollen data, dinocyst assemblage and spatial distribution interpretations are therefore doubtful. Nevertheless, the main taxa (*Lingulodinium machaerophorum*, *Operculodinium centrocarpum*, *Spiniferites membranaceus*, *Spiniferites ramosus*, *Spiniferites belerius*, *Spiniferites delicatus*, *Spiniferites bentorii*, *Spiniferites mirabilis*, cysts of *Pentapharsodinium dalei*, and *Selenopemphix quanta*) can be expressed in concentrations (cysts/cm³). Also, the distribution of total cyst concentrations in BB sediments can be mapped (Figure III.5b), highlighting the highest values in the centre of the BB, aligned with the river axis (i.e. aligned with main freshwater inputs bringing nutrients to the BB) but outside main bottom channels where currents are stronger. In these areas, dinocyst assemblages comprise species typical for estuarine conditions, i.e. consisting in taxa characterizing freshwater-related/stratified habitats (*L. machaerophorum*; *Morzadec-Kerfourn, 1977, 1979*) as well as taxa related to fully marine conditions (*S. ramosus*, *O. centrocarpum*; *Morzadec-Kerfourn, 1977, 1979*).

III.4.2. Mosses

A total of 50 pollen taxa were recognized, including 14 arboreal taxa (mainly *Quercus*, *Corylus*, *Fagus*, *Betula*, and *Castanea*) and 32 herbaceous ones (mainly Brassicaceae, Asteraceae, Poaceae, Ericaceae, Rosaceae, and *Plantago* determined at the species level: *Plantago maritima* type, *Plantago coronopus* type, *Plantago lanceolata* type), cereal crops, and few aquatic plants (Figure III.3b).

Besides *Quercus* occurring in all samples, pollen spectra are different depending on the environment surrounding the sampling station, therefore exhibiting some characteristic taxa. Indeed, the dune-type area (station: *Bay of Goulien*) is mainly characterized by Brassicaceae pollen, and to a lesser extent by other herbaceous taxa such as Cichorioideae, Asteroideae, Ranunculaceae, Fabaceae (*Trifolium* type), Poaceae, and finally *Pinus* and *Quercus*. Poaceae and Ericaceae both represent a significant part of the pollen content in moor environments (stations: “*Pointe du Diable*”, “*Pointe de Dinan*” 1 & 2) where *Plantago maritima* is recognized and *Ulex* is a noticeable component in more advanced moors (station: *Fraternité-Roscanvel*). Hedgerow meadows (stations: *Quelern-Persuel*, *Bay of Fret*, *Pen Ar Vir*, *Keramenez*, *Kernizi*) are characterized by *Quercus*, *Corylus*, and many Poaceae including Rosaceae, Asteraceae, Ranunculaceae, and Caryophyllaceae. As expected, forest environments around the BB (stations: *Bay of Poulmic* and *Landevennec forest*) are marked by large amounts of tree pollen (around 60%; *Pinus*, *Quercus*, *Fagus*, *Corylus*, *Betula*). In addition to pollen, a few NPP, particularly several amoebas (*Euglypha* and *Cyclopyxis*), were identified that were especially present in large numbers in the mosses collected in hedgerow and forest environments.

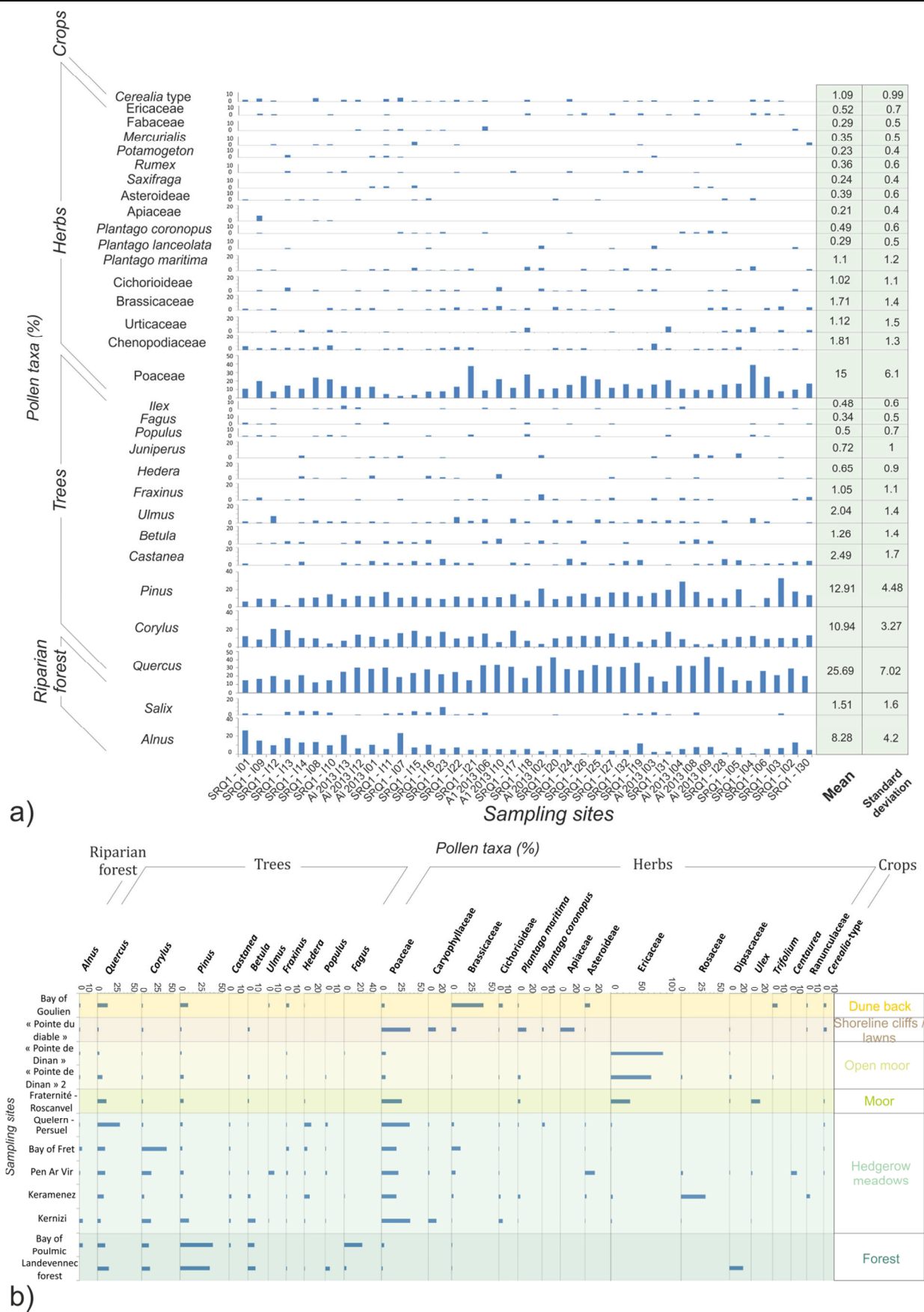


Figure III-3: Pollen spectra (major taxa higher than 2% in at least one sample are represented) in a) surface sediment samples from the Bay of Brest (BB), and b) continental mosses collected from the periphery of the BB.

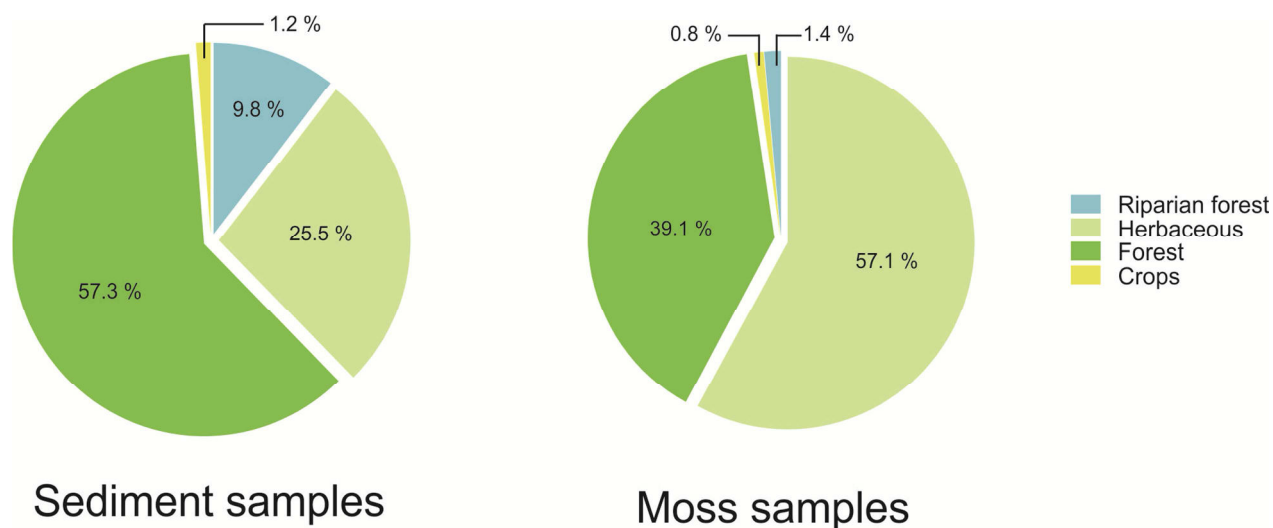


Figure III-4: Pie charts of average pollen percentages (taxa grouped in vegetation-types; see Table III.3) in surface sediment and moss samples.

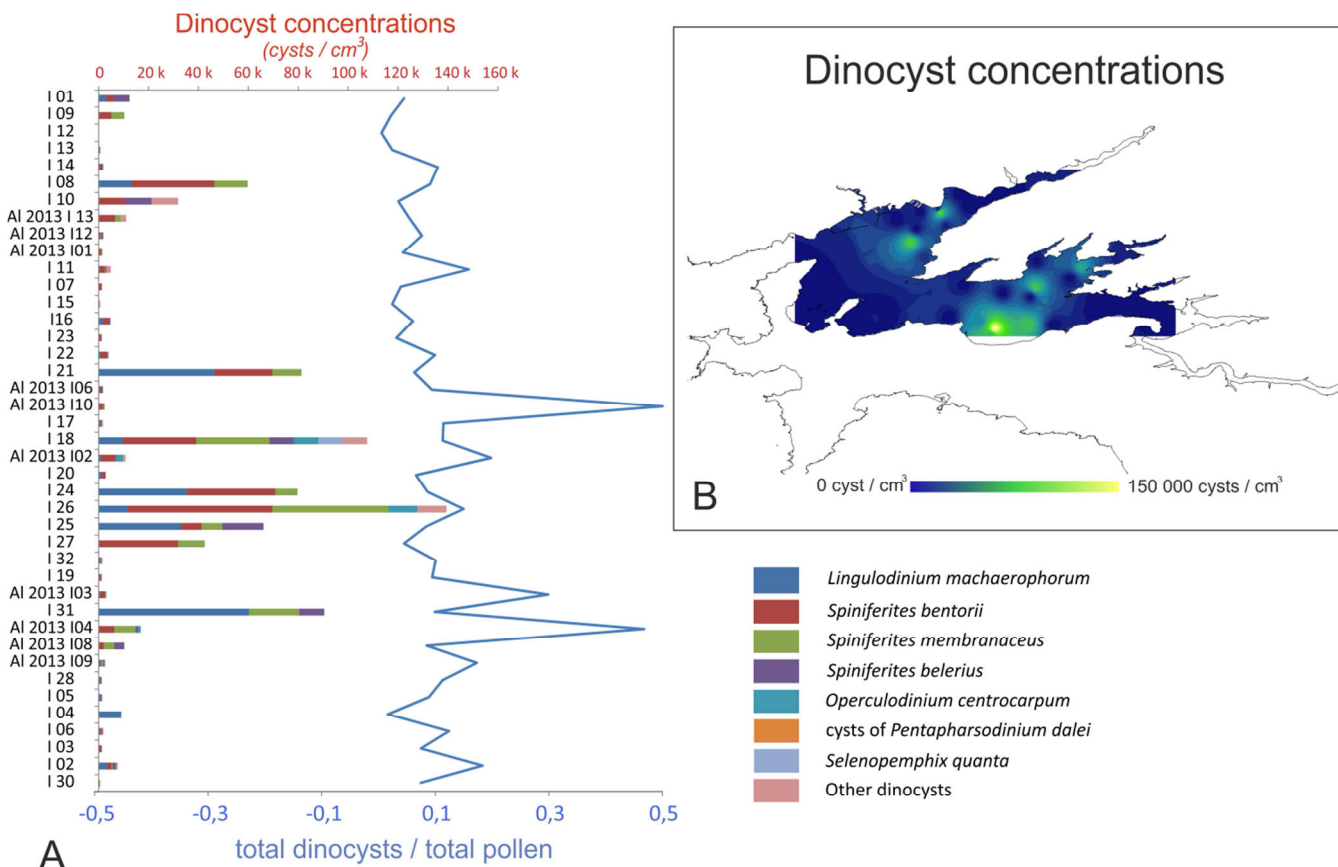


Figure III-5: Modern dinocyst records in the Bay of Brest (BB) : a) Diagram showing dinocyst concentrations (total and specific) as well as the dinocyst / pollen ratio, and b) Distribution map of total dinocyst concentrations in modern BB sediments (41 surface sediments) performed with the ArcGIS software using the Inverse Distance Weighted method (interpolation between different pointers done by averaging values of sample data points in the neighborhood with values becoming higher from bottom to top and from right to left).

III.5. Discussion

III.5.1. Mosses: pollen collectors of surrounding vegetation

As described above, pollen content in mosses is characterized by the occurrence of specific taxa (e.g. Ericaceae, *Plantago* spp) or the high abundance of some of them (*Quercus*, *Pinus*, Poaceae) related to their close environment. Nevertheless, representativeness of the different vegetation-type groups worked out from the continental vegetation cover, in mosses and modern sediments highlights distortions in the pollen record. The average of pollen grain percentages in all mosses shows a high proportion of tree taxa (39.1%; Figure III.4) when compared with the low forest cover characterizing BB watersheds (11.6%, cf. Figure III.2a-b). The riparian forest taxa are poorly represented within mosses (1.4%, Figure III.4), since most of analyzed mosses have been retrieved in coastal environments (dune backs, coastal lawns or cliffs and moorlands, mainly characterized by herbaceous taxa such as Ericaceae, *Plantago coronopus*, Brassicaceae, Caryophyllaceae, or Apiaceae) away from wetland and river environments. Moreover, the quasi-absence of salt meadow species is due to the non-sampling of saline environments (schorres and supratidal zones) which correspond to the ecological preferences of halophytes (such as Chenopodiaceae including *Salicornia*, *Beta maritima*, *Halimione*, *Atriplex*...).

While many agricultural areas are found around the BB (Figure III.2a-b), pollen grains of cereal taxa are always rare in mosses (0.8% of the total average, Figure III.4), even when the surroundings correspond to agricultural environments (cf. Keramenez in the south of the Plougastel Peninsula; Figure III.1a). Scarcity of crop indicators is probably enhanced in our study by the sampling itself that has been done away from anthropic and agricultural areas, but can be mainly explained by the low dispersion of these pollen grains (*Sjögren et al., 2015*). Nevertheless, these imperfections excepted, the analysis of the pollen content trapped in mosses suggests that they record local vegetation from a narrow surrounding area around the collection site.

In modern BB sediments, pollen grain deposition shows the same taxonomic diversity but with very different values than in mosses, related to other processes (tidal dynamics, fluvial inputs, taphonomic processes ...). Taking into account the relative stability of the surrounding vegetation cover during the last decades (National Botanical Conservatory of Brest, oral comm.) and the last mapping data set updated in 2006 for the studied area (Corine Land Cover 2006), the recorded time difference in mosses (1-2 to 10-15 years) and sediments (about 30 years) cannot be invoked to explain differences observed between pollen spectra recorded in mosses and those of sediments. For example, the proportion of tree taxa pollen in mosses is 39.1% compared to 57.3% in BB sediment

samples. Accordingly, herbaceous taxa display an opposite proportion with 57.1% in mosses and 25.5% in sediments, highlighting once more the low transport of herbaceous pollen grains (which are mostly entomophilous whereas trees are rather anemophilous). Moreover, while riparian forest taxa show low percentages in mosses (1.4%; Figure III.4), they are over-represented in BB sediments (9.8%; Figure III.4). Indeed, while pollen grains trapped in mosses mainly result from aerial transport, pollen grains fossilized in the BB are mainly transported by rivers, keeping in mind that dominant winds blow from the ocean to the continent (Figure III.1b) and do not represent an important source of pollen grains in the BB. Considering amoebas, their noticeable occurrence in mosses, especially those collected in forest environments, compared to their quasi-absence in sediment samples underline their continental relationship. The comparison between pollen data obtained in mosses and marine sediments highlights the requirement to characterize the modern distribution of pollen grains within the whole BB in order to understand the present-day underlying forcing mechanisms on pollen fossilization. This will then allow us to better interpret past vegetation dynamics during the Holocene through sediment cores retrieved in the BB.

III.5.2. Understanding the overall distribution of pollen grains in modern BB sediments

III.5.2.1. Over- and under-representation of arboreal and herbaceous pollen taxa

Average pollen grain proportions in modern sediments (Figure III.4) show that arboreal taxa are well represented in BB sediments (around 50-60%), whatever the studied sample (Figures III.3a and III.4), while values recorded in mosses are around 40% (with significant differences according to sampled sites, Figures III.3b and III.4). This result highly differs from the 12% (Figure III.2b) of continental surface covered by forests on BB watersheds through CLC. A similar result has been shown further south in the Loire estuary by *Ganne et al. (2016)*. Trees (especially *Corylus* and *Quercus*) are major components of hedgerow meadows and forested environments in BB sediments, arboreal pollen grains of both environments are considered together in this study while the hedgerow meadows group is embedded in “cultivated areas” in CLC (cf. Figure III.2a). This different way to group pollen taxa could then artificially enhance the distortion between tree pollen percentages estimated in BB sediments and calculated from regional CLC map of the vegetation cover (Figure III.2a). Also, the over-representation of arboreal taxa in sediments can be due to transportation issues. Indeed, studies quantifying pollen grains in the atmosphere showed that tree pollen grains are

better represented than any other pollen taxa (*Romano et al., 1988; Xu, 1993*). Furthermore, arboreal pollen production is higher than that of herbaceous plants (*Broström et al., 2008; Mazier et al., 2015; Sjögren et al., 2015*). Finally, taphonomy issues may be involved; pollen grains of some trees being well preserved during fossilization due to their higher resistance to oxidation processes (*Lebreton et al., 2010*).

Generally, herbaceous taxa percentages, especially *cerealia* pollen grains (1%), are extremely low in BB sediments, compared to open, especially agricultural, areas that are largely predominant on the BB watersheds (around 40% of temporary grasslands or wastelands, Figure III.2b-c). It has indeed been shown that Poaceae pollen grains generally undergo little transportation and further are produced in small amounts relative to tree pollen grains (*Broström et al., 2008; Sjögren et al., 2015*). Pollen dispersion and productivity can therefore explain the bias between vegetation cover and modern palynological records in BB sediments (*Prentice, 1985; Sugita, 1994*). More specifically, aérohalin grasslands, moors (e.g. Ericaceae, *Ulex*) and halophytic vegetation (e.g. Chenopodiaceae) are major vegetation components of the Atlantic Coast. Their scarcity in modern BB sediments can partly be explained by the fact that they only cover a low surface in continental surroundings (Figure III.2a-b). Consequently, a strong representation in any fossil sequences will probably suggest a strong influence of salty environments and coastal marshes in the studied site. However, it is important to note that most of their components (e.g. Caryophyllaceae, Chenopodiaceae) also have ruderal ecological preferences. Finally, ruderal pollen and adventitious pollen are commonly used to discuss past human agricultural practices since the Neolithic (e.g. *Fernane et al., 2014*). Their general underrepresentation in modern BB sediments must be kept in mind when considering Holocene palynological records and a small representation of these taxa in Holocene pollen assemblages will therefore be particularly significant, especially if coupled with other tenuous anthropogenic markers.

III.5.2.2. Specific distribution patterns of selected pollen taxa and palaeo-ecological significances

Despite an evident homogeneity in pollen taxa distribution that could be attributed to estuarine hydrodynamics mixing suspended materials within the BB (*Pommepeuy et al., 1979*), different specific patterns can be observed when taxa are considered independently in their maximum range of percentages calculated for all BB modern sediments (Figure III.6). Maps have been produced for selected taxa so as to highlight specific characteristics inherent to each of them,

providing useful information for addressing future Holocene palaeo-ecological interpretations in the BB.

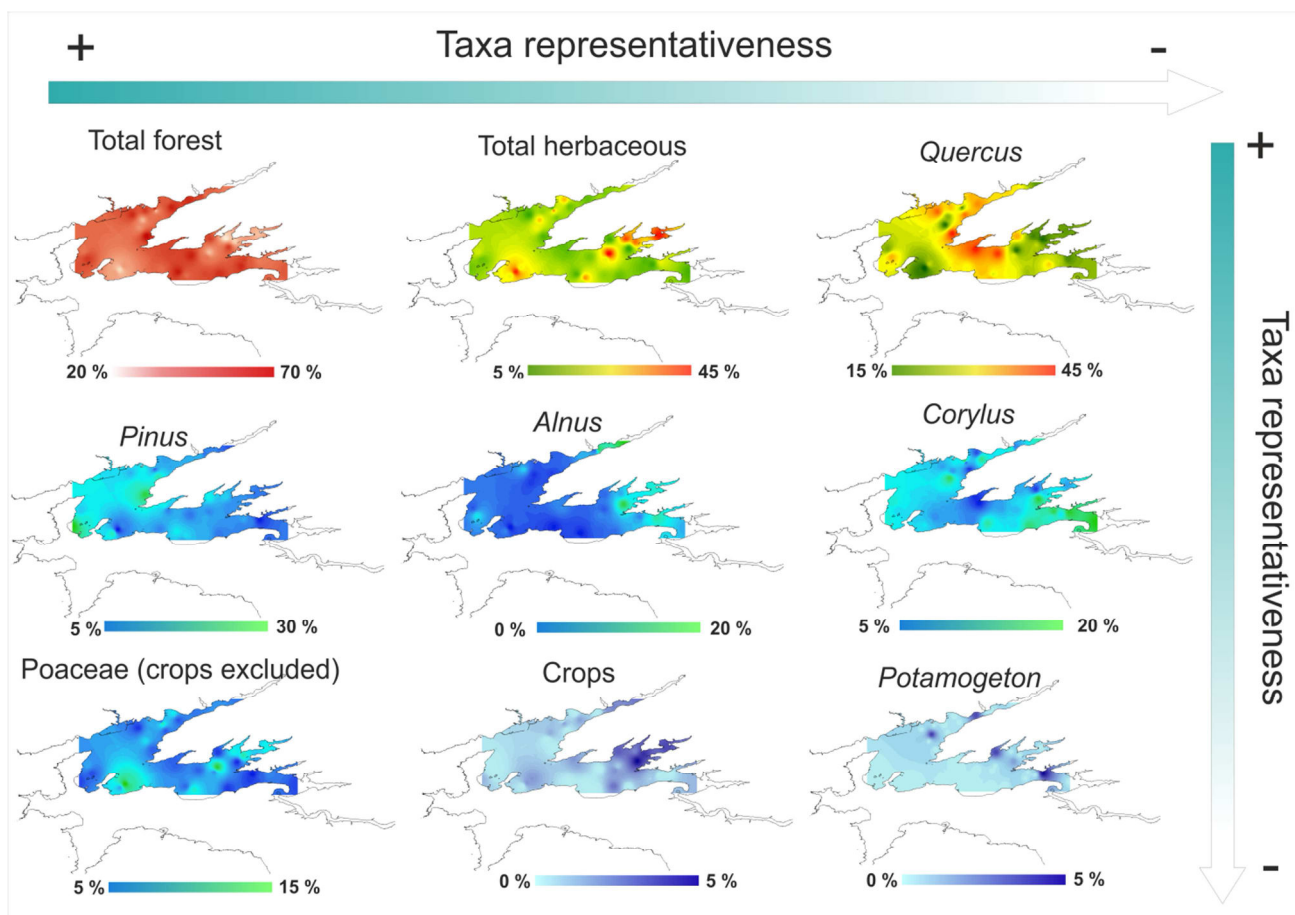


Figure III-6: Distribution maps of selected pollen taxa across the Bay of Brest (BB, 41 surface sediments) performed with the ArcGIS software using the Inverse Distance Weighted method (interpolation between different pointers done by averaging values of sample data points in the neighborhood with values becoming higher from bottom to top and from right to left).

III.5.2.2.1. *Quercus* and *Corylus*

Tree pollen grains show a relatively uniform distribution pattern within the BB. However, *Corylus* percentages are slightly higher close to river mouths (particularly the Aulne), while the distribution of *Quercus* percentages shows slightly higher values in the south of the Plougastel Peninsula (Figure III.6). *Corylus* - and *Castanea* - spread widely in the southern BB, mainly stem from the Aulne and Daoulas watersheds which are characterized by richer soils (sedimentary basement). In contrast, the Elorn and Penfeld watersheds are characterized by poorer soils (igneous rock basement) (Troadec and Le Goff, 1997). Taking into account the fact that *Quercus* is an acidophilous species, and *Corylus* is preferentially located on richer soils, a watershed effect may be responsible for the distribution of pollen taxa (Tarakcioglu et al., 2003; Szymura and Szymura, 2013).

III.5.2.2.2. Poaceae and cereal crops

All Poaceae taxa (Poaceae and crop pollen grains) are found rather uniformly in the BB, with a slight increase noted close to main river outflows (Figure III.6). The low mean percentages of these taxa in present-day BB sediments lead us to consider that a lack of crop pollen in Holocene pollen records does not necessarily indicate the absence of agriculture practices on land. Besides, the fact that crop pollen grains are rather obviously distributed at river mouths, and particularly at the Daoulas one, suggests that anthropic signals will be more easily trapped by Holocene sediment cores located close to main BB Rivers.

III.5.2.2.3. *Alnus* and *Potamogeton*

Alnus, as well as *Potamogeton* (freshwater plant), are unevenly recorded in BB sediments, with the highest percentages found in the eastern BB close to the main river mouths (Elorn, Daoulas, and Aulne; Figure III.6). Although riparian forests are rare on BB watersheds, riparian taxa (mainly including *Alnus*) are well represented in present-day BB sediments (around 10%; cf. Figure III.4). Significant abundances of these taxa may be related to good preservation in sediments since these pollen grains are known to be quite resistant to oxidation processes (*Havinga, 1967; Campbell, 1999; Lebreton et al., 2010*). *Alnus* pollen grain distribution close to river mouths leads us to consider this taxon as mainly transported by rivers and therefore as a potential proxy for fluvial discharges in Holocene palaeoenvironmental studies carried out in the BB, such as also recently suggested in Holocene sequences retrieved in the Loire (*Ganne, A, PhD ongoing*).

III.5.2.2.4. *Pinus*

Pinus displays a distribution pattern opposite to that of cereal crops, being principally found close to the “Goulet”, i.e. in the western BB towards the Atlantic Ocean, while percentages are obviously very low close to river mouths (Figure III.6). Since this pollen is often related to a more efficient transportation under aeolian currents (*Tauber, 1967; Mudie, 1982; Niklas, 1985; Rousseau et al., 2008*), prevailing westerly winds cannot explain its distribution within the BB. Since Poaceae and *Alnus* dominate the eastern inner part of the BB, it tends to generate a decreasing gradient in *Pinus* percentages from west to east. We may therefore suggest a relationship between *Pinus* increases and lower fluvial / higher marine influences in the BB. The absence of *Picea* pollen in pollen spectra, while plantations exist in the surrounding coniferous forests, can be explained by the large size of these pollen grains affected by rapid settling as well as by the low pollination rates of these trees (*Eisenhut, 1961; Sugita et al., 1999*).

III.6. Conclusion

The present-day comparative analysis of pollen assemblages as recorded in Bay of Brest (BB) marine surface sediments and in mosses, with the vegetation cover characterizing the current hinterland of BB watersheds, provides essential information on how to accurately interpret palynological signals in the studied area. While pollen records from mosses are representative of the environment surrounding sampled sites, pollen data from BB sediments provides more regional information related to fluvial processes and current influences. More specifically, we highlight a strong distortion between forests that are over-estimated and open areas that are under-estimated in pollen records, with an especially clear under-representation of cereal crops. Moreover, despite certain homogeneity in pollen percentages recorded in BB sediments probably resulting from BB hydrodynamics, some gradients can be depicted within the maximum ranges of percentages of some taxa. Subsequently, *Alnus* distribution in the BB appears linked with fluvial dynamics, being closer to river mouths, and may thus represent an adequate proxy for Holocene palaeo-fluvial discharges, while *Pinus* appears linked with marine inflows and outflows within the BB. These palynological observations will therefore lead us to better interpret past vegetation dynamics in this complex BB estuarine system, and also highlight the difficulty in reconstructing land use by human activities through pollen indexes from marine sediments. These hypotheses will be considered later on: i) for the last century at an annual timescale resolution in a core retrieved close to the Daoulas river, and ii) for the last 9,000 years BP at a multidecadal timescale resolution with several long cores retrieved in the BB, this bay representing a favorable study case for understanding Holocene climatic and anthropic forces operating there at a regional scale.

Transition entre les chapitres 3 et 4

En Rade de Brest, l'analyse comparative entre les assemblages polliniques actuels enregistrés dans les sédiments de surface et les mousses d'une part, et la couverture végétale des bassins versants d'autre part, nous fournit des informations essentielles pour l'interprétation des signaux palynologiques dans la zone d'étude. Alors que les mousses terrestres enregistrent un signal pollinique proximal aérien par rapport aux sites d'échantillonnage, les sédiments de surface fournissent des informations intégrées sur une échelle plus régionale et sont impactés par le fonctionnement hydro-sédimentaire du milieu en question. Dans le détail, nous avons mis en évidence plusieurs points majeurs :

1) Une forte distorsion dans la représentativité en pourcentages des taxons arboréens, qui sont nettement surestimés par rapport à la couverture végétale réelle des zones forestières, tandis que les zones plus ouvertes à végétation herbacée sont nettement sous-estimées dans les spectres polliniques modernes.

2) Les surfaces agricoles et les zones de cultures céréalières sont particulièrement sous-représentées dans les spectres polliniques actuels, incitant à prendre en compte dans la discussion relative à la dynamique d'occupation du territoire, les indices polliniques d'anthropisation, non pas en termes de présence/absence mais de variations au cours du temps sur un même site, dans les reconstructions paléoenvironnementales holocènes.

3) De plus, malgré une certaine homogénéité dans les pourcentages de pollen quantifiés dans les sédiments modernes, certains gradients de distribution ont pu être cartographiés. Ainsi, les pourcentages d'*Alnus*, maximaux au niveau des embouchures des principales rivières, laissent présager un lien entre l'occurrence maximale de ce taxon et la dynamique fluviale. Ainsi, nous suggérons que l'augmentation des pourcentages d'*Alnus* dans les sédiments holocènes de Rade de Brest pourrait être interprétée en termes d'intensification des paléo-décharges fluviales. De manière inverse, les pourcentages maximaux de *Pinus* semblent davantage être localisés à proximité du goulet, laissant envisager un lien entre son occurrence maximale et l'influence marine en Rade de Brest.

Ces observations actuelles nous conduisent ainsi vers une meilleure interprétation de la dynamique végétale passée (Holocène) et soulignent également la difficulté d'appréhender l'évolution de la dynamique d'occupation des sols et des activités agro-pastorales, à partir des seuls indices palynologiques. De plus, si les analyses combinées de grains de pollen et des dinokystes sont nombreuses sur l'Holocène, elles sont rarement menées à l'échelle du dernier siècle avec une résolution annuelle. Or, les changements environnementaux qui se sont opérés sur cette période de temps peuvent également être abordés à partir de données instrumentales physiques, géochimiques, ou biologiques. Par exemple, sur cette échelle de temps, le biais dans l'enregistrement pollinique (sur- ou sous-représentation de certains taxons en pourcentages) précédemment mis en lumière (*Lambert et al., 2017*) ainsi que l'influence des apports fluviaux ou marins sur la distribution des grains de pollen peuvent ainsi être discutés en parallèle avec la variabilité temporelle récente des précipitations, températures atmosphériques, ou encore par exemple du débit des rivières. Les apports fluviaux, dont les variations sont régies par des facteurs naturels (oscillations climatiques responsables de régimes fluctuant en termes de précipitations) et/ou anthropiques (modification de l'usage des sols sur les bassins versants), peuvent également être responsables de la prolifération d'algues toxiques au cours des dernières décennies (*Klouch et al., 2016a,b*). En effet, notre secteur

d'étude est aujourd'hui caractérisé par un important lessivage des sols, entraînant des apports conséquents en nutriments dans les systèmes aquatiques (Meybeck et al., 2006 ; Tréguer et De la Rocha, 2013). Les impacts de l'eutrophisation croissante des zones aquatiques sur la composition structurelle des communautés microbiennes côtières est un sujet d'étude très sensible en sciences environnementales, sachant que les variations de pH, d'humidité, et de concentrations en nutriments sont autant de forçages majeurs influençant considérablement la biodiversité sur plusieurs niveaux trophiques (Guillaud et Bouriel, 2007 ; Diaz et Rosenberg, 2008). En palynologie, l'analyse des dinokystes consiste alors en une approche indirecte permettant de reconstruire la paléobiodiversité des communautés de dinoflagellés et donc d'une des principales composantes de la productivité primaire connue pour sa sensibilité face aux changements environnementaux. Ainsi, les deux signaux palynologiques (marins pour les dinokystes et continentaux pour les grains de pollen) sont régulièrement étudiés conjointement (Combourieu-Nebout et al., 1998; Turon et al., 2003 ; Sangiorgi et Donders, 2004), constituant un continuum terre-mer impliquant un grand nombre de forçages naturels et humains.

La Baie de Daoulas enregistre aujourd'hui les efflorescences algaires toxiques les plus intenses au sein de la Rade de Brest (Klouch et al., 2016a). La paléobiodiversité des communautés de dinoflagellés a récemment été étudiée sur les derniers 150 ans (carotte I_09, fenêtre d'étude : 1870 à 2013 AD) à l'aide d'analyses paléogénétiques suggérant une intensification de la fréquence des blooms d'*Alexandrium minutum* depuis les années 1980 (Klouch et al., 2016b), espèce connue pour produire des toxines empêchant régulièrement la consommation des produits conchylicoles. Ainsi, nous nous proposons ici d'étudier la même carotte I_09 à très haute résolution afin de discuter en parallèle les signaux palynologiques et les nombreuses données instrumentales collectées pour la zone d'étude. Ceci nous permettra d'identifier précisément les différents facteurs clés (climatiques et/ou anthropiques) qui ont influencé les variations observées dans les spectres polliniques et les assemblages dinokystes. Cette étude amorce la dimension temporelle des changements environnementaux et écologiques qu'il nous faudra considérer dans le cadre des reconstructions paléoécologiques holocènes.

Chapitre IV.

Human-induced river runoff overlapping natural climate variability over the last 150 years: palynological evidence (Bay of Brest, NW France)

“Global and Planetary Change”, accepté

Lambert Clément, Penaud Aurélie, Vidal Muriel, Klouch Khadidja, Gregoire Gwendoline, Ehrhold Axel, Eynaud Frédérique, Schmidt Sabine, Ragueneau Olivier, Siano Raffaele

Abstract

For the first time a very high resolution palynological study (mean resolution of 1 to 5 years) was carried out over the last 150 years in a French estuarine environment (Bay of Brest; NW France), allowing direct comparison between the evolution of landscapes, surface water, and human practices on Bay of Brest watersheds, through continental (especially pollen grains) and marine (phytoplanktonic microalgae: cysts of dinoflagellates or dinocysts) microfossils. Thanks to the small size of the watersheds and the close proximity of the depositional environment to the mainland, the Bay of Brest represents an ideal case study for palynological investigations. Palynological data were then compared to published palaeo-genetic analyses conducted on the same core and to various available instrumental data, allowing us to better characterize past environmental variability since the second half of the 19th century in Western Brittany. We provide evidence of some clues of recent eutrophication and/or pollution that affected phytoplankton communities and which appears linked with increased runoff (higher precipitations, higher percentages of riparian forest pollen, decline of salt marsh-type indicators, and higher values of the XRF Ti/Ca signal), mainly explained by the evolution of agricultural practices since 1945 superimposed on the warming climate trend. We assume that the significant relay observed between dinocyst taxa: *Lingulodinium machaerophorum* and *Spiniferites bentorii* around 1965 then followed by *Spiniferites membranaceus* after 1985, attests to a strong and recent eutrophication of Bay of Brest surface waters induced by high river runoff combined with abnormally elevated air temperatures, especially obvious in the data from 1990. The structure of the dinocyst community has thus been deeply altered, accompanied by an unprecedented increase of *Alexandrium minutum* toxic form at the same period, as confirmed by the genetic quantification. Despite this recent major anthropogenic forcing, the fossil pollen sequence also records natural climate variability. We highlight, for the first time, a possible connection between climate (AMO modes) and fossil pollen records (especially tree pollination rates) in coastal sediments using tree percentage fluctuations as an indirect proxy for past sea surface and atmospheric temperatures.

Plan du chapitre

IV.1.	INTRODUCTION.....	131
IV.2.	BAY OF BREST ENVIRONMENTAL SETTINGS.....	133
IV.2.1.	Geomorphological and geographical contexts.....	133
IV.2.2.	Environmental settings of Bay of Brest watersheds.....	134
IV.2.3.	Climatological context.....	136
IV.2.3.1.	General overview.....	136
IV.2.3.2.	North Atlantic climatic oscillations.....	136
IV.3.	MATERIAL AND METHODS.....	137
IV.3.1.	Study core: sedimentological characteristics and age model.....	137
IV.3.2.	Palynological study.....	137
IV.3.2.1.	Laboratory procedure.....	137
IV.3.2.2.	Palynological identification.....	138
IV.3.3.	Foraminiferal analysis.....	139
IV.4.	PALYNOLOGICAL RESULTS FROM I_09 DAOULAS CORE.....	139
IV.4.1.	Palynomorph diversity and concentrations.....	139
IV.4.2.	Pollen assemblages.....	140
IV.4.3.	Dinocyst assemblages.....	141
IV.5.	4. DISCUSSION.....	144
IV.5.1.	Climate forcing on tree pollination rates.....	144
IV.5.2.	Major runoff increase over the last 60 years.....	146
IV.5.3.	Major trophic disturbances since 1990.....	148
IV.6.	5. CONCLUSION.....	152

IV.1. Introduction

During the past few decades, coastal environments have been increasingly studied worldwide due to natural fluctuations (e.g. climate variability and geomorphological changes) and anthropogenic pressures (e.g. eutrophication, soil artificialisation, CO₂ rejects) in order to better evaluate human forcing and future climate trends (e.g. *IPCC, 2014*). Furthermore, the effects of soil fertilization on the composition and structure of microbial coastal communities is one of the major topics of present-day environmental sciences, taking into account that changes in pH, moisture, and nutrient rates are assumed to greatly affect biodiversity over many trophic levels (*Guillaud and Bouriel, 2007; Diaz and Rosenberg, 2008*).

North-western European coastal environments are interesting case studies because of their connection to the main Atlantic atmospheric (e.g. North Atlantic Oscillation, NAO; and East Atlantic pattern, EA) and oceanic (e.g. Atlantic Multidecadal Oscillation, AMO; and Atlantic Meridional Overturning Circulation, AMOC) patterns that govern regional and global climates over different timescales. In Brittany (NW France), weather regimes and North Atlantic Sea Surface Temperatures (SST), are the main mechanisms that drive precipitation patterns and related river discharges (*Tréguer et al., 2014; Ruprich-Robert and Cassou, 2015*), as well as storm surges (*van Vliet-Lanoë et al., 2014*). As a major consequence, this region is today characterized by intense soil weathering, leading to intensive nutrient discharges in the coastal waters (*Meybeck et al., 2006; Tréguer and De La Rocha, 2013*).

In this context, palynological studies can provide essential information about past environmental conditions through combined analyses of phytoplanktonic microalgae (especially dinoflagellate cysts or dinocysts) and pollen grains (*Turon, 1984; Sanchez-Goñi et al., 2000; Turon et al., 2003; Mudie et al., 2007; García-Moreiras et al., 2015*). However, these studies, that are numerous for the Holocene, rarely cover the last century for which environmental changes can also be approached by instrumental data allowing comparison with palynological proxies.

Concerning pollen analysis, a well-known bias exists (i.e. over or under-representation) regarding the continental surface covered by vegetation and fossil pollen percentages calculated from modern sediment archives (e.g. *Gaillard et al., 1998; Mazier et al., 2015; Ganne et al., 2016*), as recently discussed for Bay of Brest watersheds versus modern sediments retrieved within the bay (*Lambert et al., 2017*). Furthermore, some studies highlight a large influence of climate-driven processes on the pollination rates of some trees (*van Vliet et al., 2002; García-Mozo et al., 2006; Besancenot and Thibaudon, 2012*), as well as on the transport of pollen grains through temporal variability of

precipitation and thus river runoffs. These fluvial discharge variations in water volume and nutrient load, according to natural and/or anthropogenic factors, may also be responsible for the recrudescence of toxic algal blooms over the past decades (*Klouch et al., 2016 a,b*). Dinocyst analysis then represents an indirect approach to the reconstruction of the palaeobiodiversity of dinoflagellate communities and thus of one of the major components of primary productivity known to be very sensitive to environmental changes. Both signals (marine for dinocysts and continental for pollen grains) are often studied together in palaeoenvironmental reconstructions (*Combourieu-Nebout et al. 1998; Turon et al., 2003; Sangiorgi and Donders, 2004*), constituting a land-sea continuum involving a large number of natural (oceanic and atmospheric) and human forcings. The comparison between the palynological data carried out along the last century and the instrumental dataset collected in the same area will allow us to thus precisely identify the different factors driving pollen and dinocyst variations, and to better interpret these palynological tools for future Holocene palaeoecological reconstructions.

In this study, a core from the outlet of the Daoulas Estuary in the Bay of Brest has provided a very high-resolution palynological record from 1870 AD to present. The Daoulas Bay records today the most intense toxic bloom of dinoflagellates *Alexandrium minutum* within the Bay of Brest (*Klouch et al. 2016a*). Furthermore, the palaeobiodiversity of dinoflagellate communities has been recently reported on the same sampled Daoulas core with molecular data (*Klouch et al., 2016b*), suggesting a great increase in bloom frequency of this toxic species *A. minutum* over the past decades. We then expect to find clues of recent eutrophication (i.e. nutrient enrichment of the aquatic system; *Andersen et al., 2006*) in the dinocyst assemblages study.

Main objectives of this study, connected to societal impacts for coastal ecosystems and North Atlantic climate knowledge, consist in:

- i) comparing palynological proxies and instrumental data available at a North Atlantic (SST, AMO modes), regional (atmospheric NAO/EA modes), and local scales (river flows, atmospheric temperatures),
- ii) deciphering natural climate variability from recent huge human impacts on Bay of Brest watersheds by cross-correlating the whole set of data including pollen, dinocysts, but also all other non-pollen palynomorphs such as freshwater microalgae.

IV.2. Bay of Brest environmental settings

IV.2.1. Geomorphological and geographical contexts

The Bay of Brest is located in north-western Brittany (NW France, W Europe; Figure IV.1a,b) and is a shallow semi-enclosed basin of 180 km² surrounded by a 230 km long coastline. Its bedrock consists of Proterozoic igneous rocks in the north and Brioverian (Neoproterozoic, possibly Early Cambrian) to Palaeozoic (Ordovician, Devonian and locally Carboniferous) sediments in the south and east. Present-day low reliefs (few hills reach 330m high) are inherited from the peneplanation of the high Hercynian chain (*Chauris and Plusquellec, 1980; Ballèvre et al., 2009*). The study area has subsided since the Eocene and continues to slightly subside (0.02 to 0.04 mm/yr.) (*Ziegler, 1992; Bonnet et al., 2000; Goslin, 2014*), a value which can be considered as negligible at the timescale of the Holocene (40 mm/10,000 yrs.; *Goslin, 2014*). The river system has been established since the Tertiary (*Hallegouët et al., 1994*).

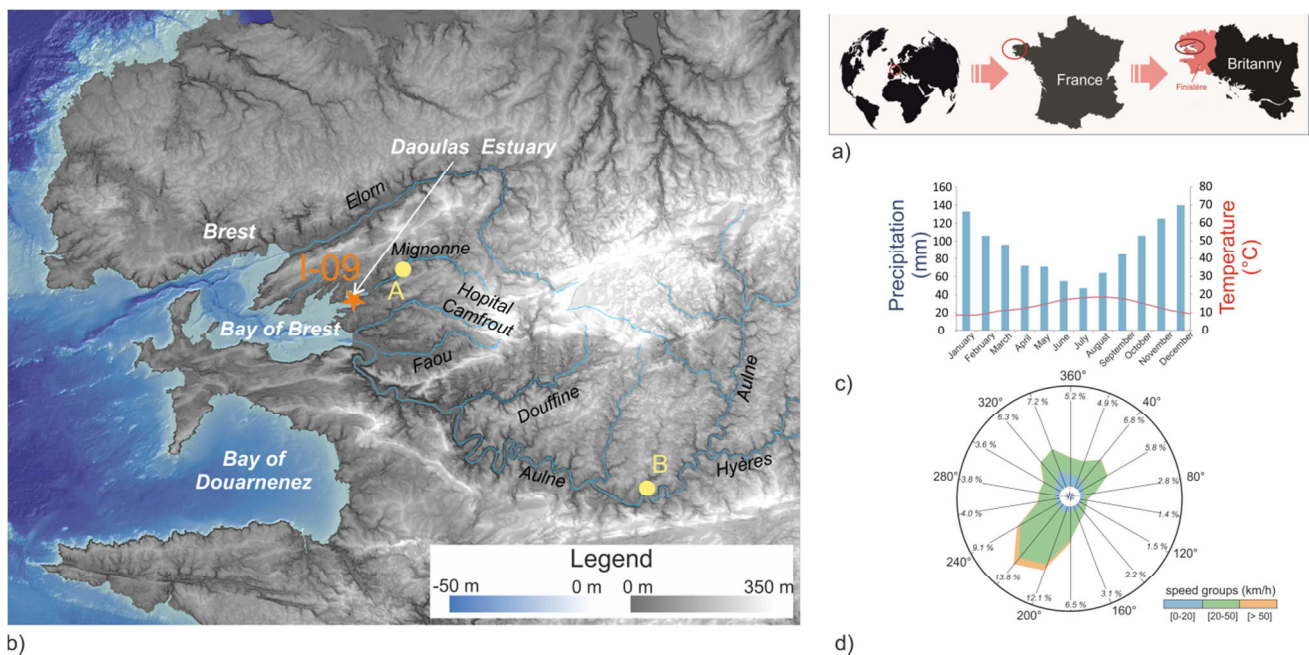


Figure IV.1: Locations of : a) the Bay of Brest in north-western France, as well as of : b) I-09 study core (orange star) in the Daoulas Estuary, and of the hydrological stations (yellow points A and B) from which river discharge data are discussed in the manuscript. c) Present-day climate data with an ombrothermic diagram (temperatures and precipitations). d) wind rose showing prevailing mean annual wind directions averaged over 10 years (source : Météo France).

During the Quaternary, the Bay of Brest was submitted to alternations of glacial lowstands, river valleys being subsequently deepened by erosive processes, and interglacial highstands characterized by sediment infilling; the last transgressive episode thus corresponding to the Holocene (*Gregoire et al., 2017*). Bathymetry highlights submarine channels in the Bay of Brest that attest to palaeo-fluvial systems (Figure IV.1a; *Gregoire et al., 2016*). Palaeo-channels of the two main current

ivers, the Aulne and Elorn, are about 30 and 15 m deep respectively, and converge in the west at a trough of about 50 m deep (*Troadec et al., 1997*). Nevertheless, at present, the depth of the Bay of Brest does not exceed 10 m deep for approximately 60% of its surface (*Monbet and Bassoulet, 1989*).

Today, the Bay of Brest is characterized by a macrotidal influence with a maximum tidal amplitude of 8m (*Troadec et al., 1997*). Granulometry of modern sediments reflects specific hydrodynamic conditions mainly related to tidal currents (*Gregoire et al., 2016*). In its westernmost part, the Bay of Brest is connected to the Atlantic Ocean through the “Goulet”, a strait of about 1.8 km large and 50 m deep. Marine waters flow into the Bay of Brest at each new tidal cycle with a current speed reaching 1 m/s, mainly oriented S-E. In the stream direction, sedimentation is mainly composed of sands and gravels (*Gregoire et al., 2016*). On either side of this axis, the current speed is strongly reduced and grain-size is characterized by fine to very fine sediments (silts and clays) in small bays (*Troadec et al., 1997; Gregoire et al., 2016*). The lack of interbedded sands and high energetic sedimentary structures in these bays argues for in situ deposits, an assumption reinforced by 210Pb profiles carried out on modern sediments (*Gregoire et al., 2016, 2017; Klouch et al., 2016b*). In its easternmost part, the Bay of Brest receives its main freshwater supplies from the Aulne, the Elorn, and from the smaller Daoulas River (Figure IV.1a). Bay of Brest watersheds (Figure IV.2a) are characterized by 2,000 km of waterways and most of their runoff flows into the Bay of Brest through the Aulne River (114 km long; 1,224 km² of watershed and 20.40 m³/s. of annual debit; *Troadec et al., 1997*). The Aulne and Elorn River’s outflows contribute to up to 85% of the total river discharges in the Bay of Brest (*Delmas and Treguer, 1983*). The salinity of the Bay of Brest is 34.5‰ and shows virtually no evolutionary trend over the last 20 years (*Tréguer et al., 2014*).

IV.2.2. Environmental settings of Bay of Brest watersheds

The department of Finistere is one of the leading agricultural regions of France, with a cultivated and/or grazed surface of about 60% (*Quéré et al., 2008*). At the scale of Bay of Brest watersheds, continental surfaces are mostly occupied by farmlands, with crops and vegetables, and are often bordered by hedgerows (Corine Land Cover, i.e. biophysical land cover database from the European Environment Agency; *Aune-Lundberg and Strand, 2010; Lambert et al., 2017*). The department is indeed characterized by the highest expanse of hedgerow meadows recorded in Brittany (around 60,000 km²). Agricultural areas account for more than 75.4% (temporary and

permanent grasslands account for 30.5% and crops for 44.5%), forests and woodlands (including *Quercus*, *Corylus*, *Fagus*, *Pinus*, ...) for 11.6%, moors and grasslands (including Poaceae, Ericaceae, *Ulex*, *Cytisus*, Brassicaceae, Asteraceae, Ranunculaceae, Rosaceae, ...) for 6.1%, and coastal areas (cliffs with aérohalin grasslands, moors, and salt marshes: Chenopodiaceae, *Plantago* spp., Brassicaceae, *Ulex*, and Ericaceae, ...) for only 0.7% of Bay of Brest watersheds.

In the 19th century, the rural landscape was essentially composed of cultivated parcels with relatively low vegetation and few trees. From the second half of the century, between 1850 and 1950, the network of hedgerow meadows grew considerably and saw the breaking up of agricultural land into many small cultivated plots delimited by slopes and hedges composed of bushes and shrubs. This new landscape mosaic dramatically wins over the heathlands area. Since the second half of the 20th century, the department of Finistère has increasingly recorded intensive agriculture practices and a mechanization of farming techniques; the department being placed today among the most mechanized in France (*Flatrès, 1963*). Recent studies showed that agriculture and particularly animal husbandries (intensive livestock of pig, poultry, and cattle farms, since the end of the Second World War; *Flatrès, 1963*) are the main contributors (between 60 and 80%) to phosphorus flows (phosphates) and high nitrate concentrations (often largely exceeding the national standard of 50 mg/l) through soil leaching into Brittany rivers (*Lemercier, 2003; Huet et al., 2005; Aurousseau et al., 2009*). Despite the decreasing number of farms over the 20th century, total cultivated areas increased until the 1990s. More specifically, in the 1960-70s, the department held the French record of the use of fertilizers, especially of nitrogen and phosphoric acids (*Flatrès, 1963*). Then, between the 1960s and the 1980s, a new landscape, more open as compared to the previous high fragmentation of land ownerships, emerged in the countryside due to the grouping of agricultural lands. As a consequence, the sharp decline in the number of embankments, as well as the uprooting of trees that constituted hedgerow meadows, were responsible for active soil erosion and increasing runoff (*Flatrès, 1979*). The disappearance of hedgerow meadows, as well as fertilizer concentrations recorded in Bay of Brest catchment waters, then subsequently slowed down from the 1990s, after a peak of nitrate concentrations recorded in the early 1990s. Since 1996, nitrate concentrations in groundwater catchments decreased by 35% on average and by 26% in surface water catchments (www.bretagne.synagri.com). Between 1989 and 2014, agricultural areas decreased by 21,000 ha because of an increasing artificialisation of soils for housing, infrastructures, and economical activities. The level of pollution however still remains high in rivers; nitrogen fertilizers being still widely used in the region.

IV.2.3. Climatological context

IV.2.3.1. General overview

The Bay of Brest and its watersheds are subjected to an oceanic climate characterized by mild temperatures (slight seasonal variations on the coastline and small daily temperature differences, with an average of 15°C in summer and around 7.5 °C in winter (Figure IV.1c), and high regular rainfalls (with an average of 200 rainy days/yr. in Western Brittany and 800 to 1,000 mm/yr. measured in the Bay of Brest; *Troadec et al., 1997* (Figure IV.1c). Wind conditions, usually during autumn and winter, are mainly blowing from the southwest (Figure IV.1d). Minor northeast and northwest wind components can also appear in the spring and summer (*Troadec et al., 1997*). Wind speeds in Brittany can exceed 100 km/h during 5 to 15 days/yr., generating major storms and related erosion/submersion impacts depending on the coastal exposure (*van Vliet-Lanoë et al., 2014*).

The climate in the Bay of Brest is due to the combined influences of atmospheric (i.e. North Atlantic Oscillation, NAO; East Atlantic pattern, EA) and oceanic (Atlantic Multidecadal Oscillation, AMO; Atlantic Meridional Overturning circulation, AMOC) configurations, with the superimposition of anthropogenic effects (e.g. eutrophication, soil artificialisation; *Tréguer et al., 2014; Ruprich-Robert and Cassou, 2015*). It is however unclear how these mechanisms interact with each other, one influencing the other in various and complex feedbacks (*Tréguer et al., 2014; Ruprich-Robert and Cassou, 2015*). In Brittany, the above-mentioned weather regimes, combined with Atlantic SST, mainly explain precipitation patterns and in turn river discharges (*Tréguer et al., 2014*), as well as storm surges (*van Vliet-Lanoë et al., 2014*).

IV.2.3.2. North Atlantic climatic oscillations

Through atmospheric connections and air/ocean exchanges, SST variations in the North Atlantic Ocean (i.e. varying AMO modes with cycles of around 70 years) seem to control a large part of the multidecadal climate variability over the continents bordering the North Atlantic area (*Knight et al., 2006; McCarthy et al., 2015; Ruprich-Robert and Cassou, 2015*). Furthermore, the North Atlantic circulation (AMOC strength) appears to be a main precursor for SST variations (*Msadek and Frankignoul, 2009*) and then also for AMO oscillations. Stronger AMOC will result in stronger heat transport from the tropics to northern latitudes of the North Atlantic Ocean (i.e. higher North Atlantic SST), thus implying positive modes of the AMO (*McCarthy et al., 2015; Ruprich-Robert and Cassou, 2015*).

Also, NAO modes must be considered on smaller time scales (i.e. pseudo-cycles of around 20 years; *Hurrell, 1995*). The NAO is the major natural atmospheric variability in the North Atlantic region, defined as differences of winter atmospheric pressures at sea level between the Iceland Low

and the Azores High. Negative NAO modes are characterized by weakened mid-latitude westerlies as well as colder and drier winters above Brittany with less storminess, the opposite occurring during positive NAO modes (*Cayan, 1992; Hurrell, 1995*). The EA pattern is the second prominent mode of low-frequency atmospheric variability over the North Atlantic region, whatever the month considered, with a subtropical relationship. The EA is structurally analogous to the NAO mechanism and consists of a north-south dipole of anomaly centers spanning the North Atlantic Ocean from east to west (*Barnston and Livezey, 1987; Ruprich-Robert and Cassou, 2015*). Both phenomena (NAO and EA) may not be directly correlated and the dominant forcing acting on the study area is not yet understood. However, it is known that positive (/negative) modes of NAO and East Atlantic patterns are associated with above (/below)-average precipitations over north-western Europe (*Tréguer et al., 2014*).

IV.3. Material and methods

IV.3.1. Study core: sedimentological characteristics and age model

Small bays of the Bay of Brest are characterized by low hydrodynamics and mean current sedimentation rates of around 0.15 cm/yr. (*Gregoire et al., 2016*). In this study, core I_09 was collected in the Daoulas estuary (48°20'46.6''N; 4°17'41.208''W; 3 m depth; 58 cm long), using a manual PVC corer of 60 cm in length, during the SERABEQ I cruise (2014, Albert-Lucas vessel, IFREMER). Core I_09, mainly characterized by clayey sediments (Figure IV.2), was sampled immediately after coring in order to minimize oxidation for genetic analysis (detection of ancient DNA in sediments; *Klouch et al., 2016b*). The final age model (cf. *Klouch et al., 2016b* for the detailed methodology) was based on 210Pbxs ($T_{1/2} = 22.3$ years) and 137Cs depth profiles (*Schmidt and De Deckker, 2015*). The core ranges from 1870 (+/- 6.5) AD to 2013 (+/- 1.3) AD, with a mean sediment accumulation rate of about 0.4 cm/yr. (*Klouch et al., 2016b*). Sampling, each centimeter from 0 to 17 cm, then every 2 centimeters downwards, provides a study resolution of 1 to 5 years.

IV.3.2. Palynological study

IV.3.2.1. Laboratory procedure

For palynological treatments, we sampled an aliquot (3-4 cc) of sediment among 40 residues kept refrigerated after DNA analyses (*Klouch et al., 2016b*). Samples were treated at the EPOC laboratory (University of Bordeaux, Pessac, France) following a standard protocol described by *de Vernal et al. (1999)* that includes cold 10-25-50% HCl and cold 45-70% HF to remove, respectively, carbonate and siliceous fractions (<http://www.epoc.u-bordeaux.fr/index.php>). Then, after sieving at

10µm, all final residues were mounted between slides and coverslips with glycerin. Palynomorph concentrations were calculated with the marker grain method consisting of adding one tablet containing 20,848 *Lycopodium* spores before palynological treatments; these exotic spores being then counted in parallel with studied palynomorphs (Stockmarr, 1971; de Vernal et al., 1999; Mertens et al., 2009).

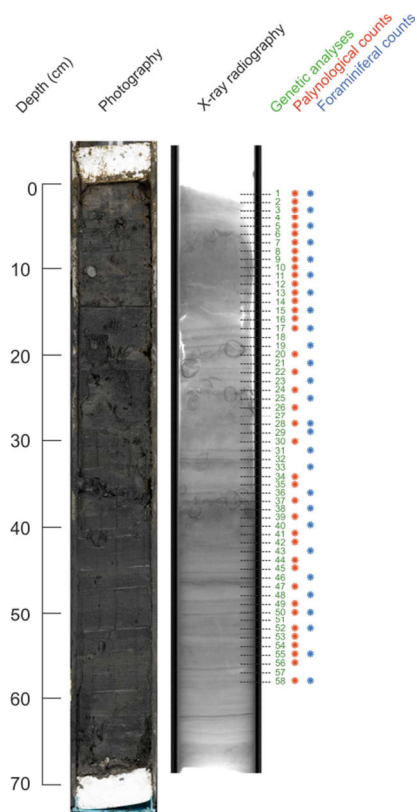


Figure IV.2: *I_09* core photograph and X-Ray radiography, with the sampling procedure carried out for palynological and micropaleontological analyses (this study) and genetic analyses (Klouch et al., 2016b).

IV.3.2.2. Palynological identification

For each analyzed sample, a minimum of 300 pollen grains and 150 dinocysts have been systematically counted, using a Leica DM 2500 at magnifications of X630 and X1000, in order to provide robust assemblages from a statistical point of view (Fatela and Taborda, 2002). Taxa identification follows Beug (1961), Faegri and Iversen (1989), Moore et al., (1991), Reille (1995), for pollen grains and Rochon et al. (1999) for dinocysts.

Pollen and dinocyst percentages were calculated independently for each taxonomical group, on a main sum excluding non-identified taxa. Other Non-Pollen Palynomorphs (NPP) were only expressed in absolute concentrations (number of palynomorphs/cm³ of dry sediments). The “continental” versus “marine” (C/M) ratio, that includes selected continental and freshwater (*Halodinium*, *Pediastrum*, *Concentricystes*, amoebae) versus selected marine (foraminiferal linings,

Radiosperma corbiferum) NPP microrests, has been used in this study to discuss continental versus marine influences. Finally, we calculated the number of taxa per sample (S) using the “Past version 1.75b” software (Hammer *et al.*, 2001), allowing us to discuss the pollen and dinocyst diversity through time.

IV.3.3. Foraminiferal analysis

In this study, a minimum of 300 benthic foraminiferal counts were performed on the fraction >150 µm (Leica M60 binocular, X60 magnification) so as to express in percentages the number of specimens exhibiting morphological anomalies (atrophied, hypertrophied or overlapped chambers). Indeed, shell deformations are known to represent excellent tracers of water pollution (Alve, 1995; Polovodova and Schönfeld, 2008; Martins, 2011).

IV.4. Palynological results from I_09 Daoulas core

IV.4.1. Palynomorph diversity and concentrations

Considering pollen assemblages, 51 different taxa have been identified with an average diversity of 26 taxa per slide (Figure IV.3). In parallel, 18 different dinocyst taxa have been identified with an average diversity of 7 taxa per slide. Finally, 19 other NPP have been determined and include different types of spores, freshwater and marine microalgae, amoebae, and copepod eggs (Figure IV.3).

From the base of the core to 35 cm, palynomorph concentrations are rather low (i.e. 4,263 spores/cm³; 7,285 cysts/cm³; 31,344 pollen/cm³), always below the mean value of each dataset (Figure IV.3). Then, at 35 cm, significant increases in pollen, dinocyst, and spore concentrations are noticeable with values 3, 5, and 4 times higher, respectively. Also, this limit underlines a re-increase (after the slight occurrence noted between 53 and 47 cm) of freshwater microalgae (especially *Concentricystes* and *Halodinium*) and other continental markers (cf. C/M ratio; Figure IV.3), while *H. problematica* (estuarine algae) and amoebae concentrations are characterized by a drastic drop. This leads us to consider this limit as a major transition identified as limit A in Figure IV.3. From limit A, all palynomorph concentrations are characterized by strong amplitudes between high values (i.e. between 10,000 and 20,000 spores/cm³; 30,000 and 50,000 cysts/cm³; 80,000 and 100,000 pollen/cm³) and lower ones, typical of those recorded before 35 cm. However, a second major

transition can be identified at 17 cm, referred to as limit B in Figure IV.3. This limit evidences the highest freshwater fossil concentrations, up to 2,000 algae/cm³, and thus the highest C/M ratio recorded throughout the core. Amoebae concentrations sharply increase after 13 cm (up to 1,000 amoebae/cm³) while *R. corbiferum* concentrations strongly drop, reaching below average values for the entire core (i.e. 111 algae/cm³). The same trend is observed for foraminiferal linings. Regarding the diversity of pollen (between 18 and 33 different taxa) and dinocyst (between 2 and 12 different taxa) assemblages (Figure IV.3), an increase of pollen (-dinocyst) diversity is especially observed from limit B onwards (-limit A).

IV.4.2. Pollen assemblages

Major taxa (those exceeding a threshold of 2% among the whole assemblage) are depicted in Figure IV.4. Among trees, deciduous *Quercus* (mean value of 20% for the whole core), *Corylus* (mean value of 10%), *Alnus* (mean value of 12%), and *Pinus* (mean value of 10 %) are the most represented, while herbaceous taxa are dominated by Poaceae (mean value of 16%), and to a lesser extent by Chenopodiaceae (mean value of 6%) and *Cerealia*-type (mean value of 4%). *Cerealia*-type pollen grains were detected according to the size criterion given by Joly *et al.* (2007) (i.e. 47µm for the grain diameter and 11µm for the annulus). These pollen percentage averages are generally similar to mean values calculated from Bay of Brest modern sediments (Lambert *et al.*, 2017) in the Daoulas Bay (identified with red dots in Figure IV.4). Also, for *Alnus*, Chenopodiaceae, and Poaceae, top values from the I_09 core are obviously similar to mean modern values reconstructed in the area (Lambert *et al.*, 2017).

Throughout the sequence, *Alnus* displays an obvious increasing trend, from around 5% until 27 cm to systematically above 10% after 27 cm, with peaks reaching 20-25% especially after limit B. A similar trend is observed for *Betula* at 27 cm (1.5 to 3%). This leads us to consider a third major transition in between the two limits described above, and referred to as limit C in Figure IV.4. It is also worth noting the slight increasing percentages of *Fraxinus*, *Salix*, and *Hedera* after limit B (17cm), a period also characterized by the persistence of the highest percentages of *Alnus* ever recorded in the core (i.e. systematically above 12%). Finally, *Quercus* does not present a linear homogeneous trend but rather exhibits several fluctuations of an amplitude of 10-15% around a mean value throughout the record. Among herbaceous taxa, Poaceae are clearly anti-correlated with trees (i.e. especially *Quercus*) and similarly marked by several fluctuations, ranging between 10 and 20%. Lower-average values are noted after limit B, while Chenopodiaceae and *Plantago maritima* are

characterized by decreasing trends, especially obvious after limit A. Percentages of other herbaceous taxa are rather uniform all along the core even if characterized by weak amplitudes.

IV.4.3. Dinocyst assemblages

Dinocyst assemblages (Figure IV.4) are largely dominated by *Spiniferites bentorii* (mean value of 32% for the whole core), *Spiniferites belerius* (mean value of 25%), and *Lingulodinium machaerophorum* (mean value of 21%). *Spiniferites membranaceus*, *Spiniferites ramosus*, cysts of *Pentapharsodinium dalei*, *Operculodinium centrocarpum*, and *Selenopemphix quanta* are characterized by percentages up to 20%, and minor species are composed of *Spiniferites delicatus*, *Spiniferites lazus*, and *Spiniferites mirabilis* with combined percentages lower than 10%. Previous studies conducted on current Brittany coastal sediments have documented a dominance of *S. bentorii*, *S. ramosus*, *O. centrocarpum*, and *L. machaerophorum* in dinocyst assemblages, with a particular prevalence of the latter species (over 80%) in estuarine domains and inland waterways (Morzadec-Kerfourn, 1976, 1979).

L. machaerophorum is characterized by above-average values (20 to 40%) until limit A. From this limit, and especially limit C, *L. machaerophorum* percentages significantly drop, reaching values below the average. It is worth noting that *L. machaerophorum* is a species that has commonly been interpreted as a proxy for stratified waters in various contexts (estuaries and fjords: Morzadec-Kerfourn, 1976; Dale et al. 1999; Dale, 2009; Ganne et al., 2016, and even in marine environments associated with typical climate intervals of higher fluvial discharges: Zaragosi et al., 2001; Penaud et al., 2009). On the contrary, a generally increasing trend of *S. bentorii* percentages is noted in our study, with clear fluctuations anti-correlated with *S. belerius* ones. Among other characteristic features, *S. membranaceus* is continuously present with above-average values from limit B (17 cm). Today, *S. bentorii* is commonly associated to warm waters (Zonneveld et al., 2013) and anthropogenic-induced nutrient-enriched areas (Pospelova et al. 2002). It is also worth noting that the decreasing profile of *L. machaerophorum* is extremely close to the one depicted by Chenopodiaceae percentages in the pollen record (Figure IV.4). Interestingly, Chenopodiaceae are typical herbaceous plants from tidal-influenced environments. This halophile vegetation commonly grows on salt marshes together with Poaceae and Asteraceae. Before limit A, the association of Poaceae, Chenopodiaceae, and *L. machaerophorum* is a clear signal of the dominance of salt marsh environments. After limit A, and especially after limit B, the salt marsh signature is less pronounced in favour of a palynological signal mainly characterized by the *Alnus* - *S. membranaceus* association.

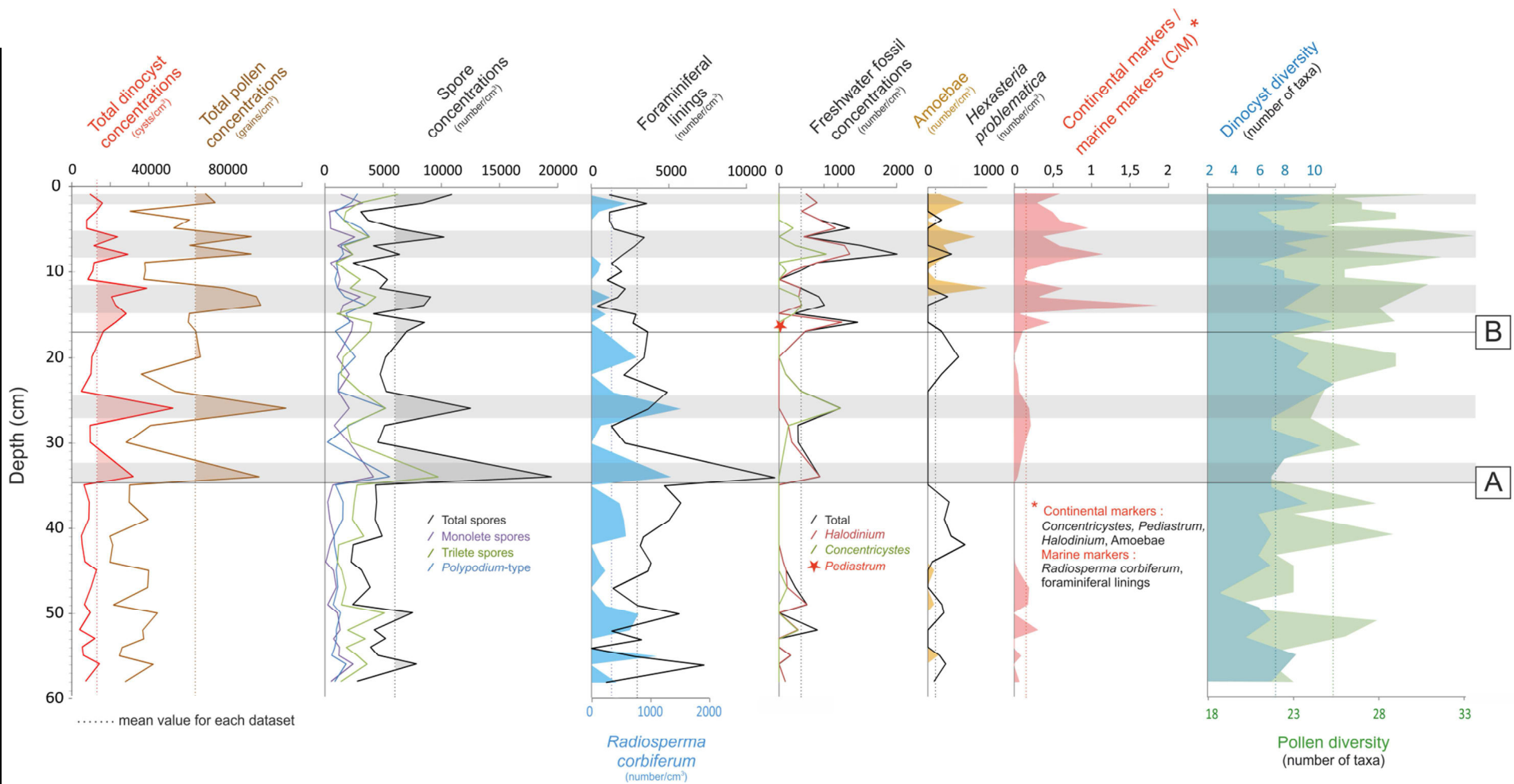


Figure IV.3: Depth chart representing dinocysts, pollen grains, spores and major non-pollen palynomorphs (NPP) in concentrations. From left to right, NPP comprise foraminiferal linings, *Radiosperma corbiferum* (marine algae), freshwater fossils (*Halodinium*, *Concentricystes*, *Pediastrum*), amoebae, and *Hexasteria problematica* (estuarine algae; Milzer et al. 2014). The C/M index is a ratio between selected continental (*Concentricystes*, *Pediastrum*, *Halodinium*, and amoebae) and marine markers (*R. corbiferum* and foraminiferal linings). Grey bands highlight intervals characterized by total dinocyst and pollen concentrations higher than the average of the series.

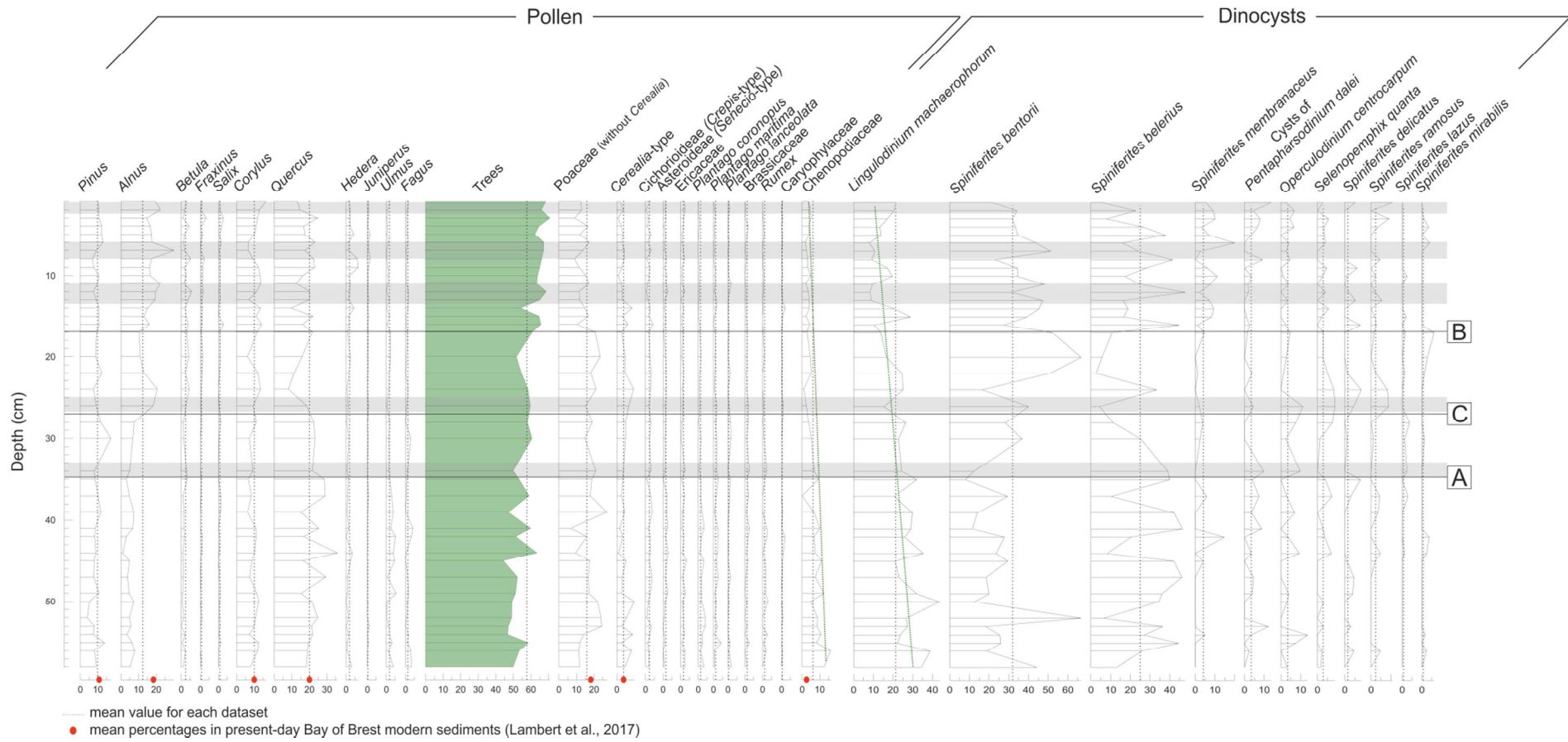


Figure IV.4: Depth chart diagram representing major pollen taxa and dinocyst species (above 2%) in percentages, along I_09 core (Daoulas Estuary, Bay of Brest). Grey bands highlight intervals characterized by total dinocyst and pollen concentrations higher than the average of the series (cf. Figure IV.3)

IV.5. Discussion

IV.5.1. Climate forcing on tree pollination rates

Mean tree pollen percentages (i.e. AP, 58%; Figures IV.4 and IV.5) recorded in core I_09 are similar to the tree signature currently recorded in Bay of Brest modern sediments (57%; Lambert *et al.*, 2017). However, since 1870, these values fluctuate throughout I_09 core with amplitude of 10-20%, mainly explained by *Quercus* percentages (in addition to *Alnus* at the top of the core). More precisely, a significant increase (+/- 15%) is observed between 1890 and 1930 (cf. raw data in Figure IV.5), as well as from 1975 upwards, the Poaceae signature being then anti-correlated as expected (particularly noteworthy for cereals). These variations can be partially explained by the agricultural practices (see section IV.2.1 this paper) with increasing hedgerows up to 1950 (mosaic landscape) and their drop during the 1970's (grouping of agricultural surfaces). However, this is not consistent with the increase of pollen trees percentages from 1985 to now and raises question regarding *Quercus* (*Alnus* in a lesser extend) variations. Therefore, natural modes of North Atlantic climate changes may be involved.

In our study, the observed fluctuating arboreal pollen percentages appears closely related to the oceanic AMO index (Enfield *et al.*, 2001) as well as to the atmospheric seasonality parameter (i.e. mean difference between summer and winter temperature) (Figure IV.5).

The multidecadal variability characteristic of the AMO reflects changes in North Atlantic SST (Kerr, 2000); warmer SSTs being recorded across the entire North Atlantic basin during AMO positive modes (AMO +), and conversely during AMO negative modes. Basin wide Atlantic SST variations therefore play an important role in multidecadal climate changes observed in the northern hemisphere as recorded through averaged air temperatures (Schlesinger *et al.*, 1994) with milder climate conditions recorded over Western Europe during AMO + (McCarthy *et al.*, 2015), or tree-ring data (Delworth and Mann, 2000; Gray *et al.*, 2004). Furthermore, at the studied timescale, fluctuations observed in core I_09 cannot be strictly attributed to the growth or decline of pollen-producing young plants (National Botanical Conservatory of Brest, personal communication). Since weather conditions are known to greatly influence current tree pollination rates (van Vliet *et al.*, 2002; Garcia-Mozo *et al.*, 2006; Besancenot and Thibaudon, 2012), we therefore suggest that an increase of North Atlantic SST (AMO +), by favoring milder springs and summers in Western Europe, may have contributed to the boost of tree pollination rates, and may then be responsible for the significant increases observed in arboreal percentages.

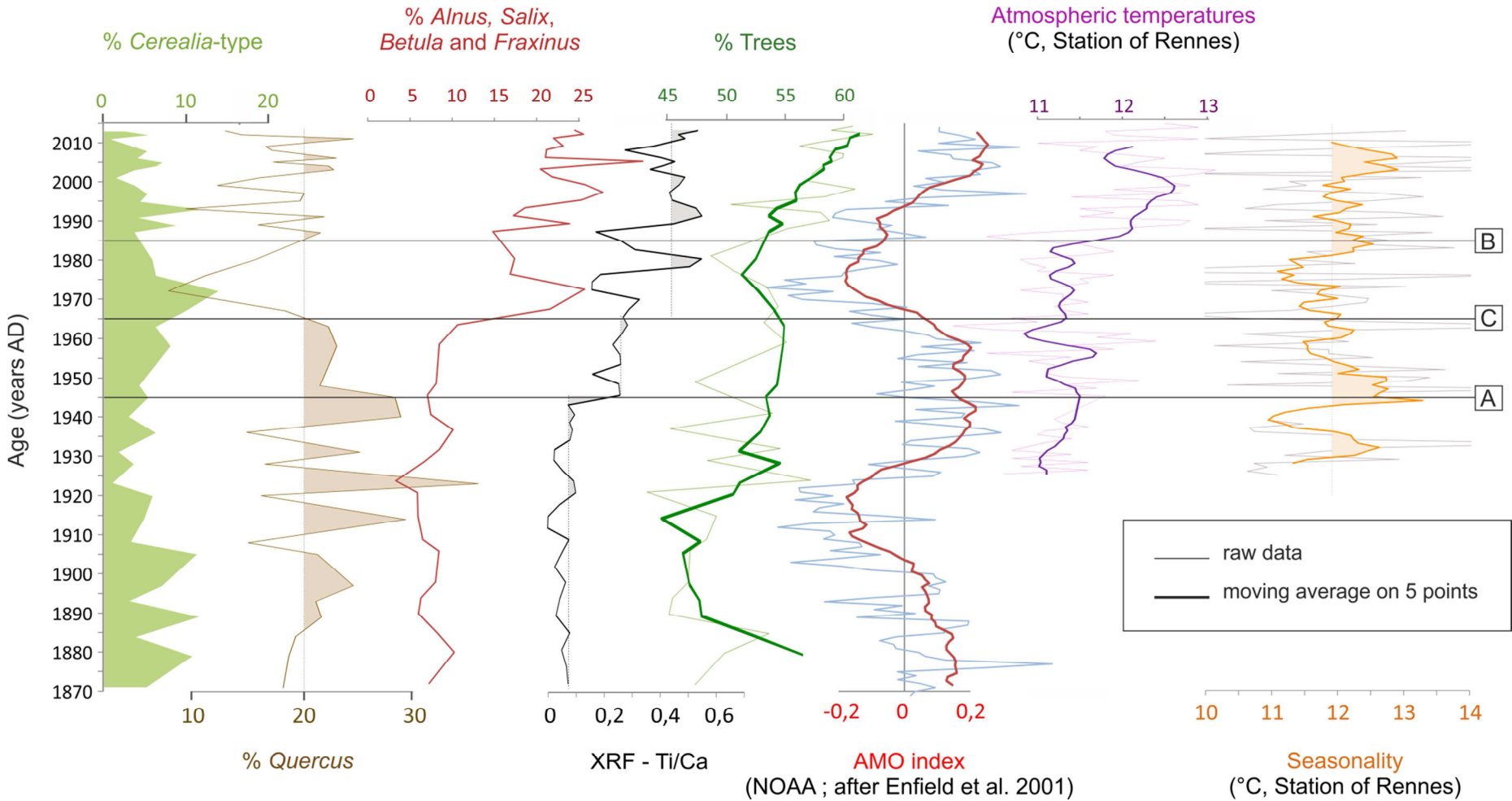


Figure IV.5: Comparison between selected pollen percentages (cereals, *Quercus*, sum of *Alnus*, *Salix*, *Betula*, and *Fraxinus*, and sum of trees), with XRF Ti/Ca ratio, the measured AMO index for this time period (Enfield et al., 2001), as well as atmospheric temperature data and seasonality (difference between summer and winter mean temperatures) from the Rennes meteorological station (the most complete meteorological record of Brittany for the study time period ; infoclimat.fr).

IV.5.2. Major runoff increase over the last 60 years

In parallel with the natural climate variability described above, higher percentages of *Alnus*, together with increasing freshwater palynomorph, pollen, and dinocyst concentrations, as well as the decreasing trend of *R. corbiferum* (marine algae), are observed from about 1945 (limit A; Figure IV.6), and even more obviously since 1965 (limit C; Figure IV.6). This trend is correlated with the XRF Ti/Ca signal, commonly interpreted as a detrital terrigenous advection signal through runoff and soil leaching (e.g. *Bahr et al., 2005; Mollier-Vogel et al., 2013; Steinke et al., 2014*). A recent study carried out on Bay of Brest modern sediments leads us to consider *Alnus* as a fluvial discharge indicator, based on its present-day distribution, which is correlated to river mouths (*Lambert et al., 2017*). Its fluvial discharge significance is thus confirmed, especially since this taxon has not been found to increase on the corresponding watersheds over the last decades (*National Botanical Conservatory of Brest, personal communication*). In parallel with the *Alnus* trend, the combined increase of other trees typical from the riparian forest (especially *Salix*, *Betula* and *Fraxinus*; Figure IV.6) suggests an increase in fluvial discharge and/or in precipitation over the past 60 years.

In parallel with these observations, the meteorological station of Rennes evidences a clear increase of precipitation in Brittany, well correlated with the XRF Ti/Ca ratio, probably arguing for higher runoffs on Bay of Brest watersheds and then increased Aulne River flows (Brittany DREAL; Figure IV.6). For example, when looking more into details, lower Ti/Ca values recorded at around 1972-1976, 1982-1987, and 2003-2008, are well correlated with lower values of river flows and precipitations, giving strength to our Ti/Ca signal as an indirect proxy for runoff changes through time. It is also worth noting that higher precipitations, river flows, and riparian forest percentages are recorded after 1985, synchronously with the highest atmospheric temperatures (mean annual temperatures of about 12.5°C since 1985) recorded at the meteorological station of Rennes (dataset available since 1930; Figure IV.7). Interestingly, it has been demonstrated that the recent rise in global air temperatures can promote a significant increase in runoff worldwide, caused by an acceleration of the hydrological cycle (*Labat et al., 2004*). One may advance with good reason that what is valid worldwide might not be true locally. However, the EA pattern is known to affect the rainfall budget in Western Europe (*Ruprich-Robert and Cassou, 2015*) and is also well correlated to the XRF Ti/Ca signal (Figure IV.6).

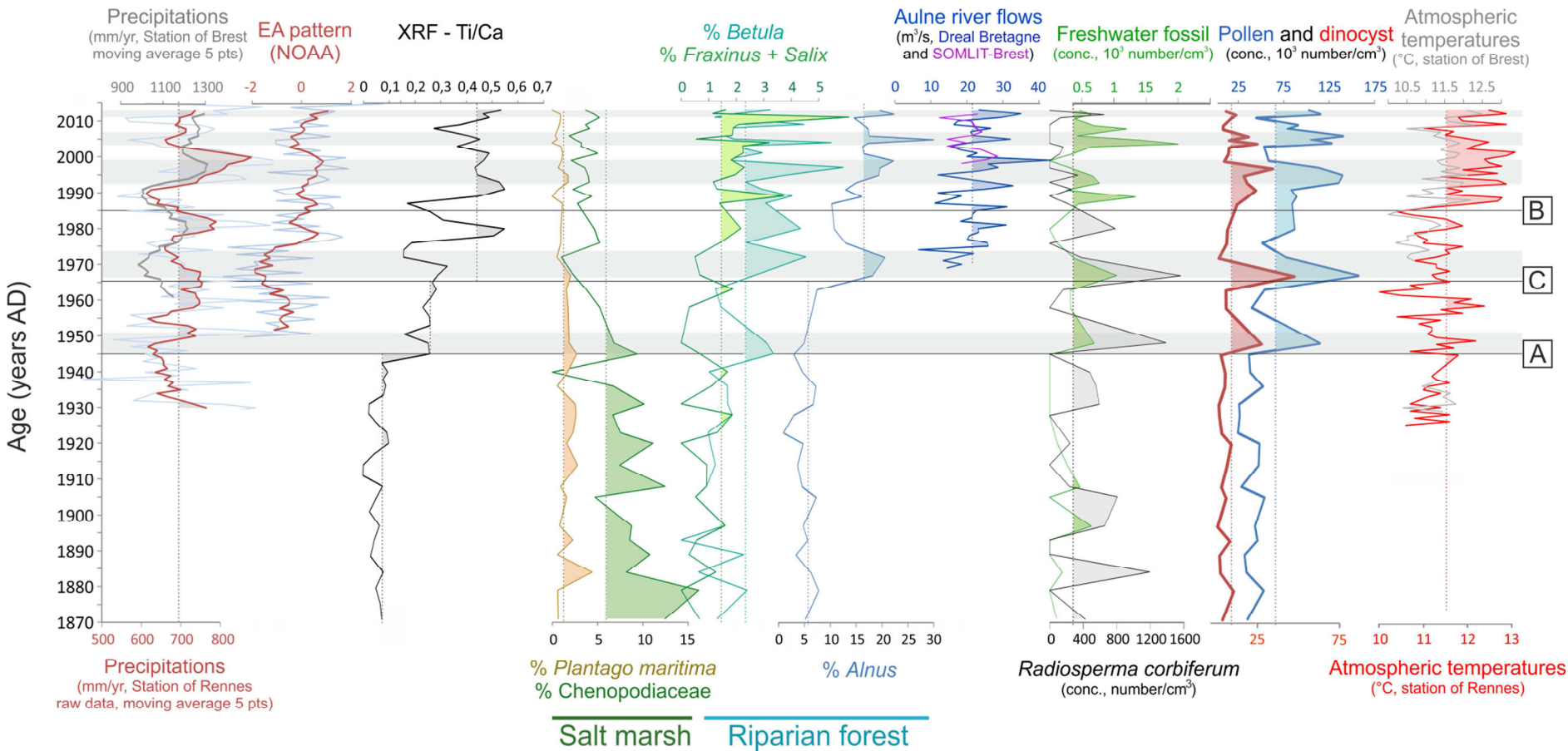


Figure IV.6: Comparison between palynological data from I_09 core, data from literature, and instrumental data from in situ measurements in watersheds. From left to right: precipitations from the Rennes meteorological station (infoclimat.fr), EA pattern index (NOAA), XRF Ti/Ca ratio from the study core, selected pollen percentages (*Plantago maritima*, *Chenopodiaceae*, *Betula*, *Alnus* and the sum *Fraxinus + Salix*), Aulne River flows (from DREAL Bretagne (i.e. regional directorate for the environment) and SOMLIT-Brest (i.e. French marine monitoring network, <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr>), concentrations of freshwater fossils (sum of *Halodinium*, *Pediastrum* and *Concentricystes*), as well as marine algae *R. corbiferum*, pollen grains and dinocysts. Grey bands highlight intervals characterized by total dinocyst and pollen concentrations higher than the average of the series (cf. Figure IV.3).

From these sedimentological data (XRF Ti/Ca signal) and palynological evidences (riparian forest, freshwater fossils, palynomorph concentrations), combined with recent instrumental data (EA pattern, as well as air temperatures, precipitations, and river flows across Brittany), three major periods (i.e. pluri-decadal trends) of increased runoff and therefore fluvial inputs can be highlighted, first after the Second World War (limit A; Figure IV.6), then after 1965 (limit C; Figure IV.6), and finally after 1985 (limit B; Figure IV.6). However, the warming context and the increasing rainfall pattern previously described are not the only parameters to take into account. Superimposed on these climate trends, other mechanisms may be involved from 1945 onwards. Indeed, higher river flows have been accentuated by increasing artificial agricultural surfaces in Bay of Brest watersheds (Figure IV.7). After the Second World War, the implementation of a new agricultural policy led to the reunification of agricultural holdings (i.e. gathering of cultivated plots). The destruction of hedgerows then modified the erodability of soils and significantly contributed to runoff increases in Bay of Brest watersheds due to the absence of embankments (*Flatrès, 1976; Merot et al., 1999*). This limit is also clearly noticeable on the XRF Ti/Ca signature that obviously increases around 1945. From this period onwards, Chenopodiaceae and *Plantago maritima* percentages noticeably drop as a consequence of the local loss of the salt marsh signature in favor of a fluvial-type signal dominated by the riparian forest (Figure IV.6).

IV.5.3. Major trophic disturbances since 1990

After 1965 (limit C), and especially 1985 (limit B), an atypical palynological signature is observed with several indicators (Figure IV.7). Pollen assemblages have already been discussed as characterized by the highest riparian forest signature from 1965, with high percentages observed around 1970, 1995, 2005, and at the top of L_09 core (Figure IV.5). Regarding dinocyst assemblages (Figure IV.4), a non-ambiguous relationship can be highlighted between *L. machaerophorum* and *S. bentorii* across limit C (1965) and then between *S. bentorii* and *S. membranaceus* across limit B (1985). In 1965, no particular climate shifts may explain this connection. In addition, it has been demonstrated a close relationship between Chenopodiaceae and *L. machaerophorum* trends (Figures IV.4 and IV.6), arguing for a common origin of their signature. Both palynological taxa may thus indicate salt marsh-like environments, and their decline argues for a change in fluvial dynamics probably also responsible for a trophic change in the dinoflagellate community. From 1965 onwards, it is notable that each recent peak of *Alnus* is associated with an even more pronounced drop of *L. machaerophorum* percentages, confirming the relationships between both fluvial and salt marsh signals, respectively. Despite its ecological coastal and estuarine preferences (*Morzadec-Kerfourn, 1977; Ganne et al., 2016*), *L. machaerophorum* is known to be very sensitive to nitrate and

phosphate inputs, while these inputs can also benefit other species, such as *S. bentorii* (Zonneveld *et al.*, 2013). A sharp increase of *L. machaerophorum* was observed in Norwegian fjords in response to the increased watershed eutrophication (Dale *et al.*, 1999; Dale, 2009), while Pospelova *et al.* (2002) showed that, in some American anthropized estuaries, *L. machaerophorum* rather negatively responds to anthropogenic nutrient enrichment, in favor of other species such as *S. bentorii*. No consensus thus exists on a fossil dinocyst assemblage-type that would reflect nutrient enrichment in disturbed estuarine domains (Pospelova *et al.*, 2002). There is no particular species that can be used to characterize high nutrient loading in NW Atlantic estuaries. Indeed, the different responses according to the studied estuaries can be explained by the different physico-chemical configurations (e.g. salinity, pH) (Price *et al.* 2017). Our results appear similar to those obtained by Pospelova *et al.* (2002), who concluded that *L. machaerophorum* does not respond positively to human inputs in shallow estuaries, having fewer consequences on water mass stratification than in deep Norwegian fjords (Dale *et al.*, 1999; Dale, 2009).

Moreover, from 1985 onwards, other non-pollen palynomorph, micropaleontological, and genetic signals argue for atypical environmental conditions when compared with the whole record (Figure IV.7). We indeed observe a significant increase in amoebae concentrations (i.e. continental markers; Mitchell *et al.*, 2008; Lambert *et al.*, 2017). In addition, benthic foraminifera are known to strongly react to anthropogenic pollution. Shell deformations may indicate an immediate reaction to a human-induced environmental stress (Alve, 1995; Polovodova and Schönfeld, 2008; Martins, 2011). Here, despite the low proportion and diversity of benthic foraminifera in core I_09, an increasing trend is observed with up to 6% of deformed shells, particularly since 1990. Finally, the increase in toxic algal blooms has previously been detected and quantified in the same core (Klouch *et al.*, 2016b; cf. Figures IV.2 and IV.7), especially from 1990, by the presence of fossilized DNA (qPCR method) of a particular dinoflagellate taxon, *Alexandrium minutum*, known to produce virulent toxins poisoning shellfish (Aylagas *et al.*, 2014).

Interestingly, the main factor controlling phytoplankton community developments in the Bay of Brest can be directly related to river-induced fertilization (Quéguiner and Tréguer, 1984). Nitrate fluxes, respectively recorded in the Elorn and Mignonne rivers since 1970 and 2000 (source: SAGE Elorn), allow us to compare the evolution of agricultural practices (i.e. fertilizer uses) on Bay of Brest watersheds with our fossil data (Figure IV.7). This indirect eutrophication indicator sharply increases from 1970 to 1990, then reaching a plateau of abnormally high values approaching “standard” thresholds at that time. Various remediation policies were then successfully applied to lower nitrate fluxes in Bay of Brest watersheds from 1990 to present. Nitrogen fertilizers are indeed widely used in Brittany and particularly in the Daoulas watershed, which is characterized by the

largest nitrogen introductions recorded in the region (above 35 kg/ha; Agreste - Draaf Bretagne). Nitrate concentrations in Brittany rivers then often exceed the national standard of 50 mg/l (Joanny *et al.*, 1993), and largely dominate at the North Atlantic scale (Howarth *et al.*, 1996), mainly coming from agriculture (98% : use of fertilizers, extension of intensive farming; Arousseau *et al.*, 2009). Nitrate inputs in the Bay of Brest are well correlated with river flows (Delmas and Treguer, 1983) as evidenced in Figures IV.6 and IV.7. We then suggest that the increases in fluvial discharges since the late 1980s may have brought huge amounts of fertilizers that promoted an enhancement of the dinocyst diversity and total dinocyst concentrations (Figure IV.3), probably promoting dinoflagellate productivity as also recorded by Harland *et al.* (2004) in Sweden. This may be also responsible for the growth of toxic dinoflagellate species (*A. minutum*; Klouch *et al.*, 2016b) in Bay of Brest surface waters. Consequently, in addition to the obvious increased runoff for half a century, an increase in nitrogen fluxes, and probably of eutrophication since 1985-1990 (i.e. nutrient enrichment of the aquatic system; Andersen *et al.*, 2006), in parallel with an increase in atmospheric temperatures has certainly contributed to the drastic alteration of plankton communities, as evidenced by the dinocyst relay and deformed benthic foraminiferal shells. It is also interesting to note that the Daoulas Bay, where the maximum occurrences of toxic algal blooms are observed today within the Bay of Brest (Klouch *et al.*, 2016a), also corresponds to the site where maximal percentages of agriculture-type pollen markers are observed in Bay of Brest modern sediments (Lambert *et al.*, 2017), confirming the link between increased runoff on agricultural soils and the disturbance of the phytoplankton community. This may be related to the small size of the watershed and the isolation of the Daoulas estuary from main tidal currents.

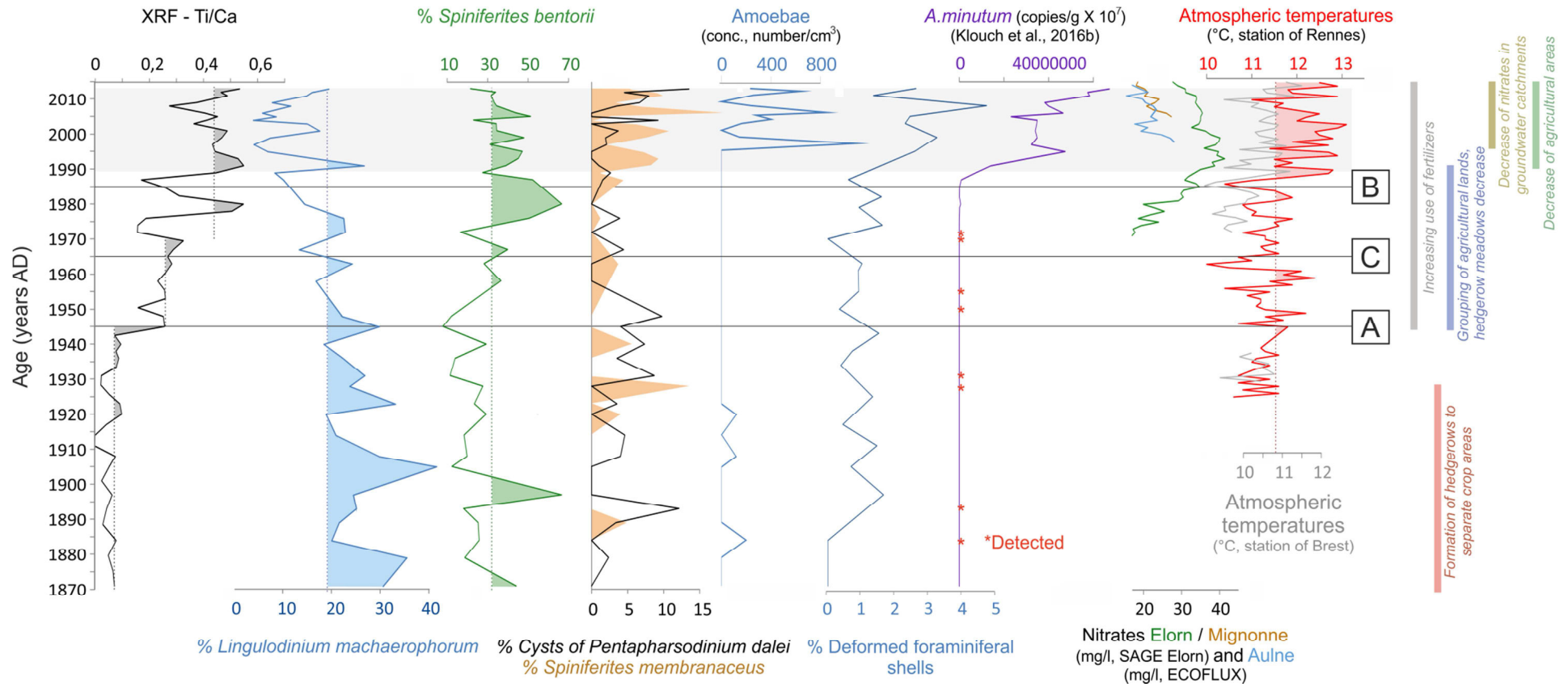


Figure IV.7: Comparison between selected palynological data from I_09 core, data from literature, and instrumental data from in situ measurements in watersheds. From left to right: XRF Ti/Ca ratio from the study core, dinocyst percentages (*L. machaerophorum*, *S. bentorii*, cysts of *P. dalei* and *S. membranaceus*), amoebae concentrations, percentages of deformed foraminiferal shells, detection curve of *A. minutum* species in the same core (from Klouch et al., 2016b), measured nitrate concentrations in the Elorn and Mignonne rivers (SAGE Elorn) and in the Aulne river (ECOFLUX: river monitoring network that collects samples at the mouth of rivers of Western Brittany on a weekly basis, www.uem.univ-brest.fr/ecoflux) and measured atmospheric temperatures (Rennes meteorological station; infoclimat.fr). Grey band highlights the interval characterized by pollution indicators (deformed benthic foraminifera, *A. minutum*, nitrate concentrations).

