



HAL
open science

Les coquilles de *Patella* sp. issues d'amas coquilliers anthropiques, archives culturelles et environnementales des environnements côtiers

Jean-François Cudennec

► **To cite this version:**

Jean-François Cudennec. Les coquilles de *Patella* sp. issues d'amas coquilliers anthropiques, archives culturelles et environnementales des environnements côtiers. Sciences de la Terre. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2019. Français. NNT : 2019BRES0085 . tel-02968040

HAL Id: tel-02968040

<https://theses.hal.science/tel-02968040v1>

Submitted on 15 Oct 2020

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.

THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE
DE BRETAGNE OCCIDENTALE
COMUE UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

ECOLE DOCTORALE N° 598

Sciences de la Mer et du littoral

Spécialité : *Biologie Marine*

Par

Jean-François CUDENNEC

Les coquilles de *Patella* sp. issues d'amas coquilliers anthropiques, archives culturelles et environnementales des environnements côtiers.

Thèse présentée et soutenue à Plouzané, le 9 décembre 2019

Unité de recherche : LEMAR UMR 6539

Rapporteurs avant soutenance :

Gregor MARCHAND Directeur de Recherche CNRS
CreAAH UMR 6566, Rennes,

Meghan BURCHELL Associate Professor
Memorial University, Canada

Composition du Jury :

Gregor MARCHAND
Directeur de Recherche CNRS, CreAAH UMR 6566, Rennes,

Meghan BURCHELL
Associate Professor, Memorial University, Canada

Stéphanie THIÉBAULT
Directrice de Recherche CNRS, INÉE, Paris,

Laurent CHAUVAUD (Président du Jury)
Directeur de Recherche CNRS, LEMAR UMR 6539, Plouzané,

Claire LAZARETH
Chargée de Recherche IRD, UMR BOREA, Paris,

Gauthier SCHAAL
Maître de Conférences, Université de Bretagne Occidentale,

Yves-Marie PAULET (Directeur de thèse)
Professeur des Universités, Université de Bretagne Occidentale,

Invités

Catherine DUPONT
Chargée de Recherche CNRS, CReAAH, UMR 6566, Rennes,

Yvan PAILLER
Responsable d'Opérations, INRAP, UMR 8215 Trajectoires, Paris,

Remerciements

Tout d'abord, je souhaiterais remercier l'Université de Bretagne Occidentale ainsi que le Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin qui m'accueillait déjà lors de mon stage de première année de licence en 2012 et qui m'a fait découvrir à la fois le monde de la recherche scientifique et celui de la biologie marine. Je remercie également le Labex Mer qui m'a permis de réaliser cette thèse.

Je remercie ensuite tout particulièrement mon directeur de thèse Yves-Marie Paulet, grâce à qui j'ai pu mettre un pied dans le monde de l'archéologie lors de mon stage de deuxième année de master, et qui a initié l'étrange relation d'amour/haine que j'éprouve maintenant pour les brénics. Jamais à court d'idées pour tenter de nouvelles approches, trouvant des interprétations originales à mes données parfois récalcitrantes et avec une hauteur de vue qui m'a permis de dépasser les problèmes que j'ai pu rencontrer, son soutien et ses encouragements ont été déterminants tout au long de mes recherches.

Je remercie également les membres de mon encadrement : Pierre Stéphan et nos différentes excursions dans l'archipel et au-delà ; Yvan Pailler pour sa connaissance sans faille des îles et de leurs histoires ; Jacques Grall qui m'encadrait déjà lors de mon initiation à l'écologie marine en première année de licence et enfin Catherine Dupont et ses incroyables capacités à identifier les restes d'invertébrés marins. Je remercie aussi Julien Thébault, qui, bien que ne faisant pas strictement partie de mon encadrement, suit mes travaux depuis mon stage de master 2.

Je remercie Meghan Burchell, Gregor Marchand, Laurent Chauvaud, Claire Lazareth, Gauthier Schaal et Stéphanie Thiébault d'avoir accepté de faire partie du jury de thèse.

Je remercie aussi le Parc Naturel Marin d'Iroise : Yanis, Jean-Philippe, Antoine, Hélène, Armel et les autres, qui m'ont transporté moi et mon bazar, du Conquet à Béniguet et de Béniguet au Conquet, à de nombreuses reprises. Mes remerciements vont également aux agents de l'ONCFS et notamment aux conservateurs de la réserve de Béniguet Pierre Yésou et Myriam Guéguen, avec qui les échanges sur la faune et la flore de l'île ont toujours été enrichissants.

Je remercie également Erwan Amice et Thierry Le Bec, qui m'ont aidé à fixer mes sondes de température sur l'estran de Béniguet, grand bricoleur que je suis.

De retour au labo, je remercie Jean-Marie Munaron et Eric Dabas, qui m'ont aidé à couper, coller, polir et forer mes patelles mais surtout qui m'ont aidé dans ma lutte acharnée et sans merci contre le Micro-Mill, machine particulièrement retorse.

Je remercie également Oanez Lebeau, Rudolph Corvaisier et Fabien Dewilde du Pôle Spectrométrie Océan, qui m'ont initié aux arcanes de la spectrométrie de masse et qui m'ont permis de produire les données isotopiques qui constituent le cœur de mon travail de thèse.

Merci à Gerard Sinquin et à Philippe Elies de la Plateforme d'Imagerie et de Mesures en Microscopie de l'UBO, pour les magnifiques images en microscopie électronique à balayage et en microscopie confocale de mes coquilles de patelles et de leur stries.

Je remercie l'Université de Rennes 1 et le CReAAH de m'avoir accueilli pour les différents épisodes de tri de matériel archéologique.

Je tiens aussi à remercier Mary Elliott de l'université de Nantes, qui m'a accueilli dans son laboratoire alors que je perdais (temporairement) ma bataille contre le Micro-Mill.

Je remercie aussi les stagiaires de licence (Anna, Juliette, Nurrahmah, Mathieu et Patrick) qui m'ont épaulé pour le tri du matériel archéologique, ainsi Cornélia pour son travail sur les isotopes du carbone lors de son stage de master 1.

Je remercie par ailleurs les autres doctorants de l'IUEM, dont certains que je côtoie depuis la première année de licence et tout particulièrement mes "cobureaux" Jordan et Nicolas (malgré leurs goûts musicaux douteux), Romina ainsi que Justine, seule autre "scléro" du bureau et donc la seule avec qui il est possible d'avoir une conversation sensée.

Je remercie ma famille pour son soutien, ses relectures et son écoute patiente de mes aventures brénicologiques, et enfin Sarah, qui est, je pense, déjà au courant de tout le bien que je pense d'elle.

Note sur la traduction

Les quatre principaux chapitres de cette thèse, correspondant aux quatre articles scientifiques envisagés pour publication, sont rédigés en anglais, ainsi que les résumés de chacun de ces chapitres. Les sections plus générales ont toutefois été rédigées en français : Introduction, Chapitre I : Le cadre d'étude et le Chapitre VI : Discussion générale et Synthèse. Un résumé de la thèse en français et en anglais se trouve au quatrième de couverture.

Note about the translation

The four main chapter of this thesis, corresponding to the four scientific article considered for publication, and the abstract of each chapter are written in English. The more general section however have been written in French : Introduction, Chapter I : Framework of the study and the Chapter VI : General Discussion and Synthesis. Two abstracts, in French and in English, are written on the back cover of this manuscript.

Valorisation des travaux de thèse

Congrès internationaux

Présentation orale :

- European Geoscience Union – General Assembly 2017 (Vienne, Autriche) :

Ancient limpet shells as palaeo-environmental and ethno-archaeological archives : the case of Beniguet Island's shell middens (Iroise Sea)

Posters :

- 5th International Sclerochronology Conference (Split, Croatie) :

Highlighting inter-individual variability in *Patella vulgata* shell growth : what consequences for palaeo-environmental proxies ?

- International Union for Quaternary Research (INQUA) 2019 :

Isotopic signature of ancient limpet shells as indicator of seasonal harvesting patterns in archaeological context.

Publications scientifiques

En cours de préparation pour le numéro spécial de *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (Reading in the diaries of life - current advances of sclerochronological research) :

- Cudennec, J.-F., Paulet Y.-M. . Characterizing inter-individual growth variability of *Patella vulgata* through calcein marking experiment : what consequences for palaeo-environmental studies ?

Publications prévues :

- Cudennec, J.-F. ; Paulet Y.-M. . Variations of the stable isotope ratios of carbon and oxygen of the *Patella vulgata* (Linnæus, 1758) shells according to the cotidal level of collect.

- Cudennec, J.-F. ; Paulet Y.-M. . Investigating the evolution of Iroise Sea (Finistère, France) SST since final Neolithic through oxygen isotopes of *Patella vulgata* (Linnaeus, 1758) shells.

- Cudennec, J.-F. ; Stéphan, P. ; Pailler, Y. ; Paulet Y.-M. Stable oxygen isotope analysis as a proxy for harvesting seasonality determination in *Patella vulgata* (Linnæus, 1758) shells : the case study of Beniguet Island shell middens, Iroise Sea, Brittany, France

Table des matières

REMERCIEMENTS	II
NOTE SUR LA TRADUCTION	IV
VALORISATION DES TRAVAUX DE THESE	VI
Congrès internationaux	VI
Publications scientifiques	VI
TABLE DES MATIERES	VII
LISTE DES FIGURES	XIII
LISTE DES TABLEAUX	XX
INTRODUCTION	1
Les amas coquilliers : des archives humaines et environnementales	2
Des coquilles et des hommes	2
L'importance de la patelle dans les sociétés insulaires bretonnes	5
La sclérochronologie : l'étude des marques de croissance dans les coquilles carbonatées	7
La biominéralisation des coquilles	7
L'étude des isotopes stables dans les coquilles carbonatées.	9
Le modèle biologique : <i>Patella vulgata</i>	11
<i>Patella vulgata</i> : identification et écologie de l'espèce	11
La sclérochronologie de <i>Patella vulgata</i>	14
Problématique et objectifs de la thèse	17

Plan du manuscrit	18
CHAPITRE I : LE CADRE D'ETUDE	21
1.1 L'archipel de Molène	23
1.1.1 La géographie de l'archipel	23
1.1.2 La circulation atmosphérique et océanique	24
1.1.3 L'évolution de l'archipel au cours de l'Holocène	26
1.1.4 Les amas coquilliers dans l'archipel de Molène	29
1.2 L'île de Béniguet	31
1.2.1 Histoire des peuplements	31
1.2.2 Les amas coquilliers de l'île	34
CHAPTER II : CHARACTERIZING INTER-INDIVIDUAL GROWTH VARIABILITY OF PATELLA VULGATA THROUGH CALCEIN MARKING EXPERIMENT : WHAT CONSEQUENCES FOR PALAEO-ENVIRONMENTAL STUDIES ?	41
Abstract	43
2.1 Introduction	44
2.2 Material and methods	48
2.2.1 Patelloid limpet shells structure	48
2.2.2 Temperature monitoring :	49
2.2.3 Size/Age relationship	49
2.2.4 Preparing and identifying the four treatment batches	50
2.2.5 Immersion protocol	51
2.2.6 Observation of micro-increment	52
2.3 Results	52

2.3.1 Temperature monitoring	52
2.3.2 Population structure and size/age relationship	53
2.3.3 Shell observations and growth marks count and measurement	54
2.4. Discussion	58
2.4.1 The lost limpet batch	58
2.4.2 Determining the age of shells	59
2.4.3 Marginal growth	61
2.4.4 Micro-incremental growth	62
2.4.5 Anterior-posterior comparison	64
2.4.6 Effect of environmental factor on growth	65
5. Conclusion	67
CHAPTER III : VARIATIONS OF THE STABLE ISOTOPE RATIOS OF CARBON AND OXYGEN OF THE PATELLA VULGATA (LINNÆUS, 1758) SHELLS ACCORDING TO THE COTIDAL LEVEL OF COLLECT	69
Abstract	71
3.1 Introduction :	73
3.2 Material and method	75
3.2.1 Temperature records	75
3.2.2 Shell collection	75
3.2.3 Stable isotope analysis	76
3.3 Results	78
3.3.1 Annual temperature records	78
3.3.2 $\delta^{18}\text{O}$ annual variations and SST reconstructions	79
3.3.3 $\delta^{13}\text{C}$ variations	82

3.4 Discussion	85
3.4.1 Is it possible to detect an effect of the level of collect on the $\delta^{18}\text{O}$ profiles ?	85
3.4.2 $\delta^{13}\text{C}$ of the shells	91

3.5 Conclusion	92
-----------------------	-----------

CHAPTER IV : INVESTIGATING THE EVOLUTION OF IROISE SEA (FINISTERE, FRANCE) SST SINCE FINAL NEOLITHIC THROUGH OXYGEN ISOTOPES OF PATELLA VULGATA (LINNAEUS, 1758)

SHELLS	95
--------	----

Abstract	97
-----------------	-----------

4.1 Introduction	99
-------------------------	-----------

4.2 Material and Methods	101
---------------------------------	------------

4.2.1 Archaeological site description	101
---------------------------------------	-----

4.2.2 Shell preparation and isotopic analysis	101
---	-----

4.3 Results	102
--------------------	------------

4.3.1 Archaeological site description	102
---------------------------------------	-----

4.3.2 Archaeological shells $\delta^{18}\text{O}$ variations	104
--	-----

4.4 Discussion	107
-----------------------	------------

4.4.1 Interpreting the $\delta^{18}\text{O}$ profiles : what sources of uncertainties ?	107
---	-----

4.2 The Iroise sea temperature variations since Chalcolithic investigated through <i>Patella vulgata</i> shells isotopes	109
--	-----

4.5 Conclusion	111
-----------------------	------------

CHAPTER V : STABLE OXYGEN ISOTOPE ANALYSIS AS A PROXY FOR HARVESTING SEASONALITY DETERMINATION IN PATELLA VULGATA (LINNÆUS, 1758) SHELLS : THE CASE STUDY OF BENIGUET ISLAND SHELL MIDDENS, IROISE SEA, BRITTANY, FRANCE

	113
--	-----

Abstract	115
5.1 Introduction	117
5.2 Material and methods	119
5.2.1 Beniguet Island shell middens	119
5.2.2 Shell preparation, sampling procedure and isotopic analysis	121
5.2.3 Seasonality of <i>Patella vulgata</i> harvesting	122
5.3 Results	123
5.3.1 <i>Patella vulgata</i> shells isotopic values	123
5.4 Discussion	128
5.4.1 How accurate are the harvesting period estimations?	128
5.4.2 A diachronic approach of limpet foraging on Beniguet Island	131
5.5 Conclusion	135
6. DISCUSSION GENERALE ET SYNTHESE	137
6.1 Principaux résultats : que nous disent les patelles des environnements dans lesquels elles ont vécu ?	139
6.1.1 Le problème de l'hétérogénéité de la croissance pour lier structures sclérochronologiques et conditions environnementales	139
6.1.2 Les principales informations obtenues à partir des profils de $\delta^{18}\text{O}$ des coquilles de <i>Patella vulgata</i>	140
6.1.3 Que nous disent les patelles à propos des populations qui les ont collectées ?	142
6.2 Enseignements tirés des différentes approches utilisées et erreurs à ne pas reproduire	143
6.2.1 À propos de la sclérochronologie des coquilles de <i>Patella vulgata</i>	143
6.2.2 À propos de la calibration et de l'interprétation des isotopes stables de l'oxygène	144
6.3 Pour aller plus loin : perspectives pour la recherche	145
6.3.1 Croissance et sclérochronologie de <i>Patella vulgata</i> : des questions toujours en suspens	145
6.3.2 Élargir les connaissances sur les amas coquilliers de l'Iroise	147

6.4 Conclusion	150
7. BIBLIOGRAPHIE	153
TABLE DES MATIERES	181
ANNEXES	187
Annexe I : Séquences isotopiques courtes (Chapitre 5)	188
Annexe II : European Geoscience Union – General Assembly 2017	189
Annexe III : 5th International Sclerochronology Conference	191
Annexe IV : International Union for Quaternary Research (INQUA) 2019	193

Liste des figures

- Figure 0.1 : A) Spectres malacofauniques des sites insulaires Néolithiques (1: Beg ar Loued ; 2: Ledenez Vian de Quéménès ; 3 : Béniguet-3 ; 4 : Béniguet-104), Dupont, 2019. B) Spectres malacofauniques de quatre sites insulaires bretons de l'âge du Bronze, Mougne 2019.....5
- Figure 0.2 : Physiologie de la calcification du bivalve *Arca* sp.. La calcification a lieu au niveau de la marge de la coquille, à l'interface entre l'épithélium du manteau, le périostracum et la coquille (extrait de Marin *et al.*, 2012).....6
- Figure 0.3 : Schéma simplifié de la structure de la coquille de *Patella vulgata* (Taylor, 2016). M-2 : radial cross foliated layer ; M-1 : radial crossed lamella layer ; M+1 : concentric crossed lamellar layer ; M+2 : concentric crossed foliated layer ; M+3 : radial cross-foliated layer. Les structures M-1 et M+1 sont aragonitiques alors que les structures M-2, M+1 et M+3 sont calcitiques.....15
- Figure 1.1 : L'archipel de Molène (d'après Pailler et Nicolas, 2019)23
- Figure 1.2 : Les deux modes de l'Oscillation Nord Atlantique (NAO) régulent la distribution des vents, des températures et des précipitations sur l'Europe de l'Ouest (d'après Morley *et al.*, 2014).....25
- Figure 1.3 : Évolution de l'indice hivernal de la NAO (indice normalisé des différences de pression Lisbonne – Reykjavik de décembre à mars, entre 1864 et 2018).....25
- Figure 1.4 : Températures de surface des eaux côtières françaises le 18/09/2010. La zone bleu clair à la pointe bretonne représente les eaux bien mélangées du front d'Ouessant, plus fraîches (15°C environ) que les eaux stratifiées plus chaudes (18°C environ) du large (d'après Pasquet, 2012).....26

Figure 1.5 : Les évènements de Bond suivent un cycle périodique de 1500 ans (ligne verte), en relation avec l'activité des icebergs dans l'Atlantique nord, identifiée par la présence de débris glaciaires au sein de carottes sédimentaires marines (petrological tracers, Bond <i>et al.</i> , 2001)...	27
Figure 1.6 : Frise chronologique du morcellement insulaire au cours des 9000 dernières années dans l'archipel de Molène (d'après Stéphan <i>et al.</i> , 2019)	28
Figure 1.7 : Vue satellite de l'île de Béniguet (source : Google Earth)	31
Figure 1.8 : Configuration paléogéographique de Molène vers 4000 cal BP (<i>d'après Stéphan et al.</i> , 2019).....	32
Figure 1.9 : Évolution du trait de côte et bilan sédimentaire de l'île de Béniguet sur la période 1952-2013 (d'après Stéphan <i>et al.</i> , 2019).....	33
Figure 1.10 Emplacement des principaux sites archéologiques mentionnés dans le texte. Les amas coquilliers décrits plus en détails sont Béniguet-3 et les trois niveaux coquilliers de la dune sud-ouest : Béniguet-200 ; Béniguet-201 ; Béniguet-202. La toponymie utilisée est la toponymie usuelle des agents de l'ONCFS (P. Yésou, communication personnelle, 2016) et les chiffres indiqués correspondent à ceux de l'administration cadastrale.....	35
Figure 1.11 : Coupe stratigraphique de la dune sud-ouest de Béniguet. Les trois niveaux coquilliers ont fait l'objet de datations 14C et les niveaux de sables éoliens ont été datés par la méthode OSL (Murray <i>et al.</i> , 2007).....	37
Figure 1.12 : Poids relatif des différents types de restes retrouvés dans les niveaux coquilliers de Béniguet-200 (Chalcolithique), Beniguet-201 (Bronze ancien) et Beniguet-202 (Haut Moyen Âge).....	39

Figure 1.13 : Une coquille de <i>Trivia</i> sp. percée en vue d'être utilisée comme parure provenant du niveau coquilliers Beniguet-200 et attribué au Campaniforme. Au vu de l'absence d'usure sur les rebords de l'orifice, il semble que cette coquille n'a pas été portée (Catherine Dupont, communication personnelle, 2017).....	40
Figure 2.1 : Patella shell structure, from MacClintock (1967). All layers are named after their relative position to the myostracum (m). Dorsal layers are exposed to erosion. Studied layers in this study are m+2 and m+3.....	49
Figure 2.2 : Geographic localization of Iroise Sea and Béniguet island. Experimentation took places in a sheltered area of the southwest shore of the Island.	50
Figure 2.3 : Recorded temperatures on Beniguet Island shore between January 2017 and May 2018.....	53
Figure 2.4 : Frequency diagram of <i>Patella vulgata</i> shell length, each graph representing a surface of 3x2 m ² . The number of collected shells is 131 in February, 122 in May and 213 in September.....	54
Figure 2.5 : Confocal microscopy image of calcein marking in posterior side of CDM-03 shell. Green lines represent autofluorescence of the shell (accumulation of organic matrix) under 405 nm laser exposure and blues lines represents calcein marks observed under 458 nm laser exposure.....	55
Figure 2.6 : A) Comparison of shell production (distance in μm between the two calcein marks, representing 28 days of growth) of all the studied shells between the posterior side of the shell (left) and the anterior side of the shell (right). B) Comparison of number of increment produced between the marks for all the studied shells, on posterior and anterior sides of the shells.....	57
Figure 2.8 : Increment width measurements series on posterior side of each studied shell except CDM-08, which is presented in detail in figure 2.10.....	58

Figure 2.9: Ratio between the number of increments and shell length.	64
Figure 2.10 : rank comparison of increment width (μm) on anterior and posterior sides of CDM-08 shell.....	65
Figure 3.1 : Annual variations of seawater temperature recorded at high tide on the shore of Beniguet Island, from 01/26/2017 to 01/24/2018.....	78
Figure 3.2 : $\delta^{18}\text{O}$ (red) and $\delta^{13}\text{C}$ (blue) variations of the three shells from the low intertidal level. Each shell was sampled from the margin (right) toward the apex (left). Isotopic ratios are expressed in ‰ relative to the VPDB carbonate standard.....	79
Figure 3.3: $\delta^{18}\text{O}$ (red) and $\delta^{13}\text{C}$ (blue) variations of the three shells from the medium intertidal level. Each shell was sampled from the margin (right) toward the apex (left). Isotopic ratios are expressed in ‰ relative to the VPDB carbonate standard.....	80
Figure 3.4 : $\delta^{18}\text{O}$ (red) and $\delta^{13}\text{C}$ (blue) variations of the three shells from the high intertidal level. Each shell was sampled from the margin (right) toward the apex (left). Isotopic ratios are expressed in ‰ relative to the VPDB carbonate standard.....	81
Figure 3.5 : Reconstructed SST profiles based on $\delta^{18}\text{O}$ corrected with an offset to the equilibrium of 1.01‰. Each intertidal level is represented by three shells. The n°1 is in blue, the n°2 in red and the n°3 in green.....	82
Figure 3.6 : Annual variations of $\delta^{13}\text{C}$ after annual partitioning, according to annual variations observed on $\delta^{18}\text{O}$ profiles. The shell MIL-03 is not displayed here as the absence of annual variation in $\delta^{18}\text{O}$ prevented any annual partition of the $\delta^{13}\text{C}$ profile.....	84
Figure 3.7 : Cotidal scaling of $\delta^{13}\text{C}$ values from the high intertidal to the low intertidal. The shell MIL-03 is not displayed here as the absence of annual variation in $\delta^{18}\text{O}$ casts doubt on the interpretations of isotopic data.....	84

Figure 4.1: Stratigraphy of the three shell layers embedded in the southwest dune of Beniguet Island, Le Conquet, France.....	103
Figure 4.2: $\delta^{18}\text{O}$ (red) and $\delta^{13}\text{C}$ (blue) variations of the four shells from the Chalcolithic shell level. Each shell was sampled from the margin (right) toward the apex (left). Isotopic ratios are expressed in ‰ relative to the VPDB carbonate standard.....	104
Figure 4.3: $\delta^{18}\text{O}$ (red) and $\delta^{13}\text{C}$ (blue) variations of the four shells from the early Bronze Age shell level. Each shell was sampled from the margin (right) toward the apex (left). Isotopic ratios are expressed in ‰ relative to the VPDB carbonate standard.....	105
Figure 4.4 : $\delta^{18}\text{O}$ (red) and $\delta^{13}\text{C}$ (blue) variations of the four shells from the early Middle Age shell level. Each shell was sampled from the margin (right) toward the apex (left). Isotopic ratios are expressed in ‰ relative to the VPDB carbonate standard.....	106
Figure 4.5 : Reconstructed SST profiles based on $\delta^{18}\text{O}$ corrected with an offset to the equilibrium of 1.01‰. Each intertidal level is represented by three shells. The n°1 is in blue, the n°2 in red, the n°3 in green and the n°4 in black.....	106
Figure 4.6 : (a) Winter and summer SSTs estimated from dinocysts in marine sediment core from the Bay of Biscaye and (b) insolation at 47°N in January and July from Laskar et al. (2004); (c) SSS estimated from dinocysts in marine sediment core, Bay of Biscaye. Extracted from Zumaque <i>et al.</i> (2017).....	110
Figure 5.1 : Stratigraphy of the three shell layers embedded in the southwest dune of Beniguet Island, Le Conquet, France (Stéphan & Pailler, <i>in prep</i>).....	120
Figure 5.2 : Schematic structure of <i>Patella vulgata</i> cross section. Grey circle represents drilled carbonate samples on the m+2 cross foliated and m+3 radial cross foliated layer. Derived from MacClintock (1967).....	121

Figure 5.3 : Schematic isotopic profile. The seasonality of harvest is determined by interpreting the marginal $\delta^{18}\text{O}$ values and the trend of the last three samples toward the margin. As $\delta^{18}\text{O}$ and SST are inversely correlated, minimal $\delta^{18}\text{O}$ values correspond to warm conditions (summer).....123

Figure 5.4 : Long series $\delta^{18}\text{O}$ profile of the three analyzed modern shells, collected on 02/15/2018. Black profile means no sinusoidal pattern, invalidating the shell for seasonality determination. The two other shells shows and increasing trend on the few last samples of the profile (on the right side), reflecting the cooling water conditions. Note the difference of last $\delta^{18}\text{O}$ values whereas the three shells were collected on 02/15/2018.....124

Figure 5.5 : Long series $\delta^{18}\text{O}$ profile of the four analyzed shells of the three stratigraphic unit. Black profile means no sinusoidal pattern, invalidating the shell for seasonal harvesting determination. Red and blue profiles reflects the trend of the last few samples : red profiles indicates a decreasing $\delta^{18}\text{O}$, which means warming water conditions when collected while blue profiles indicates an increasing trend, meaning cooling water conditions.....125

Figure 5.6 : Annual distribution of *Patella vulgata* shells harvesting for each of the three stratigraphic units investigated in this study. Each period is represented by 10 analyzed shells. A) Beni-200, Bell Beaker Culture, 4405-4150 cal BP. B) Beni-201, Early Bronze Age, 4136-3909 cal BP. C) Beni-202, Early Middle Ages, 1310-1275 cal BP.....127

Figure I : Short series $\delta^{18}\text{O}$ and associated SST profiles of the six analyzed shells of the three stratigraphic unit. Red and blue profiles reflects the trend of the last few samples : red profiles indicates a decreasing $\delta^{18}\text{O}$ and thus warming water conditions when collected while blue profiles indicates an increasing trend, meaning cooling water conditions.....188

Liste des tableaux

Tableau 0.1 : Critères d'identification des différentes espèces de <i>Patella</i> des côtes atlantiques françaises en contexte archéologique (Dupont et Gruet, 2002). A noter que le nom de <i>Patella intermedia</i> est aujourd'hui remplacé par <i>Patella depressa</i>	12
Tableau 1.1 : Datations radiocarbone des trois niveaux coquilliers à partir d'échantillons organiques de la dune sud-ouest de l'île de Béniguet, analysés au BetaAnalytic Laboratory (Miami, USA). Les dates radiocarbone ont été calibrées à l'aide du logiciel Calib 7.1 (Stuiver et Reimer, 1993) et la courbe de calibration IntCal13 (Reimer <i>et al.</i> , 2013).	38
Table 2.1 : Marking experiment time table.....	51
Table 3.1 : Amplitudes of $\delta^{13}\text{C}$ values of each of the 9 studied shells.....	83
Table 4.1 : A total of 3 samples were collected from the field and radiocarbon dated at the BetaAnalytic Laboratory (Miami, USA). The conventional radiocarbon dates were calibrated using software Calib 7.1 (Stuiver and Reimer, 1993) and the IntCal13 calibration curve (Reimer <i>et al.</i> , 2013).....	103
Table 4.2 : $\delta^{18}\text{O}$ minimal and maximal values and associated SST of the four shells from each of the studied shell layers.....	107
Table 5.1 : A total of 3 samples were collected from the field and radiocarbon dated at the BetaAnalytic Laboratory (Miami, USA). The conventional radiocarbon dates were calibrated using software Calib 7.1 (Stuiver and Reimer, 1993) and the IntCal13 calibration curve (Reimer <i>et al.</i> , 2013).....	120
Table 5.2 : Range and quartiles determined from $\delta^{18}\text{O}$ values of <i>Patella vulgata</i> shells from each of the three stratigraphic units, Béni-200 (Final Neolithic, 2400 B.C.), Béni-201 (Early Bronze Age, 2000 B.C.) and Béni-202 (Early Middle Age, 650 A.D.)	126

Table 5.3 : Marginal $\delta^{18}\text{O}$, associated quartile, last samples trend and season of harvest determination of each of the 30 shells analyzed for this study. The trend was determined upon the three last samples of the series. Shell noted * are the shells where no sinusoidal patterns could be found. These shells are not suitable for seasonal harvesting determination.....126

Introduction

Les amas coquilliers : des archives humaines et environnementales

Des coquilles et des hommes

L'alimentation humaine n'est pas une simple réponse à un besoin physiologique en calories et en nutriments. De nombreux processus sociaux, historiques et culturels guident les choix alimentaires. Les aliments sont aussi perçus comme des institutions, «et ces institutions impliquent fatalement des images, des rêves, des tabous, des goûts, des choix, des valeurs » (Barthes, 1961). L'approvisionnement, la préparation, la cuisson, la présentation et enfin la consommation de la nourriture sont des activités inévitables et quotidiennes, sources d'interactions et de socialités pour toute société humaine passée ou présente (Bourdieu, 1972). En contexte archéologique, l'étude détaillée de chacune de ces étapes permet de reconstruire finement les actes quotidiens des populations humaines passées (Atalay and Hastorf, 2006).

Parmi les différentes sources de nourriture, les aliments d'origine marine ou dulçaquicole constituent des éléments clefs de l'histoire humaine, notamment pour le développement du cerveau dans la lignée humaine (Broadhurst *et al.*, 2002). Les premiers indices d'utilisation des coquilles de mollusques par les hominidés remontent à près d'un demi-million d'années. *Homo erectus* gravait des symboles géométriques sur des coquilles de bivalves (Joordens *et al.*, 2015) et en Europe cet intérêt s'exprime dès le Paléolithique moyen sur des coquilles de *Spondylus* travaillées par *Homo neanderthalensis* (Hoffmann *et al.*, 2018). Cet attrait pour les milieux aquatiques ou marins et leurs spécificités s'est largement poursuivi et amplifié avec *Homo sapiens* et aujourd'hui les zones littorales et estuariennes constituent toujours des environnements privilégiés par l'espèce humaine, abritant les deux tiers de sa population (Haslett, 2008).

Au XVIII^{ème} siècle le capitaine Cook note à propos des Tasmans lors de son troisième voyage : « il est évident que les coquillages au moins leur servent de nourriture, puisque nous vîmes des tas de coquilles de moules près de la mer et autour de quelques habitations [...] et partout où il y avait des tas de coquilles il y avait aussi des traces de feu, ce qui prouve à n'en pas douter qu'ils ne mangent pas leurs aliments crus» (Cook, 1784). Ces sites anthropogéniques riches en tests calcaires résultent de l'exploitation systématique d'une ou de plusieurs espèces de mollusques. L'activité de collecte traditionnelle conduisant à la formation de dépôts coquilliers persiste d'ailleurs encore aujourd'hui (Burgos, 2016; Camara *et al.*, 2017; Hardy *et al.*, 2016). L'étude scientifique des reliefs de cette exploitation des écosystèmes côtiers et de leurs coquillages débute dès le milieu du XIX^{ème} siècle avec les travaux archéologiques portant sur les *kjökkenmøddings* danois, produits par la culture d'Ertebølle (Andersen, 2000; Andersen and Johansen, 1986; Ceci, 1984). Ce terme vient des mots danois *kjökken* (cuisine) et *mødding* (déchet), il désigne l'accumulation de détritiques domestiques. Ce sont les amas coquilliers, (*shell middens*, en anglais) qui se distinguent des dépôts naturels, issus d'une accumulation de coquilles dans les laisses de mer ou de gisements de coquilles fossilisées sur leur lieu de vie (dans le cas de bancs d'huîtres par exemple). Différents facteurs tels que l'orientation des coquilles, le spectre de taille des individus ou la nature du sédiment permettent de déterminer l'origine, anthropique ou naturelle du dépôt (Bailey *et al.*, 1994; Dupont, 2003).

La composition spécifique des amas coquilliers, c'est à dire la liste des différentes espèces dont on retrouve des restes dépend de l'activité anthropique qui a abouti à la formation de l'amas. Les amas les plus courants sont dits « alimentaires », c'est à dire qu'ils sont constitués de reliefs de repas, d'où le nom de *kjökkenmøddings* évoqué plus haut. Les mollusques sont collectés, nettoyés, préparés et consommés, et les coquilles non comestibles constituent un déchet qui

reste souvent sur le lieu de leur préparation ou de leur consommation. Mais il existe d'autres types d'amas coquilliers, car l'exploitation des animaux à test calcaire ne se fait pas systématiquement dans un but alimentaire. Certains amas coquilliers peuvent résulter de la collecte spécifique d'espèces utilisées pour la confection de teintures, notamment au cours de la période gallo-romaine (Cocaign, 1997). La collecte des coquilles peut aussi avoir pour but la confection d'éléments de parure, des objets de prestige qui ont pu faire l'objet d'échanges sur de longues distances (Dupont *et al.*, 2017; Mougne, 2015; Trubitt, 2003).

En France les amas coquilliers sont connus et inventoriés depuis la fin du XIX^{ème} siècle (Du Châtellier, 1881), mais ils ne font l'objet de recherches exhaustives que depuis la fin des années 1980 (Chenorkian, 1986; Gruet, 1993) et plus particulièrement depuis le début des années 2000 avec la publication de plusieurs thèses sur l'exploitation des invertébrés marins ayant conduit à leur formation (Dupont, 2003; Mougne, 2015; Serrand, 2002). L'archéomalacologie, c'est-à-dire l'étude des tests coquilliers de mollusques et leurs relations avec l'homme qui les a utilisés devient ainsi une branche à part entière de l'archéozoologie (Reitz and Wing, 2008). L'étude de ces sites se fait aujourd'hui à l'échelle mondiale puisque l'on en retrouve le long de l'ensemble des zones côtières occupées par l'homme, que ce soit en Europe (Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2011; Milner *et al.*, 2007), en Amérique du Nord (Cannon *et al.*, 2008; Quayle and Bourne, 1972; Rick and Waselkov, 2015) et du Sud (Mendes and Silva, 2014; Orquera and Piana, 2000), en Afrique (Hardy *et al.*, 2016; Loftus *et al.*, 2019) ou en Asie (Habu *et al.*, 2011). Les amas coquilliers peuvent être considérés comme représentatifs d'une partie de la biodiversité présente dans l'environnement et constituent une mémoire stabilisée (bien que fragmentaire) des milieux exploités. De plus une grande concentration de coquilles stabilise le pH du sol, permettant une meilleure conservation des restes organiques et calcaires, en particulier en milieu acide. La composition spécifique des amas coquilliers dépend donc à la

fois de la diversité des organismes présents dans les milieux exploités et des pratiques et méthodes utilisées par les populations humaines (Garofalo de Souza Faria *et al.*, 2014; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2011; Roksandic *et al.*, 2014).

L'importance de la patelle dans les sociétés insulaires bretonnes

Les sites coquilliers de la zone d'étude seront décrits en détail plus loin au chapitre 1. Parmi le cortège faunique recensé (en particulier par les travaux exhaustifs de Caroline Mougne et Catherine Dupont (Dupont, 2019; Dupont & Mougne, 2014; Mougne, 2015, 2019), quelques espèces semblent avoir été l'objet d'une collecte plus focalisée et systématique. Il s'agit de gastéropodes inféodés aux milieux rocheux : les patelles (*Patella sp.*) et les monodontes (*Phorcus lineatus*), que ce soit au Néolithique ou bien à l'âge du Bronze (figure 0.1).

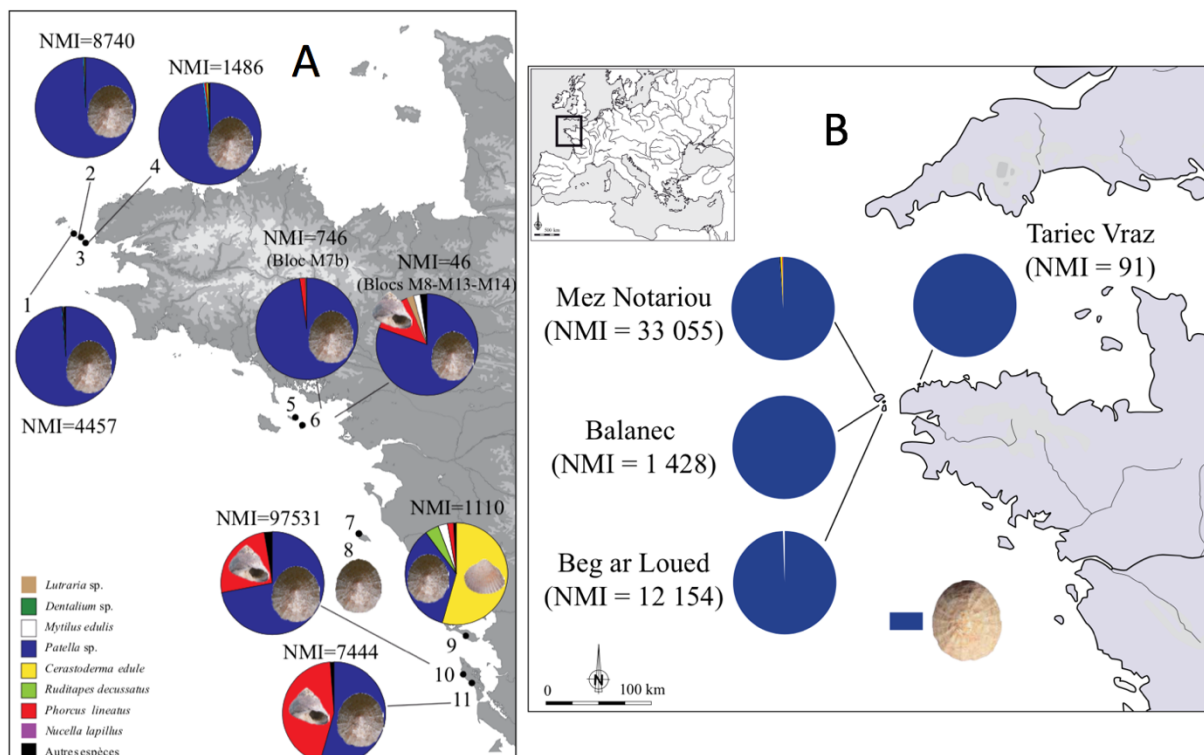


Figure 0.1 : A) Spectres malacofauniques des sites insulaires Néolithiques (1: Beg ar Loued ; 2: Ledenez Vian de Quéménès ; 3 : Béniguet-3 ; 4 : Béniguet-104), Dupont, 2019. B) Spectres malacofauniques de quatre sites insulaires bretons de l'âge du Bronze, Mougne 2019.

La forte représentation de ces gastéropodes peut s'expliquer par l'importance des estrans rocheux dans la zone d'étude, l'apport relativement élevé en chair par rapport à l'énergie nécessaire à leur collecte et à leur préparation, et leur disponibilité à chaque marée basse tout au long de l'année. Même si Charles Darwin, à propos des fuégiens, regrette qu'« arracher une patelle d'un rocher ne requiert pas même de la ruse, ce pouvoir inférieur de l'esprit » (Darwin, 1839), il semble toutefois pour notre zone d'étude que ce soit une activité loin d'être anodine, non seulement au vu des volumes prélevés mais aussi parce que cette collecte aurait incité les populations côtières à développer des outils lithiques spécifiques à cette récolte (Pailler *et al.*, 2007). Outre l'alimentation humaine, les patelles ont pu être utilisées pour nourrir les cochons, comme cela était encore le cas jusqu'au XX^{ème} siècle (Cocaign, 1999; Yvan Pailler, communication personnelle). *Patella vulgata* est une espèce exploitée depuis au moins 22 000 ans en Europe, puisque des coquilles de *Patella vulgata* ont été retrouvées dans le niveau attribué au Solutrén de la grotte d'Altamira en Espagne (Álvarez-Fernández, 2010), et même si les patelles sont l'objet d'une cueillette traditionnelle en quantités limitées dans l'archipel, elles ont encore une valeur commerciale et gustative dans le sud de l'Europe, à tel point que l'espèce méditerranéenne *Patella ferruginea* est protégée en France par l'arrêté du 26 novembre 1992 fixant la liste des animaux de la faune marine protégée sur l'ensemble du territoire (JORF n°15 du 18 janvier 1993, p. 959).

On peut enfin noter qu'au-delà de son rôle alimentaire, la patelle pourrait avoir eu un rôle symbolique pour certaines populations, puisqu'un moulage en bronze réalisé à partir d'une vraie coquille, a été retrouvé dans le site de Mez Notariou à Ouessant, au niveau d'une zone considérée comme ayant eu un rôle religieux et attribuée au Bronze moyen (Le Bihan, 2004).

La sclérochronologie : l'étude des marques de croissance dans les coquilles carbonatées

La biominéralisation des coquilles

Il est attesté depuis le Précambrien que de nombreux mollusques protègent leur corps en produisant une coquille dure en carbonate de calcium (Parkhaev, 2017). Ce processus de biominéralisation consiste à contrôler biologiquement la précipitation des carbonates dissous sur une matrice organique produite par l'organisme (Marin *et al.*, 2012). Ce processus a lieu dans le fluide extrapalléal, le liquide se trouvant entre le manteau de l'animal (épithélium externe) et la face interne de la coquille (figure 0.2).

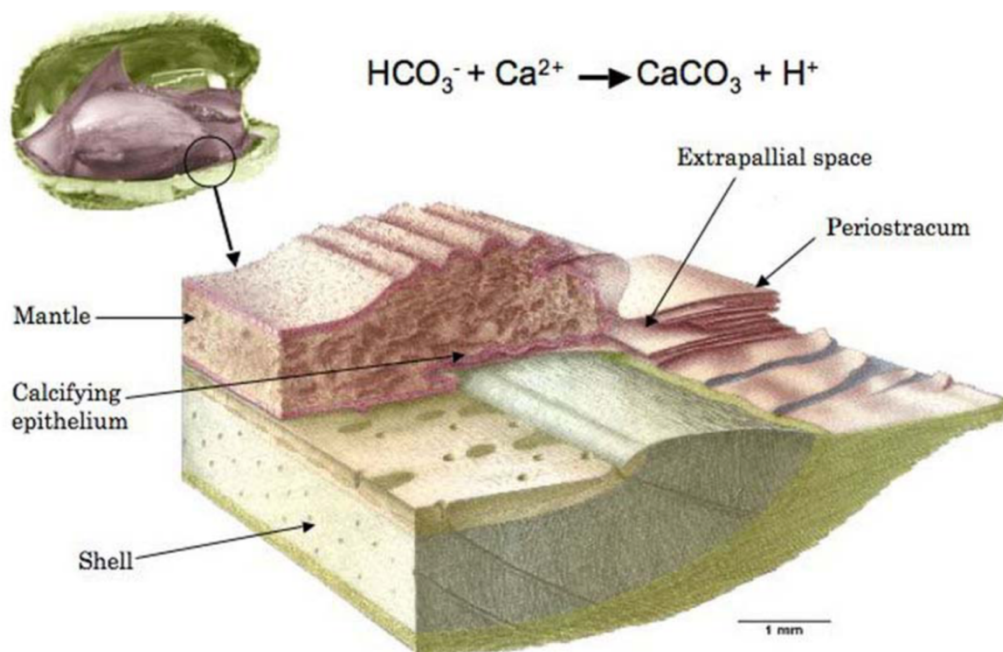


Figure 0.2 : Physiologie de la calcification du bivalve *Arca sp.*. La calcification a lieu au niveau de la marge de la coquille, à l'interface entre l'épithélium du manteau, le périostracum et la coquille (extrait de Marin *et al.*, 2012).

Les cristaux de carbonates ainsi précipités peuvent prendre deux formes cristallographiques : la forme calcitique (réseau cristallin rhomboédrique) ou la forme aragonite (réseau cristallin orthorhombique). Les coquilles de mollusques peuvent être constitués d'aragonite uniquement (*Glycymeris glycymeris* par exemple, Carter, 1980), de calcite seulement (*Pecten maximus*), ou encore des deux (c'est le cas par exemple pour l'ormeau *Haliotis tuberculata*, Jolivet *et al.*, 2015). Lors de la précipitation du CaCO_3 divers ions divalents peuvent être intégrés à la coquille à la place des ions Ca^{2+} (voir figure 0.2). L'incorporation de ces éléments (toujours en faible quantité par rapport au Ca^{2+}) peut dépendre de différents facteurs, constituant ainsi des proxys pour différents paramètres environnementaux enregistrés au sein des carbonates. Cet archivage environnemental n'est possible que lorsque la coquille grandit et que l'animal provoque la précipitation du CaCO_3 . La qualité et la quantité d'information dépendent donc aussi de la durée de vie des animaux, de leur vitesse de croissance (et la variation de cette vitesse au cours de la vie), de la présence d'éventuels arrêts de croissance à certains moments de l'année, etc.

C'est précisément ces arrêts de croissance, observés dans les coquilles sous formes de stries ou de marques qui ont mené à la formation du mot « sclérochronologie », du grec *skleros*, dur, *khronos*, le temps, et *logos*, l'étude. Cette observation des stries et des arrêts de croissance n'est pas récente. En 1510 Léonard de Vinci, dans son *Codex Hammer*, conclut déjà que les fossiles de coquillages ont une origine organique et ne sont pas de simples *lusus naturae* d'origine géologique, puisque la présence des stries implique que la coquille a bien dû se nourrir et croître (Delors, 2010). Si le rythme de formation de ces marques de croissance au sein de la coquille est connu et caractérisé, alors les stries deviennent de véritables jalons temporels qui permettent de savoir à quel date ou à quelle période chaque partie de la coquille s'est formée, et donc d'étudier les proxys environnementaux tout au long de la série temporelle formée au fur et à

mesure de la croissance de la coquille et de la vie de l'animal (Pannella and MacClintock, 1968). Ces stries apparaissent lors du ralentissement de la croissance, lorsqu'une plus faible quantité de carbonate de calcium vient se fixer sur la trame protéique en période de croissance faible, comme l'ont montré les études portant sur la répartition du soufre dans les coquilles, le soufre étant un marqueur de la matière organique (Dauphin *et al.*, 2005).

L'étude des isotopes stables dans les coquilles carbonatées.

En plus de la cinétique de la croissance en elle-même différents proxys peuvent être étudiés au sein des tests carbonatés des mollusques, pour approcher différents paramètres, qu'ils soient abiotiques (température, salinité, pH, upwellings, origine géographique des individus, monitoring environnemental et bio-indicateurs...) ou biotiques (productivité, communautés et blooms phytoplanctoniques, alimentation et sources de carbone). Parmi le panel de méthodes utilisables, deux grandes catégories peuvent être distinguées : d'une part celles qui examinent les éléments traces, c'est à dire les éléments chimiques présents en faible proportion dans la coquille et dont la variation d'abondance peut servir de traceurs de différents phénomènes et paramètres (Schöne and Gillikin, 2013), et d'autre part les isotopes stables.

Les isotopes d'un élément chimique sont les différentes formes atomiques d'un même élément chimique, disposant du même nombre de protons mais d'un nombre de neutrons variables. Les isotopes étudiés ici sont les isotopes stables, c'est à dire ceux qui ne se modifient pas spontanément, à distinguer des isotopes radioactifs (comme le ^{14}C) qui se désintègrent naturellement en d'autres éléments. Les isotopes stables les plus couramment étudiés pour les études en sclérochronologie sont ceux de l'oxygène (^{18}O et ^{16}O), du carbone (^{13}C et ^{12}C) et de l'azote (^{14}N et ^{15}N). L'un des isotopes de chaque élément est toujours majoritaire : pour le carbone par exemple, le ^{12}C représente 98.93% du carbone présent dans l'environnement. Les

rappports isotopiques sont exprimés sous la forme d'un ratio delta (δ) par rapport à un standard, comme le Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) pour le carbone et le Vienna Standard Mean Ocean Water (VSMOW) pour l'oxygène. Le δ est calculé de la manière suivante :

$$\delta = (R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}}) - 1$$

Le $\delta^{13}\text{C}$ (le ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ exprimé en ‰ de différence par rapport au standard) des coquilles varie en fonction des sources du carbone contribuant à la précipitation calcique : celui issu du carbone dissous dans l'eau environnant l'animal (DIC ou CID) (Killingley and Berger, 1979; Mook and Vogel, 1968) ou celui provenant du métabolisme interne de l'animal résultat de l'activité respiratoire, appelé couramment carbone métabolique (Klein *et al.*, 1996; Lorrain *et al.*, 2004). La proportion relative des différentes sources peut varier en fonction de l'espèce considérée, de l'âge et de la taille de l'individu, de son alimentation et de son origine géographique (Beirne *et al.*, 2012; McConnaughey, 1989a, 1989b; Poulain *et al.*, 2010). Le $\delta^{18}\text{O}$, rapport entre les deux formes isotopique de l'oxygène présentes dans les carbonates de la coquille, dépend quant à lui d'une part de la température de l'eau de mer à laquelle s'effectue la précipitation des carbonates et d'autre part du rapport de ces deux isotopes dans l'eau de mer environnante, ce $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ dépendant lui-même de la salinité (Epstein *et al.*, 1953; Grossman and Ku, 1986).

Le modèle biologique : *Patella vulgata*

***Patella vulgata* : identification et écologie de l'espèce**

Il existe actuellement trois espèces distinctes de patelles sur les côtes atlantiques françaises et les trois peuvent se rencontrer sur l'estran et potentiellement dans les amas coquilliers de l'archipel de Molène : *Patella vulgata*, *Patella ulyssiponensis* et *Patella depressa* (Yésou *et al.*, 2019). Toutes les trois sont inféodées aux estrans rocheux mais chaque espèce témoigne de conditions écologiques particulières. *Patella ulyssiponensis* se trouve plutôt en bas d'estran et dans les mares alors que *Patella depressa* se trouve sur la roche nue en milieu battu. L'espèce aujourd'hui la plus répandue et dont les tolérances écologiques pour la zone d'étude sont les plus larges est *Patella vulgata*, qui se trouve du haut de l'estran jusqu'à la ceinture à *Bifurcaria bifurcata*, en mode abrité sous une canopée de macroalgues comme en mode battu sur de la roche nue. Sur des individus vivants l'identification se fait aisément à partir de la couleur du pied et des tentacules. Chez *Patella ulyssiponensis* le pied est orange, couleur d'abricot, et les tentacules sont blanc translucide. Chez *Patella depressa* le pied est gris sombre et les tentacules sont blanc crayeux. Enfin chez *Patella vulgata* le pied est couleur olive ou kaki et les tentacules sont gris translucide (modifié d'après Hayward and Ryland, 2017). *Patella vulgata* est l'espèce qui atteint la plus grande taille, la coquille pouvant dépasser six centimètres de longueur antéro-postérieure (observation personnelle). L'identification peut aussi se faire via la couleur de l'intérieur de la coquille, avec une tâche gris plombé au niveau de l'apex de *Patella vulgata* contre une tâche orange chez *Patella ulyssiponensis*. L'étude de la structure des dents de la radula est une autre manière de discriminer les différentes espèces de patelles de la côte Atlantique européenne (Cabral, 2007) mais elle nécessite une dissection de l'animal et une observation sous une loupe binoculaire.

