



HAL
open science

Sclérochronologie et géochimie des bivalves de l'Atlantique Nord-Ouest : exploration de traceurs environnementaux des changements globaux

Justine Doré

► To cite this version:

Justine Doré. Sclérochronologie et géochimie des bivalves de l'Atlantique Nord-Ouest : exploration de traceurs environnementaux des changements globaux. *Ecologie, Environnement*. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2020. Français. NNT : 2020BRES0065 . tel-03396570

HAL Id: tel-03396570

<https://theses.hal.science/tel-03396570>

Submitted on 22 Oct 2021

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

ECOLE DOCTORALE N° 598
Sciences de la Mer et du littoral
Spécialité : « *Ecologie Marine* »

Par

Justine DORÉ

Sclérochronologie et géochimie des bivalves de l'Atlantique Nord-Ouest : exploration de traceurs environnementaux des changements globaux.

Thèse présentée et soutenue à Plouzané, le 24 Novembre 2020

Unités de recherche : Laboratoire des sciences de l'environnement marin (LEMAR, UMR 6539)
Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER-UQAR)

Rapporteurs avant soutenance :

Anne DE VERNAL
Professeure,
Université du Québec à Montréal, CANADA

Gesche WINKLER
Professeure,
Institut des Sciences de la Mer à Rimouski,
CANADA

Composition du Jury :

Yves-Marie PAULET
Professeur, Université de Bretagne Occidentale / Président du jury

Philippe ARCHAMBAULT
Professeur, Université de Laval, CANADA / Examineur

Anne DE VERNAL
Professeure, Université du Québec à Montréal, CANADA

Gesche WINKLER
Professeure, Institut des Sciences de la Mer à Rimouski, CANADA

Virginie ROY
Chercheuse scientifique, Institut Maurice Lamontagne,
CANADA / Examinatrice

Julien THÉBAULT
Maître de conférence, IUEM / Directeur de thèse

Gwénaëlle CHAILLOU
Professeure, Institut des Sciences de la Mer à Rimouski,
CANADA / Co-directrice de thèse

Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier sincèrement toutes les personnes qui m'ont soutenu, encouragé et aidé pendant ces trois ans de thèse.

Je tiens à exprimer ma gratitude à Gwénaëlle Chaillou et Julien Thébault pour la confiance qu'ils m'ont accordée dans la réalisation de cette thèse. Merci pour votre rigueur, vos commentaires pertinents et votre souci du détail. Merci également pour « la carte blanche » que vous m'avez donné pour la rédaction du manuscrit de thèse. Gwénaëlle, je te remercie tout particulièrement pour l'accueil et la gentillesse dont tu as fait preuve lors de mes quelques voyages dans le pays du Caribou (qui n'était pas très présent à ce moment-là. . .). Julien, je souhaite aussi te remercier de m'avoir fait découvrir la sclérochronologie et la débrouillardise qui va avec ce terme. Et oui, pour découper et polir des centaines de coquilles dans un temps record, il faut savoir manier du tournevis. Merci également d'avoir pointé du doigt le chat noir que je suis : 1 colis d'échantillons perdu c'est 10 de retrouvés, non ?!

Merci à Anne de Vernal, Gesche Winkler, Claire Lazareth, Virginie Roy, Philippe Archambault et Yves-Marie Paulet qui ont gentiment accepté d'évaluer mon travail de thèse.

Dans les deux premières années de thèse, j'ai partagé mon temps entre le Québec et la France ce qui m'a permis de faire de nombreuses rencontres et de nouer des amitiés.

Je vais commencer par remercier les Québécois qui m'ont accueilli dans leurs demeures et surtout Antoine B. malgré les réveils brutaux dus à un chat très mignon certes, mais très matinal. Virginie R., merci pour l'accueil très chaleureux pendant ces quelques mois à Rimouski, qui ont été très mouvementés. Peux-tu transmettre mes amitiés à Patrice? Et merci à toutes les équipes de l'IML et de l'UQAR que j'ai pu rencontrer et qui m'ont aidé à pêcher et éviter un nombre important de bivalves. Je remercie également Fanny N. pour l'invitation à partager son succulent dîner.

Avant de commencer à « balancer des noms », je voudrais remercier Gene et Anne-So pour leur aide dans ce sable mouvant qu'est la paperasse administrative. Merci également à Elisabeth et Elodie pour leur investissement dans le bon déroulement de toutes les thèses de l'ED ainsi que toutes les personnes que je croise tous les jours et qui ont contribuées de près ou de loin à ma joie au travail.