IV.6. Conclusion

The high resolution palynological study conducted over the past 150 years in the Bay of Brest (NW France) has highlighted the relationship between natural climate variability, human pressures, and fossil palynomorphs preserved in sediments (especially pollen grains and dinoflagellate cysts). Varying SST in the North Atlantic Ocean, by driving atmospheric temperatures across Europe, may have influenced tree pollination rates deduced from arboreal pollen percentage fluctuations. Superimposed on natural climate modes, increased human influence on watersheds is perceptible since 1945. Changes in agricultural practices, particularly the regrouping of cultivated areas and the reduction of hedgerows, led to a runoff increase, recorded through our palynological (increase of riparian forest as well as reduction of Chenopodiaceae and *L. machaerophorum* percentages) and sedimentological (XRF Ti/ Ca increase) markers. Also, changes in the structure of the dinocyst community (major trophic relay between *L. machaerophorum* and *S. bentorii* around 1965 followed then by *S. membranaceus* around 1985), and the intensification of toxic algal blooms (*A. minutum*) detected by genetic analyses, appear directly correlated to the increase of fertilizer use for agriculture over the past decades. Such changes caused strong environmental and health impacts. Here, for the very first time, a palynological study conducted in parallel with a genetic study provides clear driving mechanisms regarding the major causes responsible for recent phytoplankton (dinoflagellates and their cysts) changes affecting European coastal ecosystems. It demonstrates the strong potential of such micropaleontological approaches which allow drawing a comprehensive view of modern human induced environmental alterations in a retrospective frame.

Partie 2 : Evolution
paléoenvironnementale à la pointe
bretonne

Transition entre les chapitres 4 et 5

L'étude palynologique très haute résolution des derniers 150 ans en Baie de Daoulas (Rade de Brest) a permis de mettre en évidence la relation entre variabilité naturelle du climat / usage des sols sur les bassins versants et les pourcentages des palynomorphes fossiles conservés dans les sédiments, dont les valeurs fluctuent à l'échelle décennale à pluri-décennale. La variation des températures de surface océaniques dans l'Atlantique Nord (i.e. AMO), elles-mêmes connectées aux températures atmosphériques de l'Europe de l'Ouest, pourrait représenter un facteur majeur dans les variations des taux de production pollinique des arbres, et donc dans la représentativité des pourcentages d'arbres observée dans les archives sédimentaires à l'échelle interannuelle. Superposée à la variabilité naturelle du climat, les modifications d'usage des sols et des pratiques agricoles dans les bassins versants de Rade de Brest sont perceptibles, et notamment à partir de 1945. En effet, le remembrement (regroupement des terrains cultivés) et la destruction associée du linéaire bocager entraînent la disparition progressive des talus et des haies et, par conséquent, une hausse du ruissellement et du lessivage des sols agricoles. Ceci est notamment enregistré par différents marqueurs palynologiques (i.e. *Alnus*) et sédimentologiques (i.e. signal XRF Ti/Ca). De plus, les changements dans la structuration de la communauté des dinokystes (relais trophique entre *L. machaerophorum* et *S. bentorii* vers 1965 puis augmentation de *S. membranaceus* vers 1985) et l'intensification des efflorescences algaires toxiques (*A. minutum*) détectée par le biais d'analyses paléogénétiques, semblent directement liées à l'intensification de l'utilisation des engrais agricoles au cours des dernières décennies. Ainsi, en prenant pour exemple la Rade de Brest, pour la première fois, une étude palynologique couplée à une étude paléogénétique a permis de fournir des hypothèses quant aux mécanismes conduisant à l'eutrophisation croissante des écosystèmes côtiers depuis les années 1980-1990.

A l'échelle des derniers 10 000 ans Cal. BP, consécutivement à la déglaciation, l'élévation du niveau de la mer a eu une incidence sur les milieux côtiers d'un point de vue géomorphologique, sédimentologique et écologique. Au niveau régional, les récents travaux de *Goslin et al. (2013, 2015)* et de *Stéphan et al. (2014, 2015)*, ont permis la reconstitution et la quantification de l'élévation post-glaciaire du niveau marin sur les côtes bretonnes (10 à 15 mm/an entre le dernier maximum glaciaire et 9 000 ans Cal. BP à environ 4,6 mm/an entre 7 500 et 6 900 ans Cal. BP et moins de 1 mm/an à partir de 6 900 ans Cal. BP). Dans nos études holocènes, les résolutions d'analyse des séries paléoenvironnementales seront moindres que celles discutées pour les deux derniers siècles (30 ans en moyenne pour l'ensemble de nos séries holocènes versus 1 à 3 ans pour la carotte I_09). Ainsi, les paramètres forçant seront considérés selon un mode de variabilité climatique millénaire au maximum à pluri-décadal au minimum, superposé à la tendance holocène long-terme marquée par une baisse continue de l'insolation estivale à 65°N (*Berger et Loutre, 1991*) et la montée du niveau marin, stabilisée autour de 6 000 ans Cal. BP (*Goslin et al., 2015*). A l'échelle décennale à pluri-décadale, le climat de l'Europe de l'Ouest est forcé par l'influence combinée des oscillations naturelles atmosphériques et océaniques (*Knight et al., 2006 ; Treguer et al., 2014 ; McCarthy et al., 2015 ; Ruprich-Robert et Cassou, 2015*). A l'échelle millénaire à pluri-millénaire, la variabilité climatique dite « rapide » a fréquemment été mise en évidence grâce à de nombreuses études menées sur des enregistrements marins (*Bond et al., 1997, 2001 ; Mayewski et al., 2004*), terrestres (*Davis et al., 2003*) et glaciaires (*O'Brien et al., 1995*), mettant ainsi en lumière des événements climatiques abrupts répétés nommés « événements de Bond » (*Bond et al., 1997, 2001*) ou RCC pour « Rapid Climate Change » (*Mayewski et al., 2004*). Ces événements sont souvent associés à un

refroidissement climatique significatif des eaux de surface de l'Atlantique Nord et des températures continentales en Europe de l'Ouest (*Mayewski et al., 2004*).

Des données paléoécologiques récemment acquises sur les séquences holocènes côtières bretonnes ont permis de discuter les variations environnementales passées et de relier ces changements littoraux rapides à la variabilité climatique et à la dynamique de l'occupation humaine sur les bassins versants (*Fernane et al., 2014, 2015*). Ces études ont essentiellement porté sur le Néolithique, période durant laquelle l'agropastoralisme devient de plus en plus marqué (*Visset et al., 2001 ; Pailler et al., 2011*). Tout au long du chapitre 5 nous proposons une étude pluridisciplinaire paléoclimatique de la Rade de Brest, mais aussi de la Baie de Douarnenez, depuis le Mésolithique (autour de 9 000 ans Cal. BP pour la période la plus ancienne analysée) jusqu'à l'ère moderne. L'analyse des spectres polliniques est à même de fournir des informations sur l'évolution de la couverture végétale des bassins versants, alors que les dinokystes nous renseigneront sur l'évolution des conditions paléo-hydrologiques. Enfin, les foraminifères benthiques et leurs signatures isotopiques sont particulièrement sensibles à divers facteurs environnementaux, particulièrement dans les milieux côtiers où ils permettent de reconstruire les changements environnementaux naturels, paléobathymétriques, ou induits par l'homme (*Debenay et al., 2006 ; Perez-Belmonte et Goubert, 2006 ; Delaine et al., 2015 ; Stéphan et al., 2011, 2015*). L'objectif de la partie suivante est ainsi de discuter les changements paléoenvironnementaux locaux impactant les zones côtières ouest bretonnes entre 9 500 et 5 600 ans BP, avec une résolution temporelle pluri-décennale, dans le contexte de changements naturels d'origine globale ou de pratiques localisées liées aux modifications d'usages des sols dans les bassins versants.

Chapitre V.

Palaeoenvironmental reconstructions (pollen, dinocyst, foraminifera) across the Meso- to Neolithic in Western Brittany (NW France)

A soumettre à "Marine Micropaleontology"

Lambert Clément, Vidal Muriel, Penaud Aurélie, Leroy Pascal, Goubert Evelyne, Pailler Yvan,
Le Faou Yann, Ragueneau Olivier

Abstract

Sedimentological, palynological and micropalaeontological studies carried out throughout the first half of the Holocene during the Mesolithic / Neolithic transition in the Bay of Brest (i.e. 9,200-9,000 and 6,600-5,300 years BP) and in the Bay of Douarnenez (i.e. 9,200 – 8,400 years BP) allowed characterizing coastal environmental changes under the increasing influence of the sea level rise. The gradual flooding implied that the two study sites passed from river valleys to oceanic bays as revealed by the gradual retreat of salt marsh environments detected through palynological analysis. In addition, these high-resolution studies highlight the regional detection of North Atlantic millennial climate variability (Bond events) superimposed on the long-term climate trend itself characterized by the continuing summer insolation decrease at 65°N. Two cold climate events (or RCC for Rapid Climate Changes) are suggested to have been locally marked by a moisture increase, mainly detected by *L. machaerophorum* and *Alnus* increases at 8,550 years BP (first RCC) in the Bay of Douarnenez and at 6,250 years BP (second RCC) in the Bay of Brest. Moreover, during the key period in the Bay of Douarnenez marked by the Neolithic transition, traces of agricultures (i.e. cereal pollen grains) have been detected at around 8,600 years BP, i.e. 1,500 years before the general accepted cereal-cropping appearance in western France. These results, while consistent with other palynological studies conducted on the French Atlantic coast, could underline a Mesolithic “pre-agriculture” in Brittany.

Plan du chapitre

V.1. INTRODUCTION.....	161
V.2. ENVIRONMENTAL CONTEXTS	162
V.2.1. Present and past sedimentological contexts of study sites.....	162
V.2.1.1. The Bay of Douarnenez (BD).....	164
V.2.1.2. The Bay of Brest (BB)	165
V.2.2. Climatic Context	166
V.2.3. Cultural evolution and territorial occupation dynamics.....	166
V.3. MATERIAL AND METHODS	168
V.3.1. Study sediment cores	168
V.3.2. Palynological analyses	171
V.3.3. Foraminiferal analyses.....	172
V.4. SEDIMENTARY CONTEXT AND PALYNOLOGICAL RESULTS	173
V.4.1. Bay of Douarnenez, BD (core VC-08).....	173
V.4.1.1. Sedimentary facies and age model.....	173
V.4.1.2. Dinocysts	174
V.4.1.3. Pollen.....	176
V.4.1.4. Towards a Holocene sedimentary infilling history reconstruction of the BD	178
V.4.2. Western Bay of Brest (A and KS-24 cores Bay of Roscanvel).....	179
V.4.2.1. Sedimentary facies	179
V.4.2.2. Dinocysts	180
V.4.2.3. Pollen.....	181
V.4.2.4. Micropalaeontological results	183
V.4.2.5. Environmental evolution in the Bay of Roscanvel (BR) under the rising sea level influence.....	185
V.5. CLIMATE IMPACTS AND LAND-USE CHANGES	187
V.5.1. Local imprints of the 9,000-8,000 and 6,000-5,000 years BP RCC events.....	187
V.5.2. Local signal of Cerealia-type pollen grains during the Mesolithic: coastal Poaceae or early traces of a proto-agriculture?	190
V.6. CONCLUSION.....	194

V.1. Introduction

The Holocene is characterized by a gradual decrease in summer air temperatures and seasonality (seasonal thermal amplitude) in line with the continuing summer insolation decrease at 65°N (*Berger and Loutre, 1991*). Sub-millennial climate variability is superimposed on this long-term climate trend, as shown by numerous studies carried out on marine (e.g. *Bond et al., 1997, 2001; Mayewski et al., 2004*), terrestrial (e.g. *Davis et al., 2003*) and glacial records (e.g. *O'Brien et al., 1995*), highlighting iterated abrupt climate events also referred as “Bond events” (*Bond et al., 1997, 2001*) or RCC (i.e. “Rapid Climate Change”; *Mayewski et al., 2004*). These events are often associated with significant climatic cooling in North Atlantic surface waters and over northern Europe, as well as increasing aridity in the tropics (*Mayewski et al., 2004; Hammarlund et al., 2005; Wanner et al., 2011*). Finally, on decadal to multi-decadal timescales, climate over northern Europe is forced by the combined influences of atmospheric and oceanic natural oscillations, themselves driven by different teleconnections and physico-chemical exchanges at the air/ocean interface (*Knight et al., 2006; Tréguer et al., 2014; McCarthy et al., 2015; Ruprich-Robert and Cassou, 2015*).

Moreover, across the deglaciation, the sea level rise has impacted coastal environments from a geomorphological, sedimentological and ecological point of view. On a regional scale, recent works reconstructed and quantified the post-glacial sea-level rise on Brittany’s coasts (*Goslin et al., 2013, 2015; Stéphan et al., 2015*), estimated from about 10 to 15 mm/year between the last glacial period and 9,000 years Cal. BP to around 4.6 mm/year between 7,500 and 6,900 years Cal. BP, and less than 1 mm/year after 6,900 years Cal. BP. Moreover, palaeoecological data recently acquired on Holocene Brittany’s coastal sequences enabled to discuss past environmental variations (vegetation changes, palaeo-storm dynamics, precipitation regimes) and to link these rapid coastal changes with climate dynamics as well as human occupation on watersheds (*Fernane et al., 2014, 2015*). These studies especially focused on the Neolithic, period when the development of agro-pastoral societies was more and more pronounced (*Visset and Bernard, 2006; Paillet et al., 2011*).

In this study, new sequences retrieved in the Bay of Brest (BB) and in the Bay of Douarnenez (BD), at the westernmost part of Brittany (NW France), cover the Mesolithic to Neolithic transition, a still fairly unknown period so far. They allow a multidisciplinary approach based on pollen, dinoflagellate cyst (dinocyst) and foraminiferal analyses, as well as on isotopic and sedimentological data. Pollen analysis will provide information regarding surrounding vegetation evolution on BB and BD watersheds through time. Indeed, palynological studies carried out in the BB on modern sediments (*Lambert et al., 2017*) as well as across the last 150 years (*Lambert et al., accepted*),

evidenced the robustness of studying fossilized pollen grains in BB sediment archives to discuss natural and anthropogenic forcing including hydrodynamics, fluvial discharges, pollination rates, or agricultural watershed policy. Also, dinoflagellates are phytoplanktonic organisms that play an important role in the trophic network. Numerous studies carried out on modern sediments showed specific patterns regarding the spatial distribution of fossilizable dinocysts according to sea-surface temperature and salinity, sea-ice cover duration, inshore-offshore gradient or nutrient concentration (*Morzadec-Kerfourn, 1977, 1979; Dodge et Harland, 1991; Rochon et de Vernal, 1994; Mudie et al., 2001; Marret et Zonneveld, 2003; Zonneveld et al., 2013; de Vernal et al., 2013*). These palynomorphs have been observed with extremely low concentrations and a poor species richness in modern BB sediments (*Lambert et al., 2017*) but already proved to be excellent markers for reconstructing past BB sea-surface conditions across the last century (*Lambert et al., accepted*). Finally, benthic foraminifera are particularly sensitive to various environmental factors (temperature, salinity, oxygenation, pH, hydrodynamism, organic matter export, water depth) and are frequently used to reconstruct bottom water-column conditions (*Goody, 2003; Jorissen et al., 2007*). In coastal environments, foraminiferal species allow reconstructing natural or human-induced environmental changes (*Debenay et al., 2006; Delaine et al., 2015*), and among the rare studies conducted in the BB with this proxy, *Stéphan (2008)* applied it to discuss palaeobathymetry evolution in marsh environments related to the Holocene sea-level rise (*Stéphan et al., 2014, 2015*).

In this paper, we thus aim at discussing the combined influences of local (i.e. watersheds) *versus* regional (i.e. northern European climate) factors driving palaeoenvironmental changes across the first half of the Holocene in western Brittany (from 9,200 to 5,300 years Cal. BP), based on a cross-correlated pollen-dinocyst-foraminiferal analysis and a pluri-decadal timescale resolution.

V.2. Environmental contexts

V.2.1. Present and past sedimentological contexts of study sites

The cores selected for this study are located in the westernmost part of Brittany, in marine coastal bays on both sides of the Crozon peninsula (Figure V.a).

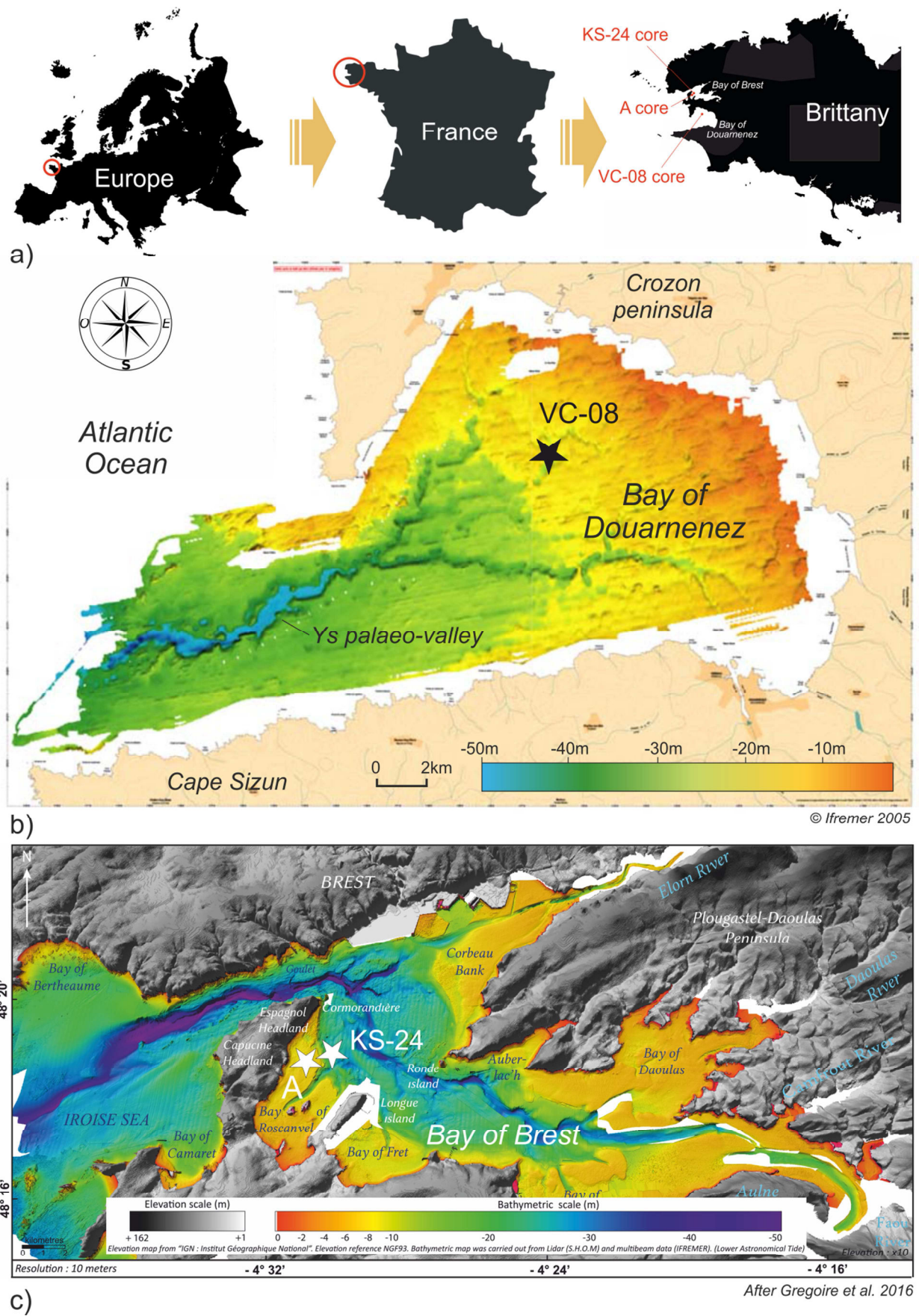


Figure V.1: a) Location of study sites in North Western France; location of sediment cores on the bathymetric maps of the (b) Bay of Douarnenez (black star) and of the (c) Bay of Brest (white stars).

V.2.1.1. The Bay of Douarnenez (BD)

The BD is a large circular bay (350 km²) limited by the Crozon peninsula to the North and the Cape Sizun to the South, largely connected to the Iroise Sea by a passage of about 9 km wide (Figure 1b). The bathymetric map (Augris *et al.*, 2005) reveals a concave morphology characterized by a water depth of about 20 m, reaching 30 m in the center of the bay (Figure 1b). The geological basement of the BD and its surroundings corresponds to Brioverian/Palaeozoic sandstones and schists in the north, and metamorphic/plutonic formations in the south (Mélou and Plusquellec, 1974; Augris *et al.*, 2005). A major fault network (Kerforne) crosses the BD, inherited from the Hercynian orogeny and reactivated during the North Atlantic opening (Lefort, 1973; Ballèvre *et al.*, 2013). Coasts are mainly shaped by cliffs up to 100 m high in the Crozon peninsula and 85 m towards the Cape Sizun. Some valleys and small estuaries drain very restricted watersheds (40 km² for the larger), sometimes open between cliffs, protecting wetlands and marshes behind the shoreline (Augris *et al.*, 2005). The BD does not receive a large amount of freshwater, implying a strong marine influence and a relatively stable salinity (around 35‰; Augris *et al.*, 2005).

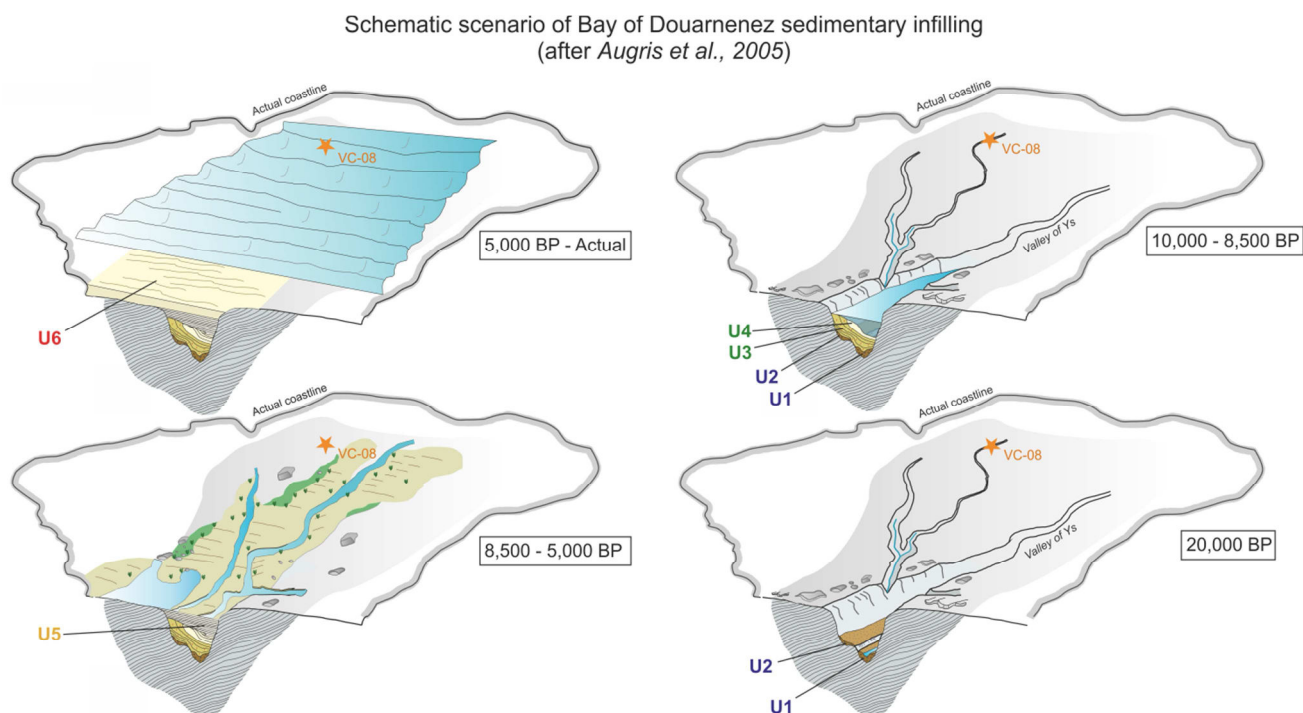


Figure V.2: Schematic scenario of the Bay of Douarnenez sediment infilling (after Augris *et al.* 2005). From base to the top, four sketches related to the sedimentary units defined from seismic and sedimentological analysis (details in Augris *et al.* 2005).

The BD sedimentary cover mainly consists in gravels and coarse sands in the central part of the bay and fine sands in sheltered areas (*Hinschberger and Pauvret, 1968; Augris et al., 1988*), reaching a thickness of 18 m in palaeo-valley axes, but relatively thin over the whole BD (2 to 4 m; *Augris et al., 2005*). The substratum study reveals a dendritic palaeo-channel network incising Brioverian basement and flowing into a main valley in the center of the bay named Ys palaeo-valley (Figure V.b). These channels are connected to the main continental rivers surrounding the BD (*Musset, 1934; Guilcher, 1948; Hallegouët, 1989; Jouet et al., 2003; Augris et al., 2005*). The sedimentary infilling history of the BD is based on the analysis of seismic units (U1 to U6; Figure V.2) combined with analysis of numerous sediment cores (*Augris et al., 2005*). While the BD was totally emerged during the Last Glacial Maximum (around 20,000 years BP), its flooding, initially confined to palaeo-valleys (10,000-8,000 years BP, meander bar units U3 and U4; Figure V.2), then spread out to the rest of the BD (8,000-5,000 years BP, fine estuarine sedimentation U5; Figure V.2). The sea level was stabilized at about 6,000-5,000 years BP (*Goslin et al., 2015; Stéphan et al., 2015*) and, since then, reworked marine sands form the upper unit of the BD sediment cover (U6; Figure V.2).

V.2.1.2. The Bay of Brest (BB)

The BB is located in north-western Brittany (NW France; Figure V.1c) and represents a shallow semi-enclosed basin of 180 km² surrounded by a 230 km long coastline. Its basement corresponds to Proterozoic igneous rocks in the north and Brioverian/Palaeozoic sediments in the south and east. Present-day low reliefs (few hills reach 330 m high) are inherited from the peneplanation of the Hercynian chain (*Chauris and Plusquellec, 1980; Ballèvre et al., 2009*). The study area subsides since the Eocene and continues to slightly subside (0.02 to 0.04 mm/yr ; *Ziegler, 1992; Bonnet et al., 2000; Goslin, 2014*), but it can be considered as negligible at the Holocene timescale (40 mm/10,000 years ; *Goslin et al., 2015*). The river system is established since the Tertiary (*Hallegouët et al., 1994*). Today, the BB is characterized by a macrotidal influence with a maximum tidal amplitude of 8 m (*Troadec et al., 1997*). Granulometric analyses of modern sediments reflect specific hydrodynamic conditions mainly related to tidal currents (*Gregoire et al., 2016*). In its westernmost part, the BB is connected to the Atlantic Ocean through the “*Goulet*” (Figure V.1c), a strait of about 1.8 km wide and 50 m deep. In its easternmost part, the BB receives main freshwater supplies from the Aulne and Elorn rivers (both contributing up to 85% of the total river discharges; *Delmas and Treguer, 1983*), as well as from the smaller Daoulas river (Figure V.1c). BB watersheds are characterized by 2,000 km of waterways and most of their runoff flows into the BB through the Aulne river (114 km long; 1,224 km² of watershed and 20.40 m³/s of annual debit; *Troadec et al., 1997*).

The bathymetric map of the BB highlights submarine channels that attest to palaeo-fluvial systems (Figures V.1c; *Gregoire et al., 2016*). Palaeo-channels of the two main current rivers, Aulne and Elorn, are about 30 and 15 m deep respectively, and converge in the west at a trough of about 50 m deep (*Troadek et al., 1997*). Nevertheless, at present, the depth of the BB does not exceed 10 m deep on approximately 60% of its surface (*Monbet and Bassoulet, 1989*). The last transgressive episode corresponds to the complex and fragmented sedimentary infilling history of the BB (*Gregoire et al., 2017*), because of i) the non-morphological uniformity of the substratum, ii) the non-linear post-glacial sea level rise, combined with iii) strong and complex hydrodynamical features (*Gregoire et al., 2017*). Palaeo-valleys became gradually flooded according to different steps of fluvial terraces (*Gregoire et al., 2017*), considerably decreasing surfaces occupied by maritime marshes, slikkes and schorres (i.e. typical environments submitted to intertidal dynamics); the shallowest parts of the BB being flooded between 9,000 and 7,000 years BP. Today, the centre of the BB is predominantly under marine influence, main river mouths and intertidal areas having migrated further east.

V.2.2. Climatic Context

Brittany is subjected to a temperate oceanic climate regime characterized by the influence of the westerlies and by low seasonal thermal amplitudes with mean annual temperatures of about 10-11 °C (*Belleguic et al., 2012*). Annual prevailing winds (with speeds that can exceed 100km/h during 5 to 15 days per year) mainly have a south-west origin (*Troadek et al., 1997*). Since Brittany is submitted to regular oceanic rainfalls, annual cumulative precipitation data ranges from 600 mm/year to more than 1,600 mm/year in the inner part (*Troadek et al., 1997; Belleguic et al., 2012*). The climate of Brittany is due to the combined influences of atmospheric (North Atlantic Oscillation) and oceanic (Atlantic multidecadal oscillation) circulations detailed thereafter (*Tréguer et al., 2014, Ruprich-Robert and Cassou, 2015; Lambert et al., accepted*). On decadal to multi-decadal timescales, variations in North Atlantic SST control a large part of the climate variability reconstructed on the continent (*Deser et al., 2010; Knight et al., 2006; McCarthy et al., 2015; Ruprich-Robert and Cassou, 2015; Lambert et al., accepted*).

V.2.3. Cultural evolution and territorial occupation dynamics

The Mesolithic is poorly documented in western Brittany due to the scarcity of archeological sites. The French Mesolithic period is divided into the first Mesolithic (10th, 9th, and 8th millennia

BC) and the second Mesolithic (7th, 6th and early 5th millennium BC, depending on the studied region) according to cultural criteria based on lithic industries (*Marchand, 2011, 2014*). Across this period, traces of shellfish consumption as well as of microlithic industries on the coastline suggest the presence of small communities irregularly spread over western Brittany (perhaps 25,000 to 50,000 people; *Giot et al., 1998*). Also, lithic material resulting from debitage has been found in Finistère (western Brittany), evidencing human settlements twenty kilometers from the current coast. Human groups may have moved seasonally between the coasts and riversides and the inner land (*Gouletquer et al., 1994, 1996*), while recent studies rather suggest perennial settlements of restricted communities in some coastal areas (*Schulting and Richards, 2001; Marchand, 2005*). Populations then mostly considered as nomadic hunter-gatherer may not have significantly impacted their environment (*Morzadec-Kerfourn, 1974*).

The Neolithic "revolution" then reached western Europe around 5,500 BC (7,450 BP) and the Armorican Massif around 5,000 BC (*Demoule, 2007*) via Danubian agricultural populations, evidenced by the western extension of the Linear Pottery Culture (i.e. *Blicquy-Villeneuve-Saint-Germain*, in *Marcigny et al., 2010*), and particularly in Southern Finistère (*Marchand et al., 2006; Marcigny et al., 2010; Tinévez et al., 2015*) through a diffusion model estimated at 1 km/year (*Giot et al., 1998*). The contact between Mesolithic and Neolithic societies remains poorly documented, and predation practices gradually shifted to a production economy thanks to the domestication of animals and the emergence of agriculture. For many years, these cultural changes have been debated as the result of i) the acculturation of indigenous hunter-gatherer populations, or ii) a population replacement by Neolithic societies coming from the East. Recent genetic studies conducted on European populations suggest a Mesolithic population replacement, nevertheless highlighting a mosaic of *scenarii* according to regions, and a non-uniform demographic transition across Europe with few evidences of cultural adoption (*Sampietro et al., 2007; Bramanti et al., 2009; Haak et al., 2010; Cramon-Taubadel and Pinhasi, 2011; Skoglund et al., 2012*). The population of the peninsula increased sharply as a result of increasing food production. From the first three centuries of the 5th millennium BC (around 7,000 to 6,700 BP), perennial settlements of Neolithic villages are observed in western France (*Marchand, 2014*).

Regarding the emergence of agriculture, palynological and palaeobotanical data are very rare in Finistère. Some studies carried out over Brittany are mainly based on lithic industries and funeral mores (*Marchand, 2005*), and the beginning of the neolithisation thus cannot be precisely dated, such as in other parts of Europe (*Kirleis et al., 2012; McClatchie et al., 2014*). In the coastal Morbihan (Locmariaquer, SE Brittany), *Visset et al. (1996)* suggested ancient cereal farming around 7,243-5,800 BC (9,193-7,750 BP) because of cereal pollen grains occurrences in Mesolithic levels,

observed concomitantly with an increase of *Corylus* and ruderal plants, as well as a marked decrease of arboreal pollen grains. Other palynological studies also discussed the presence of cultivated taxa since the Mesolithic (*Barbier and Visset, 1997; Ouguerram and Visset, 2001; Visset et al., 2002; Joly and Visset, 2009*). However, the absence of agricultural tools in archaeological sites in the direct vicinity of the above-mentioned sites does not allow confirming this hypothesis only based on palynological observations (*Marchand, 2005*). Since the early Neolithic, anthropogenic environmental destabilizations and evidences of cereal-cropping became more and more prevalent (*Visset, 1979; Marguerie, 1991*). In Finistère, the cereal cultivation practice is attested from 3,500 BC (5,450 BP) by the presence of cereal grains in the archeological site of Molène island (*Dréano et al., 2007*). On the other hand, human impact on the environment becomes obviously noticeable from the first half of the 5th millennium BC with the first appearance of grindstones and more particularly with traces detected on lithic furniture typical from the cutting of plant fibers (*Giot et al., 1998; Guéret et al., 2014*).

V.3. Material and methods

V.3.1. Study sediment cores

For all study cores (Figure V.1), pictures and RX radiography were carried out at the *Géosciences Marines* laboratory (IFREMER, Plouzané, France), and description, granulometric analyses (laser granulometer “MASTERSIZE 2000”), as well as sampling for datings and palynological analyses were carried out at the *Laboratoire Géosciences Océan* (LGO-IUEM, Plouzané, France). All obtained AMS ^{14}C dates (Table 1) have been calibrated to calendar years with the CALIB 7.1 program using the Marine13 calibration curve (*Stuiver and Reimer, 1993; Reimer et al., 2013*) and a ΔR of -40 ± 23 years (*Mangerud et al., 2006*). In the manuscript, when referred to a precise age, the mention to “Cal.” will not systematically be written, and ages in “years BP” or “years BC” will often be both specified so as to facilitate the lecture of the results for paleoenvironmental or archeological communities, respectively.

Within the BD, core “VC2012-08-PQP” ($48^{\circ}10'16.26''\text{N}$, $04^{\circ}26'22.44''\text{W}$; 28 m depth; 486 cm length; Figures V.1b, V.3, V.4) was recovered thanks to a vibrocorer by the R/V *Pourquoi Pas?* during the Proteus-Dunes cruise (SHOM, 2012).

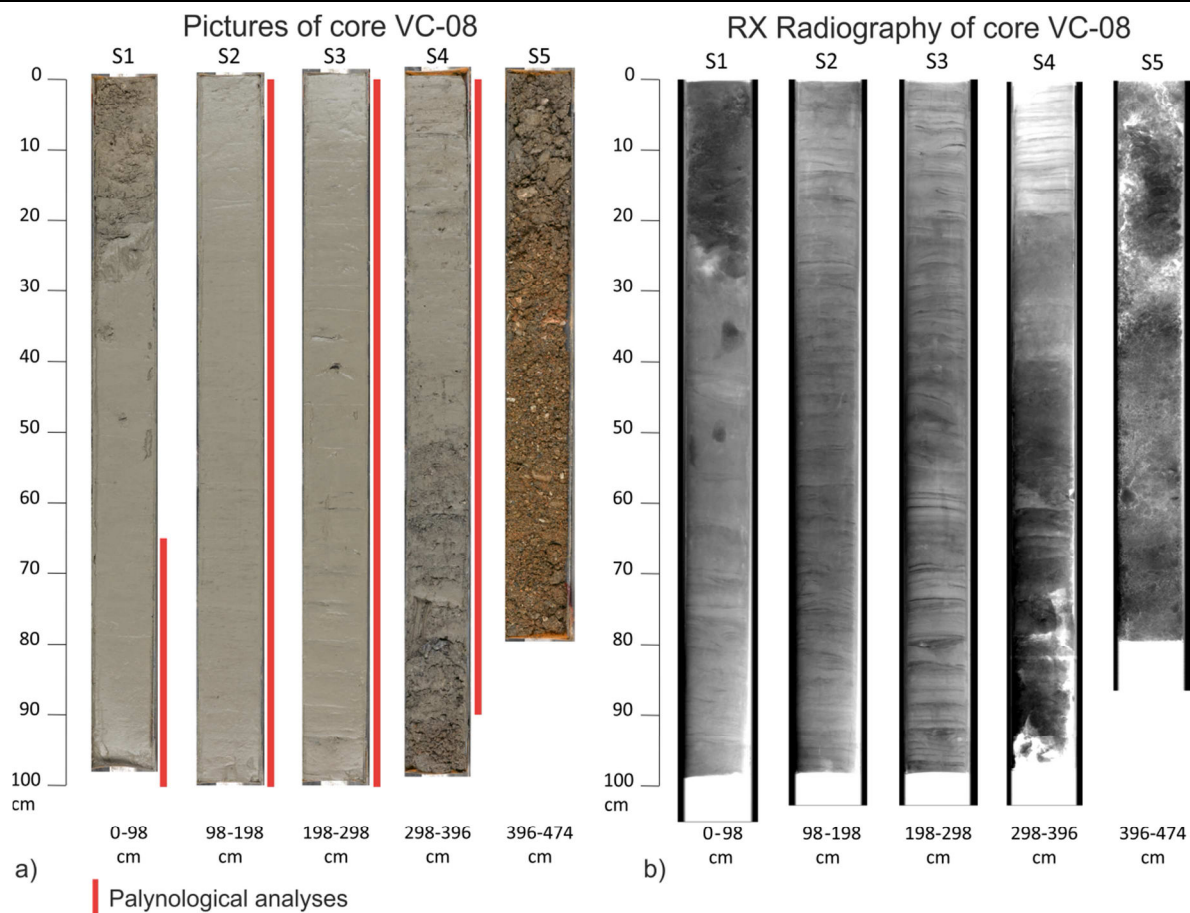


Figure V.3: a) Pictures and b) RX radiography of the VC-08 core. The red strips represent the sampled core portion to perform palynological analyzes.

Within the Bay of Brest, core “A” (48°19.2’N, 4°31.8’W; 8.2 m depth; 418 cm length in total but 318 cm available for this study: the top 100 cm were entirely used in 2003-2004 by biologists and bio-geochemists) was retrieved in the Bay of Roscanvel (i.e. small bay in the western part of the Bay of Brest; Figures V.1c, V.5) thanks to a vibrocorer by the R/V *Côtes de la Manche* during the “*Défis Golfe de Gascogne*” program (IFREMER, LEMAR-IUEM, 2003). Finally, core “KS-24” (48°19.3’N, 4°31.4’W; 26 m depth; 181.5 cm length) was retrieved in the Bay of Roscanvel (BR; Figures V.1c, V.5) thanks to a gravity corer by the R/V *Thalia* during the “*SERABEQ 3*” cruise (IFREMER, 2015).

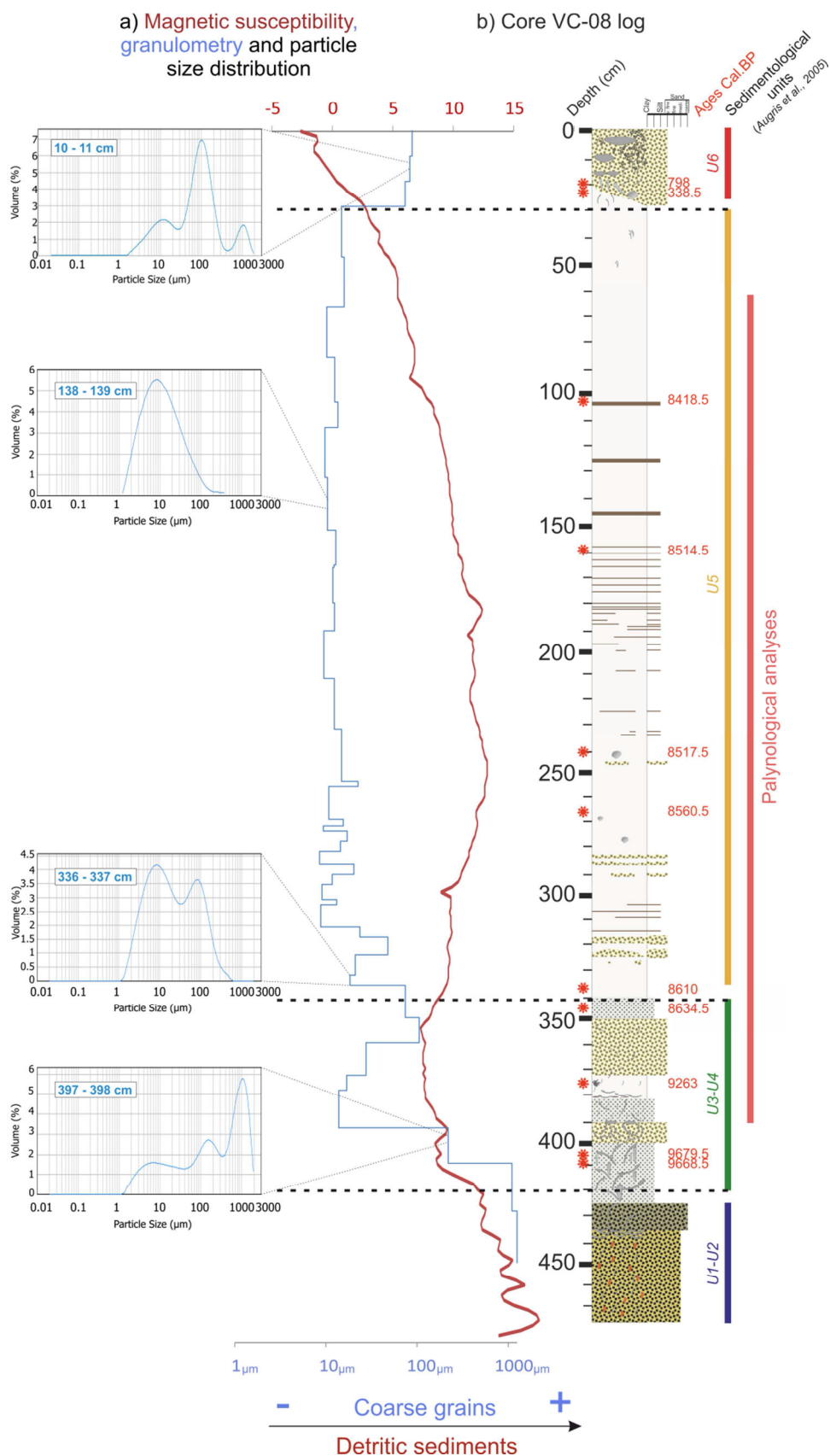


Figure V.4: Sedimentological log of the VC-08 core (b), grain size evolution and magnetic susceptibility along the core (a). For the different sedimentary units (identified by color strips), a graph representing the grain percentages distribution by size was added. ^{14}C dates are represented by red stars on the log.

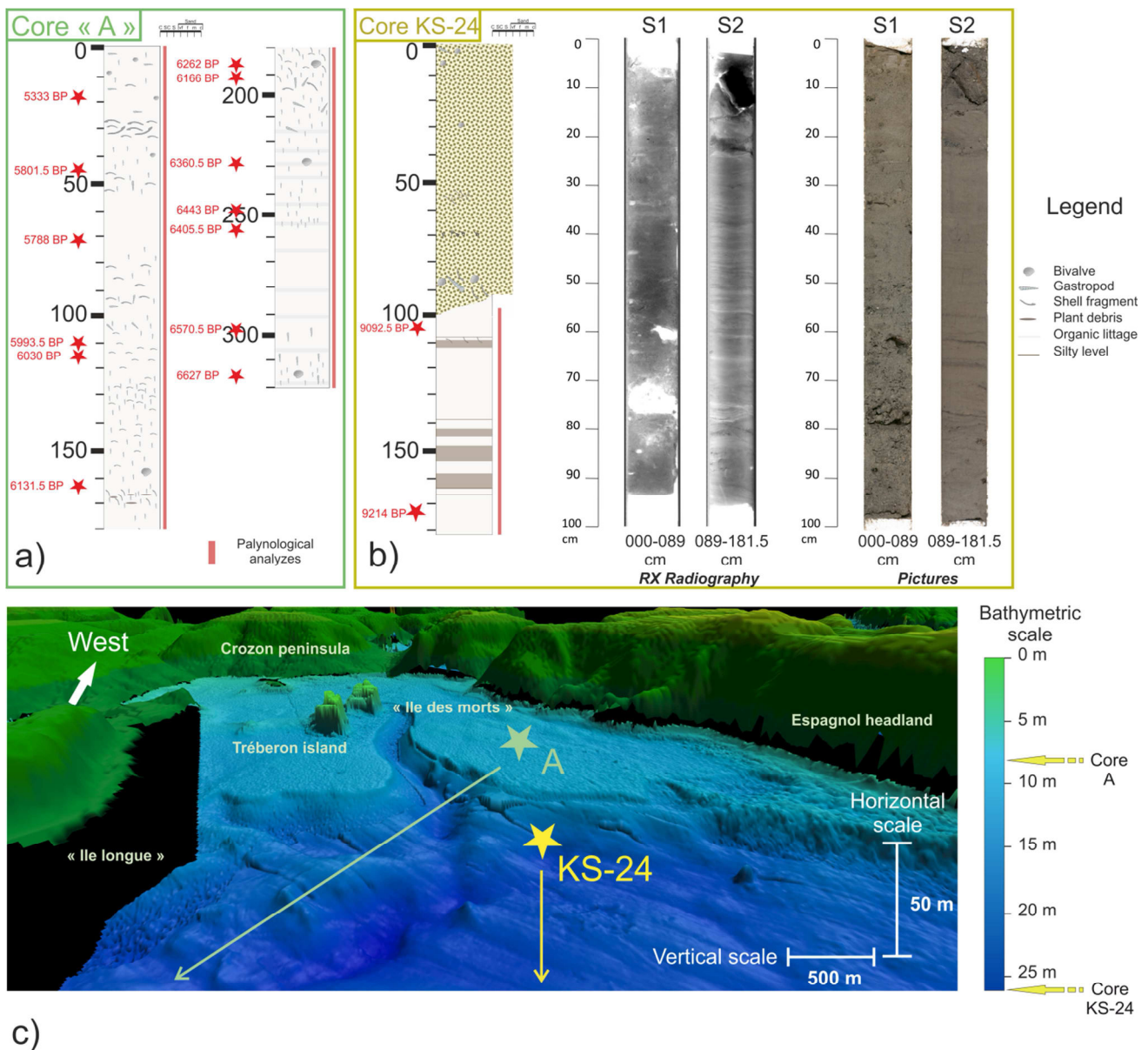


Figure V.5: Cores of the Bay of Brest, “A” and KS-24, and their location on a MNT of the Bay of Roscanvel with their bathymetric position (c). Sedimentological logs, photographs and X-ray radiography for the “A” (a) and KS-24 cores (b). The ^{14}C dates are represented on the logs by red stars. The red strips represent the sampled core portion to perform palynological analyzes.

V.3.2. Palynological analyses

Palynological preparations were carried out at the EPOC laboratory (Talence), following the procedure described by *de Vernal et al. (1999)* and using chemical (cold HCl and cold HF) and physical (sieving through a 10 μm nylon mesh screen) treatments in order to remove the mineral fraction and to concentrate palynomorphs (cf. <http://www.epoc.u-bordeaux.fr/index.php>). The final residue was mounted between slide and coverslip with glycerin. Pollen and dinocysts were determined using an optical microscope Leica DMC 2900 at X630 magnification.

In this study, 89 samples (46 for core “A”, 4 for core KS-24 and 39 for core VC-08) were analyzed allowing to obtain a study resolution of about 20 to 30 years. Palynomorph identification followed *Beug (1961)*, *Faegri and Iversen (1989)*, *Moore et al. (1991)* and *Reille (1995)* for pollen and *Rochon et al. (1999)* for dinocysts. For each analyzed sample, a minimum of 300 pollen grains and 150 dinocysts have been counted in order to provide robust assemblages from a statistical point of view (*Fatela and Taborda, 2002*). Percentages were calculated on a sum of total pollen grains (or dinocysts) without any exclusion, and concentrations (number of specimens/cm³) were obtained thanks to the *Lycopodium* spore method (*Mertens et al., 2009*). Through a camera connected to the optical microscope, measurements were also performed on the size of the annulus and of the grain diameter of Poaceae grains along the VC-08 core so as to discriminate *Cerealia* from wild grasses (*Joly et al., 2007*). Finally, other palynomorphs were counted, including microalgae, foraminiferal linings, spores and copepod eggs. Detailed exhaustive counts for the three cores are provided in the appendix.

V.3.3. Foraminiferal analyses

Also, before palynological treatments, bulk sediments were sieved at 150 µm and the fraction >150 µm was used for foraminiferal analyses.

After dividing the largest samples with a micro-splitter, benthic foraminiferal assemblages were performed with a LEICA M60 binocular microscope at X60 magnification. Identification followed *WoRMS Editorial Board (2017)* (www.marinespecies.org). Data were expressed in percentages of the total benthic foraminifera counted (at least 100 specimens counted per level). 16 samples (12 for core “A” and 4 for core KS-24) were analyzed allowing a study resolution of about 150 years.

Monospecific stable oxygen and carbon isotopes were also measured along core “A” on the *Elphidium aculeatum* benthic species, on same levels than benthic foraminiferal assemblages. About 5 specimens were hand-picked on the 150-250 µm sediment fraction, cleaned in a methanol ultrasonic bath for a few seconds, then roasted under vacuum at 380 °C for 45 min to remove organic matter, prior to isotopic analyses (*Duplessy, 1978*). The $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ (expressed in ‰ VPDB) were measured at PSO (IUEM, BREST) using the IRMS platform: a Delta V mass-spectrometer coupled with a GasBench II preparation line for benthic species. The external reproducibility (1 σ) of an internal standard calibrated with NBS19 is ± 0.03 ‰ and 0.06 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ respectively.

V.4. Sedimentary context and palynological results

V.4.1. Bay of Douarnenez, BD (core VC-08)

V.4.1.1. Sedimentary facies and age model

From sedimentology, granulometry and magnetic susceptibility analysis (Figures V.3, V.4), core VC-08, taken from a BD palaeo-valley (Figure V.1b), displays different sedimentary deposits that can be related to the sediment units defined in the framework of the study of the sedimentary infilling history of the BD (*Augris et al., 2005*; Figure V.2).

The base of core VC-08 (from 480 to 420 cm) is made of coarse sands (mean granulometry of about 1,500 μm) with high magnetic susceptibility (MS) values illustrating a strong detrital terrigenous component (Figure V.4a), that can be related to units 1 and 2 (U1 and U2 of *Augris et al., 2005*; Figures V.2, V.4b) and interpreted as fluvial deposits during the last glacial period. Between 420 and 340 cm, granulometry oscillates from coarse silts to very fine sands marked by a large variety of sizes (from 5 to around 1,500 μm ; Figure V.4a,b), accompanied by a fairly high concentrations of broken bivalve shells therefore probably deposited in high energetic conditions. The drop of MS values is related to major environmental change from continental to marine influences, with the sea starting to reach the westernmost part of the channels around 10,000 years BP. This interval can be associated to units 3 and 4 (U3 and U4 of *Augris et al., 2005*; Figures V.2, V.4b). Between 340 and 30 cm, clayey sediments (mean granulometry of 10 μm ; Figure V.4a,b) and tidal laminae dominate the sedimentary facies. After a small increase, MS values gradually decrease from 250 cm to the top (Figure V.4a). This very thick deposit constitutes most of the sedimentary infilling of BD channels and corresponds to unit 5 (U5 of *Augris et al., 2005*; Figures V.2, V.4b). The last sedimentological deposit (30 cm upwards), delimited at its base by an erosive surface, is characterized by marine sands (mean granulometry of 100 μm , three main modes between 10 and 1,000 μm ; Figure V.4a,b) reworked and remobilized under the action of waves. Extremely low MS values suggest the scarcity of fluvial detrital inputs within the bay. This deposit is related to the last unit 6 (U6 of *Augris et al., 2005*; Figures V.2, V.4b).

Radiocarbon dates have been obtained on bivalve and gastropod shells (Table V.1). The age model (Figure V.6a) was then established from 2 linear regressions and 9 stratigraphic pointers considering two parts obviously distinct considering the description of the core (Figures V.4b, V.6a). A significant change in sedimentation rates is therefore observed around 8,600 years BP (i.e. 340 cm), related to the Holocene sedimentary infilling history, with 0.06 cm/yr calculated before 8,600 years BP and 1.2 cm/yr calculated after (Figures V.4, V.6a). Two additional dates obtained in the uppermost part of the core (i.e. 20 and 23.5 cm, 798 and 338.5 BP, respectively; Figure V.4b)

confirm the recent set up of the last unit made of reworked marine sands (U6 in *Augris et al. 2005*). These two dates were therefore not used to build the age model (Figure V.6a). The palynological study is conducted on the fine intertidal sedimentation section of the core, corresponding to units U4 and U5 described in *Augris et al. (2005)* (Figures V.3, V.4b) and ranging from 390 to 65 cm (i.e. 9,400 to 8,400 years BP or 7,450 to 6,450 years BC), thus providing information on the final Mesolithic.

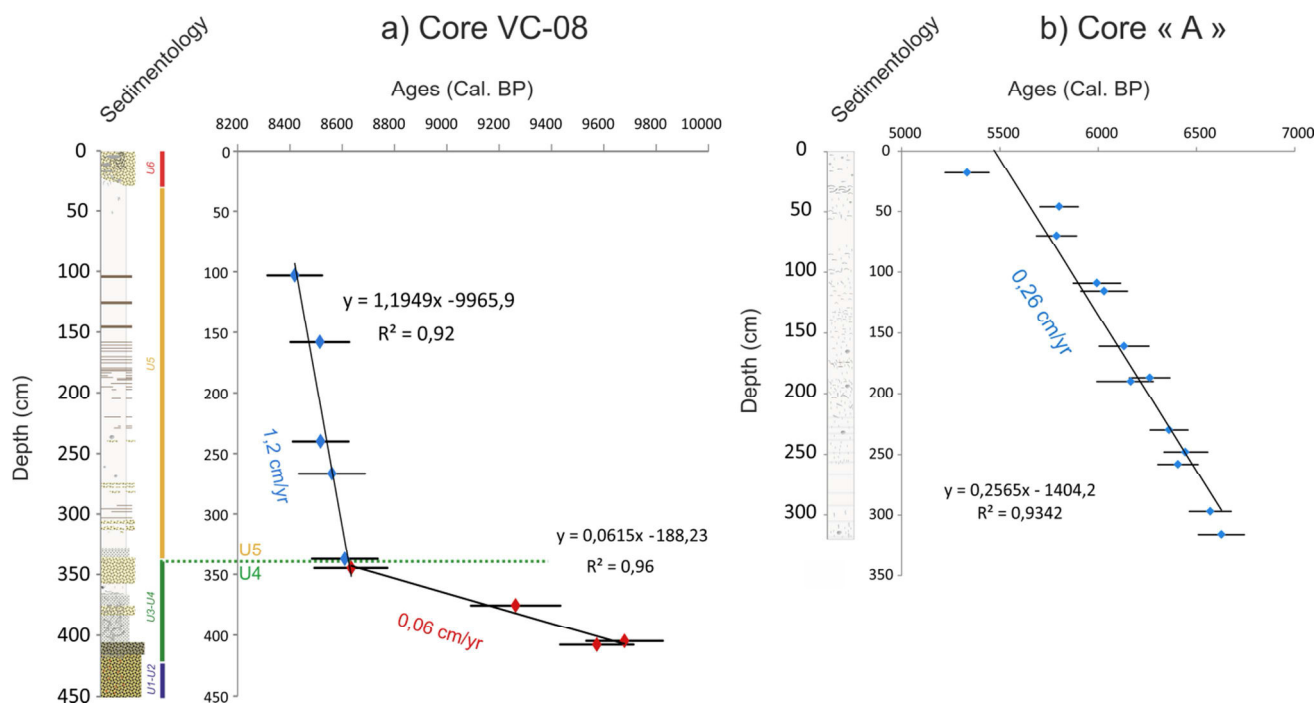


Figure V.6: a) VC-08 (Bay of Douarnenez) and b) “A” core (Bay of Brest) age models with their sedimentological logs, Linear regression lines (in black) and sedimentation rates in cm/yr.

V.4.1.2. Dinocysts

A total of 18 taxa were recognized with an average of 9 different taxa per slide. Only main taxa (i.e. greater than 2 % at least once in pollen spectra) were plotted on Figure V.7a along with concentrations (cysts/cm³) and specific richness (number of different taxa per slide). Taken as a whole, *Spiniferites bentorii* (50 % in average) and *Lingulodinium machaerophorum* (11 %) are the most abundant taxa as it is usually described on Brittany’s coasts (*Morzadec-Kerfourn, 1977; Lambert et al., 2017*). The specific richness and dinocyst concentrations enable to highlight three main zones, with very low values of both signals at the base of the record (VC-A, base-345cm), followed by a slow increase up to 250 cm (VC-B, 345-250cm), and higher values over the entire second half of the core with sporadic concentration drops and a steady diversity (VC-C, 250cm-top).

Diversity then shifts from around 5 to 12 different taxa per slide. In addition to the low dinocyst concentrations and specific richness, VC-A palynozone is defined by atypical elevated percentages of *Achomosphaera* spp., suddenly replaced by *S. bentorii*. The VC-A / VC-B boundary is well marked in dinocyst assemblages by the occurrences of *Spiniferites mirabilis*, *Spiniferites ramosus* and *Spiniferites delicatus*. Moreover, palynozone VC-B corresponds to increasing percentages of *L. machaerophorum* and a slow decrease of *S. bentorii* ones. Finally, palynozone VC-C corresponds to a disappearance of *S. mirabilis* simultaneously observed with decreasing percentages of *Selenopemphix quanta*, and the first occurrence of *Spiniferites lazus* found in the study core (Figure V.7a).

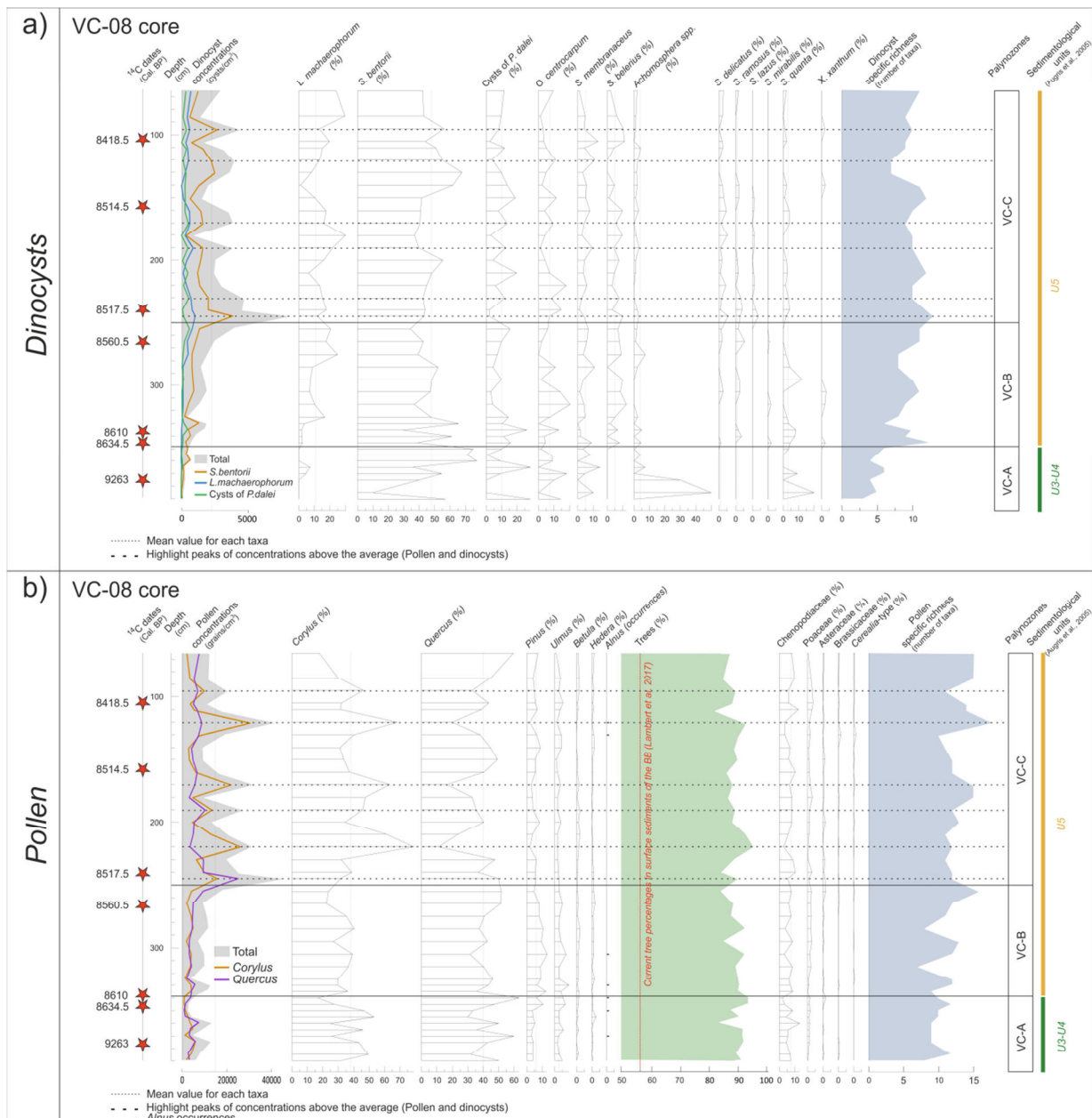


Figure V.7: Graphs on depths with major taxa (greater than 2%) of dinocysts (a) and pollen (b) along the VC-08 core, Bay of Douarnenez. The ^{14}C dates are represented by red stars. The dotted lines represent the pollen concentration peaks.

V.4.1.3. Pollen

A total of 33 taxa were recognized with an average of 12 different taxa per slide, a usual low diversity for this period. In addition to the taxa characterized by percentages found at least once above 2% in assemblages, some scarce but meaningful elements of the vegetation (i.e. *Alnus*, *Cerealia*-type) are plotted on Figure V.7b. In general, percentages of tree pollen grains are relatively stable then representing the most abundant vegetation group (average of 90 %). They are predominantly represented by *Quercus* (42 %) and *Corylus* (33 %), both taxa being then logically anti-correlated all along the core, and accompanied by low percentages of *Pinus*, *Ulmus*, *Betula* and *Alnus*. Among herbaceous plants, Chenopodiaceae are clearly dominant (7 %) as well as Poaceae (2 %).

The overall diagram displays weak variations along the core except for total pollen concentrations and diversity that allow identifying two parts corresponding first to both VC-A and VC-B palynozones (that we will refer to palynozone VC-A&B in the following description) and, second, to VC-C palynozone (Figure V.7b), these three zones being the same as previously defined thanks to dinocyst assemblages (Figure V.7a). The limit between VC-A&B and VC-C is more specifically marked by a sharp increase in pollen concentrations and specific richness. Palynozone VC-A&B zone also corresponds to a decreasing trend of *Corylus*, correlated to a *Pinus* increases, then replaced by *Quercus*. In parallel, the pollen specific richness tends to increase. The palynozone VC-C is marked by oscillations of the two major taxa, *Corylus* and *Quercus*, up to 30%, contrasting with the lower part of the diagram. Concentration peaks (dotted lines in Figure V.7b) correspond to increases of *Corylus* percentages and related decreases of *Quercus* ones. In addition, a gradual decrease of *Ulmus* is noticed throughout the sequence, along with a slight increase of herbaceous plants (e.g. Poaceae, Asteraceae, Brassicaceae). Also, *Cerealia* are more pronounced in palynozone VC-C.

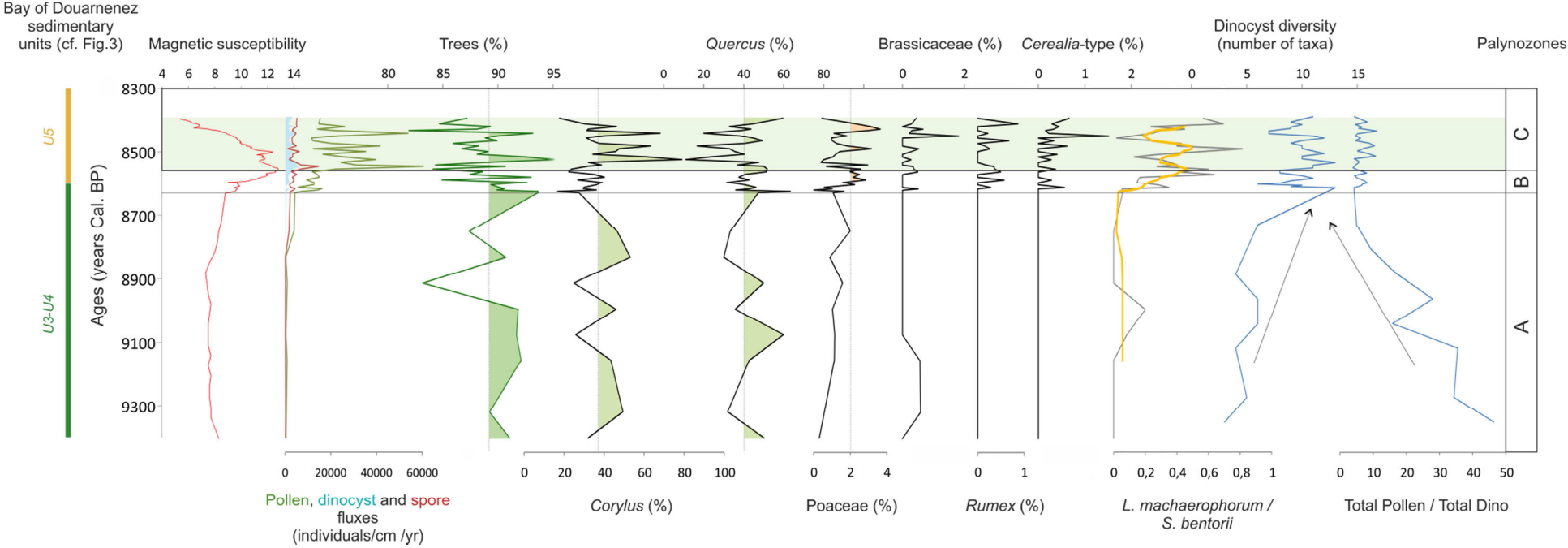


Figure V.8: Diagram depicted in ages, from the VC-08 core, grouping together data from palynological counting (Pollen, dinocyst and spore fluxes, percentages of trees, Corylus, Quercus, Poaceae, Brassicaceae, Rumex, Cerealia, the L.machaerophorum / S. bentorii and the Pollen / dinocysts ratios), and the magnetic susceptibility, with respect to sedimentary units defined in Figures V.2, V.4.

V.4.1.4. Towards a Holocene sedimentary infilling history reconstruction of the BD

The sedimentological and palynological analyses conducted on core VC-08 (depicted in depth in Figure V.7 and in age in Figure V.8) allow to clarify the sedimentary infilling model discussed by Augris et al. (2005).

From 480 to 420 cm (Figure V.4b), sediments are too coarse to be sampled for palynological analysis. This part could be related to the bedrock incision by rivers during the end of the last glacial period (U1 and U2 of Augris et al., 2005; Figure V.2), as also evidenced in our study by high magnetic susceptibility (MS) values (Figure V.4a). Between 420 cm and 340 cm (8,630 years BP), palynological results highlight a high Pollen/Dino ratio (palynozone VC-A; Figure V.8) suggesting a major pollen contribution of surrounding watersheds and therefore predominant fluvial *versus* marine inputs, corresponding then to the fluvial deposits (fluvial accretion bars of U3-U4 in Augris et al., 2005; Figures V.2 and V.4b). The Chenopodiaceae content (Figure V.7b) is likely a clue of the already settled salt marsh. Still discrete marine influences do not allow dinoflagellates to occur in large number during palynozone VC-A, the study core being located upstream in the palaeo-river network incising the substratum of the BD (Figure V.1b). Unfortunately, the ecology of *Achomosphaera* spp. is not precisely known and the taxa thus cannot be connected to particular ecological conditions at that time.

From 340 to 250 cm (8,630 to 8,550 BP, palynozone VC-B, Figures V.7 and V.8, lower part of U5 in Figure V.4b) the marine influence is first marked by the increased dinocyst diversity, including euryhaline taxa such as *L. machaerophorum* and *S. belerius*, together with taxa more characteristic of marine environments such as *O. centrocarpum*, *S. delicatus*, *S. mirabilis* and *S. ramosus* (Morzadec-Kerfourn, 1977, 1979). In parallel, decreasing percentages of the typically coastal species *S. bentorii* is probably more related to increasing percentages of the other taxa. The lower part of U5 corresponds to a thick transitional sequence between continental and marine influences, submitted to the sea level rise as observed through the continuous decrease of the Pollen/Dino ratio (Figure V.8). The already mentioned breakdown in sedimentation rates at 340 cm (limit between U4 and U5; Figures V.4, V.6a) corresponds to this major transition towards an estuarine sedimentation. Variations in particle size and in sediment facies are also obvious through the sudden jump in MS values, indicating greater continental intakes from 8,600 years BP (Figures V.4a, V.10).

From 250 cm (palynozone VC-C in Figures V.7 and V.8, U5 upper part in Figure V.4b), marine influences are well established with a low Pollen/Dino ratio (Figure V.8), a high dinocyst diversity and the persistence of typically coastal (i.e. *S. bentorii*) and marine (i.e. cysts of *P. dalei*, *O.*

centrocarpum, *S. membranaceus*, *S. delicatus*) dinocyst taxa, already observed in the previous zone (Figure V.7a). *L. machaerophorum*, often associated to fluvial and estuarine brackish environments (Marret and Zonneveld, 2003), displays percentages that exceed the average of its whole dataset (Figure V.7a) and are anti-correlated with *S. bentorii* and/or *O. centrocarpum* (i.e. more related to the oceanic domain; Morzadec-Kerfourn, 1976, 1979) ones.

Palynological studies conducted on core VC-08 therefore confirm the environment sketches proposed by Augris *et al.* (2005) on the basis of sedimentological and seismic data. Furthermore, an obvious major limit can be defined within the tidal facies of U5 at 8,550 years BP, with a lower transitional part under increasing marine influences, and an upper part characterized by well-established marine conditions in a perennial flooded bay.

V.4.2. Western Bay of Brest (A and KS-24 cores Bay of Roscanvel)

V.4.2.1. Sedimentary facies

Core “A” (Figure V.5c) is characterized by clayey sediments and numerous shell debris (Figure V.5a) as well as bivalve and gastropod shells in life position often sampled for dating. The age model (Figure V.6b) was established through a linear regression between 13 AMS ^{14}C dates (Table V.1) allowing to consider an interval of about 1,300 years (6,700 to 5,480 BP or 4,767 to 3,530 BC) and mean sedimentation rates of about 0.26 cm/yr (Figure V.6b). It is worth noting that on one sample, the 190-191 cm level (Table V.1), continental organic matter (vegetal fibers) have been dated in parallel with a bivalve for obtaining an estimation of the age reservoir within the Bay of Brest. When calibrating the ^{14}C ages with IntCal13 without assuming any age reservoir effect on the marine carbonate material, we obtain a difference of about 357 years between both dates, thus indicating a ΔR of -43 years, very close to the one calculated by Mangerud *et al.* (2006) off the Sein Island (i.e. ΔR of -40 ± 23 years) (<http://calib.org/marine/>).

Regarding core KS-24 (Figure V.5c), sampled in a deeper but closed site, the basal part is characterized by clayey sediments sampled for palynological analyzes, and the upper part consists in coarse sands and shell debris (Figure V.5b). These two sediment deposits are separated by a well-marked erosive surface. Two AMS ^{14}C dates carried out at 173.5 and 102.5 cm allow dating the clayey section (i.e. interval sampled for palynological analyzes; Figure V.5b) between 9,214 and 9,092 years BP (7,264 and 7,142 years BC).

V.4.2.2. Dinocysts

In both cores, 24 different taxa were identified, with an average of 3 different taxa per slide for core KS-24 and 12 for core “A”. Similar to the previous sequence, only main taxa were plotted on Figure V.9a along with dinocyst concentrations and the specific richness. These two cores constitute two temporal windows (i.e. 9,200-9,000 years BP for core KS-24, and 6,700-5,300 years BP for core “A”) on the same study site (i.e. Bay of Roscanvel, westernmost part of the Bay of Brest; Figure V.1c). We will describe both cores together, in their stratigraphical order, core KS-24 representing a palynozone by itself.

Core KS-24 is characterized by the largely dominant *S.bentorii* species (69 %; Figure V.9a), similar to the BD at the same period (Figure V.7a). Co-occurring with cysts of *P. dalei*, *O. centrocarpum*, *S. membranaceus* and *S. quanta* at the base, *S. bentorii* becomes obviously monospecific at the top of core KS-24. From the base to the top of core “A”, dominant taxa are first characterized by cysts of *Pentapharsodinium dalei*, then replaced by *L. machaerophorum* that reach about 80 %. Decreasing percentages of cysts of *P. dalei* and *S. ramosus* are consequently observed at the same time. Variations in percentages of major species and in total concentrations allow us to delimit 3 palynozones (two of them being subdivided in two sub-palynozones). First palynozone A-A (from 318 to 250 cm, Figure V.9a) displays a significant increasing trend of cysts of *P. dalei*, a decreasing trend of *L. machaerophorum* and high percentages of *S. ramosus* and *S. membranaceus*. At the limit between A-A and A-B₁, total cyst concentrations as well as *L. machaerophorum* percentages show their lowest values, while cysts of *P. dalei* reach its highest percentages (i.e. around 50 %). Second palynozone A-B (250-100 cm) is well marked by noticeable opposite trends, and especially by increasing percentages of *L. machaerophorum* and decreasing ones of cysts of *P. dalei*. *S. bentorii* then displays higher values than in the previous zone, while *S. ramosus* displays lower percentages. Moreover, palynozone A-B corresponds to the strongest occurrences of *S. lazus*. This palynozone has been divided into two sub-palynozones. Within zone A-B₁, *L. machaerophorum* percentages are the lowest while those of cysts of *P. dalei* are the highest of their respective whole datasets. *L. machaerophorum* occurrences gradually rise in zone A-B₂ and *S. bentorii* percentages stabilize with a plateau of high percentages during this interval. The third palynozone A-C (from 100 cm onwards; Figure V.9a) corresponds to a huge increase of *L. machaerophorum* percentages while those of cysts of *P. dalei* sharply decrease, together with a drop of *S. ramosus*. An additional subdivision is proposed to highlight the abrupt increase in dinocyst concentrations at 50 cm (limit between A-C₁ and AC-2). Furthermore, within zone A-C₁, weak but significant occurrences of *S. membranaceus* and *S. mirabilis* are observed, while percentages of cysts

of *P. dalei*, *S. mirabilis*, but also *S. ramosus*, and *S. lazus* drop to extremely low values within zone A-C2. Conversely, *O. centrocarpum* and *S. belerius* slightly increase in last zone A-C2.

V.4.2.3. Pollen

In both cores, 34 different taxa were recognized with an average of 11 different taxa per slide for core KS-24 core and 12 for core “A” (Figure V.9b). While the two major taxa are the same for both cores (i.e. *Corylus* and *Quercus*), pollen concentrations are much higher in core KS-24 (9,200-9,000 years BP) than in core “A” (6,700-5,300 years BP). Similarly, trees (/herbaceous) are much more present in core “A” (93 % vs. 79 %) (core KS-24, and particularly Chenopodiaceae with an average of 12 %).

In core “A”, increasing percentages of *Alnus* (from 0 % to 15 %), and decreasing trends of *Ulmus* and *Tilia*, allow us to discuss pollinic taxa with same palynozones (Figure V.9b) than those described for dinocysts (Figure V.9a). In general, herbaceous plants are very rare but a slow diversification is observed towards the top, with the appearance of some minor taxa (e.g. Ranunculaceae, *Mercurialis*, *Plantago* spp., Caryophyllaceae), and *Corylus* and *Quercus* are obviously anti-correlated throughout the core. More specifically, first palynozone A-A (318 to 250 cm; Figure V.9b) corresponds to low percentages of *Corylus* that gradually increase at the end of the palynozone and, conversely, to high percentages of *Quercus* that tend to gradually decrease. During this interval, *Tilia* and Poaceae represent a meaningful part of the pollen content. Second palynozone A-B (250 to 100 cm) displays the occurrence and rise of *Alnus*, as well as the noticeable decrease of both Poaceae and *Tilia*. Furthermore, at the start of palynozone A-B, *Ulmus* and *Pinus* percentages exhibit stable values when compared with palynozone A-A, while they suddenly drop around 200cm, allowing to discriminate sub-palynozones A-B1 (from 250 to 200 cm) and A-B2 (from 200 to 100 cm). Conversely, *Alnus* percentages strongly increase in sub-palynozone A-B2. Third palynozone A-C (from 100 cm onwards) highlights a new threshold with a marked decrease of *Ulmus* together with a strong increase in *Alnus* percentages, the latter reaching its highest values within zone A-C2 in parallel with relatively continuously high pollen concentrations. Interestingly, most of the main peaks observed with pollen concentrations (dotted lines in Figure V.9b) also correspond to increases of *Alnus* percentages along with high values of *Corylus*, as already noticed for the VC-08 record.

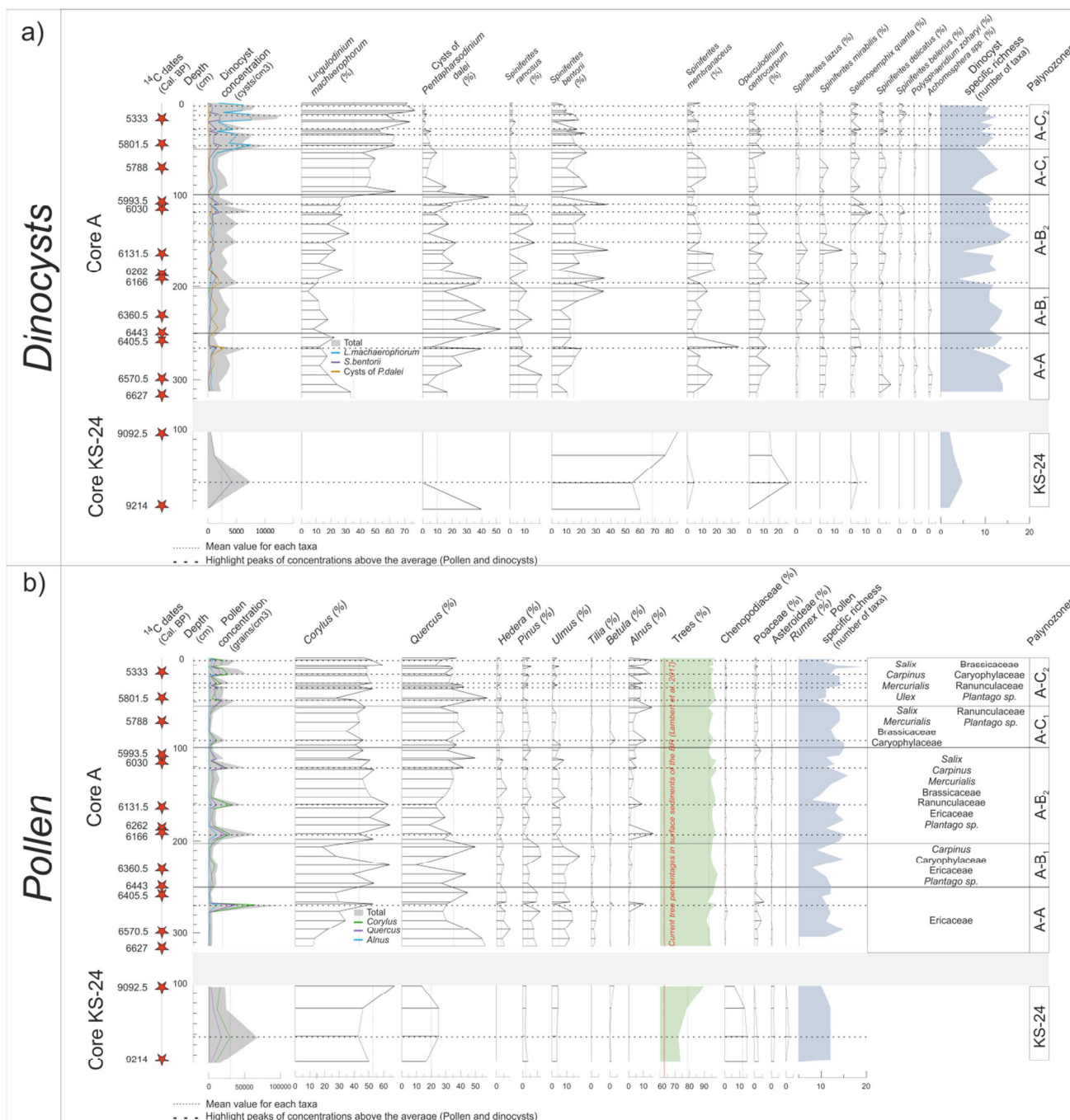


Figure V.9: Diagram in depth grouping the major taxa (greater than 2%) of dinocysts (a) and pollen (b) for the “A” and KS-24 cores, both taken from the Bay of Roscanvel and plotted one above the other according to the time periods covered by the two sequences. The ¹⁴C dates are represented by red stars. For the “A” core, the most significant minor pollen taxa (greater than 1%) were also reported. The dotted lines represent the pollen concentration peaks.

V.4.2.4. Micropalaeontological results

Benthic foraminiferal assemblages are presented in depth for cores “A” and KS-24 (Figure V.10), in parallel to the isotopic data measured on *Elphidium aculeatum*. Since *Elphidium* spp. are dominant taxa, all other taxa percentages have been calculated on a main foraminiferal sum that excludes *E. crispum* and *E. aculeatum*. Similar to palynological data, only species occurring at least once with percentages above 2% have been plotted in Figure V.10.

Along core KS-24, foraminiferal concentrations are low and assemblages are dominated by *Haynesina germanica* (average of about 50 %), with few *Elphidium* spp. and important variations of *Ammonia* spp., here strictly assigned to the species *A. tepida*.

Along core A, an increase of total benthic foraminiferal concentrations is observed throughout the sequence and epifauna are the most represented in benthic foraminiferal assemblages, with *Elphidium aculeatum* and *E. crispum* both accounting for 70%. Once again, zones previously described for dinocysts and pollen grains have been reported in the foraminiferal diagram, so as to facilitate the cross-correlated approach between all fossil bio-indicators. Zone A-A is mainly characterized by *Elphidium* spp. that displays an increasing trend, an important content of Miliolidae, and an abrupt decrease of *Cibicides* spp. In addition, *Ammonia tepida* and *Planorbulina mediterranensis* are observed with significant percentages. Palynozone A-B corresponds to still high *Elphidium* spp. percentages and occurrences of *A. becarrii*. Within this interval, two subzones correspond first (i.e. A-B1, 250 to 200 cm) to decreasing values of *Cibicides* and Miliolidae, together with the occurrence of *Lagena* spp., and then (i.e. A-B2, 200 to 100 cm) to increasing percentages of *Cibicides* (reaching 20%) and drastically low percentages of *Lagena* spp.. Within palynozone A-C (from 100 cm onwards), *A. becarrii* is replaced by *A. tepida*, while *Cibicides* spp., *P. mediterranensis* and epiphytes (i.e. with a flat face that allow them to be attached to sediments or plants) show approximately a same increasing profile, opposite to the *Elphidium* spp. trend.

Regarding isotopic analyzes (Figure V.10), $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ show opposite trends with a slight decrease towards lighter values for the $\delta^{18}\text{O}$ signal (amplitude of 1‰ between minimal and maximal values in the dataset, ranging from 1.8‰ to around 0.8‰), and a slight increase towards heavier values for the $\delta^{13}\text{C}$ signal (amplitude of 2‰ between minimal and maximal values in the dataset, ranging from -1.5‰ to around 0.5‰).

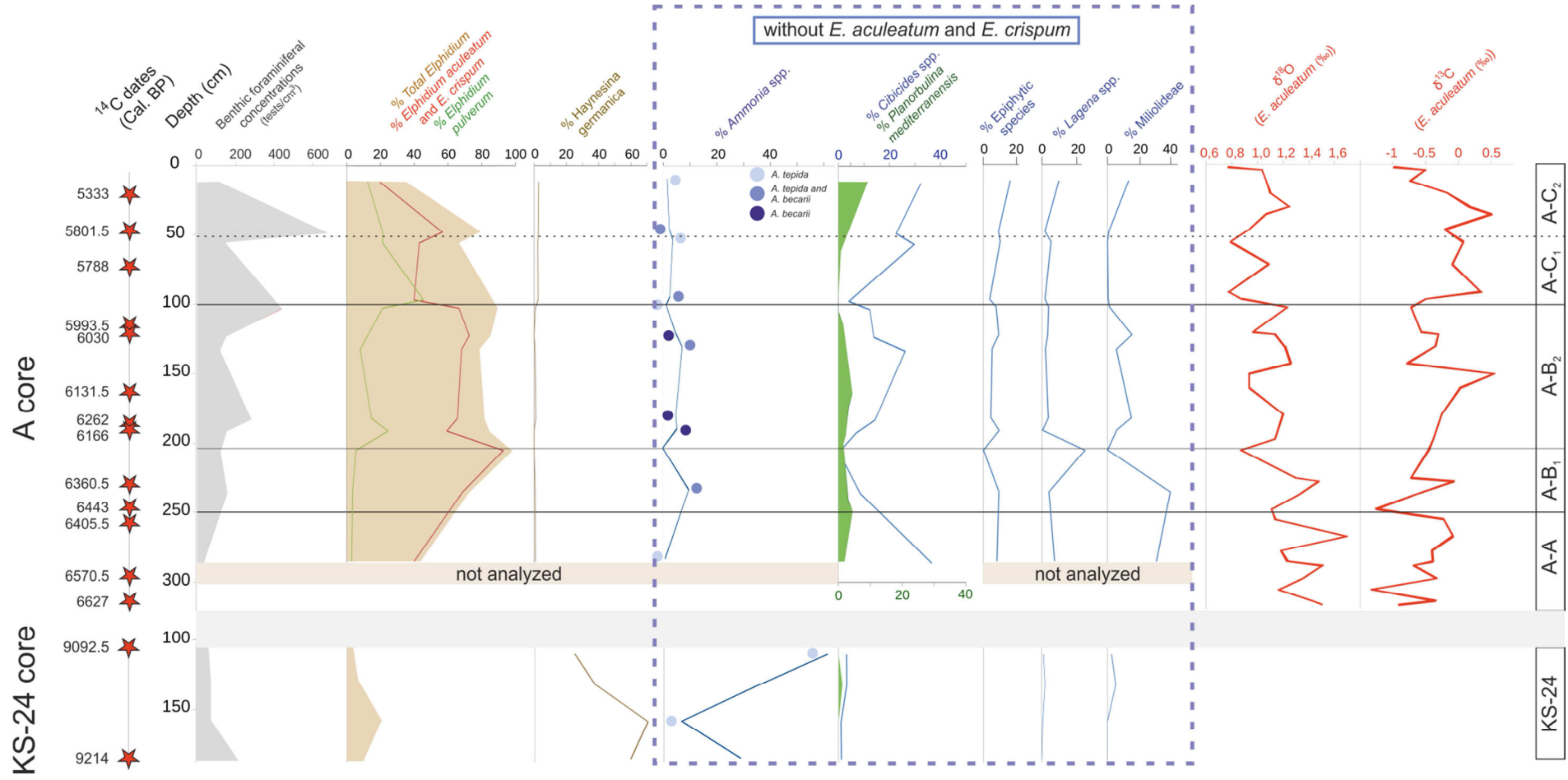


Figure V.10: Major benthic foraminiferal taxa data plotted in depths (greater than 2%) in the “A” and KS-24 cores. ^{14}C dates are represented by red stars. *Ammonia* spp, *Cibicides* spp, *P. mediterraneensis*, *Epiphytic* species, *Lagena* spp and *Miliolideae* are represented in percentages according to a main sum excluding the *Elphidium* species, major taxa that greatly tainted the individual signal of each one. The isotopic data measured on shells of *E. aculeatum* species are added to the graph.

V.4.2.5. Environmental evolution in the Bay of Roscanvel (BR) under the rising sea level influence

Environments of the BR were greatly impacted by the sea-level rise between 9,000 and 5,000 years BP. The general palaeoenvironmental evolution of the BR can be reconstructed thanks to two Holocene windows obtained on core “A” (6,700-5,400 years BP) and core KS-24 (9,200-9,090 years BP) and with averaged palynological (pollen and dinocysts) and foraminiferal results compiled in pie charts (Figure V.11).

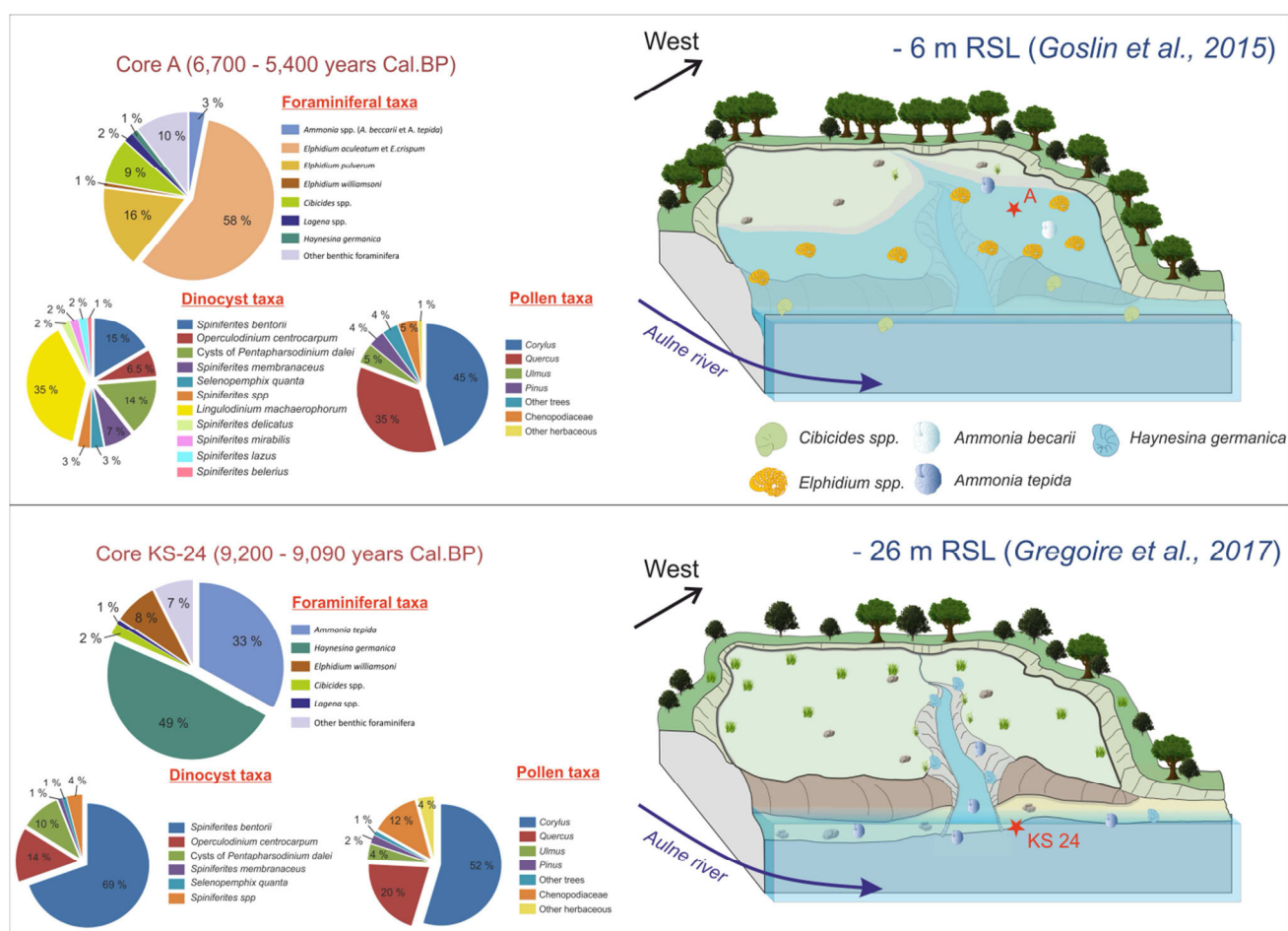


Figure V.11: Mean palynological (pollen and dinocysts) and micropalaeontological (benthic foraminifera) data for the “A” and KS-24 cores represented in pie charts (a). Diagrams representing two models of the landscape evolution in the Bay of Roscanvel following the sea level rise (b). On each model, the typical foraminifera encountered in the different environments according to their ecology were added.

Throughout core KS-24, dinocyst assemblages show a low general diversity with major occurrences of *S. bentorii* (Figures V.9a, V.11), arguing for a strictly coastal environment. Among pollen assemblages (Figures V.9b, V.11), core KS-24 displays an important content of *Corylus*, a species considered as pioneer during the post-glacial temperate forest (mixed oak) reconquest that

mainly marked north-western European landscapes around 9,000 years BP (*Huntley 1993; Tinner and Lotter 2001*). Among herbaceous plants, Chenopodiaceae are significantly present, certainly coming from nearby salt marshes. In addition, foraminiferal assemblages are dominated by *Haynesina germanica*, *Ammonia tepida*, and *Elphidium williamsoni*. *A. tepida* and *E. williamsoni* are closely related to intertidal sheltered mudflat environments, while *H. germanica* is related to continental organic matter inputs without necessarily implying a salinity decrease (*Debenay et al., 2006*). These three species indicate a highly tidal influenced environment and local small runoffs rich in continental organic matter (*Redois, 1996; Debenay et al., 2006; Perez-Belmonte, 2008; Rossi et al., 2011*). However, the noticeable absence of *L. machaerophorum* and *Alnus* suggests low major freshwater supplies. The surrounding continental context may then correspond to small watersheds, while the Aulne river was still flowing to the north of core KS-24 location taking into account the low sea level at that time (i.e. -26 m; *Gregoire et al., 2017; Figure V.11*). In this context, the marine influence remains confined to the axis of the main channels of the Aulne and Elorn rivers (*Gregoire et al., 2017*). The higher river terraces (i.e. where core “A” was taken; Figures V.1c, V.5c) are entirely emerged at that time, while the lower site where core KS-24 has been retrieved (Figures V.1c, V.5c) is characterized by the development of abundant maritime marshes (schorre and slikke) with halophilous plants (i.e. Chenopodiaceae) and a rather weak fluvial dynamic. Considering the current 26 m depth location of core KS-24 and its 1.81 m length, it allows deducing a sea level between 27 and 28 meters under the current sea-level which is very similar to the 26 meters proposed at 9,000 years BP by *Gregoire et al. (2017)*, taking into account the macrotidal context of north-western Brittany.

Throughout core “A”, dinocyst assemblages display a general higher diversity than in core KS-24 with 24 different taxa, mostly oceanic to coastal, along with occurrences of about 35% of *L. machaerophorum* (estuarine taxon). Predominant marine influences, favorable for diversified dinoflagellate blooms, are associated to the BR marine flooding in a context of superimposed fluvial influences, as evidenced by *L. machaerophorum*, mainly associated to Aulne River inputs, here perceptible compared to the previously marsh environment described with core KS-24. Concerning pollen assemblages, the mixed temperate forest is settled (90 % of tree pollen grains, Figures V.9b and 11) with a higher representation of *Quercus* when compared to core KS-24. This indicates a connection of the BR to the main stream of the Aulne river thanks to the flooding of the BB, thus highlighting a more regional signature (i.e. BB watersheds) in core “A”, also corresponding to the colonization of temperate tree taxa in western Europe during the mid-Holocene (*Ruddiman and McIntyre, 1981; Brewer et al., 2002*). The Chenopodiaceae signature is less pronounced in core “A” due to the disconnection of the study site from marsh environment, as also confirmed by the drastic

reduction in marsh-related foraminiferal species (i.e. *Haynesina germanica*, *Ammonia tepida*, and *Elphidium williamsoni*). Also, benthic foraminiferal assemblages display a stronger diversity in core “A” suggesting a greater marine influence in agreement with dinocyst results. Moreover, the presence of some *Cibicides* species (always fixed in the bottom) suggest a higher hydrodynamism. In summary, around 6,000 years BP the sea level has already reached a close level to present-day one (Goslin *et al.*, 2015) and the BB as a whole (and thus the BR) is flooded (Figure V.11). The environment is then marked by a clearer marine influence and the remoteness of salt marsh areas. Tidal currents erode sediments on terrace slopes from the main channels, leading to erosive surfaces separating muddy and sandy facies (i.e. upper part of KS-24 core from 100 cm onwards not sampled for palynological analysis, Figure V.5b), as also identified by Gregoire *et al.* (2017).

V.5. Climate impacts and land-use changes

V.5.1. Local imprints of the 9,000-8,000 and 6,000-5,000 years BP RCC events

Superimposed on the palaeoenvironmental reconstitutions discussed in the context of the rising sea-level context, climate trends are well expressed in our palynological records thanks to our high resolution study carried out on cores characterized by high sedimentation rates.

In the Bay of Douarnenez, from 8,550 to 8,400 years BP (zone VC-C; Figures V.7b and V.12), *Corylus* becomes clearly dominant. Moreover, this interval displays a slight decrease of *Ulmus*, a disappearance of the thermophilous taxon *S. mirabilis*, and significant occurrences of *S. lazus*, a dinocyst inflected to cold SST (Zonneveld *et al.*, 2013). These palynological evidences may support a cooling event. In the same time, the obvious increase of pollen fluxes, coeval with a marked increase of *L. machaerophorum* percentages, and *Alnus* ones to a lesser extent, may argue for increasing fluvial discharges (as previously discussed in Lambert *et al.* 2017) and thus of humidity. It is worth noting that low percentages of *Alnus* may here be ascribed to its later settlement in the vegetal reconquest succession, as observed in the Armorican massif by David (2014). Interestingly, each *L. machaerophorum* increase (Figures V.7a and V.12), also corresponding to the withdrawal of coastal (*S. bentorii*) and marine (*O.centrocarpum*) species, coincides with increasing percentages and concentrations of *Corylus* (Figure V.7b and V.12).

In the Bay of Roscanvel, dinocyst assemblages were dominated by *S. ramosus* (oceanic taxa; Morzadec-Kerfourn 1977) and cysts of *P. dalei* before 6,000 years BP, and are marked after this

limit (between zones A-B and A-C) by an obvious and sharp increase of *L. machaerophorum* percentages from 30 to 70 % (Figures V.9a and V.12), species traditionally encountered in estuarine and fluvial environments of Brittany's coasts (*Morzadec-Kerfourn 1977*). This could emphasize the establishment of stratified waters related to increasing fluvial inputs. Furthermore, *L. machaerophorum* is accompanied by increasing percentages of the heterotrophic taxa *S. quanta* (Figure V.9a) that could support increasing fluvial nutrient inputs to the BB. Moreover, since *Alnus* began to appear on the territory, we now observe an increase of this tree in parallel with *L. machaerophorum*. As previously observed for core VC-08, *Corylus* increases are concomitant with peaks of pollen concentrations and of *L. machaerophorum* percentages. Finally, higher percentages of *H. germanica* and *A. tepida* (Figure V.10), benthic foraminiferal species subordinate to environments under fluvial influences (*Debenay et al. 2006; Perez-Belmonte, 2008; Estournès et al. 2012*), confirm previous observations of increasing fluvial discharges probably related to increasing moisture.