Malheureusement les critères les plus discriminants pour l'identification des patelles, à savoir la couleur du pied et de la coquille ainsi que la morphologie de la radula ne sont plus accessibles sur les coquilles archéologiques qui sont souvent abimées, décolorées et dont les tissus mous ont été retirés il y a plusieurs millénaires. Des critères morphologiques sont proposés, tels que le rapport entre la longueur et la largeur, la forme générale de l'ellipsoïde formé par l'ouverture de la coquille ou le nombre et l'aspect des côtes présents sur la face externe pour distinguer ces espèces (Dupont and Gruet, 2002). Toutefois ces différents critères ne sont pas aussi fiables que ceux disponibles sur les animaux frais, et une étude comparant les identifications faites sur les critères « frais » à celles faites grâce aux critères uniquement morphométriques arrive à une fiabilité de 65 % environ (Cabral, 2003).

Critères	<i>P. vulgata</i>	<i>P. intermedia</i>	<i>P. ulyssiponensis</i>
Profil de la coquille	Conique parfois élevé	Parfois un peu bombé	Aplati
Forme de l'ouverture	Ovale assez large	Ovale moins large que chez <i>P. vulgata</i>	Dissymétrique parfois hexagonale
Position de l'apex	Quasiment centrale	Légèrement antérieure ou près du centre	Antérieure
Contour de l'ouverture	Régulier	Légèrement découpé	Découpé
Relief des côtes radiales	Faible	Moyen	Fort et irrégulier
Variabilité des côtes radiales	Côtes nombreuses et fines possédant toutes le même relief	Côtes moins nombreuses que chez <i>P. vulgata</i> et de même relief	Alternance de fortes côtes radiales avec d'autres moins prononcées
Forme des côtes radiales	Rectilignes	Non rectilignes	Non rectilignes

Tableau 0.1 : Critères d'identification des différentes espèces de *Patella* des côtes atlantiques françaises en contexte archéologique (Dupont et Gruet, 2002). A noter que le nom de *Patella intermedia* est aujourd'hui remplacé par *Patella depressa*.

Patella vulgata est aujourd'hui l'espèce dominante des estrans de l'archipel, tout comme dans les amas coquilliers (même si l'identification des différentes espèces de patelles à partir des coquilles archéologiques pose encore question). C'est donc l'espèce qui nous intéresse plus particulièrement. Cette espèce intertidale est capable d'occuper tous les niveaux de l'estran, et donc de s'adapter à des conditions d'immersion/émersion très contrastées, ainsi qu'à des

conditions thermiques variables, d'une part du fait de la diversité des conditions thermiques rencontrées à l'échelle d'un individu (dans l'air et dans l'eau, été comme hiver) et d'autre part de la distribution biogéographique de l'espèce, qui endure à la fois des hivers rigoureux au nord de la Norvège et des étés chauds dans le sud de la péninsule Ibérique (Hayward and Ryland, 2017). Pour résister à la dessiccation et maintenir ses branchies humides, les patelles sont connues pour avoir un comportement de *homing*, c'est à dire que chaque individu est supposé revenir à un emplacement exact sur l'estran (sa « cicatrice »), la coquille s'adaptant parfaitement au substrat rocheux et limitant les pertes d'eau (Hartnoll and Wright, 1977) à marée basse. Cette stratégie générale semble toutefois présenter de grandes variations locales et régionales (Gray and Naylor, 1996; Lorenzen, 2007) et répondre à d'autres contraintes que la seule dessiccation, la protection contre les prédateurs par exemple, puisque les patelles sont mieux protégées lorsqu'elles sont au repos sur leur cicatrice que lorsqu'elles sont en activité loin de celle-ci. Lorsque les patelles sont actives le jour elles sont vulnérables aux prédateurs visuels tels que les oiseaux (Coleman *et al.*, 1999) mais lorsqu'elles sont actives à marée haute ce sont les prédateurs aquatiques tels que les crabes qui peuvent présenter un danger (Silva *et al.*, 2008). Les patelles sont des brouteurs qui s'alimentent principalement de microphytobenthos, mais aussi de propagules voire de thalles de macroalgues ou de balanes (Jenkins and Hartnoll, 2001; Lorenzen, 2007; Santini *et al.*, 2019; Schaal and Grall, 2015). Il semblerait que les patelles soient des brouteurs opportunistes qui consomment les ressources présentes dans leur environnement immédiat, leur régime alimentaire étant avant tout dépendant de leur micro-habitat. Cette dépendance à une surface de substrat rocheux disponible entraîne d'une part de grandes différences entre les milieux abrités et battus mais aussi une forte compétition inter- et intra-spécifique (Boaventura *et al.*, 2002; Jenkins and Hartnoll, 2001). Du fait de cette activité de broutage et des densités parfois très élevées que les patelles peuvent atteindre sur l'estran, elles jouent un rôle fondamental dans la structuration des communautés

algales des environnements intertidaux du nord-est de l'Atlantique (Borges *et al.*, 2015b; Little *et al.*, 2017).

Patella vulgata est une espèce protandre, les jeunes individus sont mâles lors des premières années de leur vie et deviennent femelles lorsqu'ils atteignent une certaine taille. Toutefois la L₅₀, c'est à dire la taille à laquelle le sex-ratio est de 50:50, dépend de conditions environnementales locales, comme la disponibilité en nourriture ou la densité (Borges *et al.*, 2015a, 2016). La maturation des gonades a lieu au cours de l'été et les gamètes sont relâchées dans l'environnement à la fin de l'automne ou au début de l'hiver. La fécondation a lieu dans la masse d'eau et les post-larves se fixent une dizaine de jours après en bas ou au milieu d'estran (Ballantine, 1961; Blackmore, 1969; Choquet, 1968; Baxter, 1982; Thompson, 1980). Lorsqu'elles ont atteint une taille leur accordant une résistance suffisante à la dessiccation, certaines patelles migrent vers le haut de l'estran, fuyant peut-être les zones de trop forte densité et limitant ainsi les effets de compétition (Branch, 1975). Cela relativise l'importance du comportement de *homing* qui ne peut être considéré comme exclusif de tout autre. En haut d'estran la compétition entre les individus ne se fait plus au niveau de la disponibilité en nourriture (les densités étant plus faibles qu'en milieu ou bas d'estran), mais plutôt sur la disponibilité en espaces frais, ombragés et humides, puisque les grosses patelles de haut d'estran montrent de plus hauts taux de mortalités lors des épisodes de chaleur estivaux (Das and Seshappa, 1948).

La sclérochronologie de *Patella vulgata*

La structure de la coquille de *Patella vulgata* a été décrite en détail par MacClintock (1967). Celle-ci est composée de différentes couches calcitiques et aragonitiques, nommées en fonction

de leur position par rapport au myostracum, la structure dorsale sur laquelle s'insère le muscle pédieux de l'animal (figure 0.3).

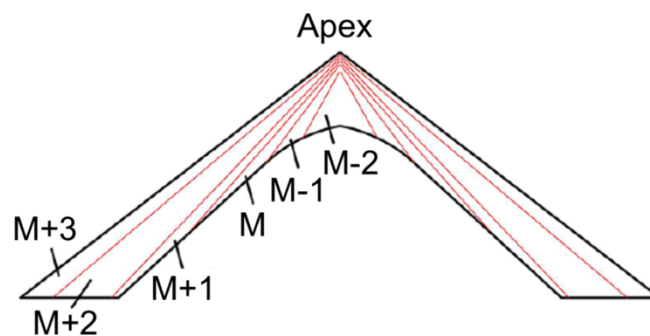


Figure 0.3 : Schéma simplifié de la structure de la coquille de *Patella vulgata* (Taylor, 2016). M-2 : radial cross foliated layer ; M-1 : radial crossed lamella layer ; M+1 : concentric crossed lamellar layer ; M+2 : concentric crossed foliated layer ; M+3 : radial cross-foliated layer. Les structures M-1 et M+1 sont aragonitiques alors que les structures M-2, M+1 et M+3 sont calcitiques.

Différents types de stries de croissance peuvent être observées dans les coquilles de *Patella vulgata*. Des stries dites saisonnières se forment lorsque les conditions métaboliques ou environnementales sont incompatibles avec la croissance de la coquille. Ambrose *et al.* (2016) montrent que ces stries se forment en hiver dans la partie la plus septentrionale de l'aire de répartition de l'espèce, comme en Norvège par exemple tandis que Gutiérrez-Zugasti *et al.* (2017) suggèrent que de telles stries d'arrêt se forment en été dans la zone méridionale. En situation géographique intermédiaire certaines coquilles peuvent présenter des arrêts de croissance en hiver et en été (Surge *et al.*, 2013). La maturation des gonades au cours de l'été peut aussi expliquer la réduction de la croissance de la coquille et entraîner la formation d'une strie. En plus de la variation du rythme de formation de ces stries en fonction des conditions environnementales et donc de la zone géographique, il faut noter que les jeunes coquilles ayant une croissance vigoureuse peuvent ne pas présenter d'arrêts de croissance alors que pour le même site des coquilles plus âgées vont arrêter de grandir en hiver ou en été (Choquet, 1968). Pour la zone intermédiaire que représentent les côtes atlantiques françaises, dont les étés ne sont ni aussi chauds que ceux du sud de l'Europe mais dont les hivers ne sont pas aussi

rigoureux que ceux de Scandinavie, l'apparition des stries annuelles semble plus aléatoires : l'article précédemment cités de Surge *et al.*, (2013) évoque pour la zone Manche un « mixed pattern » avec certains individus formant une strie en été et d'autres le faisant en hiver. D'autres auteurs n'ont quant à eux pas réussi à détecter de stries de croissances annuelles chez *Patella vulgata*, ou alors uniquement chez les plus vieux individus (Ballantine, 1961; Choquet, 1968).

A ces stries de croissance annuelles, des microstries se formant suivant un rythme tidal ont été mises en évidence par Ekaratne et Crisp (1982) *via* différentes expérimentations de marquage. La croissance étant supposée se dérouler durant la phase d'immersion de l'animal, un arrêt de croissance devrait avoir lieu à chaque émergence. Toutefois les travaux de Antoine et Quemerais-Pencreac'h (1980), portant sur des coquilles prélevées en limite de haute mer de mortes eaux, suggèrent que ce schéma d'une strie par marée serait un cas particulier, et qu'une certaine variabilité serait induite par le cycle des marées : « *chaque exondation provoquerait un arrêt de croissance; la période de morte-eau provoquerait un ralentissement puis un arrêt de 2 à 4 jours, ce qui expliquerait le fait que le nombre de stries par cycle soit inférieur à 29, nombre de basses mers entre deux mortes-eaux successives, ainsi que le resserrement régulier des stries* ». Ces auteurs font ici référence à un troisième rythme de formation de stries, qui se superpose au rythme tidal : l'alternance des périodes de mortes eaux et de vives eaux entraînant une variation mensuelle des temps et des horaires d'émergence et d'immersion, provoquant un resserrement puis un espacement des microstries tidales, selon un rythme bimensuel. La rythmicité bimensuelle de la largeur des incréments est notamment décrit par les travaux de Fenger *et al.* (2007) et de Gutiérrez-Zugasti *et al.* (2017). Il est à noter toutefois que cette rythmicité des différents cycles de marée n'affecte pas de manière identique les coquilles vivant en haut d'estran et les coquilles vivant en bas d'estran.

Problématique et objectifs de la thèse

Malgré l'importance quantitative des coquilles de *Patella vulgata* dans les cortèges faunistiques des amas coquilliers atlantiques, cette archive reste encore à l'heure actuelle sous-exploitée. Il n'existe que deux articles portant sur des reconstructions paléo-environnementales basées sur l'étude des isotopes de l'oxygène de cette espèce en contexte archéologique : celles de Surge et Barrett en 2012 et celle de Wang et ses collaborateurs en 2012, et aucune ne s'intéresse à l'interprétation des variations des isotopes du carbone, malgré différentes études réalisées sur des coquilles actuelles (Fenger *et al.*, 2007; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2017). Cela est dû à des difficultés d'interprétation des signaux isotopiques et à un manque de reproductibilité des résultats (Bailey *et al.*, 1983). De par sa vaste répartition géographique d'une part, et la variabilité des environnements qu'elle occupe à plus petite échelle au sein d'une même région d'autre part (entre le haut et le bas d'estran, entre les zones exposées de roche nues et les zones abritées couvertes de fucales), cette espèce présente une forte variabilité de croissance, or c'est principalement la croissance qui module les profils isotopiques au sein de la coquille (Goodwin *et al.*, 2003). Ainsi les caractéristiques sclérochronologiques varient d'une zone d'étude à l'autre (Surge *et al.*, 2013), nécessitant de nouveaux travaux de calibration et la mise en place d'un référentiel actuel pour chaque nouvelle zone d'étude.

Toutefois, cette variabilité est le résultat d'une intégration de nombreux signaux environnementaux, biotiques ou abiotiques, auxquels les populations de *Patella vulgata* doivent faire face sur l'estran. Une caractérisation de ces différentes sources de variabilité ainsi qu'une meilleure prise en compte des micro-habitats rencontrés sur l'estran doivent pouvoir permettre d'affiner la qualité et la précision des interprétations paléo-environnementales et archéologiques. Pour cela, les niveaux coquilliers de l'île de Béniguet dans l'archipel de Molène sont une opportunité unique de coupler une approche archéologique diachronique avec une

étude détaillée des conditions environnementales et de leur intégration dans les signaux isotopiques des coquilles de *Patella vulgata* vivant actuellement sur l'estran de l'île.

Ce travail de thèse a pour objectif d'utiliser les profils isotopiques issus de coquilles de patelles comme des sources de connaissances à la fois environnementales et anthropologiques à propos des environnements passés (sauvegardés au sein des niveaux coquilliers), et des populations qui les occupaient, et qui ont constitué cette mémoire carbonatée. Le premier volet s'attachera donc à comprendre d'abord la manière dont différentes variables environnementales (température, cycles de marées, lieux de vie sur l'estran) sont enregistrées au sein des carbonates des coquilles, et ensuite à faire le travail inverse sur les coquilles archéologiques pour reconstruire certains aspects des environnements qui les ont vus grandir. Le second volet portera sur les pratiques des populations qui ont constitué ces amas. En étudiant à la fois le moment de l'année où les coquilles sont récoltées et l'environnement dans lequel elles ont été prélevées, l'objectif est de pouvoir déterminer où et quand la collecte a lieu.

Plan du manuscrit

Le premier chapitre est consacré à la présentation du cadre de l'étude et à l'histoire environnementale et humaine de l'île de Béniguet. Les différents niveaux coquilliers étudiés ont fait l'objet de prélèvements et de datations, dont les résultats seront présentés ici.

Les chapitres 2 et 3 constituent le référentiel moderne de ce travail et étudient de manière détaillée la population de *Patella vulgata* occupant actuellement l'estran de l'île.

Le chapitre 2 s'intéresse à une étude approfondie de la croissance de *Patella vulgata*, étudiée au travers d'expériences de marquages fluorescents réalisés *in situ* et interrogeant la littérature

existante sur cette espèce à propos du rythme de formation des microstries au sein de la coquille. En étudiant le nombre et l'épaisseur des incréments formés sur une période de temps donnée, et en comparant ces résultats obtenus dans différentes parties de la coquille avec des données de température de l'eau ainsi qu'avec des événements climatiques ponctuels ou les cycles de marées, l'objectif est de vérifier la réponse des patelles à très petite échelle spatiale (puisque l'étude porte sur une petite population de patelles fixées sur quelques décimètres carrés d'estran) et temporelle (l'ensemble des expérimentations ayant duré un peu plus d'un mois).

Le chapitre 3 se consacre à l'étude et à la comparaison des signaux isotopiques du carbone et de l'oxygène au sein des coquilles de *Patella vulgata* vivant actuellement dans la zone intertidale de Béniguet à différentes hauteurs sur l'estran. L'objectif de ce chapitre est de clarifier l'impact de cette hauteur sur les profils isotopiques, dans le but d'intégrer la position cotidale lors de l'interprétation des coquilles archéologiques. Si cette altitude sur l'estran peut être tracée dans les signaux isotopiques, alors il doit être possible de déterminer quelle(s) zones de l'estran étaient exploitées par les populations humaines à l'origine des amas coquilliers de l'île de Beniguet. Les profils isotopiques de l'oxygène ont aussi été transformés en températures, et la validité de ces reconstructions a été vérifiée par comparaison avec une série temporelle de température mesurée directement sur l'estran. Au-delà de l'aspect archéologique, ce chapitre interroge aussi la biologie de cette espèce, son adaptation aux rythmes d'immersion et d'émersion, ainsi que les différences en termes de croissance et de métabolisme entre les différents étages littoraux.

Les chapitres 4 et 5 examinent des profils isotopiques obtenus à partir de coquilles de *Patella vulgata* anciennes provenant des différents niveaux coquilliers de Béniguet.

Le chapitre 4 porte sur l'analyse de températures reconstruites à partir des isotopes de l'oxygène dans les coquilles archéologiques, et les implications paléo-environnementales de ces reconstructions. La comparaison avec les températures actuelles doit permettre de mettre en évidence des similitudes ou des différences climatiques entre les différentes périodes étudiées et la période contemporaine. La comparaison avec d'autres archives doit permettre de valider (ou non) le scénario paléo-climatique proposé par les isotopes de l'oxygène des coquilles de patelles.

Le chapitre 5 étudie les pratiques de collecte des populations ayant constitué les niveaux coquilliers de Béniguet. L'étude des ratios isotopiques de l'oxygène au niveau de la marge de la coquille doit permettre de déterminer à quelle période du cycle annuel de température chaque coquille a déposé ses derniers incréments et de définir sa date de mort (et donc de collecte dans le cas de coquilles provenant de dépôts archéologiques alimentaires). Cette information de saisonnalité interroge les choix culturels et les pratiques de ces populations, puisque cette ressource est disponible tout au long de l'année. Dans une plus large perspective, c'est l'évolution de cette pratique au cours du temps ainsi que l'occupation pérenne ou saisonnière de l'île qui seront discutée.

Une dernière partie discutera des principaux résultats obtenus vis à vis des hypothèses formulées, d'autres approches qui auraient pu être mises en place pour pallier certaines lacunes, ainsi que des perspectives qui pourraient permettre de tirer d'autres types d'informations des coquilles de *Patella vulgata*.

Chapitre I : Le cadre d'étude

1.1 L'archipel de Molène

1.1.1 La géographie de l'archipel

Situé en mer d'Iroise à l'extrémité occidentale de la pointe bretonne, l'archipel de Molène est constitué de neuf îles (du nord au sud: Bannec, Balanec, Molène, Trielen, l'Île aux Chrétiens, Quéménès, Litiry, Morgol et Béniguet) et d'autant de presque îles qui leur sont rattachés, appelés *ledenez* en langue bretonne (Dyèvre, 1958). Toutes ces îles reposent sur un plateau peu profond orienté nord-ouest/sud-est, séparé du continent par le chenal du Four et de l'île d'Ouessant par le chenal du Fromveur (Figure 1.1). Les îles sont globalement peu élevées, le point culminant étant situé sur Molène à une hauteur de 26 m NGF.

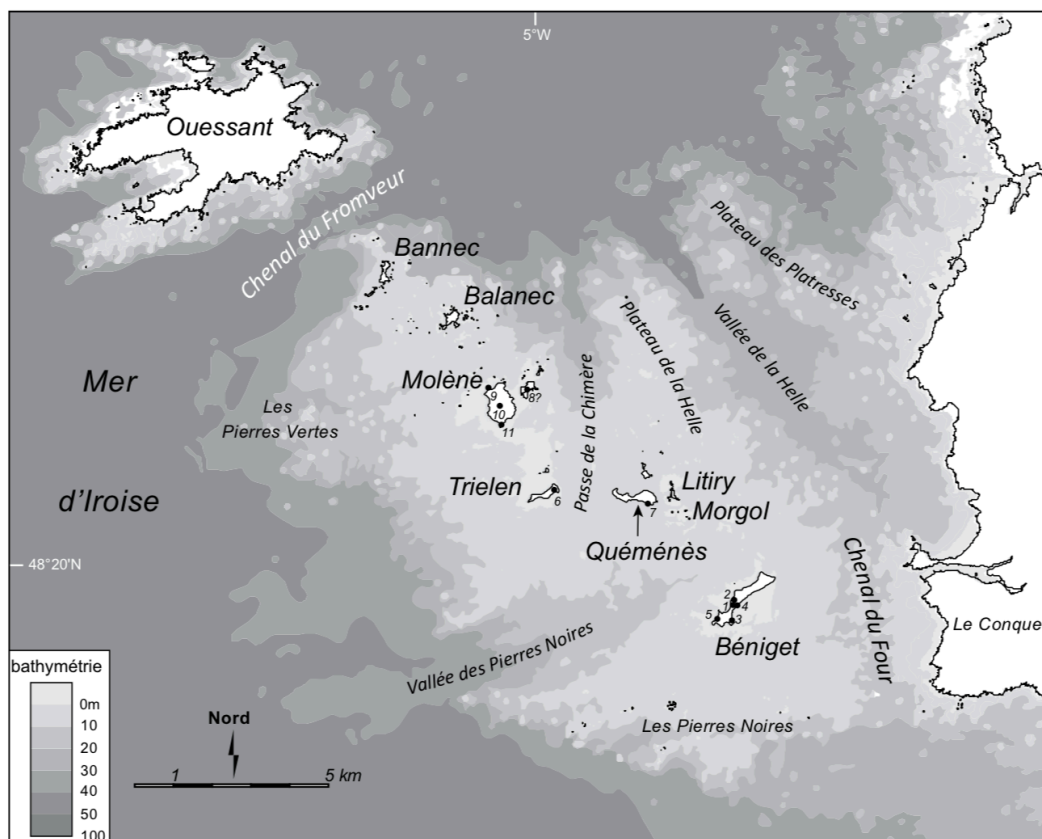


Figure 1.1 : L'archipel de Molène (d'après Pailler et Nicolas, 2019).

La mer d'Iroise qui entoure l'archipel est caractérisée par un régime macrotidal dont l'onde de marée principale est l'onde semi-diurne M2, d'une période de 12 heures et 24 minutes, suivie de l'onde solaire semi-diurne S2. Le marnage atteint 7,89 m lors des plus grandes marées et ne semble pas avoir significativement évolué au cours des derniers millénaires (Uehara *et al.*, 2006).

1.1.2 La circulation atmosphérique et océanique

La région bénéficie d'un régime climatique océanique tempéré, avec des amplitudes thermiques relativement faibles entre l'hiver et l'été, grâce aux vents d'ouest dominants (*les westerlies*) chauds et humides et à la dérive nord atlantique qui distribuent dans la région la chaleur provenant des régions tropicales de l'Atlantique. Les vents sont majoritairement orientés au sud-ouest et dépassent les 100 km/h plusieurs jours par an, entraînant chaque hiver des épisodes tempétueux (Van Vliet-Lanoë *et al.*, 2014). L'arrivée de ces tempêtes sur le littoral breton est en partie modulée par l'Oscillation Nord-Atlantique (North Atlantic Oscillation - NAO), un phénomène climatique qui résulte du gradient de pression entre les zones dépressionnaires islandaises et les régions de hautes pressions de l'anticyclone des Açores (Hurrell *et al.*, 2013; Wanner *et al.*, 2001). Ce phénomène hivernal régit la distribution des températures, des précipitations et des vents. L'indice, descripteur de l'état de cette oscillation, est calculé pour chaque année comme la différence de pression atmosphérique entre Lisbonne (Portugal) et Reykjavik (Islande), en considérant l'écart à la moyenne, normalisé, pour la période allant de janvier à mars. Cet indice de la NAO est positif (NAO+) lorsque le gradient de pression est fort et les *westerlies* sont orientées sur le nord de l'Europe, qui est alors soumis à un hiver doux et humide mais tempétueux. En revanche, en mode NAO-, le gradient de pression est affaibli et les *westerlies* sont orientés vers le sud de l'Europe (figure 1.2).

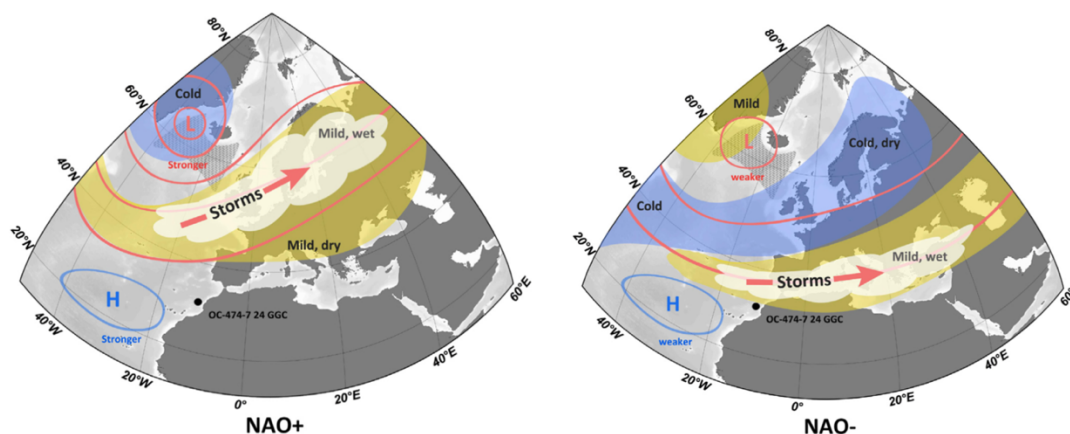


Figure 1.2 : Les deux modes de l'Oscillation Nord Atlantique (NAO) régulent la distribution des vents, des températures et des précipitations sur l'Europe de l'Ouest (d'après Morley et al., 2014).

Le nord de l'Europe bénéficie alors d'un hiver moins venteux mais plus froid et plus sec. Les oscillations entre les phases de NAO+ et NAO- peuvent être intra- et interannuelles, avec des tendances décennales ou pluri-décennales (figure 1.3).

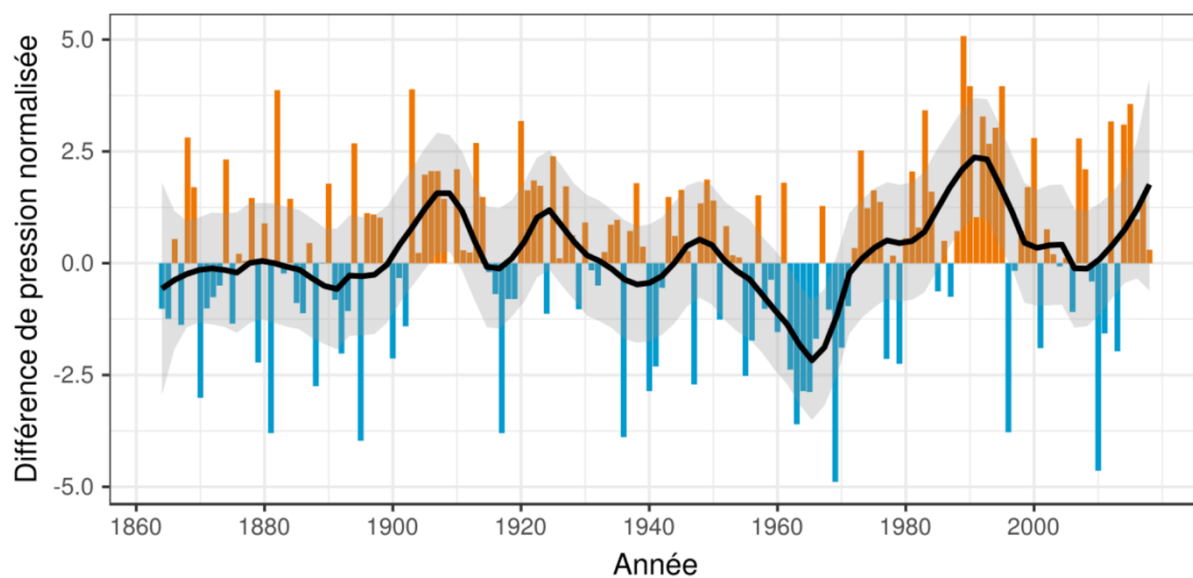


Figure 1.3 : Évolution de l'indice hivernal de la NAO (indice normalisé des différences de pression Lisbonne – Reykjavik de décembre à mars, entre 1864 et 2018).

À une échelle plus locale, la SST (*sea surface temperature*) est modulée en été dans l'archipel de Molène par la formation du front d'Ouessant, un front de cisaillement tidal résultant de la rencontre des eaux de la Manche et de la mer Celtique. Il se caractérise par la formation d'une couche de mélange constituée d'eaux plus fraîches (15°C) autour de l'archipel, qui ne montre pas la stratification observée au large durant l'été, avec des eaux plus chaudes en surface, autour de 18°C (figure 1.4).

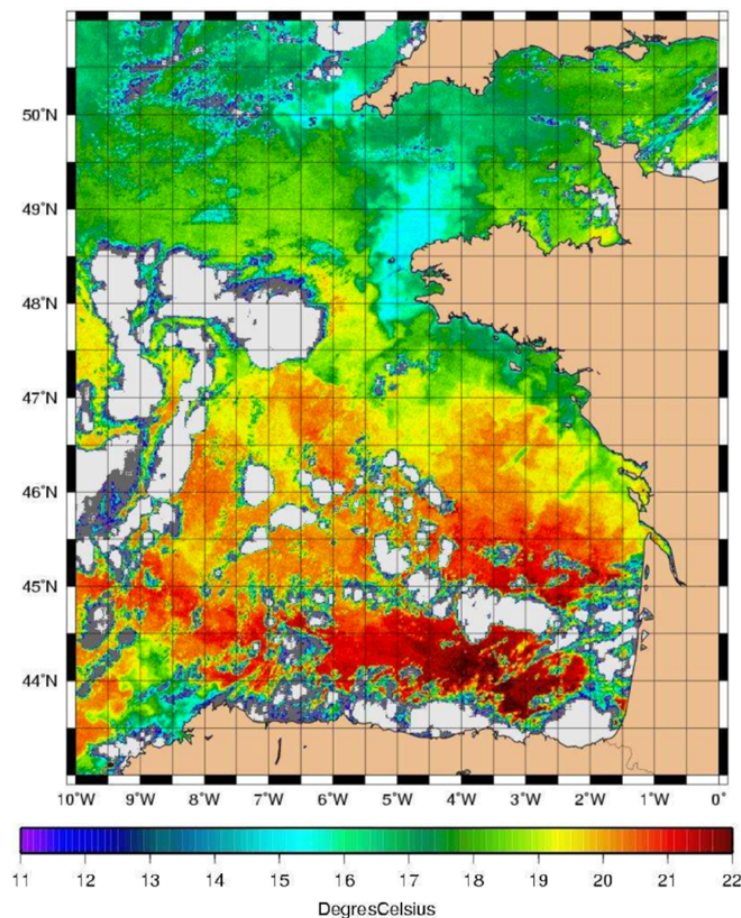


Figure 1.4 : Températures de surface des eaux côtières françaises le 18/09/2010. La zone bleu clair à la pointe bretonne représente les eaux bien mélangées du front d'Ouessant, plus fraîches (15°C environ) que les eaux stratifiées plus chaudes (18°C environ) du large (d'après Pasquet, 2012).

1.1.3 L'évolution de l'archipel au cours de l'Holocène

L'Holocène est la période allant de la fin du Pléistocène (qui se termine avec la fin de la glaciation de Würm il y a 11 700 ans) jusqu'à aujourd'hui. L'alternance de périodes glaciaires et interglaciaires est caractéristique de l'ère Quaternaire et s'explique principalement par

l'évolution de la configuration orbitale terrestre (Berger and Loutre, 1991). L'Holocène inférieur (11.7 – 8.2 ka BP) est une période relativement froide et humide encore sous l'influence des glaces continentales, qu'elles soient encore en place ou qu'elles soient en recul, comme l'inlandsis Laurentidien au Canada, dont le retrait impacte le climat ouest-européen par le déversement massif d'eau douce froide dans l'Atlantique nord (Wiersma and Renssen, 2006). L'Holocène moyen (8.2 à 4.2 ka) au contraire, se caractérise par des températures plus chaudes : c'est l'optimum climatique Holocène, interrompu par l'événement de 4.2 ka plus aride qui signe la fin de la Période Humide Africaine (DeMenocal *et al.*, 2000). L'Holocène supérieur (4.2 ka – actuel) voit l'insolation estivale diminuer continuellement, réduisant ainsi l'amplitude thermique entre l'été et l'hiver tout au long de la période (Berger et Loutre, 1991). Ces grandes tendances sont entrecoupées d'évènements millénaires plus rapides, généralement froids, et identifiés entre autres par la présence d'IRD (*ice rafted drift*, voir figure 1.5) dans les séquences sédimentaires : les évènements de Bond (Bond *et al.*, 1997), aussi appelés *Rapid Climate Change* (RCC, Mayewski *et al.*, 2004). En vue de la chronologie qui nous intéresse (voir plus bas), on peut déjà noter que la période entre 4500 et 3500 cal BP correspond au *Bond Cold Event* n° 3.

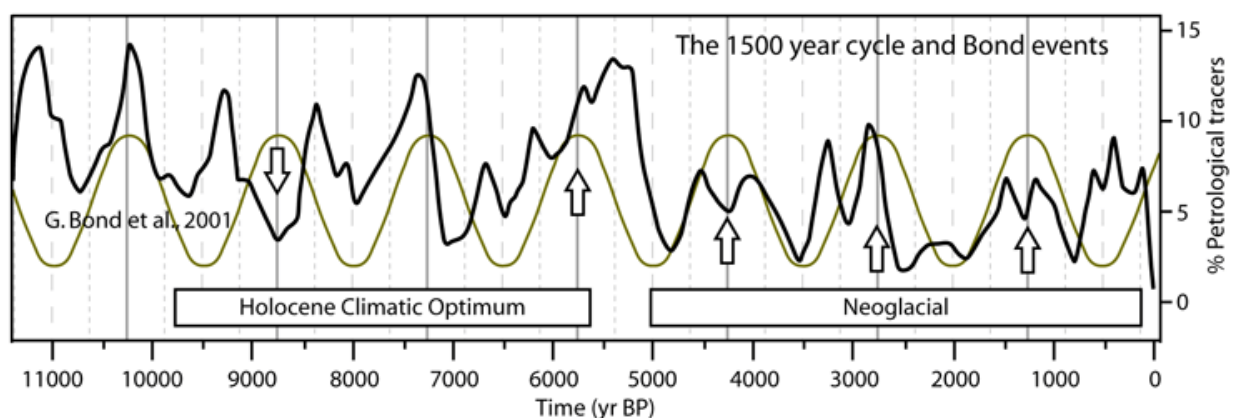


Figure 1.5 : Les évènements de Bond suivent un cycle périodique de 1500 ans (ligne verte), en relation avec l'activité des icebergs dans l'Atlantique nord, identifiée par la présence de débris glaciaires au sein de carottes sédimentaires marines (*petrological tracers*, Bond *et al.*, 2001).

Les travaux menés sur l'évolution du niveau marin à la pointe bretonne durant l'Holocène évoquent une remontée du niveau marin d'environ 7 m au cours des 7000 dernières années (Stéphan *et al.*, 2019), provoquant des changements majeurs dans l'archipel. La séparation d'avec le continent se fait durant une période comprise entre 8600 – 7800 BP. Banneg est la première île à se détacher du reste du plateau, vers 7300 cal BP. Les îles actuelles se détachent progressivement les unes des autres jusqu'à la période médiévale, lorsque le passage entre Trielen et Molène est définitivement submergé (figure 1.6). Ce morcellement du plateau molénais réduit graduellement sa surface (partie émergée au-dessus des plus hautes mers de vives eaux). La superficie des îles est ainsi divisée par 5 entre 7000 cal BP et la période actuelle. Cette réduction est encore plus flagrante si l'on considère la zone intertidale, qui passe de 4500 ha au Néolithique à environ 1000 ha aujourd'hui, soit une perte moyenne de 5000 m²/an. Cette dynamique de réduction de la surface émergée est toujours à l'œuvre et l'archipel subit une érosion marine importante, notamment au cours des tempêtes hivernales.

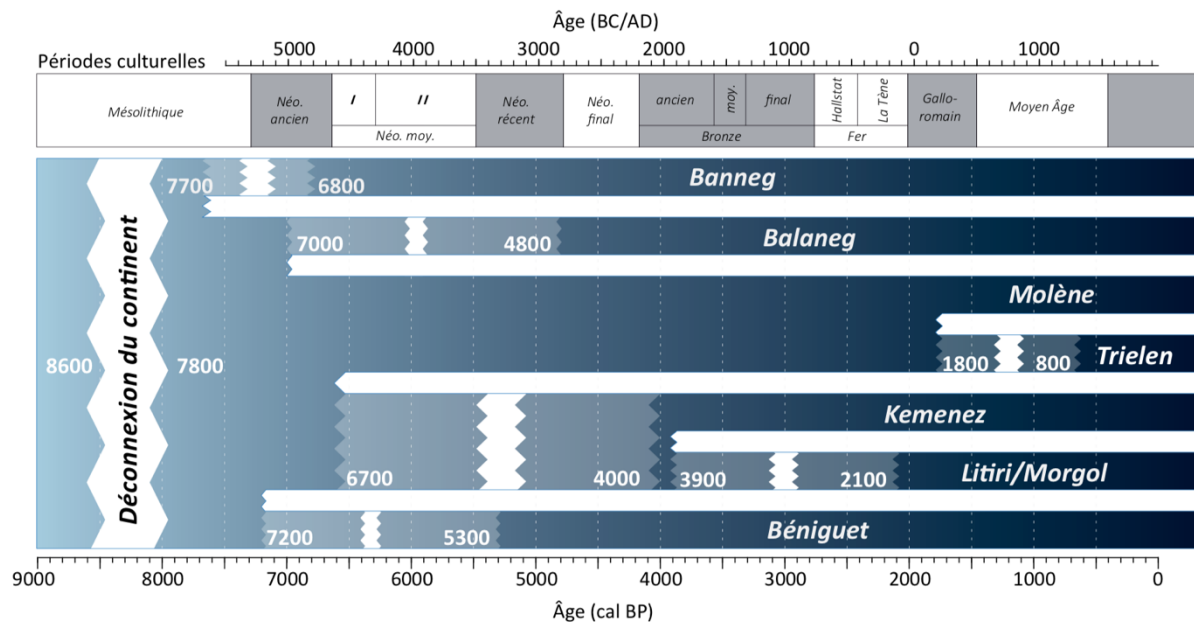


Figure 1.6 : Frise chronologique du morcellement insulaire au cours des 9000 dernières années dans l'archipel de Molène (d'après Stéphan *et al.*, 2019).

1.1.4 Les amas coquilliers dans l'archipel de Molène

Malgré cette réduction importante de sa surface, l'archipel de Molène présente encore une grande quantité de sites archéologiques. Des mégalithes et des sites funéraires Néolithiques (terres basses et tombes à couloirs) sont présents sur toutes les îles, et des tombes en coffre de l'âge du Bronze sont présents sur Bannec, Balanec, Litiry et Trielen. Cette densité, l'une des plus fortes de Bretagne Occidentale, a poussé certains auteurs à donner à ces îles une signification symbolique ou religieuse pour les populations qui occupaient l'archipel durant ces périodes, bien que cette hypothèse soit encore discutée (Pailler *et al.*, 2011; Scarre, 2002). Parmi cette profusion de vestiges archéologiques, les amas coquilliers nous intéressent tout particulièrement.

En Bretagne, les amas coquilliers les plus anciens connus sont ceux de la Pointe de la Torche à Plomeur, Finistère (Dupont *et al.*, 2010), de Beg er Vil à Quiberon, Morbihan (Dupont *et al.*, 2009) et ceux associés aux sépultures des îles de Téviec et Hoëdic, également dans le Morbihan (Marchand, 2003; Péquart *et al.*, 1937; Péquart et Péquart, 1954). Ils remontent aux chasseurs-cueilleurs Mésolithiques (fin 7^e et 6^e millénaire avant J.-C.). Leur étude témoigne de populations basant leur alimentation sur un large spectre faunique représenté dans les dépôts, et soulignant l'importance des ressources marines (Dupont *et al.*, 2010; Marchand, 2014; Schulting *et al.*, 2004).

L'inventaire systématique des structures archéologiques des îles de l'archipel, réalisé dans le cadre du programme archéologique molénais débuté en 2001 (Pailler *et al.*, 2004), n'a pas permis la mise au jour d'amas aussi anciens dans l'archipel de Molène. Des amas coquilliers pré- et protohistoriques sont toutefois présents sur toutes les îles de l'archipel ainsi que sur

plusieurs îlots ou presqu'îles (les *ledenez*). Les sites coquilliers qui ont déjà été étudiés sont les suivants :

- Sur Balanec : l'île présente une poche coquillière attribuée au Bronze final, sondé et daté par Pailler *et al.* (2011). Le matériel archéomalacologique en a été étudié par C. Mougne (2015).

- Sur Molène : différents dépotoirs ont été mis au jour en relation avec une habitation en pierre sèche lors de la fouille du site de Beg ar Loued. Les dépotoirs, riches en coquilles et notamment en *Patella sp.*, correspondent aux principales phases d'occupation du site depuis le Néolithique final jusqu'à l'âge Bronze ancien. Ce site a fait l'objet de fouilles programmées pendant près d'une décennie et a fait récemment l'objet d'une monographie (Pailler et Nicolas, 2019). Dans ce cadre, le matériel archéomalacologique a fait l'objet de deux études complémentaires, l'une portant sur le matériel du Néolithique final, l'autre sur celui de l'âge du Bronze Ancien (Dupont, 2019 ; Mougne, 2019).

- Sur Trielen : un important site de bouilleurs de sel attribué au second âge du Fer a été sondé par Pailler *et al.* (2004) puis par Daire *et al.* (2007). Le matériel archéomalacologique a été étudié par C. Mougne (2015).

- Sur le Lédenez Vihan de Quéménès une poche coquillière datée à environ 3000 av. J.-C. (Néolithique récent/final) est mentionné par Pailler *et al.* (2011) et a fait l'objet d'un sondage.

- Bien que ne faisant pas strictement partie de l'archipel de Molène et ayant une histoire paléogéographique légèrement différente, l'île d'Ouessant présente aussi un site coquillier d'origine anthropique : Mez Notariou (Le Bihan, 2008; Méniel and Clavel, 2013). Ce site a la particularité de présenter un dépotoir qui a été interprété comme ayant eu un rôle rituel (Méniel, 2009), ainsi qu'un moulage de patelle en bronze. Encore une fois les coquilles ont été étudiées par C. Mougne (2015).

À ces différents amas coquilliers étudiés, s'ajoutent de nombreux autres dépôts qui n'ont pas toujours fait l'objet de datations publiées, de sondages ou d'études approfondies. De nombreuses autres poches coquillières ont été en particulier attribuées aux goémoniers qui opéraient dans l'archipel au XIX^{ème} siècle (Henri Gandois, communication personnelle, 2018).

1.2 L'île de Béniguet

1.2.1 Histoire des peuplements

Comme vu précédemment, l'île de Béniguet s'est séparée du continent avec le reste du plateau molénais entre 8600 et 7800 cal BP, lors de l'enneigement du chenal du Four. Puis elle s'individualise entre 7200 et 5300 cal BP. Ainsi, dès le Néolithique moyen l'île n'est accessible que par bateau, même lors des marées basses de vives eaux (figure 1.8). Bien qu'aucun vestige attestant de la navigation entre les îles et avec le continent n'ait été découvert dans l'archipel, la navigation et les échanges maritimes sont attestés au Néolithique *via* des sources indirectes telles que des représentations de bateaux dans l'art mégalithique du V^e millénaire (Cassen *et al.*, à paraître) ou des échanges d'objets et de techniques (Philippe, 2018).



Figure 1.7 : Vue satellite de l'île de Béniguet (Google Earth).

L'île est composée d'un éperon rocheux au sud-ouest culminant à 16 m NGF et d'une queue de comète de 1,5 km de long pour 400 m de large, constituant les trois quarts de la superficie de l'île. L'importance des côtes sédimentaires sur l'île la rendent particulièrement sujette à l'érosion marine (figure 1.9).

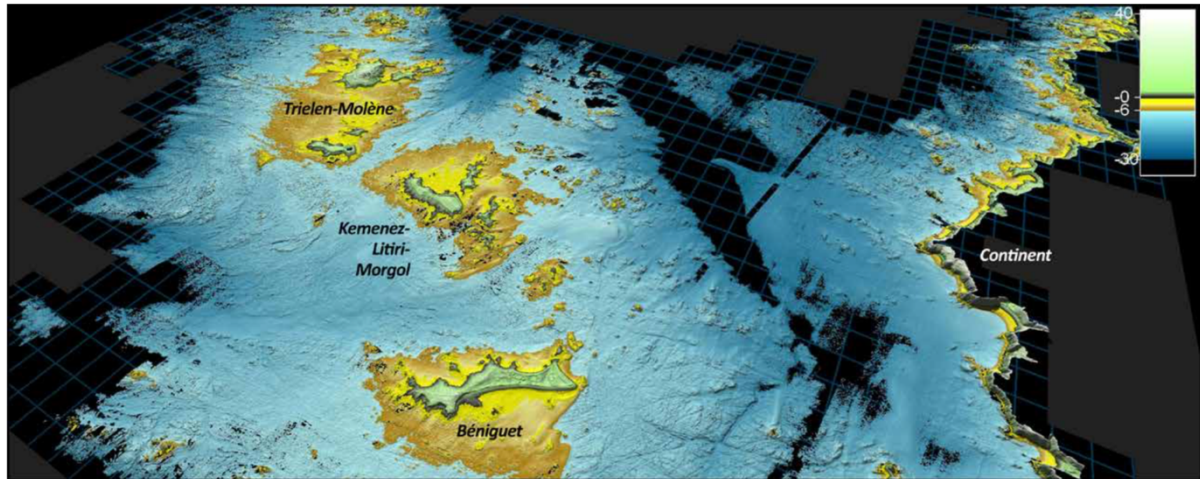


Figure 1.8 : Configuration paléogéographique de Molène vers 4000 cal BP (d'après Stéphan et al., 2019)

Dans le cadre du programme archéologique molénais initié en 2001 par Y. Pailler et Y. Sparfel, un inventaire des sites archéologiques de l'île a été réalisé (Dréano *et al.*, 2007). Les traces d'occupation humaine les plus anciennes sont des pièces lithiques retrouvées au niveau de la côte nord-ouest de l'île, à l'aplomb du site Béniguet-3 (voir la carte en figure 1.10). Elles sont attribuées au Moustérien du fait de la présence d'un nucleus typique de la méthode Levallois.

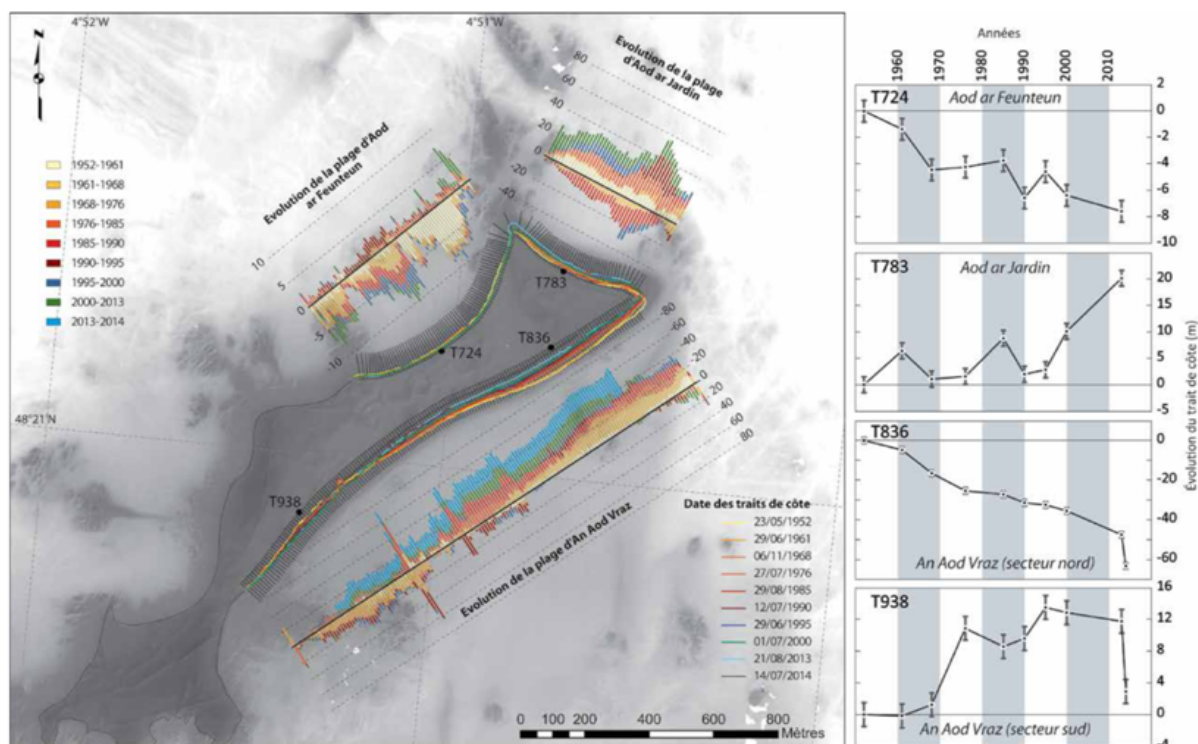


Figure 1.9 : Évolution du trait de côte et bilan sédimentaire de l'île de Béniguet sur la période 1952-2013 (d'après Stéphan et al., 2019)

L'occupation humaine durant la période néolithique est attestée par la présence d'une densité remarquable de tertres, de tumulus et de sites mégalithiques, plus ou moins dégradés, en particulier par l'activité des goémoniers au XIX^{ème} siècle qui ont en partie réutilisé les pierres disponibles pour construire les fours à goémons servant à produire de la soude. Parmi les stations de surface inventoriées, on peut noter celles de Béniguet-22 et Béniguet-14, qui ont livrés plusieurs centaines de pièces lithiques. Situé au niveau de la pointe nord-ouest de l'éperon rocheux de l'île, le site Béniguet-14 a livré des grattoirs, des pièces esquillées et un perceur fusiforme similaire à ceux retrouvés au sein de l'occupation Néolithique final de Beg Ar Loued (Molène) et liés à la fabrication de perles en tests de pourpres (Dupont, 2019). L'île présente aussi des vestiges gallo-romains dont des fragments de céramique lisse ou sigillée et des meules rotatives. La période médiévale est représentée par des céramiques du haut Moyen Âge et du XIV^{ème} siècle. Au niveau de la dune sud-ouest de l'île, à proximité du hameau, des restes

humains ont été découverts dans les cônes d'éboulis des terriers de lapins par les agents de l'ONCFS et attribués au haut Moyen Âge par des dates radiocarbones (1320 ± 30 BP ; Chambon, 2019). Au XIX^{ème} siècle une usine à soude est construite sur l'île (de Pompéry, 1872), et les ouvriers travaillant à la construction du phare des Pierres Noires habitent sur l'île, dans des maison aujourd'hui en ruine au niveau du hameau de Louédéguet (Chauris, 1998).

1.2.2 Les amas coquilliers de l'île

Trois amas coquilliers ont fait l'objet de prélèvements ou de datations sur l'île. L'amas coquillier de Béniguet-3, qui a fait l'objet d'un sondage archéologique en 2005 (Pailler *et al.*, 2005) avait déjà été identifié par Cailleux (1950) qui l'avait attribué à la période gauloise sur la base des tessons de céramique. Leur étude plus détaillée indique une attribution au Néolithique récent, avec un montage en colombins, ce que confirme une date radiocarbone (4520 ± 30 BP, Stéphan *et al.*, 2013). Le site a aussi livré des galets biseautés interprétés comme ayant été utilisés pour la récolte des patelles (Pailler *et al.*, 2007). Les restes végétaux confirment la pratique de l'agriculture avec des restes de Cerealia dont le blé tendre (*Triticum aestivum*). Les restes de mammifères incluent : le campagnol agreste (*Microtus agrestis*) ; le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) ; un reptile, probablement le lézard des murailles (*Podarcis muralis*) ; l'orvet (*Anguis fragilis*), une couleuvre, probablement la couleuvre à collier (*Natrix helvetica*) et enfin des mammifères domestiques non-identifiés, témoignant de la pratique de l'élevage ou au moins du transport de ces animaux sur l'île. Les restes de faune d'origine marine incluent des crustacés (crabes, balanes), des échinodermes (oursins), des mollusques (*Patella sp.*, *Phorcus lineatus*, *Haliotis tuberculata*, *Mytilus edulis*, *Venus verrucosa*, *Pecten Maximum*, *Lutraria lutraria*), ainsi que de poissons (*conger conger*, *Liza sp.*, *Sparus aurata*, *Labrus sp.*, *Belone belone*, *Dicentrarchus labrax*).