Voici maintenant venu le temps de parler des petits liens voire même des très petits liens qui se sont noués lors de ces 3 années au laboratoire de l'IUEM. Tout d'abord, je tiens à adresser un petit message à ma promo de thèse : on tient le bon bout ! A celle d'avant : Merci ! Franchement vous auriez pu nous prévenir ! Et à la nouvelle : Bon courage. Cette thèse m'aura fait connaître pas mal de beau monde, et j'aimerais dire à Aurel, Anaïs, Justine, Margaux, Alexandra, Mariana, Natalia, Marc, Elyne, Antoine, David, Valentin, Fanny, Thomas, William et bien d'autres : "Hey ! on se retrouve à la plage ?!". Je voudrais remercier : Fanny L. pour ses déplacements de son bureau au mien pour voir comment j'allais et qui sont devenus de plus en plus fréquents vers la fin. Merci également à Sarah et Pauline qui m'ont écouté, compris et soutenu. Je suis très contente d'avoir partagé tous ces fous rires du midi et ces soirées ensemble. Merci également à cette même Sarah et à Julien, pour m'avoir fait acheter des gants de boxe et surtout du matériel d'escalade. Super ! Comme-ci j'avais une tête à faire du 7A.

Un peu plus proche au niveau géographie, je voudrais nommer Nicolas dans le rôle du meilleur co-bureau et animal de compagnie que je n'ai jamais eu dans ce bureau. Dans le second rôle nous avons Jordan qui, malgré ces nombreuses péripéties, n'a pas perdu son humour. Dans le rôle de l'homme invisible, je veux bien évidemment parler de Jean-François. Merci de nous surprendre de temps en temps avec tes apparitions surprises. Et bien évidemment, dans le rôle féminin, nous avons Romina qui mérite amplement la distinction de meilleure Argentine du bureau.

Maintenant un peu plus loin de Brest mais quand même très proche, je voudrais exprimer un immense remerciement à toute ma famille. Premièrement à mes parents, qui sont à mes yeux les plus formidables et les plus aimants. Je n'ai pas de mot pour exprimer toute l'émotion que j'éprouve en pensant à vous. A ma sœur qui malgré son jeune âge fait tout avant moi. Habiter à 500 km l'une de l'autre c'est moins évident pour voir évoluer cette belle jeune femme que tu es devenue. Peut-être à toi aussi Aymeric, mais Chut ça reste entre nous. Et bien évidemment à mes grands-parents. Merci de m'appeler dès que vous avez une pensée pour moi ... ou une question piège. Pour votre sagesse et votre présence, un grand merci à toi Papy et toi Mamie. Je vous aime tous fort.

Mon dernier mot est pour toi, mon futur coureur de semi-marathon, mon cycliste moins dopé que ce Tadej Pogacar, mon acheteur compulsif d'affaires décathlon, mon remède à mes crises d'angoisses, . . . Merci d'avoir été là tout ce temps et surtout dans les moments pas super sympa. Merci de me remonter le moral, merci de dire « si tu veux » quand je veux manger Pizza, Hamburger, A la Fabrick ou au resto, et j'arrête parce que la liste est longue. Simplement, MERCI à toi, Kevin.

Table des matières

Problématique générale et objectifs de la thèse	13
Chapitre 1	23
PARTIE 1 : L’Océan Atlantique Nord et l’Écosystème du Saint-Laurent	28
1. Caractéristiques physiques	34
1.1. Quelques méthodes d’échantillonnage	34
1.2. Atlantique Nord-Ouest et EGSL	35
1.3. L’estuaire du Saint-Laurent	38
2. Caractéristiques chimiques et biologiques	40
2.1. Notions sur le phytoplancton	41
2.2. Quelques méthodes d’échantillonnage	42
2.3. L’estuaire et le golfe du Saint-Laurent	44
2.4. L’Atlantique Nord-Ouest	46
3. Conséquences des activités anthropiques	47
3.1. Acidification	48
3.2. Hypoxie	49
3.3. Eutrophisation côtière	50
3.4. Autres facteurs de stress environnementaux	51
4. Recontextualisation	51
PARTIE 2 : Sclérochronologie et sclérochimie des bivalves	52
1. Définition et historique de la sclérochronologie	56
2. Introduction aux mollusques bivalves comme archives environnementales	57
2.1. Formation et biominéralisation de la coquille d’un bivalve	58
3. Étude de la croissance coquillière	61

3.1 Méthodes de localisation des stries de croissance	61
3.2. Méthodes d'analyse de la croissance	61
3.3. Relation entre anomalies de croissance et conditions environnementales	63
4. Étude de la géochimie des coquilles : Sclérochimie	64
4.1. Méthodes de mesure des éléments chimiques dans les carbonates	64
4.2. Application à l'environnement : différents indicateurs	67
5. Recontextualisation	67
PARTIE 3 : Modèles biologiques et sites d'étude	68
1. Sites d'étude	72
1.1. Saint-Pierre et Miquelon	72
1.2. Estuaire du Saint-Laurent : Baie-Comeau et Forestville	73
2. Espèces modèles	74
2.1. <i>Arctica islandica</i>	74
2.2. <i>Mactromeris polynyma</i>	75
2.3. <i>Cyrtodaria siliqua</i>	76
Chapitre 2	76
Préambule	80
Abstract	89
Résumé	90
1. Introduction	90
2. Methods	93
2.1. Study site	93
2.2. Preparation of shells	93
2.3. Sclerochronological analysis	95
2.4. Geochemical analyses	95
2.5. Ba/Ca _{shell} ratio time series	97
2.5.1. <i>Intra- and inter-individual reproducibility</i>	98
2.5.2. <i>Construction of the Ba/Ca_{shell} master chronology</i>	98
2.6. Instrumental data	99
2.7. Statistical analysis	99
3. Results	100
3.1. Intra-individual Ba/Ca _{shell} time series reproducibility	100
3.2. Ba/Ca _{shell} synchrony between HPs from different specimens	100