For both cores VC-08 and "A", increasing fluvial inputs would correspond to a local detection of the large-scale Holocene millennial-scale climatic variability (i.e. "Bond events", *Bond et al. 2001*; or RCC for "Rapid Climate Change", *Mayewski et al., 2004*). Most of these cold Holocene events, initially identified in North Atlantic sedimentary cores by detrital grains drained by glaciers (Figure V.12a), correspond to Scandinavian glacier advances (*Nesje et al., 2001*), colder northern hemisphere temperatures and drier conditions in the tropics (*Mayewski et al., 1997, 2004; Meeker and Mayewski, 2002*). Also, the strengthening of the westerlies (*Bradbury et al., 1993; Mayewski et al., 2004*) may have resulted in recurrent positive modes of the NAO, leading to increased precipitations in north-western Europe. Interestingly, *Mojtahid et al. (2013)* associated the 6,000-5,000 interval to persistent positive NAO conditions in the Bay of Biscay. A solar irradiance decline may be responsible for this 6,000-5,000 years BP event (*Steinhilber et al., 2009; Figure V.12a*), also leading to a North-Atlantic SST decrease (*Jiang et al., 2015; Figure V.12a*). Interestingly, cores VC-08 around 8,550 years BP, and core "A" around 6,000 years BP (Figure V.12c), may then evidence for the first time the regional imprint in western Brittany's coasts of two RCC events through significant increases in moisture and fluvial discharges.

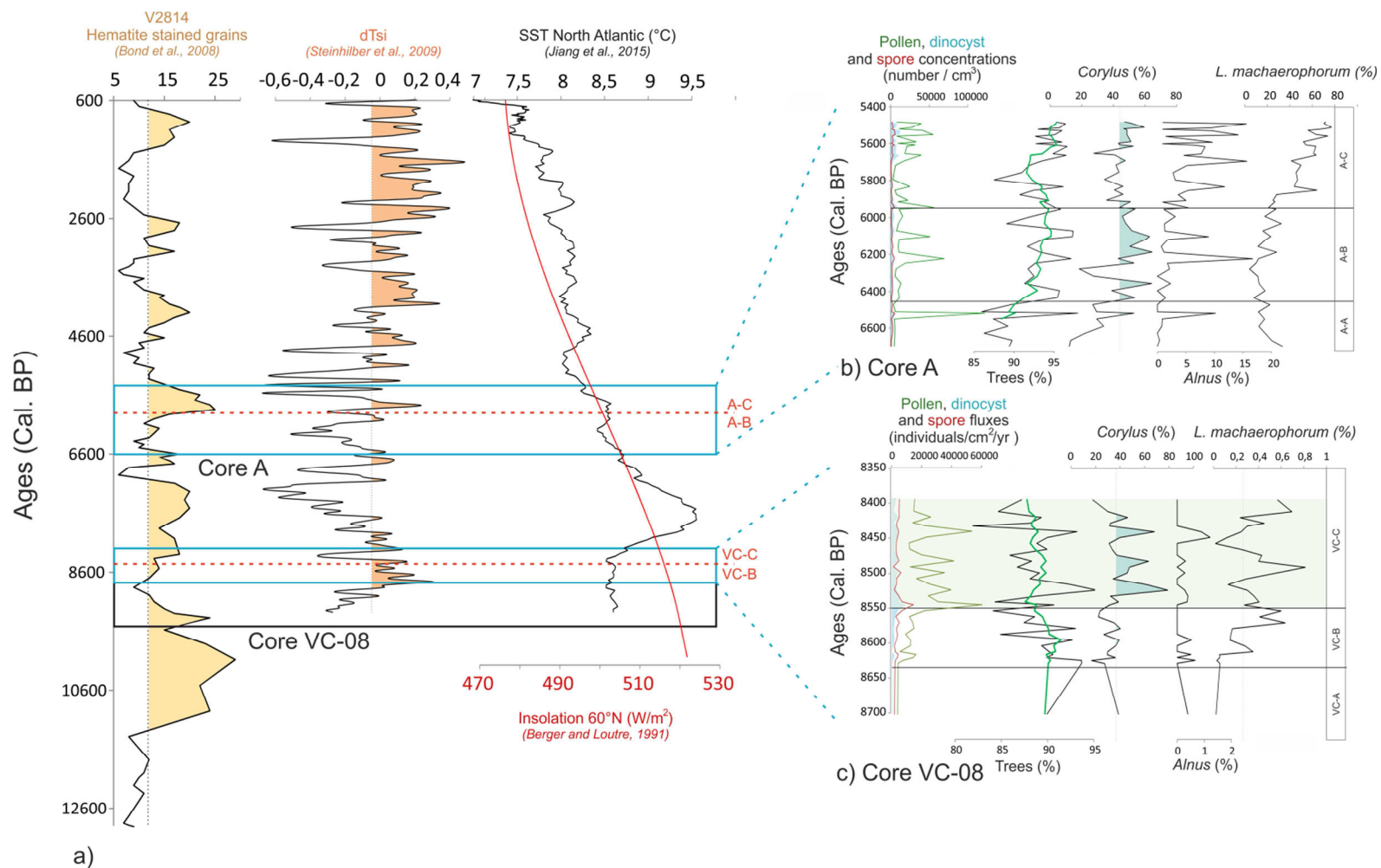


Figure V.12: a) Published reconstituted palaeoclimatic data across the Holocene in the North Atlantic region (solar irradiance (dTsi) by Steinhilber et al. 2009, Sea surface temperature (SST) by Jiang et al., 2015 and Northern Hemisphere summer insolation by Berger and Loutre, 1991) and the detrital Hematite Stained Grains by Bond et al., 2008. b) Diagram showing the palynological data of the "A" core between 6,600 and 5,400 years Cal. BP. (from left to right: pollen and dinocyst concentrations, tree percentages, Corylus, Alnus, percentages and the L.machaerophorum / S.bentorii ratio). c) Diagram showing the palynological data of the VC-08 core between 8,700 and 8,400 years Cal. BP with the same succession of palynological proxies. The temporal extent of each core is represented by a black rectangle in the a) part and the temporal extent of the graphs b) and c) is represented by a blue rectangle. The limits of palynozones A-B / A-C and VC-B / VC-C have also been reported in the a) part of the figure.

V.5.2. Local signal of *Cerealia*-type pollen grains during the Mesolithic: coastal Poaceae or early traces of a proto-agriculture?

Between 8,600 and 8,300 years BP, the Bay of Douarnenez VC-08 core shows a very homogeneous laminated facies which attests to a stable environment aggradation related to a deltaic alluvial plain characterized by intertidal regimes (*Augris et al., 2005*; Figure V.4). This sedimentological facies suggests marsh (slikke and schorre-type) environments such as previously described, with constant percentages of Chenopodiaceae all along the record, associated with few and constant percentages of Poaceae (Figure V.7b). Furthermore, cereal pollen identifications are usually based on the diameter criteria (grain and *annulus*) following *Beug (1965)*, *Leroyer et al. (2004)* and *Joly et al. (2007)*, because of the impossibility to separate wild grasses and *Cerealia*-type pollen grains using exine sculptures (*Beug, 2004*). The commonly accepted thresholds of 45 μm for the grain diameter and 8 μm for its *annulus* theoretically enable the distinction between cereal pollen grains and those of indigenous wild grasses to the French western Atlantic coast (*Leroyer et al., 2004*). *Joly et al. (2007)* argued that this criterion permitted to encompass around 91 % of cereal pollen grains. Considering these thresholds, a calculated average among 12 pollen grains identified from 7 different levels distributed all along the core (325, 295, 220, 170, 140, 120 and 65 cm, Figure V.13) gives us a diameter of 46 μm for the grain and 9.9 μm for the *annulus*. Nevertheless, *Joly et al. (2007)* proposed to increase the thresholds to a most discriminant level of 47 μm for the grain diameter and 11 μm for the *annulus* diameter, so as to totally exclude larger coastal grass pollen grains. This final consideration leads us to consider discreet peaks of *Cerealia*-type pollen grains, from around 8,600 to 8,300 years BP, thanks to the presence of such grains exceeding these thresholds (65 cm, 120 cm, 170 cm; Figure V.13).

Considering that indigenous coastal grasses could have larger pollen than continental species, it is also worth noting that these weak occurrences observed in the BD record do not co-occur in parallel with neither increases of other Poaceae or Chenopodiaceae, suggesting no significant changes in landscape and/or in pollen transport at that time. Moreover, to be more confident about these atypical and early observations, many other clues must be considered. Some plants often associated with crops, e.g. adventitious taxa, are necessary to discuss anthropogenic signatures in the vegetation cover (*Willcox, 2005*). It is precisely interesting to note that slight increases in Brassicaceae as well as in *Rumex* sp. percentages are observed in core VC-08 during main occurrences of *Cerealia*-type (Figure V.8). A slight long-term decrease can also be highlighted in tree percentages between 8,600 and 8,300 years BP (6,650 - 6,350 BC), perhaps arguing for an early start of a small human landscape opening (Figure V.8).

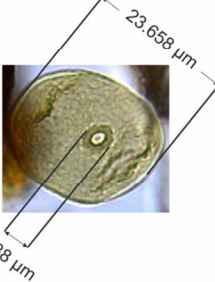
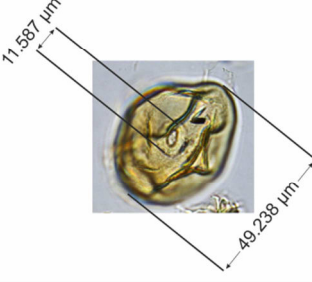
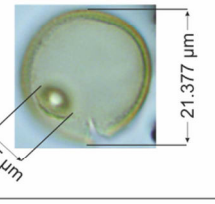
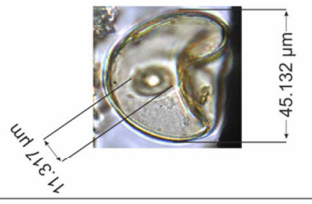
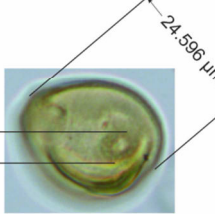
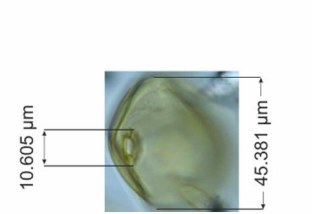
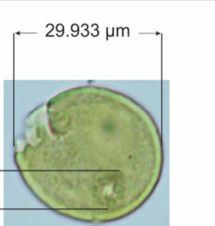
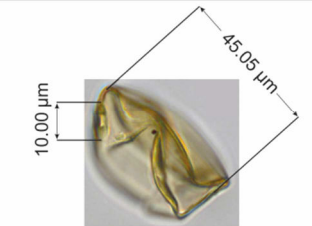
Core VC-08	a) Poaceae	b) <i>Cerealia</i> -type
120 cm 8441 years BP		
140 cm 8457 years BP		
220 cm 8524 years BP		
325 cm 8612 years BP		

Figure V.13: Pollen grains photographs of wild *Poaceae* (a) and cereals (b), with grain and annulus diameter measurements for each one, on 4 levels of the VC-08 core.

Our findings are however in marked opposition with the neolithisation model admitted by the archaeological community and based on clues related to changes in cultural practices identified by lithic (and ceramic) industries (Cassen, 1993; Marchand, 2005, 2006, 2007; Blanchet *et al.*, 2006; Hamon, 2008). In addition, studies on Mesolithic archeological sites have highlighted traces of plant cuttings, but tools did not show the classical polishes associated with cereal cuttings (Guéret, 2013; Guéret *et al.*, 2014). Even if our results raise questions and encourage caution (Marchand, in Marchand and Yven, 2002), they are consistent with other palynological studies carried out in western France (Figure V.14). Indeed, some of them evidenced early discreet appearances of *Cerealia*-type pollen grains (Figure V.14). Analyses conducted by Visset *et al.* (1996) allowed to open a new debate about the existence of a very ancient cereal farms as highlighted by low occurrences of *Cerealia* between 7,200 and 5,800 years BC (9,200-7,800 years BP), concomitantly with an increase of *Corylus*, ruderal plants and a decrease of *Quercus* percentages in the coastal

Morbihan region (SE Brittany; Figure V.14). Other studies along the Loire River reveal the presence of cereal pollen taxa as well as *Juglans* between 6,400 and 5,900 years BC (8,400-7,900 years BP; *Ouguerram and Visset, 2001*) and between 6,600 and 5,800 years BC (8,500-7,800 years BP; *Carcaud et al., 2000*). Moreover, *Joly and Visset (2005, 2009)* report cereal and ruderal pollen grains on the Vendée Atlantic coast between 7,500 and 6,300 years BC (9,500-8,200 years BP) and between 7,500 and 6,200 years BC (9,400-8,100 years BP), respectively. Some early *Cerealia* occurrences are also observed in other regions with ruderal plants between 6,400 and 5,800 years BC (8,400-7,800 years BP) in the northern Pyrenean region by *Galop and Vaquer (in Richard, 2004)* or between 6,600 and 5,800 years BC (8,600-7,800 years BP) in the Parisian basin (*Leroyer and Allenet, 2006*). Taking into account our data and the numerous references cited above, we underline the great timing coherence of large Poaceae pollen grain appearances, with sizes usually interpreted as resulting from a cultivated origin. We then suggest two hypotheses:

1. These atypical large pollen grains are not inherited from cultures and represent a signature of littoral grasses. In this case, it would appear however curious to detect any significant increase in other Poaceae or Chenopodiaceae when the most relevant peaks of *Cerealia*-type pollen grains are recorded (Figure V.7b). Furthermore, the total absence of these *Cerealia*-type pollen grains in BR records (A and KS-24 cores, Figure V.9b) implies no peculiarity of some large pollen grains from Poaceae within a full coastal area here studied from 9,200 to 5,300 years BP (7,250 - 3,350 BC). It is also worth noting that despite the absence of crop markers, slow landscape opening can be detected in core "A" with the herbaceous diversification that may sign the influence of Neolithic populations. The absence of *Cerealia* in the Bay of Roscanvel is not surprising when considering the extremely low percentages of cereal pollen grains recorded in modern BB sediments (*Lambert et al., 2017*).

2. A discreet proto-agriculture signal is recorded for the first time during the Mesolithic in western Brittany. In this case, this type of "agriculture" would be characterized by its discretion in the landscape, its evolutionary inertia during 1,000 to 1,500 years, and the absence of specific hard rock made agricultural tools (*Marchand, 2002*). In the previous palynological studies mentioned above (Figure V.14), *Cerealia*-type pollen grain occurrences are always scarce and isolated in space and time (*Visset et al., 2002*). Our study, conducted on a core taken in marine coastal domain, here enables to record a temporal BD watershed signal with an unmatched resolution and with iterative occurrences of these large pollen grains. The "pre-domestic" agriculture questioned here could originate from a meridional migration movement (Retzian culture *via* the Loire estuary; *Visset et al., 2002*) or from the main cultural influences of the Neolithic in Brittany from a Danubian origin (*Dubouloz et al., 2003; Gomart et al., 2015*) (Figure V.14). The scarcity of data about the Mesolithic on the territory, and the difficulties to identify proto-agriculture indices, both in pollen records and

lithic industries, does not allow us to discuss this question. Nevertheless, this study highlights the first step of the agriculture in the Bay of Brest as soon as 8,600 years BP (6,600 years BC); data which are consistent with previous reports in Morbihan (*Visset et al., 1996*), Vendée (*Joly and Visset, 2005, 2009*) and Loire valley (*Carcaud et al., 2000*).



1. Cupillard et al. 1994 ; 2. Nielsen 2003 ; 3,4. Ruffaldi 1999 ; 5,6. Leroyer 2006 ; 7. Carcaud et al. 2000 ; 8. Visset et al. 2001 ; 9. Joly and Visset 2005 ; 10. Joly and Visset 2009 ; 11. Ouguerram and Visset 2001 ; 12. Visset et al. 1996 ; 14. Triat-Laval 1978 ; 15. Puertas 1999 ; 16. Guenet 1995 ; 17. Jalut and Vernet 1989 ; 18. Esteban Amat 1995 ; 19. Galop and Vaquer in Richard 2004 ; 20. Legigan and Marambat 1993 ; 21. This study

Figure V.14: Map showing the first occurrences of *Cerealia* in published pollen records, with related dates. The two circled areas (Teviecien and Retzien) delimit the cultural specificities of the end of the Mesolithic after Marchand et al. (2005). The gray arrows correspond to the different neolithisation paths reaching Western Europe.

V.6. Conclusion

Our results allowed characterizing Holocene coastal paleoenvironments of NW France (Bay of Brest and Bay of Douarnenez, western Brittany) over two given periods (9,400-8,400 and 6,600-5,300 years BP). Various factors forced coastal environmental changes during the early to mid-Holocene including especially the sea level rise that modified sedimentation processes and the post-glacial recolonization of temperate trees. Sedimentological and palynological analyses carried out in this study allowed us to characterize and specify the environmental variations that impacted coastal environments of western Brittany. The sea-level rise influenced the sedimentary infilling history of shallow marine environments that transited from river valleys to oceanic bays. In addition, high resolution studies enabled us to detect the regional response to more global events arising from the millennial-scale climate variability in the North Atlantic. Thus, around 8,600 and 6,000 years BP, onsets of two major Bond events are locally detected by a moisture increase marked by strong occurrences of *Corylus*, *Alnus*, and *L. machaerophorum* dinocyst taxon. In addition, the gradual decrease of temperatures is marked by the withdrawal of thermophilous species *Ulmus* and *Tilia*. Moreover, during this time period also marked by the appearance of the neolithisation, traces of crops (i.e. *Cerealia*-type pollen grains) have been detected in the Bay of Douarnenez, about 1,500 years before the advent of agriculture commonly accepted by the archaeological community. These local results, while being consistent with other palynological studies conducted on the French Atlantic coast, must be taken with caution but could result from the interactions between populations practicing first cereal crops.

Transition entre les chapitres 5 et 6

Les résultats de cette étude ont permis de caractériser les paléoenvironnements côtiers du nord-ouest de la France sur deux fenêtres temporelles (9 200 à 8 400 et 6 600 à 5 300 ans BP). Les études sédimentologiques, palynologiques et micropaléontologiques menées en Rade de Brest et en Baie de Douarnenez ont permis d'identifier des changements paléoenvironnementaux majeurs sous l'influence de la remontée du niveau marin et du remplissage sédimentaire qui l'accompagne. En outre, ces études haute-résolution ont permis de détecter une réponse régionale de la variabilité climatique millénaire de l'Atlantique Nord. Ainsi, vers 8 600 et 6 000 ans BP, les événements de Bond (*Bond et al., 2001*) ou RCC (pour « *Rapid Climate Change* » ; *Mayewski et al., 2004*), correspondent localement à une augmentation de l'humidité marquée par de fortes occurrences de *Corylus*, d'*Alnus* et du dinokyste *L. machaerophorum*. Ces épisodes sont également marqués par une diminution progressive des températures et le retrait des taxons thermophiles *Ulmus* et *Tilia*. De plus, autour de 8 600 ans BP, des traces d'agriculture (*Cerealia*) ont été détectées dans la Baie de Douarnenez environ 1 500 ans avant l'avènement de l'agriculture généralement admis sur la base du mobilier lithique et des études carpologiques. Ces résultats, tout en étant cohérents avec d'autres études palynologiques menées sur la côte Atlantique française (e.g. *Visset et al., 2001*), doivent être interprétés avec prudence, mais pourraient souligner l'existence d'une « pré-agriculture céréalière » mésolithique à l'extrême ouest de la France.

A l'échelle des deux derniers millénaires BP, l'influence de l'homme se fait plus prégnante sur les bassins versants avec, superposée à l'évolution naturelle post-glaciaire de la végétation continentale, la dynamique de l'occupation humaine de plus en plus détectée par des marqueurs polliniques d'anthropisation liés aux activités de déforestation (diminution du couvert forestier), à la rudéralisation du milieu et au développement des paysages agricoles et pastoraux (en particulier par la présence de grains de céréales) (*Behre, 1981 ; Richard, 1997, Bunting et al., 2001, Joly et al., 2007, Gauthier et Richard, 2008, Joly et Visset, 2009*). Parallèlement aux analyses palynologiques, la chimie des métaux traces dans des carbonates peut également permettre de discuter l'évolution d'autres activités humaines sur les bassins versants telles que la métallurgie et l'exploitation minière (*West et al., 1997 ; Leblanc et al., 2000 ; Yang et Rose, 2004*). Dans l'article qui suit, nous tentons ainsi de déchiffrer les influences respectives des pressions anthropiques locales et des forçages climatiques naturels régionaux au cours des 2 400 ans BP, grâce à l'analyse croisée des grains de pollen, des dinokystes fossiles, et des métaux traces acquis sur des brins de maërl, au débouché du bassin versant de l'Aulne en Rade de Brest.

Chapitre VI.
Palynological-based reconstructions of
natural vs. anthropogenic
palaeoenvironmental changes over the
past 2,400 years in the Bay of Brest (NW
France)

A soumettre à "The Holocene"

Lambert Clément, Penaud Aurélie, Vidal Muriel, Lalonde Stefan, Erhold Axel, Ragueneau
Olivier

Abstract

The multiproxy study (palynological, geochemical and sedimentological) carried out over the last 2,400 years in a coastal marine core from the Bay of Brest (western France) allows characterizing the evolution of the vegetation cover and palaeoenvironmental changes related to the natural climate variability and human activities on anthropized watersheds since the end of the Iron Age. At an historical timescale, zooming on the last millennia and beyond the natural post-glacial evolution pattern of the continental vegetation, dynamics of the more and more prominent human occupation can be detected by palynological anthropogenic indicators (in particular *Cerealia* pollen grains) that provide information on the development of cultural landscapes and agro-pastoral activities. In parallel with palynological analyses, trace metal sediment chemistry also allows discussing metallurgy and/or mining activities occurring in watersheds. We evidence here that the Iron Age in Brittany corresponds to rather open landscapes with a marked agricultural presence in Bay of Brest watersheds. The human footprint on the landscape decrease drastically at the end of the Roman period (i.e. between 1,650 and 1,450 years BP) with a marked agricultural decline identified synchronously with a *Corylus* forest recovering. We suggest that this arboreal reconquest may be due to local populations crises under probable invaders pressure at that time. The Middle Ages and the modern era correspond to the drastic decline in forest and the expansion of agricultural lands with a herbaceous diversification (even more pronounced around 1,000 years BP during the Medieval Warm Period) in parallel with large population growth.

Plan du chapitre

VI.1.	INTRODUCTION.....	201
VI.2.	BAY OF BREST ENVIRONMENTAL SETTINGS.....	202
VI.2.1.	Geomorphological and geographical contexts.....	202
VI.2.2.	Climatic context.....	203
VI.2.3.	Cultural evolution, population dynamics and human practices.....	204
VI.3.	MATERIAL AND METHODS	205
VI.3.1.	Study core: sedimentological characteristics and age model	205
VI.3.1.1.	Core G.....	205
VI.3.1.2.	Core KS-02	206
VI.3.1.3.	Cores KS-22 and KS-22bis	207
VI.3.2.	Palynological analyses	207
VI.3.3.	Geochemical analyses	208
VI.3.3.1.	Trace metal detection.....	208
VI.3.3.2.	Stable isotopes	208
VI.4.	RESULTS	211
VI.4.1.	Cores G and KS-02: composite sequence (South Plougastel).....	211
VI.4.1.1.	Pollen results	211
VI.4.1.2.	Dinocyst results	215
VI.4.2.	Core KS-22bis: eastern inner Bay of Brest.....	217
VI.4.2.1.	Pollen results	217
VI.4.2.2.	Dinocyst results	217
VI.5.	DISCUSSION	219
VI.5.1.	Record of natural climatic variability and opening of landscapes during the Iron Age.....	219
VI.5.2.	An unexpected agricultural waste during the Roman period	222
VI.5.3.	Increasing human impacts on the landscape	223
VI.6.	CONCLUSION.....	227

VI.1. Introduction

Coastal areas are particularly sensitive to environmental dynamics in parallel with substantial human disturbances (*Najjar et al., 2000; Harley et al., 2006; IPCC, 2014*). Multidisciplinary palaeoclimate regional studies are thus required to better understand the spatio-temporal complex functioning of coastal ecosystems under different forcing mechanisms (e.g. varying incoming total solar irradiance, atmospheric and oceanic fluctuating patterns, rising sea-level across the Holocene, eutrophication in polluted different contexts). North-western Europe is particularly interesting because of its connections to main atmospheric and oceanic natural oscillations that govern the North Atlantic climate from decadal (i.e. North Atlantic Oscillation or NAO) to pluri-decadal (Atlantic Multi-decadal Oscillation or AMO) timescales (*Tréguer et al., 2014; Ruprich-Robert and Cassou, 2015*). Moreover, the history of past human civilizations, beyond the scope of socio-demographical and political issues, is also dependent on environmental changes, involving for instance water resource limitations for agricultural practices (*Büntgen et al., 2011*) or storm surge impacts for human coastal withdrawals (*Fernane et al., 2015*). Taking into account these preliminary non exhaustive thoughts, estuary outlets appear to be particularly favourable for detecting ecosystem changes in response to climatic and/or anthropogenic disturbances on their watersheds.

Palynological studies combining analyses of dinoflagellate (phytoplanktonic algae) cysts (or dinocysts) and pollen grains (*Turon, 1984; Combourieu-Nebout et al., 1998; Turon et al., 2003; Sangiorgi and Donders, 2004; Mudie et al., 2007; Garcia-Moreiras et al., 2015; Lambert et al., 2018*) provide essential information regarding past sea-surface and continental conditions, respectively, and constitute then a land-sea continuum approach involving a large number of natural and human forcings. Even if a well-known bias exists regarding the proportion of vegetation covering continental surfaces and fossil pollen spectra (percentages of taxa) carried out in modern sediments (e.g. *Gaillard et al., 1998; Zhao et al., 2009; Ganne et al., 2016; Lambert et al., 2017*), pollinic assemblages enable to discuss vegetation dynamics on watersheds and climatic processes responsible for changing production and/or transport in pollen grains (*Romano et al., 1988; Garcia-Mozo et al., 2006; Broström et al., 2008; Mazier et al., 2015*). Also, dinocyst analyses consist in an indirect approach to access the palaeobiodiversity of dinoflagellates and thus of one of the major components of the primary productivity also known to be very sensitive to environmental changes (e.g. *Rochon et al., 1999; de Vernal et al., 2000; Devillers and de Vernal, 2000; Marret and Zonneveld, 2003; Matthiessen et al., 2005*). At an historical timescale, zooming on the last millennia, beyond the natural post-glacial evolution pattern of the continental vegetation, dynamics of human occupation can be detected by palynological anthropogenic indicators (in particular *Cerealia* pollen

grains) that provide information on the development of cultivated cultural landscapes and agro-pastoral activities (Richard, 1997; Bunting *et al.*, 2001; Joly *et al.*, 2007; Gauthier and Richard, 2008; Joly and Visset, 2009). In parallel with palynological analyses, trace metal sediment chemistry also allows discussing metallurgy and/or mining activities occurring in watersheds (West *et al.*, 1997; Leblanc *et al.*, 2000; Yang and Rose, 2005). In this paper, we will attempt to decipher the respective influences of local anthropogenic pressures *versus* regional natural forcings over the historical timescale, and more precisely across the last 2,400 years, thanks to a cross-correlated pollen-dinocyst-trace metal analysis conducted in a giant estuarine environment of north-western France: the Bay of Brest.

VI.2. Bay of Brest environmental settings

VI.2.1. Geomorphological and geographical contexts

The Bay of Brest (BB) is located in North-western Brittany (NW France, W Europe; Figure VI.1a) and is a shallow semi-enclosed basin of 180 km² surrounded by a 230 km long coastline. As previously described in Lambert *et al.* (2017, 2018), its basement corresponds to Proterozoic igneous rocks in the North and Brioverian (Neoproterozoic, possibly Early Cambrian) to Palaeozoic (Ordovician, Devonian and locally Carboniferous) sediments in the South and East. During the Quaternary, the BB was submitted to alternations of glacial lowstands and interglacial highstands; the last transgressive episode thus corresponding to a Holocene sedimentary infilling of the BB (Gregoire *et al.*, 2017). Bathymetry therefore highlights submarine channels in the BB that attest to palaeo-fluvial systems (Figure VI.1b; Gregoire *et al.*, 2016).

Today, the BB is characterized by a macrotidal influence and granulometry of modern sediments reflects specific hydrodynamic conditions mainly related to tidal currents (Gregoire *et al.*, 2016). In the stream direction, sedimentation is mainly composed of sands and gravels (Gregoire *et al.*, 2016) and on either side of this axis, the current speed is strongly reduced and grain-size is characterized by fine to very fine sediments (silts and clays) (Troadec *et al.*, 1997; Gregoire *et al.*, 2016) (for more details, see Lambert *et al.*, 2017). In its easternmost part, the BB receives its main freshwater supplies from the Aulne, the Elorn, and from the smaller Daoulas river. The Aulne and Elorn river's outflows contribute to up to 85% of the total river discharges in the BB (Delmas and Tréguer, 1983).

VI.2.2. Climatic context

Brittany is a coastal region of the northeast Atlantic and is consequently subjected to a temperate oceanic climate. The vicinity of the ocean carries mild and humid air through the westerlies and induces low thermal amplitudes between winter and summer months. Despite inter-annual variations, mean annual temperatures are about 10-11 °C (*Belleguic et al., 2012*). Annual prevailing winds, with speeds that can exceed 100km/h, 5 to 15 days per year, mainly have a Southwest origin (*Troadec et al., 1997*). Since Brittany is submitted to regular oceanic rainfalls, annual cumulative precipitation ranges from 600 to more than 1,600 mm/year in the inner part (*Troadec et al., 1997; Belleguic et al., 2012*). Also, the climate of Brittany (cf. *Lambert et al., 2017, 2018* for more details) is due to the combined influences of atmospheric (North Atlantic Oscillation, NAO) and oceanic (Atlantic Multi-decadal Oscillation, AMO) fluctuating patterns (*Tréguer et al., 2014; van Vliet et al., 2014; Ruprich-Robert and Cassou, 2015*).

The NAO is the major atmospheric circulation pattern controlling the climatic variability in western Europe. It affects wind, precipitation and winter temperatures (*Hurrell, 1995; Hurrell et al., 2003*). Positive (/negative) phases (NAO +; very low pressures over Iceland and very high pressures in the Azores anticyclonic center) are characterized by strengthened (/weakened) mid-latitude westerlies over Northern Europe, giving rise to a storm corridor over Brittany and to mild (/cold) and moist (/dry) winters (*Hurrell, 1995; Morley et al., 2014*). Positive phases of the NAO are conventionally associated with above-average continental precipitation in North-western Europe (*Rodriguez-Puebla et al., 1998; Tréguer et al., 2014; Comas-Bru and McDermott, 2014*).

Sea Surface Temperature (SST) is one of the most important environmental variables affecting the climate (*Deser et al., 2010*). On decadal to multi-decadal timescales, variations in North Atlantic SST appear to control much of the climate variability on the continent, and the AMO allows describing this large-scale pattern of multidecadal variability in SST (*Enfield et al., 2001; Knight et al., 2005; McCarthy et al., 2015, Ruprich-Robert and Cassou, 2015*). This oscillation is related to the energy (i.e. solar irradiance) received by intertropical water masses and its redistribution by major Atlantic Ocean currents (*Knudsen et al., 2014*). Positive (/negative) AMO modes correspond to a stronger (/weaker) AMOC (Atlantic Meridional Overturning Circulation) leading to a greater (/lower) heat transport from the tropics to the North and higher (/lower) North Atlantic SST (*McCarthy et al., 2015; Ruprich-Robert and Cassou, 2015*). SST will then impact both rainfalls and atmospheric temperatures (*Kerr, 2000; Msadek and Frankignoul, 2009*). AMOC/AMO cycles are connected to a complex combination of atmospheric events that must be considered on a shorter

timescale (*Tréguer et al., 2014*), one influencing the other in a series of feedbacks that remains to be understood (*Ruprich-Robert and Cassou 2015*).

VI.2.3. Cultural evolution, population dynamics and human practices

The Iron Age started at around 750 BC (2,700 years BP) in Brittany and around the 9th century BC in Central Europe. At that time, Armorica (ancient name for Brittany), away from the main migratory and cultural routes, maintained commercial relationships with neighboring territories bordering it. Many Armorican communities consisted then in small hierarchical sedentary independent territories organized around a chief village, permitting the appearance of the first fortified habitats (*Galliou, 2014*). At the western end of Brittany the Celtic Armorican people of “Osismes” is established. Their main *oppidum* at the end of the Iron Age seems to be the Camp of Artus at Huelgoat (*Galliou, 2014*). In 52 BC (2,002 BP), the capitulation of Vercingetorix marked the end of the proto-history and Gallic cities were gradually conquered by Roman armies. Built under the threat of the invasion, Gallic *oppidum* are the only traces of pre-Roman fortifications that remain today (some examples have been found on the western coast of Brest; *Wheeler and Richardson, 1957*). After the Roman conquest, the newly created chief town of “Osismes” is *Vorgium* (i.e. Carhaix) (*Galliou, 2014*). Only few testimonies remain today because of the geographical remoteness of Armorica at that time that resulted in its weak integration in the Roman Empire. The Gallo-Roman period is economically based on agriculture (i.e. wheat, rye, barley, millet, oats, fruits, vegetables, hemp, flax; *Briard, 1991*), as well as on fishing and curing on the coasts (*Sanquer and Galliou, 1972; Daire et al., 1994*), and many rural settlements and cities developed at that time. Although the first towns were already established during the Iron Age, the majority of current Brittany’s towns with more than 7,000 inhabitants have a Gallo-Roman origin (cf. Roman fortifications still present in Brest attest to the presence of an important Gallo-Roman harbor; *Giot et al., 1979; Cassard, 1994*). From the end of the 3rd, British Isles went through crises which led to massive immigrations to Armorica, fleeing the “Angles” and “Saxons”, while the first raids of maritime peoples on the coasts of Armorica appeared to have caused very serious damages to the local economy by disorganizing commercial networks and ruining agriculture (*Galliou, 1991*). Because of revolts and barbarian invasions, the insecurity on the coasts led to massive coastal *villae* abandonments, and for example salt processing industries were ceded in Douarnenez and Crozon around 280 years AD or 1,670 years BP (*Cassard, 1996; Cornette, 2008*). Desertification of agricultural holdings (estimated at more than 75 % in some places in the middle of the 5th century AD) resulted in a decline of cultivated areas and a partial recovery of tree vegetation (*Galliou, 1991*;

Cassard, 1994). Then, the Middle Ages (5th - 15th centuries AD; 1,550 - 550 BP) are characterized by conflicts and wars of succession together with construction of many fortifications. This epoch is marked by a significant increase of agriculture and particularly during the Medieval Warm Period (MWP, around 1,000 BP), leading to the increase of inhabited areas. Around rural habitats, cereal-cropping was often practiced, as well as grassland for the fattening of livestock and the establishment of orchards. Although studying old plots is difficult, *Cassard (1994)* estimated that, in the 9th century already, most farmlands were protected by ditches or hedges. The following centuries saw the densification of hedgerow meadows, ending with the great contemporary landscape break-up (*Cassard, 1994*).

VI.3. Material and methods

VI.3.1. Study core: sedimentological characteristics and age model

VI.3.1.1. Core G

Core G (48°19'14''N; 4°23'5''W; 7.4 m deep; 358 cm length) was taken south of the Plougastel Peninsula (Figure VI.1b) by the RV “*Côtes de la Manche*” (LEMAR, IUEM, Plouzané, 2003), using a vibrocorer, in the framework of the “*Défis Golfe de Gascogne*” project. We analysed 200 cm of sediments still available (158-358 cm referred as 0-200 cm in the following description of results) among the 358 cm first recovered (0-158 cm entirely used for biogeochemical analyses at LEMAR in 2003-2004). Sedimentary description and RX radiography (Figure VI.2a) attest to fine clayey sedimentation all along the core with numerous shell debris, and an alternation of absence/presence of more or less dense levels of maërl (i.e. coralinaceous limestone algae commonly found in the Bay of Brest; *Grall and Hall-Spencer, 2003; Martin, 2005*), with especially dense maërl in the first 50 cm of the core (Figure VI.2a). The age model has been performed by linear interpolation between six ¹⁴C dates (Figure VI.3a), allowing to cover a temporal window of around 750 years (from around 2,250 to 1,500 years BP; 300 BC to 450 AD). Mean sedimentation rates of about 0.1-0.5 cm/year range between 0.06 and 1 cm/year (Figure VI.3a).

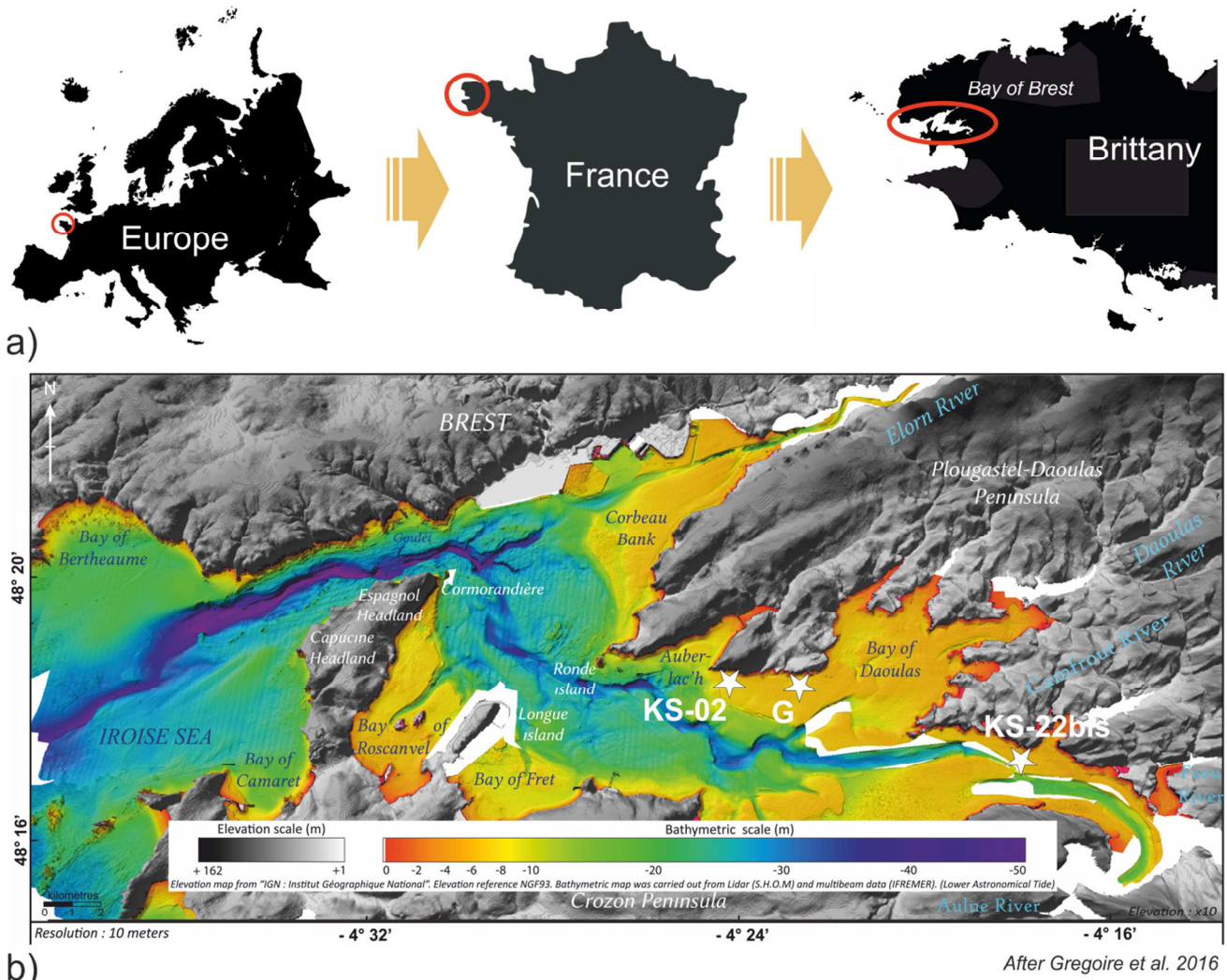


Figure VI.1: Location of study sites in north-western France and location of Holocene sediment cores on the bathymetric maps (white stars) (from Gregoire et al., 2016)

VI.3.1.2. Core KS-02

Core KS-02 (48°18'46'' N; 4°24'27'' W; 8 m deep; 253.5 m length) is a twin core for core G, allowing to recover the time interval not studied with the first 158 cm of core G, and then to extend the palaeoenvironmental record South of Plougastel from 2,250 BP (300 BC) to recent times. Core KS-02 was retrieved South of the Plougastel Peninsula by the RV “*Côtes de la Manche*” (IFREMER), using a gravity corer, in the framework of the “EssCALICO” test cruise (Figure VI.1b). Sedimentary description, photographs as well as RX radiographs also evidence a clayey sedimentation with numerous shell debris and alternation of absence/presence of more or less dense levels of maërl (Figure VI.2b). The age model has been established by linear interpolation between seven ¹⁴C pointers (Figure VI.3b), allowing to cover a temporal window of about 1,850 years (from around 2,150 to 300 years BP; 200 BC to 1,650 AD). Mean sedimentation rates of about 0.3 cm/year range between 0.03 and 1.08 cm/year (Figure VI.3b).

VI.3.1.3. Cores KS-22 and KS-22bis

Twin cores KS-22 and KS-22bis (48°18'21.54''N; 4°17'54.119''W; 9.4 m deep; 110 m length) were collected at the Aulne outlet, in the Eastern part of the Bay of Brest, by the RV “*Thalia*”, using a gravity corer, in the framework of the “SERABEQ 3” cruise (IFREMER, 2015). Core KS-22bis has been sampled every centimetre on the quay for scheduled but still unprocessed palaeo-genetic analyses (DYNECO-Pelagos laboratory, IFREMER), in order to freeze samples and to avoid any oxidation. Then, sedimentary description, X-ray radiographs, and photographs were performed on the replicate core KS-22 (Figure VI.2c), taken at exactly the same location than core KS-22bis a few minutes before. It generally corresponds to a fine sedimentation (silt and clay) with some bivalve debris and numerous levels containing maërl fragments (extremely dense at the top and more diluted towards the base of the core). We have acquired five ¹⁴C dates on KS-22bis core, allowing considering a short temporal window ranging from around 1,030 to 700 years BP (920 to 1,250 AD) (Figure VI.3c). Due to the low alignment of ¹⁴C dating, we did not retain an age model for this core, and data from core KS-22bis will only be represented and discussed in depth, with a double age scale allowing positioning the obtained stratigraphic pointers.

VI.3.2. Palynological analyses

Palynological preparations were carried out at the EPOC laboratory (Talence), following the procedure described by *de Vernal et al. (1999)*, and using chemical (cold HCL and cold HF) as well as physical (sieving through a 10 µm nylon mesh screen) treatments in order to remove the mineral fraction and concentrate organic micro-fossils (details can be found on http://www.epoc.u-bordeaux.fr/index.php?lang=fr&page=eq_paleo_pollens). Final residues were mounted between slide and coverslip with glycerin. Pollen and dinocysts were determined using an optical microscope Leica DMC 2900 at X630 magnification. In this study, 82 samples (27 from core G, 31 from core KS-02 and 24 from core KS-22bis) were analyzed. Taxa identification followed *Beug (1961)*, *Faegri and Iversen (1989)*, *Moore et al., (1991)*, and *Reille (1995)* for pollen grains, as well as *Rochon et al. (1999)* for dinocysts.

For each analyzed sample, a minimum of 300 pollen grains and 150 dinocysts has been systematically counted in order to provide robust assemblages from a statistical point of view (*Fatela and Taborda, 2002*). Percentages were calculated on a total pollen (or dinocyst) sum without any exclusion, and palynomorph concentrations were expressed in number/cm³ thanks to the *Lycopodium*

method (exotic spores added in known number to samples before palynological treatments; *Mertens et al. 2009*). All detailed palynological counts can be found in appendix.

Moreover, before palynological treatments, samples were washed and screened at 150 μm . The fraction above 150 μm was used to perform geochemical analyses (stable isotopes and trace metal detection) on foraminiferal shells and calcareous maërl.

VI.3.3. Geochemical analyses

VI.3.3.1. Trace metal detection

Trace metal analyses were carried out on fossil maërl strands taken from the three study cores (i.e. G, KS-02 and KS-22bis) in order to highlight periods of mining and metallurgical activities on the watersheds. In order to remove the detritic and organic fractions and to only consider the carbonate fraction, maërl strands have been reduced in powder and acid separations were carried out (i.e. “leaching” process) with 5 % acetic acid, according to the protocol published by *Rongemaille et al. (2011)* (cf. appendix F) at the *Laboratoire Géosciences Océan (LGO, IUEM, Plouzané)*. The solution is then isolated from all solid residues by centrifugation and passed to the plasma source mass spectrometer (ThermoElement ICP-MS, IUEM, Plouzané). The mass spectrometer is a simple collector model that performs a sequential analysis of element isotopes with 7 (Ni) to 235 (U) masses.

VI.3.3.2. Stable isotopes

Monospecific stable oxygen and carbon isotopes were measured along the three study cores (i.e. G, KS-02 and KS-22bis) on the *Elphidium aculeatum* benthic species. Specimens were hand-picked on the 150-250 μm sediment fraction, cleaned in a methanol ultrasonic bath for a few seconds then roasted under vacuum at 380 °C for 45 min to remove organic matter, prior to isotopic analyses (*Duplessy, 1978*). The $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ (expressed in ‰ VPDB) were measured at the PSO (IUEM, BREST) using the IRMS platform: a Delta V mass-spectrometer coupled with a GasBench II preparation line for benthic species. The external reproducibility (1σ) of an internal standard calibrated with NBS19 is ± 0.02 ‰ and 0.03 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ respectively.

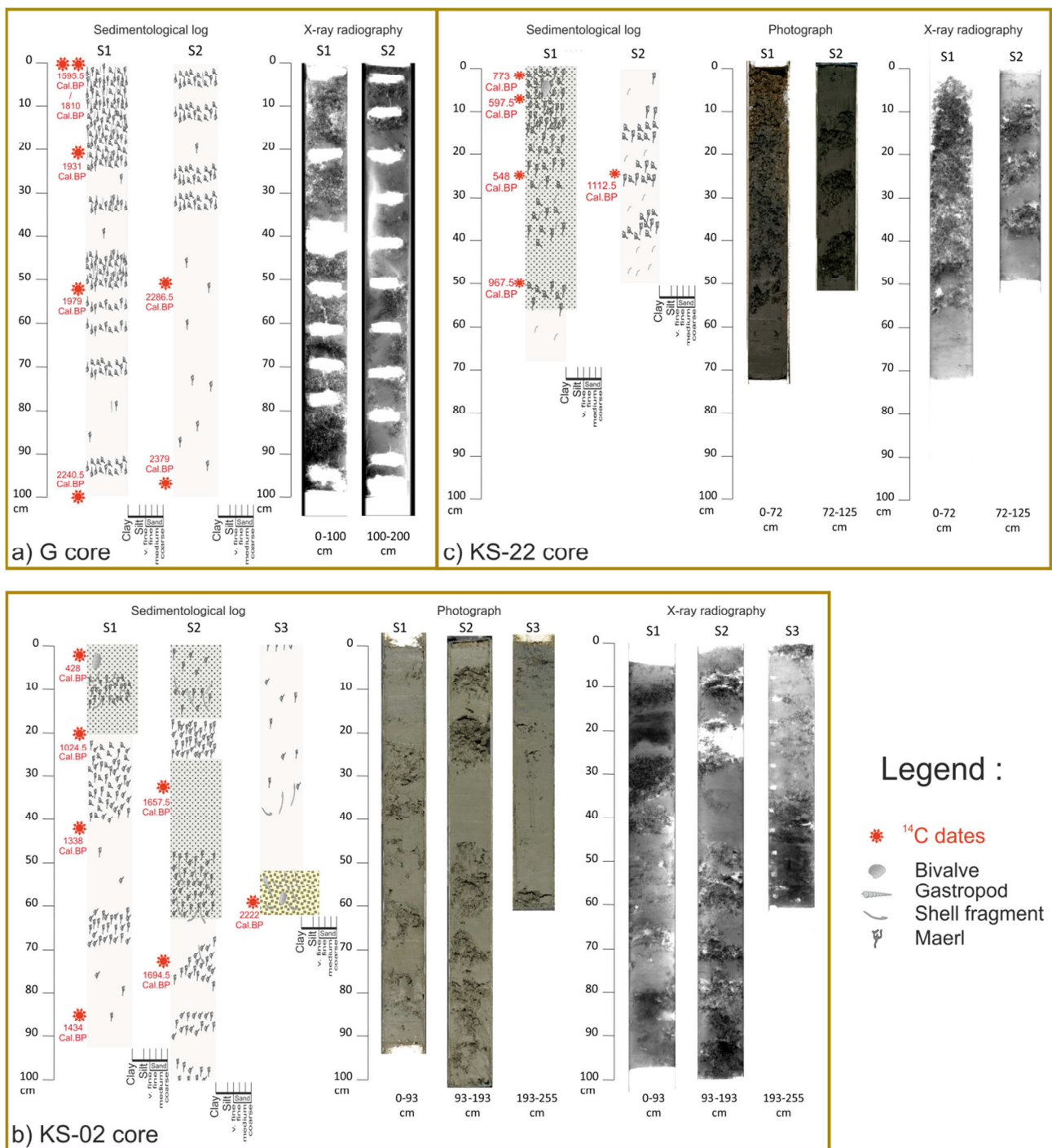
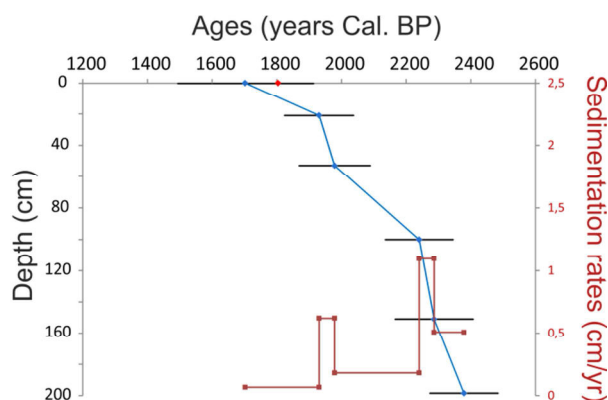


Figure VI.2: Pictures, X-ray radiographies and sedimentological logs of study cores “G” (a), “KS-02” (b), and KS-22 (c).

a) G core

Code laboratoire	Profondeur (cm)	matériel	Age ¹⁴ C	Erreur	Age Cal. BP	Age Cal.AD/BC
Poz-42846	0-1	<i>Calliostoma Zizvahnium</i>	1980	30	1494-1697 (1595.5)	354.5 AD
Poz-71198	0-1	maërl *	2175	30	1706-1914 (1810)	140 AD
SacA45629	20-23	<i>Turritellasp.</i>	2275	30	1824-2038 (1931)	19 AD
Poz-73703	53	<i>Bittium reticulatum</i>	2310	30	1869-2089 (1979)	29 BC
Poz-42847	100	<i>Calliostoma Zizvahnium</i>	2545	35	2136-2345 (2240.5)	290.5 BC
Poz-73704	150-152	<i>Bittium reticulatum</i>	2580	30	2166-2407 (2286.5)	336.5 BC
Poz-42848	198.5	<i>Bittium reticulatum</i>	2625	30	2274-2484 (2379)	429 BC

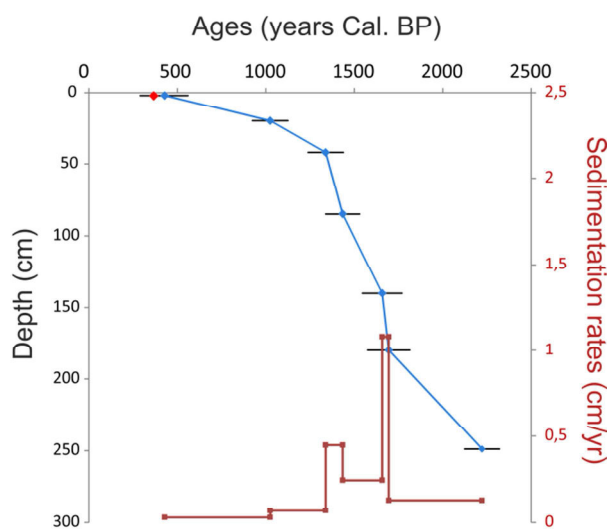
* not used in age model



b) KS-02 core

Code laboratoire	Profondeur (cm)	matériel	Age ¹⁴ C	Erreur	Age Cal. BP	Age Cal.AD/BC
Poz-85159	2	Gastropod	690	30	289-456 (372.5)	1577.5 AD
SacA47759	2	<i>Turritella sp.</i>	835	35	420-560 (490)	1460 AD
SacA45631	2	maërl *	770	30	335-510 (422.5)	1527.5 AD
SacA49423	20	Gastropod	1430	30	924-1125 (1024.5)	925.5 AD
SacA47761	42	<i>Turritella sp.</i>	1740	40	1238-1438 (1338)	612 AD
Poz-78153	85-86	Gastropod	1850	30	1338-1530 (1434)	516 AD
SacA45632	140-141	<i>Calliostoma zizvahnium</i>	2040	30	1546-1769 (1657.5)	292.5 AD
Poz-78154	180-181	Gastropod	2075	35	1575-1814 (1694.5)	255.5 AD
SacA45633	249-250	<i>Turritella sp.</i>	2515	30	2124-2320 (2222)	272 BC

* not used in age model



c) KS-22 core

Code laboratoire	Profondeur (cm)	matériel	Age ¹⁴ C	Erreur	Age Cal. BP	Age Cal.AD/BC
Poz-78271	2-3	<i>Bittium reticulatum</i>	1180	30	676-870 (773)	1177 AD
SacA49421	7	Gastropod	990	30	533-662 (597.5)	1352.5 AD
SacA47758	25	<i>Turritella sp.</i>	890	30	480-616 (548)	1402 AD
SacA49422	50	Gastropod	1370	30	880-1055 (967.5)	982.5 AD
Poz-78273	94-95	Gastropod	1515	30	1005-1220 (1112.5)	837.5 AD

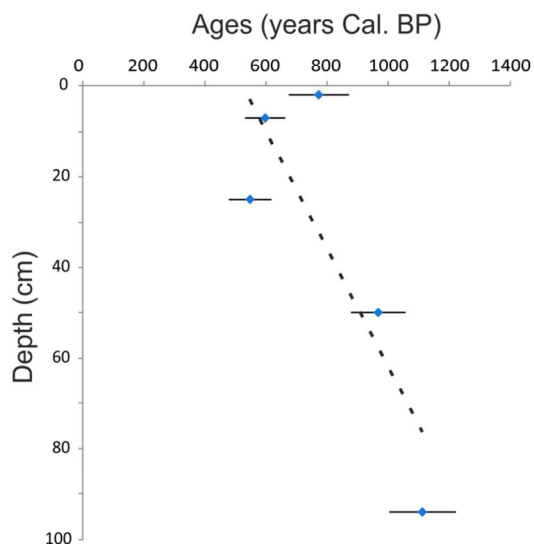


Figure VI.3: Tables of ¹⁴C dates carried out on study cores, sedimentation rates and age models performed by linear interpolation for cores G (a) and KS-02 (b). Dates on maërl carbonates (*) were not taken into account in final age models in order to be homogeneous with the dated material (i.e. bivalves or gasteropods). The two dates obtained at 2 cm on KS-02 core have been averages for the age model. Also, even a linear interpolation is drawn for core KS-22bis (c), none age model has been finally retained for this core because of uncertainties regarding the obtained 3 ages across the last 25 cm.

VI.4. Results

VI.4.1. Cores G and KS-02: composite sequence (South Plougastel)

VI.4.1.1. Pollen results

A total of 71 different pollen taxa have been identified in total with an average of 20 different taxa per sample. Only main taxa (i.e. with percentages higher than 2% at least once in the record) were plotted on Figure VI.4 along with concentrations (pollen/cm³) and specific richness (i.e. number of different taxa per sample). Qualitative data on minor other pollen taxa have been reported in an exhaustive list of all identified species (Table VI.1) and full details of palynological counts can be found in the appendix. In general, most abundant taxa are represented by *Quercus* (mean value of 27 %), *Corylus* (26 %), *Alnus* (11 %), and Poaceae (12%). With an average of about 70 %, trees widely dominate pollen spectra. Among the herbaceous, *Cerealia*-type (mean value of 3%, ranging from 0 to 13 %) is a typical palynological marker of agricultural practices on watersheds. *Cerealia* is recognized among other wild Poaceae when the pollen grain diameter exceeds 45µm and the annulus exceeds 10µm (Joly *et al.*, 2007).

From the base to the top of the record, large oscillations of tree percentages lead us to consider three main palynozones (named PL-A, B and C, PL for Plougastel) on the basis of a threshold of 80% considered as critical since such values are those usually recorded during pre-anthropized periods in the Bay of Brest (80 % in average recorded around 9,000 years BP in the Bay of Roscanvel and 91 % in the Bay of Douarnenez, cf. preceding sub-chapter of this manuscript). It then enables us to define palynozone PL-B with the highest values of tree percentages (Core KS-02: from its base to 80 cm; Figure VI.4) and surrounding palynozone PL-A (whole core G; Figure VI.4) and palynozone PL-C (Core KS-02: from 80 cm onwards; Figure VI.4) with tree percentages lower than 80% and always higher than 45%, values typical of tree percentages recorded in modern sediments from the Bay of Brest (i.e. 47 %; Lambert *et al.*, 2017). Throughout palynozone PL-A, percentages of *Corylus* and *Quercus* are anticorrelated, and values of *Corylus* (/ *Quercus*) are systematically below (/above) the average of the whole dataset. Also, two sub-palynozones can be addressed. Zone PL-A1 is characterized by significant occurrences of *Cerealia*, Chenopodiaceae and Cichorioideae, these herbaceous plants being characterized by percentages around 5% and above the average of their respective dataset. A slight decline of their representation is noticed after limit PL-A1/A2, while Poaceae strongly increase (percentages around 15-20%). *Alnus* and *Betula* (i.e. riparian and wetland forests) start to increase within sub-palynozone PL-A2, reaching their highest values at the top of core G. Within palynozone PL-B trees reach their highest values (90 %), *Corylus* strongly contributing to this recolonization of trees, while *Alnus* still display relatively high percentages when

compared to sub-palynozone PL-A2. On the contrary, after limit A-B, *Quercus* will never recover maximal values above the average (i.e. 27 %) as it was previously recorded through PL-A zone (i.e. core G). Finally, within palynozone PL-B, herbaceous plants exhibit particularly low values (especially *Cerealia*, Chenopodiaceae and Cichorioideae that show values around 1 %, the lowest percentages of their respective datasets) suggesting a closure of the landscape together with a sharp decline of human cultures and agro-pastoralism on watersheds at that time. After limit PL-B-C, the drop of tree percentages first result from the low decrease of *Alnus* values, then followed at 60 cm (core KS-02) by the strong decline of *Corylus* ones, also accompanied by increasing percentages of Poaceae, *Cerealia*, and Chenopodiaceae. Two sub-palynozones have been delimited in this last unit, zone PL-C2 being characterized by the strongest drop of trees (especially *Corylus*) reaching values typical of those recorded in modern sediments from the Bay of Brest (11 %; Lambert *et al.*, 2017) and by the strongest occurrences of cultivated (*Cerealia*, *Fagopyrum*) and ruderal (*Plantago lanceolata*, Asteraceae, Cichorioideae, Urticaceae, Ranunculaceae) plants, signing the most intense opening of the landscape at the end of the Middle Ages (Figure VI.4, Table VI.1).

Pollen taxa (G / KS-02 cores)	Occurrence	Palynozones	KS-22bis core
Asteraceae spp	+	C ₁	YES
<i>Alnus</i>	+++	All (Figure x)	YES
Apiaceae	+	A ₂ , B	YES
Asteroideae	++	All (Figure x)	YES
<i>Betula</i>	++	All (Figure x)	YES
Brassicaceae	+	All (Figure x)	YES
<i>Cannabis</i>	+	B, C ₁	YES
<i>Carpinus</i>	+	A ₁ , A ₂ , B, C ₁ , C ₂	YES
Caryophyllaceae	+	All (Figure x)	YES
<i>Castanea</i>	+	-	YES
<i>Centaurea</i>	+	A ₁ , A ₂ , B, C ₁	YES
<i>Cerealia</i>-type	++	All (Figure x)	YES
Chenopodiaceae	++	All (Figure x)	YES
Cichorioideae	+	All (Figure x)	YES
<i>Corylus</i>	+++++	All (Figure x)	YES
Cyperaceae	+	A ₁ , A ₂ , C ₁ , C ₂	YES
<i>Cytisus</i>	+	C ₂	-
<i>Ephedra</i>	+	A ₂	-
Ericaceae	+	All (Figure x)	YES
Fabaceae	+	A ₁ , A ₂ , B, C ₁	YES
<i>Fagopyrum</i>	+	C ₂	-
<i>Fagus</i>	+	All (Figure x)	YES
<i>Fraxinus</i>	+	All (Figure x)	YES

<i>Hedera</i>	++	All (Figure x)	YES
<i>Humulus</i>	+	B	YES
<i>Ilex</i>	+	A ₁ , A ₂ , B, C ₁ , C ₂	YES
<i>Juglans</i>	+	B, C ₁ , C ₂ ,	YES
<i>Juniperus</i>	+	B	YES
Malvaceae	+	B	YES
<i>Mercurialis</i>	+	-	YES
<i>Myriophyllum</i>	+	-	YES
<i>Pinus</i>	+	All (Figure x)	YES
<i>Plantago coronopus</i>	+	All (Figure x)	YES
<i>Plantago lanceolata</i>	+	All (Figure x)	YES
<i>Plantago maritima</i>	+	All (Figure x)	YES
Poaceae	+++	All (Figure x)	YES
<i>Polygonum aviculare</i>	+	A ₂ , B	-
<i>Populus</i>	+	A ₁ , A ₂ , B	YES
<i>Potamogeton</i>	+	B, C ₁	YES
<i>Quercus</i>	++++	All (Figure x)	YES
<i>Quercus ilex</i>	+	B	YES
Ranunculaceae	+	A ₂ , B, C ₁ , C ₂ (Figure x)	-
Rosaceae	+	A ₁ , A ₂ , B, C ₁ , C ₂	YES
<i>Rubia</i>	+	B	YES
<i>Rumex</i>	+	All (Figure x)	YES
<i>Sagittaria</i>	+	-	YES
<i>Saxifraga</i>	+	-	YES
<i>Tilia</i>	+	A ₂ , B, C ₁	YES
Typhaceae	+	C ₁	-
<i>Ulex</i>	+	A ₄	YES
<i>Ulmus</i>	+	All (Figure x)	YES
Urticaceae	+	B, C ₁ , C ₂	YES

Table VI-1: Pollen taxa occurrences (+ : 0-5 %; ++ : 5-10 %; +++ : 10-20 %; ++++ : 20-40 %; +++++ : 40-100 %) in in palynozones defined in the G-KS02 composite sequence. The last column also indicates their presence in the KS-22 core.

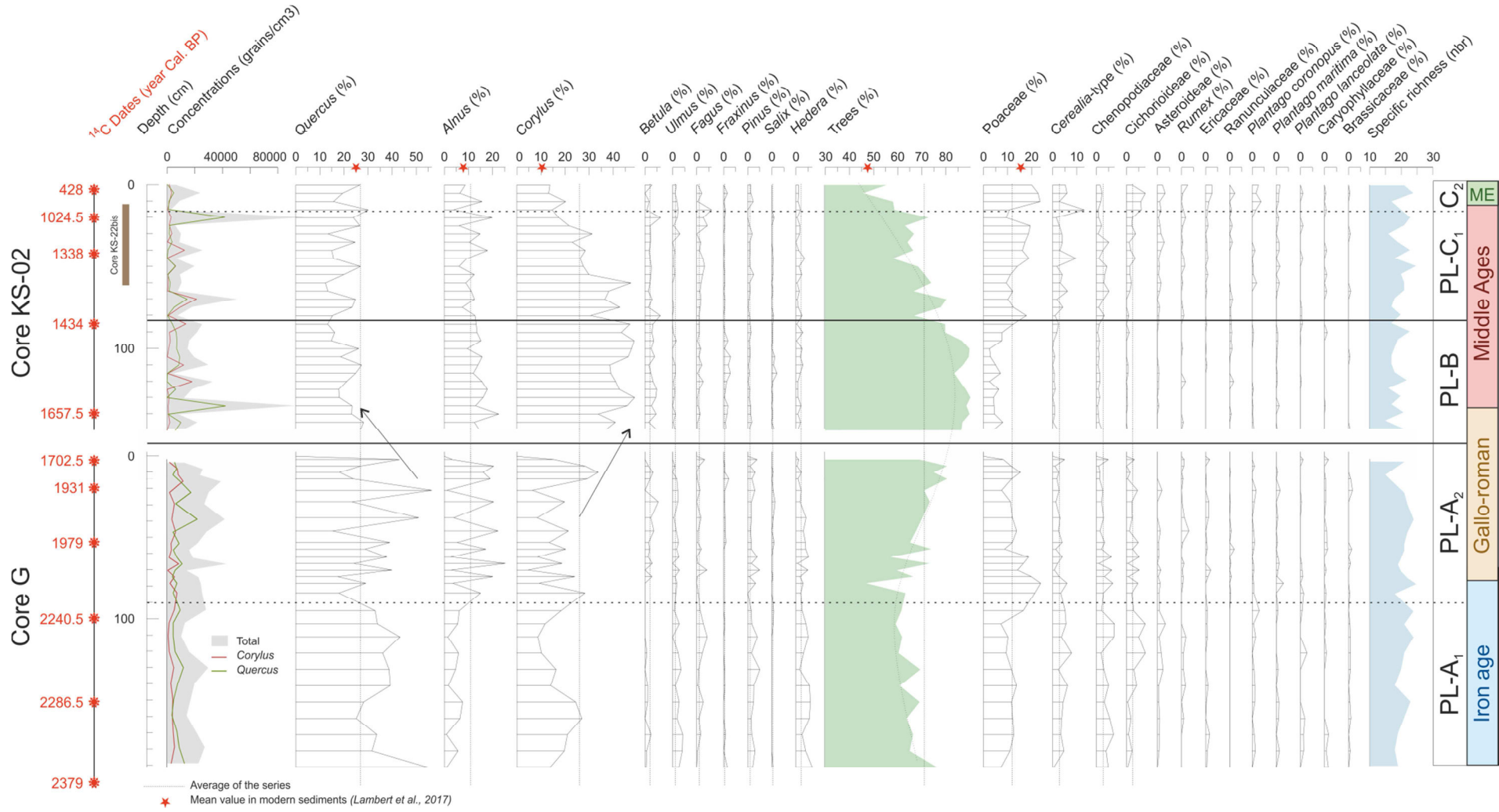


Figure VI.4: Pollinic concentrations and assemblages represented in depth, with major pollen taxa greater than 2% at least one in pollen spectra, along cores G and KS-02 (South of Plougastel peninsula). ¹⁴C dates are represented by red stars.

VI.4.1.2. Dinocyst results

A total of 20 different taxa have been identified in total with an average of 9 taxa per slide. Main species consist in *Lingulodinium machaerophorum* (33% in average; taxa frequently assimilated to estuarine environments with stratified waters, *Morzadec-Kerfourn, 1977*), *Spiniferites bentorii* (34%), cysts of *Pentapharsodinium dalei* (9%), *Operculodinium centrocarpum* (5%) and *Spiniferites belerius* (5%). These species are characteristic of Brittany's coastal and estuarine areas (*Morzadec-Kerfourn, 1977; Lambert et al., 2017, 2018*). In order to facilitate the comparison between pollen and dinocyst records, palynozones described for pollen assemblages have been kept in the following description of dinocyst assemblages (Figure VI.5).

Palynozone PL-A displays the highest values of *S. bentorii* and *S. belerius*, while palynozone PL-B is characterized by strongest occurrences of *L. machaerophorum*, then finally followed by palynozone PL-C itself mainly different from the other intervals by its highest percentages of cysts of *P. dalei*. A major obvious relay between these three major taxa can thus be depicted by keeping pollinic subdivisions established before. Regarding cysts of *P. dalei*, it is almost absent at the base of the record (base of core G; Figure VI.5) and starts to increase within sub-palynozone A2. Almost the same trend is observed for *O. centrocarpum*, while *S. belerius* rather follows the pattern described for *S. bentorii*. Since cysts of *P. dalei* is well known in the marine realm for its affinity to cold and stratified waters while *S. bentorii* is often related to warmer sea surface waters (*Marret and Zonneveld, 2003*), we have established a “Warm/Cold” index based on a ratio ($S. bentorii + S. belerius$) / (cysts of $P. dalei + O. centrocarpum$) that allows qualitatively discussing the evolution of surface temperatures in the Bay of Brest through time. This W/C ratio shows a clear decrease from the base to the top of the composite record, highlighting decreasing SST across the study interval. Another interesting feature relies on *Selenopemphix quanta*, a heterotrophic species often related to higher productive conditions (*Marret and Zonneveld, 2003*). This species is indeed observed with its highest percentages within zone B, alternating with major peaks of *L. machaerophorum* also found in this interval.

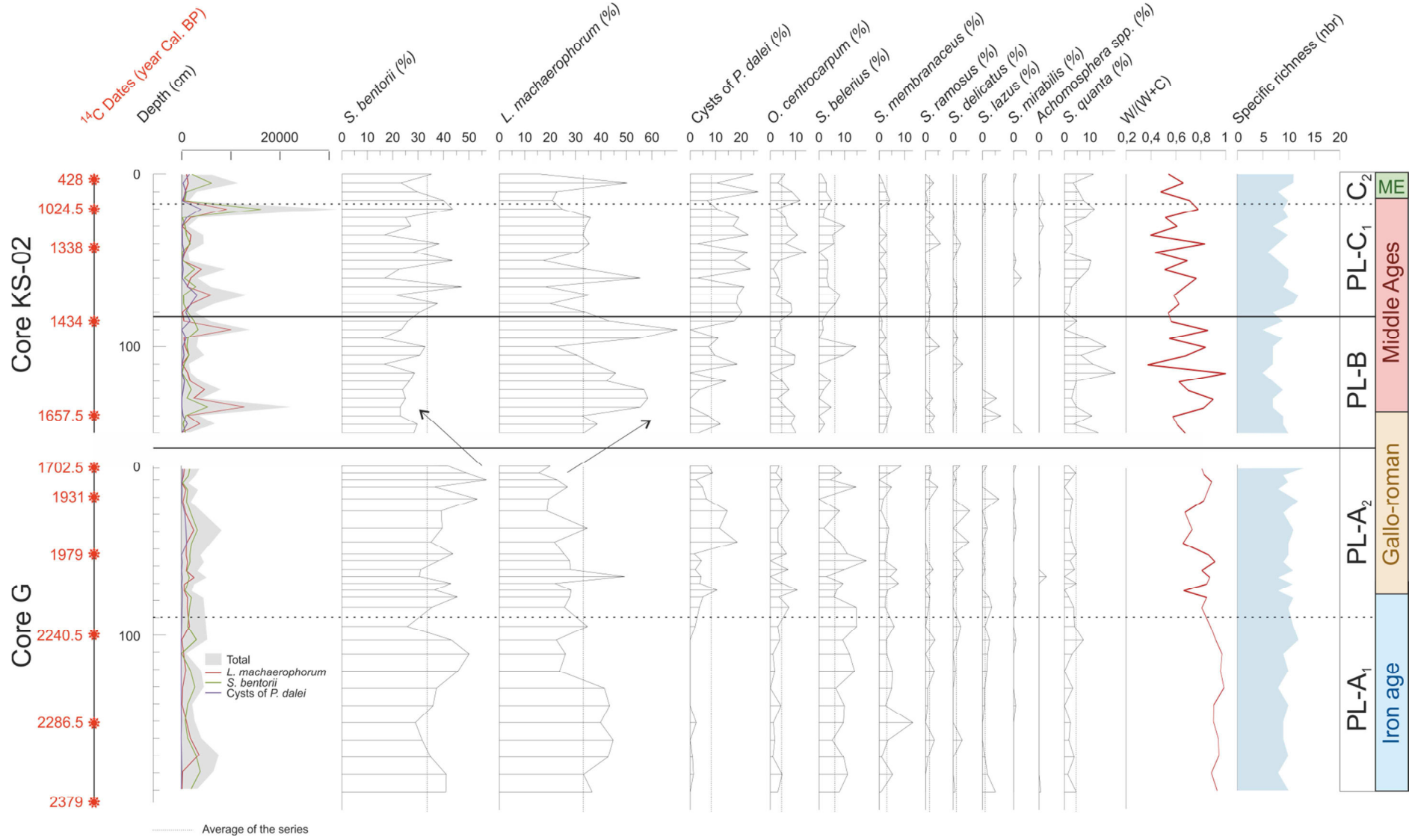


Figure VI.5: Pollinic concentrations and assemblages represented in depth, with major pollen taxa greater than 2 % at least one in pollen spectra, along cores G and KS-02 (South of Plougastel peninsula). ¹⁴C dates are represented by red stars. The Warm/Cold ratio (W/(W+C)) is an index based on the sum of *S. bentorii* and *S. belearius* (W) and on the sum of cysts of *P. dalei* and *O. centrocarpum* (C).

VI.4.2. Core KS-22bis: eastern inner Bay of Brest

VI.4.2.1. Pollen results

Core KS-22bis corresponds to a short temporal window also covered by core KS-02, constituting a high resolution focus on the end of the Middle Ages. 53 different taxa have been identified with an average of 23 taxa per slide. Trees constitute once again main taxa of pollen spectra (although recorded in average with lower percentages around 74% than in other study sequences). Trees are predominantly represented by *Corylus*, *Quercus* and *Alnus*. Among herbaceous plants, Poaceae are the most abundant taxa accompanied by *Cerealia*-type, *Chenopodiaceae* and *Asteraceae*. Variations of total pollen concentrations, trees and specific richness led us to define a single limit between palynozones KS-A and KS-B.

Palynozone KS-A (110 – 47 cm) displays high pollen concentrations and a clear dominance of trees (74 %). Interestingly, during this interval, increasing total pollen concentrations and *Alnus* percentages also correspond to main Ti/Ca peaks (i.e. geochemical proxy for terrigenous inputs, grey bands on Figure VI.6). From the A-B limit, pollen concentrations as well as trees (particularly *Alnus*) sharply decrease while almost all herbaceous plants strongly increase, and particularly Poaceae, *Cerealia* and *Chenopodiaceae* that are characterized by their maximal percentages. As a consequence of this bio-diversification, specific richness also increases from around 20 to 30 taxa per slide. At that time, trace metal concentrations also increase and despite their highest values between 25 and 20 cm, corresponding to a minimum of pollen concentrations, leading to tree percentage decrease and to a high diversity of herbaceous plants, while Ti/Ca decrease and shows values below the average of its series.

VI.4.2.2. Dinocyst results

15 different taxa have been identified for an average of 7 taxa per slide. Major species are characterized by *L. machaerophorum* and *S. bentorii* as well as *S. belerius* to a lesser extent. Palynozone KS-A, corresponding to high values of the XRF Ti/Ca signal, is marked by a clear *L. machaerophorum* dominance (51 %) and high total dinocyst concentrations. *S. bentorii*, once again, is anticorrelated with *L. machaerophorum* and shows percentages below the average of its dataset, and the diversity is low with an average of 6 different taxa per slide. From the A-B limit, the diversity sharply increases, with significant occurrences of *S. belerius*, *S. membranaceus*, *S. quanta*, *S. ramosus* and *S. lazus*. Decreasing total dinocyst concentrations are also observed in parallel with decreasing XRF Ti/Ca values. In general, *L. machaerophorum* (/ *S. bentorii*) shows percentages below (/above) the average of the whole dataset, while *S. belerius* becomes prevalent (26 %) between 25 and 5 cm.

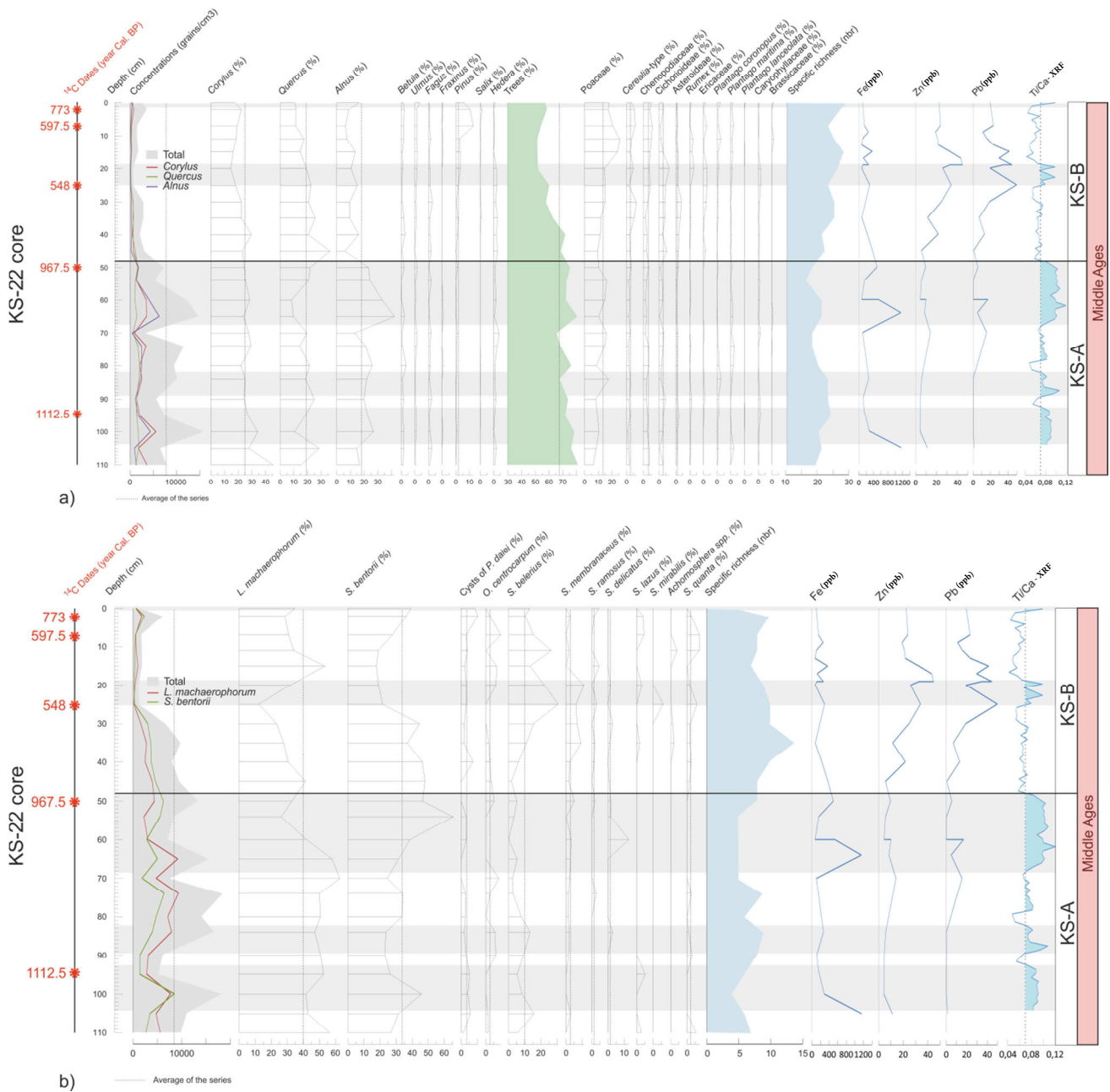


Figure VI.6: Pollinic (a) as well as dinocyst (b) concentrations and assemblages represented in depth, with major taxa greater than 2 % at least one in spectra, along core KS-22 (Aulne mouth). ¹⁴C dates are represented by red stars. Trace metals measured on maërl carbonates as well as XRF-Ti/Ca ratio have also been plotted. Grey bands highlight periods of increasing XRF-Ti/Ca ratio.

VI.5. Discussion

Palynological records of the South Plougastel cores, G and KS02, cover 2,400 years of Brittany's history, documenting the Iron Age, the Gallo-Roman period, the Middle Ages and the beginning of the Modern Era (ME, Figures VI.7 and VI.8). The general environmental context of this period is characterized by decreasing summer insolation at 65°N (*Berger and Loutre, 1991*) and related long-term decreasing Northern Hemisphere temperatures (*Mann et al., 2008*; Figure VI.7) punctuated by a high frequency (pluri-decadal to pluri-centennial) climate variability, as well as oscillating NAO index with a prevalence of positive modes over the considered study window (*Olsen et al., 2012*; Figure VI.7), and one cold millennial Bond event corresponding to the Little Ice Age at the top of the composite sequence. Summers are generally warm and humid during the Roman and Medieval warm periods (*Büntgen et al. 2011*) while climate is cooler and dryer during the Dark Ages and Little Ice Age. In our study, it is interesting to note that decreasing SST as reconstructed by the qualitative dinocyst ratio W/C over the last 2,400 years BP (Figure VI.7) (also identified by the gradual decrease $\delta^{18}\text{O}$ throughout the sequence) shows a similar trend than the high resolution pattern of North Atlantic SST as reconstructed from North Iceland (*Sicre et al., 2008*) as well as from the Bay of Biscay (*Mary et al., 2015*), all SSTs following main climatic intervals identified through Northern Hemisphere temperature fluctuations (*Mann et al., 2008*; Figure VI.7).

VI.5.1. Record of natural climatic variability and opening of landscapes during the Iron Age

The composite sequence of Southern Plougastel starts at around 2,400 years BP during the Iron Age (i.e. 2,700 – 2,000 years BP in Brittany). Tree percentages are about 60 % at that time (Figure VI.7, palynozone PL-A₁), lower than during the pre-Neolithic period (between 80 and 90 % in the Bay of Brest and Bay of Douarnenez; *Lambert et al., cf. chapter V*). This confirms the opening of the landscape due to significant clearing that started around 3,000 years BP in Brittany (*David, 2014*; *Fernane et al., 2014, 2015*). At around 2,100 years BP, tree percentages reach modern values as recorded in Bay of Brest surface sediments (i.e. around 45 % (*Lambert et al., 2017*); Figures VI.4 and VI.8, palynozone PL-A₁). The mixed oak forest withdrawal is coeval with the enhancement of herbaceous percentages and bio-diversification. Strong ruderal occurrences suggest a significant land use by humans and the development of agro-pastoral activities (i.e. *Rumex*, *Plantago* spp.,

Figure VI.4, palynozones A₁, A₂). More specifically, *Plantago lanceolata* is often considered as resulting from the trampling following the passage of herds (Behre, 1981) and cereal-cropping is evidenced by significant percentages of *Cerealia*-type pollen grains (Figure VI.4, palynozone A₁). The landscape is thus dominated by forests, meadows and gradually becomes largely shaped by human agriculture dynamics. Within this general trend, smaller scale variations can be observed through other proxies. Indeed, XRF-Fe maximal values, which can be interpreted as a terrigenous detrital proxy may indirectly sign continental runoff marker, are highlighted with blue bands in Figure VI.8 around 2,400-2,200 and 2,000-1,900 years BP (Figure VI.8). These two peculiar intervals are also characterized by higher percentages of riparian forest pollen percentages (i.e. *Betula* and *Alnus*), specially *Alnus* recently interpreted in the Bay of Brest as a potential signal for paleo-fluvial discharge increases (Lambert et al., 2017). Also, increasing percentages of *L. machaerophorum* (i.e. dinocysts generally associated with stratified waters such as estuarine environments or river mouths; Morzadec-Kerfourn, 1976; Ganne et al., 2016; Lambert et al., 2018), and of *S. quanta* (i.e. heterotrophic dinocyst related to higher nutrient inputs and thus higher primary productivity), would emphasize an enhancement of river fluxes to the Bay of Brest in a context of increased moisture and precipitations, as also supported by increasing values of the NAO index (Figure VI.7). Interestingly, these two intervals also correspond to increasing trace metal (Fe, Pb, Al) concentrations as detected from maërl carbonates found within our study sediment cores (Figure VI.7). Traces of mining and metallurgical activities are known in the Aulne watersheds over this period (although the first exploitation is not precisely dated), as for instance the important Huelgoat-Poullaouen silver and lead ore mine (Monange, 1972, 2004). In our coastal study, it appears difficult to discuss continuing or discontinued mining activity since our palaeoenvironmental record is strongly perturbed by fluvial dynamics; higher fluvial discharges resulting in higher trace metal concentrations and conversely. Although trace metals are thus here considered as additional evidences for greater soil leaching under increasing fluvial discharges, one important finding relies on the detection of mining activities on Bay of Brest watersheds across the Iron Age from our marine cores.

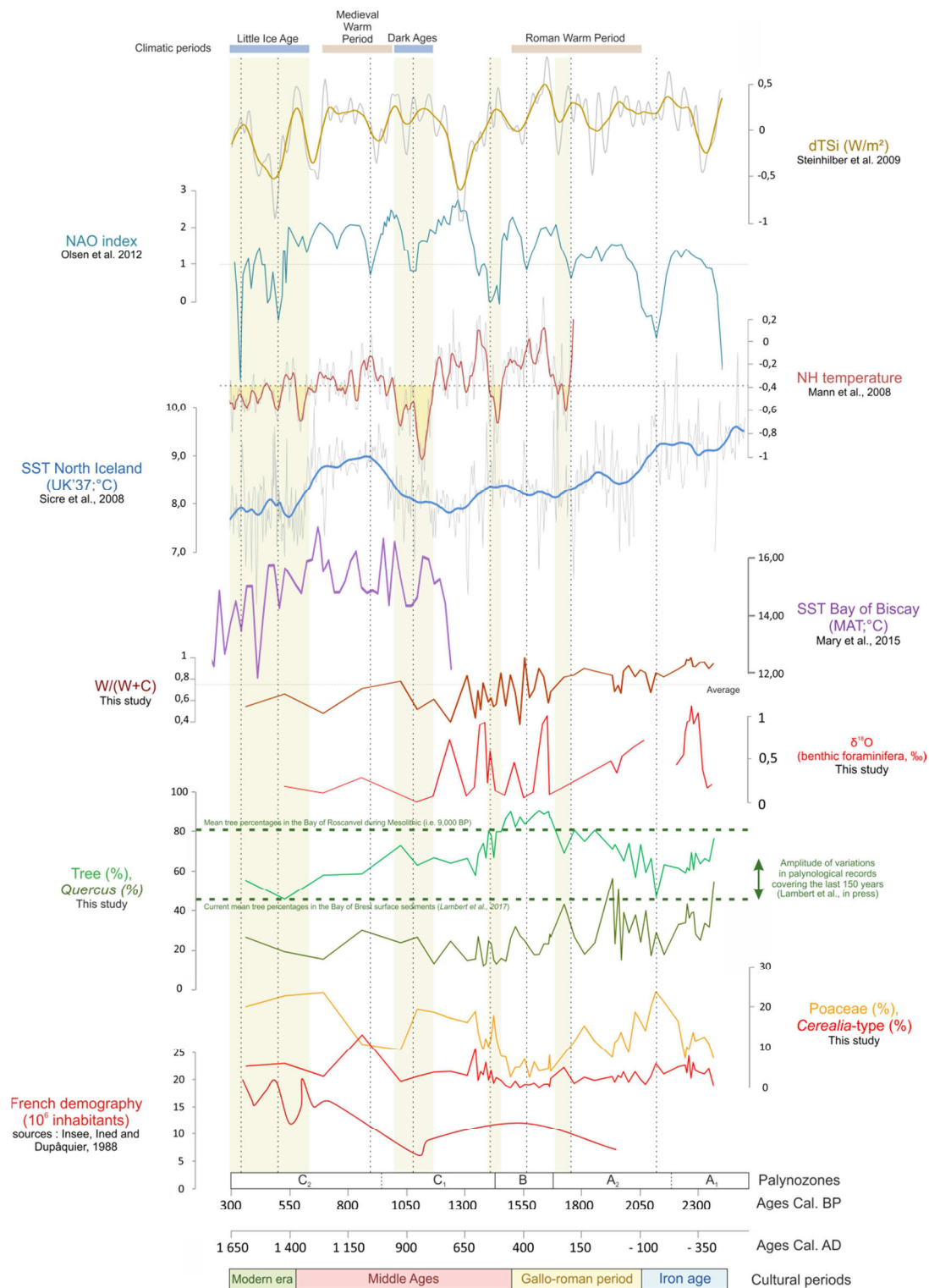


Figure VI.7: Diagram depicted in ages across the last 2,400 years BP, grouping i) data from literature : solar irradiance (dTSi) by Steinhilber et al. (2009), NAO index by Olsen et al. (2012), Northern Hemisphere temperatures by Mann et al. (2008), North of Iceland SST by Sicre et al. (2008), and southern Bay of Biscay SST by Mary et al. (2015), ii) palynological data from cores G and KS-02 (percentages of trees, *Quercus*, *Poaceae*, and *Cerealia*, Warm/Cold dinocyst ratio, iii) $\delta^{18}O$ on benthic foraminiferal species *Elphidium aculeatum*, and iv) reconstituted French demography from Insee, Ined data, Dupâquier, (1988). Cultural periods (Modern Era, Middle Ages, Gallo-Roman Period and Iron Age) have been reported, as well as the well-known climatic events (Little Ice Age, Medieval Warm Period, Dark Ages, Roman Warm Period). Green bands highlights NH temperature minimal values and dotted lines highlight NAO index minimal values.

VI.5.2. An unexpected agricultural waste during the Roman period

Across Western Europe, tree cover is drastically reduced in favour of the expansion of agricultural areas from 4,000 - 3,000 years BP (2,050 - 1,050 BC) to recent (*Gaillard et al., 2010; Trondman et al., 2015*; and for Brittany: *David, 2014; Fernane et al., 2014, 2015*). However, in our study, an unexpected increase of tree percentages by more than 30 % (Figures 4 and 7, palynozone B) is centered around 1,650 and 1,450 years BP (300 and 500 AD). This atypical increase in tree percentages results in a strong expansion of *Corylus*. Across this period, no large-scale climatic variations can account for this 30 % tree increase, which then reach percentages similar to those recorded in Bay of Brest and Bay of Douarnenez sediments during the Mesolithic (90 % during the Mesolithic *versus* 40-50 % today; *Lambert et al., 2017; cf. Chapter V*). This interval is also characterized by a sharp drop of Poaceae, ruderal plants and cereals (Figures 4 and 7, palynozone PL-B). Also, it is interesting to keep in mind that *Corylus* is often considered as a pioneer species in the vegetal reconquest succession after agricultural parcel abandonments (*Finsinger, 2004*). Interestingly, this period also corresponds to a strong development of *Alnus*, very close to the trend of *Corylus* percentages (Figure 8). Without calling into question its use as a fluvial discharge marker (*Lambert et al., 2017*), this increase could also testify to the abandonment of worked areas along rivers, permitting the riparian forest to expand again. This riparian reconquest could indeed be superimposed on fluvial dynamics and could thus amplify the trend of *Alnus* percentages in marine sediments. Anthropogenic pressure are indeed often exerted on wetlands and sharp decreases of *Alnus* percentages are here observed during strong Poaceae occurrences before and after the discussed arboreal reconquest. In any case, the climatic context of this 1,650-1,450 years BP (300 - 500 AD) peculiar interval corresponds to high northern hemisphere temperatures in a context of prevalent positive modes of the NAO index (Figure 7), as highlighted in our record by high percentages of *L. machaerophorum* and *Alnus*, as well as high pollen concentrations. This wetter climate may thus have amplified and facilitated the tree reconquest and/or contributed to enhanced *Corylus* percentages in sediments through higher fluvial discharges. The interval also corresponds to increasing percentages of the heterotrophic taxon *S. quanta* and heavier values of the $\delta^{13}\text{C}$ signal, suggesting a higher primary productivity driven by fluvial nutrient intakes (Figure VI.8). These observations are also consistent with the significant XRF-Fe peaks denoting large continental inputs.

In addition, while we observe a strong terrigenous detritical signal, very low trace metal concentrations are recorded (Figure VI.8). If the combined increase of XRF-Fe and trace metals measured on maërl carbonate can be used as an indirect proxy for increasing runoff and terrigenous inputs (*cf. preceding part of the discussion dealing with the Iron Age*), we may suggest that strong

increase of the XRF-Fe signal with low trace metal detection would indicate an absence or, at least, a decrease of the mining activity on Bay of Brest watersheds.

All these evidences could argue for decreasing mining and metallurgical activities in parallel with the decreasing agro-pastoral dynamics leading to a *Corylus* forest reconquest. This atypical vegetation pattern is not observed in other Brittany's palynological sequences located further East and South from our study sites (David, 2014; Fernane et al., 2015), but is however recognized in the Porsmilin pollen sequence, located just outside from the Bay of Brest (Fernane et al., 2014). This potential agricultural withdrawal could then reflect: i) a non-perennial human presence in North-western Brittany and an abandonment of occupied sites, ii) a societal crisis that occurred during the Gallo-Roman period and affected rural areas (i.e. division of territory) or iii) a local land impoverishment by their intensive use across the Iron Age. Such hypotheses have been proposed in Mayenne continental sites (i.e. further east) by Barbier et al. (2002). On the other hand, historians point to a collapse of the local agricultural system in the Roman Armorica at that time, along with the abandonment of about 75 % of *villae* by local populations and the associated withdrawal of cereal-cropping and related resumption of the tree vegetation (Galliou, 1991). Indeed, from the third century, incursions of maritime peoples on Brittany's coasts would have caused serious damages to the local economy by disorganizing its commercial networks, ruining the agriculture and salt industries (Galliou, 1991; Cassard, 1994; Cornette, 2008). It is interesting to notice on the other hand, towards the end of this period, some cropping resumption, initially very weak, which is accompanied by new taxa around 1,500 years BP (450 AD) (Table VI.1). Some Cannabaceae are indeed probably related to the hemp cultivation (i.e. for making fabrics and ropes; Barber, 1991; Ferdière and Roche-Bernard, 1993, or oil for food or artisanal use; Marival, 1994). The hemp cultivation is indeed attested since the end of the Iron Age in France (e.g. Cyprien et al., 2001 for the Armorican Massif) but is only detected in our study from around 1,500 years BP (450 AD). The local implementation of buckwheat cultivation is also noticed by the weak presence of *Fagopyrum* (Table VI.1; palynozone C).

VI.5.3. Increasing human impacts on the landscape

The relay in the phytoplankton communities between *S. bentorii* and cysts of *P. dalei* at around 1,450 years BP (500 AD) (Figure VI.8) marks a gradual decrease in SSTs following the end of the Gallo-roman Period and the entrance into the "Medieval Dark Ages" (Figure VI.8). Then, from 1,100 years BP onwards (850 AD), relatively low percentages of *L. machaerophorum*, *Alnus*, and low XRF Fe values, are noticeable in parallel with a marked long-term decline of the NAO index (Figure

VI.7). This indicates the establishment of dryer conditions and the related reduction of fluvial discharges and continental runoff in the second part of the Middle Ages as also discussed by various authors across Western Europe (e.g. *Brochier et al.*, 2007 in Alpine lakes).

From 1,400 years BP (550 AD), the development of ruderal and cultivated species (e.g. *Cerealia*, *Rumex*, *Plantago lanceolata*, *Asterioideae*), as well as of the flora cortège (e.g. *Rosaceae*, *Ranunculaceae*) and weeds (e.g. *Urticaceae*) (Figure VI.4 and Table VI.1), is particularly obvious in parallel with a major tree collapse (Figure VI.7). This is especially noticeable around 1,000 years BP (~ 1,000 AD) during the Medieval Warm Period (MWP; *Le Roy Ladurie*, 1967), period following the Dark Ages and well recognized through warmer northern hemisphere temperatures and North Atlantic SSTs, as well as high values of the W/C dinocyst ratio and decreasing percentages of cysts of *P. dalei* in favour of *S. bentonii* in the Bay of Brest (Figure VI.8). Numerous palaeoenvironmental studies also evidenced the medieval opening of natural landscape (e.g. *Salrach*, 1988; *Andrieu-Ponel et al.*, 2000; *Ruffaldi et al.*, 2004; *Gauthier and Richard*, 2008; *Joly et al.*, 2008; *Etienne et al.*, 2010; *Bouchette et al.*, 2011; and for the Armorican Massif : *Marguerie*, 1992). This period thus appeared favourable for the huge development of agricultural practices. Also, French historians discuss an increase of agricultural yields, forest clearing, and a major urban development due to the technical and agricultural advances accompanying the MWP (*Durand*, 2000; *Le Roy Ladurie*, 2010). Thus, agricultural surpluses make it possible to better feed an ever-growing population (Figure VI.7). Historians speak of “medieval processes of environmental socialization” (*Durand*, 2000), in order to define the intensification of the soil possession leading to transformation or even disappearance of some natural formations.

Also, a marked increase of *Fagus* (Figure VI.4, palynozone PL-C₁) is evidenced despite the water deficit previously highlighted. *Davite and Moreno* (1996) and *Lowe et al.* (1994) explain this, in the Alps, by the use of wooded land for forages, giving rise to sparse meadows and small groups of *Fagus* treated and regularly summered. A system of “syncopated crops” (i.e. identification of an uncomplete internal territorial organization) seems to be set up on the Bay of Brest watersheds. Numerous other examples have been described, as itinerant cultivation systems found in the Apennines by *Davite and Moreno* (1996). Thus, the strong development of *Fagus* and *Poaceae* in our record (Figure VI.4, palynozone PL-C₁) excludes the hypothesis of over-grazing and massive deforestation. *Davite and Moreno* (1996) rather discuss the establishment of a “wooded meadow system” (i.e. pastured woods) where production of hays and folders for livestock particularly relies on regular breeding and maintenance of *Fagus*.

Core KS-22bis covers the MWP (1,200 to 770 years BP; Figure VI.6) at a very high resolution. With this core, we record dryer climate conditions around 1000-900 years BP (950-1,050 AD) (i.e. decreasing Ti/Ca ratio, *Alnus*, *L. machaerophorum* and pollen concentrations, along with an increase of the coastal species *S. bentorii*; Figure VI.6, palynozone KS-B), similarly to the climate context we discussed before south of Plougastel. Furthermore, the limit of 1,000 years BP (950 AD) is a marked turning point in human-based landscape changes with decreasing trees and increasing of cereal cultivation (cf. Figures VI.4 palynozone PL-C₂ and Figure VI.6 palynozone KS-B). With core KS-22bis, we can also identify the resumption of trace metal detection and therefore of mining activities, despite dryer conditions reducing continental runoff (Figure VI.6, palynozone KS-B). In this core from the Aulne outlet, the occurrence of *Castanea* can be noted while this species was absent from the other study cores. This allochthonous tree species was introduced and implanted during the Gallo-Roman period for the chestnut consumption, such as *Juglans* observed during palynozone B (Table VI.1). Core KS- 22bis also allows discussing the Little Ice Age from around 800 years BP (1,150 AD), marked by an increase of *Corylus* and pollen concentrations (Figure VI.6, palynozone KS-B). A slight increase of *Alnus*, Ti/Ca ratio is also noticed at the very end of the sequence. This would indicate increased moisture, certainly favourable for *Corylus* development or pollination, while the temperature decrease is observed through increasing percentages of cysts of *P. dalei* and *S. lazus* (Figure VI.6, palynozone KS-B).