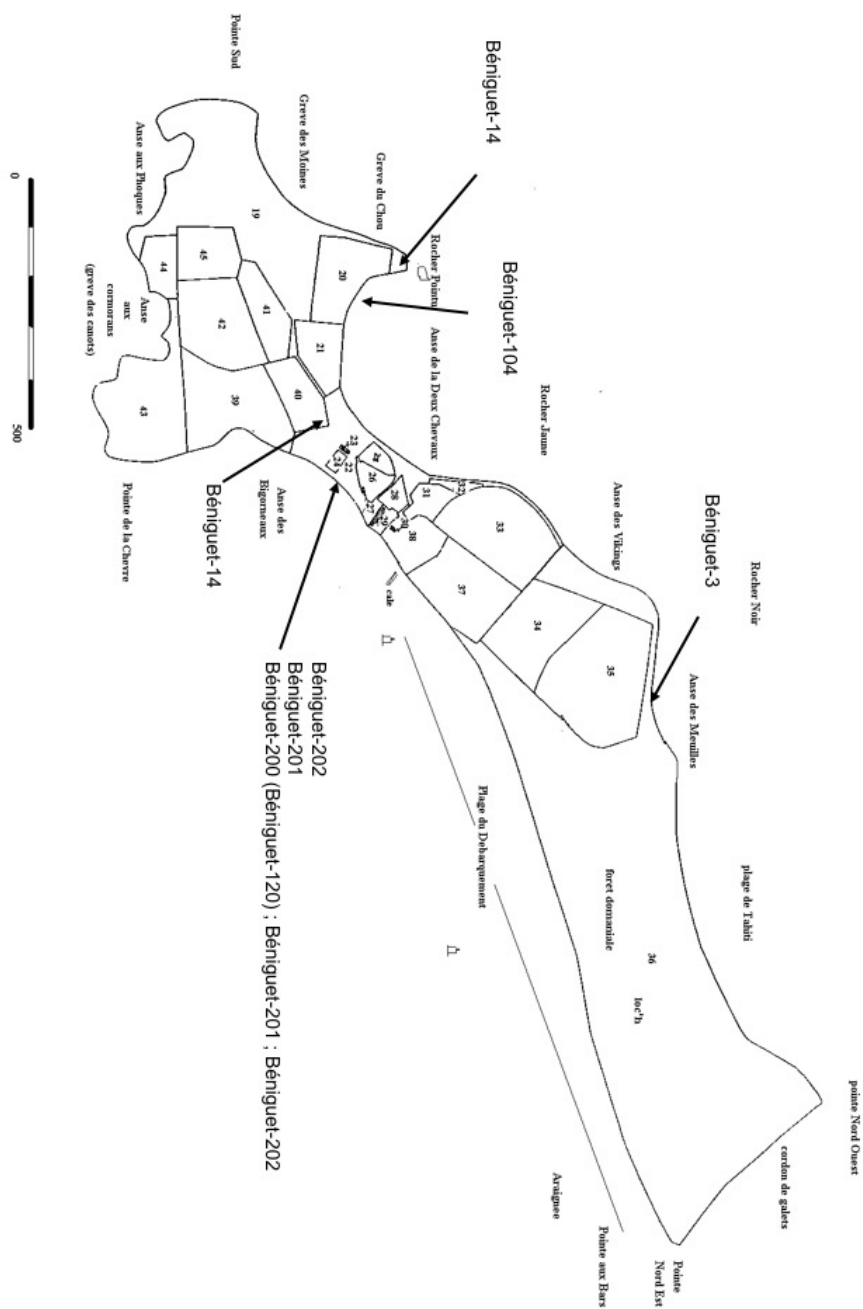


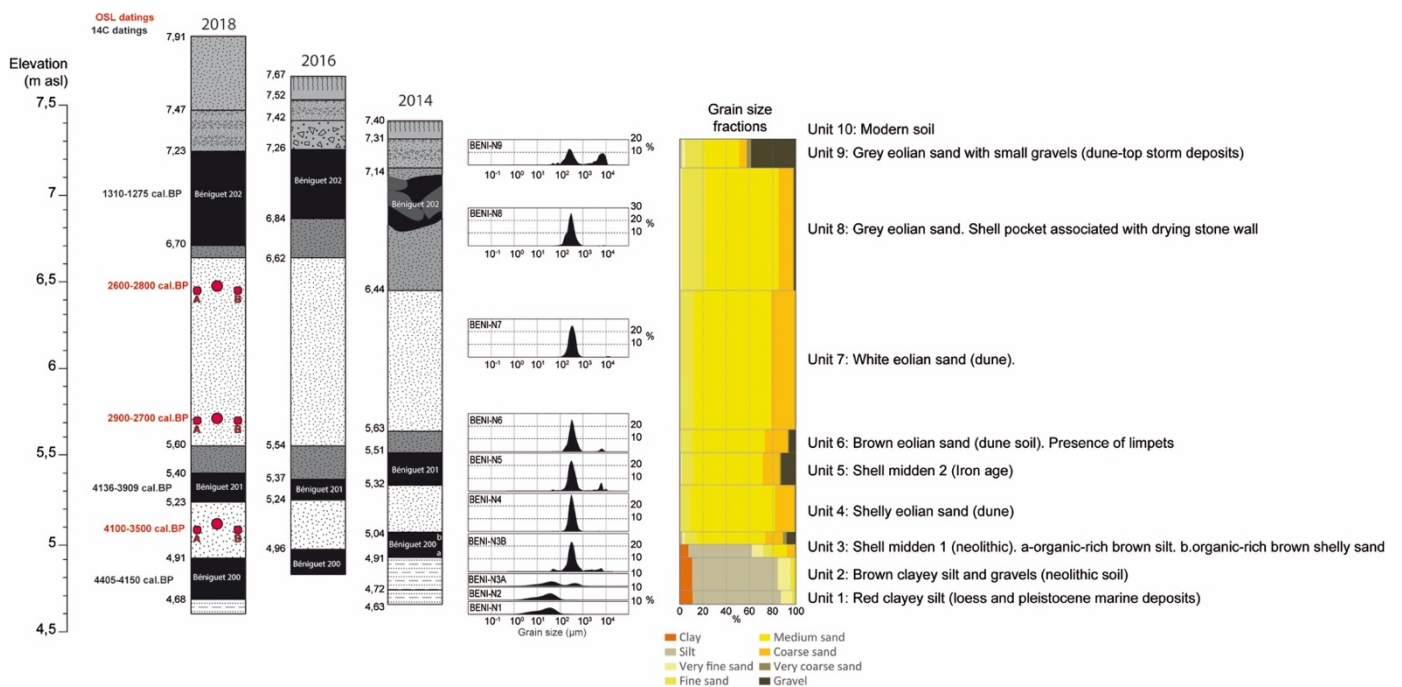
Figure 1.10 Emplacement des principaux sites archéologiques mentionnés dans le texte. Les amas coquilliers décrits plus en détails sont Béniguet-3 et les trois niveaux coquilliers de la dune sud-ouest : Béniguet-200 ; Béniguet-201 ; Béniguet-202. La toponymie utilisée est la toponymie usuelle des agents de l'ONCFS (P. Yésou, communication personnelle, 2016) et les chiffres indiqués correspondent à ceux de l'administration cadastrale.

Légèrement plus récent que Béniguet-3, l'amas de Béniguet-104 a aussi fait l'objet d'une datation ^{14}C et est attribué au Néolithique récent (4445 ± 35 BP, Stéphan *et al.*, 2013).

Suite aux tempêtes de l'hiver 2013-2014, un recul du trait de côte met au jour d'autres restes humains dans le même secteur (dune sud-ouest de l'île), qui sont récupérés par H. Gandois (Paris I Sorbonne / UMR 8215 Trajectoires) et les agents de l'ONCFS. Des prélèvements d'urgence sont réalisés (sédiments, outils lithiques, tessons de céramique) dans un amas coquillier situé un peu en contrebas, dans le vieux-sol dégagé par l'érosion marine et désigné sous le nom de Béniguet-120 (Gandois *et al.*, 2015). Cet amas avait déjà été mentionné par Cailleux (1950) : « *Sur la falaise sud-ouest, à Louédéguet, ils (les niveaux coquilliers, N.D.R.) s'intercalent entre des lits de sable dunaires postérieurs au head de solifluxion. Leur épaisseur est de l'ordre du mètre, parfois moins. Ils sont formés pour 95% au moins de coquilles de patelles, espèce encore aujourd'hui très abondante sur les rochers voisins. Il s'y ajoute quelques vertèbres de poisson, dents de sélaciens et une molaire de chèvre ou mouton* ». Les trois niveaux coquilliers identifiés ont été nommés Béniguet-200 (US-03), Béniguet-201 (US-05) et Béniguet-202 (US-09), figure 1.11. Une datation radiocarbone a été réalisée dans chacun des trois niveaux coquilliers (tableau 1.1). Bien que la continuité entre le site de Béniguet-120 et de Béniguet-200 n'ait pas été formellement mise en évidence, on peut supposer qu'au vu de la faible distance entre ces deux amas, de leurs similitudes au niveau du sédiments encaissant et de leur altitude, on peut faire l'hypothèse qu'il s'agit d'un seul et même amas coquillier de grandes dimensions. Du fait de l'intérêt que représentent les structures archéologiques mises au jour dans la dune sud-ouest de l'île, une mission géoarchéologique est mise en place au mois de juillet 2014 avec la collaboration des agents de l'ONCFS et du laboratoire GEOMER de l'Institut universitaire européen de la mer (Université de Bretagne Occidentale). Une coupe de référence est réalisée dans la dune, un peu au nord de l'amas de Béniguet-120, au niveau de

l'emplacement des restes humains et à l'endroit où l'un des niveaux coquilliers affleure. Les prélèvements de malacofaune réalisés est étudié dans le cadre du stage de master 1 de L. Jouan (Jouan, 2014). La coupe stratigraphique est présentée en figure 1.10. Les différentes occupations archéologiques repérées ont aussi fait l'objet d'une fiche de déclaration au Service Régional de l'Archéologie via le programme Alert (<http://alert-archeo.org>).

En septembre 2016, à la demande du conservateur de la réserve de Béniguet, Pierre Yesou, un nouveau relevé altimétrique des différents niveaux coquilliers a été réalisé (figure 1.10), ainsi que des prélèvements de sédiments dans chacun des trois niveaux coquilliers. Enfin, à l'occasion de prélèvements de coquilles de patelles actuelles sur l'estran de l'île en 2018 dans le cadre du stage de master 2 de S. Le Goff (2018), des prélèvements de sables dunaires ont été réalisés dans les US 4 et 7 afin de documenter par datation OSL la formation du site et en particulier la chronologie de la mise en place de ces dunes.



Stratigraphical successions recognized on the dune cliff of south Beniguet island

Figure 1.11 : Coupe stratigraphique de la dune sud-ouest de Béniguet. Les trois niveaux coquilliers ont fait l'objet de datations 14C et les niveaux de sables éoliens ont été datés par la méthode OSL (Murray et al., 2007).

Niveau	Poids (g)	Matériaux	Age BP	+/-	13C/12C	cal BP	cal BC/AD
Beniguet 200	0.109	Charbon de bois	3840	30	-24.3	4405-4150	2455-2200 BC
Beniguet 201	4.369	Dent de mouton	3678	30	-26.1	4136-3909	2187-1960 BC
Beniguet 202	1.314	Fragment d'os de mouton	1270	30	-18.9	1310-1275	640-675 AD

Tableau 1.1 : Datations radiocarbone des trois niveaux coquilliers à partir d'échantillons organiques de la dune sud-ouest de l'île de Béniguet, analysés au BetaAnalytic Laboratory (Miami, USA). Les dates radiocarbone ont été calibrées à l'aide du logiciel Calib 7.1 (Stuiver et Reimer, 1993) et la courbe de calibration IntCal13 (Reimer et al., 2013).

Les prélèvements en vue du tri représentent environ 20L de sédiment pour chaque niveau coquillier. Ils ont été tamisés sur une maille de 4mm puis de 2mm. Les poids relatifs des différents types de restes sont présentés en figure 1.12 et seul le matériel du niveau Béniguet-200 a été entièrement identifié, le dénombrement des restes et les déterminations des NMI (nombre minimal d'individus) fera l'objet d'un travail ultérieur. Bien que les espèces collectées dans un but alimentaire soient prédominantes, on remarque la présence d'une perle réalisée avec une coquille de *Trivia sp.* (figure 1.13). Parmi les restes d'invertébrés marin retrouvés au sein du niveau coquillier Beniguet-200, on note la présence d'Échinodermes (*Oursins sp.*) ; de Crustacés (crabes *sp.* et balanes *sp.*) ; d'Annélides (*Serpulidae*) ; de Gastéropodes (*Patella sp.*, *Trivia sp.*, *Tritia sp.*, *Steromphala umbilicalis*, *Steromphala cineraria*, *Phorcus lineatus*, *Littorina littorea*, *Littorina obtusata*, *Littorina saxatilis*, *Bittium reticulatum*, *Haliotis tuberculata*) et de Bivalves (*Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule*, *Loripes lucinalis*, *Modiolus sp.*). On peut toutefois souligner que les patelles (*Patella sp.*) représentent la majorité du corpus (cf. figure 1.12) , comme cela est le cas pour les autres amas coquilliers de notre zone d'étude (voir en Introduction). Les restes ichtyofauniques ont été spécifiquement étudiés par Y. Dréano (en cours).

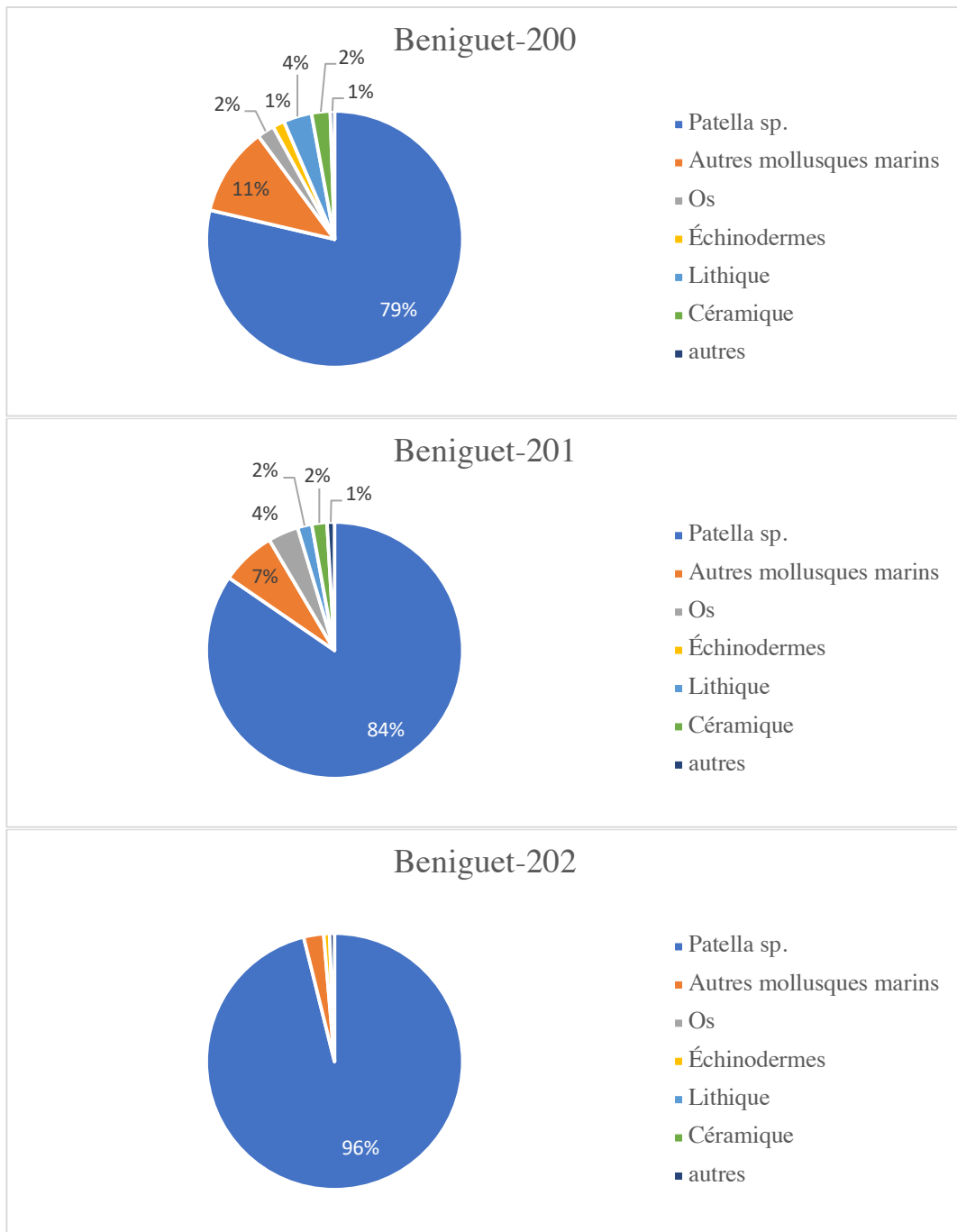


Figure 1.12 : Poids relatif des différents types de restes retrouvés dans les niveaux coquilliers de Béniguet-200 (Chalcolithique), Beniguet-201 (Bronze ancien) et Beniguet-202 (Haut Moyen Âge).



Figure 1.13 : Une coquille de Trivia sp. percée en vue d'être utilisée comme parure provenant du niveau coquilliers Beniguet-200 et attribué au Campaniforme. Au vu de l'absence d'usure sur les rebords de l'orifice, il semble que cette coquille n'a pas été portée (Catherine Dupont, communication personnelle, 2017)

Chapter II : Characterizing inter-individual growth variability of *Patella vulgata* through calcein marking experiment : what consequences for palaeo-environmental studies ?

Abstract

Sclerochronological and sclerochemical data obtained from ancient shells of archeological shell middens can provide crucial information about past environment and subsistence practices of coastal populations. However these studies rely on a strong knowledge of studied species growth pattern, as growth is the main driver of the quantity and quality of information recorded in biogenic carbonates. The limpet *Patella vulgata* is a highly represented species on Atlantic coastal shell middens, but this species shows high growth heterogeneity from a geographic region to another, requiring local data to ensure the quality of palaeo-environmental reconstructions.

Rhythm of micro-growth increment formation was investigated through *in situ* marking experiment, using the calcein fluorochrome at a non-toxic rate (150 mg.L⁻¹), coupled with population structure study and temperature recording. All recovered shells were observed through confocal microscopy and shown calcein stained growth structures, confirming the efficiency of the fluorochrome. Shell production, number of increment produced and increments width were measured on both anterior and posterior side of each shell, and compared to environmental factors (local recorded sea surface temperature and tidal cycle) to assess the effect of each on growth.

Our results suggest that *Patella vulgata* produces in average more than one increment per day, but less than one increment per tide, with high variability among the individuals but also between anterior and posterior side of a single shell, suggesting a disturbed tidal increment formation. Growth patterns are not mainly influenced by studied environmental factor, but could rather be forced by local competition among limpets and endogenous factor (age and sex of the individuals), resulting in a highly heterogenous population in terms of growth rates. Growth interruption cannot be detected solely by micro-increment observation, causing a major issue for cross-calibration with recorded temperatures, sclerochronological estimation of growth and isotopic profiles. For palaeo-environmental application, we recommend to consider that there is no general population pattern, even at a micro-habitat scale.

2.1 Introduction

Sclerochronology and sclerochemistry applied to mollusk shells provide valuable informations about paleoenvironmental and paleoecological conditions, such as water temperature (Goodwin *et al.*, 2003; Prendergast and Schöne, 2017), seasonality (Ferguson *et al.*, 2011; Surge and Barrett, 2012) or phytoplanktonic dynamics (Lorrain *et al.*, 2000; Thébault *et al.*, 2009). In addition to these environmental informations, ecofacts found in archaeological shell middens, made of kitchen waste from past coastal populations, provide anthropological information about seasonal shellfishing (Burchell *et al.*, 2012; Killingley, 1981; Loftus *et al.*, 2019; Mannino *et al.*, 2002) and subsistence practice (Andrus and Thompson, 2012), or highlight anthropogenic overexploitation events (Mannino and Thomas, 2002, 2001).

However, the biology and the growth patterns of the considered species need to be well-known, and as the information is recorded in shell carbonates, growth rate modulation will alter resolution of records through carbonate precipitation rates. As growth varies through different forcings, several kinds of growth structures can be studied, within a single species and among the different mollusk species (Clark, 1968; Pannella and MacClintock, 1968). For example, the great scallop (*Pecten maximus*) forms annual growth ring in winter (Mason, 1957) but also shows micro growth rings formed at a daily rhythm (Chauvaud *et al.*, 1998). The timing of micro-increment formation is species-dependent, as the pectinid *Comptopallium radula* (Thébault *et al.*, 2006) and the venerid *Ruditapes philippinarum* (Poulain *et al.*, 2011) show a 2 days periodicity, while scallops, as many bivalves, exhibit a daily periodicity. Growth increment formation is influenced by environmental stressors, such as reduced growth in response to low or high temperature, food availability, presence of predators, etc.. Endogenous rhythm, such as reproduction cycle, can also lead to a reduced growth. The timing of seasonal

growth interruption that demarcate annual growth checks can vary between individuals from different populations and in the same populations.

Patella vulgata, a gastropod inhabiting European rocky shore, is a particularly convenient model for paleo-studies, as this species is abundant in most of Western European Atlantic shores and is one of the few predominant species in European archaeological shell middens (Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2011; Mellars and Payne, 1971). However, this species shows highly variable life history traits, in terms of recruitment, growth, maximum size and lifespan (Lewis and Bowman, 1975). Highly diverse micro-habitat can explain this variability, in terms of tidal level, hydrodynamic conditions, presence of mussels or barnacles (Santini *et al.*, 2019), fucoid canopy, bedrock configuration (Lewis and Bowman, 1975; Thompson, 1980). *Patella vulgata* population density is also one of the growth rate regulating factor, limiting the access to available food (Ballantine, 1961), as the presence of other limpet species does (*Boaventura et al.*, 2002).

Surge *et al.* (2013) studied the shell of *Patella vulgata* at different biogeographic zones. They used oxygen isotope ($\delta^{18}\text{O}$) time series as a proxy for seawater temperature (SST) to identify the season of slowed growth, and hence, annual growth checks. Shells from the cold-temperate biogeographic province slow growth in winter when water temperature is low, whereas specimens from the warm-temperate zone slow growth in summer when water temperature is high. A mixed pattern occurs in shells near the boundary between these two biogeographic provinces. In contrast, Borges *et al.* (2016) observed no annual growth checks in shells from an area just a few tens of kilometers away. Similarly, a study in eastern Channel (Choquet, 1968) also shows no significant growth stop (except for older individuals) but only growth modulation with two maximum in spring and autumn and two minimum in summer and winter. At last,

Thompson (1980), which studied population dynamic of *P. vulgata* in southwestern Ireland reports local differences in growth rates among different populations, with most of them growing continuously all year long excepted for one population, composed of bigger and older limpets, showing negative growth reflecting shell erosion in large specimens. Hence, a detailed understanding of growth pattern for each studied species, and a detailed grasp of annual growth rate variation are needed to achieve reliable sclerochronological and sclerochemical studies on archaeological shells for palaeo-environmental or anthropological purposes, as noted Bailey *et al.* (1983).

As seen before, *Patella vulgata* shell exhibits annual growth rings when environmental conditions are harsh enough to induce one (Ambrose *et al.*, 2016; Surge *et al.*, 2013). However, our study area (Iroise Sea, Finistère, France) is roughly in the middle of the species geographic range, which run from Scandinavia to Gibraltar, and shows particularly temperate temperature. Thus the annual ring formation is not constant and cannot be used to determine precisely the age of the individuals. High resolution growth rings are also formed in the outer calcitic layer m+2 (for a detailed description of the *Patella vulgata* shell, see Figure 2.1 and MacClintock, 1967). According to some authors, two distinct rhythms overlap : a semidiurnal lunar daily micro-growth increment, which is controlled by tide, and a fortnightly formed growth line, controlled by lunar cycle and its impact on tides (Antoine and Quemerais-Pencreac'h, 1980; Ekaratne and Crisp, 1982; Fenger *et al.*, 2007; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2017). According to Antoine and Quemerais-Pencreac'h (1980), neap tides induce a reduction in the number of formed micro-growth, with days with a continuous growth, and with a number of micro-increment which is lower than the number of low tides on the considered periods. However, this work is based on the detailed study of only one shell, and no marking experiment has been realized, but only observation on acetate peel from shell cross-section. Ekaratne and Crisp

(1982) implemented four different marking methods on *Patella vulgata* to assess the rhythm of micro-increment formation, but all of them are based on a stress-induced growth interruption (cold shock, scalpel blades cuttings, 72h immersion, carbonic anhydrase growth inhibition) recognizable through a discontinuity in the shell. A surprising result of this studies is that all the shells show clear and regular banding, with an exact correspondence of number of micro-growth increment with number of emersion, with virtually no influence of the marking method, and even with some individuals showing more micro-increment than the number of emersion experienced by the shell. In contradiction, Antoine and Quemerais-Pencreac'h (1980) observed about fifty shells, and could not find such a correlation even in the most clearly readable shell. This difference could result from the difference in tidal zonation of studied limpets, as they were collected in limits of neap high tides for Antoine and Quemerais-Pencreac'h (1980) while they were collected at mid-tide level for Ekaratne and Crisp (1982).

Thus, serious concerns remain unresolved concerning the influence of local environmental conditions on the micro-incremental growth of *Patella vulgata*, and the influence of tidal cycle and impact of seasonality on growth. Moreover, as the growth patterns in *Patella vulgata* seem to rely mostly on local environmental factor, a local growth assessment is needed to go further with isotopic studies on present-days and archaeological shells, as recommended by Bailey *et al.* (1983). If micro-banding is well constrained and regular among individuals for this species, it could be virtually possible to determine the death of the shell at a daily scale if coupled with isotopic profiles.

For the first time, this study aims to assess the modality of micro-increment growth in *Patella vulgata* shells in the Iroise sea, on the shore next to recently discovered shell middens, mostly composed of ancient *Patella* shells. Calcein incorporation in a calcifying structure such as a

mollusk shell produces a fluorescent mark which can be used to estimate the growth and the calcification process. This method has been widely used on different marine organisms, such as foraminifera (Bernhard *et al.*, 2004), bivalves (Lavaud *et al.*, 2013; Mahé *et al.*, 2010; McCoy Loria and Huato-soberanis, 2014) and gastropods (Ambrose *et al.*, 2016; Clarke *et al.*, 2004; Moran, 2000). These different studies show no effect of this fluorochrome on the mortality of studied animals, making it a suitable marker for high-resolution growth tracking. The objectives of this study are (1) to test the rhythmicity of micro-growth increment through the modulation of increment number and thickness and the comparison of frontside and backside of the shell and (2) to check the effect of environmental factors (sea water temperature and tidal cycle) on the growth of micro-increments in *Patella vulgata*.

2.2 Material and methods

2.2.1 Patelloid limpet shells structure

Shell structure of Patelloid limpets has been described in depth by MacClintock (1967), and the nomenclature proposed by this author is used here. Different microstructural layers of carbonates are identified depending to their relative disposition to the myostracum (which is the muscle scar on the shell), as described in Figure 2.1. Both calcite and aragonite are present in *Patella vulgata* shells, within distinct structures. From outside to inside of the shell, the different structures are, according to Fenger *et al.*, (2007) and MacClintock (1967) :

- m+3 : radial cross-foliated, made of calcite
- m+2 : concentric cross-foliated, made of calcite
- m+1 : concentric crossed lamellar, made of aragonite
- myostracum (m), made of aragonite

- m-1 : radial crossed lamellar, made of aragonite
- m-2 : irregularly foliated to radial cross foliated, made of calcite

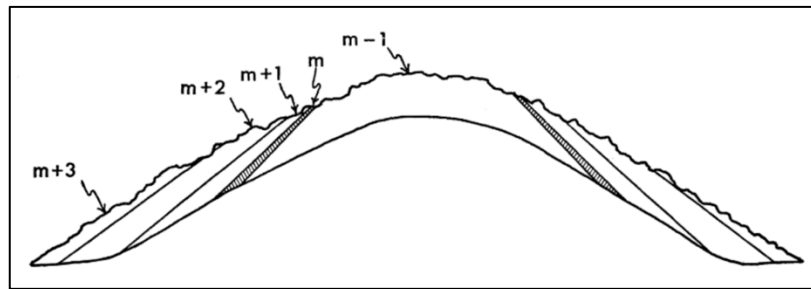


Figure 2.1 : Patella shell structure, from MacClintock (1967). All layers are named after their relative position to the myostracum (m). Dorsal layers are exposed to erosion. Studied layers in this study are m+2 and m+3.

2.2.2 Temperature monitoring :

To check the effect of local SST on growth, two temperature/salinity sensor (Hobo Ware U24) were deployed on the studied area at mid-tide level of Beniguet Island shore, from January 2017 to May 2018, recording data every 10 minutes. This shore shows semi-diurnal tides, and only temperatures around the high tide were used for this study, to reflect condition when limpets are covered by sea water. Temperatures 10 minutes before and 10 minutes after high tides in Le Conquet (which is the closest reference area) were averaged to obtain temperature the curve representing temperature conditions experienced by the limpets during their immersion.

2.2.3 Size/Age relationship

As the annual banding is not clear in our geographic area, complicating the reading of each individual ontogenic age, we tried to find a size/age relationship, or the absence of relationship, as a complementary tool with the annual banding to investigate the ontogenic age of each individual shell. A systematic collect of all limpets was done at three different periods (February, May and September), which are supposed to reflect three different stages of cohort recruitment and population structure for this species. Sampling consisted in three quadrat of 2 square meter each, randomly set on the shore, within the same area as the temperature sensor.

Limpets were identified at a species level, and only *Patella vulgata* shells were kept for this study. They were then cleaned and measured along the axis of greater length.

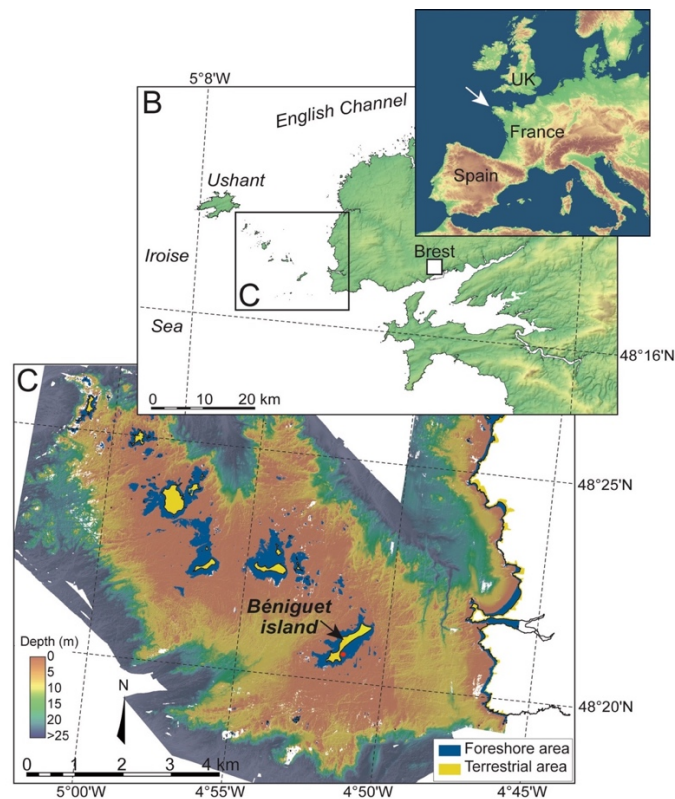


Figure 2.2 : Geographic localization of Iroise Sea and Béniguet island. Experimentation took places in a sheltered area of the southwest shore of the Island.

2.2.4 Preparing and identifying the four treatment batches

All the limpets were collected in proximity to the sensors, on Beniguet Island shore. A first batch of 25 limpets were carefully removed from the rock with a knife and then immersed in calcein solution. On the other side, two boulders supporting approximately 20 limpets were completely immersed in a 80 L tank filled with the marking solution mixed with local seawater, with no manipulation of the animals themselves to reduce stress. These two different treatments aim to assess the effect of removing the limpet from the substrate, as previous studies systematically removed limpets from their scar, constituting a potentially hard physiological stress, with a possible breakage of the periostracum which is a key-component of the biomineralization process in mollusks (Marin and Luquet, 2004). In order to avoid any reading

difficulty near the margin of the shell, two other treatments were applied on each batch previously identified. First group of limpets (fixed and removed) was once-marked while a second group of fixed and removed limpet received a second mark, separated from each other by two weeks. Each of the four different treatments was identified by a different color spot on the apex of the shell.

2.2.5 Immersion protocol

This protocol was designed to reduce the stress endured by the animals during the experiment, in order to keep the daily growth as close as possible to natural conditions. The specimens were immersed in marking solution in tanks that were situated along the upper shore close to the sampling station. Limpets were immersed in marking solution during rising tide, when the probe was covered by seawater, and were replaced on their habitat 6 hours later, to keep undisturbed the alternation of immersion and emersion periods. Limpets were immersed in an 80 L tank filled with local seawater spiked with the calcein solution. Final concentration of calcein in the tank was 150 mg.L^{-1} , a non-toxic concentration for the limpets : Clarke *et al.*, (2004) successfully achieved marking experiment with a 500 mg.L^{-1} concentration on Antarctic limpets. Tanks were also covered by local furoid algae to prevent sea water and animal from solar radiation and excessive heating. First marking experiment occurred on 2nd October 2017 and the second on 30th October 2017, to cover a full spring and neap tide cycle. Different treatments and growing period of each batch is summarized in table 2.1.

Treatment	First marking experiment	Second marking experiment	Recovery
Removed shells – Single Mark	October 2 nd 2017	-	-
Removed shells – Double mark		-	-
Boulder shell – Single Mark (CSM)		-	30 th October 2017
Boulder shell – Double Mark (CDM)		30 th October 2017	14 th November 2017

Table 2.1 : Marking experiment time table

2.2.6 Observation of micro-increment

Among the marked individuals, a large range of shell length was observed to investigate the impact of length and age of the shell on micro-growth pattern. Shells were washed and cut in 1.2 mm thick section along the maximum anterior-posterior growth axis and then polished on 1 μm diamond suspension grit. Shells were then observed under Zeiss LSM 780 confocal microscope at the microscopy service unit of Brest University. Fluorescence spectrum was manually divided to discriminate fluorescence from the calcein marks from the autofluorescence of the shell. For each shell, calcein marks were observed near the anterior and posterior margin, in M+2 calcitic layer. Distance between the two marks and between marks and edge of the shell were measured. Number and width of micro-increment were also measured for each shell, on both anterior and posterior margins, using ImageJ[®] software. Single marked shells are identified with the abbreviation CSM (Calcein Single Mark) and double marked shells with CDM (Calcein Double Mark). All the studied individuals were then numbered, but number 9 is not presented here, as it had no significant and measurable growth marks.

2.3 Results

2.3.1 Temperature monitoring

As sensor records temperature constantly, distinguishing emersion and immersion periods is crucial for the purpose of this study. Only temperature framing the high tide (10 minute before, at the exact time and ten minutes after the high tide) were considered, according to Le Conquet (reference harbor distant of 3 nautical miles from the Beniguet Island, Finistère, France) tide indication. Marking experiment started on October 2nd 2017 and ended on November 15th

2017. Recorded temperatures for this period are represented on figure 2.3. These records show regular decrease of water temperature during the experiment, from 15.5 °C in early October to 13.5 °C in mid-November, with a minimum at 12.49 °C on November 13th (Figure 2.3).

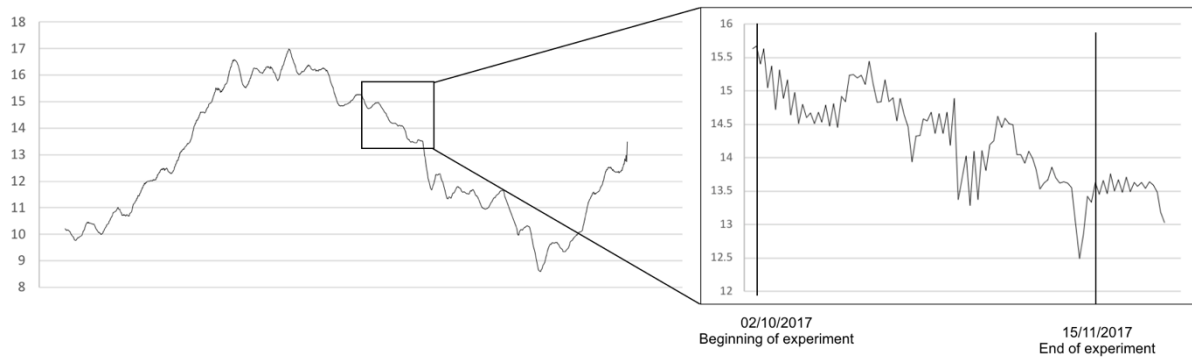


Figure 2.3 : Recorded temperatures on Beniguet Island shore between January 2017 and May 2018

2.3.2 Population structure and size/age relationship

The exhaustive collect and measurements of limpet shells on the shore of Béniguet Island aims to assess the link between the size of the shell and the age of the individual through the identification of size classes, supposed to represent each year recruitment. The results are presented in figure 2.4. The first collect took place in February, and four size classes were identified according to the successive maximum method. The first size class is around 14 mm long, the second one is at 28 mm, the third one at 38 mm and the last one concerns biggest individuals around 52 mm long. Each class is supposed here to represent the shells aged of 1, 2, 3 and 4 and more years old. For the second collect, only two groups were identified, with a first size class 16 mm long, all the others individuals being grouped together in another big class running from 24 to 56 mm. Finally in September, a small class is still identified (6 mm), the rest of the population showing a rather regular distribution from 12 to 50 mm. The density was close for the February and May sampling (21.8 and 20.3 limpet per square meter

respectively) but higher for September (35.5 limpet per sq. m.). The mean length of the shells was 30.4 mm in February, 36.9 mm in May and 27.0 mm in September.

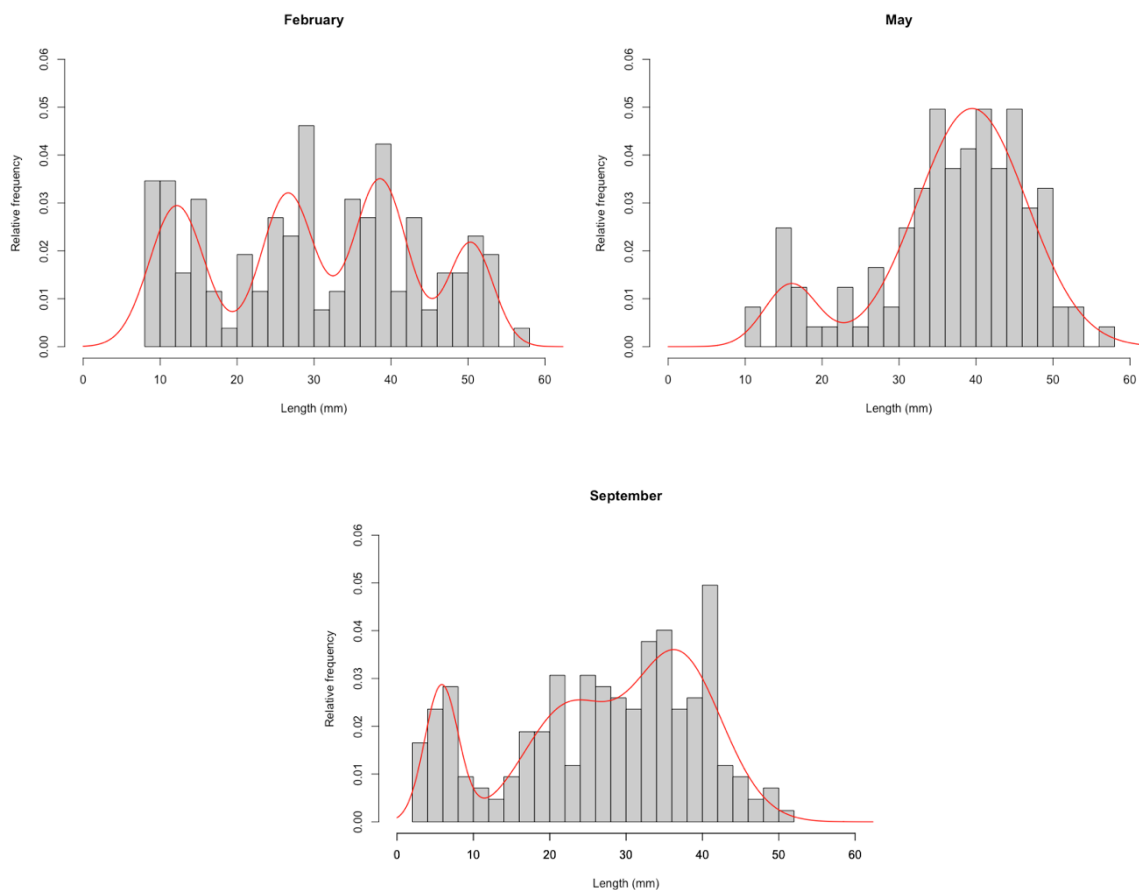


Figure 2.4 : Frequency diagram of *Patella vulgata* shell length, each graph representing a surface of 3x2 m². The number of collected shells is 131 in February, 122 in May and 213 in September.

2.3.3 Shell observations and growth marks count and measurement

Unfortunately, none of the removed limpets were recovered for the second marking experiment, while all the non-removed limpets remain on their rocks and have been retrieved. All the recovered shells show calcein marks, highlighting no growth cessation (or a fast growth recovery) and an efficient calcein incorporation in mantle cavities and thus in precipitated shell carbonates, as the calcein was available only during the six hours of experiment (figure 2.5). However, micro-increment counting and inter-marks measuring show highly variable results,

both among different individuals or within the same individual, along the growth axis (between the anterior and posterior side of the shell). For each shell, number of increments was counted, every increment width was measured and overall shell length between the two successive calcein marks were also measured.

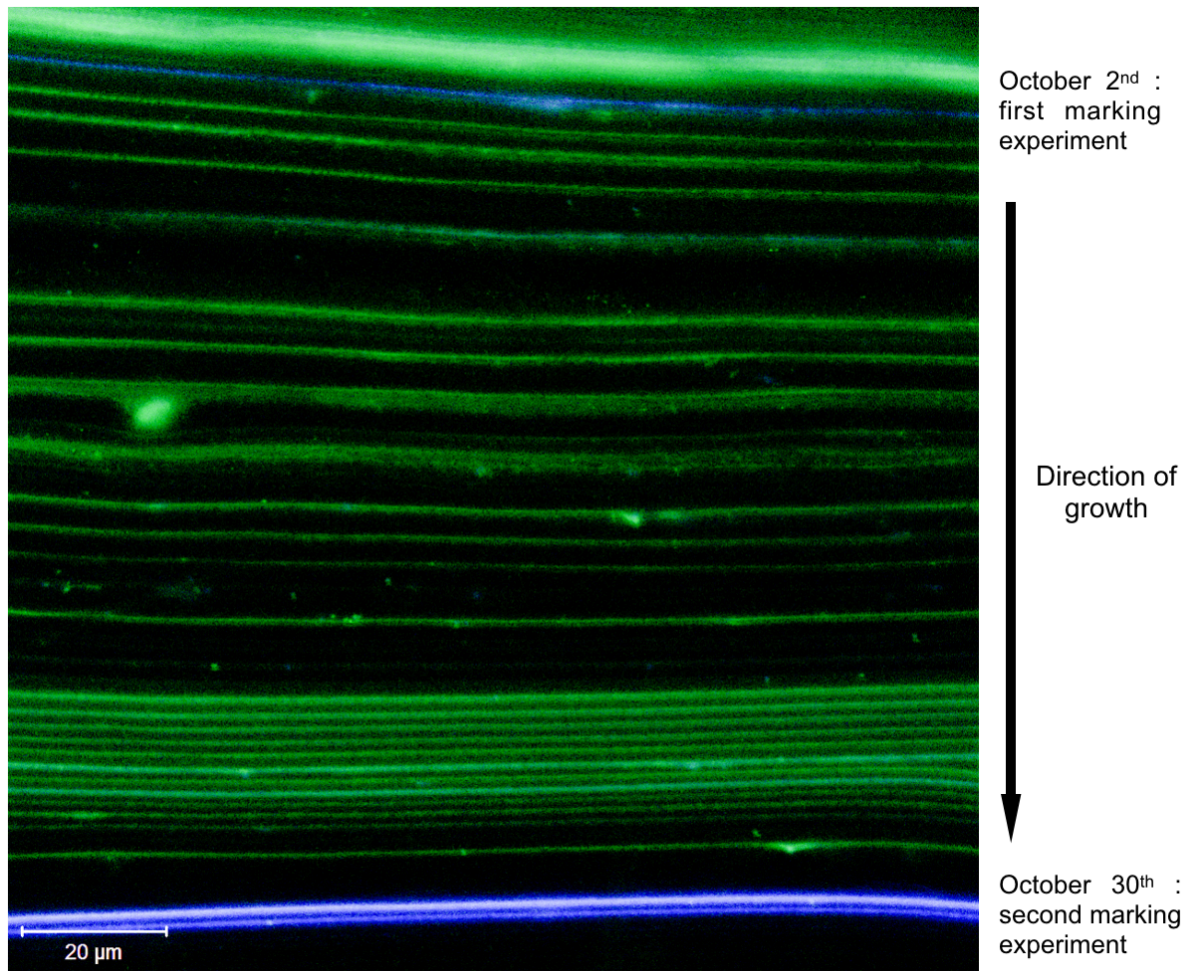


Figure 2.5 : Confocal microscopy image of calcein marking in posterior side of CDM-03 shell. Green lines represent autofluorescence of the shell (accumulation of organic matrix) under 405 nm laser exposure and blues lines represents calcein marks observed under 458 nm laser exposure.

Distance between the two calcein marks or between calcein mark and margin (for single marked shells) has been measured, for anterior and posterior side. The growth margin of some shells were sometime damaged by resin inclusion or during the polishing process, inducing some uncertainties when counting and measuring the growth increments on this part of the shell.

For the posterior side of single marked shells, the length between the calcein mark and the margin of the shell represents 28 days of growth and range from 25.8 μm for CSM-04 to 49.3 for CSM-08. Only CSM-08 shows significant growth on anterior side, with 21.2 μm . For double marked shells, distance between calcein marks ranges also represents 28 days of growth. On the posterior side, the slowest growing shell is CDM-01 with 10.3 μm while the fastest growing shell is CDM-11 with 116.0 μm . Another distance is also measurable for these shells: the distance between the second calcein mark and the margin, even if it induces some uncertainties. This second series of measurement represents 14 days of growth and ranges from 14.6 μm for CDM-07 to 61.1 μm for CDM-11. CDM-13 shows no significant growth during this second part of experiment. For the anterior side of these individuals, in between marks growth ranges from 8.9 μm (CDM-12) to 114.3 μm (CDM-08). On the second part of experiment, CDM-01 is the least growing shell (7.5 μm) and CDM-05 is the fastest growing shell (41.4 μm). For the 7 individuals for which data are available on both sides of the shell, the posterior side shows a faster growth than the anterior one, with a shell length between calcein marks being significantly higher on posterior side (Wilcoxon's test, p-value = 0.12, figure 2.6). CDM-08 is the only shell with comparable growth on both sides (126.6 μm on posterior side and 136.8 μm on anterior) while CDM-07 shows the highest differences, with the best posterior growth for double-marked shells (171.3 μm) and the most reduced growth on anterior side (14.6 μm).

For single-mark shells, number of measured micro-increment on anterior side of the shell is 19 for CSM-04 and 27 for CSM-08. For anterior side, only CSM-08 shown readable micro-increment, with 16 measures. Double marked shells micro-growth increment have also been observed. For posterior side, number of micro-increment ranges from 7 for CDM-01 to 49 for CDM-13. On anterior side, it ranges from 6 to 34 for CDM-07 and CDM-08 respectively. For several shells (CDM-01, CDM-04, CDM-10, CDM-13), growth marks cannot be counted and measured, due to lack of growth.

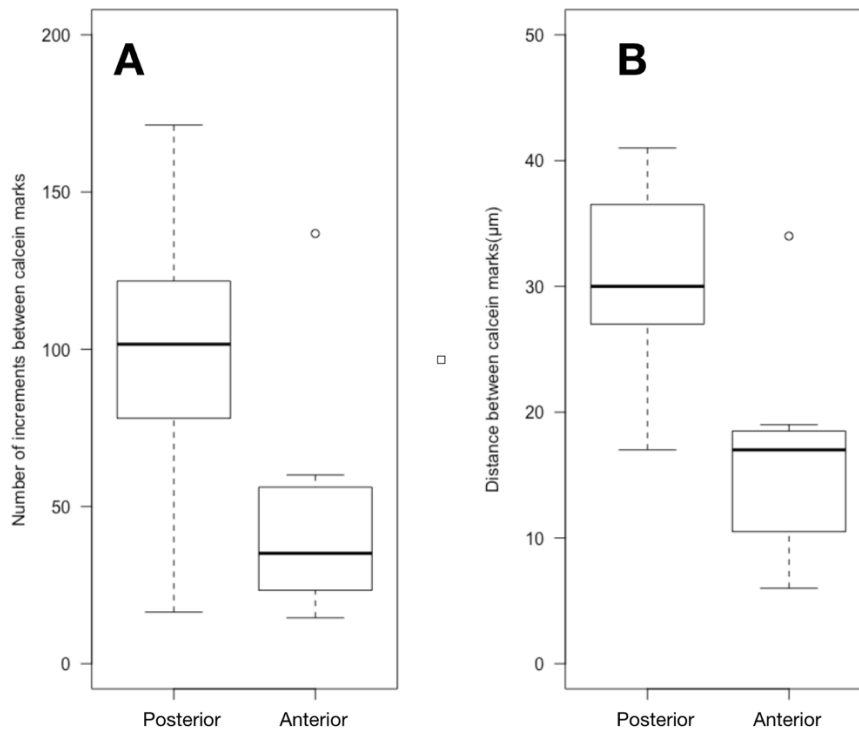


Figure 2.6 : A) Comparison of shell production (distance in μm between the two calcein marks, representing 28 days of growth) of all the studied shells between the posterior side of the shell (left) and the anterior side of the shell (right). B) Comparison of number of increment produced between the marks for all the studied shells, on posterior and anterior sides of the shells.