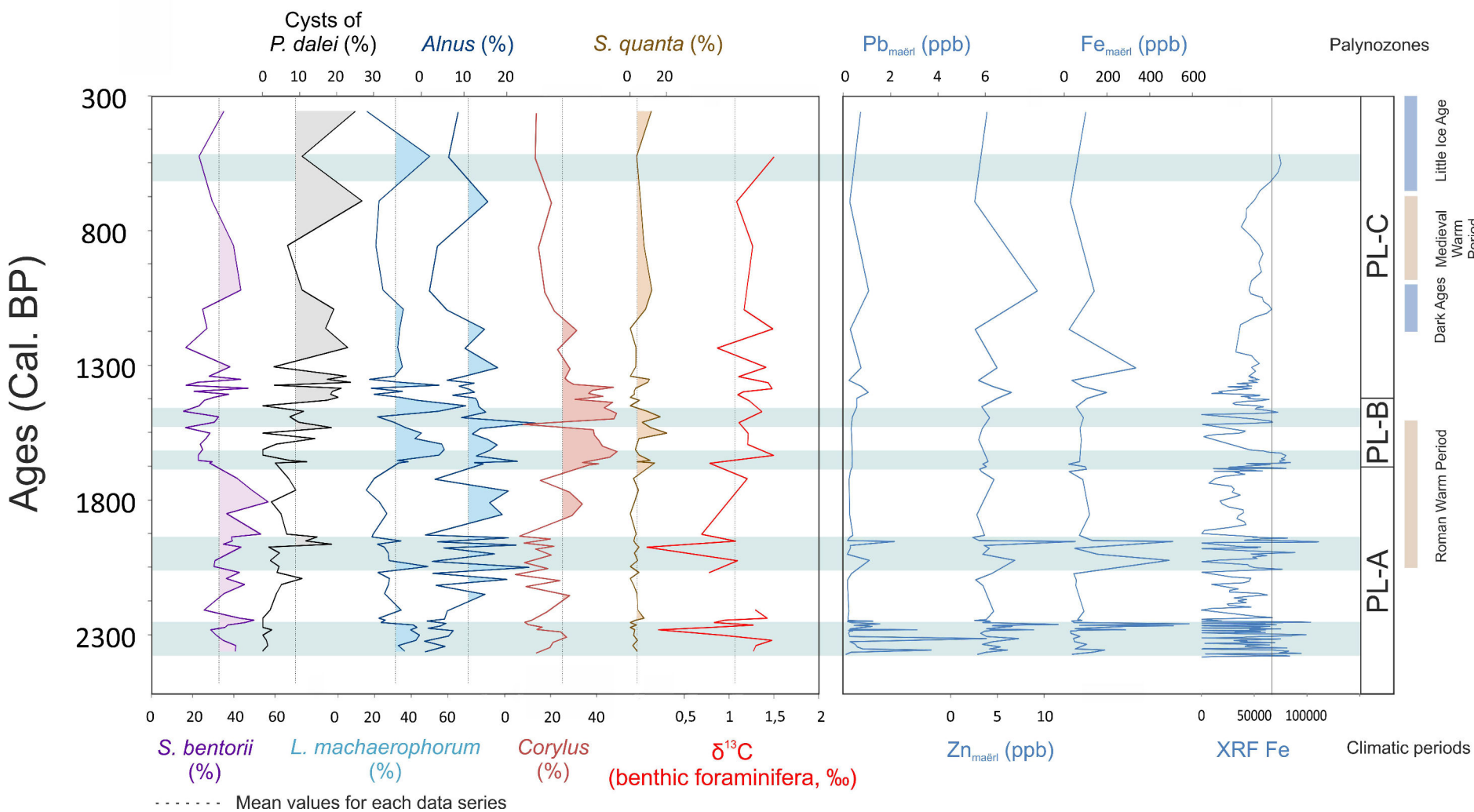


Figure VI.8: Diagram depicted in ages, grouping together i) palynological data (percentages of dinocyst taxa *S. bentorii*, cysts of *P. dalei*, *S. quanta* and *L. machaerophorum*, as well as percentages of pollen taxa *Alnus*, *Corylus*), and ii) geochemical data ($\delta^{13}C$ on benthic foraminiferal species *Elphidium aculeatum*, trace metal concentrations expressed in ppb and measured on maërl carbonates (Pb, Zn, Fe), as well as the XRF-Fe ratio). Palynozones and climatic events have also been reported.

VI.6. Conclusion

This multiproxy study carried out over the last 2,400 years BP in the Bay of Brest allowed us to characterize the evolution of the vegetation cover and the environmental conditions linked to the natural climate variability and human activities on anthropized watersheds. The gradual decline of forest cover and the diversification of herbaceous taxa are linked to the gradual landscape opening through human activities (i.e. deforestation, agricultural land expansions). More specifically, in our study, the end of the Iron Age corresponds to rather open landscapes with a marked agricultural presence in Bay of Brest watersheds. Between 1,650 and 1,450 years BP (300 and 500 AD), an unexpected agricultural decline is obvious, as highlighted by the drastic decline of *Cerealia* percentages and the resumption of tree taxa. This atypical interval, may be related to the many agricultural land abandonments resulting from the crises that affected local populations under the pressure of invaders. The Middle Ages (and especially the Medieval Warm Period; from around 1,000 BP) corresponds to a drastic forest withdrawal in favor of the agricultural land flourishing and the herbaceous plant diversification, also synchronous with the large population growth. We finally also suggest a small-scale climate variability overlapping the general trend, due to increasing precipitation and thus of fluvial discharges proxies, also recorded through higher concentrations of trace metals in maërl carbonates. This study highlights the difficulty of deciphering the anthropogenic and natural forcing involved in coastal environmental changes over the last 2,400 years BP but highlights an increasingly obvious human influence on its natural environment, especially from the Middle Ages.

Postambule du chapitre 6

L'étude multiproxies menée sur les derniers 2 400 ans BP en Rade de Best au Sud de la presqu'île de Plougastel, nous a permis de caractériser l'évolution du couvert végétal et des conditions paléohydrologiques en lien avec la variabilité naturelle du climat et les activités humaines sur des bassins versants. Ainsi, le déclin progressif du couvert forestier et la diversification des taxons herbacés ont été mis en lien avec l'ouverture graduelle des paysages sous l'action des activités humaines (i.e. déforestation, expansion des terres agricoles). Dans le détail, l'Age du Fer en Bretagne correspond à des paysages plutôt ouverts avec une présence agricole marquée dans les bassins versants de Rade de Brest. Cette présence humaine décroît entre 1 650 et 1 450 ans BP avec une déprise agricole inattendue, et marquée dans nos enregistrements par la diminution de *Cerealia* et l'augmentation de *Corylus*, un taxon pionnier dans la reconquête végétale arboréenne. Ceci pourrait être lié à de nombreux abandons de terres agricoles à cette période, résultant des crises qui ont traversé la société et les populations locales sous la pression des envahisseurs (*Cassard, 1996 ; Cornette, 2008*). Cette signature arboréenne atypique a également été mise en évidence dans une séquence pollinique de marais maritime prélevée au niveau de la sortie de la Rade de Brest (*Fernane et al., 2014*). Enfin, le Moyen-Âge (et surtout l'Optimum Climatique Médiéval, i.e. vers 1 000 BP) est caractérisé par un important retrait de la forêt en faveur des terres agricoles (hausse importante des taxons cultivés et des plantes rudérales liées aux activités anthropiques), parallèlement à la forte croissance démographique. De plus, les métaux traces détectés dans les carbonates des brins de maërl mettent en évidence la présence d'activités minières et métallurgiques dans les bassins versants. Cependant, nous suggérons que les pics importants de concentrations en métaux ne sont pas liées à des regains d'activités mais sont davantage liés à des variabilités naturelles en termes de régimes de précipitations, comme le suggère la co-occurrence de ces pics avec des proxies de paléo-décharges fluviales (*Alnus, L. machaerophorum*). Cette étude, tout en détectant une influence humaine de plus en plus marquée sur son milieu naturel, met en évidence la difficulté de déconvoluer les forçages anthropiques et climatiques impliqués dans les changements environnementaux côtiers.

Au Sud de Plougastel, la forte densité des brins de maërl présents dans les sédiments holocènes offre la possibilité d'obtenir des signatures isotopiques (notamment $\delta^{18}\text{O}$) très haute résolution sur les carbonates de cette algue corallinacée. Il est ainsi possible de tester, de manière inédite, la potentialité analytique du maërl en Rade de Brest en tant que paléothermomètre, tel qu'il avait été entrepris en 2003-2004 par L. Chauvaud dans le cadre d'un stage de Master 1 sur la signature isotopique des brins de maërl de la carotte « G ». Dans la première annexe de ce manuscrit, nous nous proposons de présenter quelques perspectives de recherche sur ces algues en termes de calibration des signatures géochimiques et interprétations de signaux isotopiques sur les derniers 2 400 ans BP.

Synthèse Holocène régionale

Dans le cadre de cette synthèse, une série palynologique composite sur les derniers 9 000 ans, basée sur les concentrations, la diversité, et une sélection de taxons de pollen et dinokystes (Figure S.1), a été construite à partir des carottes sédimentaires disposant de modèles d'âges présentés dans le manuscrit (i.e. carottes VC-08, KS-24, A, G, KS-02 et I-09), en parallèle des données XRF Ti/Ca disponibles pour certains des enregistrements sédimentaires. Ainsi, cette Figure permet de replacer les données régionales obtenues (i.e. Rade de Brest et ses bassins versants, mais aussi Baie de Douarnenez) selon un regard élargi à la variabilité climatique de l'Hémisphère Nord, depuis ses tendances long-terme (cf. températures groenlandaises, insolation estivale à 65°N ou anomalie globale de température ; Figure S.1) jusqu'à la variabilité climatique haute-fréquence (cf. activité solaire, événements de Bond ou températures océaniques de surface ; Figure S.1). De plus, afin d'intégrer les données régionales proches, ont été ajoutées les reconstructions récentes de la transgression holocène sur le pourtour ouest breton (*Goslin et al., 2015*) et les régimes NAO dominants tels qu'indirectement déduits des assemblages de foraminifères benthiques dans le Golfe de Gascogne (*Mojtahid et al., 2013*). Par ailleurs, la Figure S.2 de cette synthèse met en parallèle des données extraites de ce travail de thèse avec des données palynologiques issues de travaux antérieurs sur des sites côtiers régionaux (*Fernane et al., 2014, 2015*) ou en cours sur la plateforme armoricaine (Grande Vasière : *Naughton et al., 2007 ; Penaud et al., en préparation*), permettant ainsi de discerner les variations à valeur locale de celles délivrant un message plus régional pour reconstruire les paléoenvironnements holocènes.

Du fait de l'histoire compartimentée, progressive et complexe du remplissage sédimentaire de la Rade de Brest, les différentes carottes étudiées dans le cadre de cette thèse ne permettent malheureusement pas de recouvrir en intégralité les 10 000 dernières années et certaines périodes ne seront ainsi pas renseignées (i.e. 8 500 – 6 700 BP ; 5 400 – 2 500 BP ; 300 – 100 BP ; Figure S.1). Il est à noter que le plus gros hiatus de notre série composite est centré autour de 4 000 – 3 000 BP et correspond également à une lacune de dépôts sédimentaires observée sur de nombreux secteurs peu profonds du littoral finistérien (*Fernane et al., 2014 ; van Vliet et al., 2014a ; Goslin et al., 2015 ; Gregoire et al., 2017*). Le niveau marin se stabilisant en Rade de Brest autour de 3 000 BP (*Gregoire et al., 2017*), cette période correspond également à la fin de la mise en place du cortège transgressif (*Gregoire et al., 2017*), l'espace disponible de remplissage sédimentaire se trouvant réduit. Ainsi, *Gregoire et al. (2015)* explique ce hiatus en Rade de Brest par le long rééquilibrage de la dynamique sédimentaire faisant suite à la stabilisation de la remontée du niveau marin et à l'atteinte de la surface d'inondation maximum. De plus, il a été suggéré que : i) la détérioration des conditions climatiques sur cet intervalle de temps (augmentation de la récurrence et de l'intensité des tempêtes : *Van Vliet et al., 2014a ; Stephan et al., 2015*) pourrait avoir contribué à une érosion

intense des dépôts sédimentaires dans les secteurs les plus ouverts, particulièrement exposés aux houles océaniques, et ii) le contexte de haut niveau marin post-3 000 BP aurait également, en parallèle, pu contribuer à une diminution de la sédimentation fluviale en raison de la remontée du coin salé dans les estuaires (*Stephan et al., 2015*).

Malgré les lacunes, des tendances long-terme se dessinent, à l'instar de la diminution progressive des taxons thermophiles *Ulmus* et *Tilia* de la base au sommet de la série composite. Cette observation est à mettre en lien avec la baisse continue de l'insolation estivale à 65°N depuis le début de l'Holocène (*Berger et Loutre, 1991* ; Figure S.1) entraînant la diminution consécutive des températures globales (*Marcott et al., 2013* ; Figure S.1). Le retrait progressif de ces taxons polliniques, et plus particulièrement d'*Ulmus*, est largement observé dans divers enregistrements régionaux du Massif Armoricaïn (*David, 2014*) et du littoral breton (*Fernane et al., 2015* ; Figure 2), permettant ainsi à *Morzadec-Kerfourne (1974)* d'utiliser leur déclin comme marqueur biostratigraphique de la fin de la période plus chaude Atlantique en Bretagne (i.e. 5 000 ans BP). Le retrait d'*Ulmus* et *Tilia* s'inscrit aussi dans la diminution plus générale des autres taxons arborés dont l'infléchissement le plus important en Bretagne Sud se situe aux alentours de 3 500 BP (Figure S.2), déclin toutefois masqué par une lacune dans notre série composite (Figure S.1). Cette baisse progressive de la strate arborée correspond à une ouverture des paysages en lien avec les activités humaines (i.e. déforestation, apparition et intensification des activités agricoles) et, par conséquent, à une augmentation et diversification des herbacées.

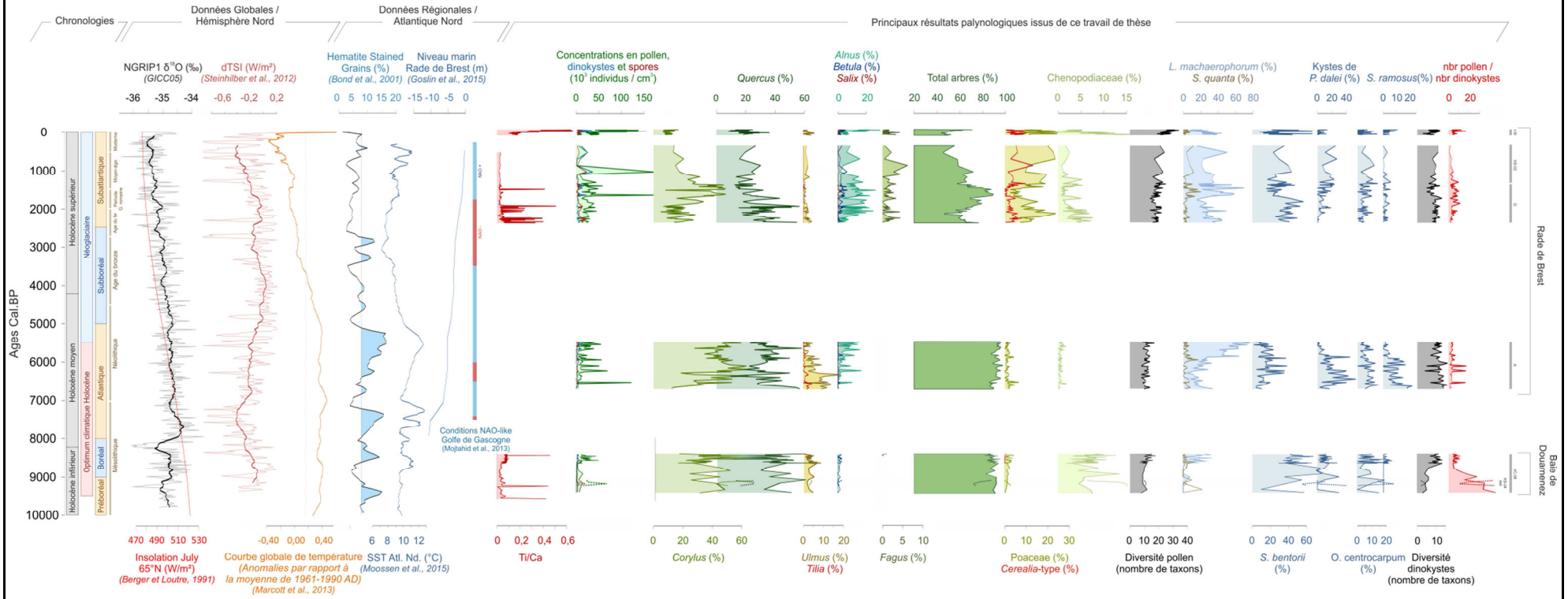


Figure S 1: Diagramme en âge sur l'Holocène présentant i) des reconstitutions paléoclimatiques globales publiées (la courbe isotopique groenlandaise de référence NGRIP1 ($\delta^{18}O$ des glaces ; GICC05), la variation de l'insolation à 65°N (Berger et Loutre, 1991), l'irradiance solaire (dTSI ; Steinhilber et al., 2012), la courbe globale de température (Marcott et al., 2013)), ii) des données paléoclimatiques pour l'Atlantique Nord (le taux de grains détritiques dans les sédiments (HSG ; Bond et al., 2001), les températures de surface (SST ; Moossen et al., 2015), l'évolution du niveau marin en Rade de Brest (Goslin et al., 2015) et les conditions NAO-like reconstituées par Mojtahid et al. (2015) dans le Golfe de Gascogne), iii) les données issues des comptages palynologiques menés au cours de ce travail de thèse sur 6 carottes sédimentaires (i.e. I-09, KS-02, G, A, KS-24, VC08), présentées sous la forme d'une séquence composite (les concentrations en pollen, dinokystes et spores, et pour les pollen : les pourcentages de *Corylus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Alnus*, *Betula*, *Salix*, *Fagus*, des arbres dans leur totalité, des poacées, de *Cerealia* et la richesse spécifique pollinique. Pour les dinokystes, sont présentés les pourcentages de *L. machaerophorum*, *S. quanta*, *S. bentorii*, kystes de *P. dalei*, *O. centrocarpum*, *S. ramosus*, la richesse spécifique des dinokystes et le rapport du nombre de pollen sur le nombre de dinokystes comptés par niveaux), auxquels est ajouté le rapport XRF Ti/Ca.

- **9 400 – 8 400 BP**

Dans le détail, au niveau de la base de la série composite (i.e. entre 9 400 et 8 400 ans BP), constituée par les carottes VC-08 (Baie de Douarnenez) et KS-24 (Rade de Brest ; en pointillée, Figure S.1), nous observons dans les deux sites d'étude de très fortes valeurs du ratio « pollen/dinokystes » dénotant la très faible proportion de dinokystes présents par rapport aux forts intrants polliniques. Il est également à noter une très faible diversité au sein de la communauté des dinokystes qui se trouvent alors dans des conditions environnementales peu favorables à leur développement (i.e. bas niveau marin, -10 à 15 m ; Figure S.1). Cette période de l'Holocène inférieur est en effet marquée par une forte remontée du niveau marin qui ne ralentira à la pointe bretonne que vers 6 000 ans BP (*Goslin et al., 2015*), impactant les environnements et entraînant ainsi l'envasement progressif des vallées fluviales qui se trouvaient en érosion durant la dernière période glaciaire. Nos séquences polliniques couvrant cette période enregistrent justement l'influence océanique grandissante et le recul des zones de marais maritimes (i.e. diminution marquée des plantes halophiles comme les Chénopodiacées). De plus, cette période est marquée par l'entrée dans un « évènement de Bond » (*Bond et al., 2001*), dénommé aussi RCC (pour « Rapid Climate Change » ; *Mayewski et al., 2004*). Initialement repérés par le taux de grains détritiques dans les enregistrements sédimentaires de l'Atlantique Nord (i.e. « Hematite Stained Grains », *Figure 1*), les RCC sont dus à des facteurs cumulés de variations d'irradiance solaire (dTSi) et de configurations hydrographiques dans l'Atlantique Nord, correspondant souvent à un renforcement des westerlies et une humidité accrue en Europe du Nord-Ouest (*Bradbury et al., 1993 ; Mayewski et al., 2004*). Ces évènements caractéristiques de la variabilité climatique millénaire de la zone Atlantique Nord, avec des répercussions pouvant s'enregistrer bien au-delà de ce seul périmètre jusqu'aux ceintures tropicales (*Mayewski et al., 2004*), sont également détectés dans nos enregistrements palynologiques. Ainsi, le RCC 9 000 – 8 000 BP s'exprime sur le littoral breton à partir de 8 600 BP par l'augmentation conséquente des indices d'apports continentaux (e.g. *Alnus*, dinokyste *Lingulodinium machaerophorum* ; Figure S.1) témoignant d'un ruissellement accru faisant suite à une hausse généralisée de l'humidité.

On peut enfin remarquer une assez forte dissimilarité dans la représentativité de certains groupes de taxons en fonction de la zone étudiée. Les arbres sont par exemple nettement moins représentés en Rade de Brest (KS-24, 9200-9000 B.P.) qu'en Baie de Douarnenez (VC-08) à la même période. Cette différence peut s'expliquer par le fait que le site de prélèvement de la carotte VC-08 draine un bassin versant plus large que celui de la carotte KS-24, cette dernière correspondant à des dépôts d'estrans (slikke et schorre) avec une signature beaucoup plus locale, comme en atteste la très forte proportion de chénopodiacées, plantes majoritairement halophiles des environnements de marais

maritimes en Bretagne (Figure S.1). En revanche, il est intéressant de constater que, malgré la faible proportion d'arbres, *Corylus* présente des pourcentages relativement élevés (52 %) dans l'enregistrement palynologique de la carotte KS-24. Dans ce contexte post-glaciaire du début de l'Holocène, nos enregistrements renseignent ainsi la fin de la période de recolonisation des milieux naturels par la végétation tempérée (i.e. stade forestier). Il est en effet estimé que la chênaie mixte atteint progressivement le Nord-Ouest de l'Europe autour de 9 000 ans BP à partir des « zones refuges » méditerranéennes (Brewer et al., 2012). Le noisetier étant prépondérant sur les autres taxons pionniers du stade forestier dans le Massif Armoricaire durant l'épisode de reconquête végétale du début de l'Holocène (David, 2014), il est encore à ce moment-là plus présent que le chêne dans l'environnement immédiat du site de prélèvement de la carotte KS-24 en Baie de Roscanvel. L'autre différence majeure observée entre la Rade de Brest et la Baie de Douarnenez est la présence très anticipée de pollen de céréales en Baie de Douarnenez uniquement, qui pourrait signer la pratique d'une agriculture précoce à la fin du Mésolithique en certains endroits très circonscrits des bassins versants de la Baie de Douarnenez (Figure S.1). Toutefois, ces données sont à manipuler avec précaution tant elles remettent en question le modèle de néolithisation de l'ouest de la France couramment admis sur la base du mobilier lithique retrouvé sur les sites archéologiques et grâce aux études carpologiques qui prévoit l'arrivée de l'agriculture Néolithique autour de 7 000 ans BP en Bretagne (Marchand, 2003 ; Dreano et al., 2007). Ces résultats s'avèrent en revanche cohérents avec certaines études issues de sondages polliniques sur les côtes bretonnes qui soulignent également la présence précoce de pollen de céréales (i.e. entre 9 200 et 7 800 ans BP sur le site de Locmariaquer dans le Morbihan; Visset et al., 1996). Ces points sont discutés dans le Chapitre V.

- **6 700 – 5 400 BP**

La période 6 700 - 5 400 BP est documentée par la carotte A prélevée en Baie de Roscanvel, dans la partie occidentale de la Rade de Brest. Cette période est toujours marquée par une forte présence des arbres dans le paysage et une faible influence de l'Homme qui explique la faible proportion d'indices polliniques d'anthropisation. Si une première « agriculture » Mésolithique a pu exister, elle reste ténue et n'est toujours pas visible en Rade de Brest au début du Néolithique. Il est à noter qu'elle n'est pas non plus détectée dans le sondage de Porsmilin (Fernane et al., 2014) alors que quelques grains datés de 6 000 ans BP environ ont été identifiés, plus au sud, à Guidel (Fernane et al., 2015 ; Figure S.2). L'apparition de certains taxons de la forêt riparienne comme *Alnus*, également observés à la même période dans l'ensemble du massif armoricaire par David (2014), s'inscrit dans la continuité de la succession végétale régionale de reconquête post-glaciaire. De la

même manière, cette période qui correspond à l'entrée dans le RCC 6 000 – 5 000 BP (*Mayewski et al., 2004*) est marquée par la forte augmentation des indices de décharges fluviales et de ruissellements continentaux (i.e. *Alnus*, *Lingulodinium machaerophorum*, le dinokyste hétérotrophe *Selenopemphix quanta*) qui témoignent d'une hausse globale de l'humidité également marquée par la reprise de *Corylus* qui trouve un environnement un peu plus favorable à son développement (Figure S.1). A la même période, l'enregistrement de Porsmilin est aussi marqué par l'augmentation du taxon hydrophile *Salix* (*Fernane et al., 2014*), de même que la carotte prélevée dans la Grande Vasière, qui enregistre la signature d'un climat plus régional, est marquée simultanément à ce qui est observé en Rade de Brest, par une augmentation importante des indices d'influence fluviale (i.e. *Alnus* et *Lingulodinium machaerophorum* ; Figure S.2).

- **2 500 ans BP - actuel**

Les 2 500 dernières années sont documentées par 3 séquences ici représentées par les carottes G et KS-02. Bien que couvrant le même intervalle, la KS-22bis, n'est pas présentée ici par manque de modèle d'âge robuste (cf. Chapitres VI). Les assemblages palynologiques des carottes G et KS-02, toutes deux prélevées en Rade de Brest, au Sud de la presqu'île de Plougastel, constituent une série composite renseignant les périodes historiques bien connues de l'Europe de l'Ouest (i.e. Âge du Fer, Période Gallo-Romaine, Moyen-Âge, Période Moderne). Dans le contexte plutôt chaud et humide de la Période Gallo-Romaine et du Moyen-Âge (i.e. courbes climatiques globales ; Figure S.1), l'influence de l'homme est fortement marquée sur les bassins versants. Les arbres se trouvent en effet en début de séquence quasiment à leur niveau actuel (i.e. 45 % dans les sédiments de surface de la Rade de Brest, *Lambert et al., 2017*), tandis que le groupe des herbacées est bien représenté et diversifié dénotant d'une ouverture assez conséquente du paysage. Les taux des indices polliniques d'anthropisation (i.e. taxons cultivés, rudérales, cortège floristique), et particulièrement les pourcentages élevés de pollen de céréales, témoignent d'une pratique agricole existante sur les bassins versants de la Rade de Brest, et particulièrement dans le bassin versant de l'Aulne ici plus spécifiquement renseigné par les carottes de cette étude (Figure S.1). Si cette forte diminution du couvert arboré en conséquence de l'action de l'homme est observée uniformément dans différents sites régionaux (Figure S.2), une reprise inattendue de ce couvert végétal est observée dans nos enregistrements entre 1 800 et 1 400 BP, qui pourrait être interprétée comme une déprise agricole à l'époque gallo-romaine. Ceci est cohérent avec la forte diminution des poacées et, plus particulièrement, des céréales (Figure S.1). De plus, il est intéressant de constater que l'augmentation des arbres est surtout dessinée par les pourcentages de *Corylus*, une espèce d'arbuste fréquemment

retrouvée lors de la recolonisation des terrains en cours de reboisement. Cette « déprise » n'est pas renseignée dans les séquences polliniques au Sud de la Bretagne (Guidel et Grande Vasière) et on assiste au contraire à un creusement de la courbe des arbres et une augmentation des céréales qui attestent de la forte intensification de l'influence humaine à cette période. Toutefois, cette tendance a également été mise en évidence dans la séquence pollinique de Porsmilin, à la sortie de Rade de Brest (initialement datée entre 1800 et 1653 B.P., *Fernane et al., 2014*). Certains historiens font également état d'un effondrement du système agricole local en Armorique romaine et de l'abandon de nombreuses fermes et terres agricoles par les populations depuis le 3^{ème} siècle suite aux premières incursions des peuples maritimes sur les côtes bretonnes (*Galliou, 1991*). Les dommages subis par le système agricole local entraînant le retrait des cultures céréalière et un reprise de la végétation arborée (*Galliou, 1991, 1994*), sont mis en lumière dans nos séquences polliniques de la Rade de Brest (Figure S.1). Parallèlement, la sylvigénèse se termine avec l'apparition de *Fagus*, comme cela est également observé dans le reste du Massif Armoricain (*David, 2014*) et sur le littoral breton (*Fernane et al., 2014, 2015* ; Figure S.2). Le hêtre fait en effet partie des dernières espèces à apparaître au sein de la succession de reconquête, le couvert végétal ayant atteint son plus haut degré de maturation (i.e. « phase de maturité du stade forestier »). Les périodes climatiques bien connues de la période historique sont documentées dans nos enregistrements et discutées dans le Chapitre VI. Les spectres polliniques de cette étude mettent en avant l'ouverture de plus en plus marquée du paysage et l'établissement pérenne du système prairial consécutivement aux déboisements massifs de l'an mil et au fort développement de l'agropastoralisme mis en évidence par l'augmentation des céréales, des poacées et des plantes rudérales (Figure S.1). L'Optimum Climatique Médiéval est marqué par une diminution des décharges fluviales et une douceur climatique accrue ayant contribué au fort développement de l'agriculture (plus particulièrement à partir de 950 BP (1 000 AD) dans nos enregistrements, Figure S.1) et à l'importante croissance démographique qui en découle. Le petit âge glaciaire (environ 1 300 – 1 850 BP) est quant à lui marqué par une augmentation de l'humidité (*Alnus, Salix*) et la diminution continue de la couverture arboréenne qui signe l'influence humaine de plus en plus marquée sur les bassins versants.

Enfin, le sommet de la séquence est documenté par la carotte I_09 qui couvre les 150 dernières années avec des pourcentages qui correspondent à l'enregistrement de la couverture végétale actuelle dans les sédiments de surface de la Rade de Brest (*Lambert et al., 2017*) c'est-à-dire des pourcentages d'arbres relativement bas (environ 45 %) et d'herbacées élevés. Les grains de pollen issus des cultures sont également présents (bien que sous-représentés par rapport aux surfaces cultivées sur les bassins versants, *Lambert et al., 2017*, Chapitre III). Concernant les dinokystes, les changements observés dans la structuration des communautés phytoplanctoniques sont à mettre en

lien avec l'accroissement de la pression anthropique dans les estuaires bretons (cf. Chapitre IV). Le bassin de Daoulas, où est prélevée la carotte I_09, étant impacté par les rejets agricoles et la prolifération des efflorescences algales toxiques (*Klouch et al., 2016a*), cette signature particulière est également fortement marquée dans notre séquence (cf. Chapitre IV).

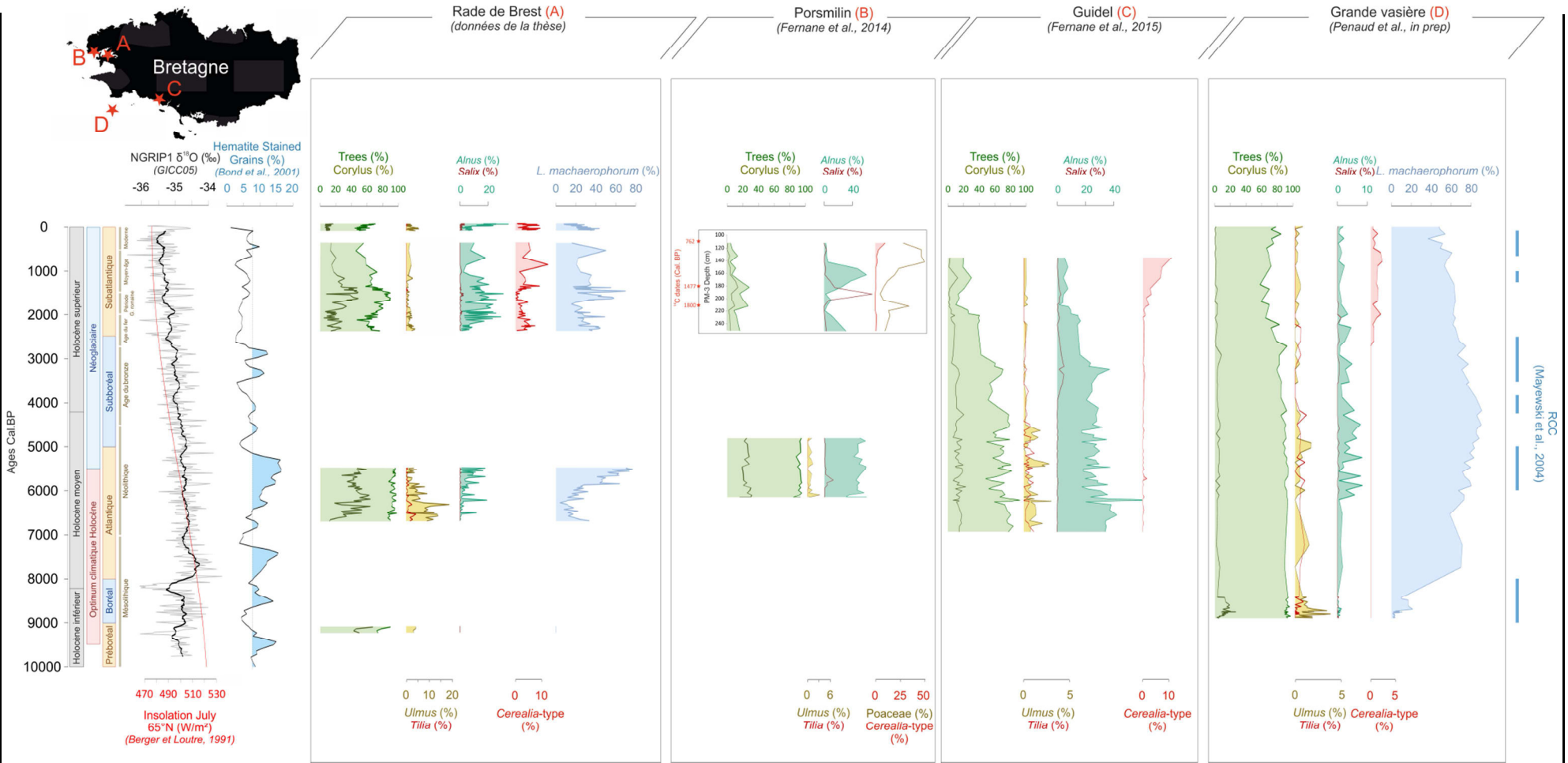


Figure S 2: Diagramme en âge sur l'Holocène présentant i) des reconstructions paléoclimatiques globales publiées (la courbe isotopique groenlandaise de référence NGRIP1 ($\delta^{18}O$ des glaces ; GICC05), la variation de l'insolation à 65°N (Berger et Loutre, 1991), le taux de grains détritiques dans les sédiments (HSG ; Bond et al., 2001)) et ii) une synthèse présentant une sélection de données palynologiques (i.e. pourcentages d'arbres, de *Quercus*, *Corylus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Alnus*, *Salix*, *Cerealia*, *L. machaerophorum*), issues de travaux publiés ou en cours sur des séquences sédimentaires régionales localisées sur la carte en haut à gauche (i.e. (A) en Rade de Brest (ce travail de thèse), (B) à Porsmilin (Fernane et al., 2014), (C) à Guidel (Fernane et al., 2015) et (D) dans la Grande Vasière (Penaud et al., in prep.)). Pour la séquence de Porsmilin, la partie supérieure est présentée en profondeur et les dates ^{14}C sont figurées par des étoiles rouges.

Conclusion générale et Perspectives

Rappel de la problématique et Synthèse des principaux résultats

Ce travail de doctorat avait pour objectif de comprendre les mécanismes et les réponses régionales de la variabilité climatique Holocène en ciblant plus spécifiquement la Rade de Brest, et la Baie de Douarnenez. Dans les environnements côtiers, la vulnérabilité des sociétés humaines face aux aléas climatiques est particulièrement élevée et les pressions anthropiques s'exerçant sur les écosystèmes sont de plus en plus fortes. Ainsi, il s'agissait de discuter la part respective des forçages naturels de ceux liés aux activités humaines dans les différents signaux paléoenvironnementaux holocènes reconstruits.

Pour cela, nous disposons de plusieurs séquences sédimentaires prélevées en Rade de Brest (5 carottes) et en Baie de Douarnenez (1 carotte) renseignant différentes périodes au cours des derniers 10 000 ans, et sur lesquelles ont été conduites des études multiproxies principalement basées sur des analyses palynologiques (pollen et kystes de dinoflagellés), permettant de discuter en parallèle des signaux continentaux et marins et ainsi de mieux comprendre les mécanismes de forçages. Les études polliniques permettent de caractériser l'évolution des paysages terrestres tandis que les dinokystes, dénombrés à partir des mêmes lames palynologiques que les grains de pollen et spores, permettent de qualifier les variations paléohydrologiques de surface. De plus, dans le but d'affiner la compréhension de l'enregistrement des palynomorphes dans les sédiments marins de la Rade de Brest, des échantillons de surface (31) délivrant un message palynologique actuel ont été analysés en préambule de l'étude paléoenvironnementale Holocène.

Cette thèse a mis en évidence la robustesse des études palynologiques pour l'étude des variations paléoenvironnementales à l'échelle régionale en milieu côtier, et a démontré la pertinence de l'outil pour mettre en évidence l'imbrication des influences humaines et naturelles. Ce travail apporte ainsi une contribution régionale à l'étude de la variabilité environnementale Holocène en Bretagne fournissant des enregistrements palynologiques haute résolution à l'échelle du siècle (résolution de 1 à 4 ans) ou de plusieurs milliers d'années (résolution moyenne de 30 ans).

Les points forts issus de ces travaux et associés aux quatre articles discutés dans le manuscrit sont les suivants :

1. En préambule des études paléoenvironnementales holocènes, l'analyse des mousses continentales et des sédiments récents prélevés en top de carottes d'interface en Rade de Brest a permis de discuter la signature palynologique moderne en Rade de Brest:

- **Distorsion entre les pourcentages polliniques dans les sédiments récents et le couvert végétal sur les bassins versants.** Ainsi, une surestimation des taxons arboréens dans les sédiments marins est observée, les grains de pollen d'arbres représentant plus de 45 % des spectres polliniques. A l'inverse, les plantes herbacées sont nettement sous-estimées et particulièrement les céréales qui correspondent à 1 % des spectres polliniques tandis que les zones cultivées couvrent 75 % du territoire. Ceci incite à la prudence quant à la discussion de l'évolution quantitative passée des activités agro-pastorales sur la base des indices polliniques d'anthropisation.
- **Processus hydrodynamiques influençant la distribution spécifique des palynomorphes modernes en Rade de Brest.** Grâce à l'élaboration de cartes de distribution des pourcentages pour différents grains de pollen dans les sédiments récents de Rade de Brest, il a par exemple été mis en évidence que les plus forts pourcentages d'*Alnus* étaient situés au débouché des principales rivières, laissant présager que ce taxon pourrait représenter un proxy de paléodécharges fluviales dans les reconstructions paléoenvironnementales menées sur les sédiments de Rade de Brest.

2. L'étude très haute résolution menée sur les derniers 150 ans au sein d'un estuaire fortement anthropisé de la Rade de Brest (i.e. estuaire de Daoulas), a permis, en croisant un ensemble de données palynologiques, sédimentologiques, paléogénétiques, géochimiques avec des données issues de mesures instrumentales, de discuter les changements paléoécologiques récents dans un contexte de pression anthropique croissante et variable selon l'usage des sols dans les bassins versants depuis 1870 AD :

- **Augmentation du ruissellement continental depuis 1945.** Cette augmentation est à mettre en lien avec les différentes politiques agricoles d'après-guerre, et particulièrement le remembrement des terres cultivées qui, en réduisant le linéaire bocager, a favorisé

l'augmentation du ruissellement. Ce ruissellement serait d'autant plus accru qu'il correspond également à une hausse des précipitations.

- **Augmentation des indices d'eutrophisation depuis 1980.** Nous avons mis en évidence des changements significatifs (grands relais spécifiques) dans la structuration des communautés phytoplanctoniques en lien notamment avec les flux croissants d'engrais vers le milieu marin, ces flux de nitrates et phosphates essentiellement étant accentués par l'augmentation du lessivage des sols cultivés tel qu'évoqué précédemment. Ce seuil correspond également à la prolifération de blooms algaires toxiques détectés et quantifiés par des analyses paléogénétiques. Par ailleurs, différents marqueurs de pollution tels que les tests de foraminifères benthiques déformés témoignent de cette pression humaine croissante sur les estuaires bretons.

- **Forte connexion entre les températures de surfaces dans l'Atlantique Nord (i.e. indice AMO) et les variations des pourcentages des taxons arboréens.** Compte tenu de la très haute résolution des analyses, et parallèlement à l'influence humaine croissante, il a en effet été démontré que les taux de production pollinique des arbres sont fortement influencés par les températures atmosphériques, en lien avec la variabilité climatique observée en Atlantique Nord, impactant ainsi les variations de près de 15 % des taxons arboréens dans nos enregistrements.

3. Concernant les études menées sur les différentes séquences sédimentaires longues et visant la reconstitution de la variabilité environnementale Holocène à la lumière des études actuelles et subactuelles précédentes, une première étude constituée de trois carottes et couvrant l'Holocène inférieur à moyen (i.e. Mésolithique et Néolithique) en Rade de Brest et en Baie de Douarnenez a permis de :

- **Préciser l'histoire du remplissage sédimentaire et des changements environnementaux sous l'influence du relèvement eustatique post-glaciaire caractérisant les débuts de l'Holocène.** L'envolement progressif des deux baies a ainsi pu être mis en avant par l'influence océanique grandissante et le recul des environnements intertidaux comme les marais maritimes.

- **Caractériser la réponse de la Rade de Brest face à la variabilité climatique millénaire caractéristique de l'Atlantique Nord.** Les événements de Bond sont

localement caractérisés par une augmentation importante de l'humidité et des décharges fluviales ainsi que par une diminution des températures globales repérées dans nos enregistrements palynologiques par l'augmentation des indices de ruissellement continental et la diminution progressive des taxons thermophiles.

- **Enregistrer des traces d'agriculture précoce au Mésolithique terminal.** Ainsi, nous avons détecté la présence de quelques grains de pollen de céréales, environ 1 500 ans avant l'avènement de l'agriculture communément accepté sur la base du mobilier lithique et des études carpologiques. Ces résultats locaux, tout en étant cohérents avec d'autres études polliniques menées sur le littoral breton, doivent être interprétés avec prudence et pourraient être le résultat d'interactions entre des populations mésolithiques pré-agricoles et les populations pratiquant les premières cultures céréalières.

4. Suite à cette étude, trois autres carottes sédimentaires prélevées au Sud de Plougastel ainsi qu'au débouché de l'Aulne ont permis d'investiguer les 2 400 dernières années et ainsi de couvrir les périodes historiques soutenant l'influence grandissante des sociétés humaines sur les milieux naturels :

- **Influence marquée des populations de l'Âge du Fer sur les bassins versants de la Rade de Brest.** La diminution des taxons arboréens entre 2 400 et 2 100 BP témoigne d'une ouverture des paysages en lien avec les activités de déforestation et la hausse des taxons herbacés et cultivés. Des traces d'activités métallurgiques et minières ont également pu être détectées par des analyses sur les carbonates du maërl révélant des taux conséquents de métaux traces. Une augmentation des marqueurs fluviales indiquant une humidité croissante a également été notée.
- **Reconquête de la végétation arboréenne à la Période Gallo-Romaine (plus particulièrement entre 1 800 – 1 400 BP).** Durant cet intervalle, une diminution des céréales et des poacées signe une déprise agricole et un effondrement économique consécutif à l'abandon des parcelles cultivées par les populations locales et la pression constante sur les côtes par les peuples barbares dès le 3^{ème} siècle AD.
- **Forte reprise des indicateurs polliniques d'anthropisation au Moyen-Âge.** L'optimum climatique médiéval, centré autour de l'an mil, constitue par ailleurs un tournant considérable dans l'accroissement des pratiques agricoles sur les bassins versants

impliquant une forte chute des taxons arboréens et un regain des poacées (i.e. céréales, plantes rudérales, marqueurs polliniques d'agro-pastoralisme et cortège floristique).

5. Enfin, l'étude géochimique des signaux acquis sur le maërl fossile a été approfondie et ouvre des perspectives de recherche particulièrement encourageantes quant aux potentialités analytiques de cette algue en tant que traceur des paramètres physico-chimiques des eaux de surface pour les reconstructions paléoenvironnementales futures. Une étude de calibration approfondie doit cependant être menée pour préciser, par exemple, les modalités de fractionnement isotopique lors de la formation des carbonates.

Grâce à cette approche multi-sites et multi-proxies, l'histoire paléoenvironnementale holocène régionale a pu être reconstituée et la part respectives des forçages naturels et anthropiques estimée, à la fois sur le temps court (i.e. les 150 dernières années où la pression des activités humaines sur le milieu naturel est importante) et sur le temps long (i.e. à l'échelle de l'Holocène, avec l'imbrication des forçages climatiques millénaires et l'influence grandissante des sociétés humaines en lien avec l'accroissement de la déforestation et des pratiques agro-pastorales sur les bassins versants au cours des périodes historiques).

Perspectives

L'étude palynologique très haute résolution menée sur les séquences sédimentaires holocènes côtières en Rade de Brest et en Baie de Douarnenez a permis de discuter l'évolution paléo-environnementale régionale et l'influence conjointe des facteurs climatiques et anthropiques en milieu côtier. Cette étude a ciblé la Bretagne occidentale qui occupe une place privilégiée sur la façade Atlantique Nord, sous influence de la variabilité climatique naturelle récente et millénaire. Il est regrettable que les fenêtres très haute résolution ouvertes par les séquences d'étude sur l'Holocène ne constituent pas une séquence composite complète des derniers 10 000 ans. Ceci est en partie dû à la discontinuité du remplissage sédimentaire de la Rade de Brest où chaque palier transgressif correspond à l'envasement de nouvelles terrasses fluviales. L'étude en cours sur une séquence marine de la Grande Vasière (au Sud de la pointe de Penmarc'h ; Figure S.2) permettra de discuter en parallèle les changements paléoécologiques continentaux et marins des derniers 7 000 ans liés aux changements climatiques et océaniques mais à une échelle macro-régionale (Nord du Golfe de Gascogne). Sur ces séquences holocènes continues prélevées en milieu marin franc, les fonctions de transfert pollen et dinokystes pourront fournir des estimations quantitatives des paramètres climatiques et paléohydrologiques.

L'un des objectifs principaux de cette thèse était la discrimination des facteurs anthropiques et naturels influençant les changements paléoenvironnementaux côtiers. Ces travaux entrent pleinement dans le thème 4 (« Dynamiques d'implantations humaines et paléoenvironnements ») de la ZABRI (i.e. Zone Atelier Brest Iroise ; Coord. Yvan Pailler de l'INRAP et Aurélie Penaud). Dans le cadre de la Zabri, cette thèse alimentera des travaux et réflexions futures menées entre autres sur les paléoenvironnements insulaires de l'archipel de Molène et recoupant des études paléoenvironnementales (thèse en cours Jean-François Cudennec, LEMAR-GEOMER : « Les amas coquilliers anthropiques le long des côtes ouest-européennes, sources de connaissances paléoenvironnementales et ethno-archéologiques pour l'holocène moyen et récent ») et archéologiques (thèse en cours Aneta Gorczynska, LGO-GEOMER-INRAP : « Les vestiges archéologiques côtiers : témoins des changements environnementaux holocènes et indicateurs des activités humaines dans l'ouest de la France ») afin d'affiner la compréhension de la relation homme-milieu à l'échelle de l'Holocène. Il est à noter également deux projets de recherche, en cours, inter-axes Labex-Mer : PEPITE (« Paléo-Écologie et Paléo-environnement du maërl en Bretagne à l'holocène », porté par A. Ehrhold, IFREMER) et COCODILE (« Human Coastal Communities and Environmental Changes During last millennia in Insular Contexts », porté par P. Stéphan, GEOMER), qui s'inscrivent dans la

poursuite des reconstructions paléoenvironnementales holocènes en Rade de Brest, et sollicitent les acteurs du thème 4 de la ZabrI pour la compréhension de l'évolution du socio-écosystème côtier de rade sur le temps long et par une approche interdisciplinaire.

Lorsque les études paléoenvironnementales s'attachent justement à discuter la dynamique des peuplements humains et les modalités d'occupation des territoires au cours du temps, et particulièrement au cours de l'Holocène, les notions d'apparition, disparition, et d'évolution des pratiques agro-pastorales sont souvent discutées grâce la détection dans les spectres polliniques, des premières occurrences des taxons cultivés (et particulièrement de *Cerealia*) associés aux plantes rudérales et à une bio-diversification des herbacées dans un contexte paysager dit « ouvert ». Dans notre cas, des grains de pollen de céréales, détectés en Baie de Douarnenez vers 8 600 BP, décalent d'environ 1 500 ans dans le passé l'attestation des premières pratiques agricoles en Finistère. Bien que cette découverte soit corroborée par d'autres études palynologiques menées en Bretagne et en Loire Atlantique, il serait intéressant de vérifier cette observation par d'autres analyses palynologiques menées dans des séquences prélevées en périphérie et dans la Baie de Douarnenez, afin de confirmer la présence d'une agriculture précoce probablement anecdotique sur le territoire à cette époque. Des sondages dans des marais maritimes littoraux pourraient ainsi être envisagés pour confirmer ou infirmer la présence de céréales au Mésolithique final et circonscrire au mieux l'espace dans lequel ces pratiques agricoles marginales se sont manifestées. Ces études paléoécologiques pourraient coupler des inventaires de données Mésolithique et de nouvelles prospections archéologiques dans les bassins versants. Parallèlement, une investigation régionale des poacées littorales sauvages et cultivées actuelles pourrait s'avérer nécessaire afin de mieux discriminer des facteurs discriminants d'identification au microscope dans la mesure où des poacées littorales pourraient perturber le signal de *Cerealia*, faussant les interprétations menées sur les premières traces d'agriculture.

Concernant les analyses menées sur le maërl fossile en Rade de Brest, les différents tests géochimiques ont permis d'entrevoir le potentiel encourageant de cette algue coralinacée comme traceur paléoenvironnemental (paléotempérature, métaux traces). La Bretagne possède parmi les plus importants bancs de maërl au monde et constitue donc une zone clé pour la conduite de telles études encore prospectives. En particulier, le banc de maërl situé au sud de l'archipel des Glénans, connaît un empilement continu d'une épaisseur de 16 m représentant environ 6 000 ans d'enregistrement. La poursuite des études paléoenvironnementales basées sur l'isotopie des carbonates de l'algue requiert des connaissances plus approfondies sur le fractionnement isotopique du maërl. Une étude complète de calibration de ce proxy en mésocosmes pendant plusieurs mois et sous différents paramètres (e.g.

Température, Salinité, pH) permettraient de préciser les modalités de croissance du maërl et le lien entre signature géochimique et paramètres paléohydrologiques.

Concernant les études paléoenvironnementales très haute résolution menées sur le temps court, l'approche conduite sur les derniers 150 ans dans l'estuaire de Daoulas a permis, en croisant les analyses palynologiques, micropaléontologiques, paléogénétiques et les données instrumentales, de caractériser précisément les facteurs forçants dans les changements environnementaux observés, dans les milieux littoraux sous l'influence croissante des activités anthropiques. Il serait intéressant de compléter cette approche dans l'estuaire de l'Elorn où une carotte à d'ores et déjà été analysée d'un point de vue paléo-génétique par l'équipe DYNECO-Pelagos (IFREMER) à très haute résolution, mais également dans d'autres estuaires où une eutrophisation croissante est observée, afin de voir si les mêmes causes produisent les mêmes effets (dynamiques polliniques et relais des dinokystes).

Enfin, toujours dans une perspective de calibration de l'outil palynologique, et dans la continuité des travaux menés sur les carottes d'interface et les mousses continentales, il serait intéressant de suivre la production pollinique de la végétation bordant la Rade de Brest en lien avec les variations climatiques. En effet si les productions polliniques varient de l'ordre de 15 à 20 % sur les taxons arboréens dans les enregistrements en Rade de Brest, quelles sont les variations observées à partir de la pluie pollinique ? Quelle est la part respective des taxons arboréens principaux (*Quercus* et *Corylus* dans nos régions) ? Les espèces moins représentées sont-elles également mises à contribution ? Ce projet de « monitoring pollen » passe par la mise en place de pièges à pollen sur le pourtour de la rade, avec des relevés annuels et mensuels permettant de suivre les variations de la pluie pollinique locale, à l'échelle des saisons et inter-annuelle, en lien avec les variations climatiques à météorologiques enregistrées par les stations régionales. Ciblant plus particulièrement les événements météo-marins (tempêtes, périodes plus ou moins longues et intenses de précipitations) sur la production pollinique, trois collecteurs seront bientôt installés (janvier 2018), deux en Presqu'île de Crozon (à la pointe de Pen Hir, à proximité des landes littorales et sous influence des vents d'Ouest et en Forêt de Landevennec) et un à l'IUEM.

Références bibliographiques

A

- Alley, R. B.**, Mayewski, P. A., Sowers, T., Stuiver, M., Taylor, K. C., & Clark, P. U. 1997. Holocene climatic instability: A prominent, widespread event 8200 yr ago. *Geology*, 25(6), 483-486.
- Alley, R. B.**, & Ágústsdóttir, A. M. 2005. The 8k event: cause and consequences of a major Holocene abrupt climate change. *Quaternary Science Reviews*, 24(10), 1123-1149.
- Alve, E.**, 1995. Benthic foraminiferal responses to estuarine pollution: a review. *J. Foraminifer. Res.* 25, 190–203.
- Andersen, J.H.**, Schlüter, L., Ærtebjerg, G., 2006. Coastal eutrophication: recent developments in definitions and implications for monitoring strategies. *Journal of Plankton Research*, 28(7), 621-628.
- Anderson, D. M.** 1980. Effects of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarensis* (Dinophyceae) hypnozygotes. *Journal of Phycology*, 16(2), 166-172.
- Andrews, J.T.**, Darby, D., Eberle, D., Jennings, A.E., Moros, M., & Ogilvie, A. 2009. A robust, multisite Holocene history of drift ice off northern Iceland: implications for North Atlantic climate. *The Holocene*, 19(1), 71-77.
- Andrieu-Ponel, V.**, Ponel, P., Bruneton, H., Leveau, P., & de Beaulieu, J. L. 2000. Palaeoenvironments and cultural landscapes of the last 2000 years reconstructed from pollen and Coleopteran records in the Lower Rhône Valley, southern France. *The Holocene*, 10(3), 341-355.
- Arias, P.** 1999. The origins of the Neolithic along the Atlantic coast of continental Europe: a survey. *Journal of world prehistory*, 13(4), 403-464.
- Augris, C.**, & Berthou, P. 1986. Etude d'un site d'exploitation de maerl au nord des îles de Glenan. Rapport interne, IFREMER.
- Augris, C.**, Érik, H., and Joël, R. 1988. Carte Des Sédiments Superficiels et Carte Géologique de La Baie de Douarnenez: Partie Septentrionale. Ifremer.
- Augris, C.** 2005. Atlas Thématique de L'environnement Marin de La Baie de Douarnenez (Finistère). Editions Quae.
- Aune-Lundberg, L.**, Strand, G.-H., 2010. CORINE Land Cover 2006 – The Norwegian CLC2006 Project. Report from Norwegian Forest Landscape Institute, 11, pp. 14.
- Aurousseau, P.**, Launay, J., Pouline, P., Squividant, H., 2009. Evolution de la qualité des eaux en nitrate en Bretagne, synthèse régionale au 30 Septembre 2007. Conseil Scientifique de l'environnement de Bretagne. 26 pp.
- Auvray, B.**, Charlot, R., & Vidal, P. 1980a. Données nouvelles sur le protérozoïque inférieur du domaine nord-armoricain (France): âge et signification. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 17(4), 532-538.
- Aylagas, E.**, Menchaca, I., Laza-Martinez, A., Seoane, S., Franco, J., 2014. Evaluation of marine phytoplankton toxicity by application of marine invertebrate bioassays. *Scientia Marina*, 78(2), 173-183.

B

- Bahr, A.**, Lamy, F., Arz, H., Kuhlmann, H., Wefer, G., 2005. Late glacial to Holocene climate and sedimentation history in the NW Black Sea. *Marine Geology*, 214(4), 309-322.
- Bakels, C.** 1999. Archaeobotanical investigations in the Aisne valley, northern France, from the Neolithic up to the early Middle Ages. *Vegetation History and Archaeobotany*, 8(1), 71-77.
- Ballèvre, M.**, Le Goff, E., & Hébert, R. 2001. The tectonothermal evolution of the Cadomian belt of northern Brittany, France: a Neoproterozoic volcanic arc. *Tectonophysics*, 331(1), 19-43.
- Ballèvre, M.**, Capdevila, R., Guerrot, C., & Peucat, J. J. 2002. Discovery of an alkaline orthogneiss in the eclogite-bearing Cellier Unit (Champtoceaux Complex, Armorican Massif): a new witness of the Ordovician rifting. *Comptes Rendus Geoscience*, 334(5), 303-311.
- Ballèvre, M.** 2008. Structure et évolution du Massif armoricain. *Géochronique*, 105, 29-31.
- Ballèvre, M.**, Bosse, V., Ducassou, C., Pitra, P., 2009. Palaeozoic history of the Armorican Massif: models for the tectonic evolution of the suture zones. *C.R. Geoscience*. 341, 174–201.
- Ballèvre, M.**, Bosse, V., Dabard, M.-P., Ducassou, C., Fourcade, S., Paquette, J.-L., Peucat, J.-J., and Pitra, P. 2013 *Histoire Géologique Du Massif Armoricain: Actualité de La Recherche*. *Bulletin de La Société Géologique et Minéralogique de Bretagne* 500: 5–96.
- Ballèvre, M.**, Catalán, J. R. M., López-Carmona, A., Pitra, P., Abati, J., Fernández, R.D., Ducassou, C., Arenas, R., Bosse, V., Castineiras, P., Fernandez-Suarez, J., Barreiro, J.G., Paquette, J.L., Peucat, J.J., Poujol, M., Ruffet, G., Sanchez Martinez, S. 2014. Correlation of the nappe stack in the Ibero-Armorican arc across the Bay of Biscay: a joint French–Spanish project. *Geological Society, London, Special Publications*, 405(1), 77-113.
- Barber, E. J. W.** 1991. The archaeolinguistics of hemp. *Prehistoric Textiles*, 36-38.
- Barber, D.C.**, Dyke, A., Hillaire-Marcel, C., Jennings, A.E., Andrews, J.T., Kerwin, M.W., Bilodeau, G., McNeely, R., Southon, J., Morehead, M.D., Gagnon, J.M. (1999). Forcing of the cold event of 8,200 years ago by catastrophic drainage of Laurentide lakes. *Nature*, 400(6742), 344-348.
- Barbier, D.**, and Visset, L. 1997. “Logné, a Peat Bog of European Ecological Interest in the Massif Armorican, Western France: Bog Development, Vegetation and Land-Use History.” *Vegetation History and Archaeobotany* 6, no. 2: 69–77.
- Barbier, D.**, Visset, L., & Burnouf, J. 2002. Une source pollinique et son exploitation. *Histoire & Sociétés Rurales*, 18(2), 137-158.
- Barnston, A.G.**, Livezey, R.E., 1987. Classification, seasonality and persistence of low-frequency atmospheric circulation patterns. *Mon. Weather Rev.* 115, 1083–1126.
- Barrier, N.**, Deshayes, J., Treguier, A. M., & Cassou, C. 2015. Heat budget in the North Atlantic subpolar gyre: impacts of atmospheric weather regimes on the 1995 warming event. *Progress in Oceanography*, 130, 75-90.
- Barrois, C. E.** 1887. *Aperçu de la constitution géologique de la rade de Brest*. 707 pp.
- Baudry, J.**, & Jouin, A. 2003. *De la haie aux bocages. Organisation, dynamique et gestion*. Editions Quae. 474 pp.

- Bauer, H.**, Bessin, P., Saint-Marc, P., Châteauneuf, J. J., Bourdillon, C., Wyns, R., & Guillocheau, F. 2016. The Cenozoic history of the Armorican Massif: New insights from the deep CDB1 borehole (Rennes Basin, France). *Comptes Rendus Geoscience*, 348(5), 387-397.
- Behre, K. E.** 1981. The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams. *Pollen et spores*, 23(2), 225-245.
- Belleguic, K.**, Conseil, C., Eveno, T., Lorge, S., Baraer, F. 2012. “Le Changement Climatique En Bretagne.” Météo France.
- Berger, A.**, & Loutre, M. F. 1991. Insolation values for the climate of the last 10 million years. *Quaternary Science Reviews*, 10(4), 297-317.
- Berger, A.**, Loutre, M. F., & Gallée, H. 1998. Sensitivity of the LLN climate model to the astronomical and CO₂ forcings over the last 200 ky. *Climate Dynamics*, 14(9), 615-629.
- Berger, A.** 2001. The role of CO₂, sea-level and vegetation during the Milankovitch-forced glacial-interglacial cycles. *Geosphere-Biosphere Interactions and Climate*, 119-146.
- Berger, J. F.**, & Guilaine, J. 2009. The 8200calBP abrupt environmental change and the Neolithic transition: A Mediterranean perspective. *Quaternary international*, 200(1), 31-49.
- Bersch, M.**, Yashayev, I., and Koltermann, K.P. 2007. “Recent Changes of the Thermohaline Circulation in the Subpolar North Atlantic.” *Ocean Dynamics* 57, no. 3 : 223–235.
- Bertrand, L.** 1921. *Les Anciennes mers de la France et leurs dépôts* (Vol. 1). Ed. Flammarion.
- Besancenot, J.-P.**, Thibaudon, M., 2012. Changement climatique et pollinisation. *Rev. Mal. Respir.* 29, 1238–1253.
- Beug, H.-J.**, 1961. *Leitfaden der pollenbestimmung*. Fisch. Stuttg. 1, 63.
- Beug, H.J.**, 2004. *Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete*. Verlag Friedrich Pfeil, Munich, pp. 542.
- Birkett, D. A.**, Maggs, C., & Dring, M. J. 1998. Maerl: An Overview of Dynamics and Sensitivity Characteristics for Conservation Management of Marine SACs. UK Marine SACs Project.
- Birks, H.J.B.**, & Willis, K. J. 2008. Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecology & Diversity*, 1(2), 147-160.
- Blake, C.**, & Maggs, C. A. 2003. Comparative growth rates and internal banding periodicity of maerl species (Corallinales, Rhodophyta) from northern Europe. *Phycologia*, 42(6), 606-612.
- Blanchet, S.**, Kayser, O., Marchand G., and Yven E. 2006. “Le Mésolithique Moyen En Finistère: De Nouvelles Datations Pour Le Groupe de Bertheaume.” *Bulletin de La Société Préhistorique Française*, 507–517.
- Blanchet, S.**, Forré, P., Fromont, N., Hamon, C., & Hamon, G. 2010. Un habitat du Néolithique ancien à Betton «Pluvignon»(Ille-et-Vilaine). Présentation synthétique et premiers résultats. Premiers Néolithiques de l’Ouest. Cultures, réseaux, échanges des premières sociétés néolithiques à leur expansion. Presses Universitaires de France, Rennes, 15-40.
- Blanchet, S.**, Favrel, Q., Fily, M., Nicolas, C., Nicolas, T., Pailler, Y., Ripoché, J. in press. “Le Campaniforme et La Genèse de L’âge Du Bronze Ancien En Bretagne : Vers Une Nouvelle

Donne.” Actes du 28e Congrès Préhistorique de France, Amiens. Société préhistorique française, Paris.

Bond, G., Heinrich, H., Broecker, W., Labeyrie, L., McManus, J., Andrews, J., Huon, S., Jantschik, R., Clasen, S., Simet, C., Tedesco, K., Klas, M., Bonani, G., Ivy-Ochs, S. 1992. Evidence for massive discharges of icebergs into the North Atlantic ocean during the last glacial period. *Nature*, 360(6401), 245-249.

Bond, G., Broecker, W., Johnsen, S., McManus, J., Labeyrie, L., Jouzel, J., & Bonani, G. 1993. Correlations between climate records from North Atlantic sediments and Greenland ice. *Nature*, 365(6442), 143-147.

Bond, G.C., & Lotti, R. 1995. Iceberg discharges into the North Atlantic on millennial time scales during the last glaciation. *Science-AAAS-Weekly Paper Edition*, 267(5200), 1005-1009.

Bond, G., Showers, W., Cheseby, M., Lotti, R., Almasi, P., Priore, P., Cullen, H., Hajdas, I., Bonani, G. 1997. “A Pervasive Millennial-Scale Cycle in North Atlantic Holocene and Glacial Climates.” *Science* 278, no. 5341: 1257–1266.

Bond, G., Kromer, B., Beer, J., Muscheler, R., Evans, M.N., Showers, W., Hoffmann, S., Lotti-Bond, R., Hajdas, I., and Bonani, G. 2001. “Persistent Solar Influence on North Atlantic Climate during the Holocene.” *Science* 294, no. 5549: 2130–2136.

Bonnet, S., Guillocheau, F., Brun, J.-P., Van Den Driessche, J., 2000. Large-scale relief development related to Quaternary tectonic uplift of a Proterozoic-Paleozoic basement: The Armorican Massif, NW France. *Journal of Quaternary Research* 105, B8, 19273-19288.

Born, A., & Mignot, J. 2012. Dynamics of decadal variability in the Atlantic subpolar gyre: a stochastically forced oscillator. *Climate dynamics*, 39(1-2), 461-474.

Bosence, D. W. 1979. Live and dead faunas from coralline algal gravels, Co. Galway. *Palaeontology*, 22(2), 449-478.

Bouchette, A., Rösch, M., & Jalut, G. 2011. Paysages, productions et collectes végétales en Limousin (Massif central occidental) de la Tène finale à la fin du Moyen Âge (100 BC-1 400AD). *ArchéoSciences*, (1), 65-92.

Boujot, C., Cassen, S., Audren, C., Anderson, P., Marchand, G., Gouezin, P. 1998. “Prélude À L’étude Des Tertres Funéraires Néolithiques d’Armorique-Sud, Note Sur Le Monument de Lannec Er Gadouer (Erdeven, Morbihan).” In *Le Néolithique Du Centre-Ouest de La France, Actes Du XXIeme Colloque Interrégional Sur Le Néolithique*, Poitiers, 149–167.

Boyd, W.E., 1986. Vegetation history at Linwood Moss, Renfrewshire, Central Scotland. *J. Biogeogr.* 207–223.

Bradbury, J.P., Dean, W.E., and Anderson, R.Y. 1993. “Holocene Climatic and Limnologic History of the North-Central United States as Recorded in the Varved Sediments of Elk Lake, Minnesota: A Synthesis.” *Geological Society of America Special Papers* 276: 309–328.

Bradshaw, R.H., 1981. Modern pollen-representation factors for woods in south-east England. *J. Ecol.* 45–70.

Bramanti, B., Thomas, M. G., Haak, W., Unterländer, M., Jores, P., Tambets, K., ... & Lueth, F. 2009. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe’s first farmers. *science*, 326(5949), 137-140.

Brand, U., Azmy, K., Bitner, M. A., Logan, A., Zuschin, M., Came, R., & Ruggiero, E. 2013. Oxygen isotopes and MgCO₃ in brachiopod calcite and a new paleotemperature equation. *Chemical Geology*, 359, 23-31.

Bravo, I., & Figueroa, R. I. 2014. Towards an ecological understanding of dinoflagellate cyst functions. *Microorganisms*, 2(1), 11-32.

Brewer, S., Cheddadi, R., De Beaulieu, J. L., & Reille, M. 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management*, 156(1), 27-48.

Briard, J. 1991. La protohistoire de Bretagne et d'Armorique (Vol. 3). Ed. Jean-Paul Gisserot. 112 pp.

Brochier, J.L., Borel, J.L., & Druart, J.C. 2007. Les variations paléoenvironnementales de 1000 avant à 1000 après JC et la question des «optima» climatiques de l'Antiquité tardive et du Moyen Âge sur le piémont des Alpes du nord à Colletière, lac de Paladru, France. *Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 18(3), 253-270.

Broström, A., Nielsen, A.B., Gaillard, M.-J., Hjelle, K., Mazier, F., Binney, H., Bunting, J., Fyfe, R., Meltsov, V., Poska, A., 2008. Pollen productivity estimates of key European plant taxa for quantitative reconstruction of past vegetation: a review. *Veg. Hist. Archaeobotany* 17, 461–478.

Brown, A.G., Carpenter, R.G., Walling, D.E., 2007. Monitoring fluvial pollen transport, its relationship to catchment vegetation and implications for palaeoenvironmental studies. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 147, 60–76.

Brush, G.S., DeFries, R.S., 1981. Spatial distributions of pollen in surface sediments of the Potomac estuary. *Limnol. Oceanogr.* 26, 295–309.

Büntgen, U., Tegel, W., Nicolussi, K., McCormick, M., Frank, D., Trouet, V., Kaplan, J.O., Herzig, F., Heussner, K.U., Wanner, H., Luterbacher, J., Esper, J. 2011. 2500 years of European climate variability and human susceptibility. *Science*, 331(6017), 578-582.

Bunting, M.J., Tipping, R., & Downes, J. 2001. "Anthropogenic" Pollen Assemblages from a Bronze Age Cemetery at Linga Fiold, West Mainland, Orkney. *Journal of archaeological science*, 28(5), 487-500.

C

Cabioch, J. 1988. Morphogenesis and generic concepts in coralline algae—a reappraisal. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 42(3), 493.

Camoin, G. F., Seard, C., Deschamps, P., Webster, J. M., Abbey, E., Braga, J. C., Iryu, Y., Durand, N., Bard, E., Hamelin, B., Yokoyama, Y., Thomas, A.L., Henderson, G.M., Dussouillez, P. 2012. Reef response to sea-level and environmental changes during the last deglaciation: Integrated Ocean Drilling Program Expedition 310, Tahiti Sea Level. *Geology*, 40(7), 643-646.

Campbell, I.D., 1999. Quaternary pollen taphonomy: examples of differential redeposition and differential preservation. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 149, 245–256.

- Carcaud, N.**, Cyprien, A. L., & Visset, L. 2000. Marais et vallée de la Loire, mémoire des paysages depuis dix mille ans. Étude comparative des marais de Distré et Champocé et de la vallée de la Loire à Montjean-sur-Loire. *Archives d'Anjou*, 4, 187-215.
- Caroff, M.**, Bellon, H., Chauris, L., Carron, J. P., Chevrier, S., Gardinier, A., Cotten, J., Le Moan, Y., Neidhart, Y. 1995. Magmatisme fissural triasico-liasique dans l'ouest du Massif Armoricaire (France): pétrologie, géochimie, âge, et modalités de la mise en place. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 32(11), 1921-1936.
- Caseldine, C.J.**, 1981. Surface pollen studies across Bankhead Moss, Fife, Scotland. *J. Biogeogr.* 7–25.
- Cassard, J. C.** 1994. La Bretagne des premiers siècles (Vol. 9). Ed. Jean-Paul Gisserot. 119 pp.
- Cassard, J. C.** 1996. Sur le passé romain des anciens Bretons. *Kreiz (Etudes sur la Bretagne et les Pays celtiques)*, (5), 1-33.
- Cassard, J. C.** 2003. Les bretons de Nominoë. Presses Universitaires de Rennes. 352 pp.
- Cassen, S.** 1993. Le Néolithique le plus ancien de la façade atlantique de la France. *Munibe. Ciencias naturales*, 45, 119-131.
- Cassen, S.**, Boujot, C., & Vaquero, J. 2000. Eléments d'architecture. Exploration d'un tertre funéraire à Lannec er Gadouer (Erdeven, Morbihan). *Mémoire XIX*, Editions Chauvinoises (Chauvigny 2000).
- Cassen, S.**, Lescop, L., Grimaud, V., & Robin, G. 2014. Complementarity of acquisition techniques for the documentation of Neolithic engravings: lasergrammetric and photographic recording in Gavrinis passage tomb (Brittany, France). *Journal of Archaeological Science*, 45, 126-140.
- Cattaneo, A.**, & Steel, R. J. 2003. Transgressive deposits: a review of their variability. *Earth-Science Reviews*, 62(3), 187-228.
- Cayan, D.R.**, 1992. Latent and sensible heat flux anomalies over the northern oceans: The connection to monthly atmospheric circulation. *J. Clim.* 5, 354–369.
- Chadwick, N. K.** 1965. The colonization of Brittany from celtic Britain. Oxford University Press. 65 pp.
- Chantraine, J.**, Chauvel, J. J., Dupret, L., Gatinot, F., Icart, J. C., Le Corre, C., & Villey, M. 1982. Inventaire lithologique et structural du Briovérien (Protérozoïque supérieur) de la Bretagne centrale et du Bocage normand. *Bull. BRGM*, 1(1-2), 3-17.
- Chantraine, J.**, Egal, E., Thiéblemont, D., Le Goff, E., Guerrot, C., Ballèvre, M., & Guennoc, P. 2001. The Cadomian active margin (North Armorican Massif, France): a segment of the north Atlantic Panafrican belt. *Tectonophysics*, 331(1), 1-18.
- Chauris, L.**, Plusquellec, Y., (coord.) 1980. Carte Geol. France (1/50 000), feuille Brest (274). Ed. B.R.G.M., Orléans.
- Clarke, G. K.**, Leverington, D. W., Teller, J. T., & Dyke, A.S. 2004. Paleohydraulics of the last outburst flood from glacial Lake Agassiz and the 8200BP cold event. *Quaternary Science Reviews*, 23(3), 389-407.

Collins, M., Botzet, M., Carril, A.F., Drange, H., Jouzeau, A., Latif, M., Masina, S., Otteraa, O.H., Pohlmann, H., Sorteberg, A., others, 2006. Interannual to decadal climate predictability in the North Atlantic: a multimodel-ensemble study. *J. Clim.* 19, 1195–1203.

Comas-Bru, L., & McDermott, F. 2014. Impacts of the EA and SCA patterns on the European twentieth century NAO–winter climate relationship. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 140(679), 354-363.

Combourieu-Nebout, N., Paterne, M., Turon, J.L., Siani, G., 1998. A high-resolution record of the last deglaciation in the central Mediterranean Sea: palaeovegetation and palaeohydrological evolution. *QSR*, 17(4-5), 303-317.

Combourieu Nebout, N., Peyron, O., Dormoy, I., Desprat, S., Beaudouin, C., Kotthoff, U., & Marret, F. 2009. Rapid climatic variability in the west Mediterranean during the last 25 000 years from high resolution pollen data. *Climate of the Past*, 5(3), 503-521.

Conedera, M., Krebs, P., Tinner, W., Pradella, M., & Torriani, D. 2004. The cultivation of *Castanea sativa* in Europe, from its origin to its diffusion on a continental scale. *Vegetation History and Archaeobotany*, 13(3), 161-179.

Cornette, J. 2008. *Histoire de la Bretagne et des Bretons* (p. 1450). Ed. "Points Seuil". 718 pp.

Crowder, A.A., Cuddy, D.G., 1973. Pollen in a small river basin: Wilton Creek, Ontario. In: Birks, H.J.B., West, R.G. (Eds.), *Quaternary Plant Ecology*. Blackwell Oxford, pp. 61-78.

Cundill, P.R., 1991. Comparisons of moss polster and pollen trap data: a pilot study. *Grana* 30, 301-308.

Cyprien, A. L., Carcaud, N., & Visset, L. 2001. Etude paléoenvironnementale du Marais de Distré (Saumurois): géoarchéologie d'une zone humide depuis le Préboréal. *Quaternaire*, 12(1), 89-101.

D

Dabard, M. P., Loi, A., & Paris, F. 2007. Relationship between phosphogenesis and sequence architecture: Sequence stratigraphy and biostratigraphy in the Middle Ordovician of the Armorican Massif (NW France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 248(3), 339-356.

Dabard, M. P., Guillocheau, F., Loi, A., Paris, F., & Ballèvre, M. 2009. Evolution de la plate-forme paléozoïque centre-armoricaine de l'Ordovicien au Dévonien. 12ème Congrès Français de Sédimentologie, Rennes, 5-102.

Dabard, M. P., Loi, A., Paris, F., Ghienne, J. F., Pistis, M., & Vidal, M. 2015. Sea-level curve for the Middle to early Late Ordovician in the Armorican Massif (western France): Icehouse third-order glacio-eustatic cycles. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 436, 96-111.

Daire M.Y. (dir.), 1994. *Le sel gaulois. Bouilleurs de sel et ateliers de briquetages armoricains à l'Âge du Fer*. Ed. Les dossiers du Ce.R.A.A., St-Malo, 180 pp.

- Daire, M. Y.,** Langouët, L., & Bizien-Jaglin, C. 2008. Les pêcheries de Bretagne: archéologie et histoire des pêcheries d'estran. Centre régional d'archéologie d'Alet.
- Daire, M. Y.,** & Langouët, L. 2011. Dater les anciennes pêcheries par les niveaux marins approche méthodologique et perspectives géoarchéologiques: le Bas Léon, nord Finistère, Bretagne. *Norois. Environnement, aménagement, société*, (220), 69-93.
- Dale, B.** 1976. Cyst formation, sedimentation, and preservation: factors affecting dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheimsfjord, Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 22(1), 39-60.
- Dale, B.** 1983. *Dinoflagellate resting cysts: benthic plankton. Survival strategies of the algae.* Cambridge University Press.
- Dale, B.** 1996. Dinoflagellate cyst ecology: modeling and geological applications. *Palynology: principles and applications*, 1249-1275.
- Dale, B.,** Thorsen, T.A., Fjellsa, A., 1999. Dinoflagellate cysts as indicators of cultural eutrophication in the Oslofjord, Norway. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 48, 371–382.
- Dale, B.,** 2009. Eutrophication signals in the sedimentary record of dinoflagellate cysts in coastal waters. *J. Sea Res.* 61, 103–113.
- Dandonneau, Y.** 1973. Etude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire: 3. Facteurs dynamiques et variations spatiotemporelles. *Cahiers ORSTOM. Série Océanographie*, 11(4), 431-454.
- Dansgaard, W.,** Johnsen, S. J., Clausen, H. B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N. S., Hammer, C. U., Hvidberg, C.S., Steffensen, J.P., Sveinbjörnsdottir, A.E., Jouzel, J., & Bond, G. 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature*, 364(6434), 218-220.
- Darrenougue, N.,** De Deckker, P., Payri, C., Eggins, S., & Fallon, S. 2013. Growth and chronology of the rhodolith-forming, coralline red alga *Sporolithon durum*. *Marine Ecology Progress Series*, 474, 105-119.
- David, R.** 2014. Modélisation de la végétation holocène du Nord-Ouest de la France: reconstruction de la chronologie et de l'évolution du couvert végétal du Bassin parisien et du Massif armoricain. Thèse de doctorat. Université Rennes 1.
- Davis, B.A.,** Brewer, S., Stevenson, A.C., Guiot, J., 2003. The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. *Quat. Sci. Rev.* 22, 1701–1716.
- Davite, C.,** & Moreno, D. 1996. Des "Saltus" aux "Alpes" dans les Apennins du nord (Italie). Une hypothèse sur la phase du haut Moyen Age (560-680 ap. J.-C.) dans le diagramme pollinique du site de Prato Spilla.
- Debenay, J. P.,** Bicchi, E., Goubert, E., & Du Châtelet, E. A. 2006. Spatio-temporal distribution of benthic foraminifera in relation to estuarine dynamics (Vie estuary, Vendée, W France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67(1), 181-197.
- Defer, J.,** Suc, J.P. 2003. *L'outil palynologique.* Ed. apbg. 199 pp.
- de la Fouchardière, G.** 1968. Race et forme du Pin sylvestre. *Revue Forestière Française*, n°7-8.

- Delanoë, Y.** 1988. Les grands traits de la structure et de l'évolution géodynamique des dépôts tertiaires du plateau continental sud-armoricain d'après les enregistrements de réflexion sismique. *Géologie de la France*, 1, 79-90.
- Delassus, L., Magnanon, S.** 2014. Classification physionomique et phytosociologique des végétations de Basse-Normandie, Bretagne et Pays de la Loire. Ed. Conservatoire botanique national de Brest.
- Delaine, M., Armynot du Châtelet, E., Bout-Roumazeilles, V., Goubert, E., Le Cadre, V., Recourt, P., Trentesaux, A., Arthuis, R.** 2015. Multiproxy approach for Holocene paleoenvironmental reconstructions from microorganisms (testate amoebae and foraminifera) and sediment analyses: The infilling of the Loire Valley in Nantes (France). *The Holocene*, 25(3), 407-420.
- Delmas, R., Treguer, P.,** 1983. Evolution saisonnière des nutriments dans un écosystème eutrophe d'Europe occidentale (la rade de Brest). *Interactions marines et terrestres. Oceanol. Acta* 6, 345–356.
- Delworth, T.L., Mann, M.E.,** 2000. Observed and simulated multidecadal variability in the Northern Hemisphere. *Clim. Dyn.* 16, 661–676.
- DeMenocal, P.B., & Tierney, J. E.** 2012. Green Sahara: African humid periods paced by Earth's orbital changes. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 12.
- De Menocal, P. B.** 2015. Palaeoclimate: end of the African humid period. *Nature Geoscience*, 8(2), 86.
- Demoule, J. P. dir.** 2007. La révolution néolithique en France. Ed. La Découverte et Inrap, Paris. 180p.
- Denis, E., & Dabard, M. P.** 1988. Sandstone petrography and geochemistry of late Proterozoic sediments of the Armorican Massif (France)—a key to basin development during the Cadomian Orogeny. *Precambrian Research*, 42(1-2), 189-206.
- Denis, D., Dir. Chauvaud, L.** 2004. “Analyse des isotopes stables du carbone et de l’oxygène à basse fréquence chez lithothamnium corallioides et à haute fréquence chez *Pecten maximus*.”. Master 1 ; IUEM, UBO, Brest.
- Deser, C., Alexander, M. A., Xie, S. P., & Phillips, A. S.** 2010. Sea surface temperature variability: Patterns and mechanisms. *Annual review of marine science*, 2, 115-143.
- de Vernal, A., Henry, M., Bilodeau, G.,** 1999. Techniques de préparation et d'analyse en micropaléontologie. *Les Cahiers du GEOTOP* 3, 1-31.
- de Vernal, A., Hillaire-Marcel, C., Turon, J. L., & Matthiessen, J.** 2000. Reconstruction of sea-surface temperature, salinity, and sea-ice cover in the northern North Atlantic during the last glacial maximum based on dinocyst assemblages. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 37(5), 725-750.
- de Vernal, A., Hillaire-Marcel, C., Rochon, A., Fréchette, B., Henry, M., Solignac, S., & Bonnet, S.** 2013. Dinocyst-based reconstructions of sea ice cover concentration during the Holocene in the Arctic Ocean, the northern North Atlantic Ocean and its adjacent seas. *Quaternary Science Reviews*, 79, 111-121.

- Devillers, R., & De Vernal, A.** 2000. Distribution of dinoflagellate cysts in surface sediments of the northern North Atlantic in relation to nutrient content and productivity in surface waters. *Marine Geology*, 166(1), 103-124.
- Diaz, R.J., Rosenberg, R.,** 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *science* 321, 926–929.
- Dickson, R. R., & Brown, J.** 1994. The production of North Atlantic Deep Water: sources, rates, and pathways. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 99(C6), 12319-12341.
- Dodge, J. D., & Harland, R.** 1991. The distribution of planktonic dinoflagellates and their cysts in the eastern and northeastern Atlantic Ocean. *New Phytologist*, 118(4), 593-603.
- Doré, F.** 1969. Les formations cambriennes de Normandie. Thèse de doctorat. Université de Caen.
- Dréano Y., Giovannacci S., Dupont C., Gruet Y., Huguin R., Ihuel E., Leroy A., Marchand G., Pailler Y., Sparfel Y., Tresset A.** 2007 - Le patrimoine archéologique de l'île Béniguet (Le Conquet, Finistère) - Bilan des recherches 2000-2007, in *Quinze ans d'étude et de recherches sur la réserve de Béniguet*, Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France, nouvelle série, t. 29, n° 3, p. 161-172.
- Ducassou, C., Strullu-Derrien, C., Ballevre, M., Dabard, M. P., Gerrienne, P., Lardeux, H., & Robin, C.** 2009. Age and depositional environment of the Sainte-Anne Formation (Armorican Massif, France): the oldest (Emsian) evidence for mountain erosion in the Variscan belt. *Bulletin de la Société géologique de France*, 180(6), 529-544.
- Dubouloz, J.** 2003. Datation absolue du premier Néolithique du Bassin parisien: complément et relecture des données RRBP et VSG. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 671-689.
- Dupâquier, J.** 2008. La population et l'environnement. *Histoire de l'humanité: 1492-1789*, 5.
- Duplessy, J. C.** 1978. Isotope studies. *Climatic change*, 3, 47-67.
- Dupont, C.** 2003. Les coquillages alimentaires des dépôts et amas coquilliers du Mésolithique récent/final de la façade atlantique de la France. De la fouille à un modèle d'organisation logistique du territoire. *Préhistoires Méditerranéennes*, (12), 221-238.
- Dupont, C.** 2006. La malacofaune de sites mésolithiques et néolithiques de la façade atlantique de la France. Contribution à l'économie et à l'identité culturelle des groupes concernés, 273.
- Dupont, C., Tresset, A., Desse-Berset, N., Gruet, Y., Marchand, G., & Schulting, R.** 2009. Harvesting the seashores in the Late Mesolithic of Northwestern Europe: a view from Brittany. *Journal of World Prehistory*, 22(2), 93-111.
- Dupret, L., Dissler, E., Doré, F., Gresselin, F., & Le Gall, J.** 1990. Cadomian geodynamic evolution of the northeastern Armorican Massif (Normandy and Maine). *Geological Society, London, Special Publications*, 51(1), 115-131.
- Durand, A.** 2000. Les milieux naturels autour de l'an Mil: approches paléoenvironnementales méditerranéennes. (pp. 73-100). Presses universitaires du Mirail.
- Durand, J.** 1985. Le Grès Armoricaïn. *Sédimentologie-Traces fossiles. Milieux de dépôt*. Thèse de doctorat. Université Rennes 1.

Durand, S. 1960. Le Neogene de Bretagne. *Mitteilungen-Geologische Gesellschaft in Wien*, 52, 115.

E

Eden, C., & Jung, T. 2001. North Atlantic interdecadal variability: oceanic response to the North Atlantic Oscillation (1865–1997). *Journal of Climate*, 14(5), 676-691.

Eden, C., & Willebrand, J. 2001. Mechanism of interannual to decadal variability of the North Atlantic circulation. *Journal of Climate*, 14(10), 2266-2280.

Eisenhut, G., 1961. Untersuchungen über die Morphologie und Ökologie der Pollenkörner heimischer und fremdländischer Waldbäume. *Forstwissenschaftliche Forschungen* 15, 1-68.

El-Daoushy, F., Tolonen, K., Rosenberg, R., 1982. Lead 210 and moss-increment dating of two Finnish *Sphagnum* hummocks. *Nature* 296, 429–431.

Enfield, D.B., Mestas-Nuñez, A.M., Trimble, P.J., 2001. The Atlantic multidecadal oscillation and its relation to rainfall and river flows in the continental US. *Geophys. Res. Lett.* 28, 2077–2080.

Epstein, S., Buchsbaum, R., Lowenstam, H.A., & Urey, H.C. 1953. Revised carbonate-water isotopic temperature scale. *Geological Society of America Bulletin*, 64(11), 1315-1326.

Erdtman, G., 1969. *Handbook of Palynology. Morphology – Taxonomy – Ecology. An Introduction to the Study of Pollen Grains and Spores.* Verlag Munksgaard, Copenhagen, pp. 486.

Escudier, R., Mignot, J., & Swingedouw, D. 2013. A 20-year coupled ocean-sea ice-atmosphere variability mode in the North Atlantic in an AOGCM. *Climate dynamics*, 40(3-4), 619-636.

Esteoule-Choux, J. 1967. Contribution à l'étude des argiles du Massif Armoricaïn: argiles des altérations et argiles des bassins sédimentaires tertiaires. *Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, ISSN 0370-9892 ; n°14.

Estournès, G., Menier, D., Guillocheau, F., Le Roy, P., Paquet, F., & Goubert, E. 2012. The paleo-Etel River incised valley on the Southern Brittany inner shelf (Atlantic coast, France): Preservation of Holocene transgression within the remnant of a middle Pleistocene incision. *Marine Geology*, 329, 75-92.

Etienne, D., Ruffaldi, P., Ritz, F., & Dambrine, E. 2010. Etude des variations de la végétation d'un massif forestier de la Plaine Lorraine (Moselle, France) depuis le Moyen Age. Quaternaire. *Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 21(3), 317-323.

Eveillard, J. 2010. *L'essor fulgurant de l'agriculture en Bretagne.* Ed. Ouest France.

Evitt, W. R. 1985. Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation. *Amer Assn of Stratigraphic*.

F

- Faegri, K.**, Iversen, J., (Eds.) 1989. Textbook of pollen analysis. 4th Edition by Faegri, K., Kaland, PE & Krzywinski, K.. John Wiley and Sons, Chichester, pp. 328.
- Fatela, F.**, Taborda, R., 2002. Confidence limits of species proportions in microfossil assemblages. *Mar. Micropaleontol.* 45, 169–174.
- Ferdière, A.**, & Roche-Bernard, G. 1993. Costumes et textiles en Gaule romaine. Ed. Errance. 176 pp.
- Fernane, A.**, Gandouin, E., Penaud, A., Van Vliet-Lanoë, B., Goslin, J., Vidal, M., Delacourt, C., 2014. Coastal palaeoenvironmental record of the last 7 kyr BP in NW France: Sub-millennial climatic and anthropic Holocene signals. *The Holocene* 24, 1785–1797.
- Fernane, A.**, Penaud, A., Gandouin, E., Goslin, J., Van Vliet-Lanoë, B., & Vidal, M. 2015. Climate variability and storm impacts as major drivers for human coastal marsh withdrawal over the Neolithic period (Southern Brittany, NW France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 435, 136-144.
- Finsinger, W.** 2004. Forest dynamics under changing climates: History of vegetation and climate in Northwestern Italy. Thèse de doctorat. Université de Bern.
- Flatau, M. K.**, Talley, L., & Niiler, P. P. 2003. The North Atlantic Oscillation, surface current velocities, and SST changes in the subpolar North Atlantic. *Journal of Climate*, 16(14), 2355-2369.
- Flatrès, P.**, 1963. La deuxième “ Révolution agricole ” en Finistère. *Études Rural.* 5–55.
- Flatrès, P.**, 1976. Rapport de synthèse-Géographie. *Bocages Hist. Ecol. Econ.* 21–30.
- Flatrès, P.**, 1979. Paysages ruraux européens, in : Standing European Conference, Rennes, Université de Haute Bretagne.
- Frankcombe, L. M.**, Von Der Heydt, A., & Dijkstra, H. A., 2010. North Atlantic multidecadal climate variability: an investigation of dominant time scales and processes. *Journal of climate*, 23(13), 3626-3638.

G

- Gabillot, M.**, Gaudin, L., Marguerie, D., Marcoux, N., & Bernard, V. 2004. Indicateurs d'activités agro-pastorales et métallurgiques dans le Massif armoricain au cours du deuxième millénaire avant notre ère. Environnements et cultures à l'Âge du Bronze en Europe occidentale, Actes 129ème congrès CTHS, Le temps, 295-309.
- Gaillard, M.-J.**, Birks, H.J.B., Emanuelsson, U., Karlsson, S., Lageras, P., Olausson, D., 1994. Application of modern pollen/land-use relationships to the interpretation of pollen diagrams—reconstructions of land-use history in south Sweden, 3000-0 BP. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 82, 47–73.
- Gaillard, M.-J.**, Birks, H.J.B., Ihse, M., Runborg, S., 1998. Pollen/landscape calibrations based on modern pollen assemblages from surface-sediment samples and landscape mapping—a pilot study in South Sweden. *In*: Gaillard M.-J., Berglund B.E., Frenzel B., Huckriede U. (Editors),

Quantification of land surfaces cleared of forests during the Holocene, Paläoklimaforschung/Palaeoclimate Research, Fischer Verlag, Stuttgart 27, 31–52

Gaillard, M. J., Sugita, S., Mazier, F., Trondman, A. K., Brostrom, A., Hickler, T., Kaplan, J.O, Kjellström, E., Kokfelt, U., Kunes, P., Lemmen, C., Miller, P., Olofsson, J., Poska, A., Rundgren, M., Smith, B., Strandberg, G., Fyfe, R., Nielsen, A.B., Alenius, T., Balakauskas, L., Bernekow, L., Birks, H.J.B., Bjune, A., Bjorkman, L., Giesecke, T., Hjelle, K., Kalmina, L., Kangur, M., Vand Der Knaap, W.O., Koff, T., Lageras, P., Latalowa, M., Leydet, M., Lechterbeck, J., Lindbladh, M., Odgaard, B., Peglar, S., Sagerstrom, U., Von Stedingk, H., Seppä, H. 2010. Holocene land-cover reconstructions for studies on land cover-climate feedbacks. *Climate of the Past*, 6, 483-499.

Galliou, P. 1991. La Bretagne romaine: de l'Armorique à la Bretagne (Vol. 4). Ed. Jean-Paul Gisserot. 127 pp.

Galliou, P. 2014. Les Osismes, peuple de l'occident gaulois. Ed. Coop Breizh. 487 pp.

Galop, D., & Vaquer, J., Richard (dir.). 2004. Regards croisés sur les premiers indices de l'anthropisation en domaine pyrénéen. Néolithisation précoce. Premières traces d'anthropisation du couvert végétal à partir des données polliniques, 7, 179-194.

Gandois, H., Le Carlier, C., Bourgarit, D., Coquinot, Y., Pailler, Y., Nicolas, C. in press "La Métallurgie À Beg Ar Loued : Artefacts et Indices D'activité ?" in UNE MAISON SOUS LES DUNES : BEG AR LOUED, ILE MOLENE, FINISTERE. Identité et adaptation des groupes humains en mer d'Iroise à la transition des IIIe – IIe millénaires avant notre ère. Ed. Sideston Press

Ganne, A., Leroyer, C., Penaud, A., Mojtahid, M., 2016. Present-day palynomorph deposits in an estuarine context: The case of the Loire Estuary. *Journal of Sea Research*, 118, 35-51.

Gapais, D., & Le Corre, C. 1980. Is the Hercynien belt of Brittany a major shear zone?. *Nature*, 288(5791), 574-576.

García-Moreiras, I., Sánchez, J.M., Sobrino, C.M., 2015. Modern pollen and non-pollen palynomorph assemblages of salt marsh and subtidal environments from the Ría de Vigo (NW Iberia). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 219, 157–171.

García-Mozo, H., Galán, C., Jato, V., Belmonte, J., de la Guardia, C.D., Fernández, D., Gutiérrez, M., Aira, M.J., Roure, J.M., Ruiz, L., Trigo, M., Dominquez-Vilches, E., 2006. Quercus pollen season dynamics in the Iberian Peninsula: response to meteorological parameters and possible consequences of climate change. *Ann. Agric. Environ. Med.* 13, 209.

Gaudin, L. 2004. Transformations spatio-temporelles de la végétation du nord-ouest de la France depuis la fin de la dernière glaciation. Reconstitutions paléo-paysagères. Thèse de doctorat. Université de Rennes 1.

Gauthier, E., & Richard, H. 2008. L'anthropisation du Massif jurassien: bilan des données palynologiques. M. Desmet, M. Magny et F. Mocchi (éds.), Du climat à l'Homme. Dynamique holocène de l'environnement dans le Jura et les Alpes. Le Bourget du Lac: Laboratoire EDYTEM, 273-280.

Gentien, P. 1998. Bloom dynamics and ecophysiology of the *Gymnodinium mikimotoi* species complex. *NATO ASI SERIES G Ecological Sciences*, 41(1), 155-174.

- Ghesquière, E.**, Marcigny, C., Desloges, J., & Charraud, F. 2008. La production de lames en silex bathonien dans la plaine de Caen: redécouverte de la minière des Longrais à Soumont-Saint-Quentin (Calvados). *INTERNEO 7–2008, Journée d’information du 22 novembre 2008*, 103-120.
- Giot, P. R.**, Briard, J., & Pape, L. 1979. *Protohistoire de la Bretagne (Vol. 2)*. Ouest-France. 422 pp.
- Giot, P.R.**, Chauris, L., & Morzadec, H. 1995. L'apport de la pétrographie à l'archéologie préhistorique sur l'exemple du cairn de Barnenez en Plouezoc'h (Finistère). *Revue archéologique de l'Ouest*, 12(1), 171-176.
- Giot, P. R.**, L'Helgouach, J., & Monnier, J. L. 1998. *Préhistoire de la Bretagne*. Ouest-France. 588p.
- Gomart, L.**, Hachem, L., Hamon, C., Giligny, F., & Ilett, M. 2015. Household integration in Neolithic villages: A new model for the Linear Pottery Culture in west-central Europe. *Journal of Anthropological archaeology*, 40, 230-249.
- Gomez De Soto, J.**, Dir. Daire, M.Y. 1994. “Le Sel Gaulois. Bouilleurs de Sel et Ateliers de Briquetages Armoricaux à l’Age Du Fer.” *Revue archéologique de l’Ouest*. 12, 204-205.
- Gomez De Soto, J.**, Krouanton, I., & Marchandier, E. 2009. La Transition du Bronze final au premier âge du Fer (XIIIe-VIIIe siècles av. J.-C.) dans le centre-ouest de la France et sur ses marges. *Revue archéologique de l'Est. Supplément*, (27), 267-282.
- Gomez De Soto, J.** 2015. Les haches à douilles de type armoricain: une production strictement de l’âge du Fer. Critique des sources documentaires afférant à leur chronologie. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 112(1), 117-136.
- Gooday, A. J.** 2003. Benthic foraminifera (Protista) as tools in deep-water palaeoceanography: environmental influences on faunal characteristics. *Advances in marine biology*, 46, 1-90.
- Goslin, J.**, Vliet-Lanoë, B. V., Stéphan, P., Delacourt, C., Fernane, A., Gandouin, E., Hénaff, A., Penaud, A., Suanez, S. 2013. Holocene relative sea-level changes in western Brittany (France) between 7600 and 4000 cal. BP: Reconstitution from basal-peat deposits. *Géomorphologie: relief, processus, environnement*, 19(4), 425-444.
- Goslin, J.**, 2014. L’évolution du niveau marin relatif le long des côtes du Finistère (Bretagne, France) de 8000 BP à l’actuel: entre dynamiques régionales et réponses locales. Unpublished PhD Thesis, IUEM, Brest University, 14 February 2014, pp. 355.
- Goslin, J.**, van Vliet Lanoë, B., Spada, G., Bradley, S., Tarasov, L., Neill, S., Suanez, S., 2015. A new Holocene relative sea-level curve for western Brittany (France): Insights on isostatic dynamics along the Atlantic coasts of north-western Europe. *Quat. Sci. Rev.* 129, 341–365.
- Gouletquer, P.**, Kayser, O., Le Goffic, M., & Marchand, G. 1994. Approche géographique du Mésolithique de la Bretagne. Le Tardiglaciaire en Europe du nordouest, *Actes du 119e congrès national des Sociétés historiques et scientifiques*, Amiens, 279-292.
- Gouletquer, P.**, Kayser, O., Le Goffic, M., Léopold, P., Marchand, G., & Moullec, J. M. 1996. Où sont passés les Mésolithiques côtiers bretons? Bilan 1985-1995 des prospections de surface dans le Finistère. *Revue archéologique de l'Ouest*, 13(1), 5-30.
- Graindor, M. J.** 1957. *Le Briovérien dans le nord-est du Massif armoricain*. Impr. nationale. Thèse de Doctorat. Université de Caen.

- Grall, J.** 2002. Biodiversité spécifique et fonctionnelle du maerl: réponses à la variabilité de l'environnement côtier. Thèse de doctorat. Université de Brest.
- Grall, J., & Hall-Spencer, J. M.** 2003. Problems facing maerl conservation in Brittany. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13(S1).
- Grall, J., Guillaumont, B., & Bajjouk, T.** 2009. Fiche de synthèse d'habitat "Maerl". Ifremer, REBENT. NATURA, 2000, 1-9.
- Gray, S.T., Graumlich, L.J., Betancourt, J.L., Pederson, G.T.,** 2004. A tree-ring based reconstruction of the Atlantic Multidecadal Oscillation since 1567 AD. *Geophys. Res. Lett.* 31.
- Gregoire, G., Schmidt, S., Ehrhold, A., Jouet, G., Le Roy, P., Garlan, T., Creignou, A.,** 2015. Enregistrement des conditions hydro-sédimentaires holocènes sur les zones bordières d'un système estuarien complexe abrité : La Rade de Brest (Finistère). 15^{ème} congrès français de Sédimentologie ASF, 13-15 Octobre 2015, Chambéry (France).
- Gregoire, G., Ehrhold, A., Le Roy, P., Jouet, G., Garlan, T.,** 2016. Modern morpho-sedimentological patterns in a tide-dominated estuary system: the Bay of Brest (west Brittany, France). *Journal of Maps* 12, 1152-1159.
- Gregoire, G., Le Roy, P., Ehrhold, A., Jouet, G., Garlan, T.** 2017. Control factors of Holocene sedimentary infilling in a semi-closed tidal estuarine-like system: the bay of Brest (France). *Marine Geology*, 385, 84-100.
- Grootes, P. M., Stuiver, M., White, J. W. C., Johnsen, S., & Jouzel, J.** 1993. Comparison of oxygen isotope records from the GISP2 and GRIP Greenland ice cores. *Nature*, 366(6455), 552-554.
- Guéret, C.** 2013. Character and variability of Early Mesolithic toolkits in Belgium and Northern France: the contribution of a functional approach. In « Palethnologie du Mésolithique: recherches sur les habitats de plein air entre Loire et Neckar/Mesolithic Palethnography ». Actes de la table ronde internationale de Paris (pp. 147-167). Société préhistorique française Paris.
- Guéret, C., Gassin, B., Jacquier, J., & Marchand, G.** 2014. Traces of plant working in the Mesolithic shell midden of Beg-an-Dorchenn (Plomeur, France). *Mesolithic Miscellany*, 22(3), 3-15.
- Guilcher, A.** 1948. Le relief de la Bretagne méridionale de la baie de Douarnenez à la Vilaine. Thèse Paris, H. Potier (éd.), La Roche-sur-Yon, 682 p.
- Guillocheau, F., Brault, N., Thomas, E., Barbarand, J. Bonnet, S., Bourquin, S., Esteoule-Choux, J., Guennoc, P., Menier, D., Neraudeau, D., Proust, J.N., Wyns, R.** 2004. Histoire géologique du Massif Armoricaïn depuis 140 MA (Cretace-Actuel). *Bulletin d'information des géologues du Bassin de Paris*, 40 (1), pp. 13-28.
- Guillaud, J.F., Bouriel, L.,** 2007. Relationships between nitrate concentration and river flow, and temporal trends of nitrate in 25 rivers of Brittany (France). *Rev. Sci. L'Eau* 20, 213-226.
- Gumiaux, C., Gapais, D., Brun, J. P., Chantraine, J., & Ruffet, G.** 2004b. Tectonic history of the Hercynian Armorican shear belt (Brittany, France). *Geodinamica Acta*, 17(4), 289-307.
- Gupta, B.K.S., Barun, K.** 1999. Modern foraminifera (pp. 1-6). B. K. S. Gupta (Ed.). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

H

- Haak, W.**, Balanovsky, O., Sanchez, J. J., Koshel, S., Zaporozhchenko, V., Adler, C. J., Der Sarkissian, C.S.I., Brandt, G., Scharwtz, C., Nicklisch, N., Dresely, V., Fritsch, B., Balanovska, E. 2010. Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities. *PLoS biology*, 8(11).
- Haas, J. N.**, Richoz, I., Tinner, W., & Wick, L. 1998. Synchronous Holocene climatic oscillations recorded on the Swiss Plateau and at timberline in the Alps. *The Holocene*, 8(3), 301-309.
- Halfar, J.**, Zack, T., Kronz, A., & Zachos, J. C. 2000. Growth and high-resolution paleoenvironmental signals of rhodoliths (coralline red algae): a new biogenic archive. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 105(C9), 22107-22116.
- Hall, I. R.**, Bianchi, G. G., & Evans, J. R. 2004. Centennial to millennial scale Holocene climate-deep water linkage in the North Atlantic. *Quaternary Science Reviews*, 23(14), 1529-1536.
- Hallegouët, B.**, Giot, P. R., & Briard, J. 1971. Habitat et dépôt de l'âge du Bronze au Lividic en Plounéour-Trez (Finistère). In *Annales de Bretagne* (Vol. 78, No. 1, pp. 59-72).
- Hallégouët, B.** 1981. Les crêtes littorales dunifiées du massif Armoricaïn, France: formation et évolution. *Géographie physique et Quaternaire*, 35(2), 205-218.
- Hallegouët, B.** 1989. La presqu'île de Crozon: évolution géomorphologique. *Historien-Géographe*, 318, 141-148.
- Hallégouët, B.**, & Monnier, J. L. 1989. Formations littorales pléistocènes de Bretagne. *Le temps de la Préhistoire*, 114-116.
- Hallégouët, B.**, & Hénaff, A. 1993. Evolution du littoral septentrional du pays bigouden entre Penhors et Pors Poulhan. In *Actes du Colloque «Le Pays bigouden à la croisée des chemins» Pont-l'Abbé 19-20-21 novembre 1992, Supplément spécial au n 17 de la revue Cap Caval* (pp. 273-280).
- Hallegouët B.**, Lozac'h G., Vigouroux F. 1994. Formation de la Rade de Brest. In *Corlay, J.-P., (coord.) Atlas permanent de la Mer et du Littoral n°1. Université de Nantes. CNRS-URA-904/EDITMAR*. p. 21.
- Hallegouët, B.** 1996. Milieux Littoraux Atlantiques: Caractères et sensibilités. *Groupe de Prospective Maritime et Littorale de la Façade Atlantique, La Rochelle*. Ed. Francia.
- Hammarlund, D.**, Björck, S., Buchardt, B., & Thomsen, C. T. 2005. Limnic responses to increased effective humidity during the 8200 cal. yr BP cooling event in southern Sweden. *Journal of Paleolimnology*, 34(4), 471-480.
- Hammer, O.**, Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST-palaeontological statistics, ver. 1.89. *Palaeontol. Electron.* 4.
- Hamon, C.** 2004. Le statut des outils de broyage et d'abrasion dans l'espace domestique au Néolithique ancien en Bassin parisien. *Notae Praehistoricae*, 24, 117-128.
- Hamon, G.** 2008. Productions céramiques du Néolithique armoricaïn. *Bulletin-Société d'archéologie et d'histoire du Pays de Lorient*, 37, 21-32.
- Hansen, B.**, Østerhus, S., Quadfasel, D., & Turrell, W. 2004. Already the day after tomorrow?. *Science*, 305(5686), 953-954.

Harland, R. 1983. Distribution maps of recent dinoflagellate cysts in bottom sediments from the North-Atlantic Ocean and adjacent seas. *Palaeontology*, 26, 321-387.

Harland, R., Nordberg, K., Filipsson, H.L., 2004. A high-resolution dinoflagellate cyst record from latest Holocene sediments in Koljö Fjord, Sweden. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 128(1), 119-141.

Harley, C.D., Randall Hughes, A., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J., Thornber, C. S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L., Williams, S. L. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters*, 9(2), 228-241.

Hátún, H., Sandø, A. B., Drange, H., Hansen, B., & Valdimarsson, H. 2005. Influence of the Atlantic subpolar gyre on the thermohaline circulation. *Science*, 309(5742), 1841-1844.

Havinga, A. J. 1964. Investigation into the differential corrosion susceptibility of pollen and spores. *Pollen et spores*, 6(2), 621-635.

Head, M. J. 1996. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. *Palynology: principles and applications*, 3, 1197-1248.

Heim, J., & Jadin, I. 1998. Sur les traces de l'orge et du pavot: L'agriculture danubienne de Hesbaye sous influence, entre Rhin et Bassin parisien. *Anthropologie et préhistoire*, 109, 187-205.

Heinrich, H. 1988. Origin and consequences of cyclic ice rafting in the northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years. *Quaternary research*, 29(2), 142-152.

Hicks, S., Birks, H.J.B., 1996. Numerical analysis of modern and fossil pollen spectra as a tool for elucidating the nature of fine-scale human activities in boreal areas. *Veg. Hist. Archaeobotany* 5, 257–272.

Hicks, S., Tinsley, H., Huusko, A., Jensen, C., Hättestrand, M., Gerasimides, A., Kvavadze, E., 2001. Some comments on spatial variation in arboreal pollen deposition: first records from the Pollen Monitoring Programme (PMP). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 117, 183–194.

Hinguant, S., Boujot, C. 2009. "Les Pierres Couchées de Belz Ou La Découverte D'un Ensemble Mégalithique." In "la révolution néolithique dans le monde. Aux origines de l'emprise humaine sur le vivant". Actes de Colloque. Inrap et cité des sciences et de l'industrie, Paris. Ed. CNRS éditions (383-397).

Hinschberger, F., & Pauvret, R. B. 1968. Les fonds sous-marins de l'Iroise et de la Baie de Douarnenez (Finistère). Reconstitution d'un réseau hydrographique immergé. *Norv. J. Geol.*, 58(1), 213-225.

Hoogakker, B. A., Chapman, M. R., McCave, I. N., Hillaire-Marcel, C., Ellison, C. R., Hall, I. R., & Telford, R. J. 2011. Dynamics of North Atlantic deep water masses during the Holocene. *Paleoceanography*, 26(4).

Howarth, R.W., Billen, G., Swaney, D., Townsend, A., Jaworski, N., Lajtha, K., Downing, J.A., Elmgren, R., Caraco, N., Jordan, T., others, 1996. Regional nitrogen budgets and riverine N & P fluxes for the drainages to the North Atlantic Ocean: Natural and human influences, in: *Nitrogen Cycling in the North Atlantic Ocean and Its Watersheds*. Springer, pp. 75–139.

Huet, G., Potel, M., de la Broise, D., 2005. Le phosphore, un polluant d'avenir ? *Eau et rivières* n°132 p 11-17.

Hughes, P. D., Mauquoy, D., Barber, K. E., & Langdon, P. G. 2000. Mire-development pathways and palaeoclimatic records from a full Holocene peat archive at Walton Moss, Cumbria, England. *The Holocene*, 10(4), 465-479.

Huntley, B. 1993. Rapid early-Holocene migration and high abundance of hazel (*Corylus avellana* L.): alternative hypotheses. In *Climate change and human impact on the landscape* (pp. 205-215). Springer Netherlands.

Hurrell, J.W., 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science* 269, 676–679.

Hurrell, J. W. 1996. Influence of variations in extratropical wintertime teleconnections on Northern Hemisphere temperature. *Geophysical Research Letters*, 23(6), 665-668.

Hurrell, J. W. 2002. Decadal trends in the North Atlantic oscillation. *Climate Change: Evaluating recent and future climate change*, 4, 201.

Hurrell, J. W., Kushnir, Y., Ottensen, G., & Visbeck, M. 2003. An overview of the North Atlantic oscillation. *The North Atlantic Oscillation: climatic significance and environmental impact*, 1-35.

I

IPCC, 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the intergovernmental panel on Climate Change* [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151.

J

Jalut, G., Amat, A. E., Bonnet, L., Gauquelin, T., & Fontugne, M. 2000. Holocene climatic changes in the Western Mediterranean, from south-east France to south-east Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 160(3), 255-290.

Jiang, H., Muscheler, R., Björck, S., Seidenkrantz, M. S., Olsen, J., Sha, L., Sjolte, J., Eiriksson, J., Ran, L., Knudsen, K.L., & Knudsen, M. F. 2015. Solar forcing of Holocene summer sea-surface temperatures in the northern North Atlantic. *Geology*, 43(3), 203-206.

Joanny, M., Belin, C., Claisse, D., Miossec, L., Berthomé, J.P., Grouhel, A., Raffin, B., 1993. *Qualité du milieu marin littoral*-Editions IFREMER.

Johnsen, S. J., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N., Steffensen, J. P., Clausen, H. B., Miller, H., Masson-Delmotte, V., Sveibjörnsdóttir, A.E., White, J. 2001. Oxygen isotope and palaeotemperature records from six Greenland ice-core stations: Camp Century, Dye-3, GRIP, GISP2, Renland and NorthGRIP. *Journal of Quaternary Science*, 16(4), 299-307.

Joly, C., & Visset, L. 2005. Nouveaux éléments d'anthropisation sur le littoral vendéen dès la fin du Mésolithique. *Comptes Rendus Palevol*, 4(3), 285-293.

Joly, C., Barillé, L., Barreau, M., Mancheron, A., Visset, L., 2007. Grain and annulus diameter as criteria for distinguishing pollen grains of cereals from wild grasses. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 146, 221–233.

Joly, C., Visset, L., Scaon, C., Pont-Tricoire, C., & Froquet-Uzel, H. 2008. Archéologie préventive et évolution du paysage végétal de l'Âge du Fer au Moyen Âge dans le Gâtinais: mise en évidence de culture de chanvre et d'activités de rouissage (Courcelles et Sceaux-en-Gâtinais, Loiret, France). *ArchéoSciences*, (1), 15-30.

Joly, C., & Visset, L. 2009. Evolution of vegetation landscapes since the Late Mesolithic on the French West Atlantic coast. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 154(1), 124-179.

Jorissen, F.J., Fontanier, C., & Thomas, E. 2007. Chapter seven paleoceanographical proxies based on deep-sea benthic foraminiferal assemblage characteristics. *Developments in Marine Geology*, 1, 263-325.

Joubin, L. 1910. Observations sur une jeune "Spirula". *Bull. Inst. Océano. Monaco*, No. 165, 1-15.

Jouet, G., Augris, C., Hallegouët, B., Le Roy, P., & Rolet, J. 2003. La vallée d'Ys: un paléoréseau hydrographique immergé en baie de Douarnenez (Finistère, France). *Comptes Rendus Geoscience*, 335(5), 487-494.

Joussaume, R. 1981. Le Néolithique de l'Aunis et du Poitou occidental dans son cadre atlantique. *Travaux du Laboratoire Anthropologie-Préhistoire-Protohistoire-Quaternaire Armoricains Rennes*, 1-625.

Joussaume, S. 1999. *Climat: d'hier à demain*. CNRS éditions. 143 pp.

Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A., Stevens, P. F., & Donoghue, M. J. 1999. Plant systematics: a phylogenetic approach. *ecologia mediterranea*, 25(2), 215.

Juhél, L., Donnart, K., Forré, P., Gâche, D., & Wiethold, J. 2014. Un habitat du Néolithique moyen à Pléchâtel «Le Bois», Ile-et-Villaine. *Internéo*, (10), 169-178.

K

Kayser, O. 1984. Autour du mésolithique en Bretagne. *Revue archéologique de l'Ouest*, 1(1), 7-13.

Kerr, R.A., 2000. A North Atlantic climate pacemaker for the centuries. *Science* 288, 1984-1985.

Kirleis, W., Kloöß, S., Kroll, H., & Müller, J. 2012. Crop growing and gathering in the northern German Neolithic: a review supplemented by new results. *Vegetation history and archaeobotany*, 21(3), 221-242.

Kleiven, H. K. F., Kissel, C., Laj, C., Ninnemann, U. S., Richter, T. O., & Cortijo, E. 2008. Reduced North Atlantic deep water coeval with the glacial Lake Agassiz freshwater outburst. *science*, 319(5859), 60-64.

Klouch Z.K., Caradec F., Plus M., Hernandez-Fariñas T., Pineau-Guilleau L., Chapelle A., Schmidt S., Quéré J., Guillou L., Siano R. 2016a. Heterogeneous distribution in sediments and dispersal in waters of *Alexandrium minutum* in a semi-enclosed coastal ecosystem. *Harmful Algae*, 60, 81-91.

Klouch, K., Schmidt S., Andrieux-Loyer F., Le Gac M., Hervio-Heath D., Qui-Minet Z.N., Quéré J., Bigeard E., Guillou L., Siano R., 2016b. Historical records from dated sediment cores reveal the multidecadal dynamic of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* in the Bay of Brest (France). *FEMS Microbiol. Ecol.*, 92, 1-16.

Knight, J. R., Allan, R. J., Folland, C. K., Vellinga, M., & Mann, M. E. 2005. A signature of persistent natural thermohaline circulation cycles in observed climate. *Geophysical Research Letters*, 32(20).

Knight, J.R., Folland, C.K., Scaife, A.A., 2006. Climate impacts of the Atlantic multidecadal oscillation. *Geophys. Res. Lett.* 33.

Knudsen, M. F., Jacobsen, B. H., Seidenkrantz, M. S., & Olsen, J. 2014. Evidence for external forcing of the Atlantic Multidecadal Oscillation since termination of the Little Ice Age. *Nature communications*, 5.

Koshkarova, V. L., & Koshkarov, A. D. 2004. Regional signatures of changing landscape and climate of northern central Siberia in the Holocene. *Geologiya I Geofizika*, 45(6), 717-729.

Kruta, V. 2000. *Les Celtes: histoire et dictionnaire*. Ed. Robert Laffont. 1020 pp.

L

Labat, D., Goddérés, Y., Probst, J.L., Guyot, J.L., 2004. Evidence for global runoff increase related to climate warming. *Adv. Water Resour.* 27, 631–642.

Labat, D. 2008. Wavelet analysis of the annual discharge records of the world's largest rivers. *Advances in Water Resources*, 31(1), 109-117.

Lambeck, K., Rouby, H., Purcell, A., Sun, Y., & Sambridge, M. 2014. Sea level and global ice volumes from the Last Glacial Maximum to the Holocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(43), 15296-15303.

Lambert, C., Vidal, M., Penaud, A., Combourieu-Nebout, N., Lebreton, V., Ragueneau, O., Gregoire, G., 2017. Modern palynological record in the Bay of Brest (NW France): signal calibration for palaeo-reconstructions. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 244, 13-25.

Lambert, C., Penaud, A., Vidal, M., Klouch, K., Gregoire, G., Ehrhold, A., Eynaud, F., Schmidt, S., Ragueneau, O., Siano, R. 2018. Human-induced river runoff overlapping natural climate variability over the last 150 years: palynological evidence (Bay of Brest, NW France). *Global and Planetary Change*.

Lang, G. 1995. *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse*. 462 S., 177 Abb., 54 Tab. Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart, New York

Laporte, L., Picq, C., Oberlin, C., Fabre, L., Marambat, L., Gruet, Y., & Marchand, G. 2002. Les occupations du Ve millénaire avant J.-C. et la question du Néolithique ancien sur la façade atlantique de la France. *Gallia préhistoire*, 44(1), 27-86.

- Larrazabal, M. E.**, Lassus, P., Maggi, P., & Bardouil, M. 1990. Kystes modernes de dinoflagellés en baie de Vilaine-Bretagne sud (France). *Cryptogamie Algologie*, 11(3), 171-185.
- Lautridou, J. P.**, Sommé, J., Heim, J., Maucorps, J., Puisségur, J. J., Rousseau, D. D., van Vliet-Lanoé, B. 1986. Corrélations entre sédiments quaternaires continentaux et marins (littoraux et profonds) dans le domaine France septentrionale-Manche. *Revue Geol. dyn. Géogr. phys*, 27(2), 105-112.
- Leblanc, M.**, Morales, J. A., Borrego, J., & Elbaz-Poulichet, F. 2000. 4,500-year-old mining pollution in southwestern Spain: long-term implications for modern mining pollution. *Economic Geology*, 95(3), 655-662.
- Lebreton, V.**, Messager, E., Marquer, L., Renault-Miskovsky, J., 2010. A neotaphonomic experiment in pollen oxidation and its implications for archaeopalynology. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 162, 29–38.
- Lecerf, Y.** 2014. La Bretagne préhistorique - Les peuplements, des origines à la conquête romaine. Ed. Skol Vreizh Editions. 120 pp.
- Le Du-Blayo, L.**, & Rousseau, P. 2007. Des politiques d'arasement aux politiques de replantation: Le cas du rebocagement en Bretagne. In *Bocages et Sociétés*. Presses Universitaires de Rennes, pp. 510. Espaces et Territoires.
- Lefort, J. P.** 1973. La "zonale" Biscaye-Labrador: mise en évidence de cisaillements dextres antérieurs à l'ouverture de l'Atlantique Nord. *Marine Geology*, 14(5), 33-38.
- Lemercier, B.**, 2003. La pollution par les matières phosphorées en Bretagne : sources, transfert et moyens de lutte. Dir. Régionale L'Environnement DIREN Bretagne.
- Le Roux, C. T.**, & Briard, J. 1970. Dépôts de l'âge du Bronze inédits ou mal connus du Finistère. In *Annales de Bretagne*. Vol. 77, No. 1, pp. 37-55.
- Leroyer, C.** 1997. Homme, climat, végétation au Tardi-et Postglaciaire dans le Bassin parisien: apports de l'étude palynologique des fonds de vallée. Thèse de doctorat. Université Paris 1.
- Leroyer, C.**, Mordant, D., & Lanchon, Y. 2004. L'anthropisation du Bassin parisien du VIIe au IVe millénaire d'après les analyses polliniques de fonds de vallées: mise en évidence d'activités agro-pastorales très précoces. Néolithisation précoce. Première trace d'anthropisation du couvert végétal à partir des données polliniques, 11-27.
- Leroyer, C.**, & Allenet, G. 2006. L'anthropisation du paysage végétal d'après les données polliniques: l'exemple des fonds de vallées du Bassin parisien. L'érosion entre Société, Climat et Paléoenvironnement. Actes de la Table Ronde en l'honneur de René Neboit-Guilhot. Coll.«Nature et Société », 3, 63-72.
- L'Helgouac'h, J.** 1997. Les premiers monuments mégalithiques de l'ouest de la France. O Neolitico atlantico e as orixes do megalitismo, 191-209.
- Le Roy Ladurie, E.** 1967. Histoire du climat depuis l'an mil. Paris, Flammarion, 1967 ; Nouvelle Bibliothèque Scientifique. Paris. 379 pp.
- Le Roy Ladurie, E.** 2010. Histoire du Languedoc: «Que sais-je?» n° 958. Presses universitaires de France.
- Lewis, J.**, Harris, A. S. D., Jones, K. J., & Edmonds, R. L. 1999. Long-term survival of marine planktonic diatoms and dinoflagellates in stored sediment samples. *Journal of Plankton Research*, 21(2).

Lézine, A.-M., Casanova, J., 1989. Pollen and hydrological evidence for the interpretation of past climates in tropical West Africa during the Holocene. *Quat. Sci. Rev.* 8, 45–55.

Lisiecki, L. E., & Raymo, M. E. 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography*, 20(1).

Lohmann, K., Drange, H., & Bentsen, M. 2009. Response of the North Atlantic subpolar gyre to persistent North Atlantic oscillation like forcing. *Climate dynamics*, 32(2-3), 273-285.

Lowe, J. J., Davite, C., Moreno, D., & Maggi, R. 1994. Holocene pollen stratigraphy and human interference in the woodlands of the northern Apennines, Italy. *The Holocene*, 4(2), 153-164.

Lüning, K. 1990. *Seaweeds: their environment, biogeography, and ecophysiology*. Ed. John Wiley & Sons. 544 pp.

M

Macklin, M. G., & Lewin, J. 2003. River sediments, great floods and centennial-scale holocene climate change. *Journal of Quaternary Science*, 18(2), 101-105.

MacMartin, D. G., Tziperman, E., & Zanna, L. 2013. Frequency domain multimodel analysis of the response of Atlantic meridional overturning circulation to surface forcing. *Journal of Climate*, 26(21), 8323-8340.

Magny, M., Bégeot, C., Guiot, J., & Peyron, O. 2003. Contrasting patterns of hydrological changes in Europe in response to Holocene climate cooling phases. *quaternary science reviews*, 22(15), 1589-1596.

Mangerud, J., Andersen, S. T., BERGLUND, B. E., & Donner, J. J. 1974. Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification. *Boreas*, 3(3), 109-126.

Mangerud, J., Bondevik, S., Gulliksen, S., Hufthammer, A. K., & Høisæter, T. 2006. Marine 14 C reservoir ages for 19th century whales and molluscs from the North Atlantic. *Quaternary Science Reviews*, 25(23), 3228-3245.

Mann, M. E., Zhang, Z., Hughes, M. K., Bradley, R. S., Miller, S. K., Rutherford, S., & Ni, F. 2008. Proxy-based reconstructions of hemispheric and global surface temperature variations over the past two millennia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(36), 13252-13257.

Marchand, G. 2000. Facteurs de variabilité des systèmes techniques lithiques au Mésolithique récent et final dans l'ouest de la France. *Meso*, 97, 37-48.

Marchand, G., & Yven, E. 2000. Déviances. Les armatures de la fosse 1 de Lannec-er-Gadouer dans leur contexte régional. *Éléments d'architecture. Exploration d'un tertre funéraire à Lannec er Gadouer, Erdeven, Morbihan. Constructions et reconstructions dans le Néolithique morbihannais. Propositions pour une lecture symbolique*. Chauvigny: APC, Editions chauvinoises.

Marchand, G., Estelle Y. 2002. "Le Mésolithique En Bretagne." Programme Collectif de Recherche.

Marchand, G. 2005. Les occupations mésolithiques à l'intérieur du Finistère. Bilan archéographique et méthodologique (2001-2003). *Revue archéologique de l'Ouest*, 22(1), 25-84.

- Marchand, G.** 2005. Contacts, blocages et filiations entre les aires culturelles mésolithiques et néolithiques en Europe atlantique. *L'Anthropologie*, 109(3), 541-556.
- Marchand, G., & Tresset, A.** 2005. Unité et Diversité des processus de néolithisation sur la façade atlantique de l'Europe (6e-4e millénaires avant J.-C.). Table ronde de Nantes, 26-27 avril 2002. Mémoire XXXVI de la Société Préhistorique.
- Marchand, G.** 2006. González Morales M., Clark GA dir. (2004). The Mesolithic of the Atlantic Façade: proceedings of the Santander Symposium. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 103(4), 804-807.
- Marchand, G., Pailler, Y., & Tournay, G.** 2006. Carrément à l'Ouest! Indices du Villeneuve-Saint-Germain au centre de la Bretagne (le Dillien à Cléguérec et Bellevue à Neulliac; Morbihan). *Bulletin de la Société préhistorique française*, 519-533.
- Marchand, G.** 2007. Neolithic fragrances: Mesolithic-Neolithic interactions in western France. In *Proceedings-British Academy* (Vol. 144, p. 225). Oxford University Press Inc.
- Marchand, G.** 2014. Préhistoire atlantique: Fonctionnement et évolution des sociétés du Paléolithique au Néolithique. Ed. Errance. 519 pp.
- Marcigny, C., Ghesquiere, E., Juhel, L., & Charraud, F.** 2010. Entre Néolithique ancien et Néolithique moyen en Normandie et dans les îles anglo-normandes. *Parcours chronologique. Premiers Néolithiques de l'Ouest. Cultures, réseaux, échanges des premières sociétés néolithiques à leur expansion*, 117-62.
- Marcoux, N.**, In press. Des bois sur l'île de Molène durant la Pré-Protohistoire ? L'apport de l'anthracologie. In Pailler, Y., dir., Nicolas, C., dir., *Une maison sous les dunes : Beg Ar Loued, Ile Molène, Finistère. Identité et adaptation des groupes humains en mer d'Iroise à la transition des IIIe – IIe millénaires avant notre ère*. Ed. Sidestone Press. Vol.1
- Marguerie, D.** 1987. Etude palynologique du complexe mégalithique du Petit-Mont (Arzon, Morbihan). *Revue archéologique de l'ouest*, 4(1), 57-61.
- Marguerie, D.** 1991. Confrontation des données polliniques et anthracologiques (Défrichement du milieu forestier et développement de la lande régressive à partir du Néolithique en Armorique). *Revue d'Archéométrie*, 15(1), 75-82.
- Marguerie, D.** 1992. Evolution de la végétation sous l'impact anthropique en Armorique du Mésolithique au Moyen Age: études palynologiques et anthracologiques des sites archéologiques et des tourbières associées. Thèse de doctorat. Université Rennes 1.
- Marguerie, D.** 1995. L'état du milieu forestier durant la Protohistoire et l'Antiquité en Bretagne. L'apport de l'anthracologie. In Beal, J.C. (ed.). *L'arbre et la forêt, le bois dans l'Antiquité*. Paris. Publications de la Bibliothèque Salomon-Reinach. Université Lumière-Lyon, 2, 27-33.
- Marguerie, D.** 2000. Végétation néolithique sous impact anthropique en Morbihan et dans le reste de la Bretagne. *Éléments d'architecture. Exploration d'un tertre funéraire à Lannec er Gadouer (Erdeven, Morbihan). Constructions et reconstructions dans le Néolithique morbihannais. Propositions pour une lecture symbolique*, 563-566.
- Marinval, P.** 1994. Economie végétale aux âges du Bronze et du Fer en France du sud-ouest. *Aquitania*, 12, 27-54.
- Marouf, A.** 2000. Dictionnaire de botanique. Ed. Dunod. 256 pp.

- Marret, F.,** Zonneveld, K. A. 2003. Atlas of modern organic-walled dinoflagellate cyst distribution. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 125(1), 1-200.
- Martin, S.** 2005. Rôle d'une algue exploitée, le maërl, et d'une espèce invasive, le crépidule, sur les flux à l'interface eau-sédiment en rade de Brest. Thèse de doctorat. Université de Brest.
- Martins, V.,** 2011. The response of benthic foraminifera to pollution and environmental stress in Ria de Aveiro (N Portugal). *Journal of Iberian Geology* 37(2), 231–246.
- Mary, Y.,** Eynaud, F., Zaragosi, S., Malaizé, B., Cremer, M., & Schmidt, S. 2015. High frequency environmental changes and deposition processes in a 2 kyr-long sedimentological record from the Cap-Breton canyon (Bay of Biscay). *The Holocene*, 25(2), 348-365.
- Mary, Y.,** Eynaud, F., Christophe, C., Rossignol, L., Brocheray, S., Mojtahid, M., Garcia, J., Peral, M., Howa, H., Zaragosi, S., & Cremer, M. 2017. Changes in Holocene meridional circulation and poleward Atlantic flow: the Bay of Biscay as a nodal point. *Climate of the Past*, 13(3), 201.
- Mathieu, R.,** Bellier, J. P., & Granier, B. 2011. Manuel de Micropaléontologie. Carnets de Géologie/Notebooks on Geology. 123 pp.
- Matsuoka, K.,** Saito, Y., Katayama, H., Kanai, Y., Chen, J., Zhou, H., 1999. Marine palynomorphs found in surface sediments and a core sample collected from off Changjiang River, western part of the East China Sea, in: *The East China Sea. Proceedings of the Second Workshop on Oceanography and Fisheries in the East China Sea*, Nagasaki, Japan, 25-26 Nov. 1999, 195–207.
- Matthiessen, J.,** de Vernal, A., Head, M., Okolodkov, Y., Zonneveld, K., & Harland, R. 2005. Modern organic-walled dinoflagellate cysts in arctic marine environments and their (paleo-) environmental significance. *Paläontologische Zeitschrift*, 79(1), 3-51.
- Mauri, A.,** Davis, B.A.S., Collins, P.M., Kaplan, J.O., 2015. The climate of Europe during the Holocene: a gridded pollen-based reconstruction and its multi-proxy evaluation. *Quat. Sci. Rev.* 112, 109–127.
- Mayewski, P. A.,** Meeker, L. D., Twickler, M. S., Whitlow, S., Yang, Q., Lyons, W. B., & Prentice, M. 1997. Major features and forcing of high-latitude northern hemisphere atmospheric circulation using a 110,000-year-long glaciochemical series. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 102(C12).
- Mayewski, P. A.,** Rohling, E. E., Stager, J. C., Karlén, W., Maasch, K. A., Meeker, L. D., Meyerson, E.A., Gasse, F., van Kreveld, S., Holmgren, K., Lee-Thorpe, J., Rosqvist, G., Rack, F., Staubwasser, M., Schneider, R.R., Steig, E.J. 2004. Holocene climate variability. *Quaternary research*, 62(3), 243-255.
- Mazier, F.,** Broström, A., Bragée, P., Fredh, D., Stenberg, L., Thiery, G., Sugita, S., Hammarlund, D., 2015. Two hundred years of land-use change in the South Swedish Uplands: comparison of historical map-based estimates with a pollen-based reconstruction using the landscape reconstruction algorithm. *Veg. Hist. Archaeobotany* 24, 555–570.
- McCarthy, G.D.,** Haigh, I.D., Hirschi, J.J.-M., Grist, J.P., Smeed, D.A., 2015. Ocean impact on decadal Atlantic climate variability revealed by sea-level observations. *Nature* 521, 508–510.
- McCarthy, G.D.** 2017. AMOC variability from decades to multi-decades. Observing and understanding the Atlantic Meridional Overturning Circulation (AMOC), 3-5 May 2017, IUEM, Brest.

McClatchie, M., Bogaard, A., Colledge, S., Whitehouse, N. J., Schulting, R. J., Barratt, P., & McLaughlin, T. R. 2014. Neolithic farming in north-western Europe: archaeobotanical evidence from Ireland. *Journal of Archaeological Science*, 51, 206-215.

Meeker, L. D., & Mayewski, P. A. 2002. A 1400-year high-resolution record of atmospheric circulation over the North Atlantic and Asia. *The Holocene*, 12(3), 257-266.

Mélou, M., and Plusquellec, Y. 1974. "Carte Géologique de La France a1/50000, Feuille de Douarnenez, No. 309." BRGM, Brest.

Menary, M. B., Hodson, D. L., Robson, J. I., Sutton, R. T., & Wood, R. A. 2015. A mechanism of internal decadal Atlantic Ocean variability in a high-resolution coupled climate model. *Journal of Climate*, 28(19), 7764-7785.

Merot, P., Gascuel-Oudou, C., Walter, C., Zhang, X., Molenat, J., 1999. Influence du réseau de haies des paysages bocagers sur le cheminement de l'eau de surface. *Journal of Water Science Sci.* 12(1), 23-44.

Mertens, K.N., Verhoeven, K., Verleye, T., Louwye, S., Amorim, A., Ribeiro, S., Deaf, A.S., Harding, I.C., De Schepper, S., González, C., 2009. Determining the absolute abundance of dinoflagellate cysts in recent marine sediments: the *Lycopodium* marker-grain method put to the test. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 157, 238-252.

Meybeck, M., Dürr, H.H., Vörösmarty, C.J., 2006. Global coastal segmentation and its river catchment contributors: A new look at land-ocean linkage. *Global Biogeochemical Cycles* vol. 20. n°1.

Milankovitch, M. 1941. History of radiation on the Earth and its use for the problem of the ice ages. K. Serb. Akad. Beogr.

Milzer, G., Giraudeau, J., Schmidt, S., Eynaud, F., Faust, J., 2014. Qualitative and quantitative reconstruction of surface water characteristics and recent hydrographic changes in the Trondheimsfjord, central Norway. *Clim. Past.*, 10(1), 305-323.

Mitchell, E. A. D., Charman, D. J., Warner, B. G., 2008. Testate amoebae analysis in ecological and palaeoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodiversity and Conservation*, 17(9), 2115-2137.

Moëlo, S., Levasseur, O. 2010. Lucien Pouëdras, La mémoire des champs. Ed. Coop Breizh. 317 pp.

Mojtahid, M., Jorissen, F. J., Garcia, J., Schiebel, R., Michel, E., Eynaud, F., Gillet, H., Cremer, M., Diz Ferreiro, P., Siccha, M., Howa, H. 2013. High resolution Holocene record in the southeastern Bay of Biscay: Global versus regional climate signals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 377, 28-44.

Mollier-Vogel, E., Leduc, G., Bösch, T., Martinez, P., Schneider, R.R., 2013. Rainfall response to orbital and millennial forcing in northern Peru over the last 18 ka. *Quaternary Science Reviews*, 76, 29-38.

Monange, E. 1972. Une Entreprise industrielle au XVIIIe siècle: Les mines de Poullaouen et du Huelgoat (1732-1791). Thèse de doctorat. Centre d'études et de recherches bretonnes et celtiques.

Monange, E. 2004. Les mines de Poullaouen et du Huelgoat: Du sous-sol au hors-sol: Aventures industrielles. *Kreiz Breizh*, (11), 15-23.

- Monbet, Y.**, Bassoulet, P., 1989. Bilan des connaissances océanographiques en rade de Brest. Rapport CEA/IPSN, code DERO/EL 89-23. IFREMER-DEL-BP 70-29280 Plouzane, France, 106 pp.
- Monnier, J.J.**, Cassard, J.C. 2012. Toute l'histoire de la Bretagne : des origines à nos jours. Ed. Skol Vreizh. 864 pp.
- Moore, P.D.**, Webb, J.A., Collinson, M.E., 1991. Pollen analysis. 2nd Edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 216 pp.
- Moore, G. W. K.**, & Renfrew, I. A. 2012. Cold European winters: interplay between the NAO and the East Atlantic mode. *Atmospheric Science Letters*, 13(1), 1-8.
- Moore, G. W. K.**, Renfrew, I. A., & Pickart, R. S. 2013. Multidecadal mobility of the North Atlantic oscillation. *Journal of Climate*, 26(8), 2453-2466.
- Mordant, C.** 2008. Les pratiques funéraires à l'Âge du Bronze final en France orientale. La place de l'incinération. Nouvelles approches en anthropologie et en archéologie funéraire. Budapest: Ed. L'Harmattan. p, 61-72.
- Morley, A.**, Rosenthal, Y., deMenocal, P. 2014. Ocean-atmosphere climate shift during the mid-to-late Holocene transition. *Earth and Planetary Science Letters*, 388, 18-26.
- Morzadec-Kerfourn, M. T.** 1974. Variations de la ligne de rivage armoricaine au Quaternaire: analyses polliniques de dépôts organiques littoraux. Thèse de Doctorat. Université de Rennes, Institut de géologie.
- Morzadec-Kerfourn, M.T.**, 1976. La signification écologique des dinoflagellés et leur intérêt pour l'étude des variations du niveau marin. *Rev. Micropaléontologie* 18, 229–235.
- Morzadec-Kerfourn, M.-T.**, 1977. Les kystes de dinoflagellés dans les sédiments récents le long des côtes Bretonnes. *Rev. Micropaleontol.* 20, 157–166.
- Morzadec-Kerfourn, M.T.**, 1979. Les kystes de Dinoflagellés. *Géologie Méditerranéenne* 6, 221–246.
- Morzadec-Kerfourn, M. T.** 1984. Les kystes de dinoflagellés dans les sédiments pléistocènes supérieurs et holocènes au large du delta du Rhône et de la Corse. *Écologie des microorganismes en Méditerranée occidentale, " ECOMED"*. Pétrole et Techniques, Association Française des Techniciens du Pétrole, 303, 170-183.
- Msadek, R.**, Frankignoul, C., 2009. Atlantic multidecadal oceanic variability and its influence on the atmosphere in a climate model. *Clim. Dyn.* 33, 45–62.
- Mudie, P.J.**, 1982. Pollen distribution in recent marine sediments, eastern Canada. *Can. J. Earth Sci.* 19, 729–747.
- Mudie, P. J.**, Aksu, A. E., & Yasar, D. 2001. Late Quaternary dinoflagellate cysts from the Black, Marmara and Aegean seas: variations in assemblages, morphology and paleosalinity. *Marine Micropaleontology*, 43(1), 155-178.
- Mudie, P.J.**, Harland, R., Matthiessen, J., & de Vernal, A. 2001. Marine dinoflagellate cysts and high latitude Quaternary paleoenvironmental reconstructions: an introduction. *Journal of Quaternary Science*, 16(7), 595-602.

Mudie, P.J., Marret, F., Aksu, A.E., Hiscott, R.N., Gillespie, H., 2007. Palynological evidence for climatic change, anthropogenic activity and outflow of Black Sea water during the late Pleistocene and Holocene: Centennial-to decadal-scale records from the Black and Marmara Seas. *Quat. Int.* 167, 73–90.

Mulder, C., Janssen, C.R., 1998. Application of Chernobyl caesium-137 fallout and naturally occurring lead-210 for standardization of time in moss samples: recent pollen–flora relationships in the Allgäuer Alpen, Germany. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 103, 23–40.

Murray, J. W. 2006. Ecology and applications of benthic foraminifera. Cambridge University Press. 440 pp.

Musset, R. 1934. La formation du réseau hydrographique de la Bretagne occidentale. *Annales de Géographie* (Vol. 43, No. 246, pp. 561-578). Ed. Armand Colin.

N

Najjar, R. G., Walker, H. A., Anderson, P. J., Barron, E. J., Bord, R. J., Gibson, J. R., Kennedy, V.S., Knight, G., Magonigal, J.P., O'Connor, R.E., Polsky, C.D., Psuty, N.P., Richards, B.A., Sorenson, L.G., Steele, E.M., Swanson, R.S. 2000. The potential impacts of climate change on the mid-Atlantic coastal region. *Climate Research*, 14(3), 219-233.

Nesje, A., Matthews, J. A., Dahl, S. O., Berrisford, M. S., & Andersson, C. 2001. Holocene glacier fluctuations of Flatebreen and winter-precipitation changes in the Jostedalbreen region, western Norway, based on glaciolacustrine sediment records. *The Holocene*, 11(3), 267-280.

Nicolas, E., Marchand, G., Hénaff, X., Juhel, L., Pailler, Y., Darboux, J. R., & Errera, M. 2013. Le Néolithique ancien à l'ouest de la Bretagne: nouvelles découvertes à Pen Hoat Salaün (Pleuven, Finistère). *L'Anthropologie*, 117(2), 195-237.

Niklas, K.J., 1985. The aerodynamics of wind pollination. *Bot. Rev.* 51, 328–386.

Noblet, C. 1984. La sédimentation arénacée de l'Ordovicien inférieur au Nord du Gondwana: la Formation du Grès Armoricaïn et ses équivalents. Thèse de doctorat. Université Rennes 1.

O

O'brien, S.R., Mayewski, P.A., Meeker, L.D., Meese, D.A., Twickler, M.S., & Whitlow, S.I. 1995. Complexity of Holocene climate as reconstructed from a Greenland ice core. *Science*, 270(5244), 1962-1964.

Oilic, J.C. 2011. Végétation, peuplement, métallurgie en Brocéliande: étude interdisciplinaire de la forêt de Paimpont (Bretagne, France) depuis la fin du Tardiglaciaire. Thèse de doctorat. Université Rennes 1.

Olsen, J., Anderson, N. J., & Knudsen, M. F. 2012. Variability of the North Atlantic Oscillation over the past 5,200 years. *Nature Geoscience*, 5(11), 808-812.

Ouguerram, A., & Visset, L. 2001. Histoire de la végétation et première mise en évidence d'un milieu marin pendant l'Holocène dans la vallée de l'Erdre et le Val de Gesvres (Bassin versant de la Loire, Massif armoricain, France). *Quaternaire*, 12(3), 189-199.

Ouguerram, A., & Visset, L. 2001. Paysages et interactions homme/milieu dans la moyenne vallée de l'Erdre du Néolithique aux Époques actuelles: Étude pollinique des marais de Lisle. *Annales de Bretagne et des pays de l'Ouest* (Vol. 108, No. 1, pp. 129-146). Université de Haute-Bretagne.

P

Paillet, Y., Gandois, H., Sparfel, Y., Stéphan, P., Goslin, J., Fichaut, B., Suanez, S., Cuisnier, D., Cuisnier, S., Hopkins, K. & Nicolas, C. 2009. Programme Archéologique Molénais, Rapport n 13, Prospection inventaire sur les îles de Quéménez (Le Conquet) et du Lédénez Vraz (Molène) (Finistère). Rennes: DRAC SRA Bretagne.

Paillet, Y., Balasse, M., Hallegouët, B., Josselin, J., Marchand, G., Sparfel, Y., Tresset, A., Dupont, C., & Giovannacci, S. 2004. Fouille d'un dépotoir du Néolithique final à Beg ar Loued (île Molène, Finistère): premiers résultats. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 101(4), 881-886.

Paillet, Y., Sparfel, Y., Tresset, A., Dréano, Y., Dupont, C., Giovannacci, S., & Josselin, J. 2004. L'habitat du Néolithique final de Beg ar Loued (Ile Molène, Finistère). *Internéo*, 5, 87-99.

Paillet, Y., Dupont, C., Sparfel, Y., & Leroy, A. 2007. Analyse fonctionnelle des galets biseautés du Mésolithique à la fin du Néolithique dans l'Ouest de la France, la Grande-Bretagne et l'Irlande. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 31-54.

Paillet, Y., Stéphan, P., Gandois, H., Nicolas, C., Sparfel, Y., Tresset, A., Donnart, K., Fichaut, B., Suanez, S., Dupont, C., Le Clézio, L., Marcoux, N., Pineau, A., Salanova, L., Sellami, F., Debue, K., Josselin, J., Dietxch-Sellami, M.F. 2011. Évolution des paysages et occupation humaine en mer d'Iroise (Finistère, Bretagne) du Néolithique à l'Âge du Bronze. *Noréis. Environnement, aménagement, société*, (220), 39-68.

Paillet, Y., Stéphan, P., Gandois, H., Nicolas, C., Sparfel, Y., Tresset, A., Donnart, K., Dréano, Y., Fichaut, B., Suanez, S., Dupont, C., Audouard, L., Marcoux, N., Mougne, C., Salanova, F., Sellami, F., Dietsch-Sellami, M.F. 2014. Landscape evolution and human settlement in the Iroise Sea (Brittany, France) during the Neolithic and Bronze Age. In *Proceedings of the Prehistoric Society* (Vol. 80, pp. 105-139). Cambridge University Press.

Pakarinen, P., Tolonen, K., 1977. Distribution of lead in *Sphagnum fuscum* profiles in Finland. *Oikos*, 28, 69-73.

Paquette, J. L., Marchand, J., & Peucat, J. J. 1984. Absence de tectonique cadomienne dans le complexe de Champtoceaux (Bretagne méridionale)? Comparaison des systèmes Rb-Sr et U-Pb d'un métagranite. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7(26), 907-912.

Paris, F., & Robardet, M. 1990. Early Palaeozoic palaeobiogeography of the Variscan regions. *Tectonophysics*, 177(1-3), 193-213.

Penaud, A. 2009. Interactions climatiques et hydrologiques du système Méditerranée/Atlantique au Quaternaire. Thèse de Doctorat. Université Bordeaux 1.

- Penaud, A.**, Eynaud, F., Turon, J.L., Zaragosi, S., Malaizé, B., Toucanne, S., Bourillet, J.-F., 2009. What forced the collapse of European ice sheets during the last two glacial periods (150kaB. P. and 18ka cal BP)? Palynological evidence. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 281, 66–78.
- Péquart, M.**, & Péquart, S. J. V. 1954. Hoëdic: deuxième station-nécropole du mesolithique cotier armoricain. Ed. de Sikkel, Anvers. 93 pp.
- Percevault, M. N.**, & Cobbold, P. R. 1982. Mathematical removal of regional ductile strains in Central Brittany: evidence for wrench tectonics. *Tectonophysics*, 82(3-4), 317-328.
- Perez-Belmonte, L.** 2008. Caractérisation environnementale, morphosédimentaire et stratigraphique du Golfe du Morbihan pendant l'Holocène terminal: Implications évolutives. Tèse de Doctorat, Université de Bretagne Sud.
- Peucat, J. J.** 1986. Behaviour of Rb-Sr whole rock and U-Pb zircon systems during partial melting as shown in migmatitic gneisses from the St Malo Massif, NE Brittany, France. *Journal of the Geological Society*, 143(6), 875-885.
- Peyron, O.**, Guiot, J., Cheddadi, R., Tarasov, P., Reille, M., de Beaulieu, J. L., Bottema, S., & Andrieu, V. 1998. Climatic reconstruction in Europe for 18,000 yr BP from pollen data. *Quaternary research*, 49(2), 183-196.
- Pillola, G. I.** 1993. The Lower Cambrian trilobite *Bigotina* and allied genera. *Palaeontology*, 36, 855-855.
- Pitkin, P.H.**, 1975. Variability and seasonality of the growth of some corticolous pleurocarpous mosses. *J. Bryol.* 8, 337–356.
- Polovodova, I.**, Schönfeld, J., 2008. Foraminiferal test abnormalities in the western Baltic Sea. *J. Foraminifer. Res.* 38, 318–336.
- Pomerol, C.** 1975. Ere mésozoïque. Ed. Doin. 383 pp.
- Pommepuy, M.**, Manaud, F., Monbet, Y., Allen, G., Salomon, J.-C., Gentien, P., L'Yavang, J., 1979. Etude océanographique appliquée au S.A.U.M. de la rade de Brest, in: *Les Côtes Atlantiques d'Europe, Évolution, Aménagement, Protection-Brest*, France, 15-16 Mai 1979. Publications du CNEXO, Actes de colloques, 9, 211-226.
- Pons, A.** 1984. Les changements de la végétation de la région méditerranéenne durant le Pliocène et le Quaternaire en relation avec l'histoire du climat et de l'action de l'homme. *Webbia*, 38(1), 427-439.
- Pospelova, V.**, Chmura, G.L., Boothman, W.S., Latimer, J.S., 2002. Dinoflagellate cyst records and human disturbance in two neighboring estuaries, New Bedford Harbor and Apponagansett Bay, Massachusetts (USA). *Sci. Total Environ.* 298, 81–102.
- Prentice, I.C.**, 1985. Pollen representation, source area, and basin size: toward a unified theory of pollen analysis. *Quat. Res.* 23, 76–86.
- Price, A.M.**, Coffin, M.R., Pospelova, V., Latimer, J.S., Chmura, G.L., 2017. Effect of nutrient pollution on dinoflagellate cyst assemblages across estuaries of the NW Atlantic. *Marine Pollution Bulletin*, 121(1-2), 339-351.
- Prigmore, J. K.**, Butler, A. J., & Woodcock, N. H. 1997. Rifting during separation of Eastern Avalonia from Gondwana: Evidence from subsidence analysis. *Geology*, 25(3), 203-206.

Q

Quéguiner, B., Tréguer, P., 1984. Studies on the Phytoplankton in the Bay of Brest (Western Europe). Seasonal Variations in Composition, Biomass and Production in Relation to Hydrological and Chemical Features (1981—1982). *Bot. Mar.* 27, 449–460.

Quéré, E., Magnanon, S., Ragot, R., Gager, L., Hardy, F., 2008. Atlas floristique de Bretagne: la flore du Finistère. Ed. Siloë, 693 pp.

R

Rabu, D., Chantraine, J., Chauvel, J. J., Denis, E., Balé, P., & Bardy, P. 1990. The Brioverian (upper proterozoic) and the Cadomian Orogeny in the Armorican Massif. Geological Society, London, Special Publications, 51(1), 81-94.

Räsänen, S., Hicks, S., Odgaard, B.V., 2004. Pollen deposition in mosses and in a modified “Tauber trap” from Hailuoto, Finland: what exactly do the mosses record? *Rev. Palaeobot. Palynol.* 129, 103–116.

Redois, F. 1996. Les foraminifères benthiques actuels bioindicateurs du milieu marin exemples du plateau continental sénégalais et de l'estran du golfe du Morbihan (France). Thèse de doctorat, Université d'Angers.

Reille, M., & Pons, A. 1990. Leçons de palynologie et d'analyse pollinique. CNRS éditions. 224 pp.

Reille, M., 1995. Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord: supplement 1. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, Marseille, 327 pp.

Reimer, P. J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J. W., Blackwell, P. G., Ramsey, C. B., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Hafliðason, H., Hajdas, I., Hatté, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M., van der Plicht, J.. 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, 55(4), 1869-1887.

Reixach, T., Dir. Ehrhold, A., and Grall, J. 2017. “Etude des niveaux de maërl fossile en rade de brest, bio-marqueur des conditions sédimentaires et environnementales depuis plusieurs milliers d'années.” Master 1 ; IUEM, Brest.

Richard, H. 1997. Indices polliniques de néolithisation du massif jurassien aux VIème et Vème millénaires. *Quaternaire*, 8(1), 55-62.

Ritchie, J.C., Eyles, C.H., Haynes, C.V., 1985. Sediment and pollen evidence for an early to mid-Holocene humid period in the eastern Sahara. *Nature* 314, 352–355.

Rochon, A., & de Vernal, A. 1994. Palynomorph distribution in recent sediments from the Labrador Sea. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 31(1), 115-127.

- Rochon, A.**, de Vernal, A. de, Turon, J.-L., Matthiessen, J., Head, M.J., 1999. Distribution of recent dinoflagellate cysts in surface sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent seas in relation to sea-surface parameters. *Am. Assoc. Stratigr. Palynol. Contrib. Ser.* 35, 1–146.
- Rochon, A.**, Lewis, J., Ellegaard, M., & Harding, I. C. 2009. The *Gonyaulax spinifera* (Dinophyceae) “complex”: Perpetuating the paradox?. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 155(1), 52-60.
- Rodriguez-Puebla, C.**, Encinas, A. H., Nieto, S., & Garmendia, J. 1998. Spatial and temporal patterns of annual precipitation variability over the Iberian Peninsula. *International Journal of Climatology*, 18(3), 299-316.
- Romano, B.**, Mincigrucci, G., Frenguelli, G., Bricchi, E., 1988. Airborne pollen content in the atmosphere of central Italy (1982–1986). *Experientia* 44, 625–629.
- Rongemaille, E.**, Bayon, G., Pierre, C., Bollinger, C., Chu, N. C., Fouquet, Y., Riboulot, V., Voisset, M. 2011. Rare earth elements in cold seep carbonates from the Niger delta. *Chemical Geology*, 286(3), 196-206.
- Rossi, V.**, Horton, B. P., Corbett, D. R., Leorri, E., Perez-Belmonte, L., & Douglas, B. C. 2011. The application of foraminifera to reconstruct the rate of 20th century sea level rise, Morbihan Golfe, Brittany, France. *Quaternary Research*, 75(1), 24-35.
- Rousseau, D.-D.**, Schevin, P., Ferrier, J., Jolly, D., Andreasen, T., Ascanius, S.E., Hendriksen, S.-E., Poulsen, U., 2008. Long-distance pollen transport from North America to Greenland in spring. *J. Geophys. Res. Biogeosciences* 113, 1-10.
- Rozoy, J. G.** 1978. Les derniers chasseurs: l'Épipaléolithique en France et en Belgique: essai de synthèse (Vol. 2). J.-G. Rozoy. *Bulletin de la société archéologique champenoise*. Numéro spécial Juin 1978.
- Ruddiman, W. F.** 1977. Late Quaternary deposition of ice-rafted sand in the subpolar North Atlantic (lat 40 to 65 N). *Geological Society of America Bulletin*, 88(12), 1813-1827.
- Ruddiman, W. F.**, & McIntyre, A. 1981. The North Atlantic Ocean during the last deglaciation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 35, 145-214.
- Ruffaldi, P.**, 1994. Relationship between recent pollen spectra and current vegetation around the Cerin peat bog (Ain, France). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 82, 97–112.
- Ruffaldi, P.**, Ritz, F., Richard, H., Dambrine, E., & Dupouey, J. L. 2004. Analyse pollinique de la mardelle d'Assenoncourt (Moselle, France): impact des pratiques agricoles sur la biodiversité végétale en milieu forestier. In *Colloque Sylva* (pp. 69-77).
- Ruprich-Robert, Y.**, Cassou, C., 2015. Combined influences of seasonal East Atlantic Pattern and North Atlantic Oscillation to excite Atlantic multidecadal variability in a climate model. *Clim. Dyn.* 44, 229–253.

S

Salavert, A. 2010a. Apport de l'archéobotanique à la compréhension des sociétés néolithiques: analyses anthracologiques et carpologiques de neuf sites rubanés de Moyenne-Belgique, 5200-5000 av. JC. Thèse de Doctorat. Université Paris 1.

Salavert, A. 2010b. Le pavot (*Papaver somniferum*) à la fin du 6e millénaire av. J.-C. en Europe occidentale. *Anthropobotanica*, 1(3), 3-16.

Salrach, J. M. 1988. Défrichement et croissance agricole dans la Septimanie et le Nord-Est de la Péninsule Ibérique. *Abbaye de Flaran*. « La croissance agricole ». 10, 1990.

Sampietro, M. L., Lao, O., Caramelli, D., Lari, M., Pou, R., Marti, M., Bertranpetit, J., Lalueza-Fox, C. 2007. Palaeogenetic evidence supports a dual model of Neolithic spreading into Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1622), 2161-2167.

Samson, S. D., & D'lemos, R. S. 1998. U–Pb geochronology and Sm–Nd isotopic composition of Proterozoic gneisses, Channel Islands, UK. *Journal of the Geological Society*, 155(4), 609-618.

Sanchez-Goñi, M.F., Turon, J.-L., Eynaud, F., Gendreau, S., 2000. European climatic response to millennial-scale changes in the atmosphere–ocean system during the last glacial period. *Quat. Res.* 54, 394–403.
Sangiorgi, F., Donders, T.H., 2004. Reconstructing 150 years of eutrophication in the north-western Adriatic Sea (Italy) using dinoflagellate cysts, pollen and spores. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 60, 69–79.

Sangiorgi, F., & Donders, T. H. 2004. Reconstructing 150 years of eutrophication in the north-western Adriatic Sea (Italy) using dinoflagellate cysts, pollen and spores. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 60(1), 69-79.

Sanquer, R., & Galliou, P. 1972. Garum, sel et salaisons en Armorique gallo-romaine. *Gallia*, 30(1), 199-223.

Schlesinger, M.E., Ramankutty, N., 1994. An oscillation in the global climate system of period 65-70 years. *Nature* 367, 723–726.

Schmidt, S., De Deckker, P., 2015. Present-day sedimentation rates on the southern and southeastern Australian continental margins. *Aust. J. Earth Sci.* 62, 143–150.

Schulting, R. J., & Richards, M. P. 2001. Dating women and becoming farmers: new palaeodietary and AMS dating evidence from the Breton Mesolithic cemeteries of Téviec and Hoëdic. *Journal of Anthropological Archaeology*, 20(3), 314-344.

Schulting, R., Tresset, A., & Dupont, C. 2004. From harvesting the sea to stock rearing along the Atlantic façade of north-west Europe. *Environmental Archaeology*, 9(2), 143-154.

Shackleton, N. J., & Opdyke, N. D. 1973. Oxygen isotope and palaeomagnetic stratigraphy of Equatorial Pacific core V28-238: Oxygen isotope temperatures and ice volumes on a 105 year and 106 year scale. *Quaternary research*, 3(1), 39-55.

Shakun, J. D., & Carlson, A. E. 2010. A global perspective on Last Glacial Maximum to Holocene climate change. *Quaternary Science Reviews*, 29(15), 1801-1816.

Sicre, M. A., Yiou, P., Eiriksson, J., Ezat, U., Guimbaut, E., Dahhaoui, I., Knudsen, K.L., Jansen, E., Turon, J. L. 2008. A 4500-year reconstruction of sea surface temperature variability at decadal time-scales off North Iceland. *Quaternary Science Reviews*, 27(21), 2041-2047.

- Sildever, S.**, Andersen, T.J., Ribeiro, S., Ellegaard, M., 2015. Influence of surface salinity gradient on dinoflagellate cyst community structure, abundance and morphology in the Baltic Sea, Kattegat and Skagerrak. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 155, 1–7.
- Sjögren, P.**, van der Knaap, W.O., van Leeuwen, J.F., 2015. Pollen dispersal properties of Poaceae and Cyperaceae: First estimates of their absolute pollen productivities. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 216, 123–131.
- Skoglund, P.**, Malmström, H., Raghavan, M., Storå, J., Hall, P., Willerslev, E., Gilbert, M.T.P., Götherström, A., Jakobsson, M. 2012. Origins and genetic legacy of Neolithic farmers and hunter-gatherers in Europe. *Science*, 336(6080), 466-469.
- Smirnov, A.**, Chmura, G.L., Lapointe, M.F., 1996. Spatial distribution of suspended pollen in the Mississippi River as an example of pollen transport in alluvial channels. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 92, 69–81.
- Sonesson, M.**, Carlsson, B. A, Callaghan, T.V., Halling, S., Björn, L.O., Bertgren, M., Johanson, U., 2002. Growth of two peat-forming mosses in subarctic mires: species interactions and effects of simulated climate change. *Oikos* 99, 151–160.
- Sorrel, P.**, Debret, M., Billeaud, I., Jaccard, S. L., McManus, J. F., & Tessier, B. 2012. Persistent non-solar forcing of Holocene storm dynamics in coastal sedimentary archives. *Nature geoscience*, 5(12), 892.
- Staines-Urías, F.**, Kuijpers, A., & Korte, C. 2013. Evolution of subpolar North Atlantic surface circulation since the early Holocene inferred from planktic foraminifera faunal and stable isotope records. *Quaternary Science Reviews*, 76, 66-81.
- Steidinger, K. A.** 1983. Reevaluation of toxic dinoflagellate biology and ecology. *Progress in phycological research*.
- Steinhilber, F.**, Beer, J., & Fröhlich, C. 2009. Total solar irradiance during the Holocene. *Geophysical Research Letters*, 36(19).
- Steinke, S.**, Mohtadi, M., Prange, M., Varma, V., Pittauerova, D., Fischer, H.W., 2014. Mid-to late-Holocene Australian-Indonesian summer monsoon variability. *Quaternary Science Reviews*, 93, 142-154.
- Stéphan, P.** 2008. Les flèches de galets de Bretagne: morphodynamiques passée, présente et prévisible. Thèse de Doctorat. Université de Bretagne Occidentale.
- Stéphan, P.** 2011. Colmatage sédimentaire des marais maritimes et variations relatives du niveau marin au cours des 6 000 dernières années en rade de Brest (Finistère). *Noröis*, (3), 9-37.
- Stéphan, P.**, & Goslin, J. 2014. Évolution du niveau marin relatif à l'Holocène le long des côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche: réactualisation des données par la méthode des «sea-level index points». *Quaternaire : Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 25(4), 295-312.
- Stéphan, P.**, Goslin, J., Paillet, Y., Manceau, R., Suanez, S., Vliet-Lanoë, V., Hénaff, A., Delacourt, C. 2015. Holocene salt-marsh sedimentary infilling and relative sea-level changes in West Brittany (France) using foraminifera-based transfer functions. *Boreas*, 44(1), 153-177.
- Stockmarr, J.**, 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores*, 13, 615-621.

Stuiver, M., & Reimer, P. J. 1993. Extended 14C data base and revised CALIB 3.0 14C age calibration program. *Radiocarbon*, 35(1), 215-230.

Sugita, S., 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *J. Ecol.*, 82, 881–897.

Sugita, S., Gaillard, M.-J., Broström, A., 1999. Landscape openness and pollen records: a simulation approach. *The Holocene* 9, 409–421.

Szymura, T.H., Szymura, M., 2013. Spatial variability more influential than soil pH and land relief on thermophilous vegetation in overgrown coppice oak forest. *Acta Soc. Bot. Pol.* 82 (1), 5–11.

T

Tarakçıoğlu, C., Yalçın, A., Bayrak, A., Küçük, M., Karabacak, H., 2003. Evaluation of nutritional status of hazelnut (*Corylus avellana* L.) grown in Ordu district by soil and plant analysis. *Journal of Agricultural Sciences, Ankara Univ.* (in Turkish), 9: 13–22.

Tauber, H., 1967. Investigations of the mode of pollen transfer in forested areas. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 3, 277–286.

Taylor, F. J. R. 1987. General group characteristics; special features of interest; short history of dinoflagellate study. *The biology of dinoflagellates*, 1-23.

Thomas, E. 1999. Evolution cenozoïque d'un domaine de socle: le massif armoricain apport de la cartographie des formations superficielles. Thèse de Doctorat. Université Rennes 1.

Thompson, D. W., & Wallace, J. M. 1998. The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. *Geophysical research letters*, 25(9), 1297-1300.

Thornalley, D. J., Elderfield, H., & McCave, I. N. 2009. Holocene oscillations in temperature and salinity of the surface subpolar North Atlantic. *Nature*, 457(7230), 711.

Thornalley, D. J., Blaschek, M., Davies, F. J., Praetorius, S., Oppo, D. W., McManus, J. F., Hall, I.R., Kleiven, H., Renssen, H., & McCave, I. N. 2013. Long-term variations in Iceland–Scotland overflow strength during the Holocene. *Climate of the Past*, 9(5), 2073-2084.

Thorpe, S., Fize, D., & Marlot, C. 1996. Speed of processing in the human visual system. *nature*, 381(6582), 520.

Tinévez, J. Y., Lorho, T., & Quesnel, L. 2006. Vestiges d'habitat du Néolithique moyen I à Quimper, lieu-dit Kervouyec Nevez (Finistère). *Internéo 6*, Journée d'information du 18 novembre 2006. Association pour les Études Interrégionales sur le Néolithique (Internéo), 67-76.

Tinner, W., & Lotter, A. F. 2001. Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. *Geology*, 29(6), 551-554.

Törnqvist, T. E., & Hijma, M. P. 2012. Links between early Holocene ice-sheet decay, sea-level rise and abrupt climate change. *Nature Geoscience*, 5(9), 601.

Tréguer, P., De La Rocha, C.L., 2013. The world ocean silica cycle. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 5, 477–501

Tréguer, P., Goberville, E., Barrier, N., L'Helguen, S., Morin, P., Bozec, Y., Rimmelin-Maury, P., Czamanski, M., Grossteffan, E., Cariou, T., others, 2014. Large and local-scale influences on physical and chemical characteristics of coastal waters of Western Europe during winter. *J. Mar. Syst.* 139, 79–90.

Tresset, A. 2002. De la mer au bétail en domaine atlantique: unité et diversité des processus d'apparition de l'élevage à la marge nord-ouest de l'Europe. *Anthropozoologica*, (36), 13-35.

Tresset, A. 2006. L'avifaune des sites mesolithiques et néolithiques de Bretagne (5500 à 2500 av. J.-C.): implications ethnologiques et biogéographiques. *Revue de Paléobiologie*, 24 (10), 83.

Trigo, R. M., Trigo, I. F., DaCamara, C. C., & Osborn, T. J. 2004. Climate impact of the European winter blocking episodes from the NCEP/NCAR Reanalyses. *Climate Dynamics*, 23(1), 17-28.

Troadec, P., Le Goff, R., 1997. Etat des lieux et des milieux de la rade de Brest et de son bassin versant. Phase Préliminaire du Contrat Baie Rade Brest. Edition Communauté Urbaine de Brest, 335 pp.

Trondman, A. K., Gaillard, M. J., Mazier, F., Sugita, S., Fyfe, R., Nielsen, A. B., Twiddle, C., Barratt, P., Birks, H.J.B., Bjune, A.E., Björkman, L., Broström, A., Caseldine, C., David, R., Dodson, J., Dörfler, W., Fischer, E., van Geel, B., Giesecke, T., Hultberge, T., Kalnina, L., Kangur, M., van der Knaap, P., Koff, T., Kunes, P., Lageras, P., Latalowa, M., Lechterbeck, J., Leroyer, C., Leydet, M., Lindbladh, M., Marquer, L., Mitchell, F.J.G., Odgaard, B.V., Peglar, S.M., Persson, T., Poska, A., Rösch, M., Seppä, H., Veski, S., Wick, L. 2015. Pollen-based quantitative reconstructions of Holocene regional vegetation cover (plant-functional types and land-cover types) in Europe suitable for climate modelling. *Global change biology*, 21(2), 676-697.

Turon, J.-L., 1984. Le palynoplancton dans l'environnement actuel de l'Atlantique nord-oriental : évolution climatique et hydrologique depuis le dernier maximum glaciaire. Thèse de Doctorat. Université de Bordeaux I.

Turon, J. L. 1984. Direct land/sea correlations in the last interglacial complex. *Nature*, 309(5970), 673-676.

Turon, J.-L., Lézine, A.-M., Denèfle, M., 2003. Land–sea correlations for the last glaciation inferred from a pollen and dinocyst record from the Portuguese margin. *Quat. Res.* 59, 88–96.

Tzedakis, P. C. 1993. Long-term tree populations in northwest Greece through multiple Quaternary climatic cycles. *Nature*, 364(6436), 437-440.

U

Urey, H. C. 1947. The thermodynamic properties of isotopic substances. *Journal of the Chemical Society (Resumed)*, 562-581.

V

van Berg, P. L. 1996. Mégalithisme et organisation de l'espace, art, architecture et traditions religieuses. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 353-365.

Van Vliet-Lanoë, B., Laurent, M., Hallégouët, B., Margerel, J. P., Chauvel, J. J., Michel, Y., Moguedet, G., Trautman, F., & Vauthier, S. 1998. Le Mio-Pliocène du massif armoricain. Données nouvelles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 326(5), 333-340.

van Vliet, A.J., Overeem, A., De Groot, R.S., Jacobs, A.F., Spieksma, F., 2002. The influence of temperature and climate change on the timing of pollen release in the Netherlands. *Int. J. Climatol.* 22, 1757–1767.

van Vliet-Lanoë, B., Goslin, J., Hallégouët, B., Hénaff, A., Delacourt, C., Fernane, A., Franzetti, M., Le Cornec, E., Le Roy, P., Penaud, A., 2014. Middle-to late-Holocene storminess in Brittany (NW France): Part I—morphological impact and stratigraphical record. *The Holocene*, 24, 4, 434–453.

van Vliet-Lanoë, B., Goslin, J., Hallégouët, B., Hénaff, A., Delacourt, C., Fernane, A., Franzetti, M., Le Cornec, E., Le Roy, P., Penaud, A., 2014. Middle-to late-Holocene storminess in Brittany (NW France): Part II—The chronology of events and climate forcing. *The Holocene*, 24(4), 434-453.

Vermoere, M., Vanhecke, L., Waelkens, M., Smets, E., 2000. A comparison between modern pollen spectra of moss cushions and Cundill pollen traps. *Grana* 39, 146–158.

Vidal, M., Dabard, M. P., Gourvenec, R., Le Hérisse, A., Loi, A., Paris, F., Plusquellec, Y., & Racheboeuf, P. 2011. Le Paléozoïque de la presqu'île de Crozon, Massif Armoricain (France). *Géologie de la France*, 1, 3-45.

Visset, L. 1979. Recherches palynologiques sur la végétation pleistocène et holocène de quelques sites du district phytogéographique de basse-loire. Thèse de doctorat, Université de Nantes.

Visset, L., L'Helgouac'h, J., & Bernard, J. 1996. La tourbière submergée de la pointe de Kerpenhir à Locmariaquer (Morbihan). Etude environnementale et mise en évidence de déforestations et de pratiques agricoles néolithiques. *Revue archéologique de l'Ouest*, 13(1), 79-87.

Visset, L., Cyprien, A. L., Carcaud, N., Ouguerram, A., Barbier, D., & Bernard, J. 2002. Les prémices d'une agriculture diversifiée à la fin du Mésolithique dans le Val de Loire (Loire armoricaine, France). *Comptes Rendus Palevol*, 1(1), 51-58.

Visset, L., & Bernard, J. 2006. Evolution du littoral et du paysage, de la presqu'île de Rhuys à la rivière d'Étel (Massif armoricain—France), du Néolithique au Moyen Âge. *ArchéoSciences. Revue d'archéométrie*, (30), 143-156.

von Cramon-Taubadel, N., & Pinhasi, R. 2011. Craniometric data support a mosaic model of demic and cultural Neolithic diffusion to outlying regions of Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*.

W

Waelbroeck, C., Labeyrie, L., Michel, E., Duplessy, J. C., McManus, J. F., Lambeck, K., Balbon, E., & Labracherie, M. 2002. Sea-level and deep water temperature changes derived from benthic foraminifera isotopic records. *Quaternary Science Reviews*, 21(1), 295-305.

Walanus, A., & Nalepka, D. 2010. Calibration of Mangerud's boundaries. *Radiocarbon*, 52(4), 1639-1644.

Walker, M. J., Berkelhammer, M., Björck, S., Cwynar, L. C., Fisher, D. A., Long, A. J., Lowe, J.J., Newnham, R.M., Rasmussen, S.O., & Weiss, H. 2012. Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch: a Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommittee on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). *Journal of Quaternary Science*, 27(7), 649-659.

Wall, D., Dale, B., Lohmann, G. P., & Smith, W. K. 1977. The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the North and South Atlantic Oceans and adjacent seas. *Marine micropaleontology*, 2, 121-200.

Wallace, J. M., & Gutzler, D. S. 1981. Teleconnections in the geopotential height field during the Northern Hemisphere winter. *Monthly Weather Review*, 109(4), 784-812.

Wanner, H., Solomina, O., Grosjean, M., Ritz, S. P., & Jetel, M. 2011. Structure and origin of Holocene cold events. *Quaternary Science Reviews*, 30(21), 3109-3123.

West, S., Charman, D. J., Grattan, J. P., & Cherburkin, A. K. 1997. Heavy metals in Holocene peats from south west England: detecting mining impacts and atmospheric pollution. *Water, Air, and Soil Pollution*, 100(3-4), 343-353.

Wheeler, M., Richardson, K. M., & Cotton, M. A. 1957. Hill-forts of northern France (Vol. 19). Society of Antiquaries of London.

Willcox, G. 2005. The distribution, natural habitats and availability of wild cereals in relation to their domestication in the Near East: multiple events, multiple centres. *Vegetation History and Archaeobotany*, 14(4), 534-541.

Wilson, S., Blake, C., Berges, J. A., & Maggs, C. A. 2004. Environmental tolerances of free-living coralline algae (maerl): implications for European marine conservation. *Biological Conservation*, 120(2), 279-289.

Wyns, R. 1991. Structural evolution of the Armorican basement during the Cenozoic deduced from analysis of continental paleosurfaces and associated deposits. *Geol. Fr*, 3, 11-42.

X

Xu, J., 1993. Studies on atmosphere spores and pollen and their influences on the sporepollen assemblages in the sediments of Huanghai sea. *Acta Bot. Sin.* (in Chinese), 1994, 36, 720-726.

Y

Yang, H., & Rose, N. 2005. Trace element pollution records in some UK lake sediments, their history, influence factors and regional differences. *Environment International*, 31(1), 63-75.

Z

Zaragosi, S., Eynaud, F., Pujol, C., Auffret, G.A., Turon, J.-L., Garlan, T., 2001. Initiation of the European deglaciation as recorded in the northwestern Bay of Biscay slope environments (Meriadzek Terrace and Trevelyan Escarpment): a multi-proxy approach. *Earth Planet. Sci. Lett.* 188, 493–507.

Zhao, Y., Xu, Q., Huang, X., Guo, X., Tao, S., 2009. Differences of modern pollen assemblages from lake sediments and surface soils in arid and semi-arid China and their significance for pollen-based quantitative climate reconstruction. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 156, 519–524.

Ziegler, P.A., 1992. European Cenozoic rift system. *Tectonophysics* 208, 91–111.

Zonneveld, K.A., Marret, F., Versteegh, G.J., Bogus, K., Bonnet, S., Bouimtarhan, I., Crouch, E., de Vernal, A., Elshanawany, R., Edwards, L., 2013. Atlas of modern dinoflagellate cyst distribution based on 2405 data points. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 191, 1–197.

Zumaque, J., Eynaud, F., & de Vernal, A. 2017. Holocene paleoceanography of the Bay of Biscay: Evidence for west-east linkages in the North Atlantic based on dinocyst data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 468, 403-413.

Annexes

Annexe A.

Perspectives de recherche : potentialités analytiques du maërl en Rade de Brest en tant que paléothermomètre

Lambert Clément, Penaud Aurélie, Vidal Muriel, Chauvaud Laurent, Grall Jacques, Martin Sophie, Legrand Erwann, Ragueneau Olivier

Plan du chapitre

VII.1.	LE MAËRL : UNE ALGUE CORALLINACEE TRES PRESENTE EN RADE DE BREST	297
VII.1.1.	Répartition actuelle	297
VII.1.2.	Mise en place des bancs de maërl.....	299
VII.2.	POTENTIALITES ANALYTIQUES DES SIGNAUX ISOTOPIQUES CARBONE ET OXYGENE	235
VII.2.1.	Matériels et méthodes	299
VII.2.1.1.	Cultures de brins de maërl actuels.....	299
VII.2.1.2.	Brins de maërl modernes dans les tops de carottes d'interface sur l'ensemble de la rade.....	302
VII.2.1.3.	Séquence au Sud de Plougastel présentant des niveaux de maërl sur les derniers 2 400 ans BP	302
VII.2.1.3.1.	Stage Master 1 Delphine Denis en 2003-2004 au LEMAR	302
VII.2.1.3.2.	Signal isotopique de la carotte G : reprise des données isotopiques dans le cadre de cette thèse ...	303
VII.2.2.	Résultats et exploitation des premières données	304
VII.2.2.1.	Brins de maërl issus des mésocosmes à température contrôlée	304
VII.2.2.2.	Signature géochimique du sommet des carottes d'interface	305
VII.2.2.3.	Evolution long-terme de la signature isotopique du maërl	307

VII.1. Le maërl : une algue corallinacée très présente en Rade de Brest

VII.1.1. Répartition actuelle

Des accumulations d'algues calcaires rouges corallinacées, vivant librement sur les fonds meubles infralittoraux, forment des bancs de maërl qui recouvrent plus d'un tiers de la superficie de la Rade de Brest (Figure VII.1). En Bretagne, les 3 espèces principales formant ces bancs sont *Lithothamnion corallioides* (sur les sédiments envasés), *Phymatholithon calcareum* (sur les sédiments grossiers) et, dans une moindre mesure, *Lithophyllum fasciculatum* (Grall et Hall-Spencer, 2003). Les épaisseurs des bancs peuvent varier de quelques centimètres à plusieurs mètres (Martin, 2005 ; Reixach, 2017), le plus épais au monde se trouvant au large de l'archipel des Glénan (Sud Bretagne) et mesure 16 m d'épaisseur (Augris et al., 1986). Les bancs de maërl bretons de la Rade de Brest font partie des plus vastes étendues d'Europe avec ceux de la Baie de Saint-Brieuc et de Belle-Ile-en-Mer, s'étendant chacun sur plusieurs dizaines de km² (Grall, dans Guillaumont, 2009).

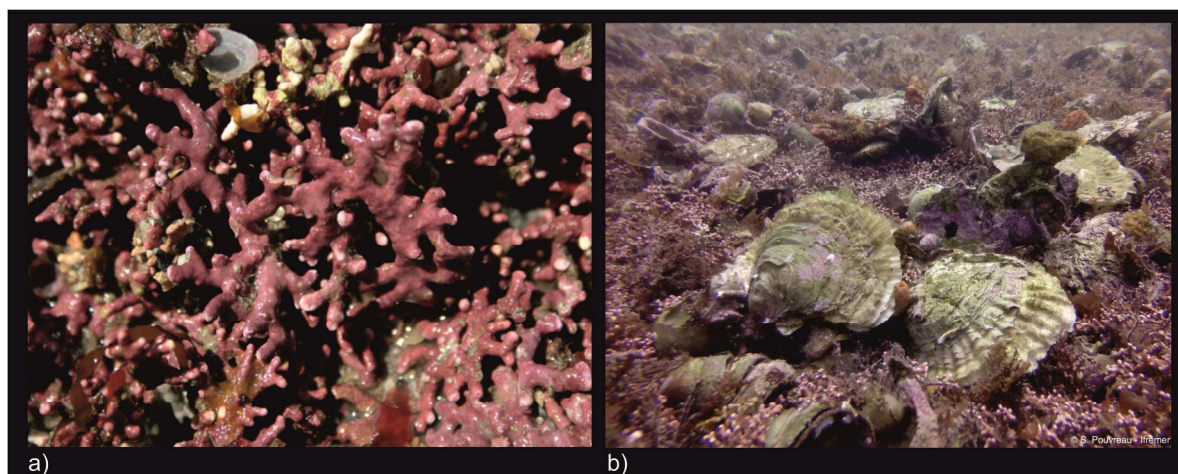


Figure VII.1: a) Photographies d'accumulations de maërl en milieu naturel dans le Parc Naturel Marin d'Iroise (© Agence des aires marines protégées) et b) Bivalves sur un banc de maërl de la Rade de Brest (© Ifremer/Stéphane Pouvreau).

Afin de garantir la préservation de leur activité photosynthétique, les brins de maërl sont généralement rencontrés dans des eaux peu turbides et à des profondeurs de l'ordre de 0 à 30 m. L'entassement des thalles, provoque la mort de ces algues par privation de lumière ainsi que le blanchiment consécutif des individus des couches inférieures (Grall, 2002). Les courants subis par les bancs de maërl de la Rade de Brest ont une vitesse de l'ordre de 1 à 10 cm/s. Au-delà de cette vitesse, une trop forte énergie devient limitante pour leur prolifération. L'hydrodynamisme doit cependant être suffisant pour empêcher la sédimentation de matériel fin qui recouvrirait alors les thalles et empêcherait leur activité photosynthétique (Bosence, 1979). Un autre facteur limitant pour la croissance du maërl est la dessiccation. Ainsi, la limite supérieure d'un banc est généralement définie par les plus basses marées de vives eaux. Le maërl a cependant la capacité de se développer dans des conditions physico-chimiques assez variables et montre une bonne résistance face à des

variations de température ou salinité (i.e. tant que le milieu euryhalin dans lequel il prolifère reste dans une gamme de salinité comprise entre 30 et 40 psu ; *Joubin, 1910 ; Lüning, 1990*). Ainsi dans la Rade de Brest, les bancs de maërl se rencontrent dans des zones à l'hydrodynamisme relativement faible, correspondant aux plateaux envasés peu profonds (i.e. dans le bassin Nord, au débouché de l'Elorn et au nord de la presqu'île de Plougastel ; et dans le bassin sud, au débouché de l'Aulne : le long de la presqu'île de Crozon ainsi que de la Baie de Daoulas au sud de la presqu'île de Plougastel ; Figure VII.2).

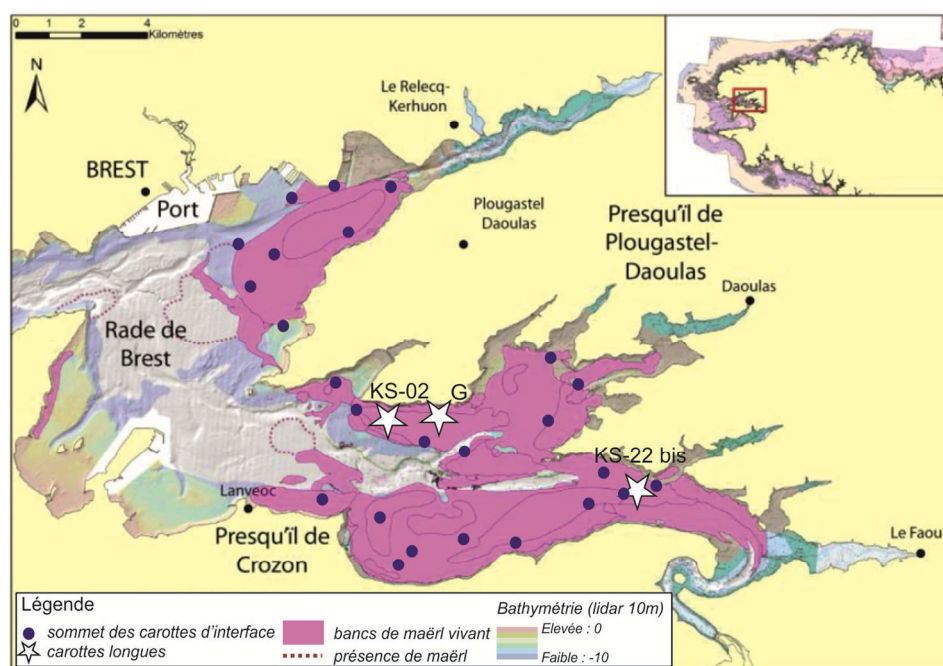


Figure VII.2: Répartition des bancs de maërl en Rade de Brest (données IUEM), des carottes d'interface ayant servi à l'étude préliminaire de calibration des signaux isotopiques sur maërl, et des séquences sédimentaire holocènes étudiées dans cette thèse avec des alternances maërl-vase.

Les bancs de maërl constituent un réservoir de biodiversité et une zone de nurserie pour les bivalves et autres petits poissons (*Grall, dans Guillaumont, 2009*). Dans les années 1970, son extraction représentait jusqu'à 600 000 tonnes/an en France. Bien que son prélèvement soit aujourd'hui interdit en Rade de Brest, il est encore exploité à travers le pays (i.e. complément alimentaire pour le bétail, traitement des eaux-usées, industries pharmaceutique et cosmétique ; *Grall, 2002*), son exploitation constituant l'une des principales activités de l'industrie de l'algue en France (*Birckett et al., 1998*).

VII.1.2. Mise en place des bancs de maërl

La vitesse de remontée du niveau marin s'infléchit fortement en Rade de Brest autour de 6 000 ans Cal. BP (*Goslin et al., 2015*) et atteint un niveau quasi identique à l'actuel à partir de 3 000 ans Cal. BP (*Gregoire et al., 2016*). Avec la mise en place de la dynamique tidale et des conditions hydrodynamiques actuelles, débutent les toutes premières phases de colonisation du maërl observées dans la rade. Les plus anciennes traces bretonnes de maërl sont retrouvées au niveau du banc de l'archipel des Glénans et sont datées autour de 5 862 ans Cal. BP (*Grall et Spencer, 2003*), tandis que les plus anciennes traces de maërl datées en Rade de Brest donnent un âge d'environ 2 025 ans Cal. BP d'après *Gregoire et al. (2016)* et d'environ 2 400 ans BP d'après cette thèse, soit la fin de l'Age du Fer - début de la période gallo-romaine. De plus, une étude récente a mis en évidence 5 étapes principales de colonisations successives : 1 800-1 400, 1 150-1 090, 520-400, 330-170, et 80 ans Cal. BP à nos jours (*Reixach, 2017*).

VII.2. Potentialités analytiques des signaux isotopiques carbone et oxygène

Certains auteurs ont rapproché les variations du $\delta^{18}\text{O}$ sur une séquence de maërl fossile avec les variations de SST en Irlande du Nord induites par la variabilité climatique naturelle de type NAO (*Halfar et al., 2000*). Aussi, certaines études récentes sur le $\delta^{18}\text{O}$ du maërl discutent le lien entre fractionnement isotopique du maërl et variations de température des eaux de surface (*Denis, 2004 ; Darrenougue, 2013*). Pour autant, aucun travail de calibration n'est jusqu'à présent pleinement satisfaisant et nous avons ainsi tenté de calibrer une relation potentielle « $\delta^{18}\text{O}$ maërl - température » à partir d'études en mésocosmes, avant de discuter l'évolution du signal paléoenvironnemental holocène « $\delta^{18}\text{O}$ maërl ».

VII.2.1. Matériels et méthodes

VII.2.1.1. Cultures de brins de maërl actuels

Afin de tester la potentialité analytique du maërl en tant que paléothermomètre et de discuter l'impact de la température sur le fractionnement isotopique de cette algue, des brins vivants ont été disposés à la station biologique de Roscoff dans des mésocosmes (i.e. aquariums en milieu contrôlé) à températures contraintes pendant 5 mois (Figure VII.3c). Le seul paramètre variant était la température (10 ; 13,7 ; 17 et 20 °C). Ce travail est issu d'une collaboration avec Sophie Martin et d'un doctorant, Erwann Legrand, qui travaille sur les effets de l'acidification des masses d'eau (variations de température et pH) sur les réseaux trophiques à partir de mésocosmes. Des analyses isotopiques de l'oxygène et du carbone ont par la suite été réalisées à partir de ces brins pour observer l'influence de la seule variation du paramètre « température » sur le fractionnement isotopique des algues lors de la formation des carbonates.

La croissance des brins est très lente, variant entre 0,4 et 0,6 mm/an (*Wilson et al., 2004 ; Blake et Maggs, 2003*). Des études récentes, menées sur des individus incubés, ont mis en évidence un métabolisme différentiel selon les saisons : croissance accrue en termes de production de

carbonates lorsque la productivité primaire est plus élevée, et inversement en hiver. Aussi, les différentes morphologies de croissance mises en évidence par *Cabioch (1988)* montrent un accroissement multidirectionnel selon une succession de stries (Figure VII.4).

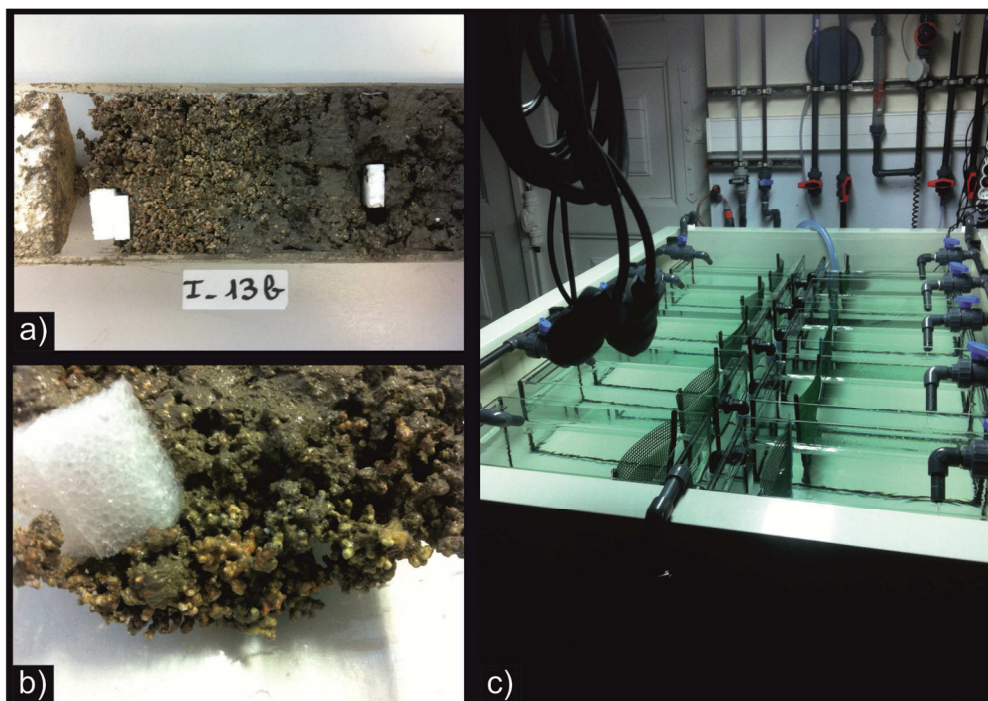


Figure VII.3: a et b) Brins de maërl dans les carottes sédimentaires de la Rade de Brest ; c) mésocosmes à températures contraintes à la station biologique de Roscoff.

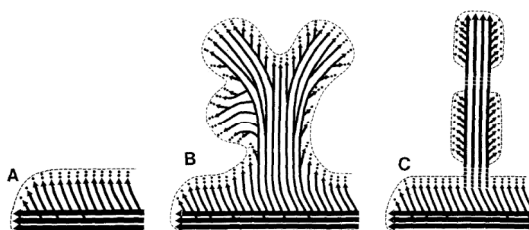


Figure VII.4: Croissance d'un thalle de maërl (*Cabioch, 1988*).

Ces stries sont également mises en évidence grâce aux photos réalisées à la loupe binoculaire sur les coupes longitudinales des brins de maërl issus des mésocosmes (Figure VII.5). Le signal le plus récent est porté par la dernière ride de croissance, la plus externe, à l'extrémité du brin.

Au sortir des mésocosmes, les brins de maërl ont été inclus dans une résine afin de pouvoir être découpés dans la longueur, et de pouvoir visualiser et prélever les dernières stries de croissance. Compte-tenu du temps de croissance extrêmement lent du maërl, il convient d'utiliser un micro-foret de grande précision pour extraire suffisamment de carbonates nécessaires aux analyses isotopiques. Le protocole est le suivant :

- Couler la résine de polyester ESCIL sodi-33 sur les brins de maërl préalablement disposés dans des moules en silicone (Figure VII.5a).
- Mettre à l'étuve (33°C) pour la nuit.
- Une fois la résine sèche, elle est découpée en tranche à l'aide de deux lames de 0,6 et de 0,4 cm d'épaisseur, avec une arrivée d'eau continue pour lubrifier le contact.
- Collage de l'échantillon découpé sur une lame en verre pour l'observation (Figure VII.5b).
- Utilisation de la micro-foreuse « MicroMill » pour récupérer les carbonates (Figure VII.5c,h). Le foret pénètre les brins de maërl sur une épaisseur de 50 µm. La précision du foret ne nous permettant pas de sélectionner uniquement la dernière ride de croissance, une portion plus large a été extraite en prenant en considération le fait que chaque brin de maërl, avant sa mise en mésocosme, est issu du même environnement en Rade de Brest et donc que leur signal isotopique « pré-mésocosme » sera identique, n'influençant pas l'offset éventuellement observé sur nos sorties de mésocosmes.
- Passage de la poudre des échantillons forés au spectromètre de masse GasBench II (Thermo Fisher Scientific) du Pôle Spectrométrie Océan (PSO, IUEM).

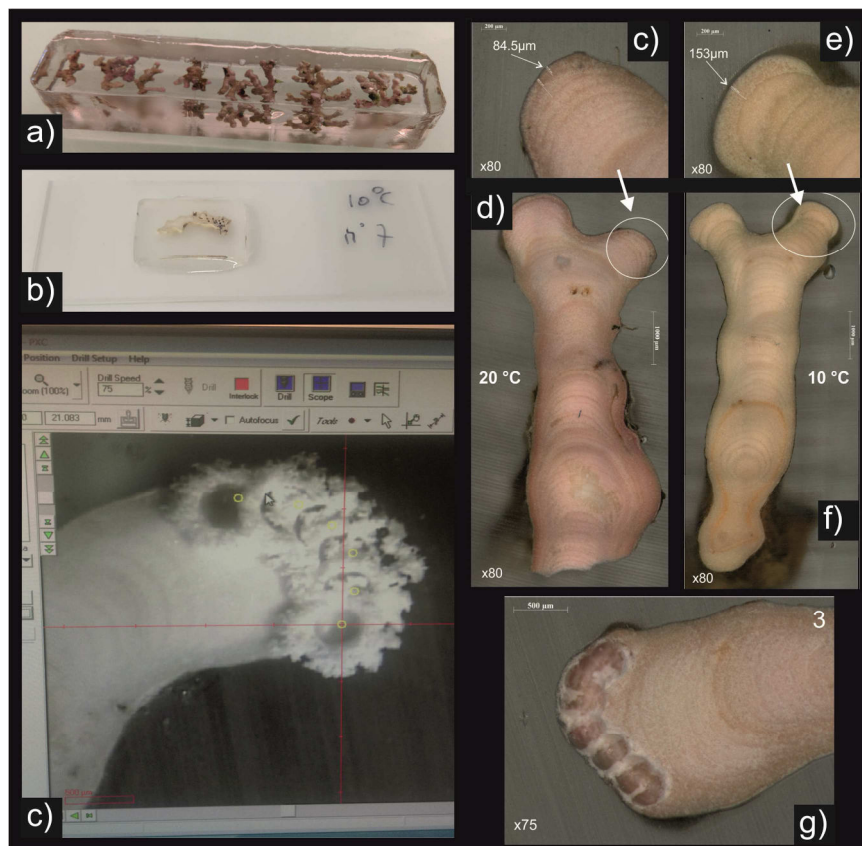


Figure VII.5: a) Brins inclus dans la résine, b) section pour observation sous loupe binoculaire, c) forage d'un brin avec la foreuse micro-mill, d-h) différents brins observés à la loupe binoculaire venant de mésocosmes à 20°C (d) et 10 °C (e), dont les zooms, (f) et (g) respectivement, mettent en évidence les stries de croissance et points de forage pour le prélèvement des carbonates de la dernière strie h).

VII.2.1.2. Brins de maërl modernes dans les tops de carottes d'interface sur l'ensemble de la rade

Des brins de maërl pigmentés en rouge (i.e. modernes) ont été prélevés sur les sommets de 30 carottes d'interfaces issues de la campagne SERABEQI (IFREMER ; Figure VII.2). Les analyses géochimiques menées permettent ainsi de cartographier les signaux isotopiques et élémentaires sur les carbonates du maërl « actuel » en Rade de Brest et de discuter les effets potentiels des apports fluviaux/marins sur les signaux enregistrés. Les échantillons ont été broyés au mortier et au pilon afin de moyenner le signal à l'échelle du brin prélevé et d'obtenir une signature témoignant de plusieurs années de croissance, 50 ans au maximum. En effet, si l'on considère que 0,5 mm/an est pris comme croissance moyenne du brin, alors des brins de 1 à 2 cm maximum collectés sur les tops de carotte représenteraient environ 40 ans de croissance. Chaque échantillon a été pesé sachant que la détection est optimale au Gas Bench II (PSO, IUEM), pour les analyses isotopiques, pour des masses comprises entre 100 et 150 μg de carbonates.

VII.2.1.3. Séquence au Sud de Plougastel présentant des niveaux de maërl sur les derniers 2 400 ans BP

VII.2.1.3.1. Stage Master 1 Delphine Denis en 2003-2004 au LEMAR

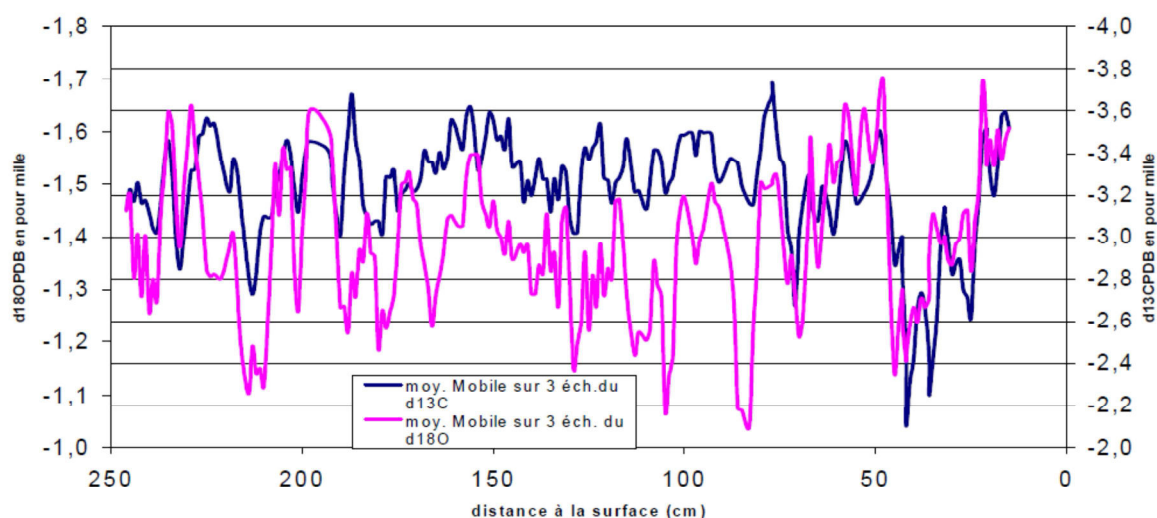


Figure VII.6: Comparaison des variations des données isotopiques de l'oxygène (en rose) et du carbone (en bleu) mesurées sur la carotte G (358 cm de longueur). Dans le rapport de Master 1 (D. Denis, LEMAR, 2004), seules les données jusqu'à 250 cm sont présentées bien qu'elles aient été obtenues sur 311 cm au total (arrivée tardive des dernières analyses). Les données ont été fournies par L. Chauvaud (LEMAR, IUEM).

Précédemment, des données $\delta^{18}\text{O}$ sur maërl avaient été acquises sur l'ensemble de la carotte G (358 cm de long ; Figure VII.2) par le LEMAR en 2003-2004 (stage Master 1 D. Denis, 2004 ; encadrement L. Chauvaud ; Figure VII.6), mettant en évidence une variabilité haute-fréquence du signal isotopique avec des amplitudes de l'ordre de 1 à 2 ‰. Leur protocole consistait alors à : i) prélever des brins de maërl tous les centimètres, ii) les nettoyer à l'eau distillée puis à l'hypochlorite

de sodium à 10% afin d'éliminer les résidus de matière organique et, iii) une fois séchés et broyés, à les envoyer pour analyses à l'Université de Standford (i.e. échantillons acidifiés avec de l'acide phosphorique 100% à 70°C pendant 470 secondes et analysés avec un passeur automatique d'échantillons de carbonates Finnigan MAT Kiel III, couplé à un spectromètre de masse Finnigan MAT 252). Ainsi, dans le cadre de cette thèse, nous avons tenté de reprendre ce signal $\delta^{18}\text{O}$ qui n'avait pas été calé en âge à l'époque de ce travail de Master (cf. Figure VII.6).

Ayant récupéré seulement 200 cm de sédiments de la carotte G dans le cadre de cette thèse (158-358 cm ; cf. Figure VII.7), nous avons pu obtenir des contraintes ^{14}C pour plus de la moitié de la carotte, mais nous n'avons pas pu contraindre sa stratigraphie entre 0 et 158 cm (intervalle où nous n'avons pas pu réaliser d'analyses palynologiques, d'où le composite fait avec la carotte KS-02 ; cf. Figures VII.2 et VII.7).