The width of micro-increment is also highly variable. CSM-04 shows the widest increments, with an average of $18.8 \mu\text{m}$ gap between each ridge (20 increments measured) while CDM-04 have the most reduced growth with $1.0 \mu\text{m}$ wide increments (12 increments). Among the shells with available data on both sides, the number of produced micro-increment is not significantly different between anterior and posterior side of the shell (Wilcoxon's test, p-value = 0.02, figure 2.6). CDM-08 shows the best fit between anterior and posterior side, with 30 on posterior side and 34 on anterior one. Posterior increments width are summarized on figure 2.8, except for CDM-08 which is presented in details in figure 2.10

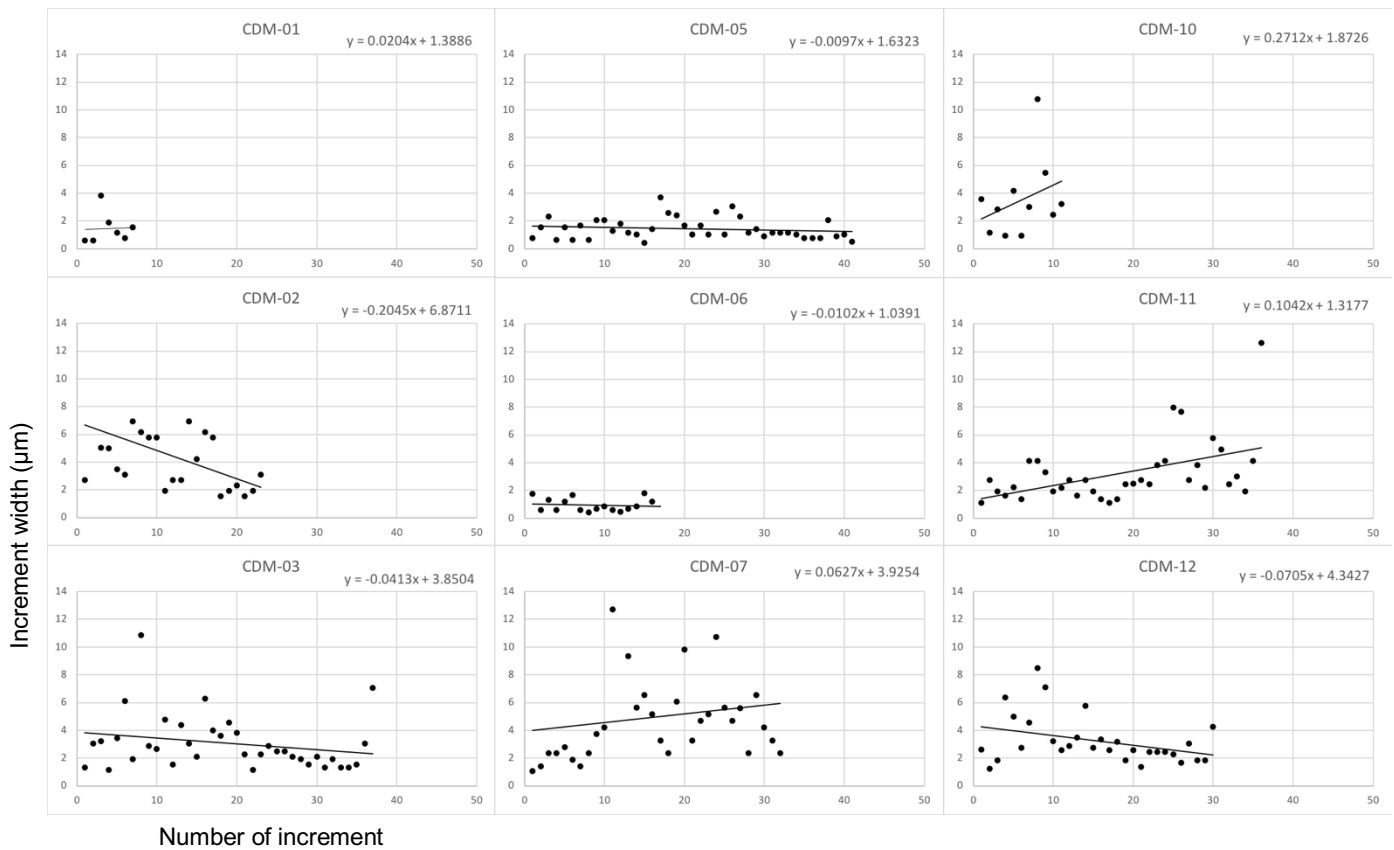


Figure 2. 8 : Increment width measurements series on posterior side of each studied shell except CDM-08, which is presented in detail in figure 2.10.

2.4. Discussion

2.4.1 The lost limpet batch

On the second field marking experiment, none of the removed limpets could be found. Different reasons could explain this. The first one is the mobility of these animals on the shore. Moreover, *Patella vulgata* shows a particular behavior, called “homing” and consisting of foraging around for food and coming back at the exact same place, where the shell fits perfectly with the rock, even if the timing of the foraging period depends on geographical location (Gray and Naylor, 1996). As the removed limpets were not replaced exactly on their scar after being manipulated, they may change their homing behavior and migrate to a more suitable place. As noted by Blackmore (1969), most of the larvae recruitment occurs in low tidal level shores, with

colonization of upper levels by older limpets, highlighting the ability of this species to migrate to more suitable place. As the limpet shell fits closely to the substrate, disturbing this homing behavior produce significative stress and could also induce an increased mortality rates due to an increased exposure to birds (Coleman *et al.*, 1999), crabs (Lowell, 1986) and fish (Silva *et al.*, 2008). Finally, during the marking experiment (2nd October – 15th November 2017), two gale weather events hits the Molène Archipelago, with strong winds above 100 km/h and wave height reaching 10m in open sea. These events induced massive seaweed strands, sometimes one meter thick, on the field of experiment, complicating the limpet recovery.

2.4.2 Determining the age of shells

Two different approaches were used in this study to determine the age of the shells, as older shells are supposed to have lower growth rates and longer growth interruption (Thompson, 1980). The first one was the determination of a size/age relationship through the methods of successive maxima. For the first sampling in February, results might indicate a clear relationship, with four identified cohorts corresponding to four recruitment seasons. As limpets spawn in autumn and winter after a long gonad maturation in summer (Blackmore, 1969; Lewis and Bowman, 1975; Thompson, 1980), *P. vulgata* larvae were not detected in this winter sampling. The first cohort is composed of 1 years-old limpets, measuring between 8 and 14 mm. The second cohort is composed of 2 years-old limpets, measuring 24 to 30 mm long. The third cohort concerns 36 to 40 mm long shells and finally a last cohort is composed of 4 years-old and older limpet, measuring more than 45 mm long. However, this pattern could not be applied for the two other sampling periods. In May, a first cohort can be identified around 14 to 18 mm, and can be linked to 1 years-old cohort of February, with a few months of growth behind them. The three other older cohorts however could not be found in May, and the maximum frequency of length is around 40 mm. In September a young cohort is detected,

composed of 2 to 10 mm long shells. This cohort is probably composed of individuals fixed to the rocks last winter but too small to be detected. These younglings grew during spring and summer months to reach this size, which is just below the size of this class in February (8 to 14 mm), as growth is reduced in winter (Choquet, 1968). The 2 years-old and older cohorts are not clearly distinguishable, supposing differences in growth rates from one shell to another, as noted by several other authors (Ballantine, 1961; Blackmore, 1969; Lewis and Bowman, 1975; Thompson, 1980). Thus, young fast growing limpets and old slow-growing limpets may have the same size, invalidating the hypothesis of a functional size/age relationship as a tool to investigate the age of our shells.

The second approach to get this information was the annual banding, as several authors noted this feature in the shells of limpets from Shetland Island (United Kingdom), Norway, Bay of Biscaye, Channel and North Sea (Ambrose *et al.*, 2016; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2017; Surge *et al.*, 2013). However, as this annual banding can occur in winter, in summer or both, comparison with isotopic $\delta^{18}\text{O}$ is necessary to ensure the timing of growth cessation. This work is currently being done for our study area (Cudennec *et al.*, in prep.), but as Iroise Sea is less contrasted than northern or southern regions, annual growth cessation seems to occur only on older shells. And as older shells are not necessarily bigger shells, this question of precise determination of the age of the shell is still open. This is problematic for this present study, as the age is probably one of the most important factor explaining the growth rates of our shells, but it remains beyond our reach. Ballantine (1961) already faced the same problem a few decades ago : *“limpet populations (at least in the larger sizes), nor do the limpets in Britain have recognizable annual growth rings in their shells, Age must therefore be measured by following individual limpets over a period of time and noting the increase in size.”*

2.4.3 Marginal growth

In previous studies, growth is generally accepted as the augmentation of anterior-posterior shell length, as considered by Cabral (2007) for example. But this definition, even if useful for population studies, cannot be directly transposed on sclerochronological works as the micro-growth rings are considered on each margin of the shell, on both anterior and posterior side. Furthermore, due to the conic shape of the shell, shell growth (as an anterior-posterior axis elongation) cannot be considered as the addition of growth of each margin of the shell. Thus, the marginal growth is considered as the distance between two temporal milestones on the margin, such as the two calcein marks or the distance between a mark and the shell margin. It varies from a shell to another, and these differences could not be explained by the environmental factors, such as SST or tidal coefficient, as all the studied limpets come from two closely located boulders, representing less than 1 square meter of shore. Only the very local micro-habitat occupied by each limpet could have an influence on the thermic conditions endured by the animal, as reviewed by Seuront *et al.* (2018). But these differences should occur only when limpets are aerielly exposed, as sea water is a much more buffered environment. Moreover, limpets are thought to grow only when they are immersed, each growth increment representing a one tide growth (Antoine and Quémenerais-Pencreac'h, 1980; Ekaratne and Crisp, 1982; Fenger *et al.*, 2007; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2017). All limpet specimens that were still attached to boulders during the calcein treatments should have been subjected to the same seawater temperature during each tide. The observed variability may be caused by the relative age of each specimen, but without this information (see 4.1 section) it is for the moment not possible to characterize the effect of it. It may also be explained by the sexual differentiation of limpets, as this species is protandric. However, sex of the different limpets were not checked during this study, and no general rule allows to extrapolate the sex of the animal from the size of the shell, as the L_{50} (the shell length at which the sex ratio is 50:50) depends on local condition, such as

the limpet density (Borges *et al.*, 2015a). In some particular conditions, limpet remains male for their whole life, while other never experience a male stage, and switch directly from neutral to female (Borges *et al.*, 2015b). So, even if the sex of each individual could have an influence on its growth, through the energy allocation for gonad maturation for example, it is not possible to test this hypothesis for this current work. As mentioned before, the ontogenic age of the shells is probably one of the key factor influencing the growth rates, even if for the moment a precise determination of the age of each individuals is not possible in our study area. However, the growth rates variability from one shell to another supports the idea of no linkage between age and size of the shell, as CDM-07, one of the largest shell of our set, is one of those who have the strongest growth (171.3 μm of marginal growth in 14 days on the posterior side, while the average is 80.0 μm).

The difference of growth between anterior and posterior side at a month scale is congruent with the fact that both sides are not equivalent, as the apex of the shell is always shifted to the front of the shell on all of the European limpet species (Cabral, 2007), leading to an asymmetrical conic shape. However, even if this difference of growth is a general trend, and even if all the studied shells show uncentered apex, some shells have a similar growth on both sides, and two shells (CDM-06 and CDM-07) have a slightly stronger growth on anterior side.

2.4.4 Micro-incremental growth

While the shell production was determined with calcein marks, which show no ambiguity once they are detected, the micro-incremental measurement relies on a series of measurements from an increment limit to another, causing different uncertainties. Those limits, constituting the semidiurnal growth lines, are traditionally considered as an accumulation of organic matter due to a slowdown in growth (Gordon and Carriker, 2017). Thus, in case of continuous growth over

a short period, these growth lines cannot help us as a functional temporal milestone, some lines being missing. In the same way, in case of cessation of growth, some periods of times are not recorded in the shell. Those uncertainties lead to an under-estimation of growth lines, as both aspects of the problem (continuous growth or contrary tides without growth) result in a reduced number of growth lines compared to the hypothesized timing of formation of one increment by tide. On the other hand, we found no source of growth lines overestimation. Is it possible to test this in our observations, as shells showing the highest number of growth increments being supposed to be the closest to a theoretical growth periodicity. The present double marking experiment has been running for 28 days, representing 56 low tides. No shell has 56 increments, but the closest individual is CDM-13 with 49. Eight of the twelve studied shells have a number of micro-increment higher than 28, suggesting a disturbed semidiurnal (tidal) rhythm of formation, following the hypothesis of Antoine & Quemerais-Penchreac'h (1983) of one increment per tide, excepted for neap tides conditions (continuous growth). None of the shells studied here has a perfect correspondence between the number of growth increment and the number of emersion, as proposed by Ekaratne and Crisp (1982). A daily growth increment hypothesis is discarded, as most of the shells show higher number of micro-increment than elapsed days. A hypothesis searching for an environmental driver with a rhythmicity higher than the daily cycle but lower than the tidal rhythm could be formulated, but the question of individual variability remains. The timing of increment formation cannot be linked to the size of analyzed shells (Figure 2.9, $r^2 = 0.0035$), and the environmental conditions are relatively close, at a boulder's scale. It could be linked to the age of the shell, but this information is not accessible for the moment.

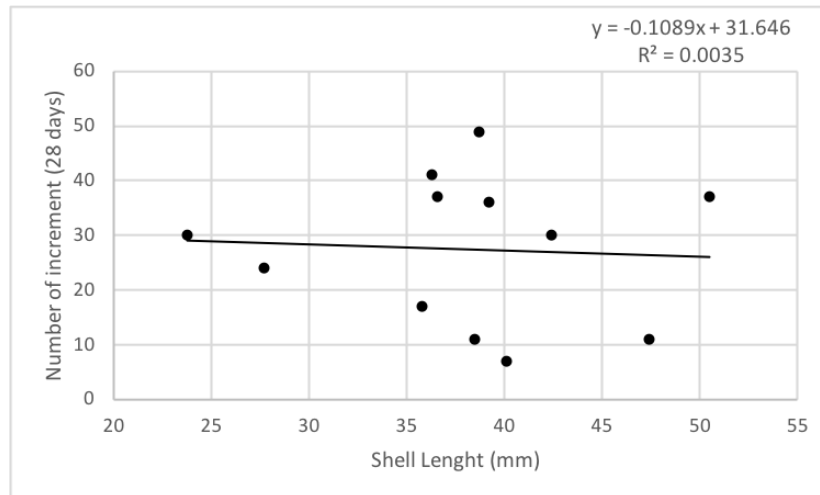


Figure 2.9: Ratio between the number of increments and shell length.

2.4.5 Anterior-posterior comparison

We investigate differences between anterior and posterior side of the shell, to assess if both sides can equally be used as environmental archive. The shell showing the best correspondence between these two measurement series is CDM-08 (figure 2.10), with 30 increments on posterior sides and 34 on anterior side. It is possible to say that this shell is the closest one to a theoretical growth, and that the process which drives the increment formation is the same on both sides. Moreover, the posterior side shows less increments, but at least two of them are surprisingly wide ($n^{\circ}17 = 7.7 \mu\text{m}$ and $n^{\circ}28 = 9.3 \mu\text{m}$). It could result of a missing growth mark, each increment representing a continuous growth, overlapping on two consecutives tidal increments. This could lead to an estimation of 32 increments for the posterior side and 34 on the anterior one. This is supported by the fact that both anterior and posterior sides show close pattern of growth variation, with a minimal width at the 10th increment, a peak around 18 and then a regular decreasing of increment width. This pattern concerns only one shell, but all other observed pattern could derive from it, as the shape of the limpet shell adapts to the shape of the substrate (Garrity and Levings, 1983), inducing growth irregularities and local disturbance in shell calcification. Most of shells have a higher growth on posterior side and CDM-07 have one

of the highest number of increments on posterior side (37) but one of the lowest on anterior side (6), showing the most contrasted growth within a single shell. This is consistent with the fact that the shell is not a cone with a flat base (the morphology of the shell follows the shape of the substrate). Moreover, the apex is not centered in this species, but slightly frontside (Cabral, 2003), inducing an asymmetrical growth.

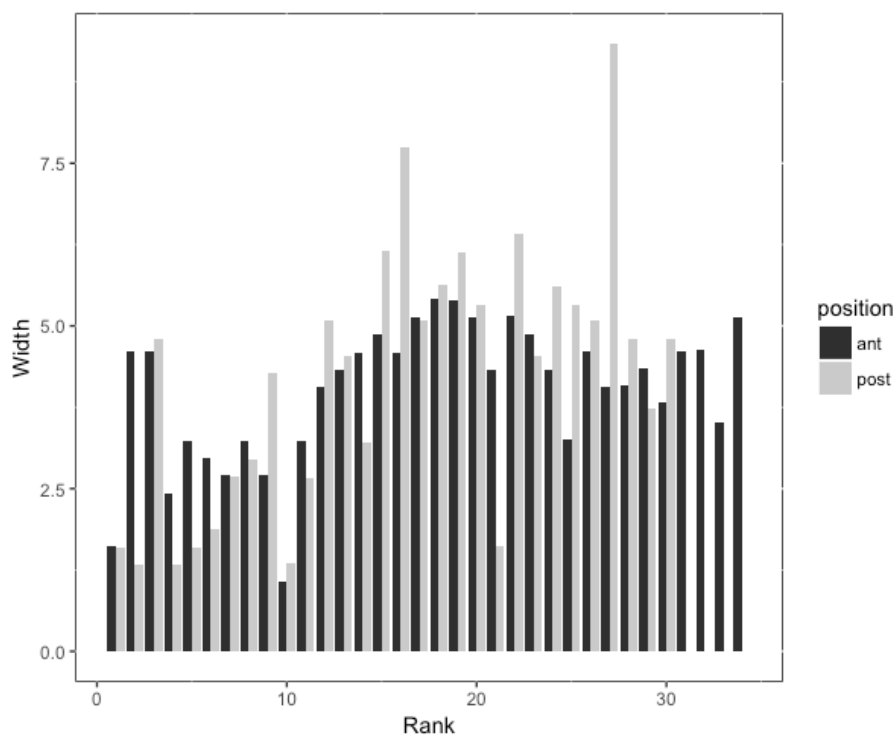


Figure 2.10 : rank comparison of increment width (μm) on anterior and posterior sides of CDM-08 shell.

2.4.6 Effect of environmental factor on growth

The widths of increments have also been measured, each micro-increment being supposed to represent one tidal growth, with some tides not represented in the increment series. October is supposed to be the end of maximal growth seasons, with decreasing growth rates compared to spring and summer month. Ekaratne and Crisp (1984) observed high growth rates ($26.4 \mu\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$) during the optimal growth period (from March to July 1980), so it is not surprising for our observations to be slightly lower than that. The overall mean daily shell production in our

observations (as the distance between calcein marks divided by 28 days of growth) is $2.9 \pm 1.9 \mu\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$ for the posterior side and $1.7 \pm 1.6 \mu\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$ for anterior side. As the recorded SST is regularly decreasing all along the experiment, from 15.5°C to 13.5°C , we could hypothesize a regular decreasing growth rate correlated to this temperature, recorded as a decreasing incremental width. Increment width shows no clear pattern, as 4 shells (CDM-04, 07, 08, 10 and 11) have an increasing incremental width during the experiment, two shells (CDM-01 and CDM-13) remain stable and only three shells (CDM-02, CDM-05 and CDM-12) have a decreasing incremental width pattern. Thus, tidal SST does not seem to be the main driver of tidal growth, as all the analyzed individuals are supposed to be surrounded by homogenous sea water, all animals being gathered in a few dozen square centimeters area.

Tidal coefficient is another factor that could induce variation in micro-incremental growth. As our individuals were living around mid-tide level, this coefficient has almost no effect on the immersion/emersion cycle, but on the time of the day at which animals are aerielly exposed. At the geographical position of Beniguet island, in case of low tidal coefficient (neap tides), low tides are supposed to occur around 6.00 a.m. and 6.00 p.m., while in case of high tidal coefficient (spring tides), low tides occur at midday and midnight. Thus, spring tides may cause a stronger physiological stress, as midday and midnight temperature are more likely to reach extremes, beyond limpets thermal tolerance (Chapponon *et al.*, 2016). During our experiment, two spring tides events occur, with tidal coefficient beyond 90. First one occurs between October 5th and October 9th, with a maximal coefficient of 104 on October 7th. Second one happens on October 19th, 20th, 21th, with a maximal coefficient of 94. As noted above, these two events could have led to a reduced growth, but no growth marks specific to these events have been noticed on shells. However, as number of increments is always lower than number of emersion, we can hypothesize that growth interruption occurs but cannot be visually detected

on confocal images. Tidal coefficient variation could also lead to behavioral variations, as limpets are known to have specific activities during high tides and low tides. Thus limpets are supposed to forage at different periods of the day, according to the tidal cycle. However, this temporal division does not seem to follow a universal pattern. Hartnoll and Wright (1977), who studied limpet from Isle of Man, noted that limpets remain on their scar during low tide and foraging activities are restricted to daytime high tides. Contradictory to this scheme, Lorenzen (2007) observed limpets feeding on macroalgae during night time low tides in Concarneau, France. Thus, differences in behavioral patterns could lead to differences in environmental condition experienced by limpets, as resting and foraging behavior occurring at different periods.

5. Conclusion

Calcein marking experiment on *Patella vulgata* is an efficient way to test growth hypothesis on intertidal context. All the studied shells show fluorescent marks, indicating the efficiency of calcein incorporation, but growth measurements (in terms of shell production and increment formation) are highly variable among individuals. The timing of increment formation varies from almost one increment per tide (49 increments for 56 low tides) to practically no growth (6 increments). The environmental factors which have been tested here (SST and tidal coefficient) do not adequately explain this variability, and as all the limpets experienced almost the same environment, this variability is probably not caused by a single environmental factor but rather by environmental and endogenous drivers. Micro-environments, sex change, behavioral patterns and competition may result to this growth heterogeneity. As a consequence to this, and as growth interruption cannot be clearly detected, it is at the moment not possible to use *Patella vulgata* for fine sclerochronological calibration as reported by Goodwin *et al.* (2001), using high resolution growth increment, isotopic profiles and recorded temperature. Isotopic analysis

of the shell remains the most reliable source of informations about seawater temperature conditions and growth rates of each shell which is the result of a specific life trajectory, reflecting all the features encountered in the intertidal zone and all the responses developed by this species to flourish in this highly spatially and temporally contrasted environment.

Chapter III : Variations of the stable isotope ratios of carbon and oxygen of the *Patella vulgata* (Linnæus, 1758) shells according to the cotidal level of collect

Abstract

Isotopic investigations performed on carbonated shells from anthropogenic shell middens provides informations about past environments and cultural practices of the human populations who have built these middens. *Patella vulgata* is an intertidal gastropod that inhabit northwest Atlantic rocky shores and its shells are commonly found in European shell middens, constituting therefore a good candidates for isotopic studies. However, most of European coastlines are characterized by macrotidal ranges, and as an intertidal species, differences in immersion and emersion patterns from high shores to low shores may impact the isotopic signature of limpet shells, particularly through shell growth modulations.

In this study we compared carbon and oxygen stable isotopes of *Patella vulgata* shells from three different intertidal levels. We tested the correlation of growth with the intertidal level, if the SST reconstructions vary through the emersion gradient and if the altitude of living on the shore have an impact on the $\delta^{13}\text{C}$ values.

Our results demonstrates that there is no significant link between the altitude on the shore and the growth of the shell, as high shore and low shore shells were similar while medium shore shells showed a reduced growth and higher heterogeneity. The $\delta^{18}\text{O}$ results did not significantly differ from high intertidal level to low intertidal level, and the SST reconstruction were not significantly different. Thus, in the case of archaeological shells, the altitude of collect does not need to be taken in account for reliable SST reconstruction. However, the $\delta^{13}\text{C}$ scale from high shore (lower $\delta^{13}\text{C}$ values) to the low shore (higher $\delta^{13}\text{C}$), constituting a potential new proxy for the determination of foraging area concerning the shell midden studies.

3.1 Introduction :

The link between $\delta^{18}\text{O}$ of marine mollusks shells and the temperature of the seawater (SST) in which they grew is now established for several decades (Epstein *et al.*, 1953; Grossman and Ku, 1986), for a wide diversity of marine and estuarine habitat (Burchell *et al.*, 2014; Lavaud *et al.*, 2013) and for a growing number of mollusks, whether bivalves (Chauvaud *et al.*, 2005; Hallmann *et al.*, 2009; Wanamaker, 2007) or gastropods (Colonese *et al.*, 2012; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2015; Jolivet *et al.*, 2015; Parker *et al.*, 2017). The $\delta^{13}\text{C}$ of carbonated shells (systematically measured with $\delta^{18}\text{O}$) is influenced by several factors, including the variations of the $\delta^{13}\text{C}$ from inorganic dissolved carbon ($\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$; Killingley and Berger, 1979; Mook and Vogel, 1968) and from the incorporation of the metabolic carbon (Klein *et al.*, 1996; Lorrain *et al.*, 2004). Thus, two sources of carbon are identified in shells : DIC and metabolic carbon. The relative proportion of the sources depends on the age, size, sources of food and geographic area of the specimens (Beirne *et al.*, 2012; McConnaughey, 1989b, 1989a; Poulain *et al.*, 2010).

These isotopic signals, conserved in shell middens produced by humans along the worldwide coasts are a valuable source of informations about the past environments as well as the relationships the human populations had with the marine resources (Andrus, 2011; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2011). Intertidal species, which are easily accessible by foot are the most abundant in these middens. In the West-European middens and more specifically for the Iroise Sea shell middens, the limpet *Patella vulgata* is the most preeminent species of marine mollusks (Dupont, 2019; Mougne, 2015, 2019). However, interpreting these carbonated archives relies upon reliable informations about the way these shells records environmental signals. However *Patella vulgata* is still under-exploited as an environmental archive because of the important heterogeneity in growth, and the absence of general growth pattern, within a population (Bailey *et al.*, 1983; Ballantine, 1961; Blackmore, 1969; Jenkins and Hartnoll, 2001) or along the

biogeographic distribution of the species (Ambrose *et al.*, 2016; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2017; Surge *et al.*, 2013).

Different works have confirmed the feasibility of palaeo-climatic studies based on stable oxygen isotope analysis of modern and archaeological limpet shells (*Patella vulgata* : Fenger *et al.*, 2007, Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2017, Surge and Barrett, 2012, Wang *et al.*, 2012 ; *Patella caerulea* : Prendergast and Schöne, 2017 ; *Patella candei* : Parker *et al.*, 2017). However, none of these studies looks into the impact of the shore level on the isotopic signature, inducing a possible bias on the interpretation of archaeological palaeothermometry data.

The different intertidal area are characterized by differences in emersion and immersion rythms, which can induce differences in the calcification rates which is considered as an underwater phenomenon (Marin *et al.*, 2012) and this have been confirmed on *Patella vulgata* (Tagliarolo *et al.*, 2013). The fidelity of the oxygen isotopic profiles to the annual temperature records is mainly controlled by the growth of the shells (Goodwin *et al.*, 2003). About the oxygen, the main hypothesis tested here is to know if the $\delta^{18}\text{O}$ profiles are influenced by the tidal altitude on which the animal lives. If this is true, the palaeo-environmental reconstructions based on intertidal shells needs to be reconsidered in terms of collect levels on the shore, and the shells could be considered as a proxy of altitude of collect rather than an accurate palaeo-thermometer. If it is not, the limpet shells found in anthropogenic shell middens could be considered as a reliable archive for past SST, but oxygen could not be used to infer the altitude of collect and thus the habits of past human populations.

3.2 Material and method

The study site where animals were live-collected is situated on the shore of Beniguet Island (Finistère, France), in the vicinity of a sand dune where three shell middens mainly composed of *Patella vulgata* shells were uncovered during 2013-2014 winter storms, and are currently studied for palaeo-environmental purposes (Cudennec *et al.*, in prep). The island is a few kilometers away from the continent. There is no freshwater sources on it and it is considered under oceanic conditions, facilitating the interpretation of $\delta^{18}\text{O}$ data. $\delta^{18}\text{O}$ of the shells covaries with temperature and $\delta^{18}\text{O}$ of the seawater, the latter being mainly influenced by salinity (Andrus and Crowe, 2000; Andrus and Thompson, 2012; Burchell *et al.*, 2014; Epstein *et al.*, 1953). In absence of salinity variations, $\delta^{18}\text{O}$ is thus considered as a proxy for SST only.

3.2.1 Temperature records

Two Hobo Ware U24 sensor were deployed on the shore of Beniguet Island at the mid-tide level (40 cm above the mid-tide level) from January 2017 to May 2018 recording data every 10 minutes. In this geographic area, semi-diurnal tides induce that half of the records were in the air, and only temperature from ten minutes before to ten minutes after the high tide at Le Conquet (which is the closest reference area) were used for this study, to reflect the seawater conditions in which the limpets precipitate their shells. These records aim to check the accuracy of temperature reconstructions from $\delta^{18}\text{O}$ data, and to test the offset from isotopic equilibrium determined by Fenger *et al.* (2007) on our geographic area.

3.2.2 Shell collection

The studied limpet shells from Beniguet Island shore were collected on 02/15/2018. Three different shore level were determined according to the algal communities. The high intertidal level (HIL) is aerially exposed most of the time, and *Pelvetia canaliculata* is the predominant

algal species. The medium intertidal level (MIL), dominated by *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* is half-time underwater and half-time in the open air. The limpets of this shore level were collected in a close area around the sensors (see 2.1 section for more details). The lower intertidal level (LIL), characterized by *Laminaria digitata* and *Himanthalia elongata* populations, is emerged only during low tides.

The selected shells (three for each intertidal level) need to have a regular shape, with no marks of recalcification or reparations (O'Neil *et al.*, 2018), which could induce particular isotopic profiles and modified growth axis. As the growth is one of the major factor influencing the isotopic profiles, shells were selected in a narrow size spectrum of 40 ± 0.2 mm, despite the complexity of the size/age relationship for this species (see Ballantine, 1961; Choquet, 1968; Jenkins and Hartnoll, 2001; Lewis and Bowman, 1975 for more details about *P. vulgata* growth heterogeneity). A large shell is supposed to have a slowed growth, reducing the time step represented by each carbonate sample, while a small shell is fragile, and the number of carbonate samples (which is the same for every shell) may not cover a full year of growth. In the absence of clear annual growth checks in our study area (Ballantine, 1961; Choquet, 1968; Surge *et al.*, 2013), it is not possible to estimates the regularity of growth and the age of each specimen before having access to the isotopic data. Shells were cleaned, included in Araldite 2020 epoxy resin, cut along the longest growth axis through the apex in 1.2 mm slices and fixed to microscopic blades.

3.2.3 Stable isotope analysis

On each shell, 35 carbonate samples were collected along the growth axis, from the margin toward the apex in the crossed-foliated (m+2) and radial crossed-foliated (m+3) calcitic shell layers with a NewWave Research MicroMill equipped with a 300 μ m wide drill bit. For a

detailed description of the different shell structures of the *Patella vulgata* shells, see *Fenger et al.* (2007) and MacClintock (1967). Each powder sample weighted $60 \pm 20 \mu\text{g}$. The step between two samples was roughly $200 \mu\text{m}$: overlapping two points allows to get a better temporal resolution on the final profile. The samples were analyzed at the Pôle Spectrométrie Océan of the European Institute for Marine Studies (University of Western Brittany, France) on a KIEL IV carbonates device coupled with a Finnigan MAT-253 mass spectrometer, providing both carbon and oxygen stable isotope ratios ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$).

As the island is mainly under oceanic conditions and with no freshwater sources, the $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ was considered constant with a salinity of 34.5 PSU (practical salinity unit). The calcite-water relationship is defined by O'Neil *et al.*(1969) :

$$\text{SST } (^{\circ}\text{C}) = 16.9 - 4.38 (\delta_{\text{calcite}} - \delta_{\text{water}}) + 0.1 (\delta_{\text{calcite}} - \delta_{\text{water}})$$

According to *Fenger et al.* (2007), *Patella vulgata* does not precipitate its shell in isotopic equilibrium with surrounding waters, and a 1.01‰ positive offset needs to be applied to the raw data before transforming into SST. $\delta^{13}\text{C}$ data were not transformed.

3.3 Results

3.3.1 Annual temperature records

Aerial temperature were removed and only the high tide temperature data were kept, according to Le Conquet tide charts. To the annual cyclicity, a synodic cyclicity overlap, roughly corresponding to tidal cycles with two oscillations per month. During the recording period, the minimal SST was 7.79°C, on 02/12/2018. However, this is a punctual temperature, and does not represent winter conditions in Brittany. As each sample of carbonates represents few weeks of growth, it is unlikely that a SST minimum could be reconstructed from $\delta^{18}\text{O}$. The maximal SST was 19.03 °C on 06/16/2017, but one more time this punctual SST does not represent average summer conditions in Iroise sea. A smoothed SST curve, with a moving average covering few days on each step is more likely to look alike the isotopic profiles, under the assumption of a constant growth of shells across the year (Figure 3.1).

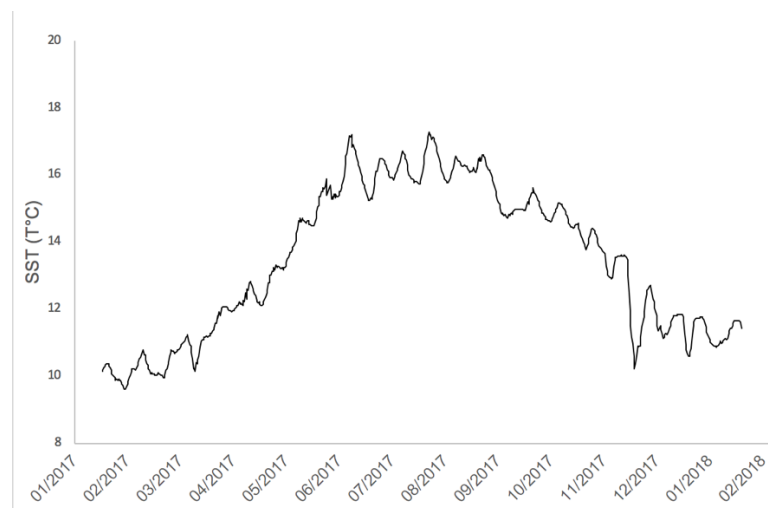


Figure 3.1 : Annual variations of seawater temperature recorded at high tide on the shore of Beniguet Island, from 01/26/2017 to 01/24/2018.

3.3.2 $\delta^{18}\text{O}$ annual variations and SST reconstructions

The $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ profiles obtained from systematic carbonate sampling along the growth axis of *Patella vulgata* shells are presented on figures 3.2 for the low intertidal level, on figures 3.3 for mid-intertidal level and on figure 3.4 for high intertidal level. All the analyzed shells show clear variations of $\delta^{18}\text{O}$, except the shell MIL-03 (figure 3.3). These variations can be assimilated to annual variations of temperature, and the differences from one shell to another can be interpreted in terms of growth rates variations: a shorter annual cycle (marginal shell length produced between two $\delta^{18}\text{O}$ maxima or minima) on the profiles is the result of a reduced annual growth, while smooth variations running over a longer distance of shell represents a higher growth rates. Once converted from $\delta^{18}\text{O}$ to SST data, each profile represents the thermal conditions in which the shell precipitates, except for shell MIL-03.

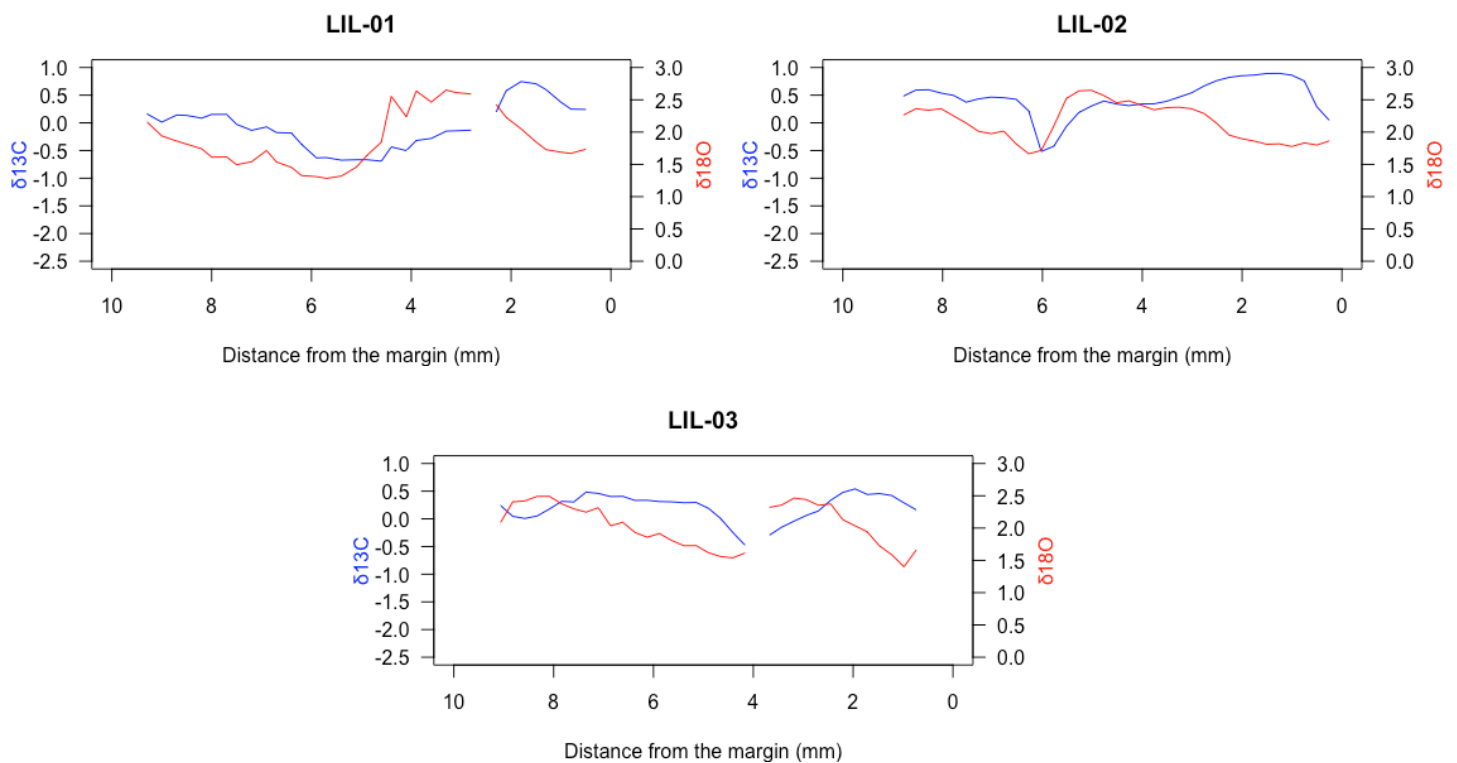


Figure 3.2 : $\delta^{18}\text{O}$ (red) and $\delta^{13}\text{C}$ (blue) variations of the three shells from the low intertidal level. Each shell was sampled from the margin (right) toward the apex (left). Isotopic ratios are expressed in ‰ relative to the VPDB carbonate standard.

The $\delta^{18}\text{O}$ values of the three low intertidal shells ranges from 1.28‰ to 2.65‰, from 1.25‰ to 2.79‰ for the medium intertidal level and from 1.22‰ to 1.53‰ for the high intertidal level. Once converted in SST data, the range of each level (considered as the minimal temperature of the overall data of each level) is 11.67°C – 16.20°C for the low intertidal level, 10.54°C - 16.87°C for the medium intertidal level and 10.82-16.60 for the high intertidal level.

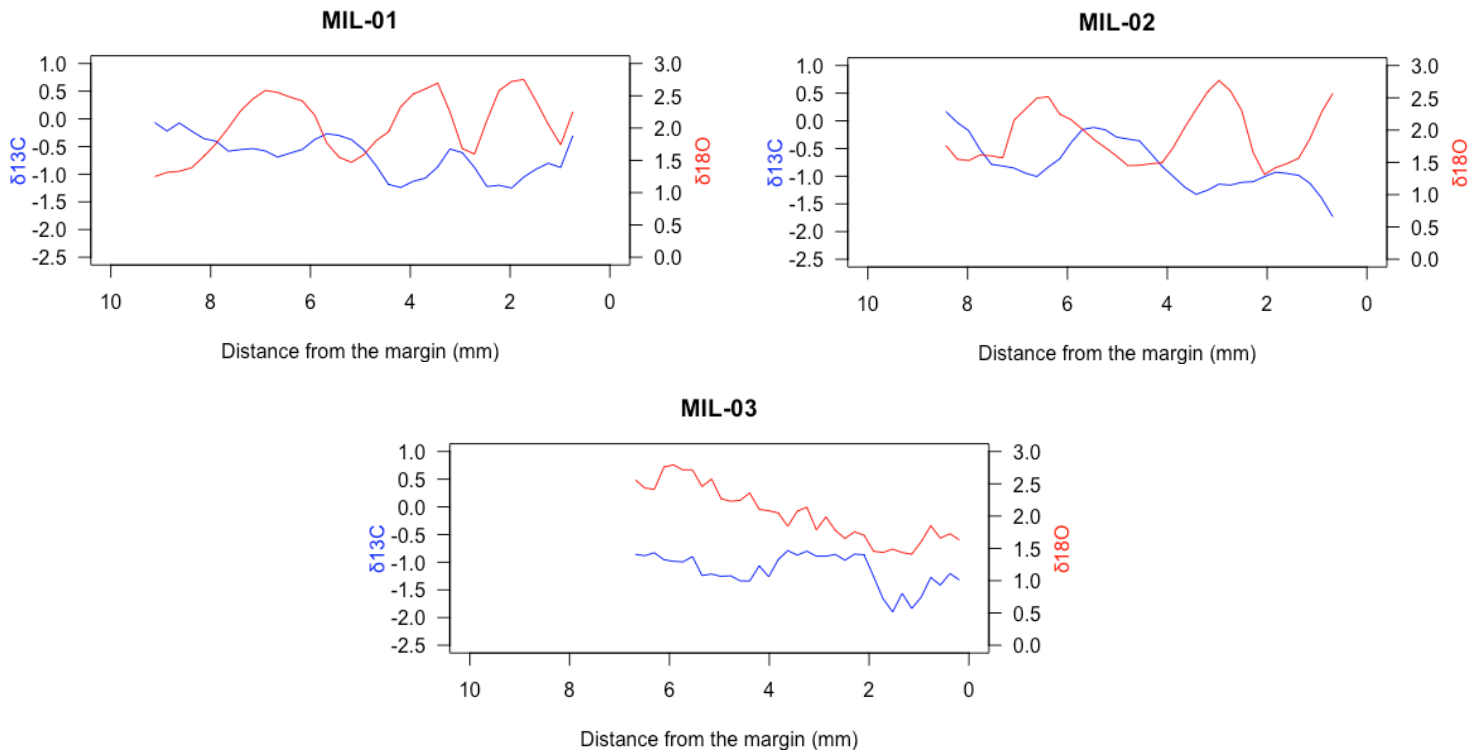


Figure 3.3: $\delta^{18}\text{O}$ (red) and $\delta^{13}\text{C}$ (blue) variations of the three shells from the medium intertidal level. Each shell was sampled from the margin (right) toward the apex (left). Isotopic ratios are expressed in ‰ relative to the VPDB carbonate standard.

The range of isotopically calculated temperature is less extensive than that of the recorded temperatures, and none of the reconstructed SST is out of the recorded SST range. The minimal recorded temperature was 7.79°C on 02/12/2018 and the maximum was 19.03°C on 06/19/2017. However, these extrema do not represent long periods of time and are just punctual events: during winter conditions temperature seldomly goes under 10°C and during summer conditions temperatures rarely exceed 17°C.

The shell MIL-03 shows no clear variations, and the decreasing trend in $\delta^{18}\text{O}$ values from the apex toward the margin cannot be interpreted in terms of environmental signal. The record of this shell is excluded from the subsequent analysis. The overall minimum temperature, considered as the average of all minimal SST from shells of all levels is 11.0 ± 0.6 °C and the maximal is 16.6 ± 0.3 °C. The reconstructed SST profile for each of the nine studied shells are presented in figure 3.4. The shells from the high and low intertidal level have similar growth : for all the shells the sampling distance is about 8 to 10 mm, and represent 1.5 years of growth. The medium intertidal level shows more variability : the shell MIL-01 has a bit more than 3 years of growth on the same sampled distance, the shell MIL-02 has two and a half years of growth and the shell MIL-03 has no cycle at all on the 8 mm of shell which have been sampled. A smaller number of annual $\delta^{18}\text{O}$ cycle on the same length of shell induce a higher growth (a reduced number of years is necessary to produce the same shell length).

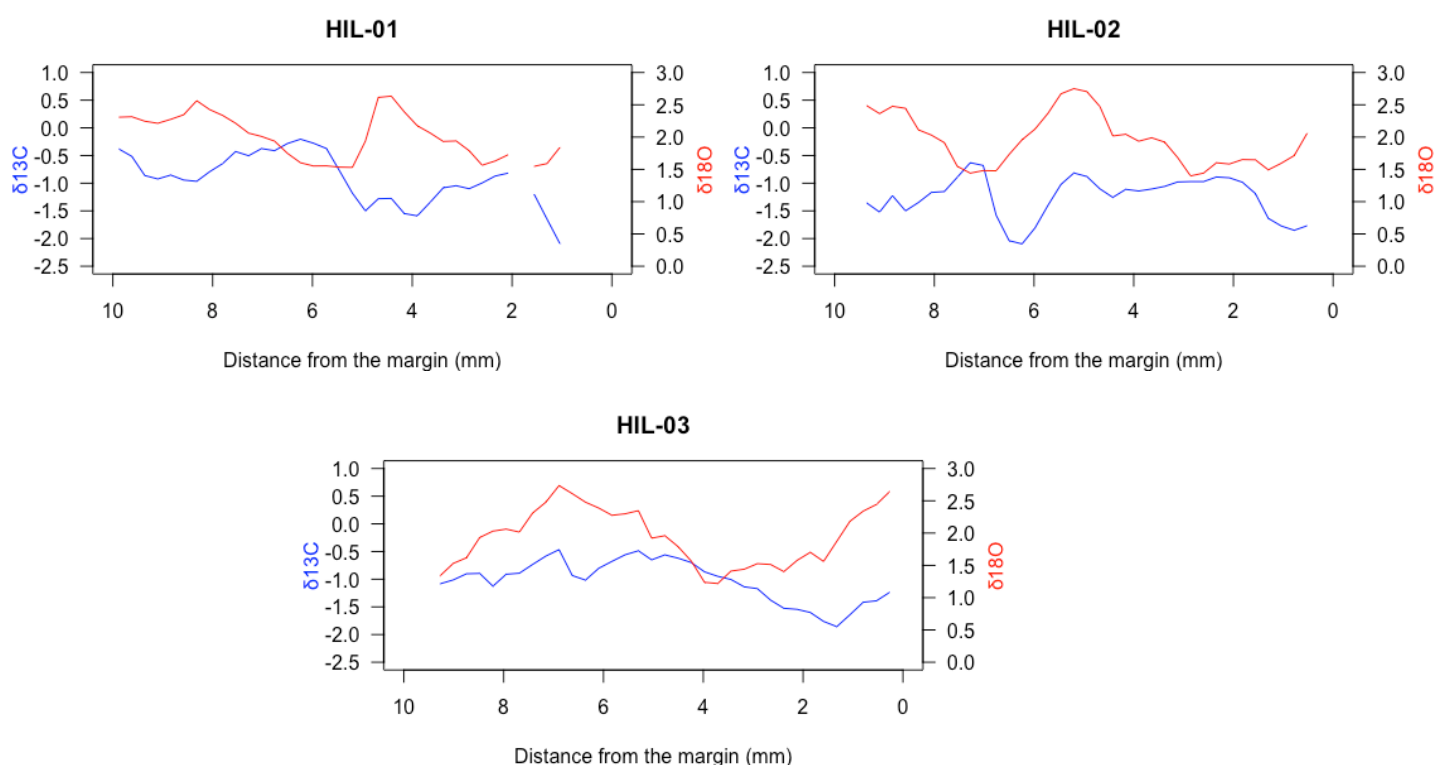


Figure 3.4 : $\delta^{18}\text{O}$ (red) and $\delta^{13}\text{C}$ (blue) variations of the three shells from the high intertidal level. Each shell was sampled from the margin (right) toward the apex (left). Isotopic ratios are expressed in ‰ relative to the VPDB carbonate standard.

The low intertidal level (LIL-01 : 5.0 mm, LIL-02 : 5.6 mm and LIL-03 : 6.0) is the fastest growing intertidal level, but it is relatively close to the growth of high intertidal (HIL-01 : 4.2 mm, HIL-02 : 4.4 mm, HIL-03 : 5.0mm). The medium intertidal shells show reduced and more variable marginal growth: 1.4mm for MIL-01, 2.2mm for MIL-02 and MIL-03 shows no cycle at all, it is indeed impossible to measure the annual growth for this shell.

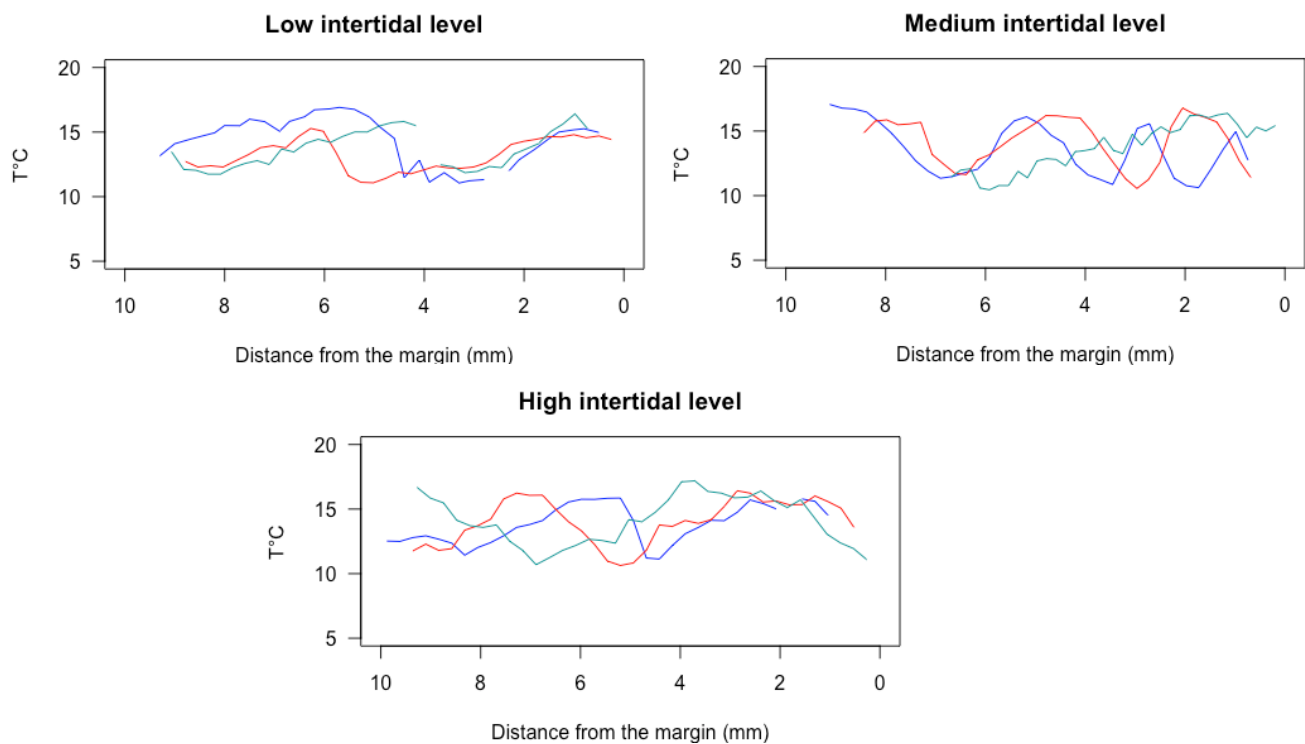


Figure 3.5 : Reconstructed SST profiles based on $\delta^{18}O$ corrected with an offset to the equilibrium of 1.01‰. Each intertidal level is represented by three shells. The n°1 is in blue, the n°2 in red and the n°3 in green.

3.3.3 $\delta^{13}C$ variations

The figures 3.2 , 3.3 and 3.4 present the $\delta^{13}C$ profiles of each of the 9 studied shells. Examination of individual profiles shows a recurrent oscillatory pattern, with an evident phasing with the $\delta^{18}O$ profiles. If annual variations are considered as a temporal reference (with minimal $\delta^{18}O$ during summer and maximal $\delta^{18}O$ in winter), the carbon isotopes variations can be summarized as a maximum during the thermal decreasing (autumn), always occurring before

the winter minimal temperatures, and a minimum $\delta^{13}\text{C}$ values is observed when temperatures are rising, but always before the summer thermal maximum. The extremes values reached by $\delta^{13}\text{C}$ of each of the studied shell are presented on table 3.1.

Shell ID	Minimal $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Maximal $\delta^{13}\text{C}$ (‰)
LIL-01	- 0.69	0.75
LIL-02	-0.52	0.89
LIL-03	- 0.48	0.54
MIL-01	-1.25	-0.07
MIL-02	-1.73	0.17
MIL-03	-1.90	-0.79
HIL-01	-2.09	-0.20
HIL-02	-2.10	-0.63
HIL-03	-1.86	-0.47

Table 3.1 : Amplitudes of $\delta^{13}\text{C}$ values of each of the 9 studied shells.

The $\delta^{13}\text{C}$ values are scaling according to the shore level : the LIL shells $\delta^{13}\text{C}$ values are higher (from -0.69 ‰ to 0.89 ‰) than MIL shells (from -1.90 ‰ to 0.17 ‰), which are themselves above HIL shells $\delta^{13}\text{C}$ values (from -2.10 ‰ to -0.20 ‰). The $\delta^{13}\text{C}$ profiles shows reduced annual variations compared to the $\delta^{18}\text{O}$. To interpret them, we cut the $\delta^{13}\text{C}$ profiles according to the annual cycles observed on $\delta^{18}\text{O}$ data. The results of this annual partitioning are presented on figure 3.6. The $\delta^{13}\text{C}$ data of each shell are summarized in figure 3.7, which illustrate the $\delta^{13}\text{C}$ scaling from low intertidal to high intertidal.

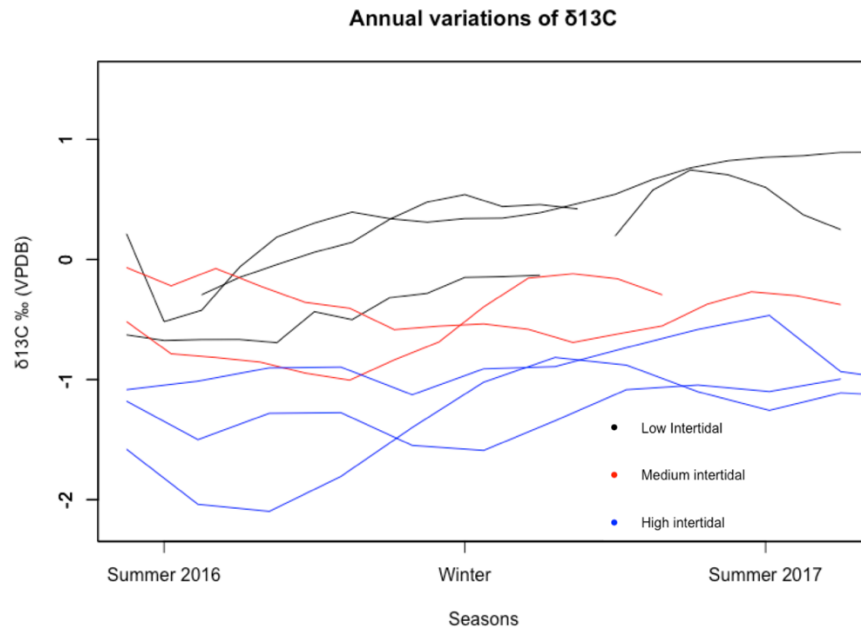


Figure 3.6 : Annual variations of $\delta^{13}\text{C}$ after annual partitioning, according to annual variations observed on $\delta^{18}\text{O}$ profiles. The shell MIL-03 is not displayed here as the absence of annual variation in $\delta^{18}\text{O}$ prevented any annual partition of the $\delta^{13}\text{C}$ profile.

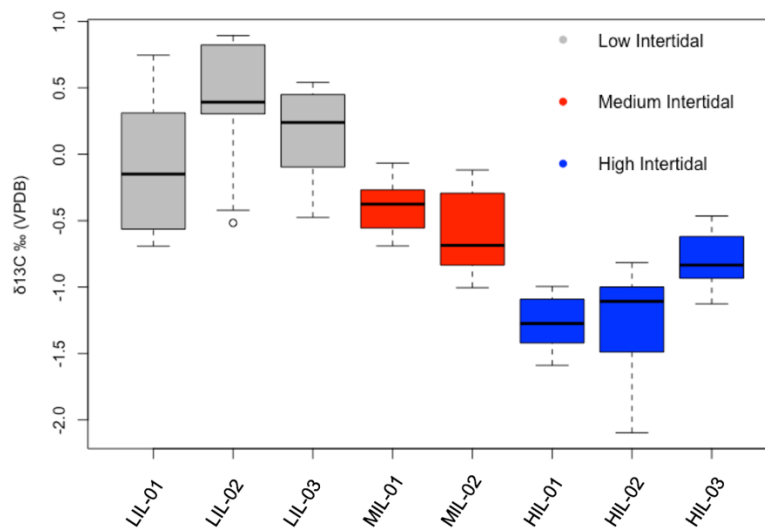


Figure 3.7 : Cotidal scaling of $\delta^{13}\text{C}$ values from the high intertidal to the low intertidal. The shell MIL-03 is not displayed here as the absence of annual variation in $\delta^{18}\text{O}$ casts doubt on the interpretations of isotopic data

3.4 Discussion

3.4.1 Is it possible to detect an effect of the level of collect on the $\delta^{18}\text{O}$ profiles ?

The isotopic records in the shells are impacted by the differences in growth rates throughout the year, particularly if the growth stops, resulting in an interruption of records. Those variations and interruptions are caused by environmental thermal conditions in most of the ectotherms organisms. The growth interruptions occur when the heat exceeds the metabolic tolerance in summer, eventually causing heat shock or even coma and death (Chapperon *et al.*, 2016) or during the winter when temperature is too low. For Blackmore (1969) the growth interruption occurs in winter for the British islands while Surge *et al.* (2013) detected summer stops along the Spanish coasts. In the Channel Sea the situation seems to be more complex, as the previous study detected a mixed pattern with some shells having winter interruptions and others having summer stops. According to Choquet (1968), still in the Channel Sea, a complete interruption of growth of *Patella vulgata* shells only occurs in winter, and only for the older specimens. For Ballantine (1961), “*there is no way of distinguishing year groups in limpet populations (at least in the larger sizes), nor do the limpets in Britain have recognizable annual growth rings in their shells*”. The shells studied in this study were observed with the naked eye before the resin inclusion, then with a binocular and finally under microscope during the MicroMill sampling procedure. These different methods allow to detect only one clear annual growth check on the MIL-02 shell. This mark corresponds to low $\delta^{18}\text{O}$ values (summer conditions). Thus, for identical environmental conditions, the growth rates and the conditions in which an annual growth check forms differs from one shell to another, and the age of the animal seems to be a more determining factor compared to the temperatures.

The differences between the maximal and minimal temperatures reached by the shells from different levels being weak, the calcification and growth process is arguably occurring when the limpets are immersed. If the growth also occurred when limpets are emerged, the reconstructed temperature should reflect the average aerial and underwater temperatures, and this average is not the same on each of the three intertidal levels, as the aerial temperature is clearly higher than SST in summer and lower than SST in winter, as shown by the sensor which records temperature both underwater and on air. During the investigated period, the overall recorded temperature (including aerial data) ranges from -3.78 °C (02/28/2018) to 40.13 °C (06/26/2017).

The small sized limpets only inhabit the middle and low shore (Blackmore, 1969; personal observations) as the larvae can't settle at higher shore level or because the environmental conditions, and particularly the immersed/emerged ratio is not suitable with their survival. Thus, the high shore limpets must probably migrate from lower levels, and this kind of journey has been observed by Lewis (1954). The high intertidal level was the one with the higher expected variability in terms of growth rates, and lowest growth in general, each specimen encountered in the high shore being supposed to have a different arrival period on this area, and with a shorter immersed period per tide (inducing a shorter growing window per tide). The low intertidal level was supposed to show reduced variability and higher growth rates, as the immersed limpets were supposed to take advantage of a buffered environment and wider growth window at each tide. However, if the growth only occurs when limpets are immersed as the isotopic records suggest, the results for the high shore limpets remain unexplained, as the growth of the high shore specimens is a bit slower but close from the growth of low shore limpets, and the medium intertidal level is the one with slowest growth and highest variability. This result was unexpected and remains unexplained.

The absence of the extreme recorded temperatures on the isotopic results may come from the carbonate sampling. A punctual climatic event can be “diluted” in more mild conditions milled in the same sample of carbonates. For the low shore shells, the array of reconstructed temperature for the last year before death (2017) were:

- LIL-01 : 11,6 - 16.9°C

- LIL-02 : 11.0 – 15.3 °C

- LIL-03 : 11.85 – 16.4 °C

For the same year, the recorded temperatures array was 8.87°C – 19.03 °C, but the most common temperatures were 9.5°C in winter and 16.5 in summer. The carbonate sampling was realized with a 300 µm drill, and with 200 µm between each sample. Depending on the growth rate of the shell, each sample can represent a few days when the growth is fast (in spring and summer) or a few weeks when growth is reduced in winter. This resolution of the SST reconstruction does not allow to get the punctual meteorological events, but there is a good correspondence between the recorded and reconstructed summer temperature. On the other side, there is a gap of approximately 2°C between the winter recorded temperatures and winter reconstructed temperatures. This is probably caused by the reduced growth in winter, provoking an underrepresentation of this period in the profile. A similar gap is observed by Gutiérrez-Zugasti *et al.* (2017), except that it occurs in summer, in an area (Spain) where *Patella vulgata* is supposed to form annual growth check in summer. The absence of winter growth check is here a serious difficulty for the interpretation of this gap, because it could allow to determine the temperature before and after the annual growth interruption, and thus characterize the thermal tolerance of this species in the Iroise Sea. This question is central for palaeo-environmental purposes, as a misunderstanding of the temperature array in which *Patella vulgata* grow could lead to reconstruct winter temperature higher than the actual winter conditions endured by the animals, when they are in reduced metabolic and growing conditions.

In our data set, the lowest reconstructed temperature ranges from 10.45°C (MIL-03) to 11.74°C (LIL-03), which might lead to the conclusion that *Patella vulgata* stop growing under 10°C. This thermal tolerance threshold does not seem to be constant among the biogeographic distribution of this species, as other studies on *Patella vulgata* in colder regions (North Sea for Fenger *et al.* (2007); Orkney Islands for Wang *et al.* (2012)) allow to get colder SST from $\delta^{18}\text{O}$ data, around 6°C. It is not a bias from the transfer equation, as the higher $\delta^{18}\text{O}$ values of these works are also higher than ours (3.5‰, compared to 2.79‰ in the present study), witnessing colder conditions recorded by the shells, which needs to keep growing to record them. This threshold value can depend on other drivers than SST, like food availability or the age of the shell (Goodwin *et al.*, 2003). An older specimen will grow slower, and stop growing during longer periods, inducing reduced $\delta^{18}\text{O}$ array in the shell. This is observable on the MIL-01 shell, which is the shell with the longest record, with more than three annual cycles represented on the profile. The thermal maximum of 2014 (the oldest recorded year, as the shells were collected in February 2018) is 17.1°C. The maximum for 2015 is 16.1°C, 15.6°C in 2016 and finally 15.0°C for 2017. In the same way, the shell length produced between the 2014 and 2015 thermal maxima is 4.4mm, 2.3 mm between 2015 and 2016 maxima and 1.9 between 2016 and 2017. The decreasing of the maximal recorded SST and the reducing of the produced shell length can be explained by the reduction of growth with the age : each carbonate sample covers longer and longer periods of growth, reducing drastically the resolution of the profile. The reconstructed SST thus get closer to the optimal growing conditions, during spring and late summer. The extreme temperatures of winter and summer are less and less represented in in older parts of the shell.

The growth interruptions can be detected from the general shape of the SST profile, as showed by the modelled $\delta^{18}\text{O}$ profiles of Goodwin *et al.* (2003). When summer and winter are well

represented on the profile, with smooth variations of the $\delta^{18}\text{O}$ (like for the shells LIL-01, LIL-02 and LIL-03), it is possible to argue that the shell kept growing all year-long. On the opposite, if the winter and summer conditions are poorly represented on the SST profile, with abrupt variations of SST and peak aspect (like for the shell MIL-01), is possible to consider that the growth stopped or at least was significantly reduced. In the case of our study, the shells from the low intertidal level are likely to have continuous growth during the whole year, with cold periods being well represented on the profiles. However, the reconstructed SST are still 1.5°C above the recorded SST, and this gap does not seem to come from the transfer function, as the summer reconstructed SST are close to the recorded SST.

The fact that none of the reconstructed SST is out of the recorded SST range confirms that the 1.01‰ offset from isotopic equilibrium proposed by Fenger *et al.* (2007) allows to get reliable SST from $\delta^{18}\text{O}$ data of the shells. However, it would be more rigorous to determine a specific offset for the Iroise Sea. A site-specific calibration seems to be necessary to obtain robust palaeo-climatic data. The different studies about the genus *Patella* in Europe have used different offset depending on their geographic area :

- Fenger *et al.* (2007) are defining an average 1.01‰ offset for the North Sea, which is also used by Surge and Barrett (2012) on *Patella vulgata* shells from Orkney Islands.
- Gutiérrez-Zugasti *et al.* (2017) uses an offset of 0.36‰ on *Patella vulgata* shells from northern Spain.
- Prendergast and Schöne (2017) have used an offset to the isotopic equilibrium of 0.72‰ for the Mediterranean Sea, on *Patella caerulea*.
- Parker *et al.* (2017) have determined a 1.3‰ offset for *Patella candei* shells from Canary Islands.

Given the differences between different area for the same species, it seems that this offset depends on the environmental conditions, in particular the array of SST in which the limpets grow, yet this SST is specifically what is looked for on archaeological shells for palaeo-environmental studies. Thus the reconstructed SST from archaeological shells, determined with an offset determined upon modern shells may induce a bias, as the environmental conditions could be significantly different in the past.

Due to the variability observed between the MIL shells and the similarities of the profiles from high and low intertidal levels, the $\delta^{18}\text{O}$ does not seem to be impacted by the altitude of collect, or at least not in a linear way following the gradient of emersion time. One of the hypothesis was that the growth rates depended on the time spent underwater as the growth occurs only when the animal is immersed. Thus the high intertidal shells were supposed to grow slowly than medium intertidal shells, which will themselves grow slower than low intertidal shells. This scheme is not observed in our data, as the medium intertidal shells show the slowest growth rates. Thus growth rates do not seem to be correlated with the altitude of collect, and the fact that high intertidal shells show high growth rates remains unexplained. These animals may keep growing when they are emerged, despite the fact that aerial temperatures are not represented in the reconstructed SST, or that shells grow much faster in a reduced immersed period. This latter hypothesis could be tested by investigating the intra-specific competitive interactions (Boaventura *et al.*, 2002), the availability of microphytobenthos, feeding behavior of this species and the altitudinal differences on activity rythm of *Patella vulgata* (Jenkins and Hartnoll, 2001; Lorenzen, 2007; Santini *et al.*, 2019; Schaal and Grall, 2015).

Consequently, it is not possible for the moment to determine the shore level of the collect (and thus the foraging behaviors of these populations, and eventually overexploitations patterns) just

from the analysis of $\delta^{18}\text{O}$ profiles. However, in a palaeo-environmental perspective, this absence of altitudinal variations of $\delta^{18}\text{O}$ reinforces the reliability of SST reconstructions. Past human populations could collect limpets from anywhere along the emersion gradient on the shore the shells still can be used for palaeothermometry studies.

3.4.2 $\delta^{13}\text{C}$ of the shells

Despite a low number of analyzed shells, the $\delta^{13}\text{C}$ provides informations about the cotidal level were the shell was produced, contrarily to the $\delta^{18}\text{O}$. However, it is necessary to clarify the different sources of carbon which contribute to this isotopic signature and the seasonal process involved in the annual variations of the $\delta^{13}\text{C}$ in the shells. These processes seem to be relatively close as the same pattern is observed on all the shells regardless of the shore level, even if the array of $\delta^{13}\text{C}$ is different for each level. Historically, the authors working on marine mollusks carbonates have interpreted the $\delta^{13}\text{C}$ variations as reflecting the dissolved inorganic carbon of the seawater (Mook and Vogel, 1968). However, using these variations as a proxy for productivity and heterotrophy for modern and past environments faced the accumulation of results blurring the simplicity of this simple transfer function. The lack of correlation between $\delta^{13}\text{C}$ of the shells and the DIC has been interpreted by the influence of numerous mechanisms, including the metabolic activity, the food sources, ontogeny or ethology of the organisms. By coupling high-resolution sclerochronological, stable isotopy, *in situ* monitoring and laboratory experimentations on *Pecten maximus*, Lorrain *et al.* (2004), Chauvaud *et al.* (2011) and Marchais *et al.* (2015) provided an interpretation framework which remains the most exhaustive so far.

There is no reason to think that the DIC of the seawater would be different between the low and the high tide. As the growth rates of the precedent year is similar between high and low shore,

there is probably no significant differences in kinetic effect which could induce differences. The different array of $\delta^{13}\text{C}$ observed from one shore level to another may be caused by differences in food sources, as *Patella vulgata* mostly feed on the local available food sources, as demonstrated on soft tissues by Schaal and Grall (2015) who emphasize on the importance of small spatial scale.

The regular distribution of the $\delta^{13}\text{C}$ values, more and more negative from the low shore toward the high shore, could also be caused by the incorporation of aerial CO_2 during emersion, even if the Patellid limpets are not pulmonates gastropods. This is supported by the fact that atmospheric $\delta^{13}\text{C}$ is about -7‰ while the $\delta^{13}\text{C}$ of marine carbonates is about 0‰ (Kendall and McDonnell, 1998). As limpets from the high shore spend more time exposed to atmospheric CO_2 , incorporation of this CO_2 could result in a negative gradient of $\delta^{13}\text{C}$ in shells from the low shore toward the high shore. This assertion would need further investigations, about the isotopic composition of the DIC for example. The $\delta^{18}\text{O}$ does not show signs of aerial precipitation of the shell (which is contradictory with the idea of aerial breathing and growing), but almost linear distribution of the $\delta^{13}\text{C}$ values is probably not just the results of differences in dietary. The $\delta^{13}\text{C}$ of the food is strongly different from one level to another, and feeding on microphytobenthos and barnacles on the high shore and macroalgae propagules on the low shore would probably not result in a regular distribution of $\delta^{13}\text{C}$ along the cotidal gradient.

3.5 Conclusion

This study aimed to determine the impact of intertidal level of collect of *Patella vulgata* shells on the isotopic signatures of $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$, in the purpose of reducing the uncertainties about archaeological shells from anthropogenic shells middens isotopic signature interpretations. Our results suggest that the $\delta^{18}\text{O}$ cannot be used to replace the shell on an altitudinal gradient, as

high intertidal and low intertidal shells are closer from each other than medium intertidal shells. Consequently, the altitude of collect does not seem to cause any problems for interpreting the archeological $\delta^{18}\text{O}$ for palaeothermometry purposes.

In opposition, the carbon profiles show a gradations in $\delta^{13}\text{C}$ values, the shells being more and more depleted in ^{13}C toward the high shore. This phenomenon is not supported by a detailed explicative model for the moment, but it seems that the taxonomic and isotopic composition of the biofilm grazed by the limpets and the eventual incorporation of breathed atmospheric carbon play a crucial role in the formation of this $\delta^{13}\text{C}$ gradient. Further investigations and quantifications of this phenomenon, eventually coupled with morphometric analysis could lead to a reliable replacing of archaeological shells along the emersion gradient and thus exploring the foraging practice of past human coastal populations.

Chapter IV : Investigating the evolution of Iroise Sea (Finistère, France) SST since final Neolithic through oxygen isotopes of *Patella vulgata* (Linnaeus, 1758) shells

Abstract

Stable oxygen isotopes ratio from carbonated shells is a powerful palaeothermometry tool which allows to reconstruct the sea surface temperature (SST) in which the shell precipitated. Investigating $\delta^{18}\text{O}$ along the growth axis of the shell provides informations about seasonality and annual temperature variations. When performed on shells from anthropological shell middens this method is used to study past SST conditions.

During 2013-2014 winter, severe storm event caused a severe coastal erosion in the southwestern part of Beniguet Island (Brittany, France), uncovering three layers of shell middens interbedded in aeolian sand dune deposit. The shell middens were dated back to the Chalcolithic (4277 cal BP), the early Bronze age (4022 cal BP) and the early Middle Ages (1292 cal BP). Shells from each midden were analyzed to investigate the evolution of the Iroise Sea thermal condition evolution since the Chalcolithic, and the results were compared to the SST obtained from modern shells analyzed in a previous study.

Our results showed several palaeo-environmental features confirmed by the scientific literature. Chalcolithic and early Bronze Age results were close and are characterized by higher global SST and a wider annual amplitude, as they were closer to the Holocene Climatic Optimum. The lower summer SST in modern periods are explained by the regular diminution of summer insolation through the Holocene. Early Middle Ages were under colder SST conditions, probably because of a climatic event called “Late Antic Little Ice Age”, and caused by the combination of a low solar activity and massive volcanic eruptions. The $\delta^{13}\text{C}$ data are higher than modern shells $\delta^{13}\text{C}$, suggesting that the archaeological shells are not affected by the nowadays Sues effect.

4.1 Introduction

In a context of global changes, palaeo-climatic archives of pre-industrial periods are needed to document anthropogenic forcings from natural variability of the climatic system. Ancient shells of marine mollusks are good candidates as they record several environmental signals through their incremental growth (Clark, 1968; Pannella and MacClintock, 1968). Both long-lived species which provide decadal or annually resolved data (Butler *et al.*, 2013; Wanamaker *et al.*, 2012) and fast-growing with sub-annually resolution species (Chauvaud *et al.*, 2005; Poulain *et al.*, 2011; Thébault *et al.*, 2006) are used to reconstruct mid to late Holocene environmental conditions. Coastal anthropogenic shell middens are major providers of ancient shells which can be used as palaeo-environmental archives, and are found along the worldwide coasts (Andrus, 2011; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2011; Milner *et al.*, 2007).

Among the different which can be used upon archaeological shells, $\delta^{18}\text{O}$ is a now well-established tool to investigate past seawater features, as this ratios between ^{18}O and ^{17}O covary with temperature and salinity in which the shell precipitates (Epstein *et al.*, 1953), and is now widely used to investigate seasonal variations in both temperature (Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2015; Prendergast and Schöne, 2017; Schöne *et al.*, 2004; Watanabe and Oba, 1999) and salinity (Andrus and Thompson, 2012; Burchell *et al.*, 2014; Hendry and Kalin, 1997; Lavaud *et al.*, 2013). The interpretation of these variations in stable isotope oxygen ratios help understand both human-climate interaction and human-resource relationship (Burchell *et al.*, 2012; Hallmann *et al.*, 2009; Prendergast *et al.*, 2016). In Atlantic Europe, pre- and protohistoric shell middens are mainly composed of intertidal mollusks shells, including the common limpet, *Patella vulgata* which is one of the predominant species on most of the european shell middens, especially for the Neolithic and Bronze Age (Dupont, 2019, 2003; Mellars and Payne, 1971; Mougne, 2019).

Patella vulgata is an intertidal gastropod that inhabits the cold-temperate and warm-temperate area of the European Atlantic rocky shores, from Scandinavia to Gibraltar Strait. This species is particularly abundant in British Isles, France and Northern Spain. Despite being intertidal, this animal breath through gills and is sensible to desiccation. The foraging activity mainly occurs during daytime high tides, but this patterns can vary through geographic area, density of limpets, nature of the substrate, altitude on the shore, humidity and presence of fucoid canopy (Gray and Naylor, 1996; Lorenzen, 2007; Santini *et al.*, 2019). Limpet population is structured along the gradient emersion, as the larvae only settle on mid or low shore (Blackmore, 1969), and limpets occasionally migrate toward the upper shore (Lewis, 1954). *Patella vulgata* graze on microphytobenthos, bacterial film and macroalgae, depending on the availability of these different sources of food (Jenkins and Hartnoll, 2001; Schaal and Grall, 2015). The grazing activity of these animals is a key-component of the intertidal rocky shores communities (Borges *et al.*, 2016; Little *et al.*, 2017). The growth of *Patella vulgata* varies across the geographic range of this species, and growth interruption occurs when temperatures outreach the thermal tolerance of the animals, in winter for the northern part of the biogeographic area and in summer for the southern area (Fenger *et al.*, 2007; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2017; Surge *et al.*, 2013). Iroise Sea is roughly in the middle of the distribution area of *Patella vulgata*, and annual banding depends more from the age of the shell rather than the SST (Ballantine, 1961; Choquet, 1968; Surge *et al.*, 2013).

In this study, we compared the SST reconstructions from *Patella vulgata* shells dated from middle Sub-boreal, the middle to late sub-boreal transition and the middle Sub-Atlantic periods. Each period is represented by four *Patella vulgata* shells from archaeological deposit of Beniguet Island (Iroise Sea, Finistère, France). We also compared our SST results with modern shells to assess the accuracy of palaeo-climatic reconstructions previously achieved (Cudennec

et al., in prep), even if several previous studies already used *Patella vulgata* as a reliable archive for past SST reconstructions (Fenger *et al.*, 2007; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2017; Surge and Barrett, 2012; Wang *et al.*, 2012).

4.2 Material and Methods

4.2.1 Archaeological site description

During 2013/2014 winter, severe storm events caused coastal erosions on the south-west shore of Beniguet Island (Le Conquet, Finistère, France), revealing three shell layers interbedded in aeolian sand dune. No excavations were performed because of the insular context and the protection statute of the island, which is a wildlife reserve under the responsibility of the Armorica Regional Natural Park. A reference section was cleared and about 20L of sediments and shells were collected on each shell layer, sifted and sorted. The three stratigraphic units, separated from each other by homogenous sand dunes layers, were described and radiocarbon dated on organic material. Three OSL dates were performed on the sand dunes layers to assess the formation of the dune and to check the validity of the chronology established upon the stratigraphy and the radiocarbon dates.

4.2.2 Shell preparation and isotopic analysis

Four shells from each shell layer were selected in a narrow spectrum of size (40 ± 2 mm) to reduce the growth heterogeneity. Each shell was selected upon the regularity of the shape, the absence of recalcification or repair marks and the integrity of the margin. We identified the shells upon the typology established by Dupont and Gruet (2002). They were cleaned and cut along the growth axis through the apex in 1.5 mm wide slice and included in Araldite 2020 epoxy resin and set up on microscopic blades. Each cross-section was polished with a Struers

TergraPol-35 polishing machine with 1 μm diamond grit. On each shell cross section, carbonate powder was sampled from the margin toward the apex along the maximal growth axis, in the m+2 (cross-foliated) and m+3 (radial cross foliated) calcitic layers with a NewWave Research Micromill mounted with a 300 μm drill bit. The step between each sample was 200 μm approximately. Each 60 ± 20 μg powder sample was analyzed at the Pôle Spectrométrie Océan (European Institute of Marine Studies – University of Western Brittany) on a Kiel IV carbonate device and a Finnigan MAT-253 mass spectrometer. Both carbon and oxygen stable isotope ratios ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$) were measured, but only oxygen results are presented here.

As the island is mainly under oceanic conditions and with no freshwater sources, the $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ was considered constant with a salinity of 34.5 PSU (practical salinity unit). The calcite-water relationship is defined by O’Neil *et al.*(1969) :

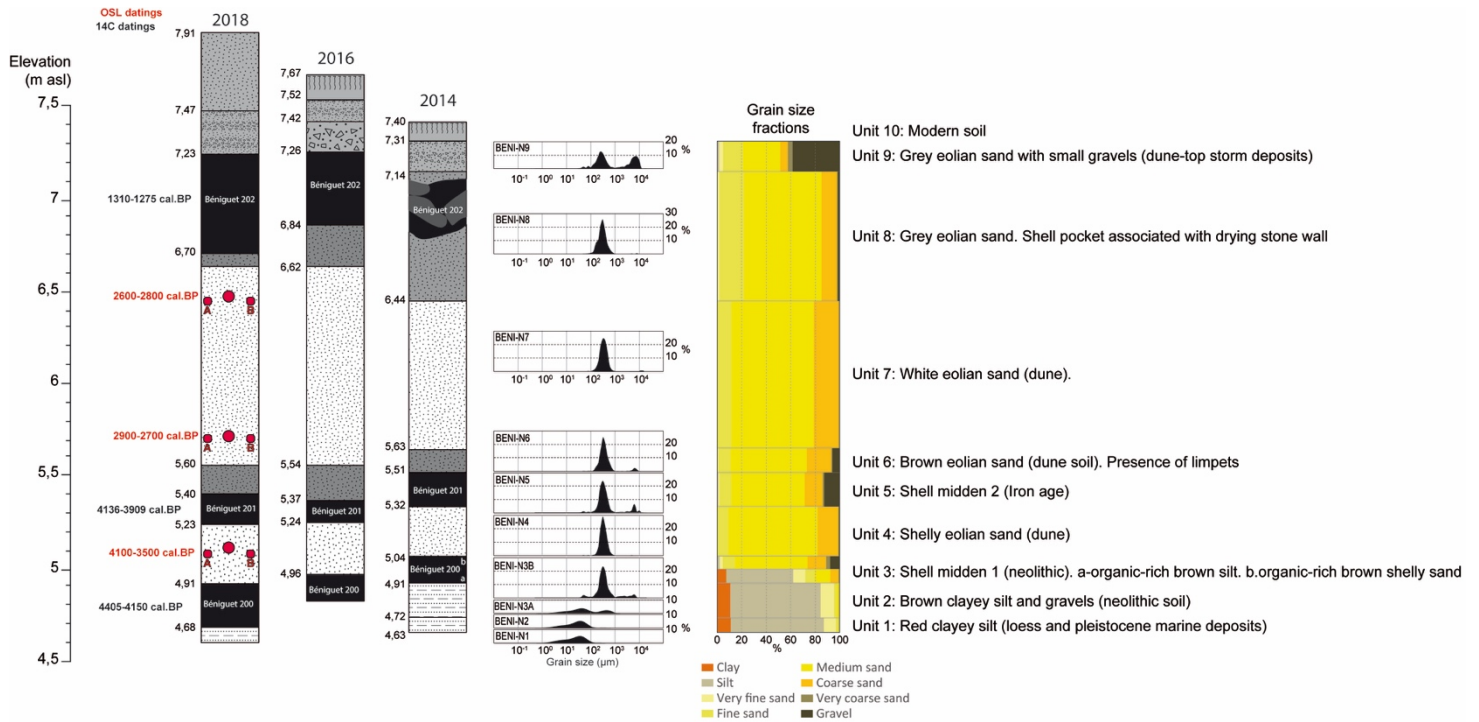
$$\text{SST } (^{\circ}\text{C}) = 16.9 - 4.38 (\delta_{\text{calcite}} - \delta_{\text{water}}) + 0.1 (\delta_{\text{calcite}} - \delta_{\text{water}})$$

As *Patella vulgata* does not precipitate its shell under isotopic equilibrium with ambient water, an offset needs to be applied to the raw $\delta^{18}\text{O}$ data before converting it in SST. We applied the - 1.01 ‰ positive offset determined in Fenger *et al.* (2007).

4.3 Results

4.3.1 Archaeological site description

The site stratigraphy is presented on figure 4.1. It is composed of three distinct shells layers (stratigraphic units 3, 5 and 8), interbedded in aeolian sand dunes (stratigraphic units 4 and 7). The radiocarbon dates performed on organic materials of each shell layers are presented on table 4.1. The shell layers contain mostly limpet shells (*Patella sp.*).



Stratigraphical successions recognized on the dune cliff of south Beniguet island

Figure 4.1: Stratigraphy of the three shell layers embedded in the southwest dune of Beniguet Island, Le Conquet, France.

The oldest shell layer (Beniguet-200) is attributed to the Bell Beaker culture because of the radiocarbon dating results and the presence of bell beaker pottery within the midden (Yésou and Jaouen, 2014). The intermediate midden (Beniguet-201) was attributed to the early Bronze age and the youngest midden (Beniguet-202) was dated to the early Middle Age.

Stratigraphic unit	Weight (g)	Material	Age BP	13C/12C	Interval cal BP 2σ	Interval cal BC/AD 2σ
Beniguet 200	0.109	Charcoal	3840 +/- 30	-24.3	4405-4150	2455-2200 BC
Beniguet 201	4.369	Sheep teeth	3678 +/- 30	-26.1	4136-3909	2187-1960 BC
Beniguet 202	1.314	Sheep bone	1270 +/- 30	-18.9	1310-1275	640-675 AD

Table 4.2 : A total of 3 samples were collected from the field and radiocarbon dated at the BetaAnalytic Laboratory (Miami, USA). The conventional radiocarbon dates were calibrated using software Calib 7.1 (Stuiver and Reimer, 1993) and the IntCal13 calibration curve (Reimer et al., 2013)

Three OSL dating were also performed on the sand levels (stratigraphic units 4 and 7, see figure 4.1) to assess the formation of the dune and test the validity of the scenario proposed by radiocarbon dates.

4.3.2 Archaeological shells $\delta^{18}\text{O}$ variations

Each shell layer is represented by four shells (28 – 71 carbonate sample per shell). The profiles of $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ are presented on figure 4.2 (Bell Beaker shells : Neo-01; Neo-02; Neo-03 and Neo-04), 4.3 (early Bronze age shells : Br-01; Br-02; Br-03; Br-04) and 4.4 (early Middle age). Amplitudes and means of each $\delta^{18}\text{O}$ profiles are presented on table 4.2.

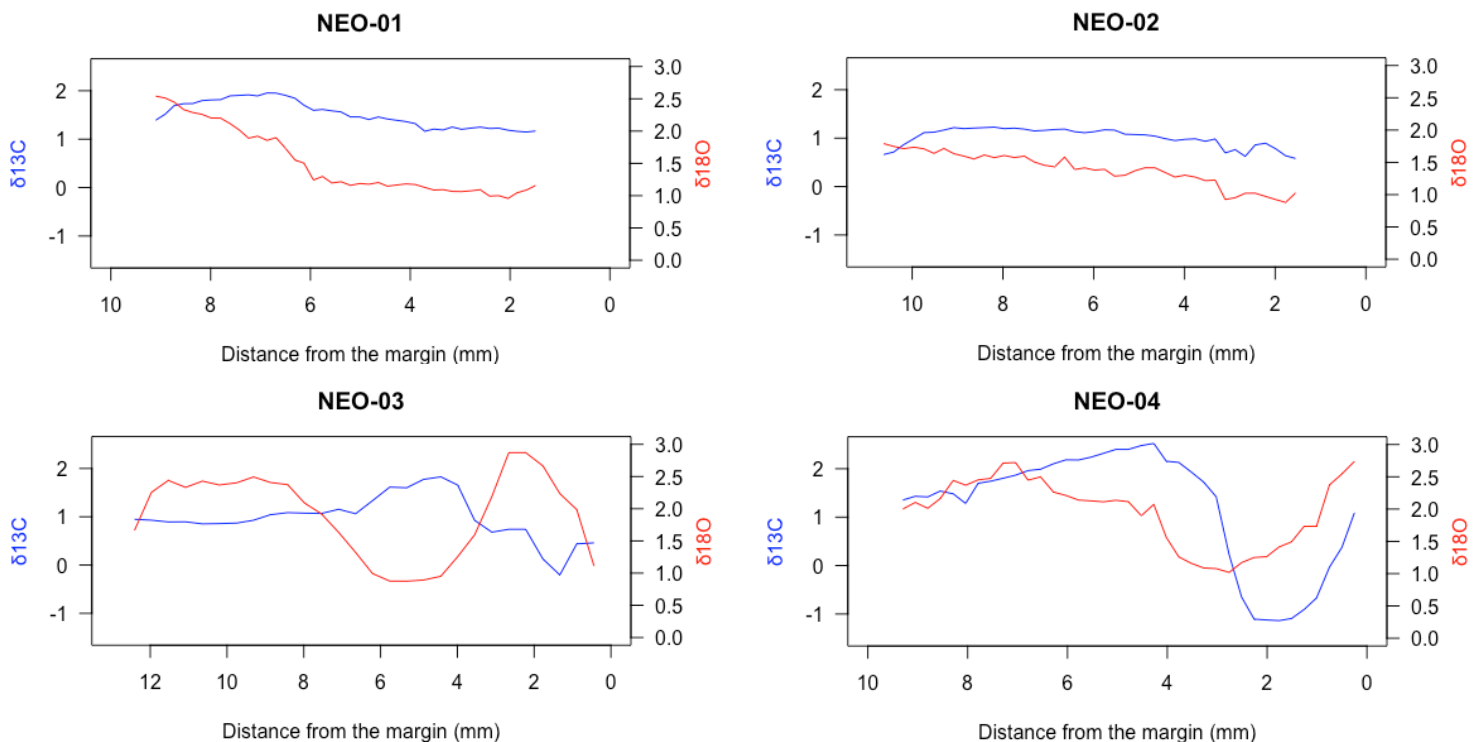


Figure 4.2: $\delta^{18}\text{O}$ (red) and $\delta^{13}\text{C}$ (blue) variations of the four shells from the Chalcolithic shell level. Each shell was sampled from the margin (right) toward the apex (left). Isotopic ratios are expressed in ‰ relative to the VPDB carbonate standard.

Despite high variability from one shell to another, all the shells except Neo-01 and Neo-02 show variations in $\delta^{18}\text{O}$ which can be interpreted as seasonal variations of SST. The minimal and maximal temperatures of all the shells from each level were averaged to get minimal and maximal temperatures for each period :

- Beniguet-200 : 10.4 ± 0.4 °C / 18.35 ± 0.5 °C

- Beniguet-201 : 9.75 ± 0.6 °C / 18.32 ± 0.6 °C

- Beniguet-202 : 8.52 ± 1.2 °C / 17.57 ± 1.2 °C

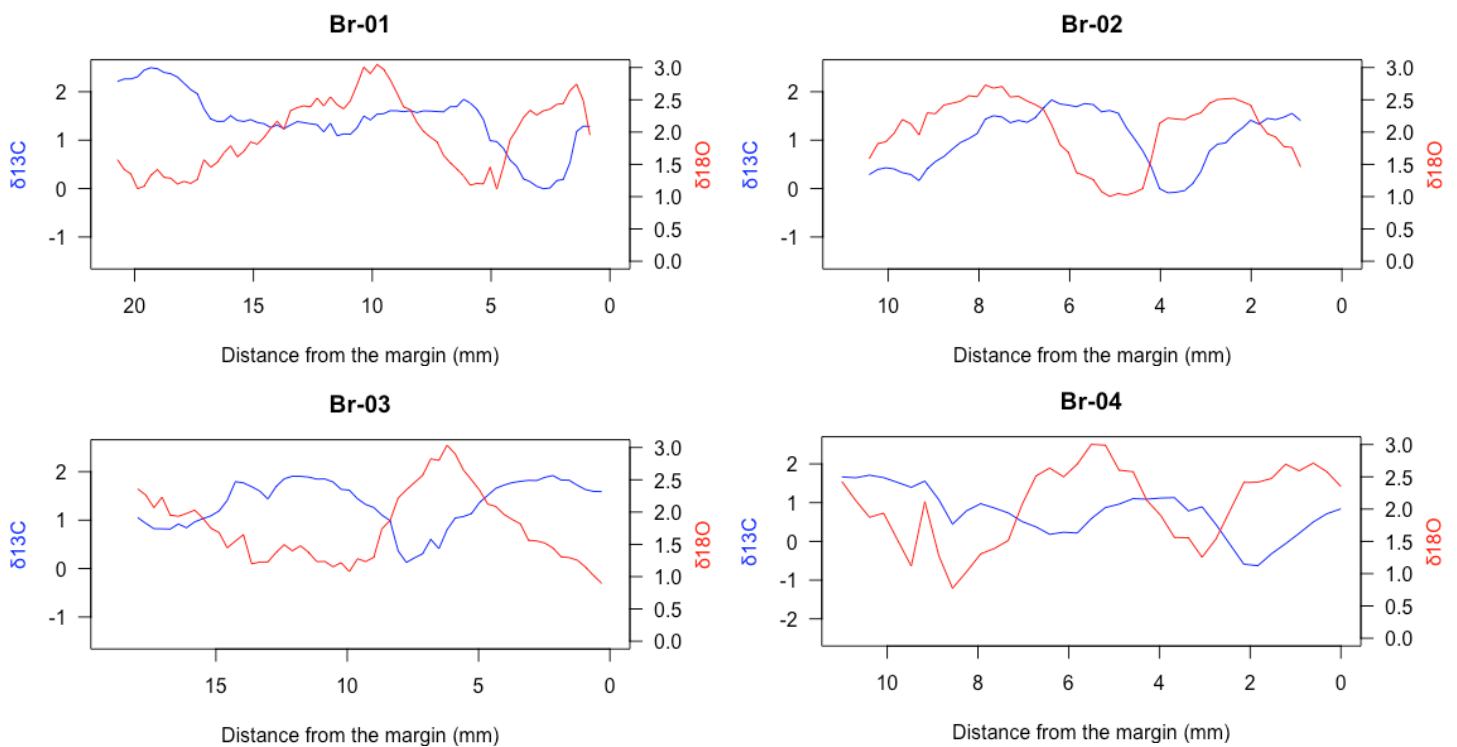


Figure 4.3: $\delta^{18}\text{O}$ (red) and $\delta^{13}\text{C}$ (blue) variations of the four shells from the early Bronze Age shell level. Each shell was sampled from the margin (right) toward the apex (left). Isotopic ratios are expressed in ‰ relative to the VPDB carbonate standard.

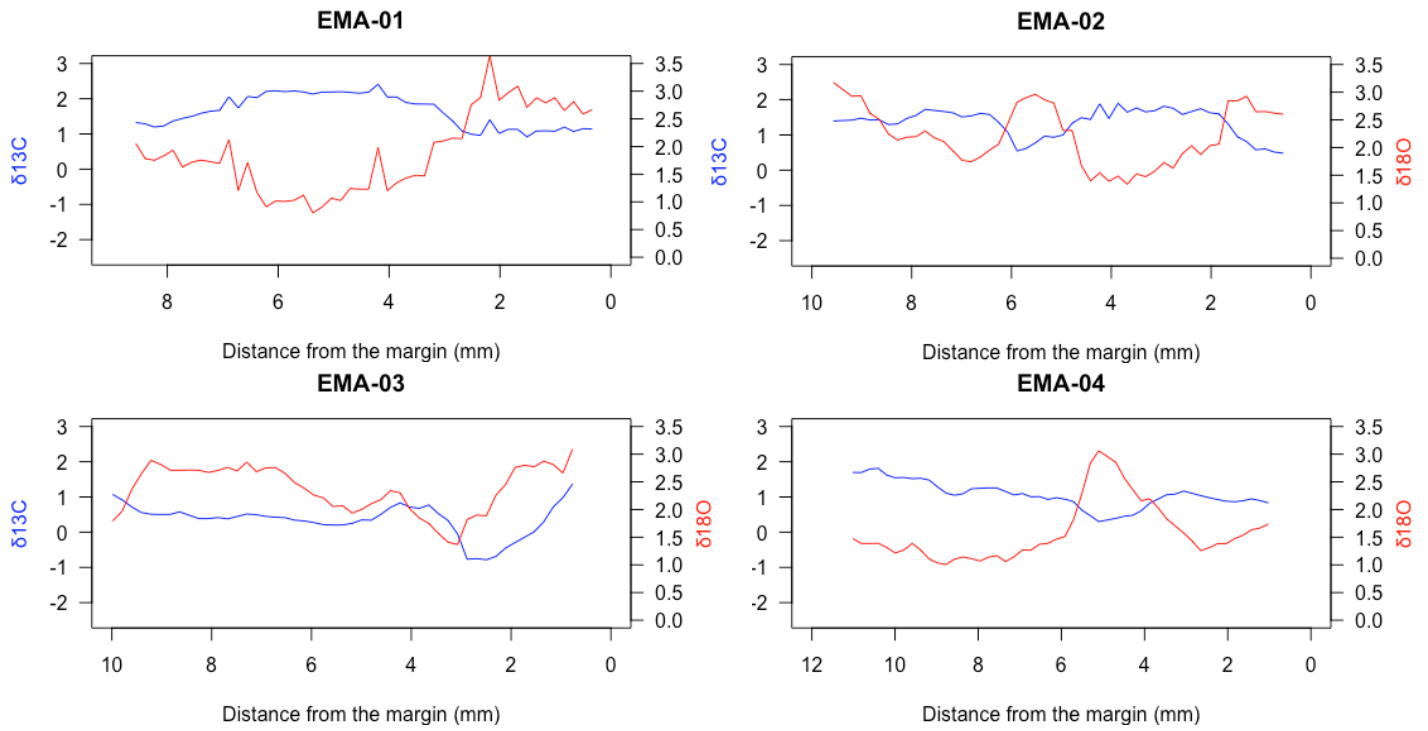


Figure 4.4 : $\delta^{18}\text{O}$ (red) and $\delta^{13}\text{C}$ (blue) variations of the four shells from the early Middle Age shell level. Each shell was sampled from the margin (right) toward the apex (left). Isotopic ratios are expressed in ‰ relative to the VPDB carbonate standard.

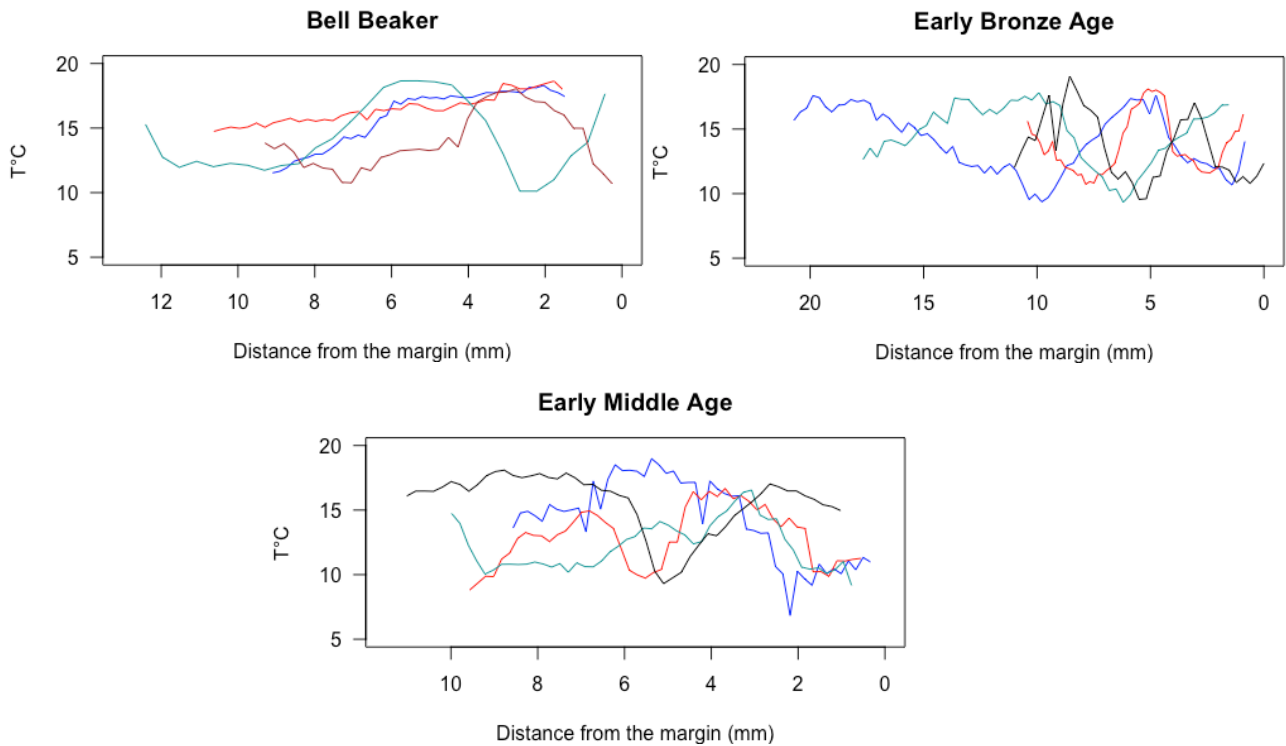


Figure 4.5 : Reconstructed SST profiles based on $\delta^{18}\text{O}$ corrected with an offset to the equilibrium of 1.01‰. Each intertidal level is represented by three shells. The n°1 is in blue, the n°2 in red, the n°3 in green and the n°4 in black.

Shell layer	Shell ID	Max $\delta^{18}\text{O}$	Min T°C	Min $\delta^{18}\text{O}$	Max T°C	Average $\delta^{18}\text{O}$	Average T°C
Béni-200	Néo-01	2.54	11.5	0.96	18.3	1.520	15.9
Béni-200	Néo-02	1.79	14.7	0.88	18.6	1.393	16.4
Béni-200	Néo-03	2.87	10.1	0.87	18.7	1.909	14.2
Béni-200	Néo-04	2.74	10.7	1.02	18.0	1.954	14.0
Béni-201	Br-01	3.05	9.3	1.12	17.6	1.955	14.0
Béni-201	Br-02	2.73	10.7	1.0	18.1	2.033	13.7
Béni-201	Br-03	3.04	9.4	0.9	18.5	1.766	14.8
Béni-201	Br-04	3.0	9.6	0.77	19.1	2.060	13.6
Béni-202	HMA-01	3.64	6.8	0.8	19.0	1.750	14.9
Béni-202	HMA-02	3.18	8.8	1.34	16.7	2.170	13.1
Béni-202	HMA-03	3.09	9.2	1.37	16.5	2.415	12.1
Béni-202	HMA-04	3.06	9.3	1.01	18.1	1.390	15.7

Table 4.2 : $\delta^{18}\text{O}$ minimal and maximal values and associated SST of the four shells from each of the studied shell layers.

4.4 Discussion

4.4.1 Interpreting the $\delta^{18}\text{O}$ profiles : what sources of uncertainties ?

The general shape of the $\delta^{18}\text{O}$ profiles is mostly constrained by the growth of the shell (Goodwin *et al.*, 2003), and the palaeo-climatic information may differ from one shell to another even if they lived in the same temperature conditions. However, if the array of temperatures in which this species globally grows, and if it is possible to detect the growth cessation with the help of the shape of the profiles (Goodwin *et al.*, 2003), the amplitudes of the reconstructed SST can be used as an indicator of the seasonality of the studied periods, as demonstrated by previous studies on archaeological *Patella vulgata* shells (Surge and Barrett, 2012; Wang *et al.*, 2012).

Before interpreting the $\delta^{18}\text{O}$ and SST results in terms of palaeo-environments, we had to discard two Neolithic shells (Neo-01 and Neo-02), as the $\delta^{18}\text{O}$ profiles from these shells did not show clear variations which could be interpreted as variations in SST during the growth of the shell. This absence of variations in the $\delta^{18}\text{O}$ signature is probably not caused by diagenesis, as such

profiles have been observed on live-collected shells (Cudennec *et al.*, in prep). The explication for such profiles is not clear for the moment, but several explanations can be discussed. It could result in very fast growing shells, and the distance of shell cross section sampled here does not cover a whole year of growth. However, the two shells shows the same regular $\delta^{18}\text{O}$ increasing trend with the age of the animal, which is also the case for modern shells. This pattern indicates the same period of year (spring and summer), and it has been identified as false on modern shells on which the date of collect is known. These patterns could also come from slow-growing shells, only recording environmental condition during a reduced temporal window. But one more time, if only late spring or summer are recorded (which is the optimal growing period for *Patella vulgata*), the regular trend which is identical on all these shells remains unexplained. Ontogenic trends in isotopic signature of shells have been identified only in $\delta^{13}\text{C}$ (McConnaughey and Gillikin, 2008), and is mostly observed at an annual resolution for long-lived bivalves. So far $\delta^{18}\text{O}$ is known for depending only from temperature and $\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ which itself depends on salinity (Epstein *et al.*, 1953; Friedman and O'Neil, 1977). If an ontogenic trend independent from the growth modulation as described by Goodwin *et al.* (2003) would be highlighted, a complete reevaluation of the $\delta^{18}\text{O}$ profiles under the light of the ontogenic age would be necessary. However, these low variations patterns only concern two of the twelve shells presented here.

The means $\delta^{18}\text{O}$ and $T^{\circ}\text{C}$ presented in the table 4.2 is given for information only and cannot be interpreted as differences in mean annual SST. The shells analyzed in this work come from shell middens which were not necessarily occupied or used at the same seasons, and the period of death of each shell has a strong impact on the $\delta^{18}\text{O}$ profiles. Some of them represent more of two years of growth (shell Br-04 for example) while other only show one year of growth (Neo-04) and for Neo-01 and Neo-02 we have no information about the temporal resolution of the profiles. To have an accurate information about mean annual SST, each profile needs to be cut

into different years of growth, beginning and ending at the same period, and eventual growth cessations needs to be taken in account.

A bias may be introduced by an eventual variation in the salinity of the water mass. For the SST reconstruction, salinity was considered as constant (34.5 PSU) upon salinity records from directly from shore (Cudennec *et al*, *in prep*) as Beniguet Island is surrounded by oceanic conditions and because of the absence of freshwater sources on it. This salinity could vary during the year, as a tidal mixing front, forms during summer near Beniguet Island (Le Boyer *et al.*, 2009) and its dynamic could have changed during Holocene, inducing biased SST reconstructions (Zumaque *et al.*, 2017). A clumped-isotopes (Δ_{47}) could help detecting an eventual salinity variations over time (Hill *et al.*, 2014).