VII.2.1.3.2. Signal isotopique de la carotte G : reprise des données isotopiques dans le cadre de cette thèse

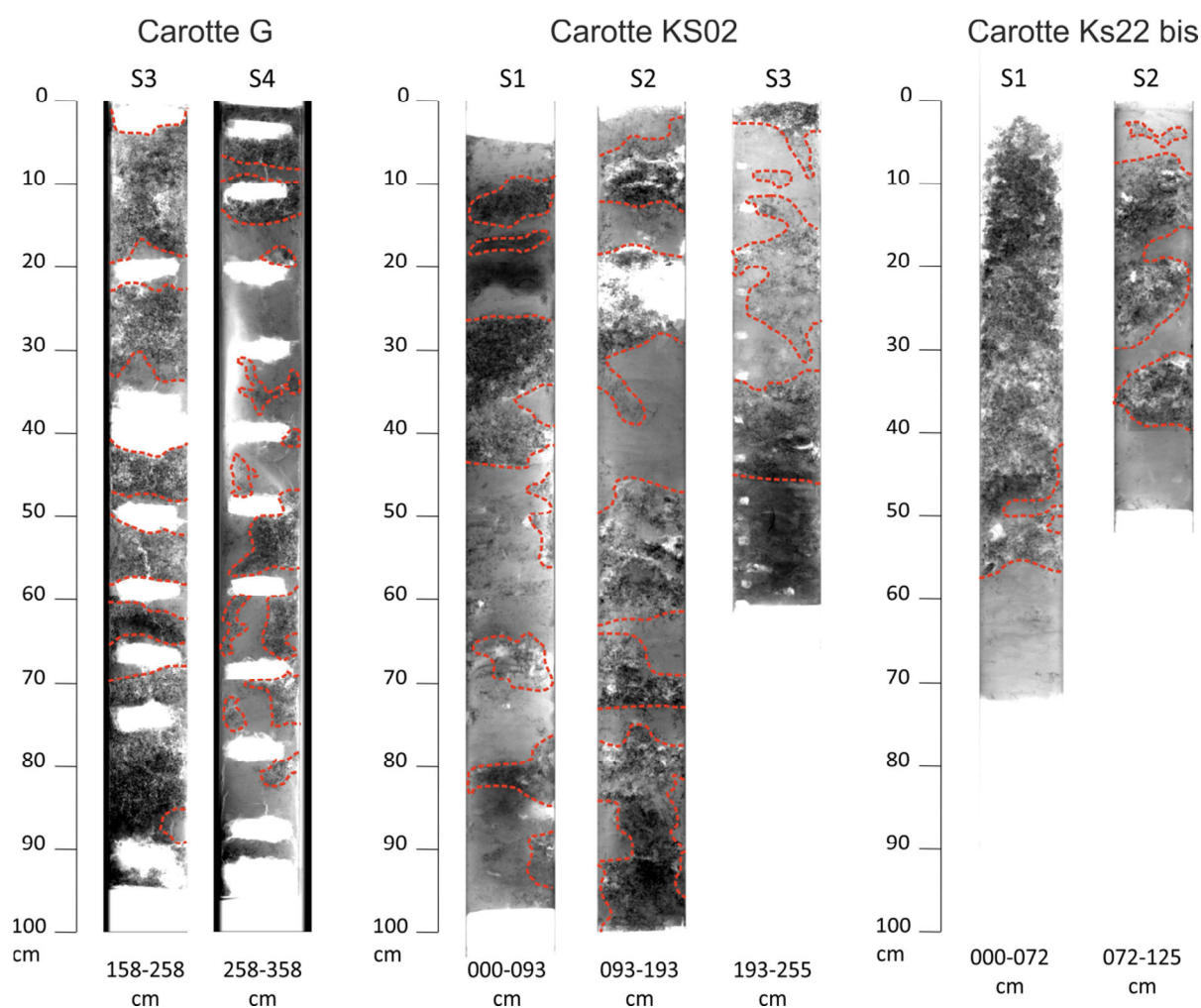


Figure VII.7: Radiographies RX des trois carottes étudiées pendant cette thèse et présentant des passées à maërl. Les lignes pointillées délimitent les principaux niveaux de maërl. Les radiographies RX de la carotte G ont été faites après échantillonnages.

La carotte G a été prélevée au niveau du banc de Rozegat, sur le plateau du Sud de la presqu'île de Plougastel (Figure VII.2). De nombreux niveaux de maërl sont présents tout le long de cette carotte, séparés par des niveaux silto-argileux, de la même manière que pour les carottes KS-02 et KS-22bis (Figures VII.2 et VII.7) qui n'ont pas été étudiées pour leurs signatures isotopiques, comme la carotte G, avec une résolution d'analyse centimétrique. Sur ces deux autres carottes, des analyses $\delta^{18}\text{O}$ sur foraminifères benthiques, ainsi que des analyses en métaux traces sur maërl, ont été acquises et sont présentées dans le sous-chapitre précédent.

VII.2.2. Résultats et exploitation des premières données

VII.2.2.1. Brins de maërl issus des mésocosmes à température contrôlée

Les données isotopiques réalisées sur les brins de maërl issus des mésocosmes ont été reportées dans le tableau de la Figure VII.8, en fonction de la température du milieu de culture dans lesquels ils ont été laissés 5 mois. Ces résultats, très préliminaires, tendraient (en dépit de leur faible représentativité) à considérer que le fractionnement isotopique lors de la croissance carbonatée du maërl est bien influencé par la température du milieu ambiant. Cependant, l'évolution mesurée du signal $\delta^{18}\text{O}$ en fonction de la température est difficile à interpréter et à calibrer. Il n'apparaît en effet pas de relation claire. Cependant, si l'on exclut les 2 mesures faites à partir de masses de carbonates critiques ($<100 \mu\text{g}$ alors que le Gas Bench II requiert 100 à 150 μg de matériel), 2 résultats relativement proches et de l'ordre de $-1,7\text{‰}$ peuvent être isolés pour des températures contraintes à 17 et 20°C (données entourées en rouge sur la Figure VII.8).

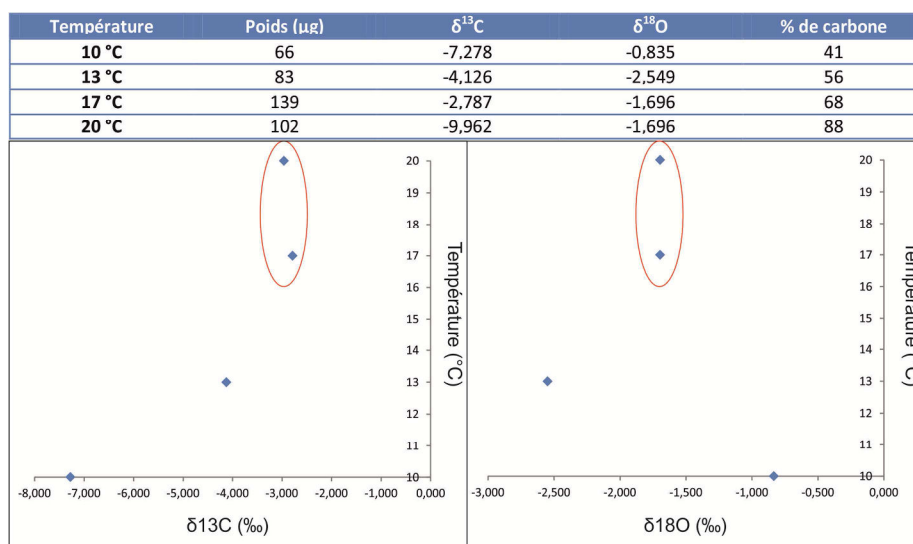


Figure VII.8: Signature $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$ des brins de maërl issus des mésocosmes à température contrôlée.

La calibration d'Epstein et al. (1953), améliorée par Brand et al. (2013) et réalisée sur mollusques (Figure VII.9), était discutée dans le cadre du stage Master 1 de D. Denis (2004) pour

l'interprétation du signal maërl en tant que paléothermomètre. Cette calibration suggère un signal $\delta^{18}\text{O}$ de l'ordre de -1 à -2‰ pour des températures légèrement supérieures à 20°C. Cependant, les effets vitaux liés aux métabolismes du maërl ou des mollusques ne vont probablement pas induire un fractionnement isotopique identique. Etant donné le peu de données issues des cultures maërl en mésocosmes obtenues dans le cadre des expériences avec Roscoff, et la relation établie entre signal $\delta^{18}\text{O}$ des mollusques et température par *Brand et al. (1953)*, nous interpréterons qualitativement le signal $\delta^{18}\text{O}$ maërl par le fait qu'un alourdissement du signal reflètera des phases de refroidissement du milieu ambiant dans lequel les algues construisent leurs thalles carbonatés, et inversement.

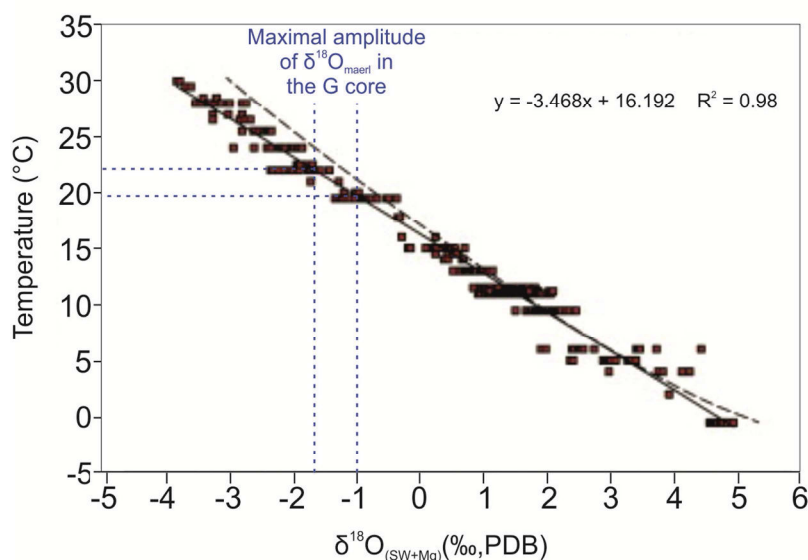


Figure VII.9: Signature $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$ de mollusque en fonction de la température des eaux dans lesquelles les individus bio-précipitent leurs coquilles carbonatées (d'après *Brand et al., 2013*).

Enfin, compte tenu du diamètre du foret et du faible temps de croissance en culture du maërl, il était difficile de sélectionner précisément la strie de croissance la plus externe, et la portion de carbonate supplémentaire prélevée a pu influencer la mesure. Ainsi, nous ne pouvons pas proposer une réelle calibration de la relation : $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates du maërl-températures. D'autres paramètres environnementaux tels que la salinité ou le pH pourraient à l'avenir être testés comme autant de variables additionnelles visant à améliorer la calibration du fractionnement isotopique du maërl.

VII.2.2.2. Signature géochimique du sommet des carottes d'interface

Des cartes représentant la répartition des signatures géochimiques du maërl en Rade de Brest ont été réalisées selon une méthode d'interpolation statistique entre données ponctuelles via le logiciel ArcGis suite à l'analyse des sommets de 30 carottes d'interfaces (Figure VII.10).

Les signaux isotopiques présentent une forte hétérogénéité au sein même de la rade (de 0,40 à -2 ‰ pour le signal $\delta^{18}\text{O}$ et de -5 à -2,5 ‰ pour le signal $\delta^{13}\text{C}$). Même si les valeurs obtenues sur les brins issus des mésocosmes sont un peu plus faibles, la fourchette de leurs variations semble a priori comparable à celle observée sur les échantillons modernes distribués sur l'ensemble de la Rade de Brest. De tels écarts en Rade de Brest (Figure VII.10) pourraient être dus à un biais introduit par la

stratégie d'échantillonnage et le fait que certains brins de maërl blancs (et donc plus anciens) ont été récoltés dans la partie sommitale des carottes d'interface quand des brins pigmentés n'étaient pas présents. De plus, les valeurs les plus faibles correspondent également aux zones les plus intensément draguées par les chalutiers (*Graal, comm. pers.* ; Figure VII.11), correspondant donc à des zones fortement modifiées.

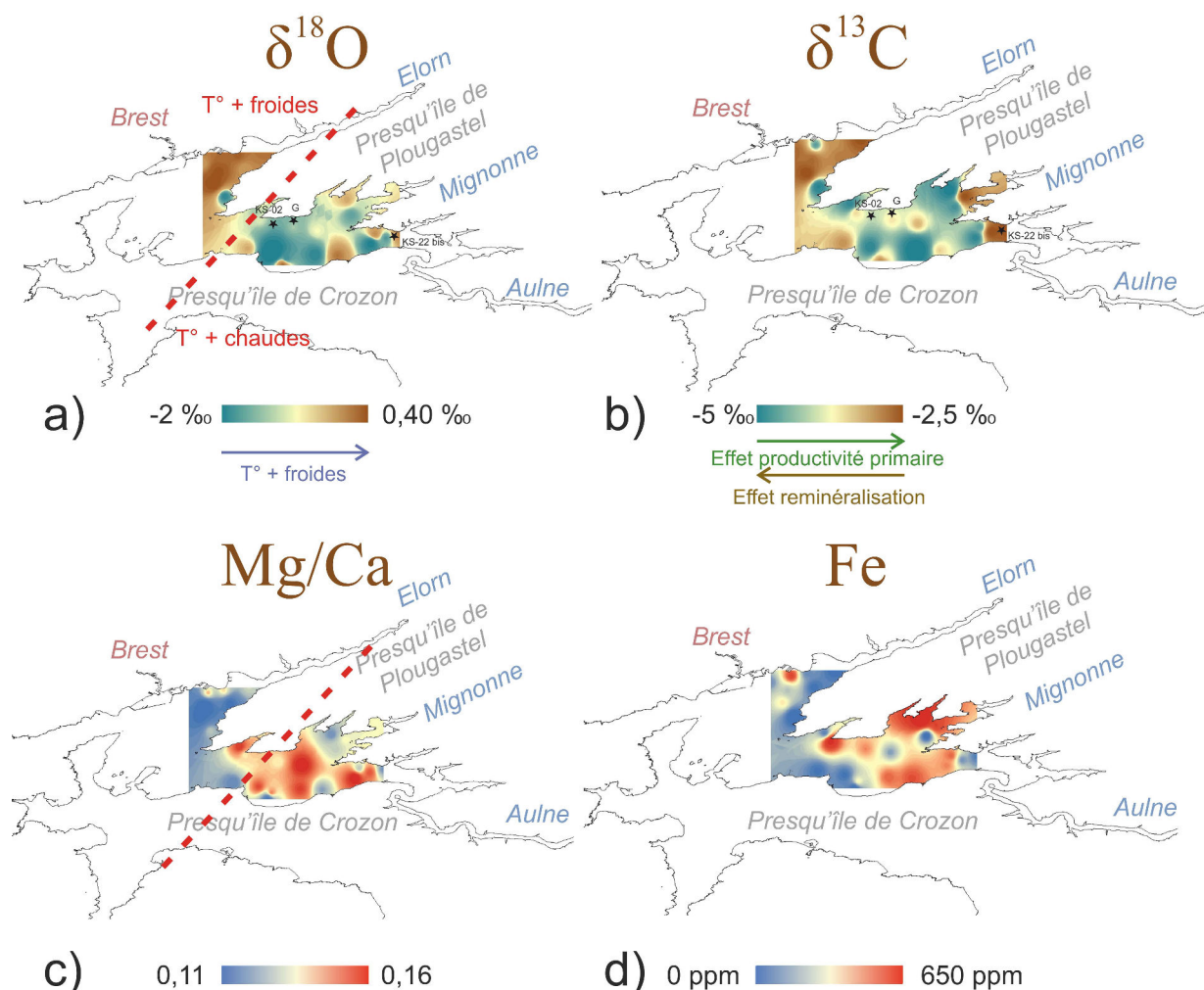


Figure VII.10: Cartes réalisées à l'aide du logiciel ArcGis selon une méthode d'interpolation statistique entre pointeurs, présentant la répartition des rapports isotopiques de l'oxygène et du carbone en rade de Brest à partir des analyses sur le maërl de 30 sommets de carottes d'interface.

Pourtant, certains éléments ressortent des cartes (Figure VII.10) et nous laissent à penser que les valeurs moyennes mesurées (i.e. correspondant à plusieurs années voire décennies de croissance) pourraient refléter une réalité hydrographique :

1) La partie Est de la Rade de Brest (i.e. secteur Aulne-Daoulas) se situe au débouché de la rivière ayant le débit le plus important (i.e. 20,40 m³/s ; *Troadec et al., 2000*). La zonation observée dans les signaux bio-géo-chimiques présentés en Figure VII.10 (trait rouge en pointillés) délimite ainsi cette partie sous influence fluviale majoritaire par un $\delta^{18}\text{O}$ globalement plus faible que dans les autres parties de la Rade de Brest (NB : le rapport Mg/Ca, classiquement utilisé comme paléothermomètre, pourrait corroborer cette observation), pouvant refléter la signature d'eaux plus froides et moins salées dans la partie orientale de la rade. Toujours dans ce secteur, l'important taux

de Fer à l'état trace dans les carbonates du maërl nous confirme l'importance de l'influence fluviale, ce dernier étant issu du lessivage des sols des bassins versants. Dans les zones qui présentent le plus fort taux de Fer, et qui se répartissent majoritairement à l'embouchure de l'Aulne, une forte présence d'indices polliniques de culture est aujourd'hui enregistrée (Lambert *et al.*, 2017). Considérant les résultats du signal $\delta^{13}\text{C}$, même si de fortes valeurs sont observées directement aux débouchés des principales rivières, pouvant indiquer une augmentation localisée de la productivité primaire en lien avec les apports de nutriments par les fleuves, le signal est globalement allégé dans le bassin sud de la Rade de Brest.

2) A l'inverse, la partie ouest de la Rade de Brest et le secteur de l'Elorn se trouvent sous influence marine dominante (Gregoire *et al.*, 2016), comme pourrait l'indiquer le faible taux de Fer détecté d'où une diminution de l'influence fluviale. L'alourdissement du signal $\delta^{18}\text{O}$ et la diminution du rapport Mg/Ca pourraient également refléter les eaux plus chaudes et salées de la mer d'Iroise passant par le goulet. Les variations des rapports isotopiques analysés dans les carottes longues de la Rade de Brest pourraient donc être discutées à la lumière de ces résultats.

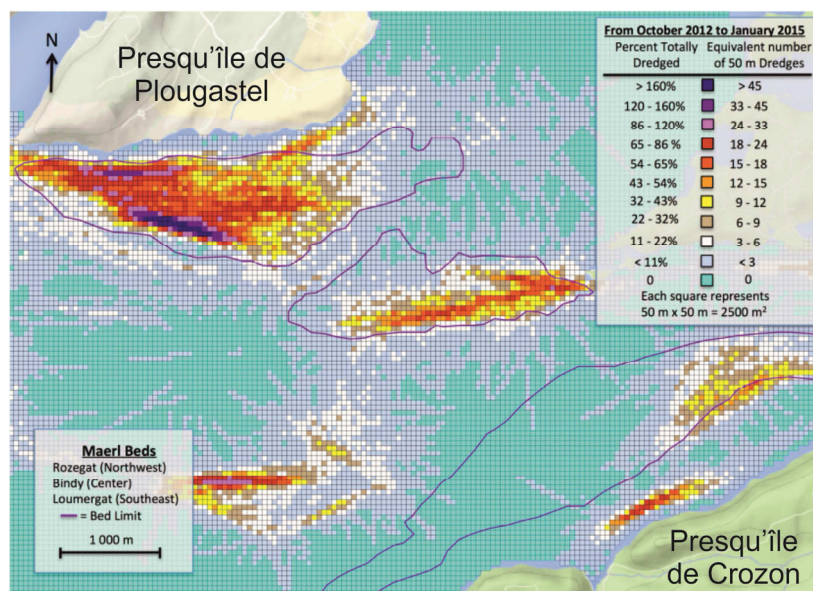


Figure VII.11: Répartition des zones de dragages au sud de la presqu'île de Plougastel entre 2012 et 2015 (d'après Pantalos *et al.*, 2014).

VII.2.2.3. Evolution long-terme de la signature isotopique du maërl

Les analyses palynologiques menées sur la carotte G (cf. sous-chapitre VI) ont été réalisées sur les derniers 200 cm de la carotte, les 158 premiers centimètres ayant été utilisés pour des analyses chimiques au LEMAR en 2003-2004 (cf. annexe E).

Dans le sous-chapitre précédent, un modèle d'âge a été réalisé à partir d'une interpolation linéaire entre 6 pointeurs ^{14}C issus de coquilles de gastéropodes. Ces dates nous fournissent ainsi des horizons repères entre 158 et 358 cm, permettant de dater la moitié basale du signal isotopique maërl de la carotte G acquis en 2003-2004 sur l'ensemble de la carotte.

Après avoir rapproché le signal $\delta^{18}\text{O}$ maërl et le signal $\delta^{18}\text{O}$ NGRIP1 sur la base de 3 dates ^{14}C connues pour la carotte G, nous avons rajouté 3 pointeurs stratigraphiques pour la moitié supérieure de la carotte G sur la base de grandes tendances communes aux 2 enregistrements. Les enregistrements très haute résolution pour ces 2 séries isotopiques laissent en effet déjà présager à l'époque d'acquisition des données qu'une telle comparaison pourrait être envisageable (cf. *D. Denis, 2004*). De plus, l'allure très semblable des courbes $\delta^{18}\text{O}$ NGRIP1 et $\delta^{18}\text{O}$ maërl au sommet de la séquence (section 0-70 cm de la carotte G versus 0-600 ans BP de NGRIP1) laisse présager à fortiori qu'il est possible de retrouver d'autres parallélismes entre les deux jeux de données tout du long de la carotte G.

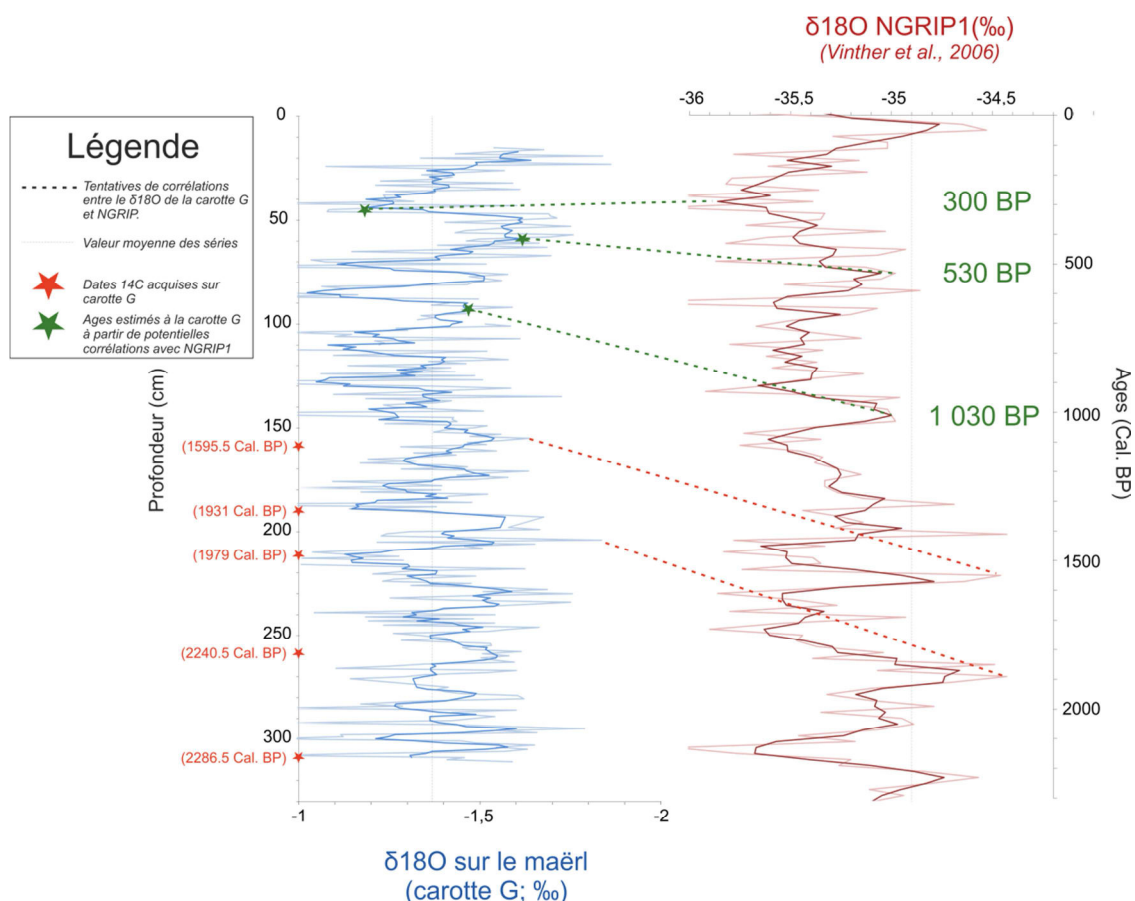


Figure VII.12: Tentatives de corrélation entre les enregistrements des signaux isotopiques de la carotte G en profondeur avec les enregistrements des signaux isotopiques de NGRIP1.

Suite à ces corrélations (Figure VII.12), un modèle d'âge complet pour l'ensemble de la carotte G a été élaboré (Figure VII.13). Ce modèle d'âge part du postulat que : i) le signal $\delta^{18}\text{O}$ maërl pourrait représenter un paléothermomètre robuste, ii) les téléconnexions entre hautes et moyennes latitudes entraînent un synchronisme entre la réponse de la variabilité climatique haute fréquence enregistrée en Rade de Brest et la variabilité climatique haute fréquence enregistrée au Groenland, reflétant les fluctuations climatiques à plus grande échelle de l'Hémisphère Nord.

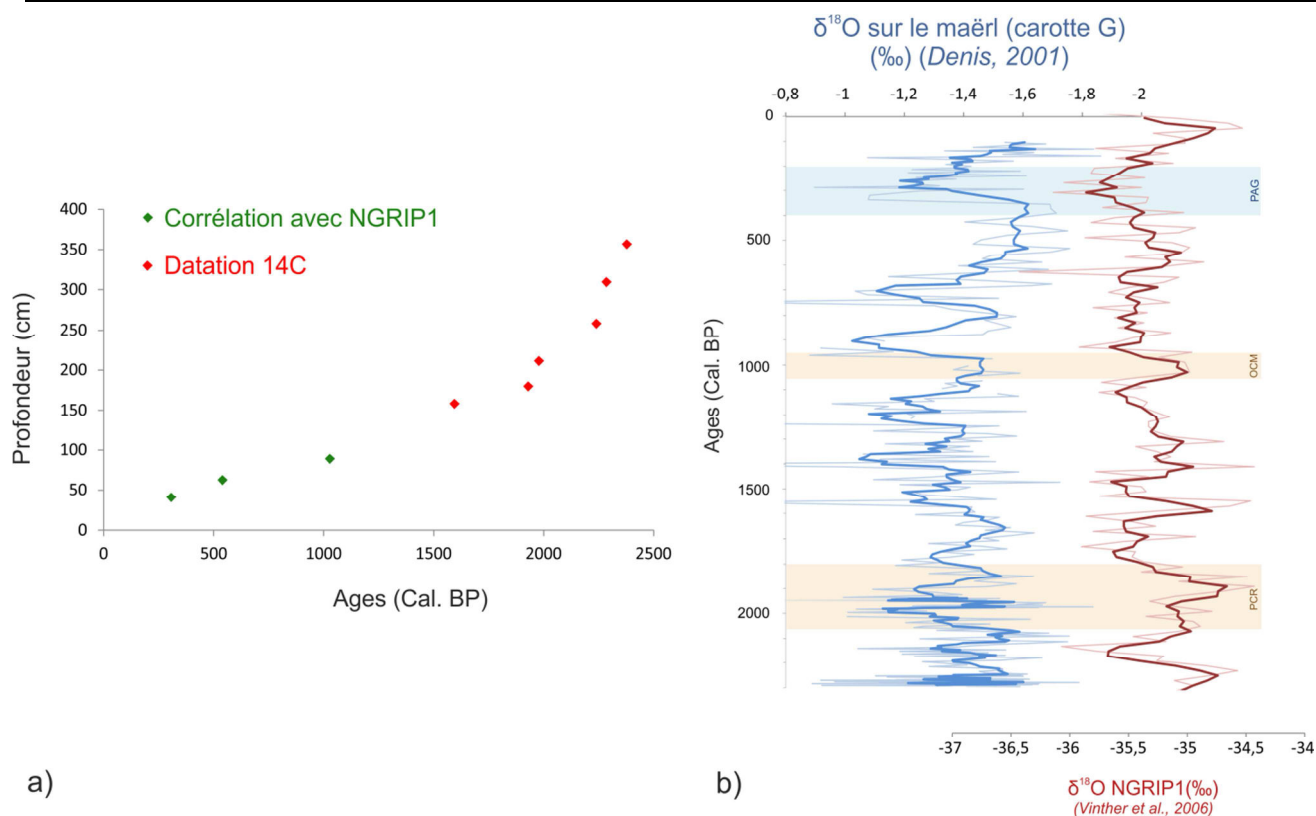


Figure VII.13: a) Modèle d'âge de la carotte G réalisé à partir de la corrélation entre le signal isotopique $\delta^{18}O$ maërl et le signal $\delta^{18}O$ NGRIP1 et b) $\delta^{18}O$ maërl représenté en âge en parallèle avec la série $\delta^{18}O$ NGRIP1 au regard du modèle d'âge ainsi retenu à titre préliminaire.

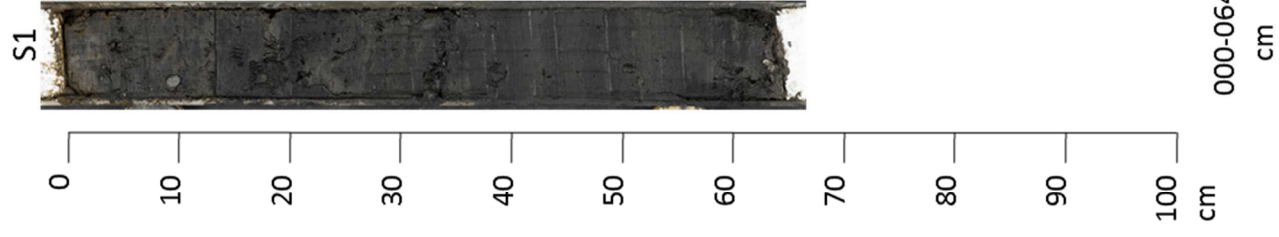
Une fois mis en âge, les deux enregistrements présentent des variations très comparables permettant d'identifier des périodes de réchauffement et de refroidissement bien connues notamment sur la période historique:

- Le petit âge glaciaire (PAG) : entre 500 et 200 Cal. BP (1 450 et 1 750 AD) (Figure VII.14)
- L'optimum climatique médiéval (OCM) : entre 1 050 et 950 Cal. BP (900 et 1 000 AD) (Figure VII.14)
- La période chaude gallo-romaine (PCR) : entre 2 050 et 1 750 Cal. BP (100 et 200 AD) (Figure VII.14)

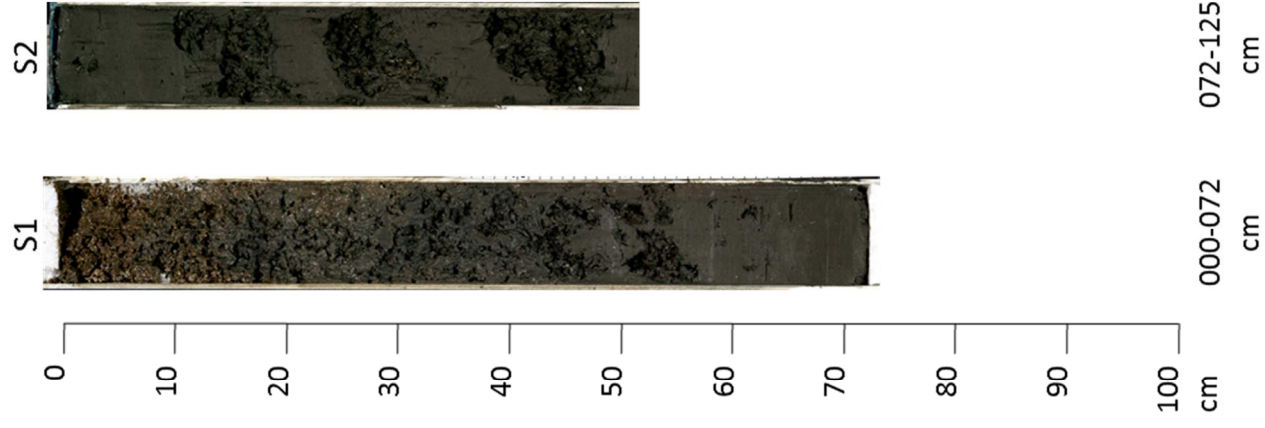
Une courbe de températures ne peut être raisonnablement construite du fait de la faiblesse de l'étude de calibration. Cependant, il pourrait être envisageable d'estimer par exemple une amplitude maximale de 3 degrés entre 300 et 150 ans BP (1 650 et 1 800 AD) (i.e. du Petit Age Glaciaire au réchauffement actuel), à partir de la droite de régression définie par *Brand et al. (2013)* (Figure VII.9). La courbe $\delta^{18}O$ maërl ainsi obtenue en âge (Figure VII.13b) pourrait être mise en parallèle avec les données palynologiques et géochimiques présentées dans le sous-chapitre précédent. Toutefois, il semble encore prématuré d'interpréter ce signal tant les études de calibration du signal géochimique sont primordiales pour comprendre le fractionnement actuel de cette algue calcaire en fonction de la variation des paramètres hydrologiques.

Annexe B: Photographie des carottes sédimentaires utilisées

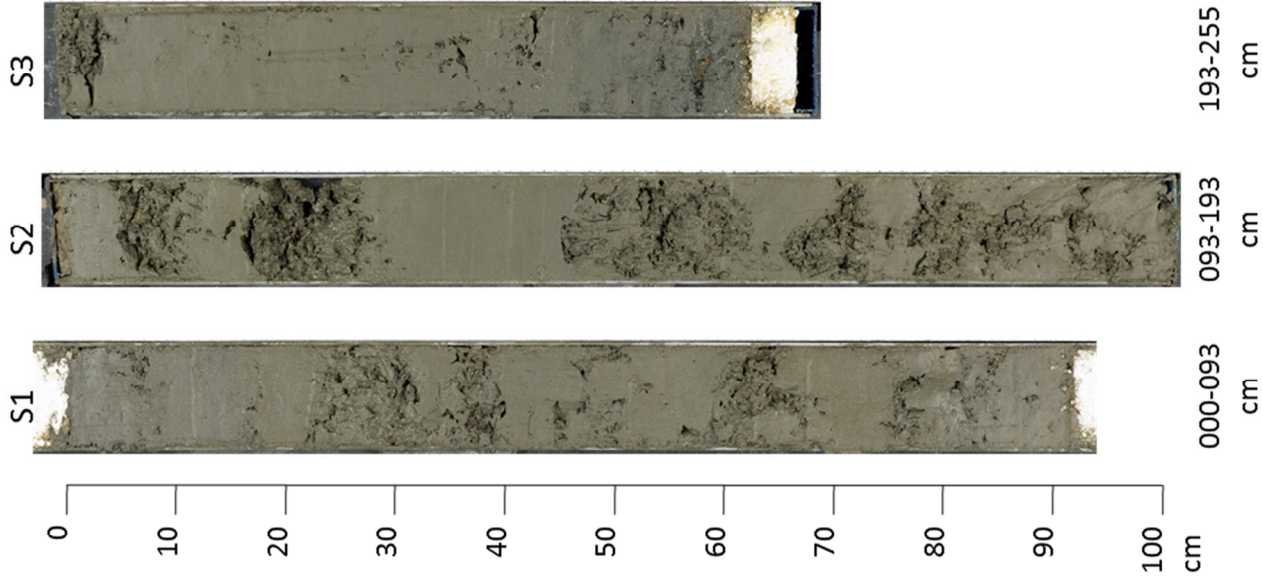
Campagne: **SERABEQ1** - Carotte: **I-09b** - Longueur: **00,64 m**
Site de prélèvement: **Rade de Brest** - Latitude: **48° 20'44,412"N**- Longitude: **4° 17'42,179"W**- Profondeur: **4,4 m**



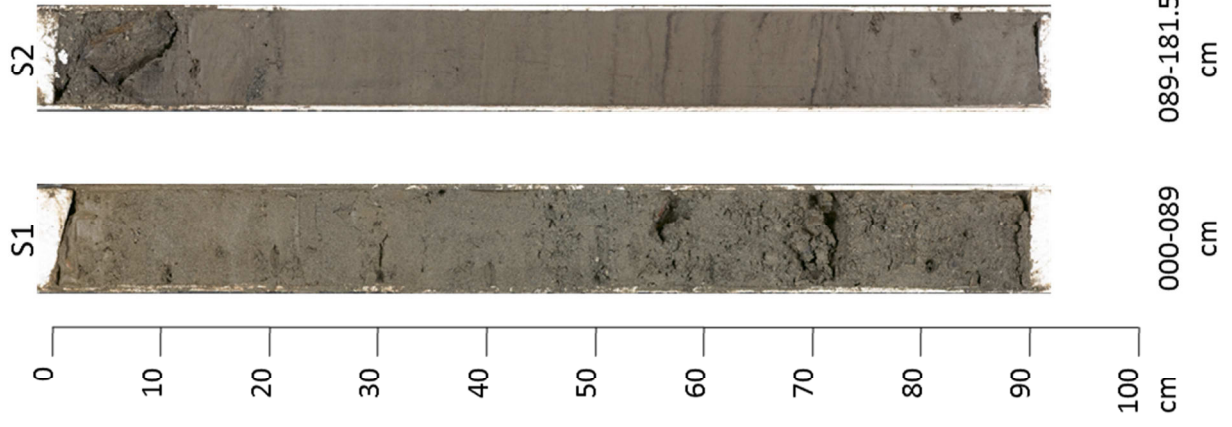
Campagne: **SERABEQ3**- Carotte: **SRQ3-KS22** - Longueur: **01,25 m**
Site de prélèvement: **Rade de Brest** - Latitude: **48° 18'21,54"N**- Longitude: **4° 17'54,119"W** - Profondeur: **8.50 m**



Campagne: **ESSCALICO** - Carotte: **KS-02** - Longueur: **02,53 m**
Site de prélèvement: **Rade de Brest** - Latitude: **48° 18'46,01"N**- Longitude: **4° 24'27,36"W**- Profondeur: **8 m**

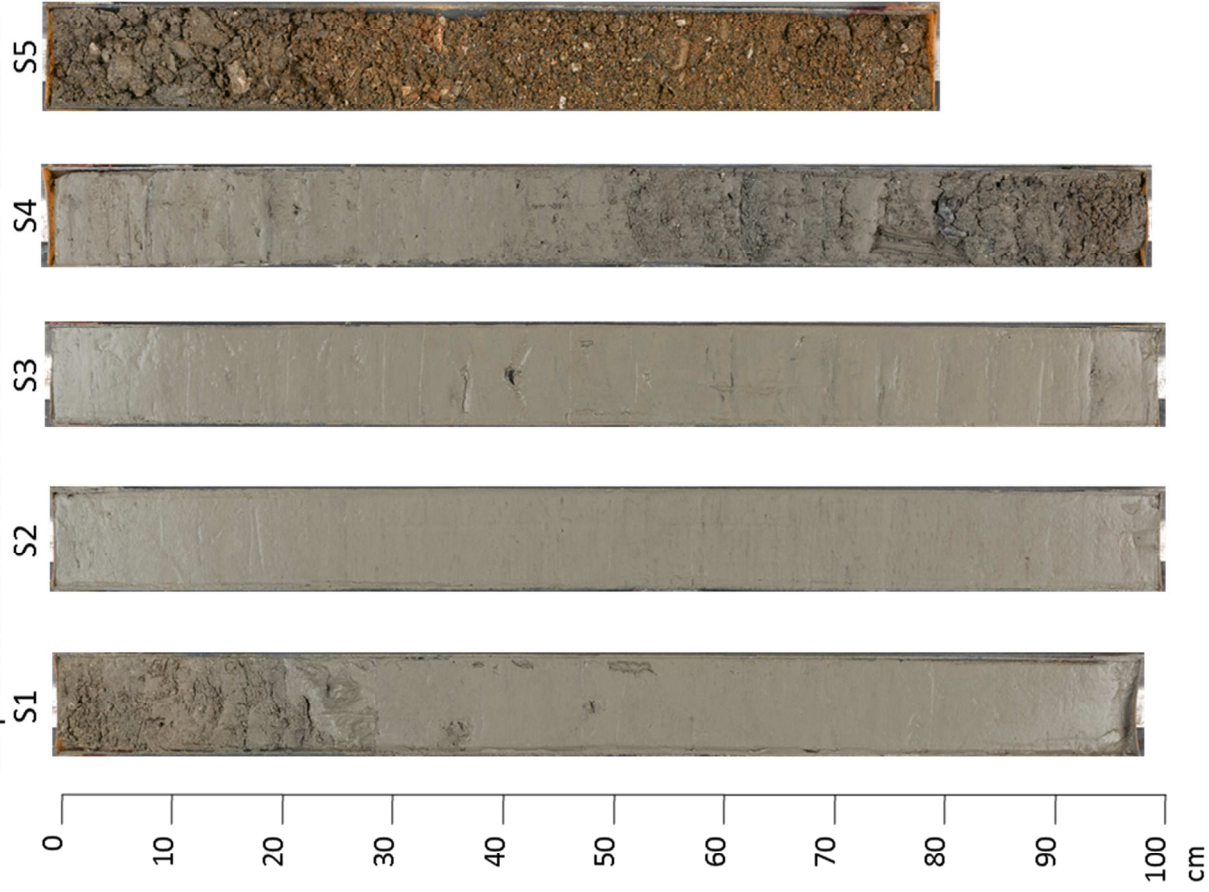


Campagne: **SERABEQ3** - Carotte: **SRQ3-KS24** - Longueur: **01,815 m**
Site de prélèvement: **Rade de Brest** - Latitude: **48° 19'19,8"N**- Longitude: **4° 31'22,139"W**- Profondeur: **26 m**



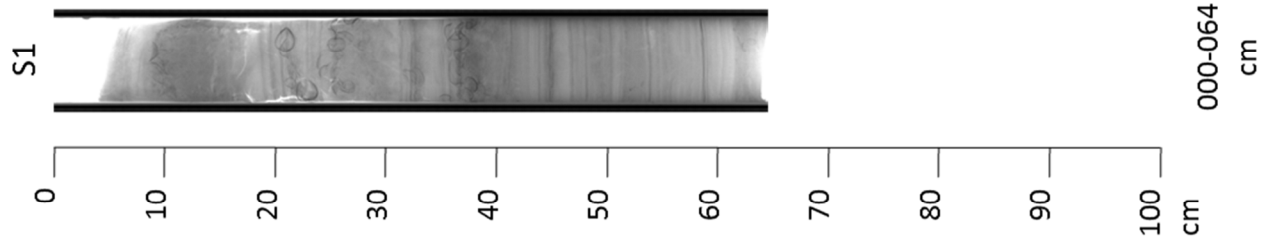
Campagne: **PROTEUS-DUNES** - Carotte: **VC08** - Longueur: **04,86 m**

Site de prélèvement: **Baie de Douarnenez** - Latitude: **48° 10'16,26"N**- Longitude: **4° 26'22,379"W**- Profondeur: **28 m**



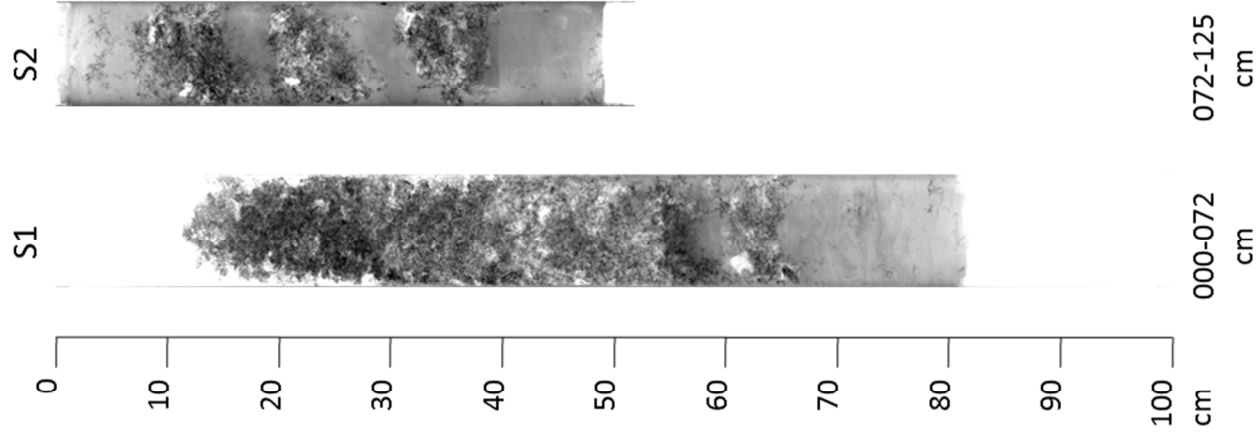
Annexe C: Radiographie RX des carottes sédimentaires utilisées

Campagne: **SERABEQ1** - Carotte: **I-09b** - Longueur: **00,64 m**
Site de prélèvement: **Rade de Brest** - Latitude: **48° 20'44,412"N**- Longitude: **4° 17'42,179"W**- Profondeur: **4,4 m**

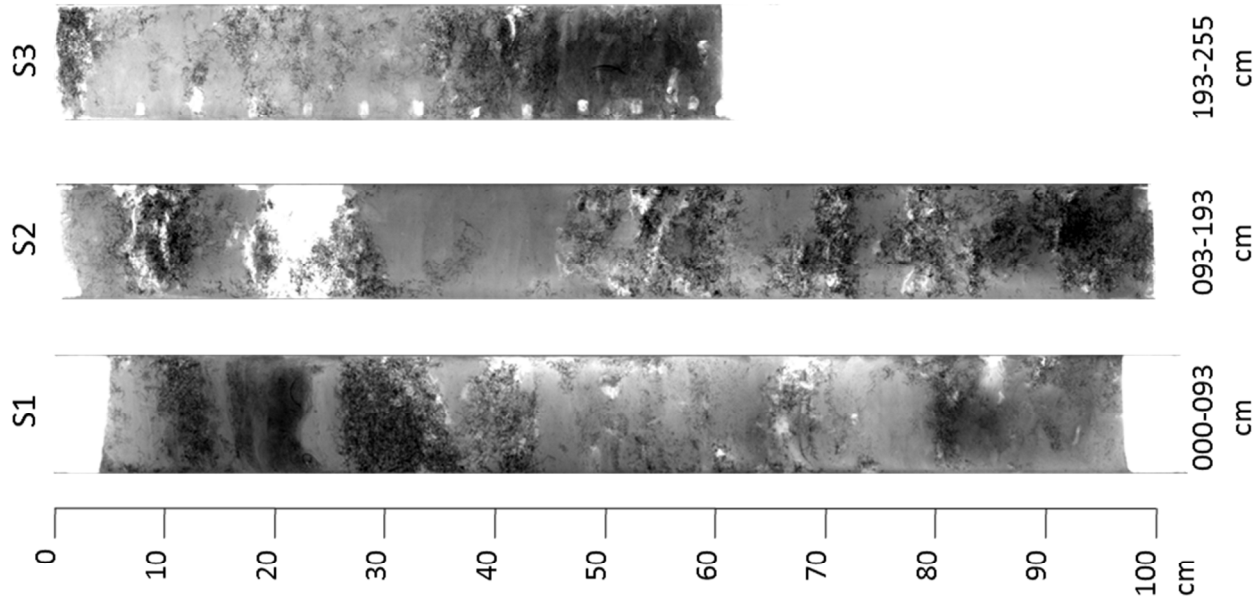


Campagne: **SERABEQ3**- Carotte: **SRQ3-KS22** - Longueur: **01,25 m**

Site de prélèvement: **Rade de Brest** - Latitude: **48° 18'21,54"N**- Longitude: **4° 17'54,119"W**- Profondeur: **8.50 m**

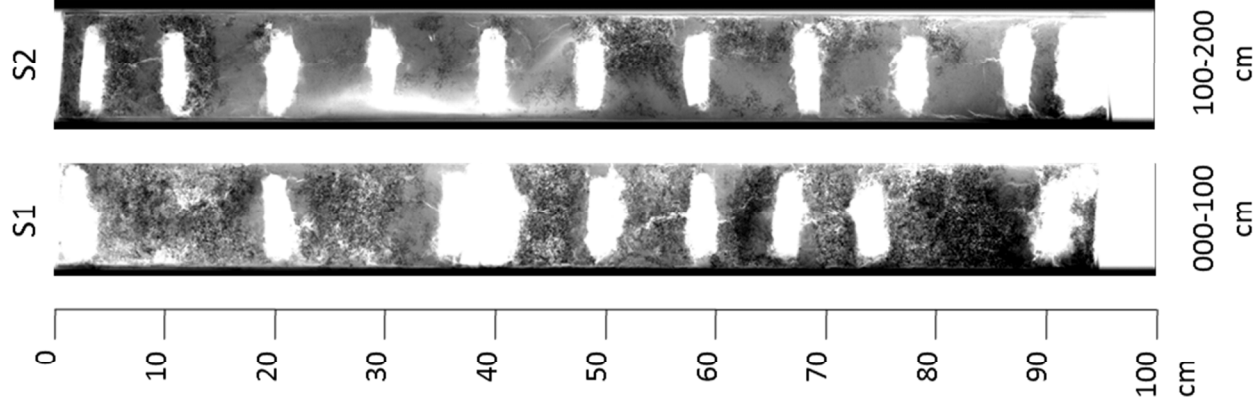


Campagne: **ESSCALICO** - Carotte: **KS-02** - Longueur: **02,53 m**
Site de prélèvement: **Rade de Brest** - Latitude: **48° 18'46,01"N**- Longitude: **4° 24'27,36"W**- Profondeur: **8 m**

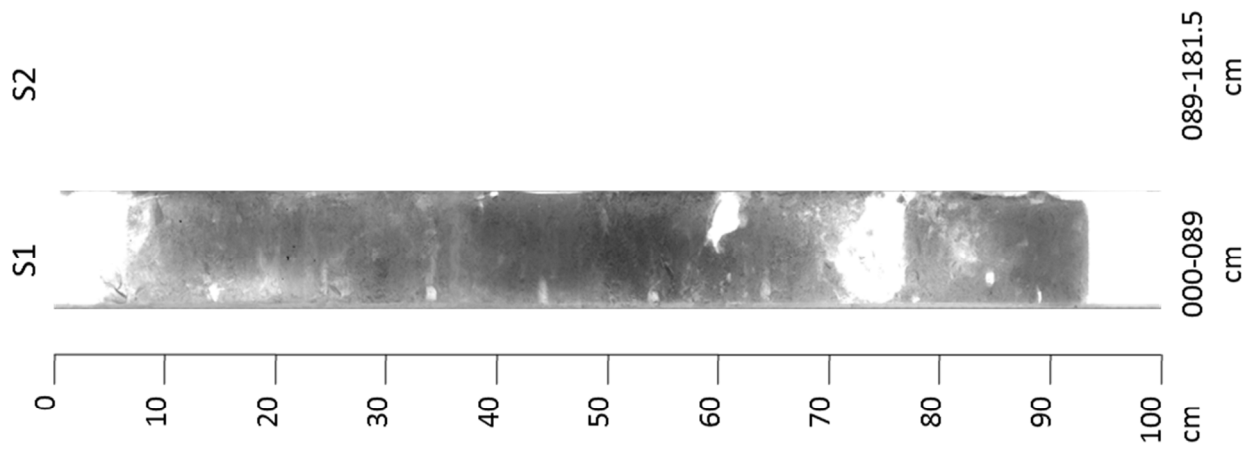


Campagne: **Défis Golfe de Gascogne** - Carotte: **G** - Longueur: **02,55 m**

Site de prélèvement: **Rade de Brest** - Latitude: **N48° 19'14,46** - Longitude: **4° 23'4,919''W**- Profondeur: **7,40 m**

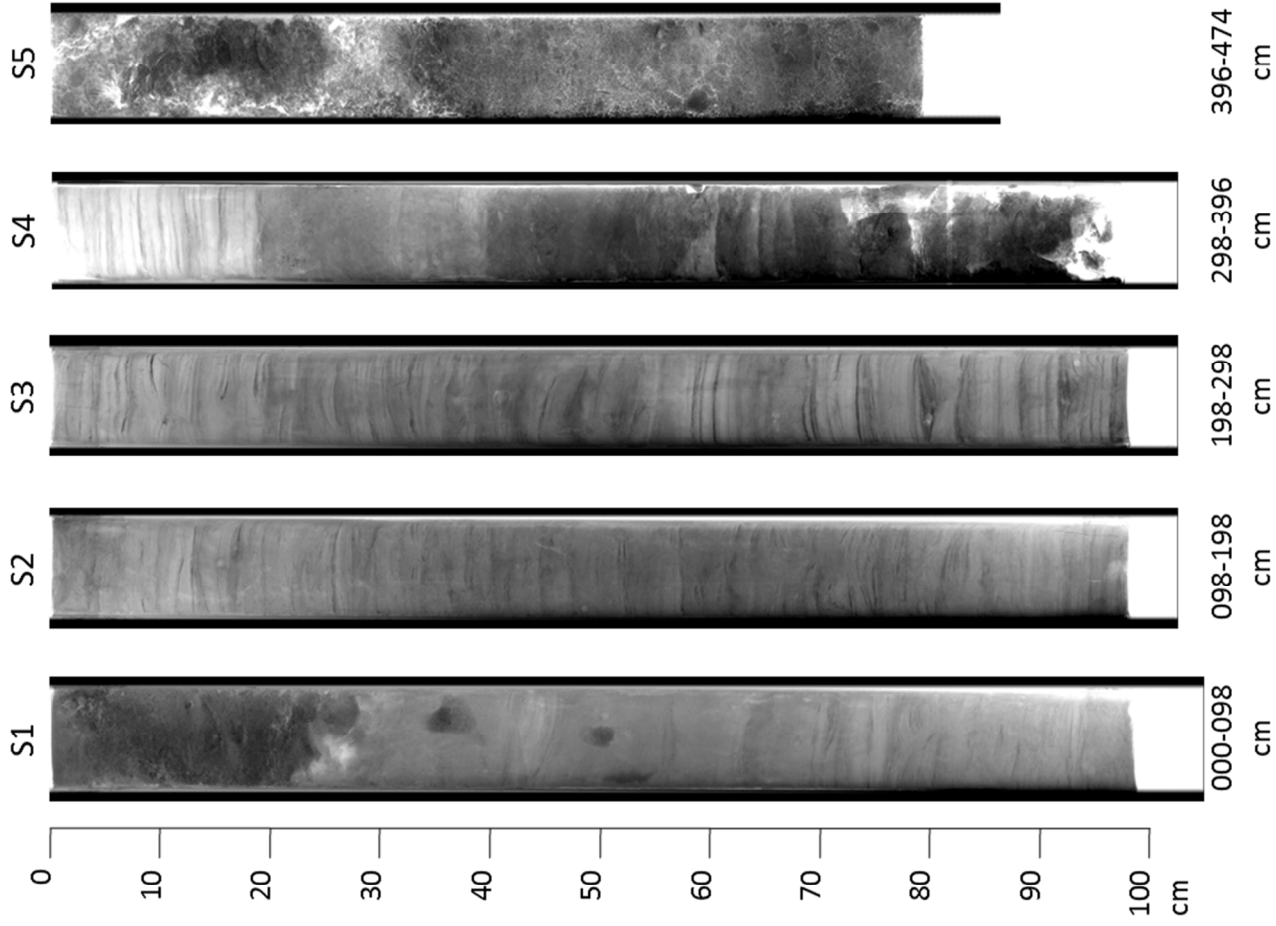


Campagne: **SERABEQ3** - Carotte: **SRQ3-KS24** - Longueur: **01,815 m**
Site de prélèvement: **Rade de Brest** - Latitude: **48° 19'19,8"N**- Longitude: **4° 31'22,139"W**- Profondeur: **26 m**



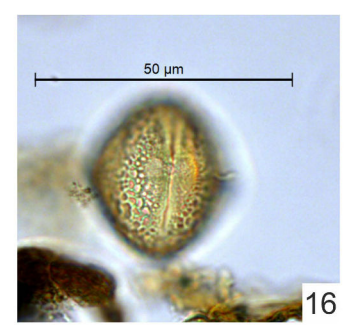
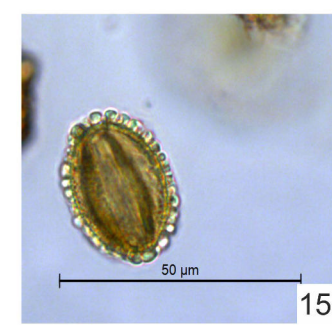
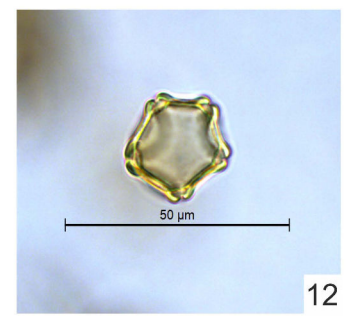
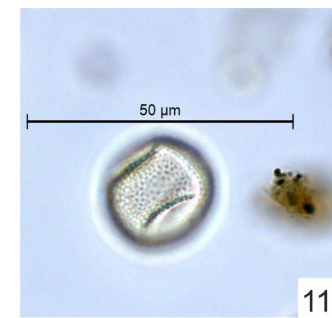
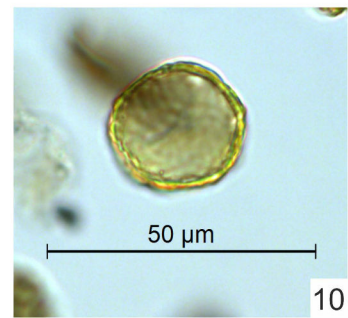
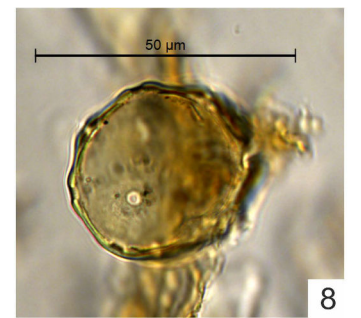
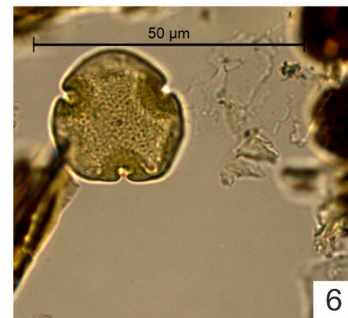
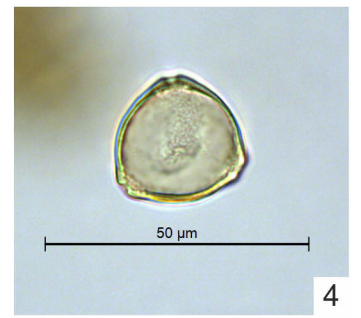
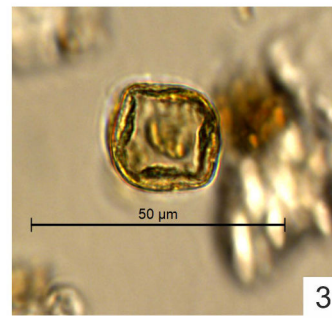
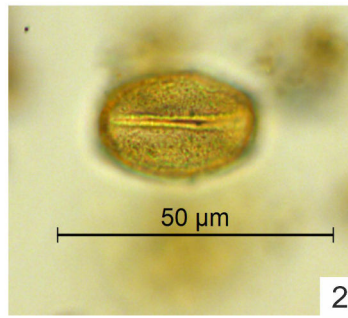
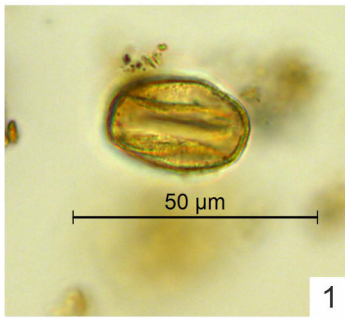
Campagne: **PROTEUS-DUNES** - Carotte: **VC08** - Longueur: **04,86 m**

Site de prélèvement: **Baie de Douarnenez** - Latitude: **48° 10'16,26"N**- Longitude: **4° 26'22,379"W**- Profondeur: **28 m**



Annexe D: Planches photos des taxons pollen, dinokystes et NPP

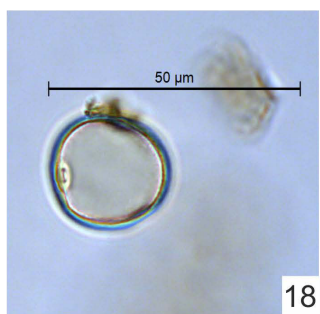
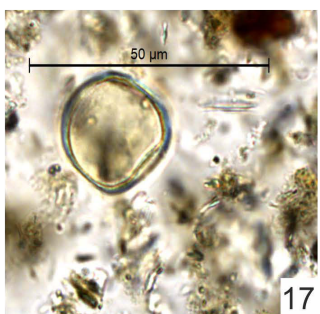
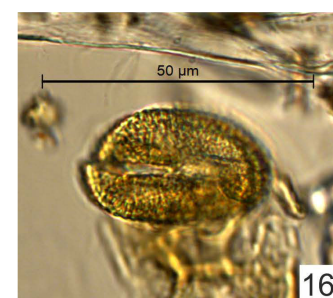
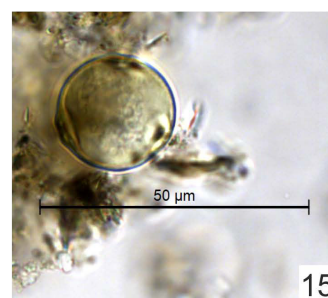
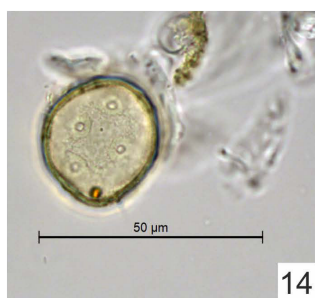
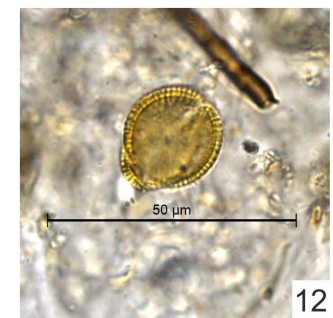
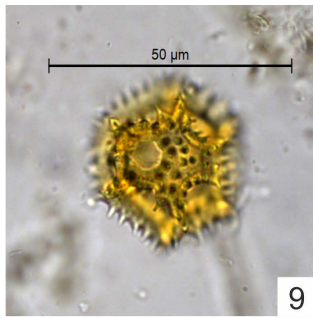
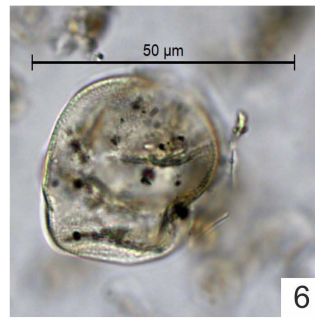
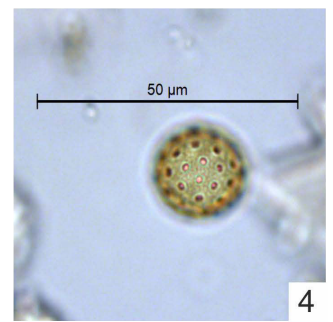
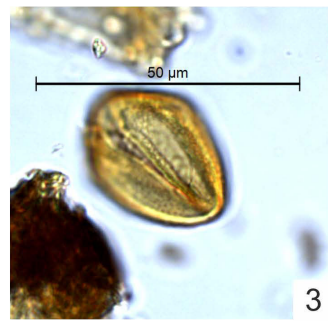
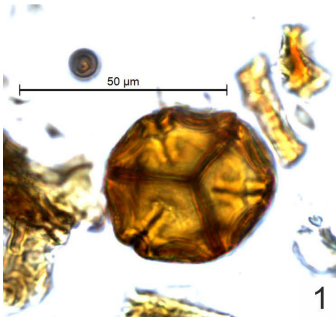
Planche 1 : Pollen



1 - 2. *Quercus* ; 3. *Quercus ilex* ; 4. *Corylus* 5. *Castanea* ; 6. *Tilia* ; 7. *Fagus* ; 8. *Juglans* ; 9. *Betula* ; 10. *Ulmus* ;
11. *Fraxinus* ; 12. *Alnus* ; 13. *Salix* ; 14. *Pinus* ; 15. *Ilex* ; 16. *Hedera*

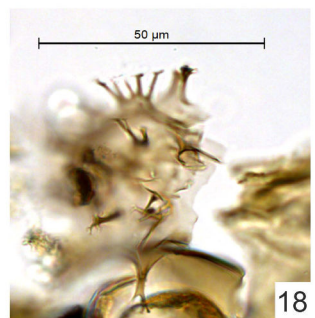
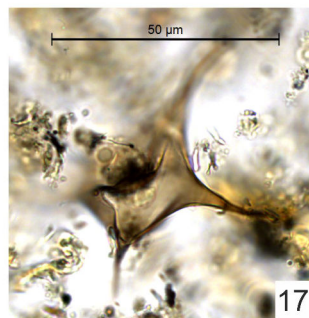
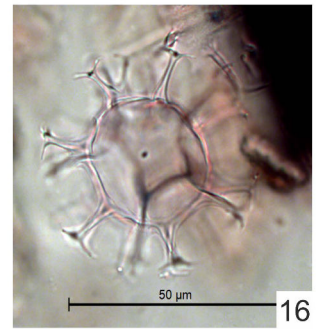
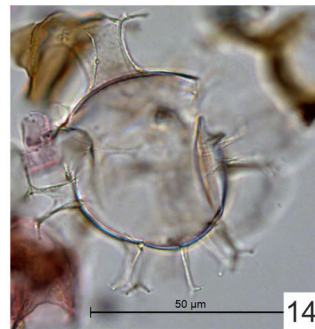
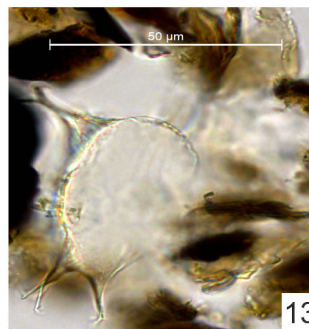
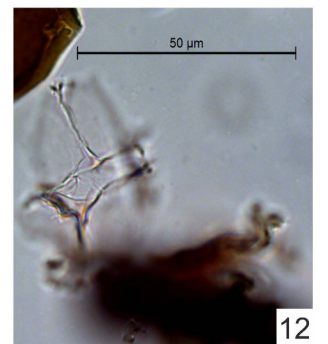
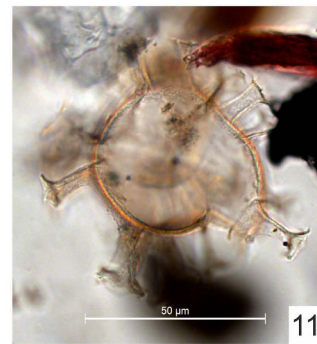
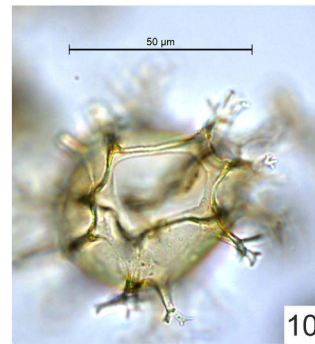
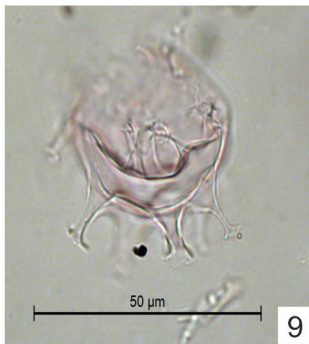
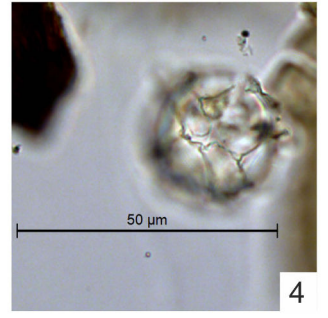
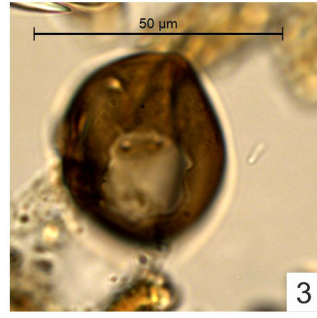
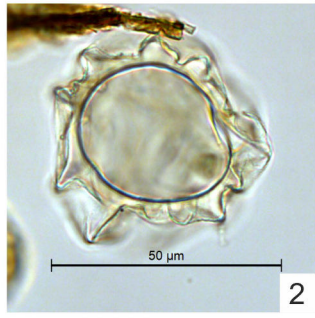
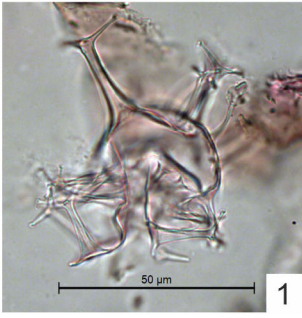
Tous les spécimens photographiés proviennent de prélèvements sédimentaires étudiés au cours de cette thèse, sauf précision (i.e. mousse continentale ou collection de référence).

Planche 2 : Pollen



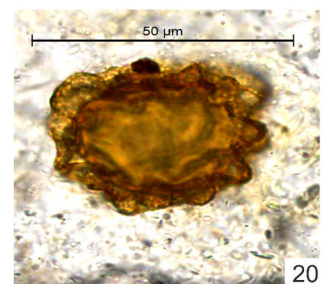
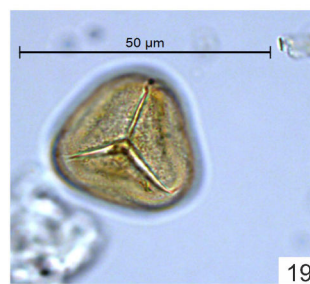
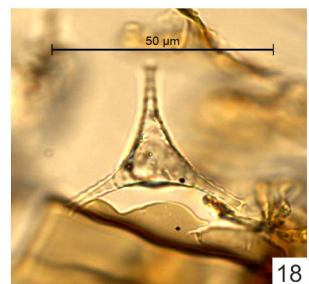
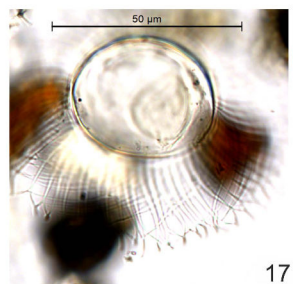
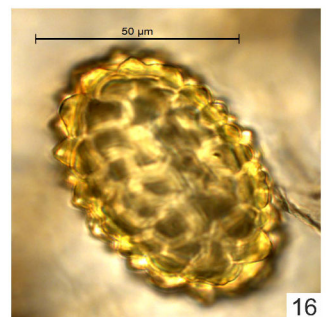
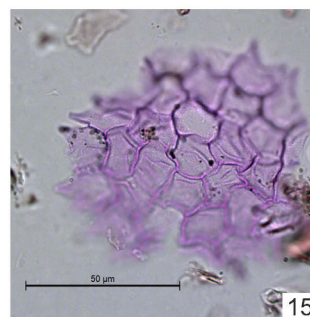
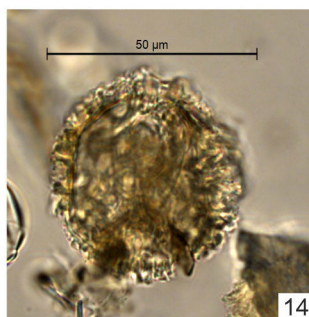
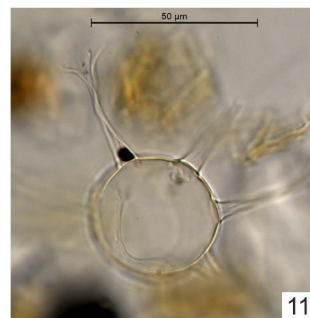
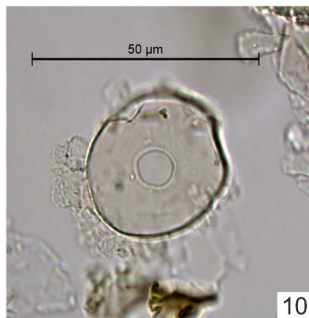
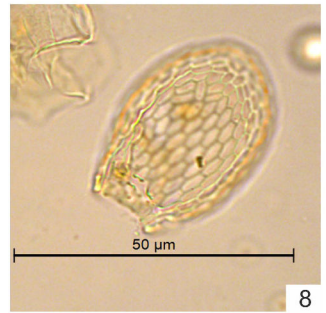
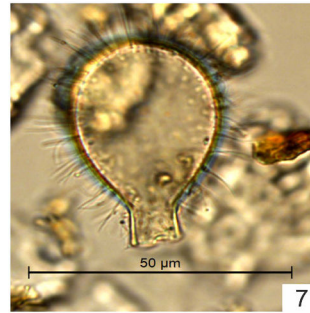
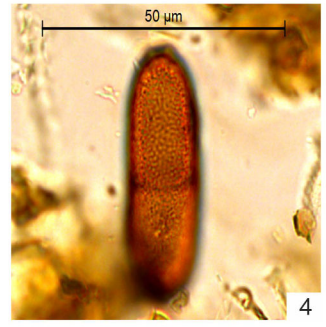
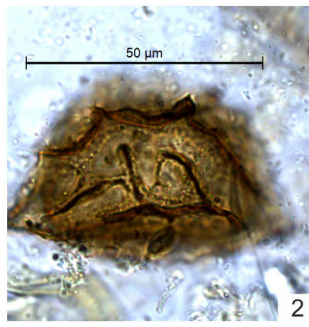
1. Ericaceae ; 2. *Ulex* ; 3. *Cytisus* (échantillon de mousse continentale) ; 4. Chenopodiaceae 5. Caryophyllaceae ;
 6. Cyperaceae ; 7. Rosaceae ; 8. Asteroideae ; 9. Cichorioideae ; 10. *Centaurea* ; 11. *Rumex* ; 12. Brassicaceae ;
 13. *Plantago coronopus* (collection de référence) ; 14. *Plantago lanceolata* (collection de référence) ; 15. Cannabaceae ;
 16. *Fagopyrum* ; 17. Urticaceae ; 18. Poaceae ; 19 - 20. Poaceae (*Cerealia*-type).

Planche 3 : Dinokystes



1. *Achomospaera* sp. ; 2. *Ataxiodinium choane* ; 3. *Brigantedinium simplex* ; 4. *Impagidinium aculeatum* ;
 5. *Lingulodinium machaerophorum* ; 6. *Operculodinium centrocarpum* sensu Wall and Dale 1966 ;
 7. kyste de *Pentapharsodinium dalei* ; 8. *Selenopemphix quanta* ; 9. *Spiniferites belerius* ; 10. *Spiniferites bentorii* ;
 11. *Spiniferites delicatus* ; 12. *Spiniferites elongatus* ; 13. *Spiniferites lazus* ; 14. *Spiniferites membranaceus* ;
 15. *Spiniferites mirabilis* ; 16. *Spiniferites ramosus* ; 17. *Stelladinium stellatum* ; 18. *Xandarodinium xanthum*

Planche 4 : NPP (hors dinokystes)



1. *Arcella* sp. ? ; 2. Spore (*Asplenium* ?) ; 3. *Concentricystes* sp. ; 4. *Conidia* sp. ? ; 5. Oeuf de crustacé ; 6. *Cyclopyxis* sp. ; 7. *Euglypha* (*heterospina* ?) ; 8. *Euglypha* (*rotunda* ?) ; 9. Basale de foraminifère ; 10. *Halodinium* sp. ; 11. *Hexasterias problematica* ; 12. Spore monolette ; 13. *Nebela* sp. ; 14. Spore (*Ophioglossum* ?) ; 15. *Pediastrum* sp. ; 16. Spore (*Polypodium*) ; 17. *Radiosperma corbiferum* ; 18. *Staurastrum gracile* ; 19. Spore trilete ; 20. Spore (*Woodsia* ?).

Annexe E: Tableaux de comptages

Carotte A : Données brutes dinokystes

niveau (cm)	Age (Cal.BP)	Dinokystes																		Total	Lycopodium spores	Lycopodes ajoutés	Volume						
		Achosphera spp.	A.choane	I.aculeatum	L.machaerophorum	O.centrocarpum	O.israelianum	P.zohari	S.membranaceus	S.belerius	S.delicatus	S.elongatus	S.ramosus	S.bentorii	S.lazus	S.mirabilis	SPAC	Spiniferites spp.	P.dalei					Bitectodinium spp.	S.nephroides	X.xanthum	S.quanta	P.nudum	Indéterminés
2	5482,261209	0	2	0	74	4	0	0	9	0	2	0	2	3	0	1	0	3	0	0	0	0	2	0	1	103	320	37168	5
4	5490,05848	0	0	0	57	4	1	0	2	2	1	0	1	6	0	1	2	0	0	0	0	0	4	0	0	81	55	20848	4
10	5513,450292	0	0	0	77	3	0	0	1	1	1	0	2	10	0	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	100	90	20848	3
12	5521,247563	0	0	0	82	3	0	0	5	5	4	0	2	9	1	3	0	2	0	0	0	0	1	0	0	117	282	37168	4
14	5529,044834	2	0	0	58	4	0	0	2	5	1	0	2	15	1	1	0	4	3	0	0	0	5	0	0	103	55	20848	3
20	5552,436647	0	0	0	89	6	0	0	8	2	4	0	2	25	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	142	82	20848	3
22	5560,233918	0	0	0	76	2	0	0	8	1	3	0	4	2	1	1	0	2	2	0	0	0	1	0	0	103	398	37168	4
30	5591,423002	0	0	0	77	12	0	0	9	2	4	0	0	25	2	0	0	5	0	0	0	0	9	0	0	145	151	20848	3
32	5599,220273	1	0	0	55	8	1	0	7	2	6	0	1	10	1	3	0	2	6	0	0	0	0	0	0	103	295	37168	5
34	5607,017544	0	1	0	80	9	0	0	0	0	4	0	3	35	0	0	0	2	3	1	0	0	6	2	0	146	113	20848	4
36	5614,814815	0	0	0	72	10	0	0	1	2	1	0	1	15	1	2	0	2	3	0	0	0	4	0	0	114	99	20848	3
46	5653,801117	0	1	0	63	5	0	0	3	0	0	0	0	16	2	1	0	4	5	0	0	0	3	0	0	103	88	20848	4
48	5661,598441	0	0	0	67	6	0	2	3	0	2	0	0	17	2	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	103	52	20848	4
56	5692,787524	0	0	0	53	13	0	0	4	2	2	0	3	30	0	0	0	3	11	0	0	0	4	0	0	125	185	20848	4
62	5716,179337	0	0	0	51	2	0	0	9	1	4	0	4	15	2	0	0	2	6	0	0	0	6	0	0	102	504	37168	4
72	5755,165692	0	0	0	47	4	0	1	13	0	5	0	4	10	2	6	0	4	4	0	1	0	2	0	0	103	535	37168	4
82	5794,152047	0	0	0	45	4	0	0	12	0	2	0	5	18	0	2	0	6	2	0	0	0	0	0	0	96	284	37168	4
92	5833,138402	0	0	0	45	6	0	0	2	0	0	0	0	24	0	0	0	0	15	0	0	0	6	2	0	100	164	20848	4
97	5852,631579	0	0	0	65	3,5	0	0	5	0	1	0	3	8	0	3	0	1	10	0	0	0	2	0	0	102	471	37168	4
103	5876,023392	0	0	0	29	2	1	0	4	0	1	0	4	7	0	1	0	3	46	0	0	0	1	1	2	102	356	37168	5
111	5907,212476	0	0	0	20	4	0	0	2	0	2	0	3	30	0	0	0	3	8	0	0	0	7	1	0	80	91	20848	4
113	5915,009747	0	0	0	26	7	0	0	6	1	0	0	12	14	3	2	0	3	19	0	0	0	4	0	0	97	286	37168	5
121	5946,19883	0	0	0	23	8	0	0	6	3	0	0	9	22	0	2	0	3	8	0	0	0	13	3	0	100	65	20848	4
123	5953,996101	0	0	0	28	5	0	0	4	0	2	0	12	23	1	3	0	4	10	0	0	0	9	0	0	101	350	37168	4
133	5992,982456	0	0	0	20	8	0	0	8	1	6	0	18	16	2	4	0	4	20	0	0	0	4	0	2	113	256	37168	3
143	6031,968811	2	0	0	34	13	2	0	10	2	3	0	3	17	2	5	0	4	4	0	0	1	0	1	1	105	297	37168	4
153	6070,955166	0	0	1	17	8	0	1	8	0	2	0	18	16	4	1	0	3	24	0	0	0	0	1	2	106	212	37168	4
161	6102,14425	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	11	1	2	0	0	4	0	0	0	0	0	0	25	51	20848	4
165	6117,738791	0	0	0	31	16	0	2	29	2	8	0	0	25	10	3	0	9	23	0	0	0	6	0	3	167	628	37168	4
175	6156,725146	0	0	0	13	5	0	0	18	0	4	0	13	21	2	2	0	5	23	0	0	0	5	0	0	111	255	37168	5
183	6187,91423	1	0	1	24	7	0	0	16	0	2	0	10	4	2	2	0	5	10	0	0	0	1	0	0	85	298	37168	4
192	6223,001949	0	0	0	7	6	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	51	71	20848	4
198	6246,393762	0	1	0	10	7	0	1	9	0	3	0	4	15	9	1	0	4	36	0	0	0	0	0	0	100	189	37168	4
206	6277,582846	0	0	0	4	7	0	1	13	0	0	0	11	34	3	2	0	4	14	0	0	0	3	0	0	96	447	37168	4
216	6316,569201	0	0	0	12	8	0	0	5	1	1	0	6	18	10	4	0	4	31	0	0	0	0	0	0	100	342	37168	4
226	6355,555556	2	1	0	13	7	1	0	10	2	2	0	5	6	3	2	4	0	44	0	0	0	0	0	1	103	241	37168	4
236	6394,54191	0	1	0	18	11	0	0	6	2	1	0	15	13	4	3	0	3	21	0	0	0	2	0	0	100	290	37168	4
246	6433,528265	0	1	0	8	9	0	0	3	1	1	0	4	12	0	0	2	0	53	0	0	0	6	0	0	100	286	37168	4
256	6472,51462	0	0	0	22	6	2	0	6	1	1	0	7	13	2	3	0	3	27	0	0	0	5	1	0	99	833	37168	4
266	6511,500975	0	0	1	12	12	0	1	35	1	0	0	9	7	0	2	0	7	6	0	0	0	7	0	0	100	495	37168	4
268	6519,298246	0	0	0	8	7	0	0	0	0	0	0	4	12	0	2	0	5	23	0	0	0	0	0	0	61	48	20848	3,5
276	6550,487329	0	0	0	18	5	1	0	9	0	3	0	16	17	1	5	0	4	21	0	0	0	4	0	0	104	267	37168	4,5
286	6589,473684	0	0	0	12	14	1	2	6	3	1	2	5	13	1	4	0	4	26	0	0	0	2	1	0	97	222	37168	4
296	6628,460039	2	0	0	15	7	0	0	14	1	2	0	18	4	0	3	0	4	8	0	0	0	1	3	0	82	359	37168	2,5
306	6667,446394	2	2	0	24	7	0	0	12	1	8	0	18	4	1	4	0	5	3	0	0	0	0	8	1	100	734	37168	3
314	6698,635478	1	0	0,5	32	5	0	1	4	0	1	0	18	10	1	2	0	2	16	0	0	0	2	0	0	96	611	37168	3

Carotte G : Données brutes dinokystes

niveau (cm)	Ages (Cal.BP)	Achomosphaera spp.	L.machaerophorum	O.centrocarpum	S.membranaceus	S.beleirus	S.delicatus	S.ramosus	S.bentorii	S.lazus	S.mirabilis	Spiniferites spp.	P.dalei	X.xanthum	S.quanta	P.nudum	Echinidinium spp.	Total	Lycopodium spores	volume	total lycopodium ajoutés
2	1724,261905	0	23	4	10	6	3	2	48	2	1	6	8	0	2	0	0	115	1395	1,5	74336
6	1767,785714	0	14	3	5	7	0	2	44	0	0	4	7	0	3	0	0	89	211	3	20848
10	1811,309524	0	24	5	0	5	1	1	60	0	0	2	2	0	2	0	2	104	134	3	20848
14	1854,833333	0	23	3	4	11	0	4	31	0	0	3	4	0	0	0	0	83	160	3	20848
21	1931	0	24	5	2	0	0	2	66	8	1	3	8	1	4	0	0	124	1521	3	74336
28	1941,5	0	23	9	1	10	8	0	48	0	0	3	18	0	3	0	0	123	171	3	20848
38	1956,5	0	36	3	4	2	0	0	41	2	1	1	12	0	2	0	0	104	310	3	74336
46	1968,5	0	23	3	3	9	7	0	37	0	0	1	20	0	3	0	0	106	125	3	20848
53	1979	0	32	8	3	14	0	1	55	1	0	4	2	0	6	0	0	126	1175	2	74336
57	2001,255319	0	37	0	3	25	3	1	51	0	0	5	6	0	3	0	0	134	198	3	20848
62	2029,074468	0	28	7	7	10	4	3	31	1	0	3	2	0	4	0	0	100	795	2,5	74336
66	2051,329787	3	67	0	6	5	2	0	42	0	0	5	6	0	0	0	0	136	179	3	20848
70	2073,585106	0	23	5	8	10	0	2	45	0	1	2	4	0	5	0	0	105	1051	2,5	74336
74	2095,840426	0	29	11	4	7	1	0	37	0	0	2	11	0	0	0	0	102	324	3	20848
78	2118,095745	0	33	4	3	7	0	2	54	3	1	4	6	0	2	0	0	119	643	3	74336
84	2151,478723	0	42	11	4	24	0	2	57	5	0	5	6	0	6	0	0	162	240	3	20848
95	2212,680851	0	35	3	6	15	3	0	26	1	0	6	2	0	4	0	0	101	489	3	74336
103	2243,205882	0	24	4	3	10	2	4	46	3	1	2	0	0	8	0	0	107	276	4	74336
111	2250,421569	0	26	1	3	12	0	0	50	2	0	3	0	0	3	0	0	100	934	4	74336
121	2259,441176	0	27	2	6	16	1	4	52	2	0	3	0	0	0	0	0	114	693	3	74336
131	2268,460784	0	50	0	6	8	0	1	45	1	0	6	0	0	4	0	0	121	302	4	74336
141	2277,480392	0	52	5	3	12	0	1	43	1	1	2	0	0	0	0	0	120	603	4	74336
151	2286,5	0	66	2	22	16	0	0	47	0	0	4	4	0	3	0	0	164	1455	3	74336
161	2305,973684	0	51	2	4	6	4	4	36	0	0	5	0	0	2	0	0	114	583	3,5	74336
171	2325,447368	0	44	1	1	10	0	1	36	1	0	4	1	0	4	0	0	103	300	3	74336
181	2344,921053	0	50	7	8	17	0	0	62	3	0	0	2	0	2	0	0	151	340	3,5	74336
191	2364,394737	1	50	4	1	11	1	0	56	7	0	0	0	0	5	1	0	137	678	3	74336

Carotte I-09 : Données brutes dinokystes

level (cm)	Age (AD)	Achomosphera spp.	L.macaerophorum	O.centrocarpum	Operculodinium spp.	O.israelianum	P.zohari	S.membranaceus	S.belerius	S.delicatus	S.ramosus	S.bentorii	S.lazus	S.mirabilis	Spiniferites spp.	P.dalei	S.quanta	P.nudum	Echinidium spp.	Total	Volume (cm3)	Lycopodium spores
1	2013	0	20	3	0	0	0	5	5	5	10	20	0	0	7	12	3	2	0	92	1,5	150
2	2012	0	22	7	0	0	0	10	25	0	0	38	0	0	3	5	0	0	0	110	1,5	107
3	2011	0	37	10	0	2	0	22	18	0	20	70	0	2	7	17	12	0	0	217	1,5	269
4	2009	0	9	5	0	0	0	3	20	0	2	25	0	2	0	5	2	0	0	73	2	112
5	2008	0	10	0	0	0	0	5	27	0	0	25	0	0	0	2	2	0	0	71	1,5	145
6	2006	0	10	5	0	0	0	25	20	0	0	55	0	5	0	0	5	0	0	125	1	122
7	2005	0	10	2	2	0	0	2	23	0	0	47	0	0	5	0	0	0	0	91	3	63
8	2004	0	10	7	11	0	0	0	68	0	7	37	0	0	0	14	0	0	0	154	2	63
9	2003	5	28	0	0	0	0	10	44	10	0	55	0	0	5	0	7	0	0	164	3	106
10	2001	0	40	2	0	2	0	23	35	2	5	70	5	0	5	7	5	0	0	201	2	215
11	1999	0	12	5	2	0	0	10	32	0	0	63	0	0	0	3	0	2	0	129	3	120
12	1997	5	15	0	0	0	0	5	115	5	5	75	0	0	0	5	10	0	0	240	2,5	57
13	1995	0	13	5	0	0	0	10	23	8	7	65	0	0	8	0	0	0	0	139	2	77
14	1993	0	28	0	0	0	0	12	25	0	0	60	0	0	0	0	7	0	0	132	2	68
15	1991	0	70	0	0	0	0	20	40	0	5	95	5	0	0	2	5	0	0	242	2,5	82
16	1989	0	20	5	0	0	0	2	85	15	5	52	0	0	0	5	0	0	0	189	2	97
17	1987	0	21	8	0	0	0	7	17	0	2	85	2	9	0	2	5	0	0	158	2	114
20	1980	5	15	3	0	0	0	0	5	0	0	61	0	2	0	0	2	2	0	95	2	100
22	1976	0	47	2	0	0	0	2	6	3	5	98	2	2	7	7	10	0	0	191	2	225
24	1972	5	15	0	0	0	0	0	20	5	5	10	0	0	0	0	5	0	0	65	1,5	185
26	1967	5	35	25	0	0	0	5	10	10	20	90	0	0	0	9	20	0	0	229	1	99
28	1963	0	35	10	0	0	5	5	15	0	0	37	5	0	9	0	10	0	0	131	2,5	130
30	1958	0	44	5	0	0	0	5	51	3	2	73	2	2	7	0	2	0	0	196	2,5	193
34	1948	0	50	20	0	0	5	0	80	0	0	25	5	0	0	20	0	0	0	205	2	75
35	1945	0	39	0	0	0	0	0	49	10	0	10	0	0	5	5	5	0	0	123	3,5	130
37	1940	0	34	4	0	0	0	10	17	5	8	49	5	0	11	12	12	0	0	167	2	217
39	1936	5	42	10	0	0	0	0	60	0	5	20	0	0	0	5	0	0	0	147	2	186
41	1931	5	50	0	0	0	0	0	79	0	0	20	0	0	2	15	5	0	0	176	2	396
42	1928	0	35	5	0	0	0	20	27	0	0	37	0	4	0	0	5	0	0	133	2	289
44	1923	0	76	19	0	0	0	0	17	0	10	49	3	5	10	7	15	0	0	211	2	361
45	1920	0	50	0	0	0	0	11	100	2	5	69	0	0	0	0	0	0	0	237	2	215
47	1914	0	38	0	0	0	0	0	75	7	0	31	0	0	3	7	0	2	0	163	2,5	148
49	1908	0	40	5	0	0	0	0	45	5	0	25	0	0	0	5	0	0	0	125	2,5	175
50	1905	0	70	5	0	0	0	0	55	0	0	20	0	0	3	0	5	0	2	160	2,5	156
52	1897	0	21	0	0	0	0	0	5	0	0	51	0	0	0	0	0	0	0	77	2	160
53	1893	0	45	0	0	0	0	0	60	5	0	30	0	0	0	20	4	0	0	164	2	210
54	1889	0	35	19	0	0	0	7	40	0	0	37	0	2	0	5	0	0	0	145	2,5	251
55	1884	5	31	10	0	0	0	0	61	0	0	35	0	0	0	0	0	0	0	142	3,5	151
56	1879	0	82	0	0	0	0	0	55	10	10	40	0	4	0	5	5	0	0	211	3	116
58	1871	0	53	5	0	0	0	0	20	0	0	68	0	0	5	0	2	0	0	153	2,5	196

interfaces : Données brutes dinokystes

	L.machaerophorum	A.choane	O.centrocarpum	S.membranaceus	S.ramosus	S.belerius	S.delicatus	S.bentorii	S.mirabilis	Spiniferites spp.	P.dalei	O.longispinigerum	Pste	S.quanta	Alex	Total	Lycopodium ajoutés	Lycopodium spores	Poids sec
Carotte																			
I 01	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	4	18584	2	3
I 09	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	18584	1	4
I 12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	37168	1	4
I 13	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	18584	14	4
I 14	2	0	1	0	0	1	0	5	0	0	0	1	0	0	0	10	18584	24	4
I 08	2	0	0	2	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	9	18584	1	3
I 10	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	3	37168	1	4
AI 2013 I 13	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	5	37168	6	3
AI 2013 I12	1	1	0	2	0	4	0	3	0	0	0	0	0	0	0	11	18584	33	3
AI 2013 I01	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	4	18584	12	3
I 11	2	0	0	1	0	1	1	7	0	4	0	0	0	0	0	16	18584	36	2
I 07	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	4	18584	18	2
I 15	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	18584	15	4
I16	3	0	0	0	0	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	8	18584	8	4
I 23	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3	37168	24	4
I 22	2	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	1	0	10	37168	23	4
I 21	4	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	7	37168	1	3
AI 2013 I06	2	0	2	0	0	2	0	6	0	0	0	0	0	0	0	12	18584	66	2
AI 2013 I10	0	0	0	4	0	4	0	24	0	0	4	0	0	0	0	36	18584	120	2
I 17	4	0	0	1	0	0	0	3	0	1	0	0	0	2	0	11	37168	70	3
I 18	1	0	1	3	0	1	0	3	0	1	0	0	0	1	0	11	37168	1	4
AI 2013 I02	2	0	6	0	0	0	0	12	0	2	0	0	0	0	0	22	18584	20	2
I 20	3	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	7	37168	20	5
I 24	4	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	9	37168	1	4
I 26	1	0	1	4	1	0	0	5	1	0	0	0	0	0	0	13	37168	1	3
I 25	4	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	8	37168	1	5
I 27	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	4	37168	1	4
I 32	4	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	10	37168	70	4
I 19	1	0	0	0	0	4	0	2	0	1	1	0	0	0	0	9	37168	60	4
AI 2013 I03	8	0	0	5	0	0	0	28	0	0	0	0	0	2	0	43	18584	120	2
I 31	6	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	37168	1	4
AI 2013 I04	0	0	4	32	0	4	0	24	0	0	0	0	0	0	0	64	18584	44	2
AI 2013 I08	0	0	0	4	0	4	0	2	0	0	0	0	0	0	0	10	18584	10	2
AI 2013 I09	6	0	0	6	0	4	0	2	0	1	0	0	0	1	1	21	18584	72	2
I 28	7	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	11	37168	75	4
I 05	7	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	9	18584	38	3
I 04	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	37168	1	4
I 06	2	0	0	1	0	3	0	3	1	2	0	0	0	0	0	12	37168	77	3
I 03	1	0	0	0	0	1	0	5	0	0	0	0	0	0	0	7	37168	48	4
I 02	8	0	0	1	0	3	0	4	0	0	1	0	0	1	0	18	18584	15	3
I 30	0	0	0	0	0	0	1	3	0	2	1	0	0	0	0	7	37168	71	4,6

Carotte KS02 : Données brutes dinokystes

Niveau (cm)	Age (Cal.BP)	Achomosphera spp.	L.machaerophorum	O.centrocarpum	S.membranaceus	S.belierius	S.delicatus	S.ramosus	S.bentorii	S.lazus	S.mirabilis	Spiniferites spp.	P.dalei	B.simplex	X.xanthum	S.quata	P.nudum	P.zohari	Ekar	Echinidinium spp.	Total	lycopodium spores	volume	Lycopodium ajoutés
0	362,1	0	31	11	0	2	0	0	68	3	2	4	48	0	2	22	0	0	2	0	193	220	3	20848
5	527,6666667	0	190	11	6	11	0	12	88	0	0	3	40	0	0	13	0	4	0	1	378	94	3	19332
10	693,2777778	0	32	11	4	5	0	0	43	0	0	2	37	0	0	8	0	0	0	0	142	383	3	20848
15	858,8888889	2	25	14	5	6	0	1	48	0	0	2	8	0	0	9	0	0	0	0	120	512	3	19332
20	1024,5	0	42	5	0	4	0	0	73	1	1	3	18	0	0	20	0	0	0	0	167	33	3	20848
25	1095,75	0	86	14	1	4	1	8	60	0	0	0	46	0	0	20	0	0	0	2	240	306	3	19332
30	1167	1	41	8	0	11	0	0	32	0	0	3	21	0	0	0	0	0	0	0	117	239	4	20848
35	1238,25	0	43	14	4	7	1	4	22	0	0	2	30	0	0	4	0	0	0	0	131	180	3	19332
40	1309,5	0	24	5	0	4	2	3	25	0	0	0	3	0	0	2	0	0	0	0	68	103	3	20848
45	1344,697674	0	31	14	3	0	1	0	28	0	0	0	22	0	0	0	0	0	0	0	99	294	3	19332
50	1355,860465	0	20	4	0	4	0	0	50	0	1	4	20	0	0	12	0	0	0	0	115	168	3	20848
55	1367,023256	1	58	2	4	6	0	2	38	0	0	2	40	0	0	16	0	0	0	0	169	94	3	19332
60	1378,186047	0	71	4	4	5	0	0	23	0	3	4	5	0	3	8	0	0	0	0	130	273	3	20848
65	1389,348837	0	38	8	1	8	3	2	98	0	0	0	44	0	0	6	0	0	0	0	208	192	4	19332
70	1400,511628	0	36	2	2	8	1	2	20	0	0	3	18	0	0	2	2	0	0	0	96	34	4	20848
75	1411,674419	0	37	15	6	12	3	2	70	0	0	2	34	0	0	4	0	1	0	0	186	116	3	19332
80	1422,837209	0	40	10	0	4	0	2	37	0	0	2	24	0	0	0	0	0	0	0	119	203	3	20848
85	1434	0	70	6	2	2	0	2	42	0	0	2	28	0	0	8	0	0	0	0	162	92	4	19332
90	1454,318182	0	84	5	1	2	0	0	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	120	70	3	20848
95	1474,636364	0	60	2	3	0	2	2	17	0	0	1	12	0	0	10	0	0	0	0	109	74	4	19332
100	1494,954545	0	24	3	0	15	0	6	36	0	0	0	9	0	0	18	0	0	0	0	111	291	3	20848
105	1515,272727	0	32	10	3	10	0	0	32	0	0	0	10	0	0	7	0	0	0	0	104	218	2	19332
110	1535,590909	0	40	10	3	0	4	0	19	0	0	0	20	0	0	13	0	0	0	0	109	295	3	20848
115	1555,909091	0	32	0	3	0	0	0	20	0	0	1	0	0	0	14	0	0	0	0	70	115	5	19332
120	1576,227273	0	55	6	0	6	0	0	33	0	0	3	18	0	0	7	0	0	0	0	128	335	2	20848
125	1596,545455	0	62	8	1	2	0	0	26	0	0	1	4	0	0	4	0	1	0	0	109	74	4	19332
130	1616,863636	0	84	4	4	0	0	4	35	7	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	143	355	2	20848
135	1637,181818	0	46	5	4	4	1	0	19	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	83	20	4	19332
140	1657,5	0	27	8	3	0	0	3	19	6	0	2	6	0	0	9	0	0	0	0	83	160	3	20848
145	1662,125	0	52	11	4	3	0	2	40	0	0	2	16	0	0	5	0	0	0	0	135	79	4	19332
150	1666,75	0	41	12	3	0	0	4	33	0	3	2	4	0	2	15	0	0	0	0	119	288	4	20848

Carotte KS-22bis : Données brutes dinokystes

Niveau (cm)	Age (Cal.BP)	Dinokystes																Total	Lycopodium				
		Achomosphera spp.	I. aculeatum	L. machaerophorum	O. centrocarpum	S. membranaceus	S. belerius	S. delicatus	S. ramosus	S. bentorii	S. lazus	S. mirabilis	Spiniferites spp.	P. dalei	B. simplex	X. xanthum	S. quanta		P. nudum	P. zohari	spores	volume	ajoutés
0	526,0769231	0	0	32	0	0	11	0	4	35	0	0	0	9	0	0	0	0	0	91	319	4	20848
2	541,4615385	0	0	29	3	3	10	0	1	36	4	0	1	10	0	0	3	0	0	100	133	3	20848
7	579,9230769	0	0	32	10	0	16	0	0	29	5	0	0	3	0	0	8	0	2	105	413	3	20848
11	610,6923077	4	0	34	0	2	27	0	0	19	0	0	4	4	0	0	8	0	0	102	448	3	20848
15	641,4615385	0	0	55	7	0	14	0	4	18	0	0	2	2	0	0	0	0	0	102	579	2	20848
20	679,9230769	0	0	34	7	12	24	2	0	20	3	0	0	3	0	0	2	0	0	107	623	3	20848
25	718,3846154	0	0	13	0	7	33	0	3	23	0	7	2	3	0	0	7	0	0	98	677	3	20848
30	756,8461538	1	0	24	0	7	16	3	0	46	0	0	1	2	1	0	2	0	0	103	160	2	20848
35	795,3076923	2	0	31	2	10	12	1	2	40	2	0	1	2	1	0	2	0	0	108	76	3	20848
40	833,7692308	0	0	50	4	4	10	0	2	76	0	0	2	12	0	0	4	0	0	164	142	3	20848
45	872,2307692	0	0	50	4	2	2	1	0	58	0	0	2	0	0	0	2	0	0	121	88	3	20848
50	910,6923077	0	0	34	5	5	6	2	2	49	0	0	1	0	0	0	0	0	0	104	54	3	20848
54	941,4615385	0	0	29	0	0	4	2	0	72	0	0	0	3	0	0	0	0	0	110	90	3	20848
60	987,6153846	0	0	43	0	3	0	13	0	40	0	0	0	3	0	0	0	0	0	102	99	3	20848
65	1018,384615	0	3	62	0	3	6	0	0	34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	108	56	3	20848
70	1064,538462	0	0	54	7	2	2	0	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	86	68	4	20848
74	1095,307692	0	0	53	3	1	3	0	3	36	0	0	1	3	0	0	3	0	0	106	47	3	20848
80	1141,461538	0	0	51	0	1	8	0	0	34	0	0	4	3	0	0	0	0	0	101	49	3	20848
84	1172,230769	0	0	50	6	2	14	3	0	25	0	0	3	2	0	0	1	0	0	106	44	3	20848
90	1218,384615	0	0	59	7	2	11	0	0	27	0	0	4	4	0	0	4	0	0	118	133	3	20848
95	1249,153846	0	0	62	0	0	6	0	0	28	6	0	0	5	0	0	0	0	0	107	138	3	20848
100	1295,307692	0	0	42	0	0	8	0	0	46	0	0	0	4	0	0	0	0	0	100	38	3	20848
105	1333,769231	0	0	45	1	3	16	0	0	33	0	0	0	6	0	0	0	0	0	104	65	3	20848
110	1372,230769	0	0	60	2	0	6	0	0	29	3	0	0	2	0	0	6	0	0	108	76	3	20848

Carotte KS24 : Données brutes dinokystes

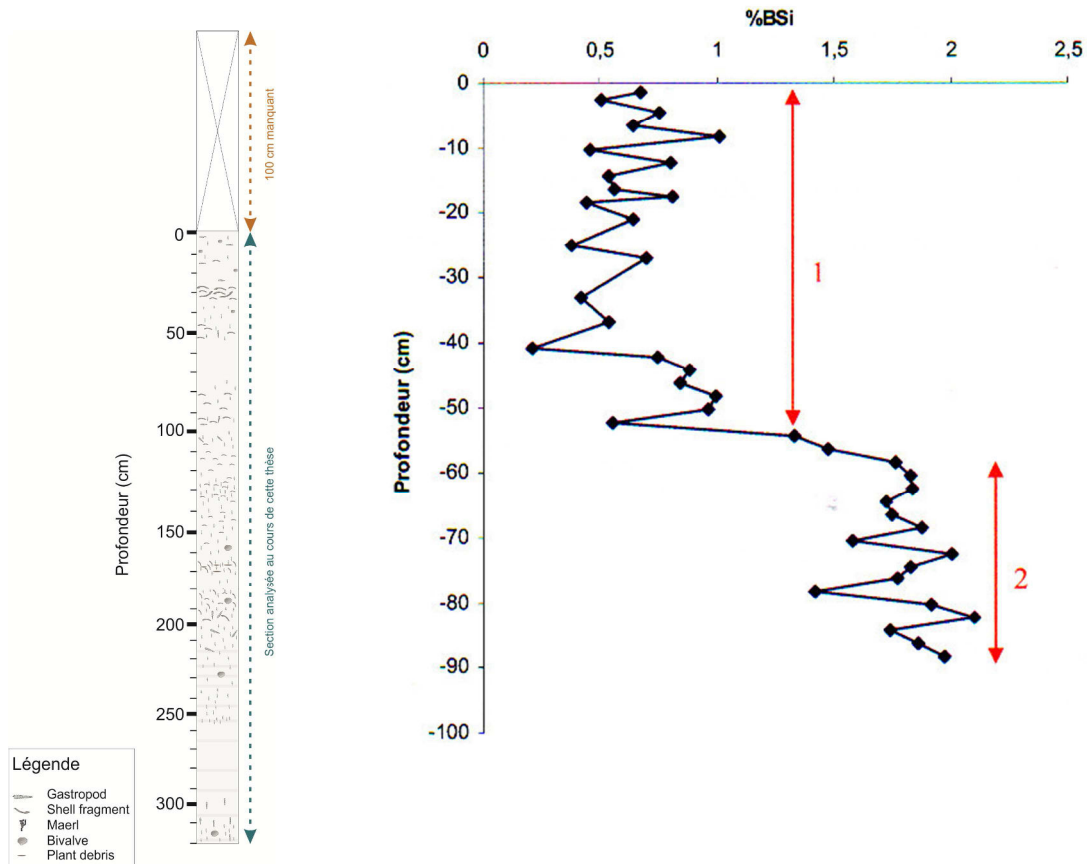
niveau (cm)	Age (Cal.BP)	O.centrocarpum	S.membranaceus	S.bentorii	Spiniferites spp.	P.dalei	S.quanta	Total	Lycopodium spores	Lycopodes ajoutés	Volume
103	9092,744695	1	0	6	0	0	0	7	76	20848	3,5
125	9130,390144	2	0	10	1	0	0	13	50	20848	4
152	9176,591376	6	1	12	2	0	1	22	20	20848	3
177	9219,370294	0	0	3	0	2	0	5	80	20848	3,5

Carotte VC08 : Données brutes dinokystes

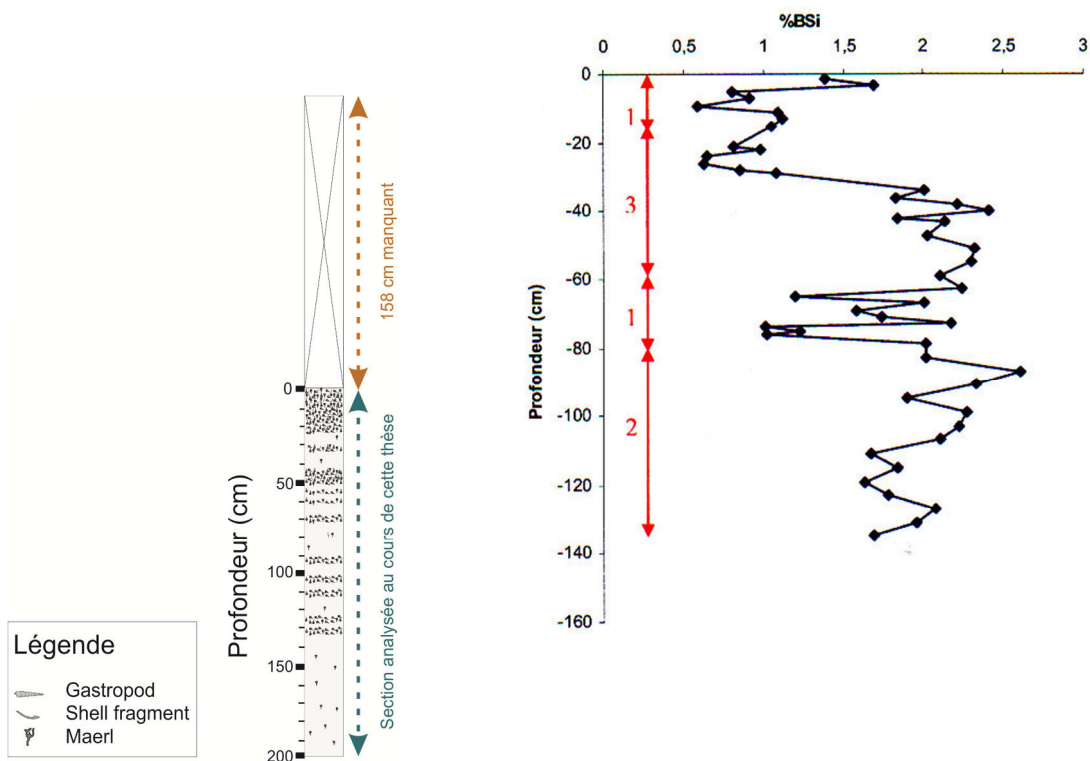
niveau (cm)	Ages (Cal.BP)	Achoisphaera spp.															Total	Lycopodium spores	Lycopodes ajoutés	Volume			
		A.choane	I.a. aculeatum	L.machaerophorum	O.centrocarpum	O.israelianum	P.zohari	S.membranaceus	S.belerius	S.delicatus	S.ramosus	S.bentorii	S.lazus	S.mirabilis	Spiniferites spp.	P.dalei					X.xanthum	S.quanta	
65	8394,761068	2	0	0	25	10	0	0	1	2	3	2	44	0	0	1	12	0	2	104	184	20848	4
85	8411,49887	1	0	0	30	1	0	0	8	6	2	0	43	0	0	2	10	0	0	103	353	20848	4
95	8419,867771	1	0	0	13	3	0	0	4	10	0	0	55	0	0	1	8	2	1	98	108	20848	4
105	8428,236673	0	0	0	18	3	0	0	12	10	2	0	40	0	0	2	2	0	2	91	268	20848	4
110	8432,421123	5	0	0	18	6	0	0	5	5	3	0	60	0	0	2	14	0	0	118	194	20848	4
120	8440,790024	3	0	0	14	12	0	0	12	0	0	0	58	0	0	4	4	0	0	107	312	20848	4
130	8449,158925	2	0	0	8	5	0	0	3	0	0	0	71	0	0	5	10	0	0	104	224	20848	4
140	8457,527827	2	0	0	1	2	0	0	6	5	3	2	66	0	0	0	14	2	2	105	266	20848	4
150	8465,896728	1	0	0	10	11	0	0	5	1	3	2	40	1	0	3	18	0	1	96	310	20848	4
160	8474,265629	3	0	0	18	4	0	0	8	10	5	0	42	1	0	0	8	0	4	103	150	20848	4
170	8482,63453	0	0	0	17	10	0	0	4	6	1	0	42	0	0	6	14	0	4	104	305	20848	3
180	8491,003431	1	0	0	31	4	0	0	3	10	6	0	38	1	0	6	3	0	0	103	619	20848	4
190	8499,372332	3	0	0	21	1	0	0	9	4	1	0	38	1	0	6	12	0	0	96	124	20848	4
200	8507,741234	1	0	0	15	4	0	0	4	7	2	1	52	0	0	2	4	0	2	94	188	20848	4
210	8516,110135	1	0	0	7	8	0	0	4	5	1	2	54	1	0	4	22	0	3	112	232	20848	4
220	8524,479036	0	0	0	14	19	0	0	6	3	5	0	48	2	0	2	6	0	3	108	384	20848	4
230	8532,847937	0	0	0	18	10	0	0	3	9	2	4	50	0	0	4	14	0	4	118	148	20848	4
240	8541,216838	2	0	0	17	14	0	0	1	3	1	4	42	2	0	4	2	0	4	96	146	20848	3
245	8545,401289	3	0	0	12	7	0	0	4	10	6	3	44	4	0	3	2	0	2	102	60	20848	4
255	8553,77019	2	0	0	24	7	0	2	8	8	2	2	40	0	0	4	18	0	0	117	204	20848	3
265	8562,139091	1	0	0	18	2	0	0	6	8	2	6	44	0	1	5	10	0	0	103	212	20848	4
275	8570,507992	8	0	0	27	0	0	0	4	9	0	0	42	0	0	8	8	0	3	109	279	20848	4
285	8578,876893	2	0	0	8	10	0	0	11	0	0	0	50	0	0	6	4	0	4	95	525	20848	3
295	8587,245795	0	0	0	6	1	0	0	3	8	1	2	39	0	0	3	8	0	10	81	314	20848	3
305	8595,614696	0	2	0	5	10	0	0	1	6	2	2	34	0	0	6	2	2	0	72	216	20848	4
315	8603,983597	0	0	0	5	10	0	0	2	6	0	0	18	0	1	4	2	1	0	49	282	20848	3
325	8612,352498	1	0	0	7	3	0	0	2	2	0	0	20	0	0	0	6	0	1	42	396	20848	4
330	8616,536949	0	0	0	2	0	9	0	0	1	0	0	38	0	0	0	6	0	2	58	202	20848	3
335	8620,721399	3	0	0	1	8	0	0	1	4	0	1	18	0	0	4	16	0	5	61	234	20848	3
340	8624,90585	0	0	0	1	2	0	2	1	0	0	2	33	0	0	3	6	0	4	54	330	20848	3
345	8629,0903	4	0	2	2	4	0	0	8	7	1	0	35	0	2	5	14	2	4	90	642	20848	4
350	8751,707317	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	45	0	0	4	6	0	2	60	646	20848	3
355	8833,00813	1	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	17	0	0	2	0	0	0	24	320	20848	3
360	8914,308943	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	17	0	0	1	2	0	0	22	176	20848	3
365	8995,609756	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	5	0	0	1	4	0	0	14	265	20848	3
370	9076,910569	0	0	0	1	4	0	0	1	0	0	0	12	0	0	0	2	0	2	22	440	20848	3
375	9158,211382	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	2	0	0	0	10	176	20848	3
385	9320,813008	5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	10	270	20848	3
390	9402,113821	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	7	344	20848	3

Annexe F: Analyses chimiques réalisées
sur les sommets des carottes A et G au
LEMAR en 2003 (D. Denis, Master 1),
expliquant la destruction des premiers
centimètres

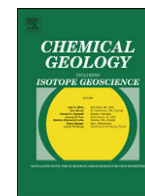
- **Carotte A (Baie de Roscanvel) : log sédimentologique et profil de silice biogénique sur les 100 premiers cm :**



- **Carotte G (Sud de Plougastel – Banc de Rozegat) : log sédimentologique et profil de silice biogénique sur les 158 premiers cm**



Annexe G: Article : «Rare earth elements in cold seep carbonates from the Niger delta »
(*Rongemaille et al., 2011*), présentant
le protocole de préparation des carbonates
à la spectrométrie pour l'analyse des
métaux traces, développé à l'IUEM (Brest)
et suivit pour les analyses sur les
carbonates du maërl



Research papers

Rare earth elements in cold seep carbonates from the Niger delta

E. Rongemaille ^{a,*}, G. Bayon ^a, C. Pierre ^b, C. Bollinger ^c, N.C. Chu ^a, Y. Fouquet ^a, V. Riboulot ^a, M. Voisset ^a^a IFREMER, Département Géosciences Marines, Brest, France^b LOCEAN, Université Pierre et Marie Curie, UMR 7159, Paris, France^c Université de Brest, IUEM, CNRS UMS 3113, Plouzané, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 14 February 2011

Received in revised form 2 May 2011

Accepted 3 May 2011

Available online 15 May 2011

Editor: U. Brand

Keywords:

Cold seeps

Authigenic carbonates

Rare earth elements

ABSTRACT

The circulation of methane-rich fluids at cold seeps often leads to precipitation of authigenic carbonates mediated by microbial activity, which can be used as archives of fluid seepage on continental margins. In this study, we have investigated the potential of using rare earth element (REE) concentrations in authigenic carbonates for tracing fluid sources and providing information on associated biogeochemical processes at cold seeps. We have examined various chemical procedures for the analysis of REE in authigenic carbonates, and present a robust method using dilute acetic acid solution that allows the extraction of REE from carbonate phases with reduced contamination from Fe–Mn oxides and detrital minerals. Using this method, we analysed a series of carbonate samples collected at various deep-sea sites of active fluid seepage on the Niger Delta for their REE and trace element concentrations, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values and $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ isotope compositions. We show that the REE composition of cold seep carbonates is controlled primarily by that of the fluid from which they have precipitated. Our results also suggest that significant REE fractionation can occur during carbonate precipitation, which can be related to various degrees of REE complexation by organic versus carbonate ligands in response to changing pore water chemical composition for parameters such as carbonate alkalinity.