4.2 The Iroise sea temperature variations since Chalcolithic investigated through *Patella vulgata* shells isotopes

The two oldest middens Beni-200 and Beni-201 are close from each other in terms of average summer SST ($18.35 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ and $18.32 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$ respectively). These temperatures are higher than the temperature reconstructed upon modern limpet shells for the same location ($11-16.5^{\circ}\text{C}$, Cudennec *et al*, *in prep*). This result is congruent with the fact that the Chalcolithic and early Bronze age periods are closer to the Holocene Climatic Optimum and therefore are characterized by warmer temperature conditions compared to modern period. A slight difference appears on the average winter temperatures, with colder winter during the early Bronze Age ($10.4 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$) compared to the Chalcolithic ($9.75 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$). These low differences may not be surprising because of the reduced gap between the formation of these two shell layers (approximately 400 years), but it is contradictory with the quick climatic variations described by Stéphan *et al.*, (2019) about the Molène archipelago, corresponding to the Bond

event n°3. The period on which the Beni-200 shell deposit was active (4277 cal BP) also coincide with a transition period for the north Atlantic oscillation (NAO) index, which switch from a strongly positive phase to a slightly negative phase (Olsen *et al.*, 2012). As NAO+ phases results in warmer and moister winter in Europe (Hurrell *et al.*, 2013; Wanner *et al.*, 2001), the colder winter conditions observed in our results could be the result of this decreasing pattern in NAO index. The reconstructed SST also presents an increased seasonality compared to modern period, with an average 10.0°C in winter and 18.33°C in summer, while reconstructed SST based on modern shells. This increased seasonality during the mid-Holocène compared to modern period is congruent with the general scenario of a decrease in summer insolation for northern hemisphere during the Holocene (Laskar *et al.*, 2004, see figure 4.6).

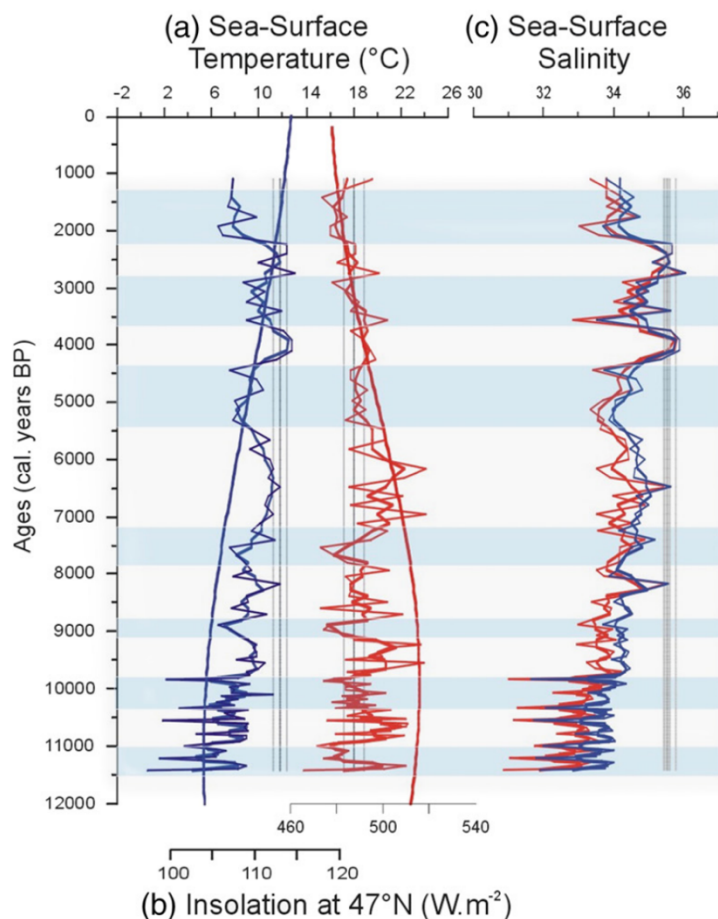


Figure 4.6 : (a) Winter and summer SSTs estimated from dinocysts in marine sediment core from the Bay of Biscaye and (b) insolation at 47°N in January and July from Laskar *et al.* (2004); (c) SSS estimated from dinocysts in marine sediment core, Bay of Biscaye. Extracted from Zumaque *et al.* (2017).

The Beni-202 horizon (640-675 AD) differs from older deposits, with colder winter ($8.52 \pm 1.2^\circ\text{C}$) and slightly cooler summer ($17.57 \pm 1.2^\circ\text{C}$). Those results however are based on shells which have higher variability from one specimen to another, which could indicate harsher biotic conditions for the limpets on the shore. The high variability of growth of *Patella vulgata* can be partly explained by very local conditions, space availability and concurrency with other limpets (Blackmore, 1969; Boaventura *et al.*, 2002; Jenkins and Hartnoll, 2001) and eventually the position on the shore where the limpets grew (Cudennec *et al.*, in prep). The EMA-01 shell is the one with the lowest (6.8°C) and the second highest (19.0°C) reconstructed SST of all the studied shells (the warmest SST belongs to the shell Br-01 with 19.01°C). This could come from a particular thermal tolerance for this specimen, which could keep growing even when environmental conditions are too harsh for other limpets. Comparing these results with other climatic archives however supports the idea of a significative cooling around the VIIth century. A series of massive volcanic eruptions in 536, 540, 547 and 626 AD (Fei *et al.*, 2007; Sigl *et al.*, 2015; Toohey *et al.*, 2016) coupled with a minimal solar activity (Steinhilber *et al.*, 2009) could have provoked a climatic cooling known as the “Late Antic Little Ice Age” (Büntgen *et al.*, 2016).

4.5 Conclusion

Stable oxygen isotopes from archaeological *Patella vulgata* shells can be used for palaeo-environmental purposes, as most of the isotopic profiles vary according to the seasonal variations of SST. The interpretation however needs to be put in perspectives with the variability of the growth and eventual growth interruptions, which are the predominant factor influencing the general shape of the profile, and which determine if the environmental conditions are recorded or not, and the resolution of the carbonated records.

The amplitudes of the reconstructed SST have been correlated with environmental changes described in the literacy, with a cooling during the Chalcolithic/Early Bronze Age transition attributed to a variation of the NAO index, and the impact volcanic eruption and minimum of solar activity during the VIth and VIIth century AD on colder reconstructed SST for the Early Middle Age shells.

Chapter V : Stable oxygen isotope analysis as a proxy for harvesting seasonality determination in *Patella vulgata* (Linnæus, 1758) shells : the case study of Beniguet Island shell middens, Iroise Sea, Brittany, France

Abstract

Stable oxygen isotopes ratio ($\delta^{18}\text{O}$) from carbonated shells depends on the temperature in which the shell precipitated and can be used as a sea surface temperature (SST) proxy. Investigating the $\delta^{18}\text{O}$ at the margin of shells provides informations about the SST at the death of the animal. This method can be used to determine the period of the year in which the shell was collected in the case of shells from anthropogenic middens. Thus, it is possible to study the foraging patterns of past population, and address questions about annual variations of harvesting efforts, or seasonal occupation of archaeological sites.

In this study we analyze $\delta^{18}\text{O}$ of shells from three distinct occupation period of the southwestern dune of Beniguet Island (Brittany, France), dated back to the Chalcolithic (4277 cal BP), the early Bronze age (4022 cal BP) and the early Middle Ages (1292 cal BP). Long series of measurements (more than 35 carbonate samples) were performed to assess the array of $\delta^{18}\text{O}$ values reached on each of the three periods. Short series of measurements (10 samples) were performed to increase the number of analyzed shell for each period.

Our results demonstrated an year-long limpet collection for the Chalcolithic period, while the Bronze age is characterized by a spring-focused collect, with no clue of harvest from late summer to early winter. These results confirms the feasibility of studies using stable oxygen isotopes for harvesting period determination on *Patella vulgata* shells

5.1 Introduction

The formation of archaeological shell deposits by European populations is a well described phenomenon which occurred at least since Middle Paleolithic (Colonese *et al.*, 2011; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2011), intensifies during the Mesolithic (Andersen and Johansen, 1986; Dupont *et al.*, 2009; Mellars and Payne, 1971; Milner *et al.*, 2007) and continues during Neolithic (Dupont, 2003; 2019), protohistory (Mougue, 2015; 2019) and historical times (Gruet, 1993). Classical archaeo-malacological studies, based on inventory and identification of mollusks remains to analyze human-resources relationships are now supplemented by sclerochronological and sclerochemical studies, allowing to broaden the perspective of these studies and to get new insights into the palaeo-environment of the populations and to investigate the response of human activities to environmental changes (Andrus, 2011; Prendergast *et al.*, 2016).

One of the main advance allowed by the study of the mollusk's shells sclerochronology is the determination of the seasonality of the collect, at high resolution by studying the geochemistry and isotopic composition of the shell or at low resolution by counting and measuring annual growth checks (Burchell *et al.* 2014). Studying the seasonality of shellfish collection is now widely accepted as a key component to understand subsistence strategies of coastal populations, leading to new insights into the mobility of these people (Loftus *et al.*, 2019) and site occupation (Burchell *et al.*, 2018), the evolution of the collect practice through space and time (Cannon and Burchell, 2016), determining foraging area (Andrus and Thompson, 2012) and the impact of human foraging on shellfish population structure, indicating the intensity of collect (Mannino and Thomas, 2001).

In our study, the determination of the seasonality of shellfish harvest is based on a stable oxygen isotopes analysis, which is a proxy of the sea surface temperature (Epstein *et al.*, 1953). Marine mollusks precipitate their shell's carbonates under isotopic equilibrium with the surrounding seawater, and thus ratios of oxygen isotopes ($\delta^{18}\text{O}$) along the growth axis of the shell depend on the seawater characteristics in terms of temperature and salinity (Urey, 1946). Measuring the $\delta^{18}\text{O}$ at the margin of the shell virtually provides the SST at the death of the specimen, indicating the period of the year in which the shell was collected in the case of live-collected shells for human consumption. *Patella vulgata* is one of the most preeminent species of Western Atlantic coastal shell middens since Middle Paleolithic (Mougne, 2015; Nouet *et al.*, 2015). A previous stable oxygen isotopes studies have been achieved on *Patella vulgata*, but this species shows high heterogeneity in growth patterns and low replicability (Bailey *et al.*, 1983), complicating the interpretation of $\delta^{18}\text{O}$ data. Low resolution determination of seasonality through annual growth check analysis has also been done on this species (Bailey and Craighead, 2003) but these structures are not clearly visible on the whole geographic distribution of the species, reducing the applications of this method (Ballantine, 1961; Choquet, 1968; Surge *et al.*, 2013) and emphasizing on the need of testing the timing of growth structure formation for each different geographic application.

The purpose of this study is to carry out a more exhaustive approach to the use of isotopic ratios of oxygen for seasonality determination. We investigated both modern live-collected and archaeological shells from three shell layers of Beniguet Island shell middens (Le Conquet, Finistère, France).

5.2 Material and methods

5.2.1 Beniguet Island shell middens

The studied site is composed of three shell layers imbedded in aeolian sand dune (see figure 5.1 for detailed stratigraphic description) in the southwest shore of Beniguet Island, Le Conquet, France. These middens were uncovered following a coastal erosion event caused by 2013-2014 winter storms. Beniguet island is a wildlife reserve under the responsibility of the Armorica Regional Natural Park. No excavation were performed on this site, because of the complexity of the fragility of the dune ecosystem containing the middens, the presence of protected bird species and the difficulties related to the insular context. However, the reference section have been investigated on the face of active sea erosion on the dune and 20 L of sediment containing shells and other remains were collected for each layer. These middens were radiocarbon dated back from Bell Beaker Final Neolithic (2400 B.C.), Early Bronze Age (2000 B.C.) and Early Middle Age (650 A.D.). The identification of *Patella* species usually relies on the color of the foot and the inner shell, or on the shape and size of the radula (Hayward and Ryland, 2017). However, due to the absence of flesh and color fading, some of the living-animal features are not accessible on archaeological shells, and identification is then based on morphometric approach. Cabral (2003) reach 70-80% of correct identification for *Patella vulgata* and *Patella depressa*, but without the radula, it is for the moment not possible to distinguish *P. vulgata* from *P. depressa* with a 100% confidence. The typology of Dupont and Gruet (2002) was used here to identify the specimens found in Beniguet island shell middens.

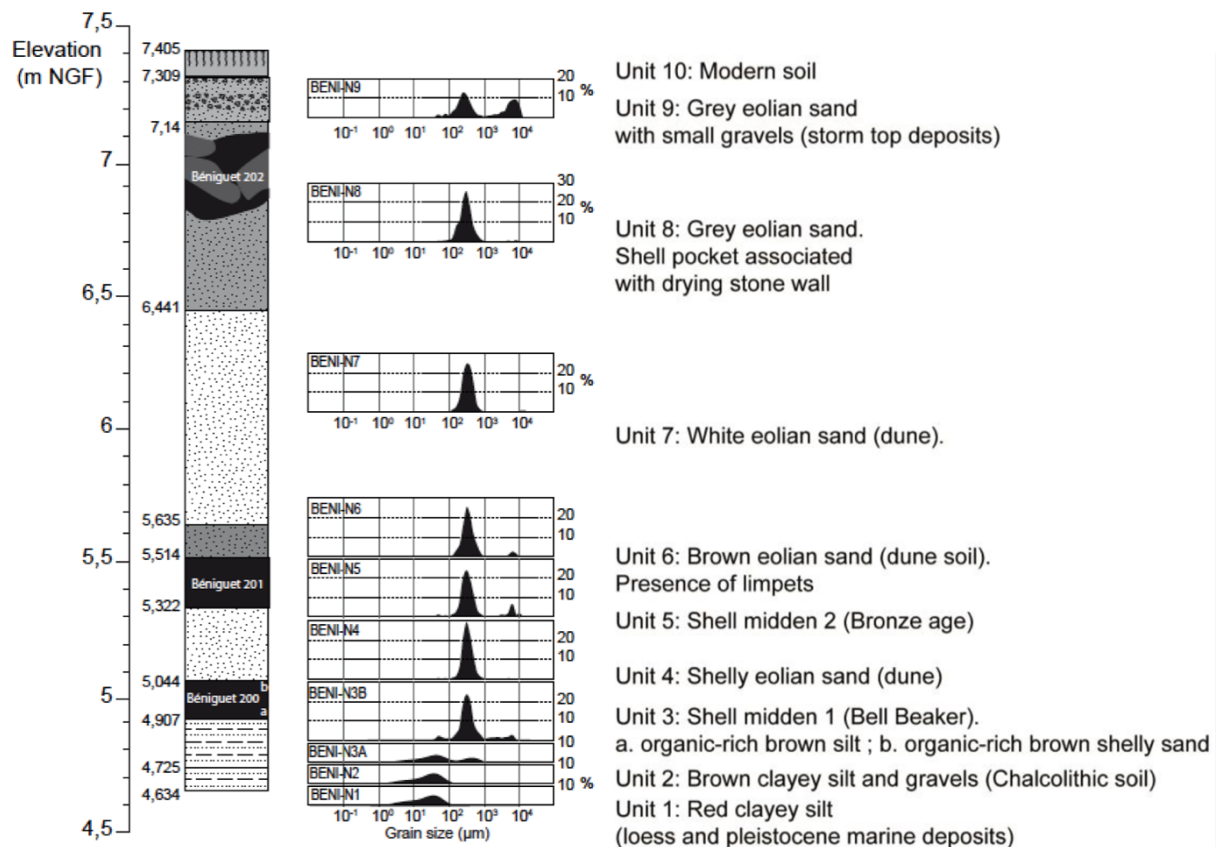


Figure 5.1 : Stratigraphy of the three shell layers embedded in the southwest dune of Beniguet Island, Le Conquet, France (Stéphan & Pailler, in prep).

Mainly composed of *Patella vulgata* shells, and surrounded by living *Patella vulgata* population, this site offer an opportunity to test the stable oxygen isotopes seasonality determination on three different periods of human occupation and compare them with live-collected shells.

Stratigraphic unit	Weight (g)	Material	Age BP	13C/12C	Interval cal BP 2σ	Interval cal BC/AD 2σ
Beniguet 200	0.109	Charcoal	3840 +/- 30	-24.3	4405-4150	2455-2200 BC
Beniguet 201	4.369	Sheep teeth	3678 +/- 30	-26.1	4136-3909	2187-1960 BC
Beniguet 202	1.314	Sheep bone	1270 +/- 30	-18.9	1310-1275	640-675 AD

Table 5.1 : A total of 3 samples were collected from the field and radiocarbon dated at the BetaAnalytic Laboratory (Miami, USA). The conventional radiocarbon dates were calibrated using software Calib 7.1 (Stuiver and Reimer, 1993) and the IntCal13 calibration curve (Reimer et al., 2013)

5.2.2 Shell preparation, sampling procedure and isotopic analysis

After the screening and sorting of the archaeological material, shells were measured and cleaned. Ten shells from each layer were selected in a narrow spectrum of size (40 ± 2 mm) with a particular attention to the regularity of the shell, the absence of epibionts on the inner side of the shell (indicating a dead-collected shell) and the absence of recalcification or scarring marks. Three 40 mm shells live-collected on the shore next the archaeological site were also prepared and analyzed. All the shells were cut along the maximal growth axis, included in Araldite 2020 epoxy resin, cut into 1.5 mm width slice and mounted on microscope slides. Each slide was polished with a Struers TegraPol-35 polishing machine and 1 μ m diamond grit. The protocol was strictly the same both archaeological and modern shells.

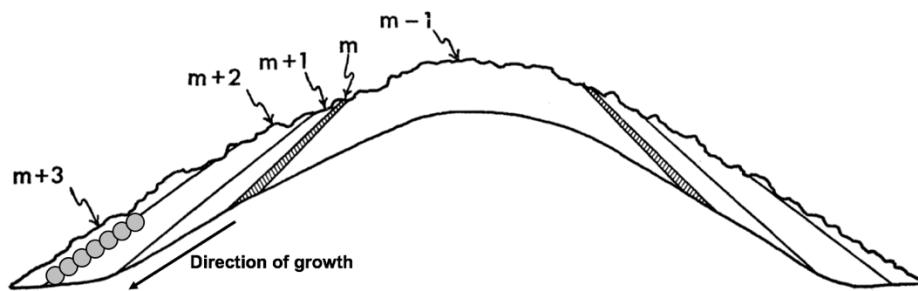


Figure 5.2 : Schematic structure of *Patella vulgata* cross section. Grey circle represents drilled carbonate samples on the m+2 cross foliated and m+3 radial cross foliated layer. Derived from MacClintock (1967).

Carbonate samples were milled with a NewWave Research Micromill equipped with a 300 μ m drill bit in the crossed-foliated (m+2) and radial crossed-foliated (m+3) calcitic layers of the shells, according to the classical terminology of Patellidae shells structure (Fenger *et al.*, 2007; MacClintock, 1967). Two different strategies were applied to these limpet shells cross section, as suggested by Mannino *et al.* (2002). First, four long sequences of samples (29-73 carbonates samples) were milled on four shells of each stratigraphic unit and on the three live collected shells. The first sample was drilled as close as possible to the posterior margin of the shell, and the following was milled approximately 200 μ m toward the apex. Then the six remaining shells

of each stratigraphic unit were sampled following a short sequence of 10 carbonate samples following the same sampling strategy from the margin toward the apex. The long sequences are required to investigate the growth patterns and the inter-individual variability of growth of this species throughout the year, while short sequences purpose is to assess the period of harvest with a significant number of shells for each stratigraphic unit. Long sequences are more informative but also more expensive and more time consuming than short sequences, and it is necessary to compromise between time and money spend on each shell and an increased number of shells analyzed. Carbonate samples were analyzed at the Pôle Spectrométrie Océan of the European Institute for Marine Studies (IUEM, University of Western Brittany, France) on a KIEL IV carbonates device.

5.2.3 Seasonality of *Patella vulgata* harvesting

The annual range of $\delta^{18}\text{O}$ of each of the three stratigraphic units was divided into four quartiles (figure 5.3), according to the methodology proposed by Mannino *et al.* (2002, 2007). The first and last quartiles (0-25% and 75-100% of the annual range) represent warm and cold conditions respectively, while intermediate quartiles (25-75% of the annual range) represent the transition between these two thermal extrema, i.e. spring and autumn. This information solely is not enough, as the same temperature could occur at different periods of the year (during spring and fall). The trend of the last samples complete the margin data, replacing the temperature at death with a seasonal context : a marginal $\delta^{18}\text{O}$ value which falls into intermediate quartiles, but with a rising trend in $\delta^{18}\text{O}$ reflects an autumn collect, while a decreasing trend indicates a spring collect (as $\delta^{18}\text{O}$ and SST are inversely correlated, a decreasing $\delta^{18}\text{O}$ reflects a warming SST). In the same way, a marginal $\delta^{18}\text{O}$ falling in summer quartile but with a rising trend (decreasing SST) reflects the end of the summer. However, these seasons are not equivalent to the astronomic seasons, beginning and finishing by equinoxes and solstices. It is an arbitrary

division of the isotopic range, reflecting the temperature range, and these isotopic seasons cannot be related with months, as the date of thermal extrema may vary through time. The marginal data depicting the last recorded temperature in the shell is positioned into these quartiles, indicating the seasonality of shellfish harvesting : marginal $\delta^{18}\text{O}$ data falling into the first quartile represents a summer collect, while a marginal $\delta^{18}\text{O}$ data falling in last quartile represents a winter collect.

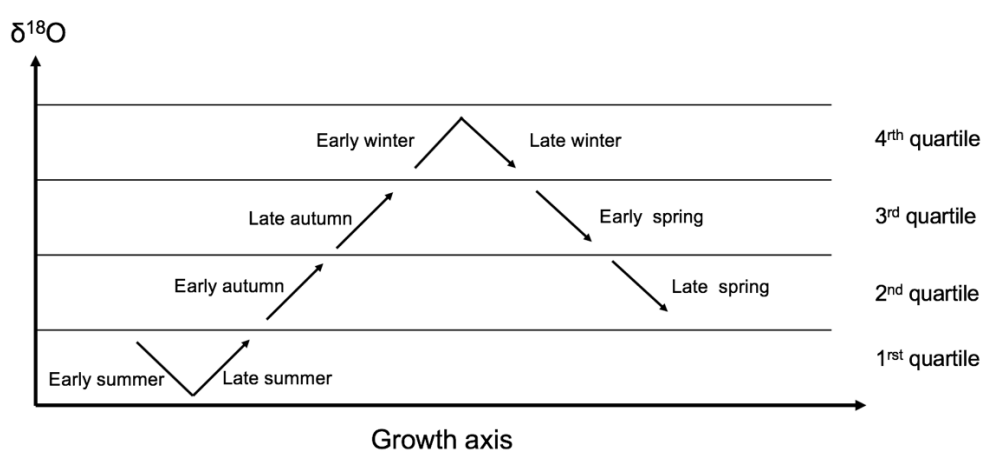


Figure 5.3 : Schematic isotopic profile. The seasonality of harvest is determined by interpreting the marginal $\delta^{18}\text{O}$ values and the trend of the last three samples toward the margin. As $\delta^{18}\text{O}$ and SST are inversely correlated, minimal $\delta^{18}\text{O}$ values correspond to warm conditions (summer).

5.3 Results

5.3.1 *Patella vulgata* shells isotopic values

Long series of sampling and stable oxygen isotopic compositions aim to determine if a sinusoidal pattern representing annual temperature variations can be detected along the growth axis of the shells. Four shells from each of the three stratigraphic units were analyzed with long series sampling, and twelve of the fifteen (modern and archaeological) long series shows sinusoidal pattern, representing more than a complete year of growth. Two of the three modern

shells also have sinusoidal patterns. The two archaeological shells without these annual patterns, a fact that remained unexplained, come from the oldest layer (Béni-200, Bell Beaker Culture), and cannot be used for seasonal harvesting determination. Modern long sequences are presented in figure 5.4 and archaeological long sequences are presented figure 5.5. As the short sequences have been only used for seasonality determination, the profiles are presented on Annexe I (p. 188).

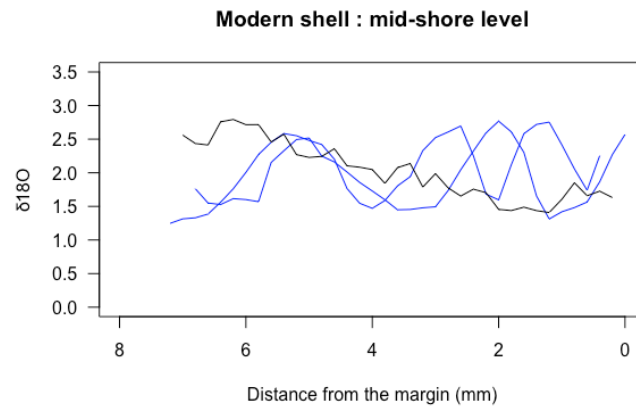


Figure 5.4 : Long series $\delta^{18}O$ profile of the three analyzed modern shells, collected on 02/15/2018. Black profile means no sinusoidal pattern, invalidating the shell for seasonality determination. The two other shells shows and increasing trend on the few last samples of the profile (on the right side), reflecting the cooling water conditions. Note the difference of last $\delta^{18}O$ values whereas the three shells were collected on 02/15/2018.

Annual range was determined upon the overall datas of all shells from each stratigraphic unit, both on short and long series. For the Neolithic period it ranges from 0.87‰ to 2.98‰. For the Early Bronze Age it ranges from 0.77‰ to 3.17‰ and for the Early Middle Age it ranges from 0.80‰ to 3.64‰. Annual ranges and quartile division of each stratigraphic unit is summarized in table 5.2, while the seasonal determination of each specimen is presented in table 5.3.

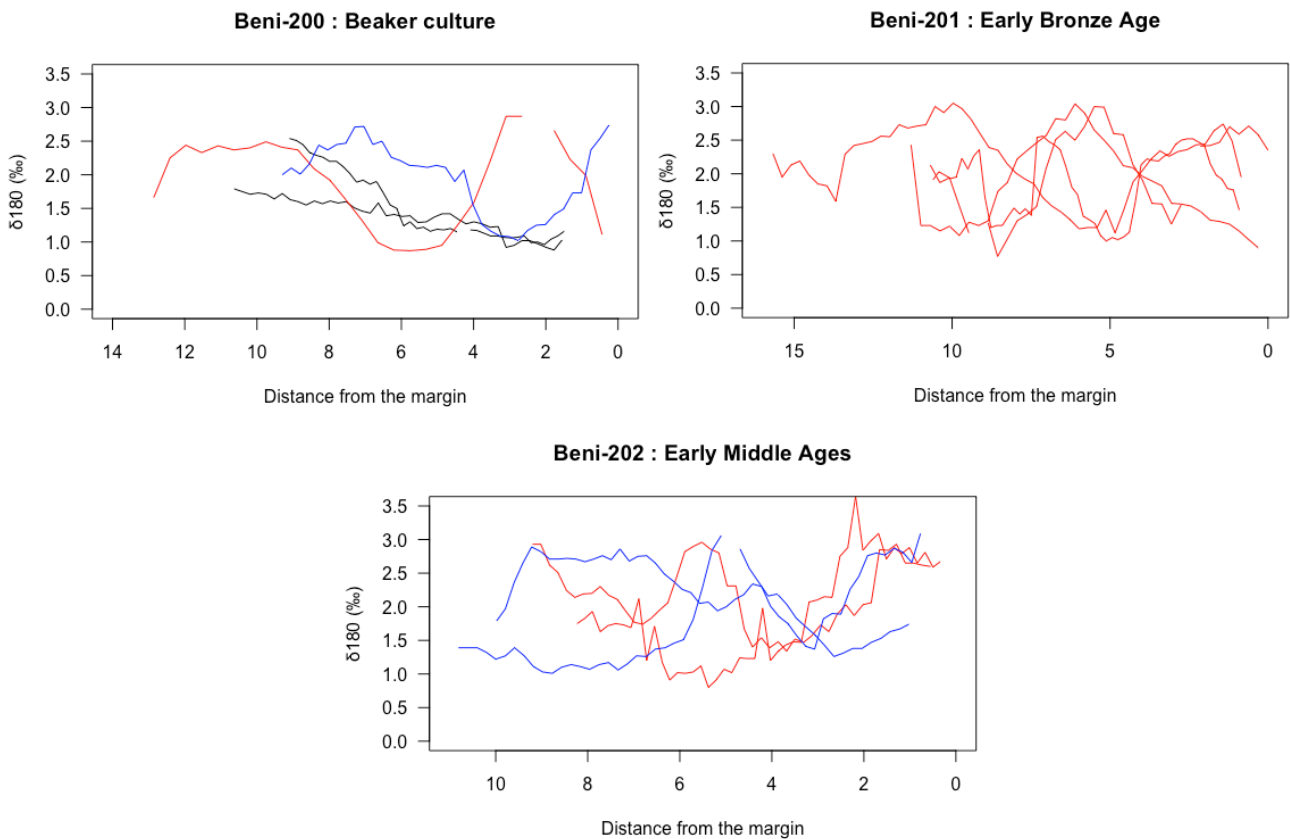


Figure 5.5 : Long series $\delta^{18}O$ profile of the four analyzed shells of the three stratigraphic unit. Black profile means no sinusoidal pattern, invalidating the shell for seasonal harvesting determination. Red and blue profiles reflects the trend of the last few samples : red profiles indicates a decreasing $\delta^{18}O$, which means warming water conditions when collected while blue profiles indicates an increasing trend, meaning cooling water conditions.

It is possible to compare one stratigraphic unit to another and try to find a pattern of limpet harvesting through the three investigated periods (figure 5.6). From our results Bell beaker people collected *Patella* all year round, during all of the four “isotopic” seasons. During the Early Bronze Age, all of the 10 analyzed shells are collected during the warming period, from late winter to early summer. The Early Middle Age deposit have no shell collected in summer, and a focused harvest on spring and autumn (4 shells for each).

	Minimum $\delta^{18}\text{O}$	25%	50%	75%	Max	Annual range
Modern shells	1.24	1.63	2.02	2.41	2.79	1.55
Béni-200	0.87	1.40	1.93	2.45	2.98	2.11
Béni-201	0.77	0.77	1.37	1.97	3.17	2.40
Béni-202	0.80	1.51	1.22	2.93	3.64	2.84

Table 5.2 : Range and quartiles determined from $\delta^{18}\text{O}$ values of *Patella vulgata* shells from each of the three stratigraphic units, Béni-200 (Final Neolithic, 2400 B.C.), Béni-201 (Early Bronze Age, 2000 B.C.) and Béni-202 (Early Middle Age, 650 A.D.)

Stratigraphic Unit	Shell N°	Marginal $\delta^{18}\text{O}$	Quartile	↗	↘	Season
Modern shell	M1	2.25	3 rd	X		Late autumn
Modern shell	M2	2.56	4 th	X		Early winter
Modern shell	M3*	1.63	1 st		X	*
Béni-200	Néo-01	1.15*	1 st	X		*
Béni-200	Néo-02	1.03*	1 st	X		*
Béni-200	Néo-03	1.11	1 st		X	Late summer
Béni-200	Néo-04	2.74	4 th	X		Late winter
Béni-200	Néo-05	1.37	1 st		X	Early summer
Béni-200	Néo-06	2.39	3 rd		X	Early spring
Béni-200	Néo-07	1.85	2 nd	X		Early autumn
Béni-200	Néo-08	2.54	4 th		X	Late winter
Béni-200	Néo-09	2.91	4 th	X		Early winter
Béni-200	Néo-10	2.38	3 rd		X	Early spring
Béni-201	Br-01	1.95	2 nd		X	Late spring
Béni-201	Br-02	1.46	2 nd		X	Late spring
Béni-201	Br-03	0.9	1 st		X	Early summer
Béni-201	Br-04	2.35	3 rd		X	Early spring
Béni-201	Br-05	2.64	3 rd		X	Early spring
Béni-201	Br-06	2.38	3 rd		X	Early spring
Béni-201	Br-07	2.04	2 nd		X	Late spring
Béni-201	Br-08	2.69	4 th		X	Late winter
Béni-201	Br-09	2.38	3 rd		X	Early spring
Béni-201	Br-10	1.34	1 st		X	Early summer
Béni-202	HMA-01	2.67	3 rd		X	Early spring
Béni-202	HMA-02	2.60	3 rd		X	Early spring
Béni-202	HMA-03	3.09	4 th	X		Early winter
Béni-202	HMA-04	1.74	2 nd	X		Early autumn
Béni-202	HMA-05	2.76	3 rd	X		Late autumn
Béni-202	HMA-06	2.40	3 rd		X	Early spring
Béni-202	HMA-07	2.93	4 th	X		Early autumn
Béni-202	HMA-08	1.76	2 nd		X	Late spring
Béni-202	HMA-09	3.15	4 th	X		Early winter
Béni-202	HMA-10	1.83	2 nd	X		Early autumn

Table 5.3 : Marginal $\delta^{18}\text{O}$, associated quartile, last samples trend and season of harvest determination of each of the 30 shells analyzed for this study. The trend was determined upon the three last samples of the series. Shell noted * are the shells where no sinusoidal patterns could be found. These shells are not suitable for seasonal harvesting determination.

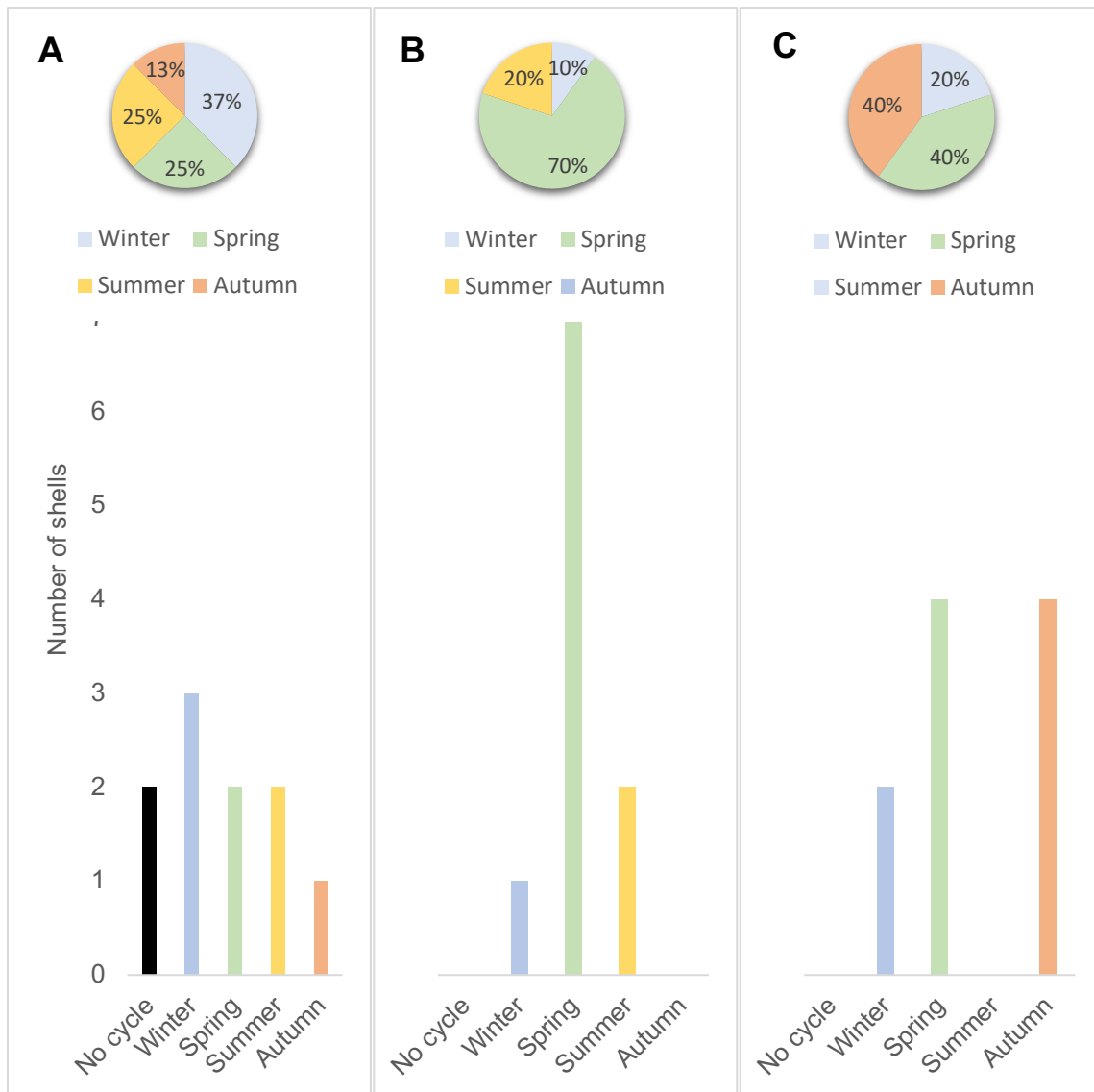


Figure 5.6 : Annual distribution of *Patella vulgata* shells harvesting for each of the three stratigraphic units investigated in this study. Each period is represented by 10 analyzed shells. A) Beni-200, Bell Beaker Culture, 4405-4150 cal BP. B) Beni-201, Early Bronze Age, 4136-3909 cal BP. C) Beni-202, Early Middle Ages, 1310-1275 cal BP.

5.4 Discussion

5.4.1 How accurate are the harvesting period estimations?

The growth features of the shells are the main factors controlling the quality of the determination of seasonality, and Bailey *et al.* (1983) established a some prerequisites which are necessary for an accurate estimation of death (and thus harvest, in the case of shells from anthropological shell middens) :

“- the deposition of shell carbonate is sufficiently regular to ensure that all parts of the annual range of $\delta^{18}\text{O}$ values have an equal chance of representation in the shell carbonate in every individual and in every species sampled

- The rate of growth is sufficiently rapid to allow easy resolution of the isotopic variation at least to the level of monthly growth increments”

They tested two intertidal gastropod species (*Phorcus lineatus* and *Patella vulgata*), and the conclusion about *Patella vulgata* is clear : “At any rate, it would seem *Patella vulgata* growing in modern Cantabrian condition is a very unreliable species for isotope analysis, and that seasonal determination from edge values would be virtually meaningless without a more detailed understanding of variation in individual growth patterns.” However, a more recent study also concerning the Cantabrian coast (Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2017) has systematically sampled the margin of 243 *Patella vulgata* shells during 19 collection events all year long, and a clear sinusoidal pattern was highlighted, supporting the idea that the marginal $\delta^{18}\text{O}$ in *Patella vulgata* shells reflects the recent seawater conditions. Gutiérrez-Zugasti *et al.* (2017) also compared recorded seawater data with reconstructed SST from the marginal $\delta^{18}\text{O}$ and found a good correlation between these two parameters ($R^2 = 0.93$). This means therefore that the marginal $\delta^{18}\text{O}$ can be used for harvesting period determination.

This species is known for having strong heterogeneity in growth patterns, depending on the biogeographic (Surge *et al.*, 2013), hydrodynamic context (Jenkins and Hartnoll, 2001), altitude on the shore (Tagliarolo *et al.*, 2013), density and/or presence of other limpet species (Boaventura *et al.*, 2002). A consequence of this heterogeneity is the impossibility to determine the age of the shells in our study area, as there is no size/age relationship (Ballantine, 1961, Cudennec *et al.*, in prep) and unreliable annual banding (Ballantine, 1961; Choquet, 1968; Surge *et al.*, 2013). The three modern specimens studied here provide three different harvesting periods, and only one is truly accurate. The profile with no sinusoidal pattern has been discarded (see below), and the difference between the two other shells can be explained by a difference in growth rates: the shell with the less accurate estimation of harvesting periods exhibits an abrupt profile, where the last summer (low $\delta^{18}\text{O}$ values) has a “peak” aspect, indicating a slowed growth rate, inducing a lower resolution in $\delta^{18}\text{O}$ profile. On the other side, a profile with smooth variation indicates a fast-growing shell, with a better resolution in $\delta^{18}\text{O}$ profile. This interpretation of the growth rates from the general aspect of the profile is based on the modelisation works of Goodwin *et al.* (2003). Methods based on the measurement of growth between each annual growth check or between annual growth check and margin of the shell, as detailed by Bailey and Craighead (2003) are incompatible with our study area, and the isotopic approach remains the most reliable source of informations about seasonality in *Patella vulgata* shells. Two approach could lead to reduce this variability about modern shells marginal $\delta^{18}\text{O}$: to increase the number of specimen analyzed, as Gutiérrez-Zugasti *et al.* (2017) have already highlighted some disparities about the marginal SST of live-collected shells, and to change the date of collect, as shells collected in spring or summer should be reliable due to the higher growth rates in these periods compared to winter (as our shells were collected in February).

Even if short series of carbonate sampling are sufficient to get the marginal $\delta^{18}\text{O}$ and the trend of the $\delta^{18}\text{O}$ profile, long profiles covering at least one year of growth are necessary to ensure the year-long cycle of $\delta^{18}\text{O}$. Some shells have no sinusoidal patterns, and it is probably not a diagenetic issue, as one of the modern shells has the same pattern. These particular profiles could be the result of an unusually fast growing shell resulting in a truncated annual pattern, but all of the three concerned shells have similar profile and continuous declining $\delta^{18}\text{O}$ pattern. For the moment there is no information about a supposed ontogenic trend in $\delta^{18}\text{O}$, as observed in $\delta^{13}\text{C}$ profiles (Lorrain *et al.*, 2004), and the process underlying the formation of these profiles is still unknown. Therefore, they can't be used to determine a season of harvest (and the modern shell collected in February clearly indicate an early summer collect, which is obviously wrong).

One major source of uncertainties about the determination of the season of harvest is the distance between the first sample of carbonates and the margin. The shell *Patella vulgata* closely adapts to the shape of the scar, which is the area where the animal rests when it is not foraging (Gray and Naylor, 1996; Hartnoll and Wright, 1977). The shape of the margin is not regular and the distance between the first sample and the margin is different for each shell: this is why in figure 5.3 and 5.4 there is a gap between the margin (Y axis origin) and the first sample of the profile. This gap may cover only a few days if the shell is growing fast, during spring and summer, but can represent weeks or months if the growth is low or interrupted, in autumn and winter. Thus, an isotopic determination of an autumnal collect is less reliable than the determination of a late spring or summer collect, as the gap between the margin and the first shell may represent a long period of reduced growth.

5.4.2 A diachronic approach of limpet foraging on Beniguet Island

The importance of limpets as food source in European pre- and protohistoric coastal societies is already documented for most of the European shell middens, and this species dominates the malacofauna of most of these sites in Brittany (Dupont, 2019; Mougne, 2015), whatever the period considered. The importance of this species as food source may be explained by the accessibility of the animals, which can be harvested at every low tides on rocky shores. Among the different sources of protein available on the shore, limpets are one of the most cost-effective species, and the meat yield of the *Patella* genus is 46 to 60% of the total weight of each individuals, while the other common species of intertidal gastropod found in Atlantic shell middens, the topshell *Phorcus lineatus* only have a yield of 28 - 36% of the total weight of the animal, which is 1,7 less (Dupont and Gruet, 2002). The collect of the limpets was important enough to lead to the use of specific tools dedicated to this harvest (Pailler *et al.*, 2007) and the volume of the middens still existing along northwestern coast of Europe is a clear indication of the importance of this activity for coastal populations. It is a reliable source of protein which can be harvested all year round. The absence of collect during late summer to early winter at the Bronze Age and during summer at the Early Middle Age does not seems to be a question of disposability, as it can be for other resources with a strong seasonal availability such as fruits, birds or fish (Dréano, 2019; Dupont *et al.*, 2009). Two hypothesis can be formulated upon this observation : as Beniguet was already an island separated from the continent by the Chenal du Four during Neolithic (Pailler *et al.*, 2011), coastal population may occupy the site and the island all year-long, or may be present on the island only during specific periods of the year. These populations had serious navigation skills, even if no remains of Neolithic boats could be find in our study area (Philippe, 2018).

In the absence of extensive archaeological field works, and with scarce informations about the spatial structure of the site, it is not possible to completely address this issue. However several indications may help to interpret these results of isotopically determined harvesting season. The oldest deposit (Beni-200) is more than 20 meter long, and all the seasons are represented in our results, suggesting a year-long presence of people at this period. The second deposit Beni-200 is smaller and the organic remains are more diffuse in the sand dune. As our results suggest that the harvesting periods are close for all the studied shells from the Bronze Age, and as the determination of harvesting season is still the subject of some uncertainties, it is not possible to discard the hypothesis of a punctual limpet harvesting, for a feast or for an occasional presence on the island. But the presence of sheep bones (which have been used for radiocarbon dating, see table 5.1) may indicate a long-term occupation, or at least a noticeable logistic to bring animals on the island. The modality and the chronology of midden deposition is a recurrent question on insular context, as it addresses questions about the inter-island seasonal mobility or sedentarism, and not only during Neolithic period (Finlay et al., 2019) . The shore of Beniguët island exhibits extensive dam fisheries (Stéphan *et al.*, 2016). Even if these fisheries have not been dated, the results of the fish remains study (Y. Dréano, unpublished data) is congruent with coastal fishing, as most of the fish species living near the shore are found in the Neolithic and Bronze Age stratigraphic units, and the catch is focused on small size fish. These structures require a consequent labor and it is unlikely that these populations build them if they were just occasionally present on the island. The medieval stratigraphic unit is composed of a dense shell midden, where several human bones were recovered. A low wall was also included in the midden, suggesting a long term occupation instead of a punctual visit on the island. Even if no archaeological fieldworks were achieved on this site, the Molène archipelago was already occupied by long lasting human population, as demonstrated by the exhaustive researches

realized on the protohistoric stone house of Beg Ar Loued on Molène Island (Pailler and Nicolas, 2019).

Determining a season of harvest for *Patella vulgata* shells alone is not enough to test the seasonal pattern of human occupation, as a seasonal consumption of limpets may result from cultural choices or constraints, and not just from the presence or absence of the population. The seasonal consumption of limpets helps determine a minimal time of residence on the island: presence of shell consumption necessarily means human presence, but absence of consumption cannot be interpreted as an absence of human populations. For the Bell Beaker stratigraphic unit, the isotopes results shell indicates limpet consumption during all the seasons, inducing in this case year-long human presence on the island.

A limpet collection at the Early Bronze Age period may come from the presence of human population only at this period of the year as mentioned before, but other causes may lead to a seasonal partitioning of harvest. The relative meat yield may vary throughout the year, as demonstrated for *Phorcus lineatus* by García-escárzaga *et al.* (2019), even if this variation is not very high (about 10% for *Phorcus lineatus* and is probably lower for *Patella vulgata*, as the foot is relatively bigger compared to the rest of the body in *Patella vulgata*). Late winter to early summer is also a tough period for traditional populations who relies on agricultural products to survive. These population consume the harvest from the precedent year during winter, and in spring the reserves are low and the crop are not ready to harvest yet : it is the hungry gap (Arnold, 1992). However, the eventual differences of agricultural techniques and strategies from Bell Beaker period to Early Bronze Age (which are separated one from another by a 400 years gap) which would eventually lead to differences in the harvest of marine

resources such as limpets are not known for the moment. Another hypothesis is the use of limpet meat as bait for fishing, hooked or placed in fish or crab trap (Y. Pailler, personal communication). Some of the most common species identified in the middens (*Dicentrarchus labrax*, *Mugil sp.*, *Belone belone*, Dréano, unpublished datas) are more abundant near the coasts during spring and summer (Dréano, 2019), but as no fish hook or no fish trap could be found in the limited sampling of the middens, it is difficult to go further with this hypothesis. Isotope sclerochronology on fish otolith could refine the seasonality patterns about these middens. On the other side, the medieval period shows no limpet collect during summer, while the results of the fish remains study indicates an offshore fishing with boats instead of coastal fisheries. But in absence of any remains of fishing tools, it is not possible to demonstrate the use of limpet as baits.

Historically, limpets were also used to feed pigs on Iroise islands (Cailleux, 1950; Cocaign, 1999). As pig bones have been found in the middens, studying the bones isotopes could provide informations about the feeding strategies for these animals (and ultimately for their human herdsman), as it has been used on human bones to demonstrate the shift from mainly marine protein sources during Breton Mesolithic to terrestrial food sources during Neolithic (Dupont et al., 2009; Schulting et al., 2004; Schulting and Richards, 2001).

5.5 Conclusion

The successive occupations of Beniguet Island southwestern shore, and the stratified shell layers produced during these periods offer a unique opportunity to test the seasonality of *Patella vulgata* harvest through oxygen isotope analysis. Some uncertainties remain about the reading of the $\delta^{18}\text{O}$ values near the margin of *Patella vulgata* shells, mainly because of the highly variable growth rates of this species, but the results suggest strong differences on the seasonal harvesting patterns of *Patella vulgata* by the human population of Beniguet Island. We highlighted a year-long collect during the Bell Beaker period, a spring and summer harvest during Early Bronze Age, with no clue of harvesting from late summer to early winter, and, for the Early Middle Age period, an absence of limpet harvesting during summer months. The causes of these differences are not fully understood yet, but coupling this approach with other seasonality index, provided by classical zooarchaeological investigations on sheep and pig bones, but also otolith sclerochemistry could help to decipher the seasonal partitioning of marine resources collect and use from a seasonal occupation of this island.

6. Discussion générale et synthèse

6.1 Principaux résultats : ce que nous disent les patelles des environnements dans lesquels elles ont vécu ?

6.1.1 Le problème de l'hétérogénéité de la croissance pour lier structures sclérochronologiques et conditions environnementales

L'un des objectifs principaux de cette thèse était de calibrer les microstries (supposées tidales) des patelles avec des enregistrements de température réalisés sur l'estran, afin de pouvoir dater la déposition des échantillons de $\delta^{18}\text{O}$ prélevés dans la coquille. Le but était d'obtenir des reconstructions de SST à haute résolution à partir des carbonates des coquilles, comme cela a déjà été réalisé pour d'autres espèces de mollusques marins (comme par exemple *Chione cortezi* : Goodwin et al., 2001 ; *Pecten maximus* : Chauvaud et al., 2005). Toutefois, comme vu au chapitre 2, l'hétérogénéité de la croissance observée entre des coquilles collectées sur une petite surface représente un obstacle majeur pour replacer les échantillons de $\delta^{18}\text{O}$ à une date (ou un intervalle de temps) précise. Cette hétérogénéité avait déjà été documentée chez *Patella vulgata* par différentes études portant sur les dynamiques de population de cette espèce (Ballantine, 1961; Blackmore, 1969; Jenkins and Hartnoll, 2001), de même que par les premières analyses isotopiques (Bailey et al., 1983). Toutefois, d'un point de vue sclérochronologique, la formation des microstries était supposée suivre un rythme tidal régulier (Ekaratne and Crisp, 1982; Fenger et al., 2007; Gutiérrez-Zugasti et al., 2017). Nos résultats n'ont pas pu retrouver systématiquement ce rythme de formation des micro-incréments, qui semble être plutôt un cas idéal qu'une norme valide pour tous les individus. La formation des micro-incréments semble dépendre de certaines conditions environnementales (en fonction de l'alternance des mortes-eaux et des vives eaux, de la densité locales des patelles, de la compétition pour la nourriture ou encore de l'altitude sur l'estran) et de la condition

métabolique de chaque individu (ainsi l'âge doit jouer un rôle important, puisqu'aucun schéma applicable à toute la population étudiée n'a pu être détecté). Pour le moment, il n'est donc pas possible de déterminer la date de déposition de chaque micro-incrément, même lorsque la date de mort est précisément connue, et que des jalons temporels (marques fluorescentes de calcéine) sont visibles à intervalles réguliers et mis en place à des dates connues.

Malgré les incertitudes qui persistent à propos des profils isotopiques, comme l'existence de coquilles particulières dépourvues de variations saisonnières, l'effet éventuel de la cuisson sur les signatures isotopiques (dans le cas de coquilles provenant d'amas coquilliers anthropiques) ou la prise en compte d'une éventuelle diagenèse ou une recalcification, les profils isotopiques restent la source d'information la plus fiable à propos de la croissance et des conditions environnementales dans laquelle s'est développée la coquille dans notre zone d'étude.

6.1.2 Les principales informations obtenues à partir des profils de $\delta^{18}\text{O}$ des coquilles de *Patella vulgata*

L'étude des isotopes stables dans les coquilles de mollusques marins est aujourd'hui largement utilisée pour reconstruire les conditions de température dans lesquelles les coquilles grandissent. Cette méthode a déjà été utilisée sur des coquilles de *Patella vulgata* actuelles (Fenger et al., 2007; Gutiérrez-Zugasti et al., 2017) et sur des coquilles archéologiques provenant de sites du nord de l'Europe (Surge and Barrett, 2012; Wang et al., 2012), mais cette archive reste largement sous-exploitée au vu de l'abondance de ces coquilles dans de très nombreux sites archéologiques côtiers européens. La stratigraphie particulière de la dune sud-ouest de l'île de Béniguet et ses trois niveaux d'occupation riches en coquilles de patelles constituaient une opportunité unique de tester cette méthode dans une région tempérée de l'aire

de répartition de *Patella vulgata*, outre l'intérêt d'étudier un site archéologique grignoté chaque hiver par l'érosion marine.