© 2011 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The occurrence of authigenic carbonates has been widely reported worldwide, both in modern and fossil venting sites of methane-rich fluids. In modern settings, there are numerous well-documented examples of authigenic carbonate deposits at both passive (e.g., Aharon et al., 1992; Paull et al., 1992; Naehr et al., 2000; Pierre et al., 2000; Peckmann et al., 2001; Thiel et al., 2001; Ondréas et al., 2005; Bayon et al., 2007; Dupré et al., 2007; Gontharet et al., 2007; Pierre and Fouquet, 2007; Bayon et al., 2009b; Huguen et al., 2009) and active margins (e.g., Kulm et al., 1986; Sample, 1996; Suess et al., 1998; Aloisi et al., 2000; Han et al., 2004; Paull et al., 2007).

At cold seeps, carbonate precipitation is closely related to the activity of a microbial consortia, which leads to methane oxidation and sulphate reduction in near surface sediments, and releases dissolved bicarbonate and sulphides into surrounding pore waters (Boetius et al., 2000; Lein, 2004). Authigenic carbonates are generally well preserved in the sedimentary and geological record, and hence can be used to identify past fluid circulation events on ocean margins. In addition, cold seep carbonates can also provide information on the geochemical composition of the fluids from which they have precipitated (Bohrmann et al., 1998; Naehr et al., 2000).

In cold seep related studies, it is important to identify the origin of methane-rich fluids, because it provides information on the geological context in which the fluids are expelled and on associated biogeochemical processes. The determination of fluid sources in continental margin sediments is generally inferred from stable isotope compositions of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and oxygen ($\delta^{18}\text{O}$). The $\delta^{13}\text{C}$ values of fluids and associated authigenic carbonates can fingerprint the source of hydrocarbons (Pierre et al., 1991; Peckmann et al., 2001; Pierre and Rouchy, 2004), allowing generally discrimination between biogenic methane (i.e., related to the early diagenetic degradation of organic compounds in sub-surface sediments) and thermogenic methane (i.e., generally associated to deeper petroleum systems). Instead, the $\delta^{18}\text{O}$ signature of carbonates and fluids provides additional constraints on fluid sources, but also on the temperature at which the carbonates have precipitated. In addition, because gas hydrates preferentially incorporate heavy oxygen upon formation, the presence of positive $\delta^{18}\text{O}$ anomalies in cold seep carbonates may be used as an indicator of past event of hydrate dissociation in the sediment (e.g., Bohrmann et al., 1998).

A few other less conventional isotopic tracers have also been used in previous studies for investigating the origin of fluids in continental margin sediments ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, e.g., Dia et al., 1995; Teichert et al., 2005b), deciphering biogeochemical processes in the sediment (Li and B isotopes, e.g., Teichert et al., 2005b; Scholz et al., 2009, 2010a), and to give constraints on the age of pore waters (^{129}I , e.g., Fehn et al., 2000; Lu et al., 2008; Scholz et al., 2010b). For example, due to the global homogeneity of Sr isotope ratios in the oceans (i.e., $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr} \sim 0.7092$

* Corresponding author. Tel.: +33 2 29 00 85 59.

E-mail address: erongemaille@ifremer.fr (E. Rongemaille).

for about the last 400,000 years; Henderson et al., 1994), the departure of $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ratios in any pore water or authigenic carbonate from the modern seawater value can be used to detect a deep fluid source origin (e.g., Gieskes et al., 1986; Dia et al., 1995). In addition, the distribution of Li and B isotopes in pore waters and presumably in authigenic carbonates can provide unique constraints on fluid–sediment interactions on continental margins, such as adsorption, desorption and clay mineral transformation (Scholz et al., 2010a; 2010b). However, despite providing useful complementary information to the traditional $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ tracers, the utility of these radiogenic and stable isotopic systems for addressing issues related to biogeochemical processes occurring in near-surface sediments at cold seeps, is yet to be demonstrated.

The rare earth elements (REE), from lanthanum (La) to lutetium (Lu), comprise an extremely coherent group, which only exhibits subtle fractionations in the marine environment due to their similar ionic radii and the predominance of the trivalent oxidation state. Because the natural abundances of REE in seawater can vary by orders of magnitude as a function of atomic number, the common practice in marine geochemistry is to normalise measured REE concentrations to REE values for average shale (e.g., Post Archean Australian Shale – PAAS, Taylor and McLennan, 1985). This normalisation removes the odd–even effect of elemental distributions and produces curves (i.e., the so-called REE patterns) in which subtle REE enrichments or depletions are readily apparent.

In the marine environment, the REE have been extensively used as tracers of the mixing between water masses in the ocean and for provenance studies (e.g., Elderfield and Greaves, 1982; Byrne and Kim, 1990; Duncan and Shaw, 2003). In particular, significant work has been done to investigate the possible mechanisms supplying dissolved REE to the oceans, such as inputs from hydrothermal systems (e.g., German et al., 1990), dissolution of atmospheric dust (e.g., Greaves et al., 1999), or contributions from rivers (e.g., Elderfield et al., 1990). In seawater, the REE are typically characterised by low concentrations (sub pmol kg^{-1}), a large negative Ce-anomaly, and REE patterns exhibiting increasing shale-normalised values from the Light- to the Heavy-REE (HREE). The origin of this HREE-enriched seawater has been attributed to fractionation during REE-carbonate complexation in seawater, because carbonate complexes with HREE are more stable than with LREE (Cantrell and Byrne, 1987; Lee and Byrne, 1993).

Comparatively, there have been only a few studies on the distribution of REE in pore waters from marine sediment cores (Elderfield and Sholkovitz, 1987; Sholkovitz et al., 1989; Haley et al., 2004). Nevertheless, these studies clearly showed that REE were significantly enriched in pore waters relative to bottom waters. In addition, marked REE variations were reported down-cores from oxic to anoxic conditions, both in terms of concentrations and shale-normalised patterns, indicating that the REE distribution in pore waters was controlled by early diagenetic processes. Taken together, all these results suggest that the use of REE in fluids or authigenic carbonate phases at cold seeps could provide additional constraints into biogeochemical processes related to the circulation of methane-rich fluids on continental margins. This was also suggested recently in several studies, in which REE data were reported for cold seep carbonates (Tonguç Uysal et al., 2007; Feng et al., 2008, 2009a, 2009b, 2010; Ge et al., 2010; Himmler et al., 2010).

In this study, we report REE and other trace element concentrations, oxygen and carbon stable isotope compositions ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$), and $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ratios for a suite of seep carbonates recovered from various active sites of fluid venting in the Niger Delta area (Gulf of Guinea, West African margin). Our aim was to investigate the potential of using REEs in authigenic carbonates for tracing fluid sources at cold seeps and providing constraints on associated biogeochemical processes. We have also examined several chemical techniques for the extraction of the carbonate-bound REE from

various authigenic carbonate phases (aragonite, low-magnesium and high-magnesium calcite, dolomite, and siderite), and present a robust method that can be used for the analysis of REE in cold seep carbonates.

2. Material and methods

2.1. Study area and samples

The authigenic carbonate samples analysed in this study were collected in sediment cores retrieved from the Niger Delta during the NERIS project (IFREMER-TOTAL). The study area is located in the deep province of the Niger Delta, at water depths ranging from ~1700 to ~1100 m. Details on the geological context of the study area are given elsewhere (Bayon et al., 2007). Briefly, authigenic carbonates were collected from three distinct areas (Fig. 1): 1) the Mud Volcano area, a large volcano (~4 km diameter) associated with numerous pockmarks, from which numerous siderite and high-Mg calcite nodules were recovered by coring; 2) the Diapir area, characterised by the presence of shale diapirs associated with oil-bearing sediments and dolomite mudstones, and massive chemoherm mounds composed primarily of aragonite; and 3) the Pockmark area, which corresponds to the collapsed summit of a shale anticline, associated with the presence of numerous pockmarks related to gas hydrate deposits (Sultan et al., 2010). The Pockmark area is delimited by two major normal faults, which act as preferential conduits for fluid flow, leading to the formation of aragonite chemoherm on the seafloor. Authigenic carbonate concretions recovered from gas hydrate-bearing sediments in the Pockmark area correspond primarily to aragonite and/or high-Mg calcite breccias, whereas those associated with the normal faults are aragonite chemoherm.

The petrography, qualitative mineralogy and major element composition of the studied authigenic carbonate samples were reported previously by Bayon et al. (2007). In this study, the bulk mineralogical composition of the carbonate samples was also determined by quantitative measurements using X-ray diffraction (IFREMER). For the mineralogical description, we referred to the classification used by Burton and Walter (1991) and Naehr et al. (2007), in which calcite with less than 5 mol% MgCO_3 is named low-Mg calcite (LMC) and calcite with MgCO_3 contents ranging from 5 to 20 mol% is referred to as high-Mg calcite (HMC). In addition, carbonate phases with 30–40 mol% MgCO_3 were classified as protodolomite, and carbonates containing 40–55 mol% MgCO_3 were referred to as dolomite. The list of the studied carbonate samples and their mineralogical composition is given in Table 1.

2.2. Experimental procedure

One difficulty in analysing the distribution of REE in authigenic carbonates is that they often incorporate a significant fraction of detrital sediment, Fe–Mn oxides and organic compounds, which may represent a substantial source of REE to the bulk samples. Various methods have been employed for analysing the REE in authigenic carbonate samples, but no standard chemical procedure has yet been established, which could allow direct comparison of analytical results from different studies. Here, we have conducted a series of experimental operations in order to determine a suitable procedure allowing the determination of REE in cold seep carbonates with reduced contamination from Fe–Mn oxides and detrital minerals. All these experiments were carried out in a class 1000 clean laboratory with cleaned apparatus, twice-distilled or commercially purchased ultra-pure acids.

First, we investigated the acid strength during leaching and its impact on the REE concentrations of the leachate ('leachate' refers here to the supernatant left after the leaching experiment). Seven different leaching procedures were employed, including different

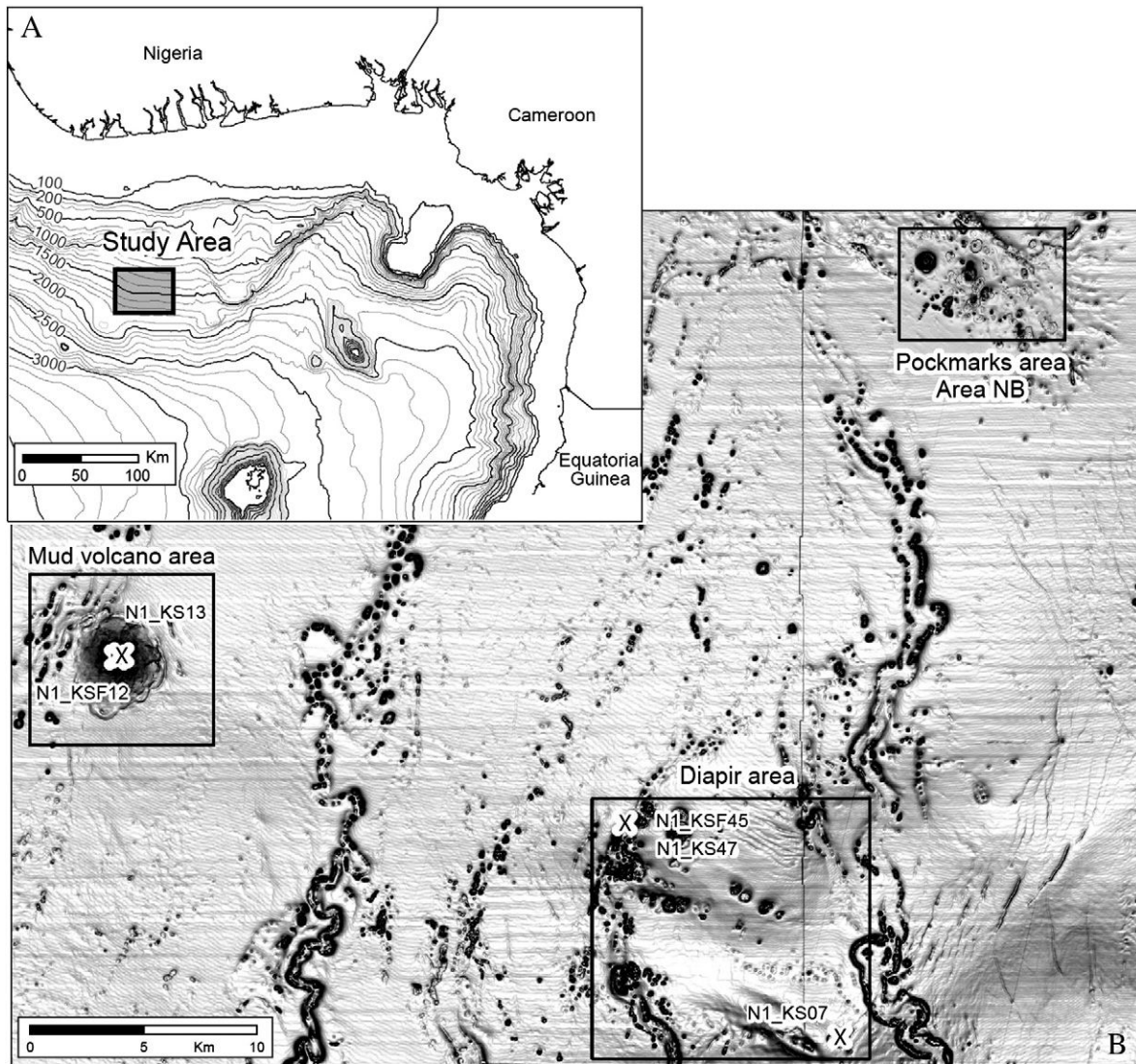


Fig. 1. A) General bathymetric map of the Gulf of Guinea and location of the study area in the Niger Delta (spaced isobaths 100 m). B) Dip map of the three studied areas on the Niger Delta. The horizontal resolution is 25 m.

strengths of ultra-pure acetic acid (AA) (2%, 5%, 10%, and 20% v/v), an Na acetate buffered acetic acid with Gutjahr et al. (2007) – to reduce any possible dissolution of Fe–Mn oxides or detrital phases, 5% HNO₃ – to follow the method used by Feng et al. (2009a), and, finally, to discuss the results of these experiments in terms of contamination from the silicate and oxide components, we also performed an aggressive test using a 6 M HCl leaching, which resulted, most probably, in the quantitative dissolution of Fe–Mn oxide phases and of a small fraction of the detrital minerals.

All the experimental operations described above were conducted for 24 h at room temperature, on replicate samples of a high-Mg calcite mudclast. This sample, referred to as AKPO in the text below, was chosen specifically because it contains a significant fraction of detrital material. As will be discussed later, the best results (i.e., those exhibiting the lowest levels of detrital contamination) were obtained using the 2% and 5% v/v AA solutions.

Then, a second series of experiments was conducted to investigate the effect of the duration time of the leaching on the selective dissolution of distinct carbonate phases (aragonite, low-Mg calcite, high-Mg calcite, dolomite, and siderite). These experiments were operated using both 2% and 5% AA solutions. The samples chosen for this second series of experiments were CAL-S (a reference limestone

material composed primarily of calcite CRPG, Yeghicheyan, unpublished data a cuttlefish bone (aragonite) collected in western Brittany (France), and three cold seep carbonates from the Niger Delta area: AKPO (high-Mg calcite, see above), N1-KSF-12_400c (siderite, Mud Volcano area), and N1-KSF-45 (dolomite, Diapir area). For each experiment, about 200 mg of ground carbonate were weighted, transferred into Savillex® vial, and digested using either 2 or 5% (v/v) acetic acid at room temperature. For each carbonate phase, these experiments were repeated changing the duration time of the leaching: 15 min, 45 min, 2 h, 6 h, 15 h, 24 h, 30 h, and 48 h. The effect of the duration time of the leaching on selective mineral dissolution was simply assessed by comparing the weight of the sample before and after the experiment.

2.3. Sample preparation – recommended procedure

A range of different experimental treatments are presented above and will be discussed later in the paper but, ultimately, all studied cold seep carbonate samples were analysed using a common methodology, which we describe below. About 1 mg of ground carbonate was weighted carefully and placed in a Savillex® vial. The ground bulk carbonate was digested by adding 3 ml of ultra-pure solution of 5% (v/v)

Table 1
Mineralogical composition of samples and stable isotope compositions.

Core	Depth (cm)	Main mineral	Qtz (%)	Aragonite (%)	Calcite (%)	LMC (%)	HMC (%)	Protodol. (%)	Dolo. (%)	Siderite (%)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ PDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ PDB)	$^{87/86}\text{Sr}$ cor	2 sd
Standards														
CAL-S		Calcite	0.8		99.2									
AKPO		High-Mg calcite	3.6			2.3	84.4	9.7						
Cuttle fish		Aragonite		96.8	3.2									
Mud volcano area														
N1-KSF-12	400 a	Siderite, hydroxyapatite	4.1		1.2		1.9		1.2	89.2	−7.56	−1.72	0.70844	0.00008
–	400 b	High-Mg calcite	5.8				79.6	11.5			−5.50	−1.34		
–	400 c	Siderite	10.8							89.2	−3.27	−3.75	0.70784	0.00004
N1-KS-13	100	Siderite	12.3							87.7	−9.84	−2.88		
Diapir area														
N1-KSF-45	185	Dolomite	7.0				5.7	87.3			−47.12	6.06	0.70910	0.00002
N1-KI-47	12	Dolomite	6.0				7.7	86.3			−48.04	5.70	0.70912	0.00004
N1-KS-07	0–20	Aragonite	1.1	87.4	1.4	10.1					−45.85	4.00	0.70919	0.00002
Pockmark area														
Northern fault zone														
N1-KS-22	300	Aragonite	0.9	90.4	3.9	5.9					−27.79	4.89	0.70915	0.00002
N1-KSF-28	470	Aragonite	3.3	93.8	0.7	2.2					−30.07	4.32	0.70917	0.00005
Pockmark														
N1-KS-29	71	High-Mg calcite, calcite	7.0		10.8		71.1	8.5	2.7		−39.73	5.01	0.70923	0.00006
N1-KSF-23	125	Aragonite	2.9	87.2	0.5	1.6	7.8				−23.27	3.79	0.70916	0.00002
N1-KI-26	60	Aragonite	2.6	90.4	4.4		2.7				−26.68	3.75	0.70917	0.00002
N1-KI-27	25	Aragonite	1.3	76.4	5.3		13.8		3.3		−23.89	4.27	0.70919	0.00004
N1-KS-36	132	High-mg calcite	2.6		8.1		61.5	22.7	5.1		−39.95	5.06	0.70916	0.00002
N1-KS-36	211	High-mg calcite, calcite	5.5	8.2	26.1		51.5	3.6			−39.95	4.47	0.70917	0.00004
N2-KS-44	150	Aragonite	1.9	74.9	1.4		14.9	1.2	3.7		−34.13	3.72	0.70917	0.00004
N2-KS-44	150	High-mg calcite	2.9	1.5	12.3		66.5	13.1	4.0		−33.78	4.77	0.70917	0.00004

With LMC: low magnesian calcite, HMC: high magnesian calcite, dolo: dolomite and protodol: protodolomite.

acetic acid, and left on a mechanical shaker for 24 h at room temperature. The solution was then transferred into a pre-cleaned 50 ml polypropylene tube, before centrifugation (2 min/2500 rpm). The clear supernatant was then filtered through 0.45 μm Nalgene® syringe filters and transferred into pre-cleaned Savillex® vials. A known weight (about 300 mg) of Tm solution (6.89 ng kg^{−1}) was added to the solution. The mixture sample-Tm spike was dried on a hotplate, and taken up in 3 ml of 50% (v/v) twice-subboiled HNO₃. A few hours prior to measurement by ICP-MS, an aliquot of 2 ml of the “mother” solution was evaporated, taken up in 6 ml 2% HNO₃.

2.4. Analytical methods

2.4.1. Strontium isotopes

Strontium was separated by column chromatography using a Sr Spec resin (Eichrom) prior to being analysed by MC-ICP-MS (Neptune, Thermo Fisher Scientific) at the Pôle Spectrométrie Océan (Brest, France). Isotope ratios were normalised to a fixed $^{86}\text{Sr}/^{88}\text{Sr}$ ratio of 0.1194 (Nier, 1938). All the $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ isotopic ratios of samples were corrected by normalising the $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ isotopic ratio of NIST SRM987 to 0.71024. Reproducibility of the measurements was controlled by repeated analyses of an Sr standard NIST SRM987 solution and a chemistry-processed seawater standard IAPSO (Ocean Scientific International Ltd.), giving $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ values of 0.71027 ± 5 (2 SD, $n = 178$) and 0.70917 ± 4 (2 SD, $n = 13$), respectively, consistent with published values. Typical chemistry blank was less than 0.5 ng.

2.4.2. Oxygen and carbon isotopes

Stable isotopes of carbon and oxygen were measured at the LOCEAN (University of Pierre et Marie Curie, Paris), using a dual-inlet isotopic ratio mass spectrometer (IsoPrime). Stable isotope analyses were made on about 100 to 200 μg of bulk carbonate fraction and the reference used in the laboratory is a Carrara marble (“MARCEAU” reference). The CO₂ released after 12 min of reaction at 90 °C with 100% phosphoric acid is considered to come solely from calcite and/or aragonite. The analytical precision is 0.01‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values; the reproducibility is 0.05‰ for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values. Results are reported using the

conventional δ notation defined as $\delta = [(R_s/R_r) - 1] \times 1000$ where $R = ^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in the sample (R_s) and in the reference (R_r). The reference used for $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ is V-PDB (Craig, 1957).

2.4.3. Rare earth and trace element analyses

Trace element concentrations in our carbonate samples were determined at the Pôle Spectrométrie Océan (Brest, France) on a Element2 ICP-SFMS (Thermo Fisher Scientific), equipped with an ASX 100 auto-sampler (CETAC). This instrument can be operated in low, medium and high resolution modes, depending on the required sensitivity and potential interferences for each element. The REEs were analysed with the low resolution mode to enhance sensitivity, but were corrected for oxide and hydroxide interferences by analysing solutions of ultra-pure water, Ba + Ce, Pr + Nd and Sm + Gd + Tb at the beginning of the measurement cycle, following the procedure of Barrat et al. (1996). Barium ($^{135}\text{Ba}^{16}\text{O}^+$) and $^{141}\text{Pr}^{16}\text{O}^+$ interferences on ^{151}Eu and ^{157}Gd , respectively, were always lower than 2% for all the studied samples. All other interferences were negligible (less than 0.5%).

Elemental concentrations were calculated using the Tm addition method (Barrat et al., 1996; Bayon et al., 2009a). Details on the calculations can be found in Bayon et al. (2009a). Briefly, for each sample, elemental concentrations can be calculated using the sample mass, the amount of Tm added, and by calibrating the raw data acquired during the measurement session against an unspiked (no added Tm) BHVO-2 reference solution (diluted ~10,000 times), run after every three samples to correct for the instrumental drift. The BHVO-2 values used for the calculations are given in Bayon et al. (2009a). Over the past few years, this method has been validated for the determination of REE and other trace element concentrations for a wide range of geological materials, including hydrothermal carbonates (Barrat et al., 2000). During the course of our study, we also performed replicate measurements ($n = 5$) of a limestone reference material (CAL-S, CRPG) for a range of trace and minor elements (Table 2), after digestion of about 1 mg sample with 3 M HNO₃. The obtained results agree well with the proposed values for CAL-S (Yeghicheyan, unpublished data), with precision better than 10 RSD%.

Table 2
Major and minor concentrations (ppm) for standard calcite (CAL-S).

	CAL-S (ppm)	2 sd	RSD%	Potts et al. (2002)
Rb	0.095	0.028	15	0.101
Sr	255	16	3	234
Ba	1.314	0.174	7	1.382
La	0.820	0.064	4	0.787
Ce	0.307	0.023	4	0.333
Pr	0.089	0.004	2	0.090
Nd	0.372	0.018	2	0.357
Sm	0.062	0.007	6	0.064
Eu	0.014	0.001	4	0.016
Gd	0.076	0.011	7	0.093
Tb	0.013	0.003	10	0.014
Dy	0.101	0.008	4	0.100
Ho	0.027	0.002	4	0.026
Er	0.079	0.005	3	0.081
Tm	#N/A	#N/A	#N/A	0.011
Yb	0.068	0.006	5	0.068
Lu	0.009	0.002	8	0.011
Th	0.012	0.001	4	0.023
Mg	2358	180	4	2191
Mn	12.076	3.848	16	13.169
Fe	294	25	4	350
U	0.771	0.051	3	0.813

3. Results

3.1. Leaching experiments

Results from our first series of experimental procedures (AKPO) are listed in Table 3. With the exception of the buffered acetic acid leachate, the Mg concentrations are very similar in all the leachates (mean value of $\sim 21,170 \pm 950$ ppm). This indicates that the high-Mg calcite phases were quantitatively removed during all these leaching experiments, except the mixed AA/Na-acetate solution (Mg $\sim 16,800$ ppm). In contrast, the elements bound preferentially to the detrital (or oxide) phases (i.e. Th, Rb, Zr and Fe) exhibit a wide range of concentrations in the leachates: 0.12–2.98 ppm for Th; 2.52–14.01 ppm for Rb, 0.14–6.09 ppm for Zr, and ~ 284 –10,500 ppm for Fe (Table 3). The concentrations for Th, Rb, Zr, and Fe increase markedly with increasing acid strength (from 2% to 20% AA, 5% HNO₃, to 6 M HCl), which clearly indicates enhanced contribution from the detrital (Th, Rb, Zr) and/or oxide (Fe) phases. Using these concentrations and typical Th, Rb and Zr values for detrital sediments (PAAS), we can estimate that the contribution of detrital components to the total leached fractions varies from ~ 0.1 –1.6 wt.% to ~ 3 –20 wt.% with increasing acid strength. The REE follow a similar pattern, exhibiting sums of shale-normalised concentrations (ΣREE_N) which vary from 4.36 in 2% AA to 6.33 in 5% HNO₃ leachates. By analogy with the detrital bound elements, this observation also suggests that the enhanced REE concentrations are due to contamination from both detrital and Fe-oxide phases. In this leaching procedure, therefore, the use of nitric acid, strong acetic acid ($>5\%$ v/v), and mixed acetic-Na-acetate solutions is shown to be inappropriate.

Table 3
REE concentrations (ppm) for magnesian calcite (AKPO), Mg and detrital material concentrations.

	Time of leaching	La	Ce	Pr	Nd	Sm	Eu	Gd	Tb	Dy	Ho	Er	Tm	Yb	Lu	ΣREE_N	Th	Rb	Zr	Fe	Mg
2% AA	24 h	7.160	19.26	2.085	9.112	1.847	0.441	1.837	0.256	1.618	0.372	1.109	#N/A	1.155	0.191	4.361	0.12	2.52	0.14	284	21,164
5% AA	24 h	7.344	20.66	2.243	9.477	1.991	0.481	1.972	0.277	1.789	0.424	1.245	#N/A	1.297	0.215	4.773	0.36	2.22	0.17	542	19,742
10% AA	24 h	7.865	21.36	2.351	9.960	2.078	0.496	1.998	0.291	1.914	0.447	1.299	#N/A	1.358	0.221	4.981	0.86	2.55	0.47	738	20,686
Buffer	24 h	6.777	18.81	2.033	8.616	1.830	0.456	1.852	0.271	1.743	0.409	1.213	#N/A	1.233	0.205	4.519	1.07	3.10	0.38	317	16,802
20% AA	24 h	8.153	23.34	2.503	10.25	2.185	0.499	2.083	0.306	1.991	0.470	1.350	#N/A	1.442	0.233	5.213	1.26	2.66	0.72	871	21,028
6 N HCl	24 h	11.29	29.27	3.275	13.50	2.736	0.692	2.555	0.360	2.336	0.530	1.550	#N/A	1.570	0.262	6.319	2.97	9.16	3.03	10,501	21,939
5% HNO ₃	24 h	10.83	29.54	3.149	13.12	2.693	0.678	2.520	0.366	2.371	0.535	1.582	#N/A	1.649	0.266	6.326	2.98	14.01	6.09	3677	22,468

With AA: acetic acid; buffer: mixture of acetic acid and Na acetate buffer.

The results for our second series of experiments are illustrated in Fig. 2A (low- and high-Mg calcite, aragonite, and dolomite) and Fig. 2B (siderite), which represent the percentage of total carbonate leached versus time. In order to compare results between the different experiments, the percentages presented in Fig. 2 were calculated using the detrital-free initial weight for each sample. Our results indicate that the dissolution of aragonite (cuttlefish bone), low-Mg (CAL-S) and high-Mg calcite (AKPO) was completed ($>95\%$) in less than 2 h, both with 2% and 5% AA. The dolomite sample (N1-KSF-45) took slightly longer to dissolve using 2% AA (6 h). For siderite, in contrast with the other studied carbonate phases, the duration of the experiment had significant impact on the total leached percentage: from $\sim 30\%$ (after 15 min) to $\sim 50\%$ (after 2 days) using 2% AA, and from $\sim 50\%$ (after 15 min) to $\sim 60\%$ (after 2 days) using 5% AA. Clearly, these results indicate that the use of diluted acetic acid solutions is not appropriate to achieve complete dissolution of siderite-rich samples. However, as shown in our first series of experiments (see above), there are significant issues concerning contamination from detrital phases when using stronger acids. Since siderite represents only a minor carbonate phase in the mineral assemblages encountered in at cold seeps on the Niger delta margin, and based on the results of these two series of leaching experiments, we recommend the use of 5% (v/v) acetic acid solutions, at room temperature and for 24 h, to achieve a quantitative leaching of any carbonate sample excepted siderite, with minor contamination from the detrital and oxide phases included in the carbonate cements.

3.2. Oxygen and carbon isotopes

The carbon and oxygen isotopic compositions of the studied authigenic carbonate samples are listed in Table 1 and illustrated in Fig. 3. The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values of the authigenic carbonates display a large range, which reflect differences in the mineralogy of the carbonate phases (due to different isotope fractionations) and in the composition of the fluids from which they have precipitated. The siderite and high-Mg calcite concretions from the Mud Volcano area exhibit the lowest $\delta^{18}\text{O}$ values (from ~ -1.3 to -3.8% V-PDB), and the highest $\delta^{13}\text{C}$ values (from ~ -3.3 to -9.9% V-PDB). Samples recovered from the Diapir area display high $\delta^{18}\text{O}$ values (from $\sim +4.0$ to $+6.1\%$ V-PDB) and are characterised by very low $\delta^{13}\text{C}$ values (from ~ -45.9 to -48.0% V-PDB). Finally, the samples composed by high-Mg calcite and aragonite from the Pockmark area exhibit intermediate values for both $\delta^{13}\text{C}$ (-35.95 to -23.27% V-PDB) and $\delta^{18}\text{O}$ ($+3.72$ to $+5.06\%$ V-PDB).

3.3. Strontium isotopes

The $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ratios of the studied carbonate samples are presented in Table 1. The carbonate concretions collected from the Pockmark area all display Sr isotopic compositions (0.70917 ± 0.00004 ; mean value \pm sd) similar to the modern seawater value (0.70918; Vieizer, 1989). In the Diapir area, two dolomite nodules (N1-KSF-45 and N1-KI-47) have $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ratios slightly lower (0.70910 and 0.70912 respectively) than

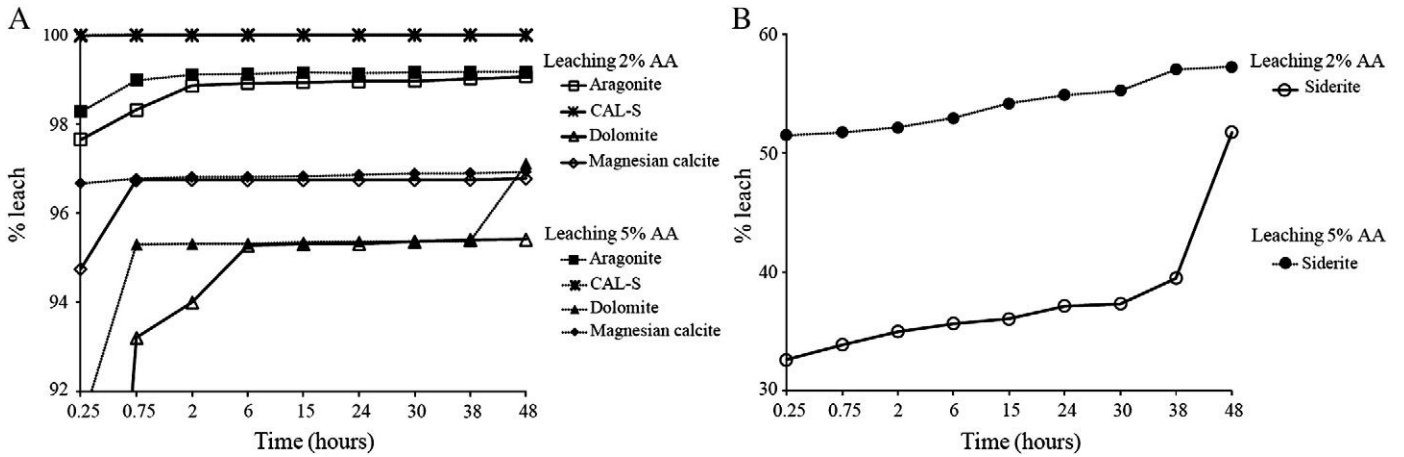


Fig. 2. Percentage of total carbonate leached versus time for A) low- and high-Mg calcite, aragonite, and dolomite concretions; and B) siderite nodule. In order to compare results between the different experiments, the percentages presented here were calculated using the detrital-free initial weight for each sample. See text for details.

seawater. In marked contrast, two siderite-rich nodules from the Mud Volcano area are characterised by less radiogenic (lower) signatures ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ at 0.70784 and 0.70844).

3.4. Rare earth elements

The REE data are presented in Table 4. The corresponding shale-normalised patterns are displayed in Fig. 4. In order to discuss quantitatively the REE patterns, shale-normalised concentrations were used to calculate the abundance of REE in the samples (ΣREE_N) and Gd/Yb_N ratios.

The REE concentrations display wide variations in the studied samples, over about three orders of magnitude for any given REE. For example, Nd concentrations vary from 0.26 ppm (N1-KS-07, aragonite chemoherm) to 187 ppm (siderite nodule). Amongst the studied samples, the siderite nodules from the Mud Volcano exhibit the highest REE concentrations (ΣREE_N from ~68 to 109 ppm). Comparatively, the aragonite-rich concretions from the Pockmark and the Diapir (sample N1-KS-07) areas are characterised by much lower (but variable) REE concentrations (ΣREE_N from ~0.09 to 2.2 ppm). The high-Mg calcite from the Pockmark area is characterised by ΣREE_N ~2.2 to 3.0 ppm, while the high-Mg calcite nodule from the mud volcano sediments exhibits higher ΣREE_N value (8.3 ppm), similar to those for the two dolomite nodules of the Diapir area (ΣREE_N ~4.0 and 7.1 ppm).

The studied samples exhibit a wide range of shale-normalised REE patterns. With the exception of one sample (N1-KSF-28), all aragonite concretions recovered from the hydrate-rich pockmarks display similar patterns, characterised by a distinct MREE bulge and a positive Ce-anomaly. Similarly, both high-Mg calcite and dolomite samples

exhibit a MREE enrichment and positive Ce-anomaly, but their REE patterns are characterised by marked variations in the HREE depletion (Gd_N/Yb_N values ranging from ~0.9 to 6.0). Finally, the siderite concretions recovered from mud flow sediments exhibit a pronounced MREE enrichment and do not display any significant Ce-anomaly.

4. Discussion

4.1. Constraints on the source of fluids inferred from $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ and $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$

The seawater-like Sr isotopic composition of the concretions from the Pockmark and Diapir areas indicates that they formed in the near-surface environment (Gieskes et al., 1986), most probably ruling out the possibility that they may have precipitated from deep fluid sources. Unsurprisingly, authigenic carbonate samples from these areas are also characterised by low $\delta^{13}\text{C}$ values showing that a significant fraction of their carbon was derived from the oxidation of isotopically-light methane. The different ranges of $\delta^{13}\text{C}$ values observed between samples from the Pockmark (from -23.3‰ to -40.0‰ V-PDB) and the Diapir areas (from -45.9‰ to -48.0‰ V-PDB) could possibly indicate various contributions from fluids characterised by distinctive $\delta^{13}\text{C}$ signatures, such as mixing between thermogenic ($\delta^{13}\text{C}$ from ~-35‰ to -50‰ V-PDB; Teichert et al., 2005a) and biogenic methane-rich fluids ($\delta^{13}\text{C}$ lower than -60‰ V-PDB; Teichert et al., 2005a). However, the large range of $\delta^{13}\text{C}$ values that is often displayed by authigenic carbonates at any given cold seep can also reflect the complexity of biogeochemical processes taking place in these environments (e.g., anaerobic oxidation of methane, gas hydrate formation/decomposition, methanogenesis). In addition, any mixing between methane-derived and marine dissolved inorganic carbon sources during carbonate precipitation can also shift the $\delta^{13}\text{C}$ signature of bulk carbonate towards seawater signature.

The $\delta^{18}\text{O}$ values of carbonates measured in the samples from the Pockmark and Diapir area range from +3.72‰ to 4.89‰ for aragonite, from +4.47‰ to +5.1‰ for high-Mg calcite and from +5.7‰ to +6.06‰ for dolomite. In theory, the $\delta^{18}\text{O}$ values of these carbonate phases precipitated at ~4 °C (i.e., the bottom-water temperature at the studied sites), in equilibrium from bottom seawater having a typical $\delta^{18}\text{O}$ composition of +0.1‰ V-SMOW (Pierre, unpublished data) can be calculated using the equation of Han et al. (2004) for aragonite, Kim and O’Neil (1997) and Coplen (2005) for calcite, Tarutani et al. (1969) for magnesian calcite, and Fritz and Smith (1970) for dolomite. These equilibrium $\delta^{18}\text{O}$ values are estimated to be +3.7‰ for aragonite, +3.6‰ for high-Mg calcite and +6.05‰ for dolomite. The measured values are very close to these theoretical $\delta^{18}\text{O}$

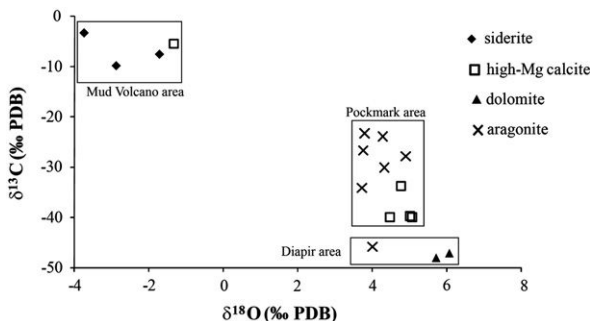


Fig. 3. Carbon and oxygen compositions of authigenic carbonates from the Mud Volcano, the Diapir and the Pockmark areas of the Niger Delta.

Table 4
Rare earth element concentrations (ppm) of various carbonate phases from the Niger Delta. All values were measured with SF-ICPMS. The sum of REE in authigenic carbonates was normalised with PAAS.

	La	Ce	Pr	Nd	Sm	Eu	Gd	Tb	Dy	Ho	Er	Tm	Yb	Lu	Σ REE	Σ REE _N	Gd _N /Yb _N
Aragonite																	
N1-KS-07	0.27	0.73	0.06	0.26	0.05	0.01	0.04	#N/A	0.04	0.01	0.02	#N/A	0.01	0.00	1.51	0.09	2.01
N1-KSF-28	8.98	23.64	2.06	8.32	1.11	0.21	0.75	0.10	0.48	0.09	0.22	#N/A	0.18	0.02	46.35	2.07	2.57
N1-KS-22	0.80	2.02	0.21	0.84	0.16	0.03	0.15	#N/A	0.12	0.02	0.07	#N/A	0.05	0.01	5.08	0.30	1.68
N1-KI-27	4.03	12.70	1.12	4.40	0.69	0.17	0.75	0.10	0.55	0.10	0.27	#N/A	0.23	0.03	25.41	1.57	1.96
N1-KSF-23	1.94	6.50	0.58	2.30	0.46	0.10	0.42	0.06	0.31	0.06	0.15	#N/A	0.13	0.02	13.16	0.86	1.93
N1-KI-26	4.99	17.08	1.54	6.04	1.22	0.26	1.10	0.15	0.74	0.13	0.33	#N/A	0.25	0.03	34.18	2.16	2.62
N2-KS-44	2.94	9.64	0.85	3.37	0.65	0.14	0.62	0.09	0.46	0.09	0.23	#N/A	0.20	0.03	19.53	1.29	1.87
High-Mg calcite																	
N1-KSF-12b	15.92	43.68	5.62	23.87	5.17	1.12	5.01	0.92	3.05	0.48	0.98	#N/A	0.50	0.06	107.12	8.34	6.02
N1-KS-29	6.14	18.17	1.63	6.65	1.31	0.29	1.40	0.20	1.17	0.24	0.70	#N/A	0.65	0.10	39.32	3.02	1.31
N1-KS-36b	5.87	19.40	1.72	6.77	1.32	0.28	1.24	0.17	0.88	0.16	0.43	#N/A	0.35	0.05	39.02	2.51	2.16
N1-KS-36a	4.73	15.28	1.34	5.38	1.07	0.23	1.07	0.15	0.89	0.18	0.50	#N/A	0.46	0.06	31.84	2.32	1.42
N2-KS-44	4.71	15.18	1.30	5.31	1.06	0.23	1.03	0.15	0.81	0.16	0.45	#N/A	0.41	0.06	31.27	2.21	1.53
Siderite																	
N1-KSF-12a	63.86	221.68	34.86	187.36	43.09	10.64	52.68	6.40	31.09	5.16	9.97	#N/A	3.36	0.41	677.24	68.61	9.50
N1-KS-13	9.85	61.68	14.28	100.54	49.98	13.59	77.50	9.85	31.71	2.98	3.54	#N/A	0.82	0.08	378.59	68.07	57.09
N1-KSF-12c	16.76	96.43	22.22	161.35	88.20	24.15	119.13	13.49	45.07	4.93	7.29	#N/A	2.52	0.30	606.73	108.92	28.63
Dolomite																	
N1-KSF-45	8.39	27.61	2.65	11.42	2.31	0.60	3.20	0.50	3.23	0.73	2.17	#N/A	2.08	0.30	67.32	7.14	0.93
N1-KI-47	7.07	20.87	2.10	9.08	1.90	0.42	1.92	0.28	1.61	0.33	0.91	#N/A	0.83	0.12	48.31	4.02	1.40

values indicating that carbonate concretions in these areas were formed in isotopic equilibrium with pore waters similar to the present day bottom seawater.

Differently, the diagenetic carbonates from the Mud Volcano display low $\delta^{18}\text{O}$ values (-1.34% for high Mg calcite and -3.75% to -1.72% for siderite) that are far from the equilibrium with the present day bottom water conditions. Using the above mentioned equation for high Mg calcite and the equation of Carothers et al. (1988) for siderite and assuming that the $\delta^{18}\text{O}$ value of pore water was $\sim 0\%$ V-SMOW, the estimated temperatures of precipitation are 34°C for high Mg calcite and in the range of 39°C to 49°C for siderite.

These estimations are in agreement with the low $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ values of siderite that indicate precipitation from deep fluids having an unradiogenic Sr signature, either in the deep sedimentary column or in sub-surface sediments. Siderite nodules were reported elsewhere in gas hydrate-bearing sediments from the Blake Ridge (ODP Leg 164; Paull et al., 1996), at sediment depths greater than 140 m below the seafloor. Matsumoto (1989) suggested that siderite formation in these sediments was closely related to hydrate dissociation, at the base of the gas hydrate stability zone. By analogy, one hypothesis would be that the siderite-rich nodules studied here were formed under similar conditions: at great depths within the mud volcano chimney and,

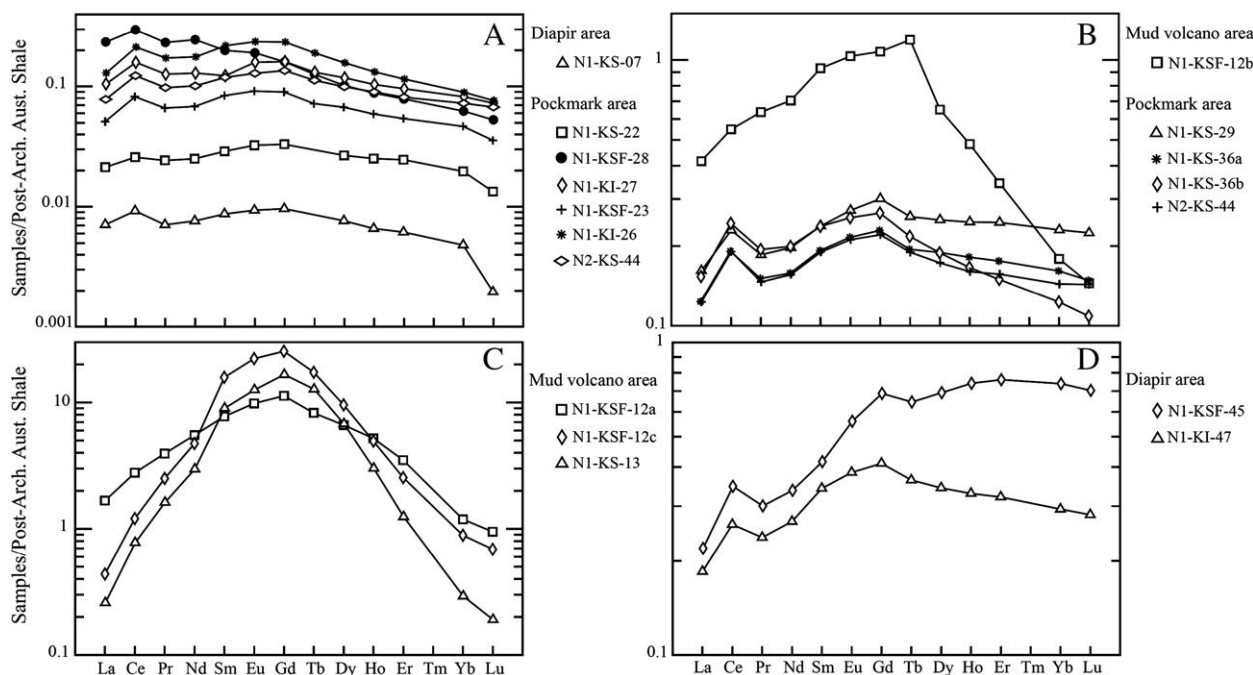


Fig. 4. Shale-normalised REE patterns of the studied authigenic carbonate samples. A) Aragonite; B) High-Mg calcite; C) Siderite; D) Dolomite.

perhaps, in association with gas hydrates. Moreover, the relative ^{13}C enrichment of these carbonates (from $\sim -3.3\%$ to -9.8% V-PDB) suggests that they incorporated carbon derived from methanogenesis.

4.2. Factors controlling the REE distribution in cold seep carbonates

Based on the results obtained from the use of isotopic tracers, we evaluate below several possible factors that may affect REE distribution in authigenic carbonates at cold seeps and discuss on the significance of REE patterns.

4.2.1. Carbonate mineralogy

In this study, evidence that different carbonate minerals exhibit distinct shale-normalised REE patterns (Fig. 5) suggests that mineralogy might play a role in controlling the distribution of REE in carbonates. One possible explanation accounting for these different patterns would be that the REE are fractionated during carbonate precipitation, and that the degree of REE fractionation is dependent on carbonate mineralogy. Considerable work has been done on trace-element partitioning of bivalent cations for calcite and aragonite (Terakado and Masuda, 1988; Morse and Bender, 1990; Shaojun and Mucci, 1993; Zhong and Mucci, 1995; Cherniac, 1998; Rimstidt et al., 1998; Elzinga et al., 2002; Fernandes et al., 2008; Qu et al., 2009). A few studies investigated REE partition coefficients for aragonite, both experimentally (Terakado and Masuda, 1988) and on natural samples (Sholkovitz and Shen, 1995; Barrat et al., 2000), which all showed clearly that the REE were not fractionated during aragonite precipitation. Similarly, results obtained on experimental (Terakado and Masuda, 1988) and biogenic calcites (Parekh et al., 1977; Scherer and Seitz, 1980; Palmer, 1985) suggest that no significant fractionation occurs among the REE during calcite precipitation. Although additional work would be needed to determine REE partition coefficients between other carbonate phases (high-Mg calcite, dolomite, and siderite) and fluid, these previous studies hence suggest that mineralogy does not play a significant role in controlling the distribution of REE in authigenic carbonate phases at cold seeps.

4.2.2. Fluid sources

As mentioned earlier, siderite concretions recovered from the Mud Volcano area display very high REE concentrations, characterised by a strong enrichment in mid-REE relative to light- and heavy-REE. Interestingly, the high-Mg calcite nodule collected in the same sediments also exhibits a similar shale-normalised pattern, which

differs completely from those determined for the other studied high-Mg calcite samples from the Pockmark and Diapir areas. This observation provides evidence that the REE distribution in cold seep carbonates records the signature of the fluid from which they have precipitated. Unfortunately, there are no available REE data for pore waters extracted from deeply buried sediments (i.e., no published data for pore water < -70 cm depth below the seafloor), in order to discuss on whether the elevated REE concentrations inferred for the deep mud volcano fluids are common features. Additional work would hence be needed to assess whether carbonate concretions recovered from other mud volcano settings do display similar REE patterns.

Similarly, evidence that all the studied aragonite concretions (except N1-KS-28) display similar shale-normalised REE patterns suggest that they have precipitated from pore waters having similar REE composition. Previously, several experimental works showed that aragonite precipitation was favoured over that of high-Mg calcite at high SO_4^{2-} concentrations (e.g., Burton and Walter, 1991; Burton, 1993), in agreement with the observation that aragonite concretions at cold seeps typically form when oxidation of methane-rich fluids occurs, near the seafloor where bottom seawater diffuses towards the sediments. Taken together, these results would suggest that pore waters in sub-surface sediments of the Pockmark and Diapir area are characterised by similar shale-normalised REE profiles, with a distinctive MREE-bulge pattern. Although only a few data exist for REE in marine pore waters, this 'MREE-bulge' type pattern represents a conspicuous feature of anoxic pore waters in sub-surface marine sediments, related to the early diagenetic reduction of REE-enriched solid Fe-oxyhydroxides (Haley et al., 2004).

Among our studied aragonite samples, N1-KS-28 displays a different shale-normalised pattern (characterised by a linear REE pattern and a pronounced light-REE enrichment), suggesting that it may have precipitated from pore waters having a different REE composition. Unlike all the other aragonite concretions studied here, carbonate N1-KS-28 was collected above a major fault in the Pockmark area. As a consequence, it is likely that this sample precipitated from a deeper fluid source, thereby probably explaining why it acquired a distinctive REE composition.

Finally, two aragonite concretions (N1-KS-07 and N1-KS-22) display remarkably low REE abundances (Table 4), which makes them stand out from the other aragonite concretions. Using simple mass balance calculations and apparent REE partition coefficients (data not shown here), we investigated whether these samples could have formed from the mixing of REE-enriched pore water and bottom water, but were unable to reproduce the obtained REE patterns.

Overall, although pore water data are clearly missing to provide further support to our interpretations, our results strongly suggest that the distribution of REE in authigenic carbonates provides interesting information on the source of fluids on continental margins.

4.2.3. Influence of physico-chemical parameters in pore waters

Numerous experimental studies have shown that the behaviour of REE in aqueous solutions is clearly influenced by their speciation (Wood, 1990; Byrne and Li, 1995). In aqueous solutions, dissolved REE species can be complexed by humic substances (e.g., humic and fulvic acids) or carbonate ligands (HCO_3^- , CO_3^{2-}). The competitive binding of these two ligands is strongly dependent on pH and alkalinity (Viers et al., 1997; Dia et al., 2000; Tang and Johannesson, 2003). In circumneutral waters (i.e., $\text{pH} \sim 6.5\text{--}7.5$), dissolved REE are mostly bound to organic matter substances (Viers et al., 1997; Dia et al., 2000; Tang and Johannesson, 2003; Pourret et al., 2007), while in alkaline waters, REE complexation is dominated by carbonate complexes (Byrne and Li, 1995; Tang and Johannesson, 2003; Pourret et al., 2007). In fact, there can be a strong fractionation between the light- and heavy-REE depending on the species present in solution and on the pH (e.g., Wood, 1990; Byrne and Li, 1995; Johannesson et al., 1996). For example, as shown in Fig. 5, the

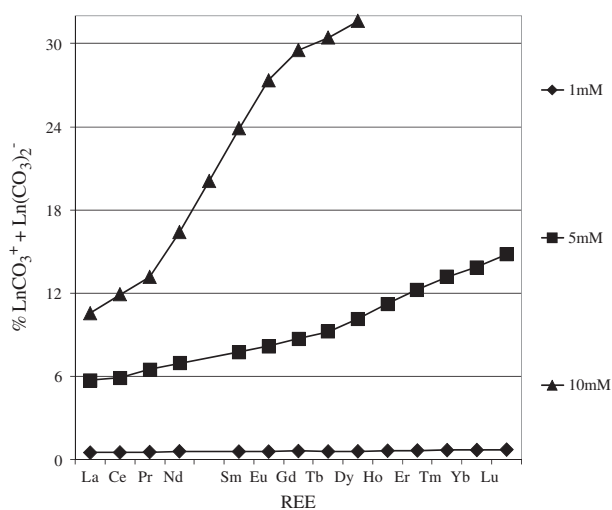


Fig. 5. Proportion of REE complexed to carbonate ligands at pH 8 and for various alkalinities. From Pourret et al., 2008.

fractionation between LREE and HREE related to complexation with carbonate ligands increases with increasing alkalinity and with the atomic number of the REE (Pourret et al., 2007, 2008).

In cold seep settings, the oxidation of methane-rich fluids leads to significant increase in pore water total alkalinity, associated with production of bicarbonate (HCO_3^-), carbonate (CO_3^{2-}) and bisulphide (HS^-). Other processes such as carbonate precipitation/dissolution, degradation of organic matter, silicate weathering can also play a role in controlling total alkalinity concentrations, which can establish strong alkalinity gradients in anoxic environments (e.g., Wallmann et al., 2006). Unlike aragonite, high-Mg calcite and dolomite precipitate generally from pore waters having low dissolved SO_4^{2-} concentrations, hence typically within the anoxic sulphate reduction zone and the methanogenesis zone of marine sediments (Luff and Wallmann, 2003; Luff et al., 2004; Gieskes et al., 2005). Dense and homogeneous nodules of high-Mg calcite and dolomite encountered in cold seep sediments, such as those collected from the Pockmark and the Diapir areas, hence can form at various depths within the sediment column (Greinert et al., 2001), under a wide range of physico-chemical conditions (e.g., alkalinity, pH).

Our REE data show that high-Mg calcite and dolomite samples exhibit a wide range of heavy-REE patterns (i.e., Gd_N/Yb_N values ranging from ~0.9 to 6.0), even for concretions recovered from the same sediment core (N1-KSF-36a and N1-KSF-36b, high-Mg calcite), or from the same diapir (N1-KSF-45 and N1-KI-47, dolomite). In Fig. 6, the REE patterns of two of these samples (N1-KSF-36a and N1-KSF-45) are plotted normalised to N1-KSF-36b and N1-KI-47, respectively. Interestingly, these normalised patterns display both flat light- to mid-REE profiles, together with progressive HREE enrichments, all of which are near-identical to the experimental speciation calculated for dissolved REE onto carbonate ligands in alkaline solutions (Fig. 7). Taken together with the evidence that total alkalinity values can vary drastically along a pore-water profile in fluid venting areas (i.e., from sub mM to ~100 mM), this similarity strongly suggests that physico-chemical parameters such as total alkalinity can play a role in controlling the distribution of REE in authigenic carbonate phases.

4.3. Implications for the use of REE in authigenic carbonates

Authigenic carbonates analysed from other cold seep settings usually display a similar range of REE abundances, between 10^{-2} and 10^{-1} shale-normalised values (i.e., Feng et al., 2009a; 2009b; Ge et al., 2010; Himmler et al., 2010). In addition, with the exception of Ce concentrations, published data for REE in cold seep carbonates typically show similar shale-normalised patterns, characterised by a small but distinct MREE enrichment. Interestingly, to the best of our knowledge, all the published REE data available in the literature for cold seep carbonates were determined on samples collected directly at the seafloor or in sub-surface sediments. In this regard, our data

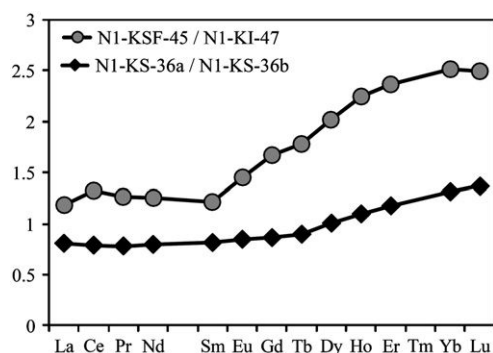


Fig. 6. REE patterns of N1-KS-36a and N1-KSF-45 normalised to N1-KS-36b and N1-KI-47 respectively.

reported here for aragonite-rich samples recovered from sub-surface sediments from the Niger delta are in good agreement with those from these earlier studies. As discussed above, it is very likely that the REE composition in near-seafloor samples faithfully reflects that of the pore waters from which they have precipitated, hence providing direct information on fluid sources. In contrast, our data indicate that carbonate concretions formed under anoxic conditions in the deeper sedimentary column may exhibit higher REE concentrations, which may be fractionated relative to the initial pore water REE composition during carbonate precipitation. This indicates that caution should be used when using REE data in such authigenic carbonates for tracing fluid sources.

5. Summary

We have developed a procedure that allows the extraction of carbonate-bound REE from carbonate samples with reduced contamination from Fe-oxyhydroxide and detrital fractions. A series of tests has been performed on representative authigenic carbonate samples to assess the effects of each chemical treatment on the REE and other trace element composition of the resultant leached phases. Results from these series of experiments showed that the use of 5% v/v nitric solution and acetic acid solutions stronger than 5% v/v led to significant leaching of REE bounded to detrital phases. Instead, we recommend therefore the use of 5% v/v acetic acid during 24 h at room temperature for the determination of REE concentrations in carbonate samples.

A set of various carbonate samples (aragonite concretions, aragonite chemoherms, high-Mg calcite and dolomite concretions, siderite nodules) from several seepage areas of the Niger Delta was analysed in order to determine the factors controlling the distribution of REE in cold seep carbonates. Our results showed that aragonite concretions (except one) all exhibited very similar shale-normalised REE patterns, that closely resembled those of anoxic pore waters in sub-surface marine sediments (i.e. characterised by a distinct MREE bulge). Because aragonite is known to typically form in the near surface environment at cold seeps, these results strongly suggest that the REE signature preserved in cold seep carbonates (i.e., aragonite samples) mainly reflect that of bottom seawater from which they have precipitated. This conclusion would also be supported by the observation that siderite nodules from mud volcano sediments are characterised by shale-normalised REE patterns that differ completely from those for any other studied authigenic carbonate sample in this study (e.g. much higher REE abundances, pronounced MREE enrichment); this interpretation is in agreement with the evidence that they precipitated from deeper and relative warm fluids as shown by their $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ratios and their low $\delta^{18}\text{O}$ values, which differ clearly from modern seawater values.

In contrast, the high-Mg calcite and dolomite concretions recovered from the same seepage areas displayed a wide range of REE patterns, especially for the HREE, which could not be interpreted in terms of different fluid sources. By analogy with results obtained during previous experimental works, we assume that significant REE fractionation could also occur during carbonate precipitation in pore water where changing physico-chemical conditions such as carbonate alkalinity could influence the sensitivity of REE complexation by organic versus carbonate ligands.

Acknowledgements

This work was funded by IFREMER through a PhD fellowship to E.R. We are grateful to the Captain, the Crew members, and the Scientific Party on board of the R/V Atalante during the NERIS project. Silvia Mecozzi, Catherine Evrard and Jérôme Demange are also thanked for discussion and technical assistance, respectively. The authors thank Uwe Brand and two anonymous reviewers for many helpful suggestions.

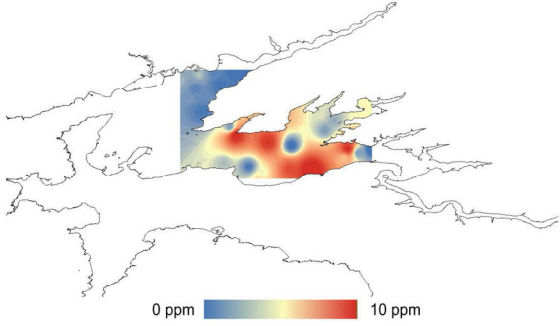
References

- Aharon, P., Robert, H.H., Snelling, R., 1992. Submarine venting of brines in the deep Gulf of Mexico: observations and geochemistry. *Geology* 20, 483–486.
- Aloisi, G., Pierre, C., Rouchy, J.-M., Foucher, J.-P., Woodside, J., 2000. Methane-related authigenic carbonates of eastern Mediterranean Sea mud volcanoes and their possible relation to gas hydrate destabilisation. *Earth and Planetary Science Letters* 184 (1), 321–338.
- Barrat, J.A., et al., 1996. Determination of rare earth elements in sixteen silicate reference samples by ICP-MS after Tm addition and ion exchange separation. *Geostandards and Geoanalytical Research* 20 (1), 133–139.
- Barrat, J.A., Boulègue, J., Tiercelin, J.J., Lesourd, M., 2000. Strontium isotopes and rare-earth element geochemistry of hydrothermal carbonate deposits from Lake Tanganyika, East Africa. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 64 (2), 287–298.
- Bayon, G., et al., 2007. Sr/Ca and Mg/Ca ratios in Niger Delta sediments: implications for authigenic carbonate genesis in cold seep environments. *Marine Geology* 241 (1–4), 93–109.
- Bayon, G., et al., 2009a. Determination of rare earth elements, Sc, Y, Zr, Ba, Hf and Th in geological samples by ICP-MS after Tm addition and alkaline fusion. *Geostandards and Geoanalytical Research* 33 (1), 51–62.
- Bayon, G., et al., 2009b. Multi-disciplinary investigation of fluid seepage on an unstable margin: the case of the Central Nile deep sea fan. *Marine Geology* 261 (1–4), 92–104.
- Boetius, A., et al., 2000. A marine microbial consortium apparently mediating anaerobic oxidation of methane. *Nature* 407, 623–626.
- Bohrmann, G., Greinert, J., Suess, E., Torres, M.E., 1998. Authigenic carbonates from the Cascadia subduction zone and their relation to gas hydrate stability. *Geology* 26 (7), 647–650.
- Burton, E.A., 1993. Controls on marine carbonate cement mineralogy: review and reassessment. *Chemical Geology* 105 (1–3), 163–179.
- Burton, E.A., Walter, L.M., 1991. The effects of PCO₂ and temperature on magnesium incorporation in calcite in seawater and MgCl₂–CaCl₂ solutions. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 55 (3), 777–785.
- Byrne, R.H., Kim, K.-H., 1990. Rare earth element scavenging in seawater. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 54 (10), 2645–2656.
- Byrne, R.H., Li, B., 1995. Comparative complexation behavior of the rare earths. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 59 (22), 4575–4589.
- Cantrell, K.J., Byrne, R.H., 1987. Rare earth element complexation by carbonate and oxalate ions. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 51 (3), 597–605.
- Carothers, W.W., Adami, L.H., Rosenbauer, R.J., 1988. Experimental oxygen isotope fractionation between siderite-water and phosphoric acid liberated CO₂-siderite. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 52 (10), 2445–2450.
- Cherniac, D.J., 1998. REE diffusion in calcite. *Earth and Planetary Science Letters* 160, 273–287.
- Coplen, T.B., 2005. Calibration of the calcite-water oxygen isotope geothermometer at Devils Hole, Nevada, a natural laboratory. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 71, 3948–3957.
- Craig, H., 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 12 (1–2), 133–149.
- Dia, A.N., Castrec, M., Boulègue, J., Boudou, J.P., 1995. Major and trace element and Sr isotope constraints on fluid circulations in the Barbados accretionary complex. Part 1: Fluid origin. *Earth and Planetary Science Letters* 134 (1–2), 69–85.
- Dia, A., et al., 2000. The distribution of rare earth elements in groundwaters: assessing the role of source-rock composition, redox changes and colloidal particles. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 64 (24), 4131–4151.
- Duncan, T., Shaw, T.J., 2003. The mobility of rare earth elements and redox sensitive elements in the groundwater/seawater mixing zone of a shallow coastal aquifer. *Aquatic Geochemistry* 9 (3), 233–255.
- Dupré, S., et al., 2007. Seafloor geological studies above active gas chimneys off Egypt (Central Nile Deep Sea Fan). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 54 (7), 1146–1172.
- Elderfield, H., Greaves, M.J., 1982. The rare earth element in seawater. *Nature* 296 (5854), 214–219.
- Elderfield, H., Sholkovitz, E.R., 1987. Rare earth elements in the pore waters of reducing nearshore sediments. *Earth and Planetary Science Letters* 82 (3–4), 280–288.
- Elderfield, H., Upstill-Goddard, R., Sholkovitz, E.R., 1990. The rare earth elements in rivers, estuaries, and coastal seas and their significance to the composition of ocean waters. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 54 (4), 971–991.
- Elzinga, E.J., et al., 2002. EXAFS study of rare-earth element coordination in calcite. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 66 (16), 2875–2885.
- Fehn, U., Snyder, G., Egeberg, P.K., 2000. Dating of pore waters with 129I: relevance for the origin of marine gas hydrates. *Science* 289 (5488), 2332–2335.
- Feng, D., et al., 2008. Redox variations at cold seeps recorded by rare earth elements in seep carbonates. *International Conference on Gas Hydrates, Vancouver, British Columbia, Canada*.
- Feng, D., Chen, D., Peckmann, J., 2009a. Rare earth elements in seep carbonates as tracers of variable redox conditions at ancient hydrocarbon seeps. *Terra Nova* 21 (1), 49–56.
- Feng, D., Chen, D., Roberts, H.H., 2009b. Petrographic and geochemical characterization of seep carbonate from Bush Hill (GC 185) gas vent and hydrate site of the Gulf of Mexico. *Marine and Petroleum Geology* 26 (7), 1190–1198.
- Feng, D., Chen, D., Peckmann, J., Bohrmann, G., 2010. Authigenic carbonates from methane seeps of the northern Congo fan: microbial formation mechanism. *Marine and Petroleum Geology* 27 (4), 748–756.
- Fernandes, M.M., Stumpf, T., Rabung, T., Bosbach, D., Fanghänel, T., 2008. Incorporation of trivalent actinides into calcite: a time resolved laser fluorescence spectroscopy (TRLFS) study. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 72 (2), 464–474.
- Fritz, P., Smith, D.G.W., 1970. The isotopic composition of secondary dolomites. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 34 (11), 1161–1173.
- Ge, L., et al., 2010. Chemical environment of cold seep carbonate formation on the northern continental slope of South China Sea: evidence from trace and rare earth element geochemistry. *Marine Geology* 277 (1–4), 21–30.
- German, C.R., Klinkhammer, G.P., Edmond, J.M., Mura, A., Elderfield, H., 1990. Hydrothermal scavenging of rare-earth elements in the ocean. *Nature* 345 (6275), 516–518.
- Gieskes, J.M., Elderfield, H., Palmer, M.R., 1986. Strontium and its isotopic composition in interstitial waters of marine carbonate sediments. *Earth and Planetary Science Letters* 77 (2), 229–235.
- Gieskes, J., et al., 2005. A study of the chemistry of pore fluids and authigenic carbonates in methane seep environments: Kodiak Trench, Hydrate Ridge, Monterey Bay, and Eel River Basin. *Chemical Geology* 220 (3–4), 329–345.
- Gontharet, S., et al., 2007. Nature and origin of diagenetic carbonate crusts and concretions from mud volcanoes and pockmarks of the Nile deep-sea fan (eastern Mediterranean Sea). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54 (11–13), 1292–1311.
- Greaves, M.J., Elderfield, H., Sholkovitz, E.R., 1999. Aeolian sources of rare earth elements to the Western Pacific Ocean. *Marine Chemistry* 68 (1–2), 31–38.
- Greinert, J., Bohrmann, G., Suess, E., 2001. Gas hydrate-associated carbonates and methane-venting at Hydrate Ridge: classification, distribution, and origin of authigenic lithologies. In: Paull, C.K., Dillon, W.P. (Eds.), *Natural Gas Hydrates: Occurrence, Distribution, and Detection*. American Geophysical Union, pp. 99–113.
- Gutjahr, M., et al., 2007. Reliable extraction of a deepwater trace metal isotope signal from Fe–Mn oxyhydroxide coatings of marine sediments. *Chemical Geology* 242, 351–370.
- Haley, B.A., Klinkhammer, G.P., McManus, J., 2004. Rare earth elements in pore waters of marine sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 68 (6), 1265–1279.
- Han, X., Suess, E., Sahling, H., Wallmann, K., 2004. Fluid venting activity on the Costa Rica margin: new results from authigenic carbonates. *International Journal of Earth Sciences* 93 (4), 596–611.
- Henderson, G.M., Martel, D.J., O’Nions, R.K., Shackleton, N.J., 1994. Evolution of seawater over the last 400 ka: the absence of glacial/interglacial cycles. *Earth and Planetary Science Letters* 128 (3–4), 643–651.
- Himmler, T., Bach, W., Bohrmann, G., Peckmann, J., 2010. Rare earth elements in authigenic methane-seep carbonates as tracers for fluid composition during early diagenesis. *Chemical Geology* 277 (1–2), 126–136.
- Huguen, C., et al., 2009. Menes caldera, a highly active site of brine seepage in the Eastern Mediterranean sea: “in situ” observations from the NAUTINIL expedition (2003). *Marine Geology* 261 (1–4), 138–152.
- Johannesson, K.H., Stetzenbach, K.J., Hodge, V.F., Berry Lyons, W., 1996. Rare earth element complexation behavior in circumneutral pH groundwaters: assessing the role of carbonate and phosphate ions. *Earth and Planetary Science Letters* 139 (1–2), 305–319.
- Kim, S.-T., O’Neil, J.R., 1997. Equilibrium and nonequilibrium oxygen isotope effects in synthetic carbonates. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 61 (16), 3461–3475.
- Kulm, L.D., et al., 1986. Oregon subduction zone: venting, fauna, and carbonates. *Science* 231 (4738), 561–566.
- Lee, J.H., Byrne, R.H., 1993. Complexation of trivalent rare earth elements (Ce, Eu, Gd, Tb, Yb) by carbonate ions. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 57 (2), 295–302.
- Lein, A.Y., 2004. Authigenic carbonate formation in the ocean. *Lithology and Mineral Resources* 39 (1), 1–30.
- Lu, Z., Hensen, C., Fehn, U., Wallmann, K., 2008. Halogen and 129I systematics in gas hydrate fields at the northern Cascadia margin (IODP Expedition 311): insights from numerical modeling. *Geochemistry Geophysics Geosystems* 9 (10), Q10006.
- Luff, R., Wallmann, K., 2003. Fluid flow, methane fluxes, carbonate precipitation and biogeochemical turnover in gas hydrate-bearing sediments at Hydrate Ridge, Cascadia Margin: numerical modeling and mass balances. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 67 (18), 3403–3421.
- Luff, R., Wallmann, K., Aloisi, G., 2004. Numerical modeling of carbonate crust formation at cold vent sites: significance for fluid and methane budgets and chemosynthetic biological communities. *Earth and Planetary Science Letters* 221 (1–4), 337–353.
- Matsumoto, R., 1989. Isotopically heavy oxygen-containing siderite derived from the decomposition of methane hydrate. *Geology* 17 (8), 707–710.
- Morse, J.W., Bender, M.L., 1990. Partition coefficients in calcite: examination of factors influencing the validity of experimental results and their application to natural systems. *Chemical Geology* 82, 265–277.
- Naehr, T.H., Rodriguez, N.M., Bohrmann, G., Paull, C.K., Botz, R., 2000. Methane-derived authigenic carbonates associated with gas hydrate decomposition and fluid venting above the Blake Ridge. *Proceeding of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 164, 285–300.
- Naehr, T.H., et al., 2007. Authigenic carbonate formation at hydrocarbon seeps in continental margin sediments: a comparative study. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54 (11–13), 1268–1291.
- Nier, A., 1938. The isotopic composition of strontium, barium, bismuth, thallium, and mercury. *Physical Review* 54, 275–278.
- Ondréas, H., et al., 2005. ROV study of a giant pockmark on the Gabon continental margin. *Geo-Marine Letters* 25 (5), 281–292.
- Palmer, M.R., 1985. Rare earth elements in foraminifera test. *Earth and Planetary Science Letters* 73, 285–298.
- Parekh, P.P., Möller, P., Dulski, P., Bausch, W.M., 1977. Distribution of trace elements between carbonate and non-carbonate phases of limestone. *Earth and Planetary Science Letters* 34 (1), 39–50.
- Paull, C.K., et al., 1992. Indicators of methane-derived carbonates and chemosynthetic organic carbon deposits: examples from the Florida Escarpment. *PALAIOS* 7 (4), 361–375.

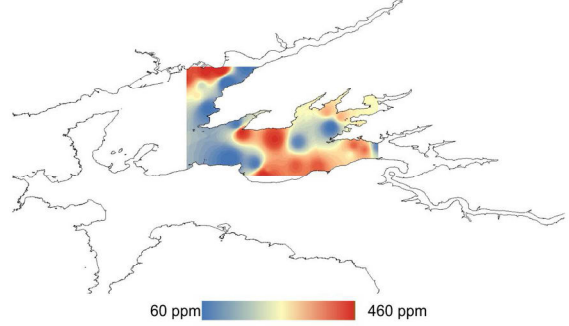
- Paull, C.K., Buelow, W.J., Ussler, W., Borowski, W.S., 1996. Increased continental-margin slumping frequency during sea-level lowstands above gas hydrate-bearing sediments. *Geology* 24 (2), 143–146.
- Paull, C.K., et al., 2007. Authigenic carbon entombed in methane-soaked sediments from the northeastern transform margin of the Guaymas Basin, Gulf of California. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54 (11–13), 1240–1267.
- Peckmann, J., et al., 2001. Methane-derived carbonates and authigenic pyrite from the northwestern Black Sea. *Marine Geology* 177 (1–2), 129–150.
- Pierre, C., Fouquet, Y., 2007. Authigenic carbonates from methane seeps of the Congo deep-sea fan. *Geo-Marine Letters* 27 (2), 249–257.
- Pierre, C., Rouchy, J.-M., 2004. Isotopic compositions of diagenetic dolomites in the Tortonian marls of the western Mediterranean margins: evidence of past gas hydrate formation and dissociation. *Chemical Geology* 205 (3–4), 469–484.
- Pierre, C., Vergnaud-Grazzini, C., Faugeres, J.C., 1991. Oxygen and carbon stable isotope tracers of the water masses in the Central Brazil Basin. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 38 (5), 597–606.
- Pierre, C., Rouchy, J.M., Gaudichet, A., 2000. Diagenesis in the gas hydrate sediments of the Blake Ridge: mineralogy and stable isotope compositions of the carbonate and sulfide minerals. *Proceeding of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 164, 139–146.
- Potts, P.J., Thompson, M., Kane, J.S., Webb, P.C., Carignan, J., 2002. GeoPT6. An international proficiency test for analytical geochemistry laboratories - report on round 6 (OU-3: Nanhonon microgranite) and 6A (CAL-S: CRPG limestone). *Geostandards Newsletter* 24 (1), E1–E37.
- Pourret, O., Davranche, M., Gruau, G., Dia, A., 2007. Competition between humic acid and carbonates for rare earth elements complexation. *Journal of Colloid and Interface Science* 305 (1), 25–31.
- Pourret, O., Davranche, M., Gruau, G., Dia, A., 2008. New insights into cerium anomalies in organic-rich alkaline waters. *Chemical Geology* 251 (1–4), 120–127.
- Qu, C., Lu, B., Liu, G., 2009. Enrichment of lanthanides in aragonite. *Journal of Rare Earths* 27 (6), 1062–1065.
- Rimstidt, J.D., Balog, A., Webb, J., 1998. Distribution of trace elements between carbonate minerals and aqueous solutions. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 62 (11), 1851–1863.
- Sample, J.C., 1996. Isotopic evidence from authigenic carbonates for rapid upward fluid flow in accretionary wedges. *Geology* 24, 897–900.
- Scherer, M., Seitz, H., 1980. Rare-earth element distribution in Holocene and Pleistocene corals and their redistribution during diagenesis. *Chemical Geology* 28, 279–289.
- Scholz, F., et al., 2009. Isotopic evidence ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, $d7\text{Li}$) for alteration of the oceanic crust at deep-rooted mud volcanoes in the Gulf of Cadiz, NE Atlantic Ocean. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 73 (18), 5444–5459.
- Scholz, F., et al., 2010a. Lithium isotope geochemistry of marine pore waters – insights from cold seep fluids. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 74 (12), 3459–3475.
- Scholz, F., Hensen, C., Lu, Z., Fehn, U., 2010b. Controls on the $^{129}\text{I}/\text{I}$ ratio of deep-seated marine interstitial fluids: 'Old' organic versus fissiogenic ^{129}I . *Earth and Planetary Science Letters* 294 (1–2), 27–36.
- Shaojun, Z., Mucci, A., 1993. Calcite precipitation in seawater using a constant addition technique: a new overall reaction kinetic expression. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 57 (7), 1409–1417.
- Sholkovitz, E., Shen, G.T., 1995. The incorporation of rare earth elements in modern coral. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 59 (13), 2749–2756.
- Sholkovitz, E.R., Piepgras, D.J., Jacobsen, S.B., 1989. The pore water chemistry of rare earth elements in Buzzards Bay sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 53 (11), 2847–2856.
- Suess, E., et al., 1998. Fluid venting in the eastern Aleutian subduction zone. *Journal of Geophysical Research* 103, 2597–2614.
- Sultan, N., et al., 2010. Hydrate dissolution as a potential mechanism for pockmark formation in the Niger delta. *Journal of Geophysical Research* 115 (B8), B08101.
- Tang, J., Johannesson, K.H., 2003. Speciation of rare earth elements in natural terrestrial waters: assessing the role of dissolved organic matter from the modeling approach. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 67 (13), 2321–2339.
- Tarutani, T., Clayton, R.N., Mayeda, T.K., 1969. The effect of polymorphism and magnesium substitution on oxygen isotope fractionation between calcium carbonate and water. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 33 (8), 987–996.
- Taylor, S.R., McLennan, S.M., 1985. *The Continental Crust: Its Composition and Evolution*. Medium: X; Size: Pages: 328 pp.
- Teichert, B.M.A., Bohrmann, G., Suess, E., 2005a. Chemohalms on Hydrate Ridge – unique microbially-mediated carbonate build-ups growing into the water column. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 227 (1–3), 67–85.
- Teichert, B.M.A., Torres, M.E., Bohrmann, G., Eisenhauer, A., 2005b. Fluid sources, fluid pathways and diagenetic reactions across an accretionary prism revealed by Sr and B geochemistry. *Earth and Planetary Science Letters* 239 (1–2), 106–121.
- Terakado, Y., Masuda, A., 1988. The coprecipitation of rare-earth elements with calcite and aragonite. *Chemical Geology* 69 (1–2), 103–110.
- Thiel, V., et al., 2001. Molecular signals for anaerobic methane oxidation in Black Sea seep carbonates and a microbial mat. *Marine Chemistry* 73 (2), 97–112.
- Tonguç Uysal, I., et al., 2007. Sm–Nd dating and rare-earth element tracing of calcite: implications for fluid-flow events in the Bowen Basin, Australia. *Chemical Geology* 238 (1–2), 63–71.
- Vieizer, J., 1989. Strontium isotopes in seawater through time. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 17, 141–167.
- Viers, J., et al., 1997. Chemical weathering in the drainage basin of a tropical watershed (Nsimi-Zoetele site, Cameroon): comparison between organic-poor and organic-rich waters. *Chemical Geology* 140 (3–4), 181–206.
- Wallmann, K., et al., 2006. Kinetics of organic matter degradation, microbial methane generation, and gas hydrate formation in anoxic marine sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 70 (15), 3905–3927.
- Wood, S.A., 1990. The aqueous geochemistry of the rare-earth elements and yttrium: 1. Review of available low-temperature data for inorganic complexes and the inorganic REE speciation of natural waters. *Chemical Geology* 82, 159–186.
- Zhong, S., Mucci, A., 1995. Partitioning of rare earth elements (REEs) between calcite and seawater solutions at 25 °C and 1 atm, and high dissolved REE concentrations. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 59 (3), 443–453.

Annexe H: Cartes de répartition des
métaux traces dans les carbonates du
maërl – carottes d’interfaces

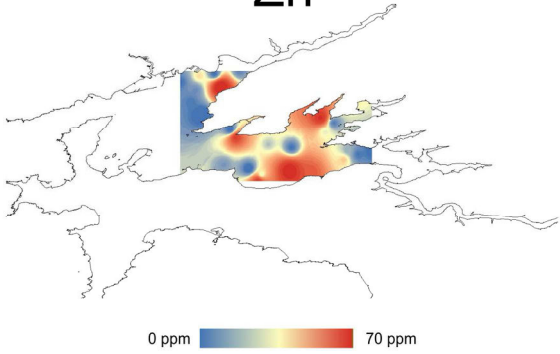
Pb



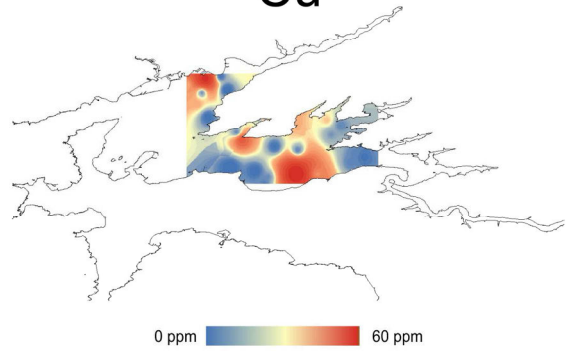
P



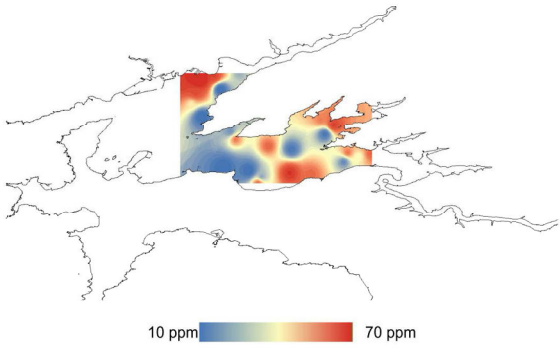
Zn



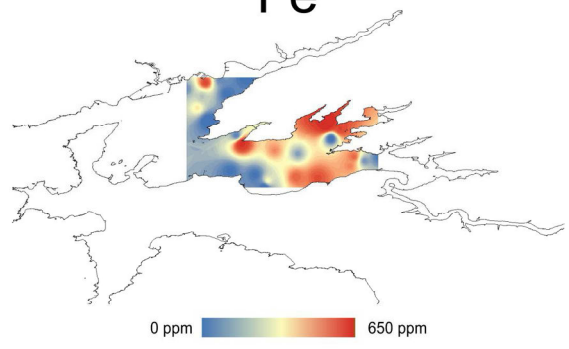
Cu



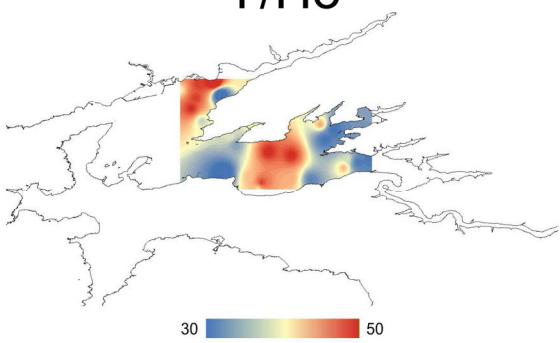
Al



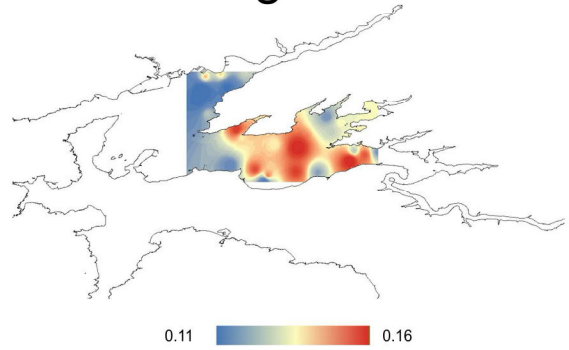
Fe



Y/Ho



Mg/Ca



Annexe I: article (« Historical records from dated sediment cores reveal the multidecadal dynamic of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* in the Bay of Brest (France) »; *Klouch et al., 2016b*)

RESEARCH ARTICLE

Historical records from dated sediment cores reveal the multidecadal dynamic of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* in the Bay of Brest (France)

Khadidja Z. Klouch^{1,2}, Sabine Schmidt³, Françoise Andrieux-Loyer¹, Mickaël Le Gac¹, Dominique Hervio-Heath⁴, Zujaila N. Qui-Minet¹, Julien Quéré¹, Estelle Bigeard², Laure Guillou² and Raffaele Siano^{1,*}

¹Ifremer—Centre de Brest, DYNECO PELAGOS, BP 70 ZI Pointe du Diable, F-29280 Plouzané, France, ²Sorbonne Universités, UPMC Univ. Paris 6, CNRS, Adaptation et Diversité en Milieu Marin (UMR 7144), équipe DIPO, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, CS90074, 29688 Roscoff cedex, France, ³UMR5805 EPOC, University of Bordeaux, 33605 Pessac, France and ⁴Ifremer, RBE, SG2M, Laboratoire Santé, Environnement et Microbiologie, 29280 Plouzané, France

*Corresponding author: Ifremer—Centre de Brest, DYNECO PELAGOS, BP 70 ZI Pointe du Diable, F-29280 Plouzané, France. Tel: +33-02-98-22-42-04; Fax: +33-02-98-22-45-48; E-mail: raffaele.siano@ifremer.fr

One sentence summary: By means of a paleoecological approach (ancient DNA quantification and cyst revivification), a species-specific increasing trend in the concentration of the toxic marine dinoflagellate *Alexandrium minutum* was revealed over a time scale of about 150 years in the Bay of Brest.

Editor: Riks Laanbroek

ABSTRACT

The multiannual dynamic of the cyst-forming and toxic marine dinoflagellate *Alexandrium minutum* was studied over a time scale of about 150 years by a paleoecological approach based on ancient DNA (aDNA) quantification and cyst revivification data obtained from two dated sediment cores of the Bay of Brest (Brittany, France). The first genetic traces of the species presence in the study area dated back to 1873 ± 6. Specific aDNA could be quantified by a newly developed real-time PCR assay in the upper core layers, in which the germination of the species (in up to 17–19-year-old sediments) was also obtained. In both cores studied, our quantitative paleogenetic data showed a statistically significant increasing trend in the abundance of *A. minutum* ITS1 rDNA copies over time, corroborating three decades of local plankton data that have documented an increasing trend in the species cell abundance. By comparison, paleogenetic data of the dinoflagellate *Scrippsiella donghaiensis* did not show a coherent trend between the cores studied, supporting the hypothesis of the existence of a species-specific dynamic of *A. minutum* in the study area. This work contributes to the development of paleoecological research, further showing its potential for biogeographical, ecological and evolutionary studies on marine microbes.

Keywords: paleoecology; ancient DNA; real-time PCR; harmful algal blooms (HAB); dinoflagellates; coastal ecology

INTRODUCTION

Marine sediments are important resources for paleobiologists as they represent a valuable archive of past environmental communities. The resting stages of plankton, diatom frustules and spores, dinoflagellate cysts, foraminifera shells, and micro- and meso-zooplankton (rotifers, copepods, cladocerans, ciliates), as well as molecules such as sterols and pigments, can be accumulated and preserved in sediments. Their examination combined with a chronological analysis can provide ecological and environmental information about past communities (Ellegaard et al. 2013; Liu et al. 2013). Benthic resting stages are derived from the rapid response of planktonic stages to unfavorable environmental conditions and are part of the life cycle of species. They are known to be powerful tracers of habitat changes because of their good preservation in sediment (Ellegaard, Figueroa and Versteegh 2013). In particular, phytoplankton resting stages have been widely used to reconstruct past environmental changes in temperature (de Vernal et al. 2005; Weckström et al. 2006; Durrantou et al. 2012), salinity (Laird et al. 1996; Verleye et al. 2009; Mertens et al. 2012), productivity (Mertens et al. 2009; Pospelova, Price and Pedersen 2015) and eutrophication (Ellegaard et al. 2006; Zonneveld et al. 2012). Cultures derived from revived phytoplankton resting stages have been used to investigate the impact of environmental changes on the physiological performance of species (e.g. the dinoflagellate *Pentapharsodinium dalei*) in Koljö Fjord, Sweden (Ribeiro et al. 2013), or the genetic structure and diversity of populations of diatoms (*Skeletonema marinoi*) revived from sediments of Mariager Fjord, Denmark (Härnström et al. 2011).

The analysis of ancient DNA (aDNA) recovered from marine sediments is a complementary approach to the study of other biological remains in sediments that shows great potential. Several recent studies have demonstrated that plankton aDNA can be recovered from lacustrine and marine sediments, from the Holocene to the Pleistocene (Coolen and Overmann 2007; Boere et al. 2011) and up to the Miocene (Panieri et al. 2010). Most of the DNA stored in marine sediments is believed to be extracellular, as it is protected from nuclease degradation by adsorbing to mineral and organic matrices (Pietramellara et al. 2009), but DNA may also originate from resting stages (Godhe et al. 2002; Erdner et al. 2010). Whatever its origin, this aDNA could be exploitable to study plankton ecological patterns over relatively long-term periods.

The long-term dynamics of marine protist species are usually deduced from multiannual time series, generally obtained from regular spatial-temporal coastal surveys carried out within the framework of monitoring network activities (e.g. Shuler et al. 2012; Hernández-Fariñas et al. 2014). Long-term series generally focus on potentially toxic species, such as *Alexandrium* spp. (e.g. Touzet et al. 2011; Abdenadher et al. 2012; Anderson et al. 2014; Martin, LeGresley and Hanke 2014; Bazzoni et al. 2015). However, most of these historical datasets are relatively short, covering only a few decades (<50 years), and are compromised by the limitations of identifying plankton species in routine optical microscopic analyses. Early information on past communities and species before the implementation of monitoring networks is therefore lacking. Paleoecological data could be an alternative to fill the gaps in the historical information about long-term protist community trends. Previous paleoecological analyses have shown multidecadal shifts and trends for diatom (Lundholm et al. 2010) and dinoflagellate species (Ribeiro, Amorim and Andersen 2011), as well as for plankton communities (Mousing, Andersen and Ellegaard 2013) using fossilized remains. aDNA has also been used to describe plankton succession dynamics

(e.g. Bissett et al. 2005; Epp et al. 2010; Theroux et al. 2010; Stoof-Leichsenring et al. 2012 and Lejzerowicz et al. 2013 in old sediment (up to 32 000 years)) and to investigate the response of paleo-planktonic communities to past environmental changes (Coolen et al. 2013; Hou et al. 2014).

Alexandrium minutum is a cyst-forming dinoflagellate (Alveolata), responsible for several harmful algal blooms (HABs) associated with toxin production causing paralytic shellfish poisoning (PSP). Since its first detection in Alexandria harbor, Egypt (Halim 1960), this species has been detected in several areas: southern Australia (Hallegraeff, Steffensen and Wetherbee 1988), Ireland (Gross 1989), northern France (Belin 1993), the Mediterranean (Honsell 1993), Spain (Franco, Fernandez and Reguera 1994), the North Sea (Nehring 1998; Elbrachter 1999; Hansen, Daugbjerg and Franco 2003), Taiwan (Hwang and Lu 2000), New Zealand (Chang et al. 1999), Sweden (Persson, Godhe and Karlsson 2000), India (Godhe et al. 2001) and Malaysia (Usup, Pin and Ahmad 2002). *Alexandrium minutum* is officially listed as an invasive species in Europe (<http://www.europe-aliens.org>) and is considered cryptogenic as its geographical origin is unknown (Gómez 2008; Katsanevakis et al. 2014). Phylogeographic analyses by Lilly, Halanych and Anderson (2005) and McCauley et al. (2009) have shown that *A. minutum* populations can be clearly differentiated into two major clades: the global clade (containing samples from Europe and Australia) and the Pacific clade (containing samples from New Zealand and Taiwan). Yet, it remains quite challenging to determine whether recent *A. minutum* populations were introduced through natural or human-assisted pathways. In the Bay of Brest (Brittany, France), *A. minutum* has been detected since 1990 by the monitoring network REPHY (Reseau de surveillance et d'observation du Phytoplankton et des Phycotoxines) (<http://envlit.ifremer.fr/surveillance/phytoplankton.phycotoxines/presentation>) but its abundance was rather low (<2000 cells L⁻¹) until recent years when it increased significantly in the area. In July 2012, it reached a record concentration of around 42 million cells L⁻¹. This exceptional bloom induced a cascading effect: toxin accumulation in shellfish, closure of aquaculture activities and economic losses, leading to the Bay of Brest being classified as a new high-risk zone for toxic blooms of *A. minutum* (Chapelle et al. 2015).

The objective of this work was to contribute to studies on marine microbial paleoecology and long-term dynamics of HAB dinoflagellate species by collecting historical information on *A. minutum* in the Bay of Brest. More specifically, cyst germination experiments were used to detect the viability of the species in ancient sediments and a newly developed real-time polymerase chain reaction (PCR) assay on aDNA was employed to try to reconstruct the multidecadal dynamic of the species in the area. In order to evaluate the specificity of the *A. minutum* ecological pattern, paleogenetic data obtained for *Scrippsiella donghaiensis* were analyzed, as an example of a different, non-toxic, cyst-forming dinoflagellate species of this area. In parallel, plankton-monitoring data collected since 1990 in the Bay of Brest were analyzed in order to verify whether the dynamic of *A. minutum* in the water column was consistent with the results obtained by paleogenetic data during the overlapping period of the two data series.

MATERIALS AND METHODS

Study sites and phytoplankton monitoring

The Elorn and Daoulas estuaries are located in the Bay of Brest (Brittany, North Atlantic, north-west coast of France). They are

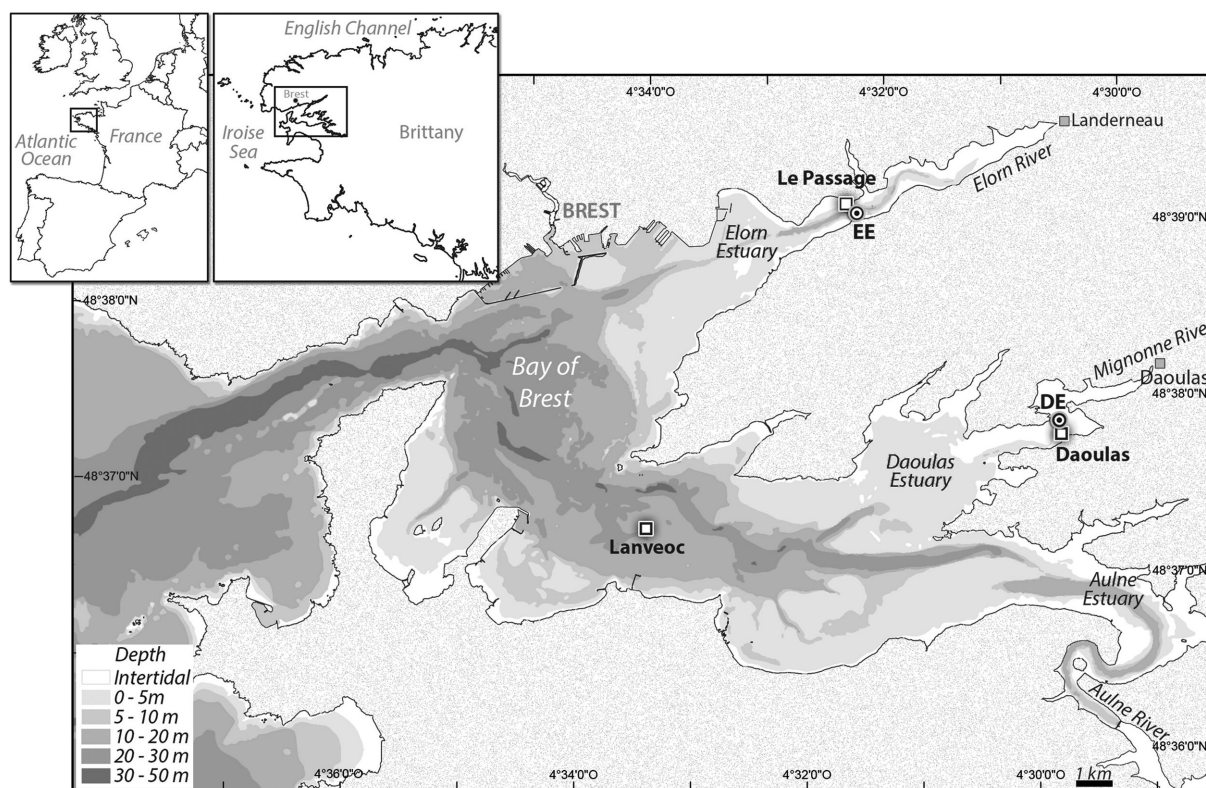


Figure 1. Map of the Bay of Brest with the core sampling sites (Elorn estuary: EE; Daoulas estuary: DE), and the monitored plankton stations (Le Passage, Daoulas, Lanveoc).

both situated near areas of intensive agriculture, domestic waste and industrial discharges, which all contribute to the substantial nutrient supply of these estuaries. Since 1950, coastal ecosystems of the bay have experienced a large increase in their nutrient supply caused by the development of anthropogenic activities. More recently, the ban on washing powders containing orthophosphates has resulted in a decrease in the phosphorous supply leading to a significant imbalance in the N/P ratio (Guillaud and Bouriel 2007). This environmental change has been associated with variations in phytoplankton communities over time, such as an increase in phytoplankton biomass and in the intensity and frequency of HABs (Guillaud and Bouriel 2007). The REPHY monitoring network has been recording occurrences of phytoplankton species in French coastal ecosystems since 1984. In the Bay of Brest, monitoring is carried out at three sampling stations: Le Passage in the Elorn River estuary, from 1990 to 2004 and then from 2012 to date; Lanveoc, from 1993 to date and Daoulas, which became the third spot point in the area after the impressive toxic bloom event of *A. minutum* in July 2012 (42×10^6 cells L^{-1}) (Fig. 1). This last station is monitored during the summer period only (May–August), which corresponds to the highest productivity period when toxic blooms are most likely to occur. Fortnightly, analyses of lugol-fixed samples are carried out using light microscopy. The estimations of *A. minutum* abundance are performed at a specific level, sometimes only during the occurrence of species blooms or high-risk periods. The abundance of non-toxic species is not monitored regularly at all stations and sometimes not at the species level. This is the case for the taxon *Scrippsiella* spp., which, in the case of REPHY monitoring, can include species of other dinoflagellate genera (*Ensiculifera*, *Pentaparsodinium*, *Bysmatrum*) that cannot be distinguished in routine light microscopy analyses by phytoplankton observers.

In this study, only samples with non-zero values corresponding to abundances ≥ 100 cells L^{-1} , which is the threshold abundance limit of species detection in the REPHY phytoplankton analysis procedures, were considered and analyzed.

Core sampling and processing

Sediment cores were collected on 11 December 2012 at station EE of the Elorn River estuary ($48^{\circ}23'46.79''N$ $4^{\circ}23'2.01''W$), and on 21 May 2014 at station DE ($48^{\circ}20'46.6''N$ $4^{\circ}17'41.20''W$) of the Daoulas estuary (Fig. 1). The sampling sites were selected on the basis of their suitable environmental characteristics for paleoecological analysis (calm hydrodynamics favorable for regular sedimentation (Rawlence et al. 2014)) and their proximity to the REPHY stations. Three cores were collected at station EE for genetic (31 cm) germination (25 cm) and dating (29 cm) analyses, respectively. Two cores were collected at DE, one (58 cm) for genetic and dating analyses and the other (59 cm) for cyst germination experiments. Visual inspection revealed no differences in the structure of the cores from the same sampling site. The EE cores were collected by divers at 12 m depth using hand-driven transparent Plexiglas tubes, 9.5 cm in diameter and 60 cm in length. The DE cores were collected at 3 m depth with a corer released from the boat. Immediately after sampling, the sediment cores were delicately extruded from the Plexiglas tubes and then sliced into 1-cm layers. Sterile new equipment was used to slice each layer sample. For DNA and cyst germination analyses, to avoid contamination by smearing between the layers during the core extraction, only the inner part of each slice was sampled, using sterile 6-cm-diameter Petri dishes. The sediment samples for genetic analyses (about 10 g) were preserved in plastic 50-mL cryotubes. The tubes were frozen in liquid

nitrogen and then stored in a -80°C freezer until further analyses. The sediment samples for cyst germination were collected in 50-mL tubes and stored in the dark at 4°C . Finally, sediment aliquots for dating were stored in plastic bags until radionuclide analyses.

^{210}Pb and ^{137}Cs dating

The chronological framework of the sediment cores was determined based on $^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ and ^{137}Cs as previously performed in Schmidt et al. (2007) and Andresen et al. (2014). ^{210}Pb ($T_{1/2} = 22.3$ years) is a naturally occurring radionuclide delivered continuously to the landscape by atmospheric fallouts (Saari et al. 2010). This atmospherically derived ^{210}Pb , readily scavenged by sediment, is referred to as ^{210}Pb in excess ($^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$) of that found within particles due to the decay of its parent isotope, ^{226}Ra . On the contrary, ^{137}Cs ($T_{1/2} = 30$ years) is an artificial radionuclide: its occurrence in the environment is primarily the result of the nuclear weapon test fallout in the early 1960s and the Chernobyl accident in Europe in 1986 of well-known pulse inputs (Avşar et al. 2015). In the laboratory, water content was determined by weighing the sediment samples before and after freeze drying, and dry bulk density was subsequently calculated, assuming a mineral density of 2.65 g cm^{-3} . Following this procedure, ^{210}Pb , ^{226}Ra and ^{137}Cs activities were measured using a very low background, high-efficiency, well-shaped γ detector equipped with a Cryo-Cycle (CANBERRA, Meriden, USA) (Schmidt and de Deckker 2015). The γ detector was calibrated using certified reference materials from IAEA (RGU-1; RGTh; SOIL-6). Activities were expressed in mBq g^{-1} and errors were based on 1 SD counting statistics. Excess ^{210}Pb ($^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$) activities were calculated by subtracting the activity supported by its parent isotope, ^{226}Ra , from the total ^{210}Pb activity in the sediment.

Cyst germination experiments and strain identification

Cyst germination experiments were performed similar to previous paleoecological studies on diatoms (Härnström et al. 2011) and dinoflagellates (Miyazono et al. 2012). Sediment samples ($\sim 5\text{ cm}^3$) were added to filtered seawater and placed in an ultrasonic bath for 6 min to separate dinoflagellate cysts from inorganic particles. The sediments were sieved with filtered seawater through a $100\text{-}\mu\text{m}$ onto a $20\text{-}\mu\text{m}$ sieve to separate the sediment size fraction containing the majority of dinoflagellate cysts. Different media (F/2, site-specific seawater, K, K/2) and temperature (16°C and 18°C) conditions were tested to optimize cyst germination. Irradiance ($60\text{ }\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{ s}^{-1}$) and photoperiod (12 h:12 h) were kept constant during this optimization. Finally, the combination of 16°C and K medium (Keller et al. 1987) was retained. A few drops of the $20\text{--}100\text{ }\mu\text{m}$ fraction were distributed onto a 12-well plastic plate containing K medium (2 mL per well). The plates were placed in a culture room at 16°C , under an irradiance of $60\text{ }\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ and a light:dark cycle of 12 h:12 h. The plates were examined for vegetative cell germination once to three times per week using an inverted microscope (Zeiss Axiovert 135). *Alexandrium minutum* cells were identified by light microscopy, but we failed to establish monoclonal strains in culture. For *Scrippsiella* spp., clonal cultures were established from different sediment layers of both the EE and DE cores. A total of 65 strains of *Scrippsiella* spp. were finally obtained from 12 and 6 sediment layers of the EE and DE cores, respectively. The cultured strains were identified genetically. DNA was extracted from the strain cultures using the DNeasy plant mini kit (QIAGEN, Düsseldorf,

Germany) following the manufacturer's instructions. The LSU rDNA region was amplified by PCR using dinoflagellate-specific primers (Ldino6, Ldino1) from Probert et al. (2014) and the following PCR program: 35 cycles composed of an initial denaturation at 95°C for 2 min, a denaturation at 95°C for 30 s, a hybridization at 56°C for 30 s, an elongation at 72°C for 1 min and a final elongation at 72°C for 5 min. After purification by the QIAquick PCR purification kit (QIAGEN, Düsseldorf, Germany), the PCR products were sent to GATC Biotech (<http://www.gatcbiotech.com/en/products/sanger-services>) for Sanger sequencing. All sequences were deposited in GenBank and 32 strain cultures (the remaining 33 strains were lost) are available at the Roscoff Culture Collection (RCC: <http://roscoff-culture-collection.org/>).

Genetic analyses of sediment samples

DNA extraction and quantification—Genetic analyses were carried out considering the specific precautions that should be taken when working with aDNA in order to avoid cross-contamination between samples and contamination with modern DNA (Gilbert et al. 2005). Total DNA was extracted from 5 to 7 g of sediment material from each layer of the EE (31 samples) and the DE (58 samples) cores, using the PowerMax soil isolation kit (Mobio Laboratories Inc., Carlsbad, CA, USA), following the manufacturer's instructions. DNA extracts were immediately stored at -80°C . DNA samples were quantified by absorbance measurements using a Take3 trio microplate reader (BioTek, Winooski, VT, USA) on $3\text{ }\mu\text{L}$ of DNA extract, and sterile water was used as a blank. DNA quality was checked by the 260:280 nm ratio to ensure that no contamination by proteins or other components had occurred during DNA extraction. For DNA concentration analyses, in order to determine whether a significant change had occurred in DNA concentrations and, if so, to estimate the change-point in DNA concentration across the sediment core layers, the Change-Point Method (CPM) was applied on the total DNA concentration data along the DE and EE cores. This test is generally used to detect changes in the mean value in a data series (Taylor 2000).

Primer design and specificity—Specific primers for the amplification of *A. minutum* (synonym of *A. lusitanicum*) from genomic rDNA samples are available in the literature (Penna et al. 2010) but they generate longer amplicons ($>150\text{ bp}$) than required ($50\text{--}150\text{ bp}$) for optimal real-time PCR efficiency. To optimize amplification success in aDNA, the use of short amplicons (ca. 100 bp) is recommended (Coolen et al. 2013). Therefore, new primer sets for specific real-time PCR targeting the internal transcribed spacer 1 (ITS1) rDNA region were designed for the two target species in this study, *A. minutum* and *S. donghaiensis*. *Scrippsiella donghaiensis* was chosen as the second target species in the light of the successful germination analyses in old sediments and given its monophyletic separation in ITS topologies within the genus *Scrippsiella* (Gu et al. 2008), which enables a better specific primer design. Its presence in northern European waters (i.e. Sweden) (Gu et al. 2008) makes *S. donghaiensis* an interesting model to compare with potential invasive species in the North Atlantic. A total of 176 ITS rDNA sequences of *A. minutum* and other *Alexandrium* species and a total of 59 ITS rDNA sequences of *S. donghaiensis* and other *Scrippsiella* species were downloaded from GenBank and aligned using Bioedit software (version 7.0.9.0). The primer sets were designed to target a fragment of $100\text{--}110\text{ bp}$ (using Primer3 software (<http://primer3.wi.mit.edu/>, Rozen and Skaletsky 2000)) (Table 1). The primers were analyzed for self/hetero-complementarities and secondary structure using OligoAnalyzer 3.1 software (<http://eu.idtdna.com/calc/analyzer>).

Table 1. Primer sets designed to target the ITS1 rDNA region of *A. minutum* and *S. donghaiensis* by the different PCR amplification methods.

Target species	Genetic region	PCR method	Primer sets	Primer sequences forward (5'-3') reverse (5'-3')	Amplicon size (bp)
<i>A. minutum</i>	ITS1	Real-time	Am.48F Am.148 R	TGAGCTGTGGTGGGGTTCC GGTCATCAACACAGCAGCA	100
<i>A. minutum</i>	ITS1	Semi-nested	Am.55F Am.148 R	TGGTGGGGTTCTAGGCT GGTCATCAACACAGCAGCA	93
<i>S. donghaiensis</i>	ITS1	Real-time	SD.357F SD.468R	TATTCTGGCAACACCTTCCAC AGATGCTTAGCAAGTTGAGCG	110

Primer specificity was checked (i) *in silico*, by visual inspection of an alignment of ITS sequences, (ii) *in silico*, using the Primer Blast tool (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast/>) and (iii) in the laboratory, by conventional PCR using DNA from positive (*A. minutum* (three strains) and *S. donghaiensis* (14 strains)) and negative (nine dinoflagellate species for a total of 27 strains) controls (Tables S1–S4, Supporting Information). The PCR mixture was identical for the two species except for the concentrations of the reverse and forward primers: 0.3 μM for *A. minutum* and 0.5 μM for *S. donghaiensis*, 1.25 u of GoTaq Polymerase, 2 mM of MgCl_2 , 0.2 mM of dNTPs, 1X of GoTaq Flexi buffer, 2 μL of DNA template and sterile water. The PCR conditions for *A. minutum* were as follows: an initial denaturation step at 95°C for 2 min, 35 cycles at 95°C for 30 s, 62°C for 30 s, 72°C for 30 s and a final elongation step at 72°C for 2 min. For *S. donghaiensis*, the cycling program consisted of an initial denaturation step at 95°C for 5 min, 35 cycles at 95°C for 1 s, 61°C for 45 s, 72°C for 1 min and a final elongation step at 72°C for 7 min. The PCR products were loaded onto 1.5% agarose gel to confirm the presence of fragments of the expected length (100 bp for *A. minutum* and 110 bp for *S. donghaiensis*) and the absence of non-specific bands.

ITS1 rDNA cloning and standard curve construction—ITS1 rDNA PCR products of *A. minutum* (strain RCC 1490) and *S. donghaiensis* (RCC 3047) were cloned separately into plasmids (pCR 4), then chemically transformed into *Escherichia coli* using a TOPO TA cloning kit (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA) following the manufacturer's instructions. Several clones were obtained but only one clone of each species was retained for analysis. Plasmid DNA was isolated using the NucleoSpin Plasmid/Plasmid (No-Lid) (MACHERY-NAGEL, Düren, Germany) then linearized with a restriction enzyme 'NotI'. The plasmid was checked on a 1% agarose gel. Standard curves for real-time PCR (serially diluted plasmids containing the ITS1 rDNA fragment of *A. minutum* or *S. donghaiensis*) were constructed from the linearized plasmid DNA previously isolated. Plasmid DNA concentration was measured using a Quant-iT PicoGreen dsDNA quantification kit (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA) and an FLX 80 fluorescence reader (BioTek, Winooski, VT, USA) according to the manufacturer's instructions. Quantification was performed using lambda DNA standards provided in the kit ranging from 2.5 to 1000 $\text{pg } \mu\text{L}^{-1}$. Plasmid concentration ($\text{ng } \mu\text{L}^{-1}$) was converted into (copy number μL^{-1}) according to the following equation: Number of copies per microliter = (DNA concentration ($\text{ng } \mu\text{L}^{-1}$) / [660 \times (plasmid size + insert size) $\times 10^9$ (ng mol^{-1})]) $\times 6.022 \times 10^{23}$ (molecules). For each target species, a standard curve was constructed with 10-fold serial dilutions of the linearized plasmid containing the ITS1 rDNA sequence of the species. Standard curves ranged from 10^6 to 10 copies μL^{-1} for *A. minutum* and from 10^5 to 10 copies μL^{-1} for *S. donghaiensis*.

Real-time PCR—Real-time PCR reactions were performed using the iTaq Universal SYBR Green supermix kit (Bio-Rad, Hercules, California, USA) in a final volume of 20 μL . For *A. minu-*

tum detection, the reaction mixture was composed of 10 μL of SYBR Green supermix (1X) (containing dNTPs, iTaq DNA polymerase, MgCl_2 and SYBR Green I), 0.3 μM of the forward primer (Am.48F), 0.2 μM of the reverse primer (Am.148R), sterile water and 2 μL of sample DNA template (variable concentration between 2.42 and 34.30 $\text{ng } \mu\text{L}^{-1}$). The experiments were conducted in 96-well plates containing the standard curve dilutions in duplicate, the target samples and the negative controls composed of water instead of DNA that were both analyzed in triplicate. The plates were loaded onto a Stratagene Mxpro3000P (Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA) thermal cycler with the following cycling conditions: 1 cycle at 95°C for 5 min followed by 40 cycles at 95°C for 5 s and 62°C for 30 s. A melting curve analysis was added at the end of each run to ensure specific *A. minutum* amplification. The optimal annealing temperature of 62°C was initially determined in conventional PCR. To determine the optimal primer concentration, nine different combinations (forward/reverse), ranging from 0.1 to 0.3 μM , were tested on three dilutions of the standard curve (10^6 , 10^3 , 10 copies μL^{-1}). The primer combination that yielded the lowest threshold cycle value (Ct) and maximum real-time efficiency (Am.48F; 0.3 μM , Am.148R; 0.2 μM) was retained for further analysis. The real-time PCR mixture for *S. donghaiensis* detection was identical, except for the primer concentrations; 0.2 μM for the forward and reverse primer (SD.357F /SD.468R). The annealing temperature was determined at 61°C. The cycling conditions were: 1 cycle at 95°C for 5 min followed by 40 cycles at 95°C for 30 s, 61°C for 30 s and 72°C for 30 s, and a final cycle at 95°C for 1 min followed by a melting curve analysis. The reaction efficiency was estimated by the equation $E = 10^{(1/b)} - 1$, where b is the slope of the standard curve. DNA amplifications of target species were considered positive if more than one out of the three replicates tested per sample was positive. The limit of quantification (LOQ) was set at 10 copies per real-time PCR well, which was the smallest quantity of linear plasmid DNA of the standard curves for each real-time PCR assay. Concentrations of *A. minutum* or *S. donghaiensis* in each sediment layer were expressed (assuming a 100% DNA extraction efficiency) in terms of copy number per gram of wet sediment, using the following formula: Copy number g^{-1} = copy number $\mu\text{L}^{-1} \times \text{DNA extraction volume } (\mu\text{L}) / \text{sediment wet weight (g)}$.

Sanger sequencing of *A. minutum* amplicons from sediment layers—In order to confirm the presence of *A. minutum* in sediment layers for which the real-time PCR amplifications were below the LOQ, amplicons resulting from a semi-nested PCR amplification of the DNA extract of the corresponding sediment layers were sequenced. The semi-nested PCR assays were carried out only for *A. minutum* as this was the major target species of our study. After the first amplification using designed primers for real-time PCR (Am.48F/Am.148R) (100 bp), 2 μL of the amplified material was used for the second PCR round performed with a new forward primer (Am.55F) and the same reverse primer

Table 2. *Alexandrium minutum* semi-nested PCR sequences obtained from DE and EE cores with their respective ITS1 rDNA semi-nested sequences.

Species	Core ID	Sediment layers (cm)	Sediment layer dating	Semi-nested sequences (5'-3')
<i>A. minutum</i>	DE	24	1972 ± 2	ATGGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT
<i>A. minutum</i>	DE	25	1970 ± 2	GGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT
<i>A. minutum</i>	DE	31	1955 ± 3	GGCATGGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT
<i>A. minutum</i>	DE	33	1950 ± 3	GGCATGGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT
<i>A. minutum</i>	DE	41	1931 ± 4	ATGGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT
<i>A. minutum</i>	DE	42	1928 ± 4	GGCATGGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT
<i>A. minutum</i>	DE	53	1893 ± 5	GGCATGGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT
<i>A. minutum</i>	DE	54	1889 ± 5	GGCATGGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT
<i>A. minutum</i>	DE	57	1873 ± 6	GGCATGGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATG
<i>A. minutum</i>	EE	11	1991 ± 1	CATGGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT
<i>A. minutum</i>	EE	13	1986 ± 1	GGCATGGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT
<i>A. minutum</i>	EE	17	1978 ± 2	GCATGGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT
<i>A. minutum</i>	EE	25	1958 ± 2	GGCATGGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT
<i>A. minutum</i>	EE	31	1939 ± 2	GGCTTGCTTCTGCAAGCGCTTTCATGCTGCTGTGTTGAT

(Am.148R) of the first PCR step (Table 1). Both PCR reaction mixtures were carried out in a final volume of 20 μ L, using 2 μ L of DNA template, 1X of GoTaq Flexi buffer, 2 mM of MgCl₂, 0.2 mM of dNTP, 0.5 mM of each primer, 1.25 u of GoTaq polymerase (Promega) and sterile water. The PCR were performed in a PeqStar (OZYME, Montigny-Le-Brettonneux, France) thermocycler with the following conditions: 1 cycle at 95°C for 2 min followed by 30 cycles at 95°C for 30 s, 61°C for 30 s, 72°C for 30 s and a final cycle at 72°C for 2 min. PCR products were purified using the Nucleospin Gel PCR clean-up kit (MACHERY-NAGEL, Düren, Germany) following the manufacturer's instructions, checked on an agarose gel. This semi-nested PCR procedure yielded an amplicon of 93 bp and a sufficient *A. minutum* DNA concentration for Sanger sequencing. Amplification products were sent to GATC Biotech (<http://www.gatcbiotech.com/en/products/sanger-services/>, Germany) for sequencing. The resulting sequences were identified by basic local alignment search tool (BLAST) and aligned in Bioedit with other *A. minutum* ITS1 rDNA sequences available in GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) (Table 2).

Statistical analyses on data series

In order to depict trends in the abundance of target species, the moving averages of real-time PCR data (copy number g⁻¹ sediment) were calculated. This method is usually used to calculate long-term trends or cycles from time series data, smoothing out short-term fluctuations in a dataset, and has been used in paleoecological studies (e.g. Yu and Berglund 2007). The moving average of the *A. minutum* and *S. donghaiensis* genetic data series (copy number g⁻¹ sediment) was calculated with a three-sample interval, meaning that an averaged value of the copy number g⁻¹ was calculated for every three consecutive data (e.g. average of layers 1, 2, 3; average of layers 2, 3, 4; etc.). These averaged values were used to produce the curves in Fig. 3 representing the trend of the quantitative genetic data obtained for our studied species in the sediment samples. In addition, the Mann-Kendall trend test was performed on the real-time PCR data (copy number g⁻¹ sediment) and the plankton data (cells L⁻¹) across the overlapping periods of the series (from 1989 to 2014) to detect statistically significant trends. The test was applied using the Kendall package in R software version 3.2.3 (R Core Team 2015). The Mann-Kendall trend test is a non-parametric test for monotonic trends, which is typically used to detect whether there is a

significant increasing or decreasing trend in a time series (Yue, Pilon and Cavadias 2002). In this test, the initial assumption is the null hypothesis (H₀), which assumes that there is no trend in the data series over time. The alternative hypothesis (H₁) is that there is a significant trend (increasing or decreasing) over time. The significance level of the test was set at $\alpha = 0.05$. If the P-value < 0.05, the H₀ is rejected, meaning that there is a significant trend in the time series. Kendall's tau (τ) is a value between -1 and 1 that indicates the direction of the trend over time. An increasing trend is indicated by $\tau > 0$ and a decreasing one by $\tau < 0$.

RESULTS

Sediment chronology

In the DE core, ²¹⁰Pb in excess activity ranged from 45 mBq g⁻¹ in the uppermost sediment layers to <1 mBq g⁻¹ at 58 cm (Fig. 2). There was a general trend of an exponential decrease in ²¹⁰Pb_{xs} as expected due to the decay of the unsupported ²¹⁰Pb. The ²¹⁰Pb_{xs} profile in the EE core showed the same trend: due to the shorter length of the sediment core, levels in which ²¹⁰Pb_{xs} became negligible were not reached. In both cores, the ²¹⁰Pb_{xs} decrease presented some irregularities. This could be related to temporary changes in sedimentation intensity, which justified the use of the CSR (constant rate of supply) model for dating (Fig. 2). The 31 cm-long EE core encompassed the last 72 years (from 1939 ± 2 to 2011 ± 1), whereas the DE core covered >100 years (from 1866 ± 7 to 2013 ± 1). The sedimentary profile of ¹³⁷Cs in the two cores presented the expected shape with two peaks (nuclear weapon test fallout and Chernobyl) in the deepest layers. In the DE core, ¹³⁷Cs disappeared rapidly to negligible levels below the deepest peak. The EE core was too short to evaluate ¹³⁷Cs disappearance; however, the expected peak of the second atmospheric fallout was observed. In general, the sedimentary ¹³⁷Cs peaks in the two cores mimicked the atmospheric fallout rather well, validating the ²¹⁰Pb chronology (Fig. 2).

Germination experiments

Successful germinations were observed in both EE and DE cores (Table 3). Germinated cells belonged primarily to dinoflagellates (up to 17 cm (1978 ± 2) for EE and 20 cm (1981 ± 2) for DE) and diatoms (up to 11 cm (1991 ± 1) for EE and 13 cm (1995 ± 2) for

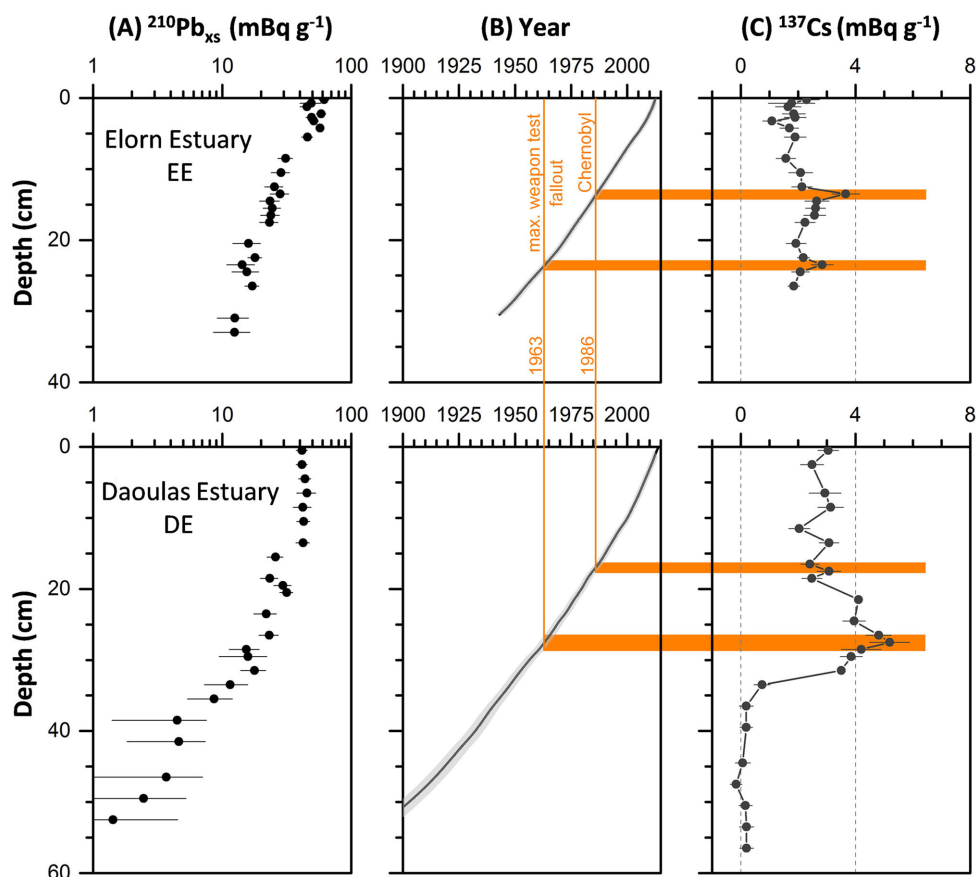


Figure 2. $^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ profile (A), ages of sedimentary layers based on CSR model (B) and ^{137}Cs profile (C) with depth along the cores in the Elorn (EE, upper panel) and Daoulas (DE, lower panel) estuaries.

DE). For the EE core, *S. donghaiensis* germinated predominantly along the core up to 17 cm (1978 ± 2) while cells of *A. minutum* were observed up to 7 cm (1999 ± 1). For DE, *S. donghaiensis* cells were observed up to 20 cm (1981 ± 2) and *A. minutum* was detected up to 13 cm (1995 ± 2) (see dotted line in Fig. 3). Germinated diatom species belonged to *Skeletonema* spp., *Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp., *Nitzschia* spp., *Lithodesmium* spp., *Paralia* spp. and *Asteromphalus* spp. Other autotrophic (*Peridinium quinquecorne*, *Gymnodinium* spp.) and heterotrophic (*Protoperidinium* spp.) dinoflagellates were recorded along the two cores.

Molecular analyses

Total DNA concentrations extracted from the sediments ranged from 2.42 to 34.30 $\text{ng } \mu\text{L}^{-1}$ for EE and from 3.46 to 26.70 $\text{ng } \mu\text{L}^{-1}$ for DE. According to the 260:280 nm ratios, the DNA extracts were of sufficient yield and purity to conduct amplification analyses. A decreasing trend in total DNA concentration was observed from the top to the bottom of both EE and DE cores (see Fig. S1, Supporting Information), with higher concentrations found in the first sediment layers of both cores. At 9 cm ($10.84 \text{ ng } \mu\text{L}^{-1}$) for EE and 11 cm ($16.73 \text{ ng } \mu\text{L}^{-1}$) for DE, the GPM method identified the change in the DNA concentration slope, from a decreasing to a steady trend. For real-time PCR tests, good linear relationships were found between the threshold cycle (Ct) and the initial number of copies ($0.998 \geq R^2 \geq 0.999$). The reaction efficiencies ranged from 95% to 99% for *A. minutum* and from 91.4% to 95.3% for *S. donghaiensis*. To ensure specific amplifications, the melting temperature values (Tm) were systemat-

ically checked by analyzing the melting curves. For the *A. minutum* assay, the standard curve samples as well as the positive samples showed a specific peak at $T_m = 83.05 \pm 0.5^\circ\text{C}$ (see Fig. S2, Supporting Information). In the case of *S. donghaiensis*, the melting curve peak was observed at $T_m = 82.9 \pm 0.5^\circ\text{C}$. Copy numbers < LOQ (=10 copies/well) for both *A. minutum* and *S. donghaiensis* were observed in some deep sediment layers. In these cases, the target species were considered present in the core layers, but it was not possible to quantify their ITS rDNA copy numbers. The presence of *A. minutum* in deep layers (indicated with star symbols in Fig. 3) was confirmed by the sequencing of semi-nested PCR products. Nine and five sequences of 31–45 bp were obtained for DE and EE core layers, respectively. The sequences were aligned with other available sequences (see File 1, Supporting Information; Fig. S3, Supporting Information) and identified as *A. minutum* at 100% identity (Table 2).

Multidecadal dynamics of *A. minutum* and *S. donghaiensis* detected in sediments

Accurate DNA quantification of *A. minutum* ITS1 rDNA copies g^{-1} sediment was obtained from the 10-cm layer (1993 ± 1) to the 1-cm layer (2011 ± 1) of the EE core and from the 22-cm layer (1976 ± 2) to the 1-cm layer (2013 ± 1) of the DE core (Fig. 3), covering a total period of about 40 years. For both EE and DE, in the layers from which quantitative data were obtained, an increasing trend in the concentration of *A. minutum* ITS1 rDNA copies g^{-1} sediment was observed from the bottom to the top layers. This trend was visualized by the moving average

Table 3. *Scrippsiella* spp. strains obtained from the Elorn estuary (EE) and Daoulas estuary (DE) dated sediment layers with their respective Genbank accession number and Roscoff culture collection (RCC) number.

Species	Strain ID	Core sediment layer (cm)	Sediment layer dating	GenBank accession number	RCC ID
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc34	EE2	2010 ± 1	KX009607	4711
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc35	EE2	2010 ± 1	KX009606	4712
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc38	EE4	2006 ± 1	KX009603	4713
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc39	EE4	2006 ± 1	KX009602	4714
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc40	EE4	2006 ± 1	KX009601	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc22	EE9	1995 ± 1	KX009619	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc23	EE9	1995 ± 1	KX009618	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc24	EE9	1995 ± 1	KX009617	4715
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc25	EE9	1995 ± 1	KX009616	4716
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc26	EE9	1995 ± 1	KX009615	4730
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc51	EE10	1993 ± 1	KX009592	4717
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc53	EE10	1993 ± 1	KX009591	4718
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc54	EE10	1993 ± 1	KX009590	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc1	EE11	1991 ± 1	KX009637	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc2	EE11	1991 ± 1	KX009636	4733
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc3	EE11	1991 ± 1	KX009635	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc4	EE11	1991 ± 1	KX009634	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc5	EE11	1991 ± 1	KX009638	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc6	EE11	1991 ± 1	KX009639	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc7	EE11	1991 ± 1	KX009640	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc55	EE12	1989 ± 2	KX009589	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc57	EE12	1989 ± 2	KX009588	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc8	EE13	1986 ± 2	KX009633	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc9	EE13	1986 ± 2	KX009632	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc10	EE13	1986 ± 2	KX009631	4719
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc11	EE13	1986 ± 2	KX009630	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc12	EE13	1986 ± 2	KX009629	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc13	EE13	1986 ± 2	KX009628	4720
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc14	EE13	1986 ± 2	KX009627	4721
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc15	EE13	1986 ± 2	KX009626	4734
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc16	EE13	1986 ± 2	KX009625	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc17	EE13	1986 ± 2	KX009624	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc18	EE13	1986 ± 2	KX009623	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc19	EE13	1986 ± 2	KX009622	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc20	EE13	1986 ± 2	KX009621	4722
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc21	EE13	1986 ± 2	KX009620	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc58	EE14	1984 ± 2	KX009587	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc59	EE14	1984 ± 2	KX009586	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc60	EE14	1984 ± 2	KX009585	4731
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc61	EE14	1984 ± 2	KX009584	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc27	EE17	1978 ± 2	KX009614	4723
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc28	EE17	1978 ± 2	KX009613	4724
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc29	EE17	1978 ± 2	KX009612	4725
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc30	EE17	1978 ± 2	KX009611	-
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-Sc31	EE17	1978 ± 2	KX009610	4726
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-Sc36	EE4	2006 ± 1	KX009605	-
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-Sc37	EE4	2006 ± 1	KX009604	4732
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-Sc41	EE4	2006 ± 1	KX009600	-
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-Sc42	EE4	2006 ± 1	KX009599	4727
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-Sc43	EE4	2006 ± 1	KX009598	-
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-Sc45	EE4	2006 ± 1	KX009597	4728
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-Sc32	EE5	2003 ± 1	KX009609	-
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-Sc33	EE5	2003 ± 1	KX009608	-
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-Sc46	EE6	2001 ± 1	KX009596	-
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-Sc47	EE6	2001 ± 1	KX009595	-
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-Sc48	EE8	1997 ± 1	KX009594	-
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-Sc49	EE8	1997 ± 1	KX009593	4729
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-S5	DE17	1987 ± 2	KX009641	4735
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-S8	DE19	1982 ± 2	KX009642	4736
<i>S. donghaiensis</i>	IFR-SDO-S7	DE20	1981 ± 2	KX009643	4737
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-S2	DE10	2001 ± 1	KX009644	4738
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-S3	DE13	1995 ± 2	KX009645	4739
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-S9	DE15	1991 ± 2	KX009646	4740
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-S4	DE17	1987 ± 2	KX009647	4741
<i>S. trochoidea</i>	IFR-STR-S6	DE17	1987 ± 2	KX009648	4742

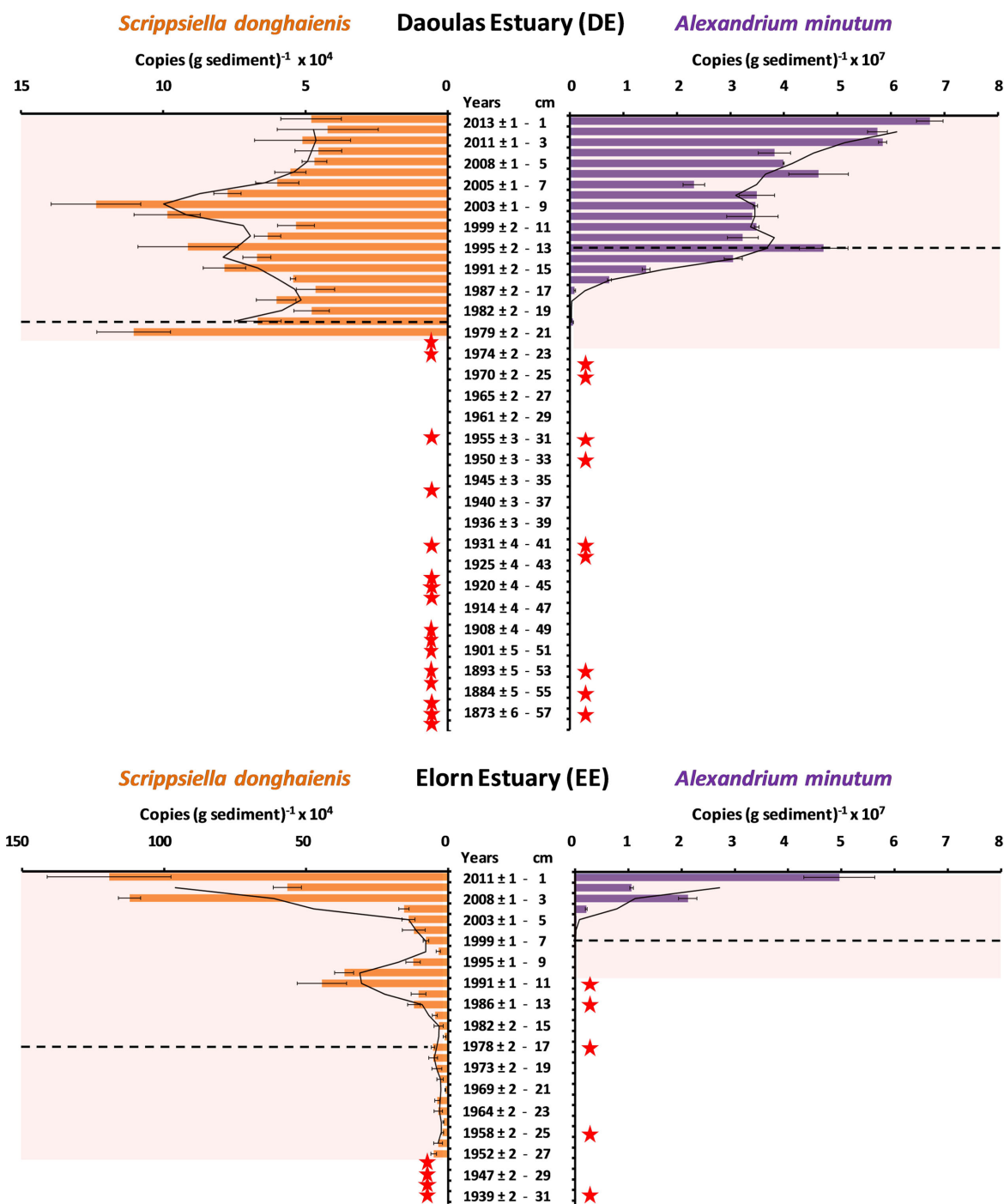


Figure 3. ITS1 rDNA copies g^{-1} sediment for *Scrippsiella donghaiensis* (orange) and *Alexandrium minutum* (purple) estimated by real-time PCR in Daoulas (DE) and Elorn (EE) estuaries. Colored shadows indicate the layers for which reliable ITS1 rDNA quantifications were obtained. Stars indicate the layers where the presence of the species was detected but quantitative data were below the LOQ of our real-time PCR assays. The dashed lines indicate the limit layer of respective species germination. The black curves represent calculated moving average on the quantitative data.

calculation (Fig. 3) and statistically confirmed over the period 1989–2014 by the Mann-Kendall test analyses (DE: $\tau = 0.65$, P -value = 0.0005; EE: $\tau = 0.911$, P -value = 0.0003). In particular, at EE, *A. minutum* ITS1 rDNA copies g^{-1} sediment increased from the 10-cm layer (1993 \pm 1; 2.72×10^4 copies g^{-1} sediment) to reach a peak at the 1-cm layer (2011 \pm 1; 4.96×10^7 copies g^{-1} sediment). At DE, ITS1 rDNA copy numbers were higher than at EE. They increased from the 22-cm layer (1976 \pm 2; 2.49×10^4

copies g^{-1} sediment), peaking at the 1-cm layer (2013 \pm 1; 6.73×10^7 copies g^{-1}). ITS1 rDNA copies g^{-1} were slightly correlated with total DNA concentrations in both cores (EE: $R^2 = 0.51$; DE: $R^2 = 0.55$), which were higher in the top than in the bottom layers (see Fig. S1, Supporting Information). In layers from which non-quantitative data were obtained, the presence of *A. minutum* was detected discontinuously, being present along the cores in 5 out of 21 layers and in 9 out of 35 layers for EE and DE, respectively

(star symbols in Fig. 3). These rDNA traces of *A. minutum* were detected even in the deep sediment layers of both analyzed cores, corresponding to 1939 ± 2 (31 cm) for EE and 1873 ± 6 for DE (57 cm) (Fig. 3).

For *S. donghaiensis*, quantification of ITS1 rDNA copies g^{-1} of sediment was obtained from the 27-cm layer (1952 ± 2) to the 1-cm layer (2011 ± 1) for the EE core, and from the 21-cm layer (1979 ± 2) to the 1-cm layer (2013 ± 1) for the DE core (Fig. 3). The pattern of abundance of ITS rDNA copies observed for *S. donghaiensis* differed from that of *A. minutum* and varied across the sites studied (Fig. 3). At EE, a bimodal pattern of copy number abundance was evident. From the deepest quantifiable 27-cm layer (1952 ± 2 ; 5.1×10^4 copies g^{-1} sediment), the first peak of abundance was evident at the 11-cm layer (1991 ± 1 ; 4.4×10^5 copies g^{-1} sediment) and a second peak corresponding to the highest copy number observed, was found in the top 3 cm (peak of 1.2×10^6 copies g^{-1} sediment at 1 cm (2011 ± 1)). At DE, spikes of abundance were observed at 21 cm (1979 ± 2 ; 1.1×10^5 copies g^{-1} sediment), 13 cm (1995 ± 2 ; 9.13×10^4 copies g^{-1} sediment) and 9 cm (2003 ± 1 ; 1.24×10^5 copies g^{-1} sediment). From the 9-cm layer to the top layer of the DE core, a decrease in copy number abundance was observed (Fig. 3). Over the period 1989–2014, the Mann-Kendall test showed a significant increasing trend in EE ($\tau = 0.601$, P -value = 0.0001), but no significant trend was detected in DE ($\tau = -0.295$, P -value = 0.0650). The pattern of copies g^{-1} sediment abundance was slightly correlated with total DNA abundance at EE ($R^2 = 0.53$), but not at DE ($R^2 = 0.01$). *Scrippsiella donghaiensis* was detected up to the bottom layers of both the EE and DE cores (1939 ± 2 and 1866 ± 7 , respectively). In the layers for which non-quantitative data were obtained, the presence of *S. donghaiensis* was detected in 4 out of 4 layers for the EE core and in 16 out of 37 layers for the DE core (Fig. 3).

Multidecadal dynamics of *A. minutum* and *S. donghaiensis* in the water column (plankton data)

At the Lanveoc station, *A. minutum* concentrations were <7000 cells L^{-1} until 2012, reaching a peak in July 2014 ($32\,800$ cells L^{-1}). At the Le Passage station, regular monitoring activities started when *A. minutum* was first observed in the Bay of Brest in 1990 (<100 cells L^{-1}). From 1992 to 1996, no *A. minutum* cells were detected at the station. From 1997, this species was regularly observed until 2003, but always at low concentrations (<2000 cells L^{-1}). Monitoring in the area stopped in 2003 and was re-established in 2012 when a bloom of $560\,000$ cells L^{-1} occurred on 11 July 2012. No bloom was observed in the area in 2013 but in 2014, *A. minutum* concentrations reached $199\,000$ cells L^{-1} on 7 July. The 2012 bloom at Le Passage coincided with a bloom at the Daoulas station (42×10^6 cells L^{-1} on 11 July 2012), which represents the highest concentration ever recorded in the bay. Blooms of lower intensity occurred in the following years ($293\,333$ cells L^{-1} in 2013 and $1052\,000$ cells L^{-1} in 2014) (see Fig. S4, Supporting Information). A statistically significant increasing trend in *A. minutum* concentrations was depicted by our longer plankton time series at Le Passage and Lanveoc in the Bay of Brest by the Mann-Kendall test (Lanveoc: $\tau = 0.247$, P -value = 0.0001; Le Passage: $\tau = 0.281$, P -value = 0.0050). The Daoulas time series was too short (3 years) to analyze a multiannual trend, thus the Mann-Kendall test was not applied. When qualitatively compared over the overlapping period of analyses, the long-term data series of *A. minutum* obtained from our paleoecological approach (ITS1 rDNA copies g^{-1} sediment) and from the monitoring activity (plankton data $\text{Log}(\text{cells } L^{-1})$) of Lanveoc and

Le Passage stations nicely showed a coherent increasing trend in species abundance from 1990 until 2014 (Fig. 4). For *Scrippsiella* spp., monitoring was carried out uninterruptedly from 1987 until 2000 at Le Passage, and from 1995 to 2014 at Lanveoc. No monitoring of this taxon has ever been performed at the Daoulas station. Lower concentrations of *Scrippsiella* spp. were recorded at Lanveoc compared to Le Passage. At Lanveoc, *Scrippsiella* spp. abundance remained below 8300 cells L^{-1} until 1998, when it reached $42\,000$ cells L^{-1} . At Le Passage, *Scrippsiella* spp. abundance reached a maximum of $760\,000$ cells L^{-1} in 1999. Lower abundances were registered during the following years (see Fig. S4, Supporting Information). At both stations, no trend was detected by the Mann-Kendall coefficient for this taxon (Lanveoc: $\tau = -0.02$, P -value = 0.5297; Le Passage: $\tau = -0.0125$, P -value = 0.6773).

DISCUSSION

The paleoecological approach used in this study, based on paleogenetic analyses and ancient cyst revivification, provided historical data on two target dinoflagellate species over a time scale of about 150 years. The focus was mainly on the bloom-forming, toxic species *A. minutum* and then paleogenetic data obtained for the non-toxic species *S. donghaiensis* were used to compare specific ecological patterns. Both species were detected along dated sediment cores, even in deep sediment layers (dating back to 1873 ± 6 for *A. minutum* and 1866 ± 7 for *S. donghaiensis*). Their aDNA concentrations were quantified specifically from 1952 ± 2 or 1976 ± 2 (depending on the species and the cores) using a robust, newly developed real-time PCR assay. Moreover, up to 31–34-year-old resting cysts were successfully revived from core sediments.

Real-time PCR and cyst germination

Real-time PCR is a quantitative technique known to be highly sensitive, enabling species abundances to be estimated accurately in different environments even when the DNA target gene copy number is low. The advantage of real-time PCR is the fast processing of a large number of samples compared to cell or cyst counting microscopic procedures, which are time-consuming and often biased by taxonomic identification problems. Several studies have used real-time PCR to quantify the abundance of a large number of toxic phytoplankton species in seawater samples: *Karenia brevis* (Gray et al. 2003); *A. minutum* (Galluzzi et al. 2004; Touzet et al. 2009); *A. catenella* (Garneau et al. 2011); *Ostreopsis* cf. *ovata* (Perini et al. 2011); *Pseudo-nitzschia* spp. (Fitzpatrick, Caron and Schnetzer 2010); and different diatoms and dinoflagellates (Godhe et al. 2008; Murray et al. 2011), as well as in superficial sediment samples (Kamikawa et al. 2007; Erdner et al. 2010).

Real-time PCR was the most appropriate method for our paleogenetic approach, which aimed to detect ancient genetic traces of the presence and abundance of the target species in the Bay of Brest. Yet, when quantifying genetic material in old sediments, DNA degradation is a major issue to be taken into account. Taphonomic processes that may occur in old sediments and the variable preservation conditions of organic matter occurring from one ecosystem to another may influence DNA conservation and thus its quantitative estimation (Boere et al. 2011). DNA degradation mostly occurs in very old sediments, such as those that are of thousand years old, and can cause DNA to be fragmented, which can significantly reduce the efficiency of PCR amplification (d'Abbadie et al. 2007). The real-time PCR

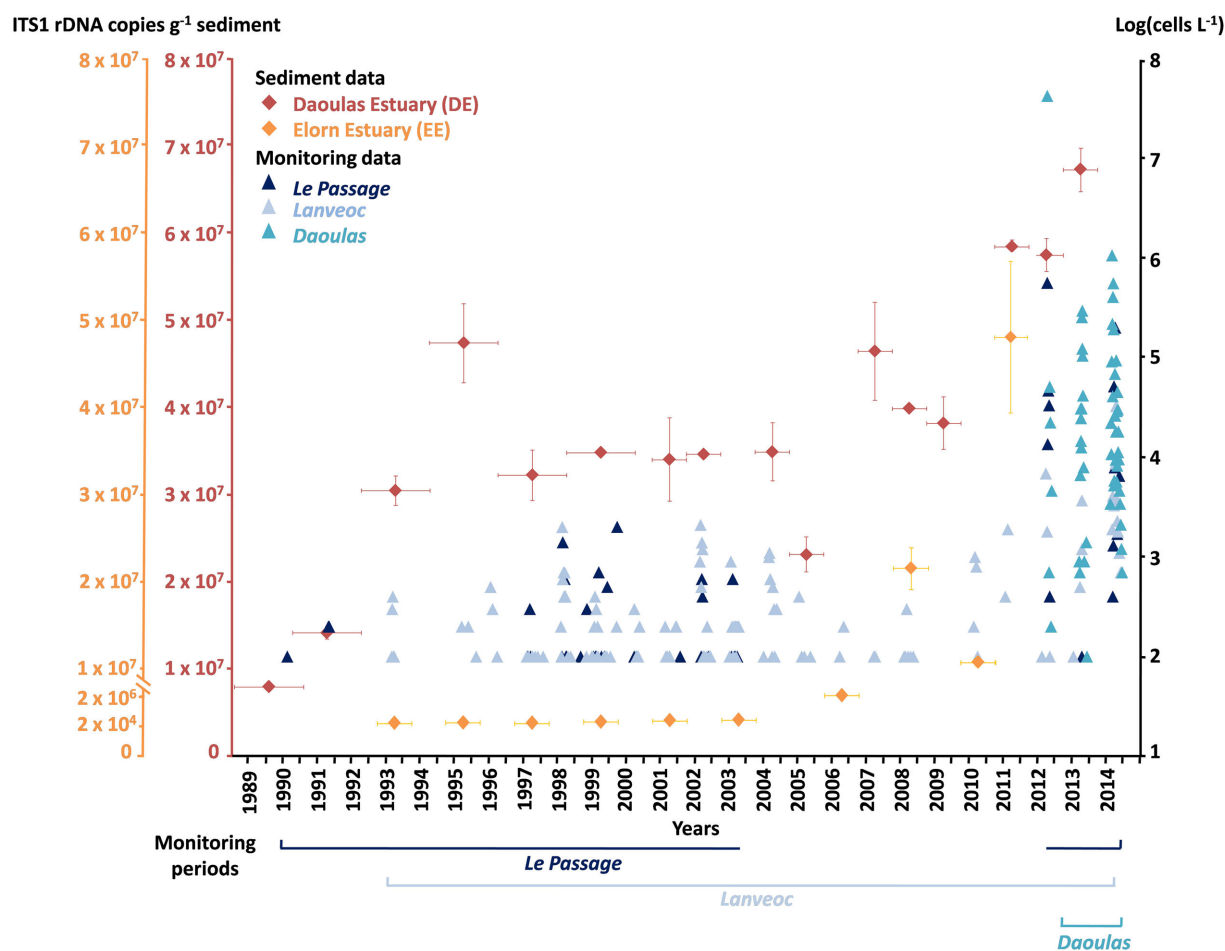


Figure 4. Comparison of paleogenetic and plankton data (REPHY) for *A. minutum* in the Bay of Brest for the overlapping period of the time series (1989–2014). Copy numbers of ITS1 rDNA g^{-1} sediment of the DE (red diamonds; red scale) and EE (orange diamonds; orange scale) data series are plotted with their standard deviation error bars (vertical bars). Horizontal bars represent error on sediment dating. All cell concentration data ≥ 100 cells L^{-1} gathered at the three monitoring stations (Le Passage, Lanveoc, Daoulas) are expressed in $\text{Log}(\text{cells } \text{L}^{-1})$ (triangles with different blue tones) during the monitored periods (horizontal colored lines).

protocol applied in this study was based on a compromise between (i) the best discriminating genetic marker (ITS1 rDNA) for *Scrippsiella* spp. (Gu et al. 2008) and *Alexandrium* spp. (John et al. 2014), (ii) the appropriate length of DNA fragment for real-time PCR assays (100–150 bp) (Arya et al. 2005) and (iii) the recommended analysis of short DNA fragments (~ 100 –500 bp) in paleogenetic studies (Coolen et al. 2013). As the DNA fragments in our samples were relatively recent (about 150 years old) and short (about 100 bp), the degradation and fragmentation issues should theoretically have been minimized. However, given the decreasing DNA concentrations revealed along both sampled cores, a potential degradation of the aDNA analyzed cannot be excluded. The real-time PCR amplifications in sediment did not target DNA exclusively from cysts or cells, therefore the abundance estimations (copies g^{-1} sediment) cannot be extrapolated in terms of copies per cyst or copies per cell. Furthermore, there is a high inter- and intra-species variability in the rDNA copy number of dinoflagellates. Few studies have estimated the rDNA copy number for protists such as diatoms (61–36 896 copies cell^{-1} of 18S rDNA) and dinoflagellates (1057–12 812 copies cell^{-1} of 18S rDNA) (e.g. Godhe et al. 2008), and the only copy number estimation for *A. minutum* (1084 ± 120.3 copies cell^{-1}) targeted the 5.8S rDNA region (Galluzzi et al. 2004) and not the ITS1 rDNA region. In fact, it is not certain that the 5.8S and the ITS1 rDNA copy number remained locally relatively constant over time.

Germination of *A. minutum* and *S. donghaiensis* varied between sediment cores. Although real-time PCR analyses revealed the presence of the target species in the oldest sediments, no cyst germination was observed in sediment older than 1981 ± 2 (DE core, 20-cm layer) and 1978 ± 2 (EE core, 17-cm layer). The longest cyst survival time observed in our study was 31–34 years for *S. donghaiensis* (EE core) and 17–19 years for *A. minutum* (DE core). Earlier studies have reported the viability of different dinoflagellate and diatom resting stages after variable periods of burial in sediments ranging from months to several decades (Lewis et al. 1999; McQuoid, Godhe and Nordberg 2002; Mizushima and Matsuoka 2004; Ellegaard et al. 2013), and up to 100 years (Härnström et al. 2011; Lundholm et al. 2011; Ribeiro, Amorim and Andersen 2011; Miyazono et al. 2012). Assuming that the cyst mandatory dormancy period had passed in our samples, we consider that the unsuccessful germination in old sediment was more likely to be related to cyst viability. Over time, in old sediments, resting stages can undergo diagenetic processes and their survival depends on many physical and chemical conditions in the sediment including oxygen levels, temperature and pH (Kremp and Anderson 2000). The reconstruction of preservation conditions in old sediments over time is very difficult and it is possible that some physical–chemical processes might have prevented cyst survival in these cores. In addition, although different germination conditions (different media and temperature conditions)

were tested and a final optimal combination (temperature, nutrient concentration) was found and systematically applied to all samples, it cannot be excluded that optimal germination conditions vary across sediments of different ages. In fact, *S. donghaiensis* and *A. minutum* are able to germinate over a wide range of environmental conditions (Gu et al. 2008; Blanco, Lewis and Aldridge 2009).

Interestingly, germination of *A. minutum* and *S. donghaiensis* was successful only for layers in which aDNA quantification was possible. It can be questioned whether DNA was amplified and quantified mainly from living stocks, represented by resting cysts, from extracellular genetic material or from both. Most DNA in marine sediments has been shown to be extracellular (Dell'Anno and Danovaro 2005) and well preserved from microbial nuclease degradation (Corinaldesi et al. 2011), but DNA inside the resting stages of some plankton species is generally thought to be better preserved than extracellular DNA (Boere et al. 2011). Real-time PCR data do not distinguish between extracellular and cyst-preserved genetic material, thus a definitive conclusion regarding the type of DNA quantified in this study is not possible. RNA analysis might have clarified whether active or inactive communities were identified, as explored in Capo et al. (2015) where RNA transcripts were found only in the top 2 cm of lacustrine sediments and RNA/DNA analyses showed that genetic material in sediments mainly represented inactive communities. However, RNA analyses and quantitative analyses on cysts were beyond the scope of this study. Our main goal was to obtain historical information about the presence, abundance and viability of *A. minutum* and *S. donghaiensis* in order to depict multidecadal ecological patterns.

Historical records of *A. minutum* and *S. donghaiensis* and multiannual dynamics

By means of this paleogenetic approach, the first traces of genetic material of *A. minutum* were detected in the Bay of Brest. Starting from two different cores, it could be inferred that the species was present in the bay considerably earlier than its first description in the Mediterranean Sea in 1960 (Halim 1960), as the first detection of the species in the DE sediment core of the Bay of Brest dated back to 1873 ± 6 . Similarly, using cyst records in dated sediments, Ribeiro, Amorim and Andersen (2011) established that the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* had been present in the western Iberian Peninsula since 1889 ± 10 , before its first description documented in 1939 on planktonic viable material. Our data also suggest that the presence of *S. donghaiensis* in the Bay of Brest dated back to 1866 ± 7 , but its formal description is relatively recent (Gu et al. 2008) and only a few historical and biogeographical data are available, as the species has only been reported in Australia, Sweden and East China (Gu et al. 2008). In fact, *A. minutum* and *S. donghaiensis* could have been present in the bay even before 1873 ± 6 and 1866 ± 7 , respectively. The DE core was not sufficiently long to highlight the absence of the genetic signal along a consistent number of old sediment layers. Regarding the analyzed cores, the presence of both species was detected irregularly across layers from which data below the LOQ were obtained. This could indicate some contamination during the sampling process across the different layers. Yet, our sampling protocol was designed to avoid direct contamination during sampling, both across different layers and with modern DNA (using a clean device for each layer) and along the plastic tube core (collecting only the inner part of each sediment layer). In addition, molecular manipulations in the laboratories were performed following previously developed pre-

cautions for paleogenetic analyses to avoid cross-contamination between samples (Gilbert et al. 2005; Anderson-Carpenter et al. 2011; Boere et al. 2011; Domaizon et al. 2013). Moreover, similar results were obtained from two different cores, collected and analyzed at two different periods of time. Therefore, we believe that the irregular presence of both species across the two cores is most probably due to the presence of a very small amount of specific genetic material rather than to sample contamination.

In order to validate the multiannual study of species dynamics, the relative species variations in quantitative real-time PCR estimations were compared to those of the plankton time series obtained from monitoring analyses during the overlapping periods of the data series. Previously, real-time PCR has rarely been applied to ancient DNA to compare long-term plankton series and only restrictively to quantify cyanobacteria dynamics in freshwater sediments (Domaizon et al. 2013; Martínez de la Escalera et al. 2014; Pal, Gregory-Eaves and Pick 2015). To the best of our knowledge, this is the first paleogenetic study carried out in monitored estuarine ecosystems addressing such a comparison between real-time PCR and plankton-monitoring data. Interestingly, the statistically significant increase in concentrations of ITS1 rDNA copy number of *A. minutum* depicted from 25-year-old sediment samples of two different cores corroborates the 24 years of plankton observations carried out at different monitoring stations in the Bay of Brest. When compared qualitatively over the overlapping periods (1989–2014), both the paleogenetic and plankton time data series nicely showed an increasing trend in the concentration of the species *A. minutum* over time (Fig. 4). This trend is particularly evident, and statistically confirmed, from the plankton data of the Lanveoc and Le Passage stations, which have been followed over the long term, and is also proved by the fact that huge blooms of the species have only recently been observed and monitored in the third station of the bay (Daoulas) (Chapelle et al. 2015). Conversely, *S. donghaiensis* ITS1 rDNA abundances did not show a coherent pattern and trend between the analyzed cores, suggesting a non-homogenous temporal pattern in the Bay of Brest for this species. The increasing concentration trend depicted for *S. donghaiensis* from paleogenetic data of the EE core was not confirmed by the DE core data, unlike for *A. minutum* for which both the EE and DE paleogenetic data series showed an increase in species concentration. The comparison with plankton data was not possible since *S. donghaiensis* can only be identified genetically (Gu et al. 2008) and monitoring data are acquired by optical microscopy analyses, which can only identify genera. Yet, *Scrippsiella* spp. data do not show an increase in the abundance of the taxon and no major bloom of any species of the genus has been registered in the Bay of Brest to date.

Along the Brittany coasts, *A. minutum* has been sporadically observed since 1985, at the very beginning of the REPHY monitoring activities. Today, its ecological success is evident in some areas. For instance, in the Penzé estuary (Bay of Morlaix, north Brittany), this species has produced blooms at more than 10^4 cells L^{-1} every year for the last 27 years (Dia et al. 2014). On the north-western Brittany coast (Aber-Wrac'h), blooms are regularly observed, and in the Bay of Brest, high concentrations of the species have been reported since 2012. Our results show that *A. minutum* was present in the Bay of Brest much earlier than its first detection by REPHY monitoring. On the basis of these results, we can put forward the hypothesis that *A. minutum* had a long residence period before blooming in the area. The introduction of the species, if any, may have occurred earlier than our first detection of it (1873 ± 6). Future paleoecological

reconstruction is required to answer this question over a longer time scale.

Our results demonstrate that the species *A. minutum* has increased greatly in the Bay of Brest in recent years. This could be due to the introduction of a new population, potentially genetically different from original populations, or the natural evolution of the local populations, or the adaptation of the local populations to environmental changes (natural or anthropogenic). In fact, local ecosystem-specific constraints have contributed to shaping the population dynamic of the species *A. minutum* in a shorter period of time in relatively close ecosystems (Dia et al. 2014). Since our study was performed only at the species level and not at the population level, it is not possible to evaluate to what extent population introduction, adaptation and evolution contributed to the process of *A. minutum* development in the Bay of Brest. Future paleoecological population-based studies could address the issue of species development over a multidecadal time scale at the intraspecific level, contributing to a better understanding of long-term microbial species phenologies in the marine environment.

CONCLUSIONS

This study innovatively associated old-cyst revivification, paleogenetic and plankton-monitoring data to reconstruct the long-term dynamics of two target estuarine dinoflagellate species, *A. minutum* and *S. donghaiensis*. Cyst survival time varied between the target species (31–34 years for *S. donghaiensis* and 17–19 years for *A. minutum*) and, interestingly, was correlated with their quantifiable genetic material. This finding contributes to the debate about the proportions of intracellular, cyst-protected and extracellular DNA amplifiable from sediments. The paleogenetic data enabled the multidecadal dynamics of the two target species to be studied over a time scale of about 150 years, with quantitative data obtained for about the last 40 years. The most ancient genetic traces found in these two dated core samples suggest that *S. donghaiensis* and *A. minutum* have been present in the Bay of Brest since at least 1866 ± 7 and 1873 ± 6 , respectively. Paleogenetic data clearly showed that *A. minutum* has increased in concentration in recent years, corroborating plankton data over the overlapping period of the two different data series (1989–2014). This study contributes to the development of paleoecological research, showing that this discipline, mostly developed in lacustrine ecosystems to date, can be applied to marine, estuarine ecosystems, providing new perspectives for future research on the biogeography, ecology and evolution of marine microbes.

SUPPLEMENTARY DATA

Supplementary data are available at FEMSEC online.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors wish to thank Xavier Caisey and the other scuba divers from Ifremer for sampling the EE core, and Gwendoline Gregoire and Axel Ehrhold from the laboratory GM/LES of Ifremer for allowing the sampling of the DE in the framework of the project SERABEQ ('Laboratoire d'Excellence' LabexMER (ANR-10-LABX-19)). Pierre Bodenes and Tania Hernández-Fariñas are acknowledged for collaborating in the picture developments and Pascale Malestroit for helping with cyst germination and culture maintenance. Pierre Ramond is acknowledged for helping

with statistical tests. Finally, we wish to thank the members of the SG2M/LSEM laboratory of Ifremer for access to their laboratory facilities and for all their technical suggestions. This research falls within the scope of the French GDR (Groupe de Recherche) Phycotox (<http://www.phycotox.fr>) (2012–18) on harmful microalgae and phycotoxins.

FUNDING

This work was financed by the exploratory projects VEHSPA (2012–2013) and KYNDER (2014–2015), supported by the 'Laboratoire d'Excellence' LabexMER (Agence Nationale de la Recherche (ANR) - 10-LABX-19) and co-funded by the French government under the program 'Investissements d'Avenir', by the projects of the initiative ECosphere Continentale et Côtière (EC2CO) of the Institut National des Sciences de l'Univers/Centre National de la Recherche Scientifique (INSU/CNRS): PALMITO (2013–2015) and CA'MOMI (2015–2017), and the ANR HAPAR project (2014–2019). This research was carried out within the framework of K. Klouch's PhD and funded by Ifremer and Region Bretagne (Allocation de REcherche Doctorale (ARED) fellowship).

Conflict of interest. None declared.

REFERENCES

- Abdenadher M, Hamza A, Fekih W et al. Factors determining the dynamics of toxic blooms of *Alexandrium minutum* during a 10-year study along the shallow southwestern Mediterranean coasts. *Estuar Coast Shelf S* 2012;**106**:102–11.
- Anderson DM, Keafer BA, Kleindinst JL et al. *Alexandrium fundyense* cysts in the Gulf of Maine: long-term time series of abundance and distribution, and linkages to past and future blooms. *Deep-Sea Res Pt II* 2014;**103**:6–26.
- Anderson-Carpenter LL, McLachlan JS, Jackson ST et al. Ancient DNA from lake sediments: bridging the gap between paleoecology and genetics. *BMC Evol Biol* 2011;**11**:30.
- Andresen CS, Schmidt S, Seidenkrantz M-S et al. A 100-year record of changes in water renewal rate in Sermilik Fjord and its influence on calving of Helheim Glacier, Southeast Greenland. *Cont Shelf Res* 2014;**85**:21–9.
- Arya M, Shergill IS, Williamson M et al. Basic principles of real-time quantitative PCR. *Expert Rev Mol Diagn* 2005;**5**:1–11.
- Avşar U, Hubert-Ferrari A, De Batist M et al. Sedimentary records of past earthquakes in Boraboy Lake during the last ca 600 years (North Anatolian Fault, Turkey). *Palaeogeogr Palaeoclimatol* 2015;**433**:1–9.
- Bazzoni AM, Caddeo T, Pulina S et al. Spatial distribution and multiannual trends of potentially toxic microalgae in shellfish farms along the Sardinian coast (NW Mediterranean Sea). *Environ Monit Assess* 2015;**187**:86.
- Belin C. Distribution of *Dinophysis* spp. and *Alexandrium minutum* along French coasts since 1984 and their DSP and PSP toxicity levels. In: Smayda TJ, Shimizu Y (eds). *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea*. Amsterdam: Elsevier, 1993, 469–74.
- Bissett A, Gibson JAE, Jarman SN et al. Isolation, amplification, and identification of ancient copepod DNA from lake sediments. *Limnol Oceanogr-Meth* 2005;**3**:533–42.
- Blanco EP, Lewis J, Aldridge J. The germination characteristics of *Alexandrium minutum* (Dinophyceae), a toxic dinoflagellate from the Fal estuary (UK). *Harmful Algae* 2009;**8**:518–22.
- Boere A, Rijpstra WIC, De Lange GJ et al. Preservation potential of ancient plankton DNA in Pleistocene marine sediments. *Geobiology* 2011;**9**:377–93.

- Capo E, Debroas D, Arnaud F et al. Is planktonic diversity well recorded in sedimentary DNA? Toward the reconstruction of past protistan diversity. *Microb Ecol* 2015;**70**:865–75.
- Chang FH, Garthwaite I, Anderson DM et al. Immunofluorescent detection of a PSP-producing dinoflagellate, *Alexandrium minutum*, from Bay of Plenty, New Zealand. *New Zeal J Mar Fresh* 1999;**33**:533–43.
- Chapelle A, Le Gac M, Labry C et al. The Bay of Brest (France), a new risky site for toxic *Alexandrium minutum* blooms and PSP shellfish contamination. *Harmful Algae News* 2015;**51**:4–5.
- Coolen MJL, Orsi WD, Balkema C et al. Evolution of the plankton paleome in the Black Sea from the Deglacial to Anthropocene. *P Natl Acad Sci USA* 2013;**110**:8609–14.
- Coolen MJL, Overmann J. 217 000-year-old DNA sequences of green sulfur bacteria in Mediterranean sapropels and their implications for the reconstruction of the paleoenvironment. *Environ Microbiol* 2007;**9**:238–49.
- Corinaldesi C, Barucca M, Luna GM et al. Preservation, origin and genetic imprint of extracellular DNA in permanently anoxic deep-sea sediments. *Mol Ecol* 2011;**20**:642–54.
- d'Abbadie M, Hofreiter M, Vaisman A et al. Molecular breeding of polymerases for amplification of ancient DNA. *Nat Biotechnol* 2007;**25**:939–43.
- de Vernal A, Eynaud F, Henry M et al. Reconstruction of sea-surface conditions at middle to high latitudes of the Northern Hemisphere during the Last Glacial Maximum (LGM) based on dinoflagellate cyst assemblages. *Quaternary Sci Rev* 2005;**24**:897–924.
- Dell'Anno A, Danovaro R. Extracellular DNA plays a key role in deep-sea ecosystem functioning. *Science* 2005;**309**:2179.
- Dia A, Guillou L, Mauger S et al. Spatiotemporal changes in the genetic diversity of harmful algal blooms caused by the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum*. *Mol Ecol* 2014;**23**:549–60.
- Domaizon I, Savichtcheva O, Debroas D et al. DNA from lake sediments reveals the long-term dynamics and diversity of *Synechococcus* assemblages. *Biogeosciences* 2013;**10**:3817–38.
- Durantou L, Rochon A, Ledu D et al. Quantitative reconstruction of sea-surface conditions over the last ~150 years in the Beaufort Sea based on dinoflagellate cyst assemblages: the role of large-scale atmospheric circulation patterns. *Biogeosciences* 2012;**9**:5391–406.
- Elbrachter M. Exotic flagellates of coastal North Sea waters. *Helgoländer Meeresun* 1999;**52**:235–42.
- Ellegaard M, Clarke AL, Reuss N et al. Multi-proxy evidence of long-term changes in ecosystem structure in a Danish marine estuary, linked to increased nutrient loading. *Estuar Coast Shelf S* 2006;**68**:567–78.
- Ellegaard M, Figueroa RL, Versteegh GJM. Dinoflagellate life cycles, strategy and diversity: key foci for future research. In: Lewis JM, Marret F, Bradley L (eds). *Biological and Geological Perspectives of Dinoflagellates*. London: The Micropalaeontological Society, Special Publications, Geological Society, 2013, 249–62.
- Ellegaard M, Ribeiro S, Lundholm N et al. Using the sediment archive of living dinoflagellate cysts and other protist resting stages to study temporal population dynamics. In: Lewis JM, Marret F, Bradley L (eds). *Biological and Geological Perspectives of Dinoflagellates*. London: The Micropalaeontological Society, Special Publications, Geological Society, 2013, 149–53.
- Epp LS, Stoof KR, Trauth MH et al. Historical genetics on a sediment core from a Kenyan lake, intraspecific genotype turnover in a tropical rotifer is related to past environmental changes. *J Paleolimnol* 2010;**43**:939–54.
- Erdner DL, Percy L, Keafer B et al. A quantitative real-time PCR assay for the identification and enumeration of *Alexandrium* cysts in marine sediments. *Deep-Sea Res Pt II* 2010;**57**:279–87.
- Fitzpatrick E, Caron DA, Schnetzer A. Development and environmental application of a genus-specific quantitative PCR approach for *Pseudo-nitzschia* species. *Mar Biol* 2010;**157**:1161–9.
- Franco JM, Fernandez P, Reguera B. Toxin profiles of natural populations and cultures of *Alexandrium minutum* Halim from Galician (Spain) coastal waters. *J Appl Phycol* 1994;**6**:275–9.
- Galluzzi L, Penna A, Bertozzini E et al. Development of a Real-Time PCR assay for rapid detection and quantification of *Alexandrium minutum* (a dinoflagellate). *Appl Environ Microb* 2004;**70**:1199–206.
- Garneau MÈ, Schnetzer A, Countway PD et al. Examination of the seasonal dynamics of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* at Redondo Beach, California, by quantitative PCR. *Appl Environ Microb* 2011;**77**:7669–80.
- Gilbert MTP, Bandelt H-J, Hofreiter M et al. Assessing ancient DNA studies. *Trends Ecol Evol* 2005;**20**:541–4.
- Godhe A, Asplund MÈ, Hårnström K et al. Quantification of diatom and dinoflagellate biomasses in coastal marine seawater samples by real-time PCR. *Appl Environ Microbiol* 2008;**74**:7174–82.
- Godhe A, Otta SK, Rehnstam-Holm AS et al. Polymerase chain reaction in detection of *Gymnodinium mikimotoi* and *Alexandrium minutum* in field samples from southwest India. *Mar Biotechnol* 2001;**3**:152–62.
- Godhe A, Rehnstam-Holm A-S, Karunasagar I et al. PCR detection of dinoflagellate cysts in field sediment samples from tropic and temperate environments. *Harmful Algae* 2002;**1**:361–73.
- Gómez F. Phytoplankton invasions: comments on the validity of categorizing the non-indigenous dinoflagellates and diatoms in European seas. *Mar Pollut Bull* 2008;**56**:620–8.
- Gray M, Wawrik B, Paul J et al. Molecular detection and quantitation of the red tide Dinoflagellate *Karenia brevis* in the marine environment. *Appl Environ Microb* 2003;**69**:5726–30.
- Gross J. Re-occurrence of red tide in Cork Harbor, Ireland. *Red Tide News* 1989;**2**:4–5.
- Gu H, Sun J, Kooistra WHCF et al. Phylogenetic position and morphology of thecae and cysts of *Scrippsiella* (Dinophyceae) species in the East China Sea. *J Phycol* 2008;**44**:478–94.
- Guillaud JF, Bouriel L. Relation concentration-débit et évolution temporelle du nitrate dans 25 rivières de la région Bretagne (France). *Rev Sci Eau* 2007;**20**:213–26.
- Halim Y. *Alexandrium minutum*, dinoflagellé provocant des “eaux rouges”. *Vie Milieu* 1960;**11**:102–5.
- Hallegraeff G, Steffensen DA, Wetherbee R. Three estuarine Australian dinoflagellates that can produce paralytic shellfish toxins. *J Plankton Res* 1988;**10**:533–41.
- Hansen G, Daugbjerg N, Franco J. Morphology, toxin composition and LSU rDNA phylogeny of *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) from Denmark, with some morphological observations on other European strains. *Harmful Algae* 2003;**2**:317–35.
- Hårnström K, Ellegaard M, Andersen TJ et al. Hundred years of genetic structure in a sediment revivified diatom population. *P Natl Acad Sci USA* 2011;**108**:4252–7.
- Hernández-Fariñas T, Soudant D, Barillé L et al. Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea. *ICES J Mar Sci* 2014;**71**:821–33.
- Honsell G. First report of *Alexandrium minutum* in northern Adriatic waters (Mediterranean Sea). In: Smayda TJ, Shimizu Y (eds). *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea*. Amsterdam: Elsevier, 1993, 127–32.

- Hou W, Dong H, Li G et al. Identification of photosynthetic plankton communities using sedimentary ancient DNA and their response to late-Holocene climate change on the Tibetan plateau. *Sci Rep* 2014;4:6648.
- Hwang DF, Lu YH. Influence of environmental and nutritional factors on growth, toxicity, and toxin profile of dinoflagellate *Alexandrium minutum*. *Toxicon* 2000;38:1491–503.
- John U, Litaker RW, Montresor M et al. Formal revision of the *Alexandrium tamarense* species complex (Dinophyceae) taxonomy: the introduction of five species with emphasis on molecular-based (rDNA) classification. *Protist* 2014;165:779–804.
- Kamikawa R, Nagai S, Hosoi-Tanabe S et al. Application of real-time PCR assay for detection and quantification of *Alexandrium tamarense* and *Alexandrium catenella* cysts from marine sediments. *Harmful Algae* 2007;6:413–20.
- Katsanevakis S, Wallentinus I, Zenetos, A et al. Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquat Invas* 2014;9:391–423.
- Keller MD, Selvin RC, Claus W et al. Media for the culture of oceanic ultraphytoplankton. *J Phycol* 1987;23:633–8.
- Kremp A, Anderson DM. Factors regulating germination of resting cysts of the spring bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* from the northern Baltic Sea. *J Plankton Res* 2000;22:1311–27.
- Laird KR, Fritz SC, Maasch KA et al. Greater drought intensity and frequency before AD 1200 in the Northern Great Plains, USA. *Nature* 1996;384:552–5.
- Lejzerowicz F, Esling P, Majewski W et al. Ancient DNA complements microfossil record in deep-sea subsurface sediments. *Biol Letters* 2013;9:20130283.
- Lewis J, Harris ASD, Jones KJ et al. Long-term survival of marine planktonic diatoms and dinoflagellates in stored sediment samples. *J Plankton Res* 1999;21:343–54.
- Lilly EL, Halanych KM, Anderson DM. Phylogeny, biogeography, and species boundaries within the *Alexandrium minutum* group. *Harmful Algae* 2005;4:1004–20.
- Liu D, Shen X, Di B et al. Palaeoecological analysis of phytoplankton regime shifts in response to coastal eutrophication. *Mar Ecol-Prog Ser* 2013;475:1–14.
- Lundholm N, Clarke AM, Ellegaard M et al. Documenting historical trends in toxic algae: A 100 year-record of changing *Pseudo-nitzschia* species in a sill-fjord related to nutrient loading and temperature. *Harmful Algae* 2010;9:449–57.
- Lundholm N, Ribeiro S, Andersen TJ et al. Buried alive – germination of up to a century-old marine protist resting stages. *Phycologia* 2011;50:629–40.
- Martin JL, LeGresley MM, Hanke AR. Thirty years – *Alexandrium fundyense* cyst, bloom dynamics and shellfish toxicity in the Bay of Fundy, eastern Canada. *Deep-Sea Res Pt II* 2014;103:27–39.
- Martínez de la Escalera G, Antoniadis D, Bonilla S et al. Application of ancient DNA to the reconstruction of past microbial assemblages and for the detection of toxic cyanobacteria in subtropical freshwater ecosystems. *Mol Ecol* 2014;23:5791–802.
- McCauley LaR, Erdner DL, Nagai S et al. Biogeographic analysis of the globally distributed harmful algal bloom species *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) based on rRNA gene sequences and microsatellite markers. *J Phycol* 2009;45:454–63.
- McQuoid MR, Godhe A, Nordberg K. Viability of phytoplankton resting stages in the sediments of a coastal Swedish fjord. *Eur J Phycol* 2002;37:191–201.
- Mertens KN, Bradley LR, Takano Y et al. Quantitative estimation of Holocene surface salinity variation in the Black Sea using dinoflagellate cyst process length. *Quaternary Sci Rev* 2012;39:45–59.
- Mertens KN, González C, Delusina I et al. 30 000 years of productivity and salinity variations in the late Quaternary Cariaco Basin revealed by dinoflagellate cysts. *Boreas* 2009;38:647–62.
- Miyazono A, Nagai S, Kudo I et al. Viability of *Alexandrium tamarense* cysts in the sediment of Funika Bay, Hokkaido, Japan: over a hundred year survival times for cysts. *Harmful Algae* 2012;16:81–8.
- Mizushima K, Matsuoka K. Vertical distribution and germination ability of *Alexandrium* spp. cysts (Dinophyceae) in the sediments collected from Kure Bay of the Seto Inland Sea, Japan. *Phycol Res* 2004;52:408–13.
- Mousing EA, Andersen TJ, Ellegaard M. Changes in the abundance and species composition of phytoplankton in the last 150 years in the southern Black Sea. *Estuaries Coasts* 2013;36:1206–18.
- Murray S, Wiese M, Stüken A et al. sxtA-based quantitative molecular assay to identify saxitoxin-producing harmful algal blooms in marine waters. *Appl Environ Microb* 2011;77:7050–7.
- Nehring S. Non-indigenous phytoplankton species in the North Sea: supposed region of origin and possible transport vector. *Arch Fish Mar Res* 1998;46:181–94.
- Pal S, Gregory-Eaves I, Pick FR. Temporal trends in cyanobacteria revealed through DNA and pigment analyses of temperate lake sediment cores. *J Paleolimnol* 2015;54:87–101.
- Panieri G, Lugli S, Manzi V et al. Ribosomal RNA gene fragments from fossilized cyanobacteria identified in primary gypsum from the late Miocene, Italy. *Geobiology* 2010;8:101–11.
- Penna A, Battocchi C, Garcés E et al. Detection of microalgal resting cysts in European coastal sediments using a PCR-based assay. *Deep-Sea Res Pt II* 2010;57:288–300.
- Perini F, Casabianca A, Battocchi C et al. New approach using the real-time PCR method for estimation of the toxic marine dinoflagellate *Ostreopsis cf. ovata* in marine environment. *PLoS One* 2011;6:1–9.
- Persson A, Godhe A, Karlson B. Dinoflagellate cysts in recent sediments from the west coast of Sweden. *Bot Mar* 2000;43:69–79.
- Pietramellara G, Ascher J, Borgogni F et al. Extracellular DNA in soil and sediment: fate and ecological relevance. *Biol Fert Soils* 2009;45:219–35.
- Pospelova V, Price AM, Pedersen TF. Palynological evidence for late Quaternary climate and marine primary productivity changes along the California margin. *Paleoceanography* 2015;30:1–18.
- Probert I, Siano R, Poirier C et al. *Brandtodinium* gen. nov. and *B. nutricula* comb. Nov. (Dinophyceae), a dinoflagellate commonly found in symbiosis with polycystine radiolarians. *J Phycol* 2014;50:388–99.
- R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2015. <https://www.R-project.org/> (12 May 2016, date last accessed).
- Rawlence NJ, Lowe DJ, Wood JR et al. Using palaeoenvironmental DNA to reconstruct past environments: progress and prospects. *J Quaternary Sci* 2014;29:610–26.
- Ribeiro S, Amorim A, Andersen TJ. Reconstructing the history of an invasion: the toxic phytoplankton species *Gymnodinium catenatum* in the Northeast Atlantic. *Biol Invas* 2011;14:969–85.

- Ribeiro S, Terje B, Lundholm N et al. Hundred years of environmental change and phytoplankton ecophysiological variability archived in coastal sediments. *PLoS One* 2013;**8**:1–8.
- Rozen S, Skaletsky H. Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers. In: Krawetz S, Misener S (eds). *Bioinformatics Methods and Protocols: Methods in Molecular Biology*. Totowa, NJ, USA: Humana Press, 2000, 365–86.
- Saari HK, Schmidt S, Castaing P et al. The particulate $^7\text{Be}/^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ and $^{234}\text{Th}/^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ activity ratios as tracers for tidal-to-seasonal particle dynamics in the Gironde estuary (France): Implications for the budget of particle-associated contaminants. *Sci Total Environ* 2010;**408**:4784–94.
- Schmidt S, De Deckker P. Present-day sedimentation rates on the southern and southeastern Australian continental margins. *Aust J Earth Sci* 2015;**62**:143–50.
- Schmidt S, Jouanneau J-M, Weber O et al. Sedimentary processes in the Thau Lagoon (South France): from seasonal to century time scales. *Estuar Coast Shelf S* 2007;**72**:534–42.
- Shuler AJ, Paternoster J, Brim M et al. Spatial and temporal trends of the toxic diatom *Pseudo-nitzschia* in the Southeastern Atlantic United States. *Harmful Algae* 2012;**17**:6–13.
- Stoof-Leichsenring KR, Epp LS, Trauth MH et al. Hidden diversity in diatoms of Kenyan Lake Naivasha: a genetic approach detects temporal variation. *Mol Ecol* 2012;**21**:1918–30.
- Taylor WA. *Change-Point Analysis: A Powerful New Tool for Detecting Changes*. 2000. <http://www.variation.com/cpa/tech/changepoint.html> (12 May 2016, date last accessed).
- Theroux S, D'Andrea WJ, Toney J et al. Phylogenetic diversity and evolutionary relatedness of alkenone-producing haptophyte algae in lakes, implications for continental paleotemperature reconstructions. *Earth Planet Sc Lett* 2010;**300**:311–20.
- Touzet N, Keady E, Raine R et al. Evaluation of taxa-specific real-time PCR, whole-cell FISH and morphotaxonomy analyses for the detection and quantification of the toxic microalgae *Alexandrium minutum* (Dinophyceae), Global Clade ribotype. *FEMS Microbiol Ecol* 2009;**67**:329–41.
- Touzet N, Lacaze J, Maher M et al. Summer dynamics of *Alexandrium ostenfeldii* (Dinophyceae) and spirolide toxins in Cork Harbour, Ireland. *Mar Ecol-Prog Ser* 2011;**425**:21–33.
- Usup G, Pin LC, Ahmad A. *Alexandrium* (Dinophyceae) species in Malaysian waters. *Harmful Algae* 2002;**1**:265–75.
- Verleye TG, Mertens K, Louwye S et al. Holocene salinity changes in the southwestern Black Sea: a reconstruction based on dinoflagellate cysts. *Palynology* 2009;**33**:77–100.
- Weckström J, Korhola A, Erästö P et al. Temperature patterns over the past eight centuries in Northern Fennoscandia inferred from sedimentary diatoms. *Quaternary Res* 2006;**66**:78–86.
- Yu S-Y, Berglund BE. A dinoflagellate cyst record of Holocene climate and hydrological changes along the southeastern Swedish Baltic coast. *Quaternary Res* 2007;**67**:215–24.
- Yue S, Pilon P, Cavadias G. Power of the Mann-Kendall and Spearman's rho tests for detecting monotonic trends in hydrological series. *J Hydrol* 2002;**259**:254–71.
- Zonneveld KAF, Chen L, Elshanawany R et al. The use of dinoflagellate cysts to separate human-induced from natural variability in the trophic state of the Po River discharge plume over the last two centuries. *Mar Pollut Bull* 2012;**64**:114–32.

Signature paléoenvironnementale des séquences holocènes en Rade de Brest : forçages climatiques et anthropiques.

Ce travail de doctorat a pour objectif de comprendre les mécanismes et les réponses régionales de la variabilité climatique Holocène en ciblant plus spécifiquement la Rade de Brest et la Baie de Douarnenez. Dans les environnements côtiers, la vulnérabilité des sociétés humaines face aux aléas climatiques est particulièrement élevée et les pressions anthropiques s'exerçant sur les écosystèmes sont de plus en plus fortes. Ainsi, il s'agit de discuter la part respective des forçages naturels de ceux liés aux activités humaines dans les différents signaux paléoenvironnementaux holocènes reconstruits.

Pour cela, plusieurs séquences sédimentaires nous ont permis de renseigner différentes périodes au cours des 10 000 dernières années. Des études multiproxies principalement basées sur des analyses palynologiques (pollen et kystes de dinoflagellés) ont été conduites permettant de discuter en parallèle des signaux continentaux et marins. Les études polliniques permettent de caractériser l'évolution des paysages terrestres tandis que les dinokystes, dénombrés à partir des mêmes lames palynologiques que les grains de pollen et spores, permettent de discuter les conditions paléohydrologiques de surface. De plus, dans le but d'affiner la compréhension de l'enregistrement des palynomorphes dans les sédiments marins de la Rade de Brest, des échantillons de surface délivrant un message palynologique actuel ont été analysés en préambule de l'étude paléoenvironnementale Holocène.

Cette thèse a mis en évidence la robustesse des études palynologiques pour l'étude des variations paléoenvironnementales à l'échelle régionale en milieu côtier, et a démontré la pertinence de l'outil pour mettre en évidence l'imbrication des influences humaines et naturelles. Ce travail apporte ainsi une contribution régionale à l'étude de la variabilité environnementale Holocène en Bretagne, fournissant des enregistrements palynologiques haute résolution sur les derniers 150 ans (résolution de 1 à 4 ans) ainsi que sur les derniers milliers d'années caractérisés par l'influence grandissante des sociétés humaines en lien avec l'accroissement de la déforestation et des pratiques agro-pastorales sur les bassins versants (résolution moyenne de 30 ans).

Mots clés : Holocène, environnements côtiers, paléoenvironnements, palynologie, pollen, dinokystes, foraminifères

Holocene palaeoenvironmental changes in the Bay of Brest (NW France) : evidences of climate and human forcings.

This PhD study aims at understanding mechanisms and regional responses of the Holocene climatic variability, targeting the Bay of Brest and the Bay of Douarnenez. In coastal environments, the vulnerability of human societies to climate hazards is particularly high and anthropogenic pressures on ecosystems are increasing. In this context, the respective part of natural forcings from those related to human activities can be discussed thanks to paleoenvironmental Holocene reconstructions carried out on sediment archives.

Several sedimentary sequences allowed us to focus on different key periods across the last 10,000 years BP. Multiproxy studies mainly based on palynological analyzes (pollen and dinoflagellate cysts) allowed discussing continental and marine signals in parallel, and thus to better understand forcing mechanisms. Pollen studies are used to characterize terrestrial landscape evolutions while dinocysts, counted from the same palynological slides as pollen grains and spores, make it possible to discuss surface palaeohydrological conditions. In addition, in order to complete the understanding of our Holocene palynomorph records conducted on Bay of Brest marine sediments, Bay of Brest surface sediments were investigated so as to deliver a current palynological message.

This work has demonstrated the robustness of palynological studies conducted at a regional scale and in a macro-estuarine environment, and also the relevance of our tools to highlight the intertwining of human and natural influences. This work therefore represents a regional contribution to the study of Holocene environmental variability in Brittany, providing high resolution palynological records over the last 150 years (resolution of 1 to 4 years) as well as over the last 9,500 years BP (averaged resolution of 30 years) characterized by the growing influence of human societies in relation to increased deforestation and agro-pastoral practices on watersheds.

Keywords : Holocene, coastal environments, palaeoenvironments, palynology, pollen, dinocysts, foraminifera