Nos travaux sur des coquilles actuelles montrent une bonne correspondance entre les amplitudes annuelles des SST reconstruites et des SST mesurées. De plus les résultats provenant de coquilles archéologiques soulignent plusieurs caractéristiques paléo-climatiques des périodes étudiées qui ont aussi été montrées sur d'autres archives (voir le chapitre 4 pour une discussion plus détaillée). Plusieurs observations peuvent être avancées : les SST sont globalement plus élevées lors du Chalcolithique et du Bronze ancien ; cela est particulièrement vrai pour les températures estivales ; et une saisonnalité plus forte est observée aux périodes les plus anciennes. La diminution progressive des SST estivales observées depuis le Chalcolithique jusqu'à la période actuelle est causée par la diminution progressive de l'insolation estivale, ce qui explique aussi la saisonnalité plus forte à l'Holocène moyen. Les SST estivales et hivernales plus élevées obtenues à partir des coquilles provenant des niveaux Beniguet-200 et Beniguet-201 sont soutenues par les scénarios climatiques classiques qui replacent ces niveaux à la fin de l'Optimum Climatique Holocène. Enfin les SST plus basses au Haut Moyen Âge seraient dues à un événement climatique connu sous le nom de « Late Antic Little Ice Age », caractérisé entre autres par un minimum de l'activité solaire et par des éruptions volcaniques à répétitions (Büntgen et al., 2016).

Au-delà de ces observations sur les évolutions de températures, l'analyse des isotopes stables du carbone (qui sont systématiquement fournis avec le $\delta^{18}\text{O}$) sur des coquilles modernes montrent des différences au niveau de la gamme des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ en fonction de l'altitude où ont été collectées les coquilles, ainsi qu'une cyclicité du $\delta^{13}\text{C}$ au cours de l'année. Le gradient de $\delta^{13}\text{C}$ dans les coquilles de *Patella vulgata* est discuté au chapitre 4, et pourrait mener à la détermination d'un niveau de collecte lors de l'étude de coquilles archéologiques. La

gamme de $\delta^{13}\text{C}$ obtenu à partir de notre lot de coquilles anciennes ne correspond toutefois pas aux données actuelles. Cela est probablement dû à une modification de la composition de la signature atmosphérique, et donc marine, en $\delta^{13}\text{C}$ du fait de l'injection massive de CO_2 fossile par les activités anthropiques. Ce phénomène est connu sous le nom d'effet Suess, mais n'a jusqu'à présent été démontré que chez des coquilles à longue durée de vie (Butler *et al.*, 2009; Suess, 1953).

6.1.3 Que nous disent les patelles à propos des populations qui les ont collectées ?

Le $\delta^{18}\text{O}$ au niveau de la marge des coquilles peut fournir la SST au moment de la mort de l'animal, et donc la période de l'année où la collecte a eu lieu dans le cas de coquilles provenant de sites anthropogéniques (Killingley, 1981). Malgré une certaine hétérogénéité et le manque de reproductibilité décrit par Bailey *et al.* (1983) à propos de *Patella vulgata*, nos résultats montrent des différences marquées entre les trois niveaux coquilliers étudiés. Le niveau Chalcolithique est caractérisé par une collecte régulière tout au long de l'année. Le niveau médiéval ne présente aucune coquille collectée en été (mais cela peut-être dû à un biais d'échantillonnage et à un nombre de coquilles étudiées trop faible). Enfin le niveau attribué au Bronze ancien montre clairement une récolte printanière, toutes les coquilles ayant été collectées entre la fin de l'hiver et le début de l'été, avec aucun indice de collecte pour l'été ni l'automne. Ces résultats sont discutés dans le chapitre 5, et permettent d'aborder différentes questions, comme l'occupation ponctuelle ou pérenne des îles, ainsi qu'une éventuelle division saisonnière des activités de collecte sur l'estran.

Nos résultats sur l'étagement des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ dans les coquilles de *Patella vulgata* sur l'estran, obtenues à partir de coquilles modernes, suggèrent aussi qu'il serait possible de lier ce $\delta^{13}\text{C}$ avec un « niveau de vie » des patelles sur l'estran (chapitre 3). À cause d'un nombre de

coquilles étudiées trop faible, l'influence d'un éventuel effet Suess et le manque de connaissances à propos de l'importance relative des différentes sources de carbone dans les coquilles de *Patella vulgata*, il n'est pour le moment pas possible de déterminer directement le niveau de collecte sur l'estran de nos coquilles archéologiques. Aucun de ces obstacles n'est toutefois rédhibitoire, et a déjà été surmonté sur d'autres espèces de mollusques marins.

6.2 Enseignements tirés des différentes approches utilisées et erreurs à ne pas reproduire

6.2.1 À propos de la sclérochronologie des coquilles de *Patella vulgata*

Le protocole suivi au cours du chapitre 2 pour étudier le rythme de formation des micro-incréments était conçu pour minimiser le stress enduré par les animaux et de perturber le moins possible leur croissance. Mais ces expérimentations ont été réalisées au mois d'octobre, qui n'est pas la période de croissance maximale pour *Patella vulgata*, du fait de la diminution progressive des températures, et de la maturation des gonades. Comme l'âge de chaque individu n'était pas connu, certaines coquilles ont pu avoir une croissance interrompue et d'autres une croissance continue, introduisant un biais dans l'interprétation de l'hétérogénéité de la croissance. Les mêmes expérimentations réalisées au mois de mai/juin/juillet, qui sont les mois où la croissance est maximale chez cette espèce, auraient pu aboutir à des résultats moins variables d'une coquille à l'autre. De plus, *Patella vulgata* est une espèce protandre et le changement de sexe ne dépend pas uniquement de la taille des animaux mais aussi des conditions environnementales et de la densité des patelles. Vérifier histologiquement le sexe de chaque individu aurait aussi pu constituer une piste d'interprétation de la variabilité observée.

6.2.2 À propos de la calibration et de l'interprétation des isotopes stables de l'oxygène

La méthode classique pour calibrer les outils isotopiques consiste à comparer le $\delta^{18}\text{O}$ mesuré dans les carbonates de coquilles avec le $\delta^{18}\text{O}$ calculé via le $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer, obtenu par des prélèvements d'eau réguliers, sous l'hypothèse d'un équilibre isotopique entre l'eau de mer et la coquille. Si un écart à l'équilibre est détecté, alors les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de la coquille doivent être corrigées avant d'appliquer l'équation de transfert permettant de transformer les données de $\delta^{18}\text{O}$ en SST. Comme l'écart à l'équilibre calculé par Fenger *et al.* (2007) avait déjà été utilisé pour d'autres études sur *Patella vulgata* anciennes, nous n'avons pas reproduit ce travail de calibration. Cela pourrait introduire un biais dans les reconstructions de SST, puisque l'écart à l'équilibre pourrait varier en fonction de l'origine géographique des coquilles (et donc probablement en fonction des conditions environnementales). De plus, cet écart à l'équilibre peut aussi avoir changé au cours du temps, en fonction de l'hydrologie et des conditions de température de la zone considérée (voir les chapitres 3 et 4 pour plus de détails). Cela pose la question de la validité des reconstructions de SST utilisant un écart à l'équilibre basé sur des mesures actuelles, et la manière dont est appliqué le principe d'actualisme sous-tendant ces travaux.

La détermination de la saisonnalité de la collecte au travers de l'interprétation du $\delta^{18}\text{O}$ à la marge des coquilles fait l'objet d'une polémique récurrente à propos de la précision et de la reproductibilité des résultats obtenus (Bailey *et al.*, 1983; Killingley, 1981), et les travaux récents utilisant cette méthode doivent tenir compte d'une liste conséquente de prérequis pour pouvoir prétendre produire des résultats fiables (Mannino *et al.*, 2002, 2007; Mannino and Thomas, 2001, 2002). Toutefois, pour tester la validité des reconstructions de SST à partir des données de $\delta^{18}\text{O}$, des collectes de coquilles vivantes mensuelles ou bimensuelles sont réalisées en assumant le fait que le $\delta^{18}\text{O}$ à la marge de la coquille représente les conditions de température

et de salinité au moment de la collecte. Ces valeurs de SST marginales reconstruite sont ensuite comparées avec les données de température enregistrées.

La comparaison de ces valeurs de SST marginales reconstruite est ensuite comparée avec des données de températures enregistrées, et les corrélations obtenues sont bonnes ($R^2 = 0.93$ pour Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2017). Une telle collecte régulière de patelles et une analyse systématique des $\delta^{18}\text{O}$ à la marge auraient pu valider la correspondance entre $\delta^{18}\text{O}$ marginal et saison de collecte effective. De plus, d'éventuels écarts entre $\delta^{18}\text{O}$ et températures enregistrées auraient pu mettre en évidence des arrêts de croissance en été ou en hiver.

6.3 Pour aller plus loin : perspectives pour la recherche

6.3.1 Croissance et sclérochronologie de *Patella vulgata* : des questions toujours en suspens

Il reste encore de nombreux points à éclaircir à propos de la croissance et de la mise en place des incréments dans les coquilles de *Patella vulgata*, que ce soit dans les couches calcitiques ou aragonitiques, ces dernières n'ayant que très peu été exploitées dans ce travail. L'une des pistes envisageable est de mieux tenir compte des microenvironnements sur l'estran, qui peuvent impacter significativement la croissance. Ainsi il pourrait être intéressant de comparer des zones abritées, présentant une canopée de fucale, avec des zones exposées constituées de roches nues, en termes de croissance, de compétition pour l'espace et pour la nourriture, de durée de vie et de signature isotopique. Des observations personnelles sur l'estran de Béniguet montrent ainsi de grandes variations de la densité des patelles entre la face exposée au sud d'un bloc rocheux et la face exposée au nord. Plusieurs questions restent posées. En particulier, comment expliquer le fait que les taux de croissances soient comparables entre les hauts et les bas d'estran, mais qu'ils soient plus faibles en milieu d'estran ? Ou encore comment expliquer

le ou les processus qui aboutissent à des profils isotopiques peu variables, avec une tendance à la décroissance du $\delta^{18}\text{O}$ avec l'âge ? L'une des pistes les plus prometteuses à l'issue de ce travail serait de mieux comprendre les signaux de $\delta^{13}\text{C}$ et leurs sources de variations. Cela pourrait être fait expérimentalement, en contrôlant la signature isotopique des différentes sources de carbone, avec un biofilm artificiellement appauvri en $\delta^{18}\text{O}$ ou un DIC dont le $\delta^{13}\text{C}$ est artificiellement très faible, afin de tracer les contributions relatives de ces différentes sources dans la coquille, de comprendre les variations saisonnières du $\delta^{13}\text{C}$ et de tenter de définir une signature « type » pour les différents habitats de la patelle à l'échelle d'un estran (roche nue et microphytobenthos *versus* canopées et propagules de macrophytes par exemple). Ce genre de travaux a déjà été réalisé sur des filtreurs (voir par exemple Marchais et al., 2015) et ne semble pas être hors de portée des compétences expérimentales et zootechniques de l'IUEM ou de l'IFREMER. Des observations personnelles ont aussi montré que l'absence de stries annuelles ou saisonnières ne semble pas être un cas général à toute la zone d'étude, puisque des patelles observées sur d'autres estrans de la région présentent clairement une reprise de croissance printanière. La question de la formation de ces stries reste ainsi ouverte, et les mécanismes aboutissant à un arrêt ou au contraire à une continuité de la croissance doivent encore être éclaircis. Pour le moment la détermination d'arrêts de croissance ne peut se faire qu'à posteriori, c'est à dire que l'on ne peut que constater la présence ou l'absence de ces stries, sans savoir précisément ce qui a provoqué leur formation. Cette remarque va dans le même sens que l'étude de Surge et al. (2013), qui constate que pour une même station d'échantillonnage, certaines coquilles montrent des arrêts de croissance hivernaux et d'autres estivaux. La compréhension de ce phénomène pourrait ainsi être une nouvelle manière d'interpréter les structures sclérochronologiques de coquilles de patelles archéologiques.

Une autre piste pour explorer les différences observées en terme de croissance serait de mieux comprendre les rythmes d'activité des patelles sur l'estran. L'alternance des périodes d'activité et de repos des patelles présente déjà de grandes variations régionales, et l'une des hypothèses à explorer serait de tester si des différences ne peuvent pas être détectées entre des patelles occupant un même espace sur l'estran. Des observations personnelles montrent que pour un même rocher, certaines patelles sont visiblement en activité, alors que d'autres semblent au repos. L'utilisation d'accéléromètres disposés sur les coquilles (selon un protocole déjà utilisé par le LEMAR sur d'autres espèces de gastéropodes marins) permettrait de caractériser de telles différences. Or des rythmes d'activité différents entraînent des différences dans les conditions environnementales endurées lors des différentes phases d'activité. Ainsi, si la croissance a bien lieu sous l'eau comme suggéré par la littérature, certaines patelles grandiraient lorsqu'elles sont en activité, alors que d'autres ne grandiraient que lorsqu'elles sont au repos, entraînant d'éventuelles variations des taux de croissance. Cette approche pourrait éclaircir les différences de taux de croissance inattendus observés entre le bas, le milieu et le haut de l'estran (chapitre 3).

6.3.2 Élargir les connaissances sur les amas coquilliers de l'Iroise

Ce travail a montré que d'un point de vue archéologique, les coquilles peuvent fournir deux types d'informations : les amplitudes thermiques annuelles vécues par les coquilles et la période de l'année à laquelle elles ont été ramassées. Toutefois cela n'a été réalisé que sur la stratigraphie particulière de la dune sud-ouest de Béniguet, et d'autres opportunités d'études sont présentes dans l'archipel. Le site molénais de Beg Ar Loued a livré au sein de fosses dépotoirs de nombreuses coquilles de patelles dont le contexte chronologique est bien défini, puisque les différentes structures du site ont fait l'objet de 39 dates ¹⁴C. La production de données de SST et de périodes de collecte provenant d'un autre site insulaire dont la période de

fonctionnement est proche du niveau Beniguet-200 ou Beniguet-201 pourrait ainsi apporter des éléments de discussion de manière synchronique à la fois sur la validité des reconstructions de température et sur les pratiques des populations, voire permettrait d'envisager de produire des scénarios d'occupation des îles, avec certaines dotées d'un habitat pérenne (comme cela semble être le cas pour Beg Ar Loued et sa maison en pierre sèche), et d'autres faisant l'objet d'une possible occupation saisonnière (comme on peut l'imaginer pour le niveau coquilliers de Beniguet-201 et sa collecte saisonnière des patelles).

Cette dernière remarque toutefois ne peut être confirmée qu'avec la seule étude des coquilles de *Patella vulgata*. Les amas coquilliers de l'Iroise livrent en effet de nombreux autres restes de faune, qu'elle soit terrestre (sauvage ou domestique) ou marine. Une approche plus large des spectres faunistiques, et le couplage des résultats sur *Patella vulgata* avec d'autres données de saisonnalité (comme par exemple la présence de fruits saisonniers, d'animaux disponibles seulement à certaines saisons ou d'études isotopiques sur d'autres espèces de mollusques marins ou sur les otolithes de poissons) permettrait de dénouer collecte saisonnière et occupation saisonnière. Or dans le cas des sites étudiés ici, aucune fouille n'a été réalisée, du fait à la fois de la complexité du contexte insulaire et du statut de réserve de chasse et de faune sauvage intégrale, sous la gestion de l'ONCFS. Aucune information sur la configuration spatiale des différents niveaux coquilliers n'était donc disponible, et le matériel étudié s'est limité aux quelques prélèvements réalisés dans la coupe de référence. De plus le site a déjà reculé depuis sa première mention dans les années 1950 sous l'effet de l'érosion marine, l'étendue et le volume initial des différents dépôts restent donc inconnus.

La chronologie établie par la stratigraphie de la dune sud-ouest de Béniguet présente aussi des lacunes qu'il serait intéressant de combler pour reconstruire l'histoire des conditions thermiques

et des pratiques de collecte pour l'île de Béniguet. Ainsi l'amas coquillier de Béniguet-3 a déjà été étudié d'un point de vue archéomalacologique (voir chapitre 1). L'analyse isotopique des patelles permettrait d'ajouter une nouvelle période à celles représentées par les niveaux de Beniguet-200, Beniguet-201 et Beniguet-202. Le hiatus entre le niveau Beniguet-202 et la période actuelle pourrait aussi être comblé par l'étude de poches ou de niveau coquilliers plus récents. Ainsi les goémoniers ont produit de nombreux sites coquilliers dans l'archipel qui pourraient faire l'objet d'études malacologiques. Sur Béniguet, un niveau coquillier a été identifié au niveau des maisons des ouvriers travaillant à la construction du phare des Pierres Noires, situé au sud de l'archipel de Molène, (inauguré en 1872). Ce site n'a fait l'objet d'aucun prélèvement ni d'aucune étude, mais s'il date vraiment de cette période il pourrait constituer une bonne opportunité de combler la lacune chronologique mentionnée plus haut. De plus, une étude sur des coquilles de la deuxième moitié du XIX^{ème} siècle constituerait une bonne opportunité de documenter non seulement l'effet Suess détecté entre les coquilles archéologiques (médiévales ou protohistoriques) et les coquilles modernes mais aussi la transition entre la fin du petit âge glaciaire et la période actuelle, dominée par l'influence anthropique.

6.4 Conclusion

L'étude sclérochronologique des coquilles de *Patella vulgata* reste encore limitée du fait de la difficulté d'interprétation des résultats produits, du fait de la diversité des facteurs abiotiques (température, salinité, alternance des phases d'immersion et d'émersion, hydrodynamisme, alternance des saisons) ou biotiques (disponibilité en nourriture, en espace, compétition avec les autres *Patella vulgata* ou avec d'autres espèces de patelles, présence de prédateurs..). Pourtant cette diversité de conditions auxquelles les patelles savent faire face sont la clef de leur abondance sur les estrans rocheux des côtes Atlantiques Européennes. C'est cette abondance, mais aussi leur accessibilité et leur haut rendement en chair qui font de cette espèce un candidat idéal parmi faune intertidale pour une collecte à pied à marée basse par les populations littorales, depuis le Paléolithique jusqu'à aujourd'hui.

Différentes approches ont été utilisées pour étudier les coquilles de *Patella vulgata* et en tirer des informations à la fois sur leur environnement et sur les populations qui les ont collectées. Toutes n'ont pas été détaillées ici, et certaines d'entre elles n'ont pas produit de résultats probants (l'étude des longues séries de mesures de micro-incréments, l'étude des structures aragonitiques de la coquille ou la cartographie à la microsonde des éléments traces par exemple), tandis que d'autres ont produit des résultats inattendus ou contredisant la littérature scientifique (les marquages à la calcéine pour déterminer le rythme de formation des micro-incréments notamment). Il ressort de ces différentes approches que, malgré la variabilité observée d'une coquille à l'autre, l'analyse des profils des isotopes stables du carbone et de l'oxygène sont à même de produire les différents types d'informations recherchés, et la mise en évidence d'une évolution des pratiques de collecte par l'étude des signaux isotopiques de l'oxygène constituent une première pour l'espèce *Patella vulgata*.

L'étude sclérochronologique et sclérochimique des coquilles de patelles doit se poursuivre car les amas coquilliers constituent une fenêtre ouverte à la fois sur des environnements aujourd'hui altérés et sur des pratiques et des cultures révolues.

Précieux fragments des environnements dans lesquels évoluaient les populations côtières, ils constituent la mémoire des pratiques de pêche et de collecte de ces hommes et de ces femmes. Dans un contexte de changements climatiques et d'intensification de l'érosion marine, l'existence même de ces sites archéologiques, généralement côtiers est aujourd'hui menacée. Il importe donc de pérenniser l'étude des coquilles de patelles qui s'y trouvent afin de préserver un patrimoine patiemment accumulé par des générations de pêcheurs à pied au fil des millénaires

7. Bibliographie

- Álvarez-Fernández, E., 2010. Limpets & Periwinkles in Cantabrian Spain between 22,000 and 15,000 Cal BC: Archaeomalacological remains at Altamira Cave. *Rev. Fac. Istor. a Univ. Creştine ...* 3766, 32–51.
- Ambrose, W.G., Locke, W.L., Bigelow, G.F., Renaud, P.E., 2016. Deposition of annual growth lines in the apex of the common limpet (*Patella vulgata*) from Shetland Islands, UK and Norway: Evidence from field marking and shell mineral content of annual line deposition. *Environ. Archaeol.* 21, 79–87. <https://doi.org/10.1179/1749631414Y.0000000058>
- Andersen, S.H., 2000. ‘Køkkenmøddinger’ (Shell Middens) in Denmark: a Survey. *Proc. Prehist. Soc.* 66, 361–384. <https://doi.org/10.1017/s0079497x00001857>
- Andersen, S.H., Johansen, E., 1986. Ertebølle Revisited. *J. Danish Archaeol.* 5, 31–61.
- Andrus, C.F.T., 2011. Shell midden sclerochronology. *Quat. Sci. Rev.* 30, 2892–2905. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.07.016>
- Andrus, C.F.T., Crowe, D.E., 2000. Geochemical Analysis of *Crassostrea virginica* as a method to determine season of capture. *J. Archaeol. Sci.* 33–42.
- Andrus, C.F.T., Thompson, V.D., 2012. Determining the habitats of mollusk collection at the Sapelo Island shell ring complex, Georgia, USA using oxygen isotope sclerochronology. *J. Archaeol. Sci.* 39, 215–228. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.08.002>
- Antoine, L., Quemerais-Pencreac’h, D., 1980. Stries et rythmes de croissance chez la Patelle *Patella vulgata* L. *Comptes Rendus l’Académie des Sci.* 290, 1127–1130.
- Arnold, D., 1992. Famine : Social Crisis and Historical Change. *Bull. Sch. Orient. African Stud.* 55, 387.
- Atalay, S., Hastorf, C.A., 2006. Food, meals, and daily activities : food habitus at Neolithic Çatalhöyük 1076, 283–319.
- Bailey, G.N., Chappell, J., Cribb, R., 1994. The origin of *Anadara* shell mounds at Weipa, north Queensland, Australia. *Archaeol. Ocean.* 29, 69–80.

- Bailey, G.N., Craighead, A.S., 2003. Late Pleistocene and Holocene Coastal Palaeoeconomies : A Reconsideration of the Molluscan Evidence from Northern Spain 18, 175–204.
<https://doi.org/10.1002/gea.10057>
- Bailey, G.N., Deith, M.R., Shackleton, N.J., 1983. Oxygen isotope analysis and seasonality determinations: limits and potential of a new technique. *Am. Antiq.* 48, 390–398.
- Ballantine, W.J., 1961. The Population dynamics of *Patella vulgata* and other limpets. PhD thesis, University of London.
- Barthes, R., 1961. Pour une psycho-sociologie de l' alimentation contemporaine. *Ann. Économies, Sociétés, Civilisations.* 15, 977–986.
<https://doi.org/10.3406/ahess.1961.420772>
- Beirne, E.C., Wanamaker, A.D., Feindel, S.C., 2012. Experimental validation of environmental controls on the $\delta^{13}\text{C}$ of *Arctica islandica* (ocean quahog) shell carbonate. *Geochim. Cosmochim. Acta* 84, 395–409. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2012.01.021>
- Berger, A., Loutre, M.F., 1991. Insolation values for the climate of the last 10 million years. *Quat. Sci. Rev.* 297–317.
- Bernhard, J.M., Blanks, J.K., Hintz, C.J., Thomas Chandler, G.T., 2004. Use of the fluorescent calcite marker calcein to label foraminiferal tests. *J. Foraminifer. Res.* 34, 96–101.
<https://doi.org/DOI:10.2113/0340096>
- Blackmore, D.T., 1969. Studies of *Patella vulgata* L. Growth, Reproduction & Zonal distributions. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 3, 200 - 213.
- Boaventura, D., Cancela Da Fonseca, L., Hawkins, S.J., 2002. Analysis of competitive interactions between the limpets *Patella depressa* Pennant and *Patella vulgata* L. on the northern coast of Portugal. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 271, 171–188.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00044-8](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00044-8)

- Bond, G., Showers, W., Cheseby, M., Lotti, R., Almasi, P., Priore, P., Cullen, H., Hajdas, I., Bonnany, G., 1997. A pervasive Millennial-Scale Cycle in North-Atlantic Holocene and Glacial Climates. *Science*. 278, 1257–1268.
- Bond, G., Kromer, B., Beer, J., Muscheler, R., Evans, M.N., Showers, W., Hoffmann, S., Lotti-Bond, R., Hajdas, I., Bonani, G., 2001. Persistent solar influence on north atlantic climate during the Holocene. *Science*. 294, 2130–2136. <https://doi.org/10.1126/science.1065680>
- Borges, C.D.G., Doncaster, C.P., Maclean, M.A., Hawkins, S.J., 2015a. Broad-scale patterns of sex ratios in *Patella* spp.: A comparison of range edge and central range populations in the British Isles and Portugal. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 95, 1141–1153. <https://doi.org/10.1017/S0025315415000417>
- Borges, C.D.G., Hawkins, S.J., Doncaster, C.P., Crowe, T.P., 2015b. Effects of simulated human exploitation of a key grazer, *Patella vulgata*, on rocky shore assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 533, 149–161. <https://doi.org/10.3354/meps11356>
- Borges, C.D.G., Hawkins, S.J., Crowe, T.P., Doncaster, C.P., 2016. The influence of simulated exploitation on *Patella vulgata* populations: Protandric sex change is size-dependent. *Ecol. Evol.* 6, 514–531. <https://doi.org/10.1002/ece3.1872>
- Bourdieu, P., 1972. *Esquisse d'une théorie de la pratique*. Édition Seuil, 272 p.
- Branch, G.M., 1975. Mechanisms Reducing Intraspecific Competition in *Patella* Spp.: Migration, Differentiation and Territorial Behaviour. *J. Anim. Ecol.* 44, 575–600. <https://doi.org/10.2307/3612>.
- Broadhurst, C.L., Wang, Y., Crawford, M.A., Cunnane, S.C., Parkington, J.E., Schmidt, W.F., 2002. Brain-specific lipids from marine, lacustrine, or terrestrial food resources: Potential impact on early African *Homo sapiens*. *Comp. Biochem. Physiol. - B Biochem. Mol. Biol.* 131, 653–673. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(02\)00002-7](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00002-7)

- Büntgen, U., Myglan, V.S., Ljungqvist, F.C., McCormick, M., Di Cosmo, N., Sigl, M., Jungclaus, J., Wagner, S., Krusic, P.J., Esper, J., Kaplan, J.O., De Vaan, M.A.C., Luterbacher, J., Wacker, L., Tegel, W., Kirilyanov, A. V., 2016. Cooling and societal change during the Late Antique Little Ice Age from 536 to around 660 AD. *Nat. Geosci.* 9, 231–236. <https://doi.org/10.1038/ngeo2652>
- Burchell, M., Cannon, A., Hallmann, N., Schwarcz, H.P., Schöne, B.R., 2012. Inter-site variability in the season of shellfish collection on the central coast of British Columbia. *J. Archaeol. Sci.* 40, 626–636. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2012.07.002>
- Burchell, M., Hallmann, N., Schöne, B.R., Cannon, A., Schwarcz, H.P., 2014. Biogeochemical signatures of marine and estuarine bivalves : Implications for Interpreting Seasonality at Shell Midden Sites, in: *The Cultural Dynamics of Shell-Matrix Sites*. pp. 241–247.
- Burchell, M., Stopp, M.P., Cannon, A., Hallmann, N., Schöne, B.R., 2018. Determining seasonality of mussel collection from an early historic Inuit site, Labrador, Canada: Comparing thin-sections with high-resolution stable oxygen isotope analysis. *J. Archaeol. Sci. Reports* 21, 1215–1224. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2018.02.016>
- Burgos, A., 2016. Savoirs naturalistes et stratégies de collecte de *Geloina erosa*, *Geloina expansa* et *Polymesoda bengalensis* dans la mangrove de Siberut (Indonésie). *Rev. d'éthnoécologie* 9, 25 p. <https://doi.org/10.4000/ethnoecologie/2601>
- Butler, P.G., Scourse, J.D., Richardson, C.A., Wanamaker, A.D., Bryant, C.L., Bennell, J.D., 2009. Continuous marine radiocarbon reservoir calibration and the ^{13}C Suess effect in the Irish Sea: Results from the first multi-centennial shell-based marine master chronology. *Earth Planet. Sci. Lett.* 279, 230–241. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2008.12.043>
- Butler, P.G., Wanamaker, A.D., Scourse, J.D., Richardson, C.A., Reynolds, D.J., 2013. Variability of marine climate on the North Icelandic Shelf in a 1357-year proxy archive based on growth increments in the bivalve *Arctica islandica*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol.*

- Palaeocol. 373, 141–151. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.01.016>
- Cabral, J.P., 2007. Shape and growth in European Atlantic *Patella* limpets (Gastropoda, Mollusca). Ecological implications for survival. *Web Ecol.* 7, 11–21. <https://doi.org/10.5194/we-7-11-2007>
- Cabral, J.P., 2003. Characterization and multivariate analysis of *Patella intermedia*, *Patella ulyssiponensis* and *Patella vulgata* from Póvoa de Varzim (Northwest Portugal). *Soc. Esp. Malacol.* 21, 17.
- Cailleux, A., 1950. Observations archéologiques dans l'île de Béniguet (Finistère). *Bull. la société archéologique du Finistère* 47, 353–354.
- Camara, A., Hardy, K., Dioh, E., Gueye, M., Piqué, R., Carré, M., Sall, M., Diouf, M.W., 2017. Amas et sites coquilliers du delta du Saloum (Sénégal) : Passé et présent. *Anthropol.* 121, 204–214. <https://doi.org/10.1016/j.anthro.2017.03.018>
- Cannon, A., Burchell, M., 2016. Reconciling oxygen isotope sclerochronology with interpretations of millennia of seasonal shellfish collection on the Pacific Northwest Coast. *Quat. Int.* 427, 184–191. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.02.037>
- Cannon, A., Burchell, M., Bathurst, R., 2008. Trends and strategies in shellfish gathering on the Pacific Northwest Coast of North America. *BAR International Series* 1865 Early human impact on megamolluscs, 2008, p. 7-22.
- Carter, J., 1980. Guide to bivalve shell microstructures, in: *Skeletal Growth of Aquatic Organisms*, in In: Rhoads, D. C. & Lutz, R. A. (eds). *Skeletal growth of aquatic organisms*. Plenum Press, New York, USA.
- Cassen, S., Rodríguez-Rellán, C., Fábregas Valcarce, R., Grimaud, V., Paillet, Y., Schulz Paulsson, B., n.d. Real and ideal European maritime transfers along the Atlantic coast during the early Neolithic. *Doc. Praehist.*
- Ceci, L., 1984. Shell midden deposits as coastal resources. *World Archaeol.* 16, 62–74.

<https://doi.org/10.1080/00438243.1984.9979916>

- Chambon, P., 2019. Des restes humains en position secondaire dans un dépotoir, in: Une Maison Sous Les Dunes. pp. 324–344.
- Chapperon, C., Volkenborn, N., Clavier, J., Séité, S., Seabra, R., Lima, F.P., 2016. Exposure to solar radiation drives organismal vulnerability to climate: Evidence from an intertidal limpet. *J. Therm. Biol.* 57, 92–100. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.03.002>
- Chauris, L., 1998. Construction d'un phare en mer d'Iroise : les Pierres Noires (1866- 1872). *Ann. Bretagne des pays l'Ouest* 105, 71–89.
- Chauvaud, L., Lorrain, A., Dunbar, R.B., Paulet, Y.M., Thouzeau, G., Jean, F., Guarini, J.M., Mucciarone, D., 2005. Shell of the Great Scallop *Pecten maximus* as a high-frequency archive of paleoenvironmental changes. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* 6, 1–15. <https://doi.org/10.1029/2004GC000890>
- Chauvaud, L., Thébault, J., Clavier, J., Lorrain, A., Strand, Ø., 2011. What's Hiding Behind Ontogenetic $\delta^{13}\text{C}$ Variations in Mollusk Shells? New Insights from the Great Scallop (*Pecten maximus*). *Estuaries and Coasts* 34, 211–220. <https://doi.org/10.1007/s12237-010-9267-4>
- Chauvaud, L., Thouzeau, G., Paulet, Y.M., 1998. Effects of environmental factors on the daily growth rate of *Pecten maximus* juveniles in the Bay of Brest (France). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 227, 83–111. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00263-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00263-3)
- Chenorkian, R., 1986. Caractères spécifiques et modalités d'étude des amas coquilliers anthropiques. *Travaux du LAPMO, Université de Provence–Centre d'Aix*, 1-20.
- Choquet, M., 1968. Croissance et longévité de *Patella vulgata* L. (Gastéropode prosobranch) dans le boulonnais. *Cah. Biol. Mar.* 9, 449–468.
- Clark, G.R., 1968. Mollusk shell: Daily growth lines. *Science* (80-.). 161, 800–802.
- Clarke, A., Prothero-Thomas, E., Beaumont, J.C., Chapman, A.L., Brey, T., 2004. Growth in

- the limpet *Nacella concinna* from contrasting sites in Antarctica. *Polar Biol.* 28, 62–71.
<https://doi.org/10.1007/s00300-004-0647-8>
- Cocaign, J.-Y., 1999. Aux origines du peuplement littoral, in: *Pêche à Pied et Usage de l'estran*. 192 p. Édition Apogée, ISBN : 2-84398-044-5
- Cocaign, J.-Y., 1997. Le pourpre (*Nucella Lapillus*) et son utilisation comme teinture en Armorique. *Ann. Bretagne des pays l'Ouest* 104, 7–22.
<https://doi.org/10.3406/abpo.1997.3956>
- Coleman, R.A., Goss-Custard, J.D., Dit Durell, S.E.A.L. V., Hawkins, S.J., 1999. Limpet *Patella* spp. consumption by oystercatchers *Haematopus ostralegus*: A preference for solitary prey items. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 183, 253–261.
<https://doi.org/10.3354/meps183253>
- Colonese, A.C., Mannino, M.A., Bar-Yosef Mayer, D.E., Fa, D.A., Finlayson, J.C., Lubell, D., Stiner, M.C., 2011. Marine mollusc exploitation in Mediterranean prehistory: An overview. *Quat. Int.* 239, 86–103. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.09.001>
- Colonese, A.C., Verdún-Castelló, E., Álvarez, M., Briz i Godino, I., Zurro, D., Salvatelli, L., 2012. Oxygen isotopic composition of limpet shells from the Beagle Channel: Implications for seasonal studies in shell middens of Tierra del Fuego. *J. Archaeol. Sci.* 39, 1738–1748. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2012.01.012>
- Cook, J., 1784. *A Voyage to the Pacific Ocean. Undertaken, by the Command of his Majesty, for making Discoveries in the Northern Hemisphere. To determine The Position and Extent of the West Side of North America; its Distance from Asia; and the Practicability of a Northe.*
- Daire, M.Y., Baudry, A., Leroux, V.-E., Quesnel, L., 2007. *Rapport de sondages, île de Triélen (Finistère), Archipel de Molène, 18-20 juillet 2007, rapport d'opération de sondage.* Rennes.

- Das, S.M., Seshappa, G., 1948. A Contribution to the Biology of *Patella*: On Population Distribution and Sex-proportions in *Patella vulgata* Linnaeus at Cullercoats, England. Proc. Zool. Soc. London 117, 653–662. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1948.tb00545.x>
- Dauphin, Y., Cuif, J.P., Salomé, M., Susini, J., 2005. Speciation and distribution of sulfur in a mollusk shell as revealed by in situ maps using X-ray absorption near-edge structure (XANES) spectroscopy at the S K-edge. Am. Mineral. 90, 1748–1758. <https://doi.org/10.2138/am.2005.1640>
- de Pompéry, T., 1872. Incinération du goémon. “Rapports délibérations du Cons. général du Finistère” 472 p.
- Delors, J., 2010. L’extinction d’espèce, histoire d’un concept et enjeux éthiques, Museum Nat. ed. Paris.
- DeMenocal, P., Ortiz, J., Guilderson, T., Adkins, J., Sarnthein, M., Baker, L., Yarusinsky, M., 2000. Abrupt onset and termination of the African Humid Period: rapid climate responses to gradual insolation forcing. Quat. Sci. Rev. 19, 347–361.
- Dréano, Y., Giovannacci, S., Dietsch-Sellami, M.-F., Dupont, C., Marchand, G., Pailler, Y., Sparfel, Y., Tresset, A., 2007. Le patrimoine archeologique de l’île de Béniguet. Bull. la Société des Sci. Nat. l’Ouest la Fr. 29, 13.
- Dréano, Y., 2019. La pêche des poissons, in: Une Maison Sous Les Dunes. p. 27.
- Du Châtellier, P., 1881. Exploration des tumulus de Run-Aour et de la Torche en Plomeur (Finistère) et du Kjökkenmödding de la Torche. Mémoires de la Société d’émulation de Côtes-du-Nord XIX, 175e182. Mémoires la Société d’émulation Côtes-du-Nord 19, 175–182.
- Dupont, C., Gruet, Y., 2002. Estimation de la ressource alimentaire en masse de chair d’après les restes de coquilles: applications aux berniques *Patella* sp. et au “bigorneau”

- Monodonta lineata de sites mésolithiques et néolithiques. *Rev. d'Archéométrie* 26, 20.
<https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Dupont, C., 2003. 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. Rennes 1.
- 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. *J. World Prehistory* 22, 93–111. <https://doi.org/10.1007/s10963-009-9017-3>
- Dupont, C., Marchand, G., Carrión Marco, Y., Desse-Berset, N., Gaudin, L., Gruet, Y., Marguerie, D., Oberlin, C., 2010. Beg-an-Dorchenn (Plomeur, Finistère): Une fenêtre ouverte sur l'exploitation du littoral par les peuples mésolithiques du VI^e millénaire dans l'Ouest de la France. *Bull. la Soc. Prehist. Fr.* 107, 227–290.
<https://doi.org/10.3406/bspf.2010.13929>
- Dupont, C., Mougne, C., 2014. Comme une bernique sur son rocher: les coquillages marins reflètent-ils l'adaptation des populations humaines au milieu insulaire du Mésolithique à l'âge du Fer ?, in: Archaeopress, O. (Ed.), « Somewhere Beyond The Sea » The Islands of Brittany (France): An Archaeological, Geographical and Historical Point of View. Rennes.
[https://doi.org/ISBN 978 1 4073 1356 6](https://doi.org/ISBN%20978%201%204073%201356%206), 22-33.
- Dupont, C., Hinguant, S., Merle, D., 2017. Diversité des territoires d'origine des parures en coquillage mésolithiques de la grotte Rochefort (Saint-Pierre-sur-Erve, Mayenne) 7–23.
- Dupont, C., 2019. Exploitation des invertébrés marins au III^e millénaire av. n. è., in: *Une Maison Sous Les Dunes*. pp. 623–647.
- Dyèvre, H., 1958. Toponymes nautiques en Basse-Bretagne. *Ann. Bretagne* 65, 463–488.
- Ekaratne, S.U.K., Crisp, D.J., 1982. Tidal micro-growth bands in intertidal gastropod shells, with an evaluation of band-dating techniques. *Proc. R. Soc. B* 214, 305–323.

- Ekaratne, S.U.K., Crisp, D.J., 1984. Seasonal growth studies of intertidal gastropods from shell micro-growth band measurements, including a comparison with alternative methods. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 64, 183–210.
- Epstein, S., Buchsbaum, R., Lowenstam, H.A., Urey, H.C., 1953. Revised Carbonate-Water Isotopic Temperature Scale. *Geol. Soc. Am. Bull.* 64, 1315–1325.
[https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1953\)64](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1953)64)
- Fei, J., Zhou, J., Hou, Y., 2007. Circa A.D. 626 volcanic eruption, climatic cooling, and the collapse of the Eastern Turkic Empire. *Clim. Change* 81, 469–475.
<https://doi.org/10.1007/s10584-006-9199-y>
- Fenger, T., Surge, D., Schöne, B.R., Milner, N., 2007. Sclerochronology and geochemical variation in limpet shells (*Patella vulgata*): A new archive to reconstruct coastal sea surface temperature. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* 8.
<https://doi.org/10.1029/2006GC001488>
- Ferguson, J.E., Henderson, G.M., Fa, D.A., Finlayson, J.C., Charnley, N.R., 2011. Increased seasonality in the Western Mediterranean during the last glacial from limpet shell geochemistry. *Earth Planet. Sci. Lett.* 308, 325–333.
<https://doi.org/10.1016/j.epsl.2011.05.054>
- Finlay, N., Cerón-Carrasco, R., Housley, R., Huggett, J., Jardine, W.G., Ramsay, S., Smith, C., Wright, D., Augley, J., Wright, P.J., 2019. Calling Time on Oronsay: Revising Settlement Models Around the Mesolithic–Neolithic Transition in Western Scotland, New Evidence from Port Lobh, Colonsay. *Proc. Prehist. Soc.* 1–32. <https://doi.org/10.1017/ppr.2019.2>
- Friedman, I., O’Neil, J.R., 1977. Compilation of stable isotope fractionation factors of geochemical interest. *Data Geochemistry*, edited by M. Fleischer, pp. 1–12, U.S. Govt. Print. Off. Washington, D. C. 12.
- Gandois, H., Laura, D., Blaise, E., Dréano, Y., Fontana, L., Ihuel, E., Salanova, L., Stéphan, P.,

- Lisandre, D., Chambon, P., Cuisnier, D., Hachem, L., Leduc, C., 2015. Rapport d'opération (fouilles archéologiques d'urgence en contexte d'étran) sur les îles de Kemenez, Béniguet et Trielen (Le Conquet, Finistère) Opération n° OA-2463.
- García-escárcaga, A., Gutiérrez-zugasti, I., Cobo, A., Cuenca-solana, D., 2019. Stable oxygen isotope analysis of *Phorcus lineatus* (da Costa, 1778) as a proxy for foraging seasonality during the Mesolithic in northern Iberia. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 14.
- Garofalo de Souza Faria, R., Silva, E.P., Corrêa Luz de Souza, R.C., 2014. Biodiversity of Marine Molluscs from Sambaqui da Tarioba, Rio das Ostras, Rio de Janeiro (Brazil). *Rev. Chil. Antropol.* 29, 49–54. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702010000300007>
- Garrity, S.D., Levings, S.C., 1983. Homing to Scars As a Defense Against Predators in the Pulmonate Limpet. *Mar. Biol.* 324, 319–324.
- Goodwin, D.H., Flessa, K.W., Schone, B.R., Dettman, D.L., 2001. Cross-Calibration of Daily Growth Increments, Stable Isotope Variation, and Temperature in the Gulf of California Bivalve Mollusk *Chione cortezi*: Implications for Paleoenvironmental Analysis. *Palaios* 16, 387. <https://doi.org/10.2307/3515578>
- Goodwin, D.H., Schöne, B.R., Dettman, D.L., 2003. Resolution and Fidelity of Oxygen Isotopes as Paleotemperature Proxies in Bivalve Mollusk Shells: Models and Observations. *Palaios* 18, 110–125. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2003\)18<110:rafooi>2.0.co;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2003)18<110:rafooi>2.0.co;2)
- Gordon, J., Carriker, M.R., 2017. Growth Lines in a Bivalve Mollusk: Subdaily Pattern and Dissolution of the Shell. *Science (80-.)*. 259, 499–503.
- Gray, D.R., Naylor, E., 1996. Foraging and homing behaviour of the limpet, *Patella vulgata*: a geographical comparison. *J. Molluscan Stud.* 121–124.
- Grossman, E.L., Ku, T.L., 1986. Oxygen and carbon isotope fractionation in biogenic aragonite: Temperature effects. *Chem. Geol. Isot. Geosci. Sect.* 59, 59–74.

[https://doi.org/10.1016/0168-9622\(86\)90057-6](https://doi.org/10.1016/0168-9622(86)90057-6)

Gruet, Y., 1993. Les coquillages marins: objets archéologiques à ne pas négliger. *Rev. Archéologique l'Ouest* 10, 157–161.

Gutiérrez-Zugasti, I., Andersen, S.H., Araújo, A.C., Dupont, C., Milner, N., Monge-Soares Antonio M., A.M., 2011. Shell midden research in Atlantic Europe: State of the art, research problems and perspectives for the future. *Quat. Int.* 239, 70–85. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.02.031>

Gutiérrez-Zugasti, I., García-Escárcaga, A., Martín-Chivelet, J., González-Morales, M.R., 2015. Determination of sea surface temperatures using oxygen isotope ratios from *Phorcus lineatus* (Da Costa, 1778) in northern Spain: Implications for paleoclimate and archaeological studies. *Holocene* 25, 1002–1014. <https://doi.org/10.1177/0959683615574892>

Gutiérrez-Zugasti, I., Suárez-Revilla, R., Clarke, L.J., Schöne, B.R., Bailey, G.N., González-Morales, M.R., 2017. Shell oxygen isotope values and sclerochronology of the limpet *Patella vulgata* Linnaeus 1758 from northern Iberia: Implications for the reconstruction of past seawater temperatures. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 475, 162–175. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.03.018>

Habu, J., Matsui, A., Yamamoto, N., Kanno, T., 2011. Shell midden archaeology in Japan: Aquatic food acquisition and long-term change in the Jomon culture. *Quat. Int.* 239, 19–27. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.03.014>

Hallmann, N., Burchell, M., Schöne, B.R., Irvine, G. V., Maxwell, D., 2009. High-resolution sclerochronological analysis of the bivalve mollusk *Saxidomus gigantea* from Alaska and British Columbia: techniques for revealing environmental archives and archaeological seasonality. *J. Archaeol. Sci.* 36, 2353–2364. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2009.06.018>

Hardy, K., Camara, A., Piqué, R., Dioh, E., Guèye, M., Diadhiou, H.D., Faye, M., Carré, M.,

2016. Shellfishing and shell midden construction in the Saloum Delta, Senegal. *J. Anthropol. Archaeol.* 41, 19–32. <https://doi.org/10.1016/j.jaa.2015.11.001>
- Hartnoll, R.G., Wright, J.R., 1977. Foraging movements and homing in the limpet *Patella vulgata* L. *Anim. Behav.* 25, 806–810. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(77\)90034-3](https://doi.org/10.1016/0003-3472(77)90034-3)
- Haslett, S., 2008. Coastal Systems, Taylor & Francis ed.
- Hayward, P.J., Ryland, J.S., 2017. Handbook of the marine fauna of North-West Europe. Oxford University Press, 785 p., ISBN : 978-0-19-954944-3
- Hendry, J.P., Kalin, R.M., 1997. Are oxygen and carbon isotopes of mollusc shells reliable palaeosalinity indicators in marginal marine environments? A case study from the Middle Jurassic of England. *J. Geol. Soc. London.* 154, 321–333. <https://doi.org/10.1144/gsjgs.154.2.0321>
- Hill, P.S., Tripathi, A.K., Schauble, E.A., 2014. Theoretical constraints on the effects of pH, salinity, and temperature on clumped isotope signatures of dissolved inorganic carbon species and precipitating carbonate minerals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 125, 610–652. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2013.06.018>
- Hoffmann, D.L., Angelucci, D.E., Villaverde, V., Zapata, J., Zilhão, J., 2018. Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neandertals 115,000 years ago. *Sci. Adv.* 4, 1–7. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aar5255>
- Hurrell, J.W., Kushnir, Y., Ottersen, G., 2013. An overview of the North Atlantic oscillation, The North Atlantic Oscillation. *Clim. Significance Environ. Impact* 1–35. <https://doi.org/10.1029/GM134>
- Jenkins, S.R., Hartnoll, R.G., 2001. Food Supply, Grazing Activity and Growth Rate in the Limpet *Patella Vulgata* L.: a Comparison Between Exposed and Sheltered Shores. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 258, 123–139.
- Jolivet, A., Chauvaud, L., Huchette, S., Legoff, C., Thébault, J., Nasreddine, K., Schöne, B.R.,

- Clavier, J., 2015. The ormer (*Haliotis tuberculata*): A new, promising paleoclimatic tool. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 427, 32–40. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.03.032>
- Joordens, J.C.A., D’Errico, F., Wesselingh, F.P., Munro, S., De Vos, J., Wallinga, J., Ankjærgaard, C., Reimann, T., Wijbrans, J.R., Kuiper, K.F., Mûcher, H.J., Coqueugniot, H., Prié, V., Joosten, I., Van Os, B., Schulp, A.S., Panuel, M., Van Der Haas, V., Lustenhouwer, W., Reijmer, J.J.G., Roebroeks, W., 2015. *Homo erectus* at Trinil on Java used shells for tool production and engraving. *Nature* 518, 228–231. <https://doi.org/10.1038/nature13962>
- Jouan, L., 2014. Etude Taxonomique et Biométrique d’amas coquilliers de l’île de Béniguet (29). Université de Bretagne Occidentale, rapport de stage de master I, 30 p.
- Kendall, C., McDonnell, J.J., 1998. *Isotope Tracers in Catchment Hydrology*, Elsevier S. ed. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/C2009-0-10239-8>
- Killingley, J.S., 1981. Seasonality of mollusk collecting determined from 018 profiles of middens shells. *Am. Antiq.* 46, 152–158.
- Killingley, J.S., Berger, W.H., 1979. Stable Isotopes in a Mollusk Shell: Detection of Upwelling Events. *Science* (80-.). 186–188.
- Klein, R.T., Lohmann, K.C., Thayer, C.W., 1996. Sr/Ca and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in skeletal calcite of *Mytilus trossulus*: Covariation with metabolic rate, salinity, and carbon isotopic composition of seawater. *Geochim. Cosmochim. Acta* 60, 4207–4221. <https://doi.org/10.1259/0007-1285-66-787-588>
- Laskar, J., Robutel, P., Joutel, F., Gastineau, M., Correia, A.C.M., Levrard, B., 2004. A long-term numerical solution for the insolation quantities of the Earth. *Astron. Astrophys.* 428, 261–285. <https://doi.org/10.1051/0004-6361:20041335>
- Lavaud, R., Thébault, J., Lorrain, A., van der Geest, M., Chauvaud, L., 2013. *Senilia senilis*

- (Linnaeus, 1758), a biogenic archive of environmental conditions on the Banc d'Arguin (Mauritania). *J. Sea Res.* 76, 61–72. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.11.003>
- Le Bihan, J.-P., 2008. Vestiges protohistoriques et antiques découverts à Mez-Notariou (Ouessant). Rapport Intermédiaire de fouille programmée. Rennes.
- Le Bihan, J.-P., 2004. Vestiges antiques et de l'âge du Bronze à Ouessant "Mez-Notariou" - Rapport intermédiaire de fouilles programmées. Service Régional de l'Archéologie, Rennes.
- Le Boyer, A., Cambon, G., Daniault, N., Herbette, S., Le Cann, B., Marié, L., Morin, P., 2009. Observations of the Ushant tidal front in September 2007. *Cont. Shelf Res.* 29, 1026–1037. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2008.12.020>
- Le Goff, S., 2018. Les Terres Rares dans les coquillages de la Rade de Brest. Université de Bretagne Occidentale. Rapport de stage de master II, 50 p.
- Lewis, J.R., 1954. Observations on a High-Level Population of Limpets. *J. Anim. Ecol.* 23, 85–100.
- Lewis, J.R., Bowman, R.S., 1975. Local habitat-induced variations in the population dynamics of *Patella vulgata* L. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 17, 165–203. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(75\)90029-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(75)90029-5)
- Little, C., Trowbridge, C.D., Pilling, G.M., Stirling, P., Morrith, D., Williams, G.A., 2017. Long-term fluctuations in intertidal communities in an Irish sea-lough: Limpet-fucoid cycles. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 196, 70–82. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.06.036>
- Loftus, E., Lee-Thorp, J., Leng, M., Marean, C., Sealy, J., 2019. Seasonal scheduling of shellfish collection in the Middle and Later Stone Ages of southern Africa. *J. Hum. Evol.* 128, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.12.009>
- Lorenzen, S., 2007. The limpet *Patella vulgata* L. at night in air: Effective feeding on *Ascophyllum nodosum* monocultures and stranded seaweeds. *J. Molluscan Stud.* 73, 267–

274. <https://doi.org/10.1093/mollus/eym022>
- Lorrain, A., Paulet, Y.M., Chauvaud, L., Dunbar, R., Mucciarone, D., Fontugne, M., 2004. $\delta^{13}\text{C}$ variation in scallop shells: Increasing metabolic carbon contribution with body size? *Geochim. Cosmochim. Acta* 68, 3509–3519. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2004.01.025>
- Lorrain, A., Paulet, Y.M., Chauvaud, L., Savoye, N., Nézan, E., Guérin, L., 2000. Growth anomalies in *Pecten maximus* from coastal waters (Bay of Brest, France): Relationship with diatom blooms. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 80, 667–673. <https://doi.org/10.1017/S0025315400002496>
- Lowell, R.B., 1986. Crab predation on limpets: predator behavior and defensive features of the shell morphology of the prey. *Biol. Bull.*, 171 : 577–596.
- Baxter, M., J., 1982. Population dynamics of *Patella vulgata* in Orkney. *Netherl. J. Sea Res.* 16, 66–104.
- MacClintock, C., 1967. Shell structure of patelloid and bellerophonoid gastropods (Mollusca). *Peabody Museum Nat. Hist. Yale Univ. Bull.* 22, 1–140.
- Mahé, K., Bellamy, E., Lartaud, F., de Rafélis, M., 2010. Calcein and manganese experiments for marking the shell of the common cockle (*Cerastoderma edule*): tidal rhythm validation of increments formation . *Aquat. Living Resour.* 23, 239–245. <https://doi.org/10.1051/alr/2010025>
- Mannino, M.A., Spiro, B.F., Thomas, K.D., 2002. Sampling shells for seasonality: Oxygen isotope analysis on shell carbonates of the inter-tidal gastropod *Monodonta lineata* (da Costa) from populations across its modern range and from a Mesolithic site in southern Britain. *J. Archaeol. Sci.* 30, 667–679. [https://doi.org/10.1016/S0305-4403\(02\)00238-8](https://doi.org/10.1016/S0305-4403(02)00238-8)
- Mannino, M.A., Thomas, K.D., 2002. Depletion of a resource? The impact of prehistoric human foraging on intertidal mollusc communities and its significance for human settlement, mobility and dispersal. *World Archaeol.* 33, 452–474.

<https://doi.org/10.1080/00438240120107477>

- Mannino, M.A., Thomas, K.D., 2001. Intensive mesolithic exploitation of coastal resources? Evidence from a shell deposit on the Isle of Portland (Southern England) for the impact of human foraging on populations of intertidal rocky shore molluscs. *J. Archaeol. Sci.* 28, 1101–1114. <https://doi.org/10.1006/jasc.2001.0658>
- Mannino, M.A., Thomas, K.D., Leng, M.J., Piperno, M., Tusa, S., Tagliacozzo, A., 2007. Marine resources in the mesolithic and neolithic at the Grotta dell’Uzzo (Sicily): Evidence from isotope analyses of marine shells. *Archaeometry* 49, 117–133. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4754.2007.00291.x>
- Marchais, V., Richard, J., Jolivet, A., Flye-Sainte-Marie, J., Thébault, J., Jean, F., Richard, P., Paulet, Y.M., Clavier, J., Chauvaud, L., 2015. Coupling experimental and field-based approaches to decipher carbon sources in the shell of the great scallop, *Pecten maximus* (L.). *Geochim. Cosmochim. Acta* 168, 58–69. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2015.07.010>
- Marchand, G., 2014. Préhistoire Atlantique, Fonctionnement et évolution des sociétés du Paléolithique au Néolithique, Éditions Errance, 519 p. .
- Marchand, G., 2003. Les niveaux coquilliers du Mésolithique final en Bretagne. *Préhistoires Méditerranéennes* 12, 1–15.
- Marin, F., Le Roy, N., Marie, B., 2012. The formation and mineralization of mollusk shell. *Front. Biosci.* 4, 125.
- Marin, F., Luquet, G., 2004. Molluscan shell proteins. *Comptes Rendus - Palevol* 3, 469–492. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2004.07.009>
- Mason, J., 1957. The age and growth of the scallop, *Pecten maximus* (L.), in Manx waters. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 36, 473–492. <https://doi.org/10.1017/S0025315400025777>
- 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-Thorp, J., Rosqvist, G., Rack, F., Staubwasser, M., Schneider, R.R., Steig, E.J., 2004. Holocene climate variability. *Quat. Res.* 62, 243–255. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2004.07.001>
- McConnaughey, T., 1989a. ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibrium in biological carbonates: II. In vitro simulation of kinetic isotope effects. *Geochim. Cosmochim. Acta* 53, 163–171. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(89\)90283-4](https://doi.org/10.1016/0016-7037(89)90283-4)
- McConnaughey, T., 1989b. ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibrium in biological carbonates: I. Patterns. *Geochim. Cosmochim. Acta* 53, 151–162.
- McConnaughey, T.A., Gillikin, D.P., 2008. Carbon isotopes in mollusk shell carbonates. *Geo-Marine Lett.* 28, 287–299. <https://doi.org/10.1007/s00367-008-0116-4>
- McCoy Loria, P.L., Huato-soberanis, L., 2014. Efficacy of calcein and Coomassie Blue dyeing of shell growing-edges and micro growth-bands : Ageing juvenile of *Pinctada mazatlanica* (Pterioida : Pteriidae). *Rev. Biol. Trop.* 62, 957–968.
- Mellars, P., Payne, S., 1971. Excavation of two mesolithic shell middens on the island of Oronsay (inner hebrides). *Nature* 231, 397–398. <https://doi.org/10.1038/231397b0>
- Mendes, A.B., Silva, E.P., 2014. Biodiversity of Marine Fishes from Shellmounds of Ilha Grande Bay , Rio de Janeiro , Brazil. *Rev. Chil. Antropol.* 29, 55–59.
- Méniel, P., 2009. Étude archéologique des pratiques religieuses impliquant des animaux en Europe occidentale à l'âge du fer et au début de l'époque romaine, in: *Annuaire de l'École Pratique Des Hautes Études (EPHE), Section Des Sciences Historiques et Philologiques.*
- Méniel, P., Clavel, B., 2013. Évolution des ressources et impact taphonomique sur la composition de l'amas coquillier d'Ouessant. *Proceedings of the HOMER 2011 Conference, Vannes (France), 28/09-1/10/2011.* British Archaeological Reports, International Series 2570, Oxford: Archaeopress.
- Milner, N., Craig, O.E., Bailey, G.N., 2007. *Shell middens in Atlantic Europe.* Oxbow Books,

- Oxford. ISBN-13: 978-1842172438.
- Mook, W.G., Vogel, J.C., 1968. Isotopic equilibrium between shells and their environment. *Science*, 159 : 874–875.
- Moran, A.L., 2000. Calcein as a marker in experimental studies newly-hatched gastropods. *Mar. Biol.* 137, 893–898. <https://doi.org/10.1007/s002270000390>
- Mougne, C., 2015. Exploitation et utilisation des invertébrés marins durant la Protohistoire sur le territoire continental et littoral Manche-Atlantique français.
- Mougne, C., 2019. Exploitation et utilisation des invertébrés marins durant l'âge du Bronze ancien, in: *Une Maison Sous Les Dunes*. pp. 649–634.
- Murray, A.S., Svendsen, J.I., Mangerud, J., Astakhov, V.I., 2007. Testing the accuracy of quartz OSL dating using a known-age Eemian site on the river Sula, northern Russia. *Quat. Geochronol.* 2, 102–109. <https://doi.org/10.1016/j.quageo.2006.04.004>
- Nouet, J., Chevallard, C., Farre, B., Nehrke, G., Campmas, E., Stoetzel, E., El Hajraoui, M.A., Nespoulet, R., 2015. Limpet shells from the Aterian level 8 of El Harhoura 2 cave (Témara, Morocco): Preservation state of crossed-foliated layers. *PLoS One* 10, 1–26. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137162>
- O'Neil, M., Mala, R., Cafiso, D., Bignardi, C., Taylor, D., 2018. Impact damage and repair in shells of the limpet *Patella vulgata*. *J. R. Soc. Interface* 15. <https://doi.org/10.1242/jeb.149880>
- Olsen, J., Anderson, N.J., Knudsen, M.F., 2012. Variability of the North Atlantic Oscillation over the past 5,200 years. *Nat. Geosci.* 5, 808–812. <https://doi.org/10.1038/ngeo1589>
- Orquera, L.A., Piana, E.L., 2000. Composicion de conchales de la costa del canal Beagle (Tierra del Fuego, Republica Argentina). *Relac. la Soc. Argentina Antropol.* XXV, 26.
- Paillet, Y., Sparfel, Y., Tresset, A., 2004. Programme archéologique molénais, rapport n° 6. Sondage du site de Triélen nord (Le Conquet) et Sondage du site de Beg ar Loued (Île

- Molène), rapport d'opération de sondage. Rennes.
- Pailler, Y., Giovannacci, S., Ihuel, E., Tresset, A., 2005. Programme archéologique molénaï. Rapport n°7. Sondage du site Béniguet-3 (Le Conquet), opération n°2005-202 et fouille programmée du site de Beg Ar Loued (île Molène)n Opération n° 2005-218. Rennes.
- Pailler, 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. Bull. la Soc. Prehist. Fr. 104, 31–54.
- Pailler, Y., Stéphan, P., Gandois, H., Nicolas, C., Tresset, A., Donnart, K., Fichaut, B., Suanez, S., Dupont, C., Clézio, L. Le, Marcoux, N., Salanova, L., Sellami, F., Debue, K., Josselin, J., 2011. Évolution des paysages et occupation humaine en mer d'Iroise (Finistère, Bretagne) du Néolithique à l'Âge du Bronze 220.
- Pailler, Y., Nicolas, C., 2019. Une maison sous les dunes. Sandstone Press, 789 p.
- Pannella, G., MacClintock, C., 1968. Biological and Environmental Rhythms Reflected in Molluscan Shell Growth. Mem. of The Paleontol. Soc. 2, 64–80.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1017/S0022336000061655>
- Parker, W.G., Yanes, Y., Surge, D., Mesa-Hernández, E., 2017. Calibration of the oxygen isotope ratios of the gastropods *Patella candei* crenata and *Phorcus atratus* as high-resolution paleothermometers from the subtropical eastern Atlantic Ocean. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 487, 251–259. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.09.006>
- Parkhaev, P.Y., 2017. Origin and the Early Evolution of the Phylum Mollusca. Paleontol. J. 51, 663–686. <https://doi.org/10.1134/S003103011706003X>
- Pasquet, A., 2012. Étude des mécanismes de dispersion en zone côtière. Application aux fronts tidiaux en mer d'Iroise. PhD Thesis, Université de Toulous III - Paul Sabatier.
- Péquart, M., Péquart, S.-J., Boule, M., Vallois, H., 1937. Téviec, station-nécropole mésolithique du Morbihan, Archives de l'Institut de Paléontologie humaine, éd. Masso.

- ed, Archives de l'Institut de Paléontologie humaine. Paris.
- Péquart, M., Péquart, S.-J., 1954. Hœdic, deuxième station nécropole du Mésolithique côtier armoricain, De Sikkel, Anvers., De Sikkel. ed. Anvers.
- Philippe, M., 2018. Un état des connaissances sur la navigation préhistorique en Europe atlantique. Bull. la Société Préhistorique Française 115, 567–597.
- Poulain, C., Lorrain, A., Flye-Sainte-Marie, J., Amice, E., Morize, E., Paulet, Y.M., 2011. An environmentally induced tidal periodicity of microgrowth increment formation in subtidal populations of the clam *Ruditapes philippinarum*. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 397, 58–64. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.11.001>
- Poulain, C., Lorrain, A., Mas, R., Gillikin, P., Dehairs, F., Robert, R., Paulet, M., 2010. Experimental shift of diet and DIC stable carbon isotopes: Influence on shell $\delta^{13}\text{C}$ values in the Manila clam *Ruditapes philippinarum*. Chem. Geol. 272, 75–82.
- Prendergast, A.L., Schöne, B.R., 2017. Oxygen isotopes from limpet shells: Implications for palaeothermometry and seasonal shellfish foraging studies in the Mediterranean. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 484, 33–47. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.03.007>
- Prendergast, A.L., Stevens, R.E., O'Connell, T.C., Fadlalak, A., Touati, M., al-Mzeine, A., Schöne, B.R., Hunt, C.O., Barker, G., 2016. Changing patterns of eastern Mediterranean shellfish exploitation in the Late Glacial and Early Holocene: Oxygen isotope evidence from gastropod in Epipaleolithic to Neolithic human occupation layers at the Haua Fteah cave, Libya. Quat. Int. 407, 80–93. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.09.035>
- Quayle, D.B., Bourne, N.F., 1972. The clam fisheries of British Columbia. J. Fish. Res. Board Canada 1–70.
- Reimer, P.J., Edouard Bard, B., Alex Bayliss, B., Warren Beck, B.J., Paul Blackwell, B.G., Christopher Bronk Ramsey, B., 2013. Intcal13 and Marine13 Radiocarbon Age

- Calibration Curves 0–50,000 Years Cal Bp. *Radiocarbon* 55, 1869–1887.
<https://doi.org/10.1017/S0033822200048864>
- Reitz, E.J., Wing, E.S., 2008. *Zooarchéology*, Cambridge. ed., 558 p., ISBN-13: 978-0521673938
- Rick, T.C., Waselkov, G.A., 2015. Shellfish Gathering and Shell Midden Archaeology Revisited: Chronology and Taphonomy at White Oak Point, Potomac River Estuary, Virginia. *J. Isl. Coast. Archaeol.* 10, 339–362.
<https://doi.org/10.1080/15564894.2014.967896>
- Roksandic, M., Mendonça de Sousa, S., Eggers, S., Burchell, M., Klokler, D., 2014. Cultural dynamic of shell-matrix sites, University. ed., 396 p., ISBN-13: 978-0826354563.
- Santini, G., Thompson, R.C., Jenkins, S.R., Chelazzi, G., Hartnoll, R.G., Kay, S.M., Hawkins, S.J., 2019. Barnacle cover modifies foraging behaviour of the intertidal limpet *Patella vulgata*. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 8.
- Scarre, C., 2002. A pattern of islands: The Neolithic monuments of north-west Brittany. *Eur. J. Archaeology* 5, 24–41. <https://doi.org/doi:10.1179/eja.2002.5.1.24>
- Schaal, G., Grall, J., 2015. Microscale aspects in the diet of the limpet *Patella vulgata* L. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom FirstView*, doi:10.1017/S0025315415000429.
<https://doi.org/doi:10.1017/S0025315415000429>
- Schöne, B.R., Freyre Castro, A.D., Fiebig, J., Houk, S.D., Oschmann, W., Kröncke, I., 2004. Sea surface water temperatures over the period 1884-1983 reconstructed from oxygen isotope ratios of a bivalve mollusk shell (*Arctica islandica*, southern North Sea). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 212, 215–232.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.05.024>
- Schöne, B.R., Gillikin, D.P., 2013. Unraveling environmental histories from skeletal diaries - Advances in sclerochronology. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 373, 1–5.

<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.11.026>

- Schulting, R.J., Richards, M.P., 2001. Dating women and becoming farmers: New palaeodietary and AMS dating evidence from the Breton Mesolithic cemeteries of Tévéc and Hoëdic. *J. Anthropol. Archaeol.* 20, 314–344. <https://doi.org/10.1006/jaar.2000.0370>
- Schulting, R., Tresset, A., Dupont, C., 2004. From Harvesting the Sea to Stock Rearing Along the Atlantic Façade of North-West Europe. *Environ. Archaeol.* 9, 143–154. <https://doi.org/10.1179/146141004790734478>
- Serrand, N., 2002. Exploitation des invertébrés marins et terrestres par les populations Saladoïdes et post-Saladoïdes du nord des Petites Antilles (500 B. C. - 1200 A. D.) : étude de cas et comparaisons. Paris I Panthéon Sorbonne.
- Seuront, L., Ng, T.P.T., Lathlean, J.A., 2018. A review of the thermal biology and ecology of molluscs, and of the use of infrared thermography in molluscan research. *J. Molluscan Stud.* 84, 203–232. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyy023>
- Sigl, M., Winstrup, M., McConnell, J.R., Welten, K.C., Plunkett, G., Ludlow, F., Büntgen, U., Caffee, M., Chellman, N., Dahl-Jensen, D., Fischer, H., Kipfstuhl, S., Kostick, C., Maselli, O.J., Mekhaldi, F., Mulvaney, R., Muscheler, R., Pasteris, D.R., Pilcher, J.R., Salzer, M., Schüpbach, S., Steffensen, J.P., Vinther, B.M., Woodruff, T.E., 2015. Timing and climate forcing of volcanic eruptions for the past 2,500 years. *Nature* 523, 543–549. <https://doi.org/10.1038/nature14565>
- Silva, A.C.F., Hawkins, S.J., Boaventura, D.M., Thompson, R.C., 2008. Predation by small mobile aquatic predators regulates populations of the intertidal limpet *Patella vulgata* (L.). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 367, 259–265. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.10.010>
- Steinhilber, F., Beer, J., Fröhlich, C., 2009. Total solar irradiance during the Holocene. *Geophys. Res. Lett.* 36, 1–5. <https://doi.org/10.1029/2009GL040142>
- Stéphan, P., Fichaut, B., Suanez, S., Aoustin, D., Marguerie, D., 2019. Changements

- paléogéographiques dans l'archipel de Molène, du Néolithique à aujourd'hui, in: Une Maison Sous Les Dunes. pp. 83–121.
- Stéphan, P., Gorczynska, A., Gruet, Y., Mercier, A., Bain, O., Cudennec, J.-F., Gaudin, M., Lucas, V., Lutz, P., Paulet, Y.M., Rozec, X., Suanez, S., Yésou, P., 2016. Mission bio-géo-archéologique sur l'île de Béniguet (archipel de Molène, Finistère) : compte rendu des opérations réalisées en septembre 2016.
- Stéphan, P., Pailler, Y., Tresset, A., Gandois, H., 2013. Changements paléogéographiques de l'archipel de Molène (Finistère, Bretagne, France) : implication sur les peuplements humains du Néolithique à l'âge du Bronze., in: Archaeopress (Ed.), Anciens Peuplements Littoraux et Relations Homme/Milieu Sur Les Côtes de l'Europe Atlantique. Proceedings of the HOMER 2011 Conference, Vannes (France), 28/09-1/10/2011. British Archaeological Reports, International Series 2570, Oxford: Archaeopress..
- Suess, H.E., 1953. Natural radiocarbon and the rate of exchange of carbon dioxide between the atmosphere and the sea. Nucl. Process Geol. settings 43, 52–56.
- Surge, D., Barrett, J.H., 2012. Marine climatic seasonality during medieval times (10th to 12th centuries) based on isotopic records in Viking Age shells from Orkney, Scotland. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 350–352, 236–246. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.07.003>
- Surge, D., Wang, T., Gutiérrez-Zugasti, I., Kelleyn, P.H., 2013. Isotope Sclerochronology and Season of Annual Growth Line Formation in Limpet Shells (*Patella Vulgata*) From Warm- and Cold-Temperate Zones in the Eastern North Atlantic. Palaios 28, 386–393. <https://doi.org/10.2110/palo.2012.p12-038r>
- Tagliarolo, M., Grall, J., Chauvaud, L., Clavier, J., 2013. Aerial and underwater metabolism of *Patella vulgata* L.: Comparison of three intertidal levels. Hydrobiologia 702, 241–253. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1328-1>

- Taylor, D., 2016. Impact damage and repair in shells of the limpet *Patella vulgata*. *J. Exp. Biol.* 219, 3927–3935. <https://doi.org/10.1242/jeb.149880>
- Thébault, J., Chauvaud, L., Clavier, J., Fichez, R., Morize, E., 2006. Evidence of a 2-day periodicity of striae formation in the tropical scallop *Comptopallium radula* using calcein marking. *Mar. Biol.* 149, 257–267. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0198-8>
- Thébault, J., Chauvaud, L., L’Helguen, S., Clavier, J., Pécheyran, C., L’Helguen, S., Barats, A., Jacquet, S., Pécheyran, C., Amouroux, D., 2009. Barium and molybdenum records in bivalve shells: Geochemical proxies for phytoplankton dynamics in coastal environments? *Limnol. Oceanogr.* 54, 1002–1014.
- Thompson, G.B., 1980. Distribution and population dynamics of the limpet *Patella vulgata* L. in Bantry Bay. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 45, 173–217. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(80\)90058-1](https://doi.org/10.1016/0022-0981(80)90058-1)
- Toohey, M., Krüger, K., Sigl, M., Stordal, F., Svensen, H., 2016. Climatic and societal impacts of a volcanic double event at the dawn of the Middle Ages. *Clim. Change* 136, 401–412. <https://doi.org/10.1007/s10584-016-1648-7>
- Trubitt, M.B.D., 2003. The production and Exchange of Marine Shell Prestige Goods. *J. Archaeol. Res.* 11, 243–277.
- Uehara, K., Scourse, J.D., Horsburgh, K.J., Lambeck, K., Purcell, A.P., 2006. Tidal evolution of the northwest European shelf seas from the Last Glacial Maximum to the present. *J. Geophys. Res. Ocean.* 111, 1–15. <https://doi.org/10.1029/2006JC003531>
- Urey, H.C., 1946. The Thermodynamic Properties of Isotopic Substances. *J. Chem. Soc.* 562–581.
- 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. *Holocene* 24, 413–433. <https://doi.org/10.1177/0959683613519687>
- Wanamaker, A.D., Butler, P.G., Scourse, J.D., Heinemeier, J., Eiriksson, J., Knudsen, K.L., Richardson, C.A., 2012. Surface changes in the North Atlantic meridional overturning circulation during the last millennium. *Nat. Commun.* 3. <https://doi.org/10.1038/ncomms1901>
- Wanamaker, A.D.J., 2007. A late holocene reconstruction of ocean climate variability in the Gulf of Maine, USA, based on calibrated isotope records and growth histories from the long-lived ocean quahog (*Arctica islandica* L.) 144.
- Wang, T., Surge, D., Mithen, S., 2012. Seasonal temperature variability of the Neoglacial (3300-2500BP) and Roman Warm Period (2500-1600BP) reconstructed from oxygen isotope ratios of limpet shells (*Patella vulgata*), Northwest Scotland. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 317–318, 104–113. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.12.016>
- Wanner, H., Brönnimann, S., Casty, C., Dimitrios, G., Luterbacher, J., Schmutz, C., Stephenson, D.B., Xoplaki, E., 2001. North Atlantic oscillation - concepts and studies. *Surv. Geophys.* 22, 321–382.
- Watanabe, T., Oba, T., 1999. Daily reconstruction of water temperature from oxygen isotopic ratios of a modern *Tridacna* shell using a freezing microtome sampling technique. *J. Geophys. Res. Ocean.* 104, 20667–20674. <https://doi.org/10.1029/1999jc900097>
- Wiersma, A.P., Renssen, H., 2006. Model-data comparison for the 8.2 ka BP event: Confirmation of a forcing mechanism by catastrophic drainage of Laurentide Lakes. *Quat. Sci. Rev.* 25, 63–88. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2005.07.009>
- Yésou, P., Jaouen, Y., 2014. Réserve de Béniguet : Rapport d'activités scientifiques et techniques pour l'année 2014. Off. Natl. la Chass. la Faune Sauvag. 62.
- Yésou, P., Le Duff, M., Grall, J., 2019. Faune et flore actuelles, terrestres et marines, de

l'archipel de Molène, in: *Une Maison Sous Les Dunes*. p. 10.

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. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 468, 403–413.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.12.031>

Table des matières

REMERCIEMENTS	II
NOTE SUR LA TRADUCTION	IV
VALORISATION DES TRAVAUX DE THESE	VI
Congrès internationaux :	VI
Publications scientifiques :	VI
Publications prévues :	VI
TABLE DES MATIERES	VII
LISTE DES FIGURES	XIII
LISTE DES TABLEAUX	XX
INTRODUCTION	1
Les amas coquilliers : des archives humaines et environnementales	2
Des coquilles et des hommes	2
L'importance de la patelle dans les sociétés insulaires bretonnes	5
La sclérochronologie : l'étude des marques de croissance dans les coquilles carbonatées	7
La biominéralisation des coquilles	7
L'étude des isotopes stables dans les coquilles carbonatées.	9
Le modèle biologique : <i>Patella vulgata</i>	11
<i>Patella vulgata</i> : identification et écologie de l'espèce	11
La sclérochronologie de <i>Patella vulgata</i>	14

Problématique et objectifs de la thèse	17
Plan du manuscrit	18
CHAPITRE I : LE CADRE D'ETUDE	21
1.1 L'archipel de Molène	23
1.1.1 La géographie de l'archipel	23
1.1.2 La circulation atmosphérique et océanique	24
1.1.3 L'évolution de l'archipel au cours de l'Holocène	26
1.1.4 Les amas coquilliers dans l'archipel de Molène	29
1.2 L'île de Béniguet	31
1.2.1 Histoire des peuplements	31
1.2.2 Les amas coquilliers de l'île	34
CHAPTER II : CHARACTERIZING INTER-INDIVIDUAL GROWTH VARIABILITY OF PATELLA VULGATA THROUGH CALCEIN MARKING EXPERIMENT : WHAT CONSEQUENCES FOR PALAEO-ENVIRONMENTAL STUDIES ?	41
Abstract	43
2.1 Introduction	44
2.2 Material and methods	48
2.2.1 Patelloid limpet shells structure	48
2.2.2 Temperature monitoring :	49
2.2.3 Size/Age relationship	49
2.2.4 Preparing and identifying the four treatment batches	50
2.2.5 Immersion protocol	51
2.2.6 Observation of micro-increment	52

3.3.3 $\delta^{13}\text{C}$ variations	82
3.4 Discussion	85
3.4.1 Is it possible to detect an effect of the level of collect on the $\delta^{18}\text{O}$ profiles ?	85
3.4.2 $\delta^{13}\text{C}$ of the shells	91
3.5 Conclusion	92
CHAPTER IV : INVESTIGATING THE EVOLUTION OF IROISE SEA (FINISTERE, FRANCE) SST SINCE FINAL NEOLITHIC THROUGH OXYGEN ISOTOPES OF PATELLA VULGATA (LINNAEUS, 1758) SHELLS	
	95
Abstract	97
4.1 Introduction	99
4.2 Material and Methods	101
4.2.1 Archaeological site description	101
4.2.2 Shell preparation and isotopic analysis	101
4.3 Results	102
4.3.1 Archaeological site description	102
4.3.2 Archaeological shells $\delta^{18}\text{O}$ variations	104
4.4 Discussion	107
4.4.1 Interpreting the $\delta^{18}\text{O}$ profiles : what sources of uncertainties ?	107
4.2 The Iroise sea temperature variations since Chalcolithic investigated through <i>Patella vulgata</i> shells isotopes	109
4.5 Conclusion	111

CHAPTER V : STABLE OXYGEN ISOTOPE ANALYSIS AS A PROXY FOR HARVESTING SEASONALITY DETERMINATION IN <i>PATELLA VULGATA</i> (LINNÆUS, 1758) SHELLS : THE CASE STUDY OF BENIGUET ISLAND SHELL MIDDENS, IROISE SEA, BRITTANY, FRANCE	113
Abstract	115
5.1 Introduction	117
5.2 Material and methods	119
5.2.1 Beniguët Island shell middens	119
5.2.2 Shell preparation, sampling procedure and isotopic analysis	121
5.2.3 Seasonality of <i>Patella vulgata</i> harvesting	122
5.3 Results	123
5.3.1 <i>Patella vulgata</i> shells isotopic values	123
5.4 Discussion	128
5.4.1 How accurate are the harvesting period estimations?	128
5.4.2 A diachronic approach of limpet foraging on Beniguët Island	131
5.5 Conclusion	135
6. DISCUSSION GENERALE ET SYNTHESE	137
6.1 Principaux résultats : que nous disent les patelles des environnements dans lesquels elles ont vécu ?	139
6.1.1 Le problème de l'hétérogénéité de la croissance pour lier structures sclérochronologiques et conditions environnementales	139
6.1.2 Les principales informations obtenues à partir des profils de $\delta^{18}\text{O}$ des coquilles de <i>Patella vulgata</i>	140
6.1.3 Que nous disent les patelles à propos des populations qui les ont collectées ?	142
6.2 Enseignements tirés des différentes approches utilisées et erreurs à ne pas reproduire	143
6.2.1 À propos de la sclérochronologie des coquilles de <i>Patella vulgata</i>	143
	185

6.2.2 À propos de la calibration et de l'interprétation des isotopes stables de l'oxygène	144
6.3 Pour aller plus loin : perspectives pour la recherche	145
6.3.1 Croissance et sclérochronologie de <i>Patella vulgata</i> : des questions toujours en suspens	145
6.3.2 Élargir les connaissances sur les amas coquilliers de l'Iroise	147
6.4 Conclusion	150
7. BIBLIOGRAPHIE	153
TABLE DES MATIERES	181
ANNEXES	187
Annexe I : Séquences isotopiques courtes (Chapitre 5)	188
Annexe II : European Geoscience Union – General Assembly 2017	189
Annexe III : 5th International Sclerochronology Conference	191
Annexe IV : International Union for Quaternary Research (INQUA) 2019	193

Annexes

Annexe I : Séquences isotopiques courtes (Chapitre 5)

Les profils isotopiques présentés au chapitre 5 représentent les séquences longues (plus de 25 échantillons de carbonates), utilisés pour déterminer l'amplitude annuelle du $\delta^{18}\text{O}$ atteint dans les coquilles de *Patella vulgata* de chaque niveau archéologique. Les profils courts n'ont pas été présentés directement dans le texte car ils n'ont été utilisés que pour la détermination du $\delta^{18}\text{O}$ à la marge de la coquille.

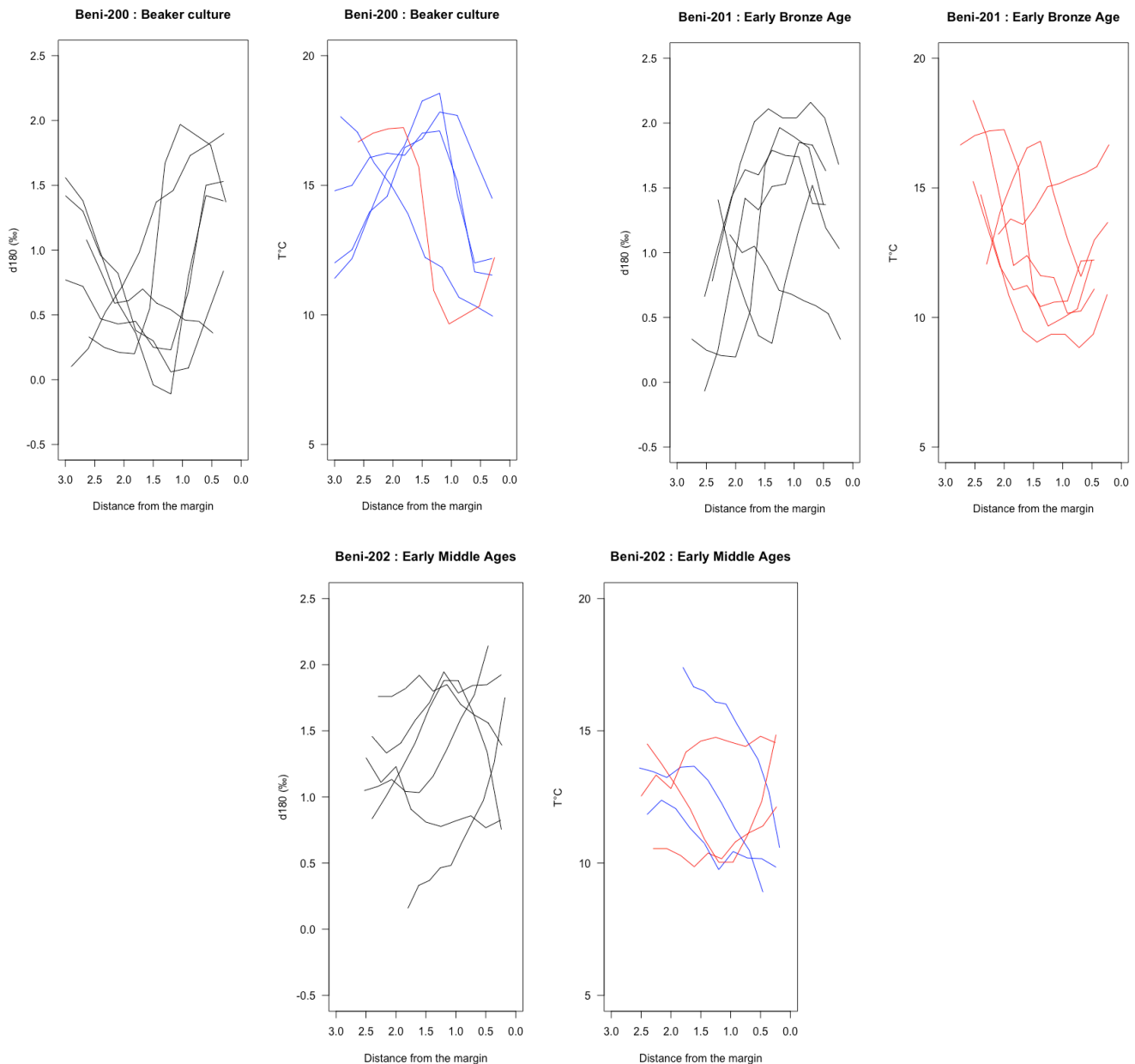


Figure I : Short series $\delta^{18}\text{O}$ and associated SST profiles of the six analyzed shells of the three stratigraphic unit. Red and blue profiles reflects the trend of the last few samples : red profiles indicates a decreasing $\delta^{18}\text{O}$ and thus warming water conditions when collected while blue profiles indicates an increasing trend, meaning cooling water conditions.

Annexe II : European Geoscience Union – General Assembly 2017

Présentation orale - Session “CL1.18/OS2.9 Annually resolved archives of marine climate change”

Geophysical Research Abstracts
Vol. 19, EGU2017-19231, 2017
EGU General Assembly 2017
© Author(s) 2017. CC Attribution 3.0 License.



Ancient limpet shells as paleo-environmental and ethno-archaeological archives: the case of Beniguet Island’s shell middens (Iroise Sea)

Jean-François Cudennec (1), Pierre Stephan (2), Catherine Dupont (3), Yvan Pailler (2), Julien Thébault (4), Bernd Schöne (5), and Yves-Marie Paulet (4)

(1) LEMAR / European Institute for Marine Studies (IUEM), University of Western Brittany (UBO), Brest, France (jean-francois.cudennec@univ-brest.fr), (2) LETG / European Institute for Marine Studies (IUEM), University of Western Brittany (UBO), Brest, France, (3) Centre de Recherche en Archéologie, Archéosciences, Histoire (CRéAAH), Université de Rennes 1, Rennes, France, (4) LEMAR / European Institute for Marine Studies (IUEM), University of Western Brittany (UBO), Brest, France, (5) Institute of Geosciences, Johannes Gutenberg Universität, Mainz, Germany

During the winter 2013-2014, severe storm events caused a coastal erosion in the southern part of the Beniguet Island (Brittany, France). The associated shoreline retreat had uncovered three layers of shell middens interbedded into an aeolian sand dune deposit. From several radiocarbon dating crossed with the study of ceramic and lithic contents, the shell middens were dated to the Final Neolithic (2400 BC), the Early Bronze Age (2000 BC) and the Early Middle Age (800 AD) respectively. This site offers a unique opportunity to collect two types of information: palaeo-environmental (palaeo-temperature of sea water) and archaeological (determination of harvest season). In this study, we focus on gastropod of the genus *Patella* which represent 90% of the remains found in this midden. This organism is potentially a highly valuable archive for these environments because they are intertidal and relatively sedentary.

We studied the growth rings in the outer calcitic layer of individual limpet shells from the Neolithic, Early Bronze Age and Present Day populations. We report here the results of $\delta^{18}\text{O}$ analyses. We found a similarity between the reconstructed palaeo-temperature in the Neolithic and the Present periods (between 13 and 14°C in summer and about 8 – 9°C in winter). However, palaeo-temperatures of the Early Bronze Age shells are significantly lower in winter (5 – 6 °C). Moreover, the initial results of the $\delta^{18}\text{O}$ analyses at the margin of these shells showed that they were harvested during a specific season (end of spring or early summer). Additional work will be done to address questions about shell growth dynamics of these species. These results confirm the interest of using ancient limpet shells as palaeo-environmental and archaeological archives.

Annexe III : 5th International Sclerochronology Conference

Poster – Session “Proxy Development: Challenges and Opportunities”



Highlighting inter-individual variability in *Patella vulgata* shell growth : what consequences for paleoenvironmental proxies?

Jean-François Cudennec¹, Yves-Marie Paulet¹
¹European Institute for Marine Studies, University of Western Brittany



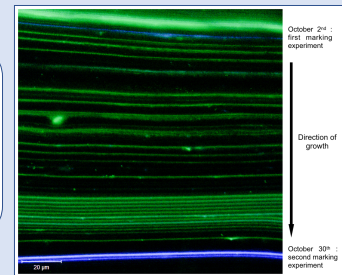
Context



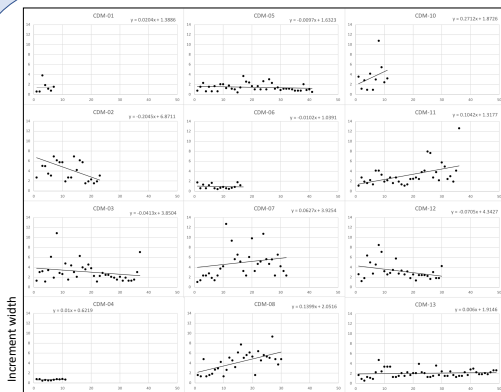
- Calcified parts of ancient molluscs can be used as palaeo-environmental archives, but reliable information about calcification, growth and growth lines formation are needed to decipher environmental signal from internal rhythms (Goodwin et al., 2007).
- *Patella vulgata* is a commonly consumed species by European coastal populations through history, but due to growth uncertainties and high variability of the shell shape, this species is still under-exploited for palaeo-environmental studies (Fenger et al., 2007).
- This study aims to characterize the variability of *P. vulgata* shell micro-growth at a boulder scale, and tries to reveal drivers of growth.

Methods

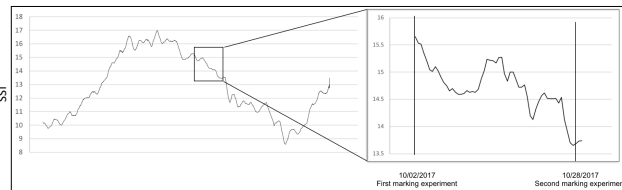
- Calcein is a fluorochrome marker widely used to investigate marine calcified parts formation and growth (Moran, 2000).
- Two marking experiments have been achieved on the limpets : first on 10/02/2017 and second on 10/28/2017.
- Different environmental parameters were monitored (sea surface temperature, tidal cycle, strong weather events) to test their role in growth control in terms of shell production and micro-increments formation.



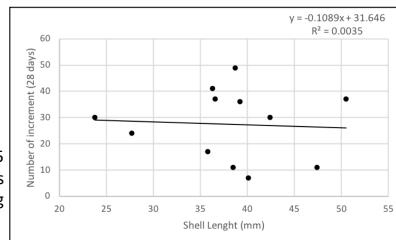
Results



Increment produced in 28 days ranges from 7 for the shell CDM-01 (0.25 increment/day) to 49 (1.75 increment/day) for CDM-13. Increment width does not depend on temperature nor tidal cycle, as no general pattern (increasing or decreasing width) can be detected on all the studied shells.



During the experiment, local SST decrease from 15.5°C to 13.8°C, but a decreasing increment width pattern is observed only on 3/12 shells.



Number of increments formed in 28 days is not constant, and does not depend on the shell size ($r^2 = 0.0035$).

Conclusion

- Our marking experiments did not identify a general effect of temperatures, tidal cycle or storm events on the micro-growth structures of a population of *Patella vulgata*, at a very local scale.
- The rhythm of micro-increment is not regular across this population, and does not follow a daily or a tidal rhythm.
- We suggest that the main drivers of shell growth and microstructure formations is competition for space and food among the limpet population, with “winners” with strong growth and “losers” with reduced growth, but without link with shell size. Thus, microstructure of *Patella vulgata* shells cannot be used as milestones for paleo-studies calibration, as neither temperature or internal rhythm can explain their formation.



References

- Moran, A.L., 2000. Calcein as a marker in experimental studies newly-hatched gastropods. *Mar. Biol.* 137, 893–898. <https://doi.org/10.1007/s002270000390>
- Goodwin, D.H., Schöne, B.R., Dettman, D.L., 2007. Resolution and Fidelity of Oxygen Isotopes as Paleotemperature Proxies in Bivalve Mollusk Shells: Models and Observations. *Palaios* 18, 110–125. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2003\)18<110:rafooi>2.0.co;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2003)18<110:rafooi>2.0.co;2)
- Fenger, T., Surge, D., Schöne, B.R., Milner, N., 2007. Sclerochronology and geochemical variation in limpet shells (*Patella vulgata*): A new archive to reconstruct coastal sea surface temperature. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* 8. <https://doi.org/10.1029/2006GC001488>

Annexe IV : International Union for Quaternary Research (INQUA)

2019



Isotopic signature of ancient limpet shells as indicator of seasonal harvesting patterns in archaeological context

Jean-François Cudennec¹, Pierre Stephan¹, Yvan Pailler², Yves-Marie Paulet¹

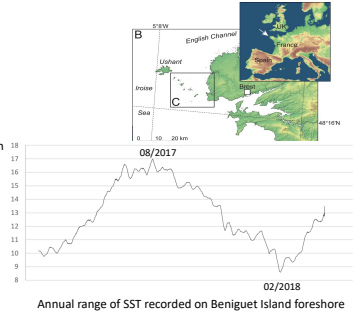
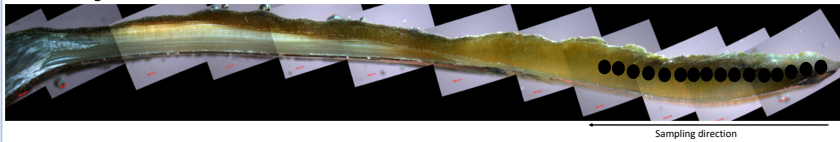
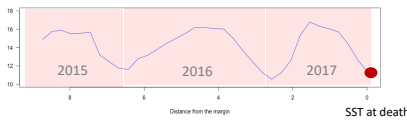
¹European Institute for Marine Studies, University of Western Brittany

²Institut National de Recherches Archéologiques Préventives



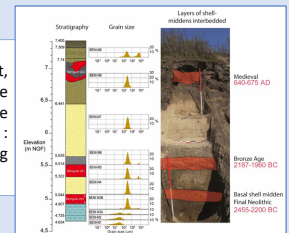
Introduction

Oxygen isotopes in limpet shells can be used as a proxy to reconstruct Sea Surface Temperature in which carbonates precipitated. Sampling carbonate powder along the growth axis allows to determine SST over limpet past growing seasons (Fenger, 2007). Margin SST values provides the season of death (Shackelton, 1973) and can lead to hypothesis about seasonal occupation of the site or variation in harvesting activities.



Site description

During the 2013 - 2014 winter, severe storm events caused a coastal erosion in the southern part of the Beniguet Island (Le Conquet, Brittany, France). The associated shoreline retreat had uncovered three layers of shell middens interbedded into an aeolian sand dune deposit. From several radiocarbon dating crossed with the study of ceramic and lithic contents, the shell middens were attributed to the Bell Beaker culture (Beniguet-200 : 2400 BC), the Early Bronze Age (Beniguet-201 : 2000 BC) and the Early Middle Age (Beniguet-202 : 800 AD) respectively. Mainly composed of *Patella sp.* shells, this site offers unique opportunity to test the seasonality of shell harvesting through the study of isotopic signatures from three different periods.



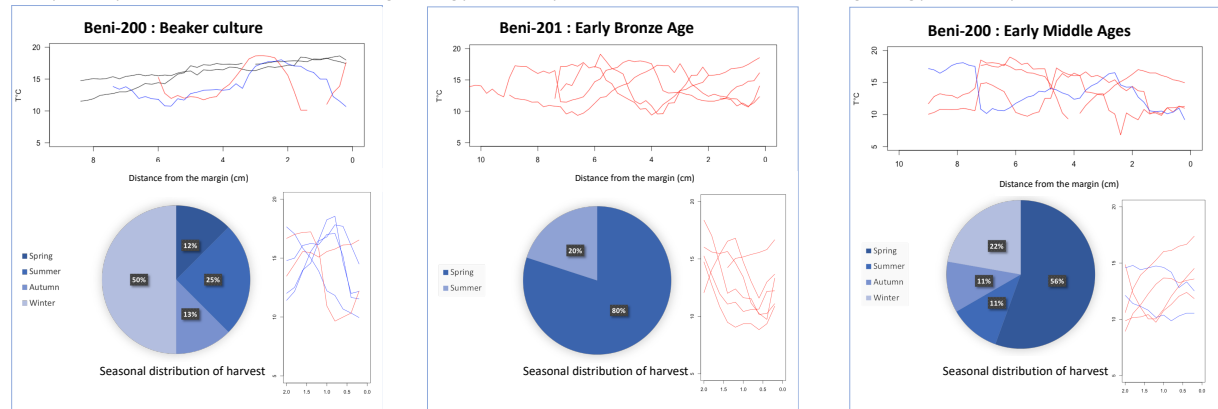
Method

Two different methods were used to investigate the period of death of the shells presents in the middens. First, four shells of each layer were analysed with long series of high-resolution sampling (35 to 70 samples per shell, with a 150 μm step) in order to test the accuracy of the SST reconstruction and compare the year-long sinusoidal cycle between the shells and within each shell. Season of death can be read through the temperature recorded on the closest samples from the margin.

Then, six other shells were analysed for each layer with short series of high-resolution sampling (10 samples per shell) to have the $\delta^{18}\text{O}$ value on the margin and the trend for the few months before the death of the animal (as the same absolute temperature can be recorded on spring and in autumn). Thus, each shell layer is represented by 10 analysed limpets.

Results

Each profile represent one shell. Shell collected during warming period are represented in red while shell collected during cooling period are represented in blue.



Discussion

Our results shows significant differences in the seasonal harvesting of limpets. Final Neolithic and Early Bronze Age shells were year-long harvested but with a dominant season (winter during Final Neolithic and spring during Early Middle Ages) while Early Bronze Age shells are all collected in spring or early summer, constituting a *minimal period of residence* on the site. Coupling long and short profile help to discard profiles with abnormal shapes (2 black profiles with no seasonal cycle from Neolithic layer) and reduce the cost of this kind of analysis, or increase the number of studied shells.

More work focusing on other archives such as fish, bird or mammal bones could untangle seasonal occupation of the site from seasonal partitioning of the collect practices. Moreover, using more precise devices to investigate $\delta^{18}\text{O}$ (such as nanoSIMS) instead of MicroMill could reduce the uncertainties on the reading of the SST at the margin of the shells, and then determine if shells were collected over a very short period (for a single feast for example) or regularly during weeks or month.

References

- Fenger T., Surge D., Schöne B., Milner N., 2007. Sclerochronology and geochemical variation in limpet shells (*Patella vulgata*): A New archive to reconstruct coastal seas surface temperature. *Geochemistry Geophysics Geosystems*, 8 – 7, 17 p.
- Shackelton N. J., 1973. Oxygen isotope analysis as a means of determining season of occupation of prehistoric midden sites. *Archaeometry*, 15 – 1, 133 : 141p.

Titre : Les coquilles de *Patella sp.* issues d'amas coquilliers anthropiques, archives culturelles et environnementales des environnements côtiers

Mots clés : *Patella* ; Sclérochronologie ; Isotopes stables ; Amas coquilliers ; $\delta^{18}\text{O}$; Saisonnalité

Résumé : Les amas coquilliers constituent une mémoire culturelle et environnementale qui est aujourd'hui menacée par les changements climatiques et l'intensification de l'érosion marine. Les trois niveaux d'occupation de la dune sud-ouest de l'île de Béniguet en mer d'Iroise (Le Conquet, Finistère, France) contiennent de grandes quantités de coquilles de *Patella sp.* Ces trois niveaux sont entourés d'une population de *Patella vulgata* occupant les estrans de l'île ce qui constitue une opportunité unique d'appliquer les méthodes de la sclérochronologie à cette archive biologique encore sous-exploitée.

L'étude de la croissance incrémentale des coquilles de *Patella vulgata* actuelles par des expérimentations de marquages fluorescents à la Calcéine ont montré une forte hétérogénéité de la croissance d'une coquille à l'autre chez cette espèce, remettant en cause le rythme de formation tidal des micro-incrément jusque-là établi dans la littérature scientifique.

Les résultats des analyses de $\delta^{18}\text{O}$ ont eux-aussi montré une forte hétérogénéité de la croissance, mais cette-fois-ci entre les différentes étages de l'estran. Ils ont aussi permis de montrer que le niveau de collecte n'avait pas d'impact significatif sur les reconstructions de températures basées sur les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$. Les analyses portant sur le carbone ont également mis en évidence un étagement des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des coquilles depuis le haut d'estran ($\delta^{13}\text{C}$ plus faible) vers le bas de l'estran ($\delta^{13}\text{C}$ plus élevé).

Ces méthodes isotopiques ont ensuite été appliquées à des coquilles archéologiques provenant de niveaux d'occupations datés au Chalcolithique, à l'âge du Bronze ancien et au haut Moyen-Âge. Les reconstructions paléo-environnementales basées sur les reconstructions de SST à partir des données de $\delta^{18}\text{O}$ ont permis de mettre en évidence plusieurs caractéristiques climatiques de l'Holocène moyen et récent, dont un refroidissement depuis l'optimum climatique Holocène ainsi qu'une réduction des températures estivales du fait de la diminution de l'insolation en été. L'étagement des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ n'a toutefois pas permis de replacer les coquilles archéologiques à un niveau de prélèvement, car un effet Suess a été mis en évidence entre les coquilles modernes et préindustrielles. Enfin, l'analyse du $\delta^{18}\text{O}$ à la marge des coquilles a montré des différents modes de collecte des patelles, avec une récolte tout au long de l'année pour le Chalcolithique, une récolte printanière à l'âge du Bronze ancien et enfin une absence de récolte en été pour le haut Moyen-Âge.

Malgré des incertitudes persistantes, notamment à propos de la croissance de la coquille de *Patella vulgata*, ce travail souligne l'intérêt des coquilles de patelles archéologiques en tant qu'archives environnementales et culturelles, dont tout le potentiel sclérochronologique n'est pas encore entièrement exploité.

Title : *Patella sp.* shells from anthropogenic shell middens, cultural and environmental archives for coastal environments

Keywords : *Patella* ; Sclerochronology ; Stable isotopes ; $\delta^{18}\text{O}$; shell middens, Seasonality

Abstract : Shell middens represent an environmental and cultural heritage which is now threatened by climate change and the associated intensification of marine erosion. The three archaeological occupations layers in the southwest dune of the Beniguet island (Le Conquet, Finistère, France) contain significant amounts of *Patella sp.* shells. The island is still surrounded by populations of living *Patella vulgata*, constituting a unique opportunity to apply the methods of sclerochronology on this biological archive. A first approach aims to build a strong referential upon modern shells, and secondly the archaeological shells were investigated to get both palaeo-environmental and cultural informations about the harvest seasonality of this species through time.

Studying the growth of the shell through Calcein marking experiment showed strong heterogeneity in increment deposition from one shell to another, questioning the established rhythm of tidal micro-banding for this species. The results of stable oxygen isotope analysis also highlighted this heterogeneity in growth, at least for the medium intertidal level. They also showed that the level of collect on the shore did not significantly affects the SST (sea surface temperature) reconstructions based on $\delta^{18}\text{O}$ values. In opposition, the stable carbon isotopes values ($\delta^{13}\text{C}$) are scaled upon this altitude on the shore.

The isotopic analysis have also been applied to archaeological shells from shell layers dated back to the Chalcolithic, early Bronze Age and early Middle Ages. The SST reconstruction from $\delta^{18}\text{O}$ data highlighted several palaeo-environmental features during Mid- and Late-Holocene, including a global cooling since the Holocene Climate Optimum and a diminution of seasonality caused by a decreasing solar insolation in summer. The $\delta^{13}\text{C}$ scaling on the shore did not allowed to reattribute directly each shell to a level of collection as a Suess effect have been demonstrated between modern and preindustrial shells. Finally, the analysis of marginal $\delta^{18}\text{O}$ showed significant differences according to the considered period, with a year-long collect for the Chalcolithic occupation, a spring-focused collect during early Bronze age and no limpet collection in summer for the early Middle Ages.

Despite the uncertainties remaining about the growth and the increments deposition of *Patella vulgata* shells, this work underscores the interest of archaeological limpet shells as palaeo-environmental and cultural archives and with an underexploited sclerochronological potential.