3.3. Annually-resolved master chronology of Ba/Ca _{shell}	102
3.4. Biological and physical effects on the master chronology	103
3.4.1. <i>Temporal dynamics of chlorophyll a concentration</i>	104
3.4.2. <i>Climate variations</i>	104
4. Discussion	106
4.1. Methodological aspect	106
4.1.1. <i>Assessment of the intra-shell reproducibility of Ba/Ca_{shell} signal</i>	106
4.1.2. <i>Potential reasons for a decrease in synchrony with age</i>	107
4.1.3. <i>Profile of Ba/Ca_{shell} as a new cross-dating tool</i>	108
4.2. Environmental control on Ba/Ca _{shell}	109
4.2.1. <i>Potential influence of the St. Lawrence River</i>	109
4.2.2. <i>Relationship with phytoplankton dynamics</i>	109
4.2.3. <i>Insights into Northwestern Atlantic climate variability</i>	112
5. Conclusions	113
Chapitre 3	114
Préambule	118
Abstract	127
Résumé	128
1. Introduction	128
2. Materials and sample site	131
3. Methodology for the validation of annual growth lines	132
3.1. Preparation of shells	132
3.2. Stable isotope analysis (SIA)	134
3.3. Trace element analysis (TEA)	136
3.4. Growth chronology from trace element profiles	137
3.5. Statistical analyses	138
4. Results and Discussion	139
4.1. Establishment of the step-by-step chemochronology methodology as an alterna- tive approach for dating specimens	139
4.1.1. <i>Uncertainties encountered when using classical sclerochronology for</i> <i>Mactromeris polynyma shells</i>	139
4.1.2. <i>Shell ¹⁸O and determination of annual growth lines</i>	139
4.1.3. <i>Localization of annual growth lines using trace elements</i>	142

4.1.4. <i>Validation of the chemochronology methodology with determination of age and growth patterns</i>	143
4.2. Exploration of <i>M. polynyma</i> as a biogeochemical archive : Implication of chemochronology	145
4.2.1. <i>Regional growth rates and method comparisons</i>	145
4.2.2. <i>Potential of growth rate patterns as an environmental proxy</i>	148
Summary and conclusions	149
Supplementary material	150
Chapitre 4	152
Préambule	156
Abstract	165
Résumé	166
1. Introduction	166
2. Materials and methods	168
2.1. Sample collection and preparation	168
2.2. Sclerochronology studies	170
2.2.1. <i>Growth lines study</i>	171
2.2.2. <i>Growth rate study and master chronology construction</i>	171
2.3. Environmental parameters	173
2.4. Spectral analyses and relationship between the North Atlantic Oscillation (NAO) and shell growth	174
2.5. Statistical analyses	174
3. Results	176
3.1. Size, growth and master chronology construction	176
3.2. Growth and North Atlantic climate periodic fluctuations	178
3.3. Growth and local-to-regional environmental factors	180
4. Discussion	182
4.1. Sclerochronology analysis	182
4.1.1 <i>Hinge region is best to study <i>C. siliqua</i> growth</i>	184
4.1.2 <i>Regional differences in <i>C. siliqua</i> growth</i>	184
4.1.3. <i>Growth chronology synchrony</i>	185
4.2. Variations between growth and local-to-regional environmental factors	185
5. Synthesis and Conclusions	188

Chapitre 5	190
Préambule	194
Abstract	199
Résumé	199
1. Introduction	200
2. Matériels et méthodes	202
2.1. Sites d'échantillonnage	202
2.2. Sclérochimie	202
2.3. Comparaison des rapports Elément/Calcium	204
3. Résultats	205
3.1. Taux de croissance	206
3.2. Comparaison des rapports Eléments/Calcium	206
3.3. Corrélation entre les rapports élémentaires	209
4. Discussion	211
4.1. Eléments traces et relation environnementale et/ou physiologique	211
4.1.1. <i>Effet de l'espèce</i>	212
4.1.2. <i>Effet de site</i>	213
4.2. Limites méthodologiques et potentiels de l'approche géochimique multi-archives	214
5. Synthèse et conclusion	216
Synthèse et perspectives	216
1. Introduction	220
2. Contribution scientifique du projet de thèse	221
2.1. Développement d'archives environnementales robustes	221
2.2. Apport de traceurs environnementaux	222
2.3. La méthodologie	223
2.4. Le fonctionnement écologique de l'EGSL et l'Atlantique Nord-Ouest	223
3. Implications pour les études paléo-environnementales	225
4. Incertitudes dans les méthodes	226
5. Perspectives et hypothèses de recherche	227
6. Conclusion	233
Publications et communications scientifiques	234
Bibliographie	241

Liste des tableaux	271
Table des figures	273
Annexe	284

PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE ET OBJECTIFS DE LA THÈSE

Points clés

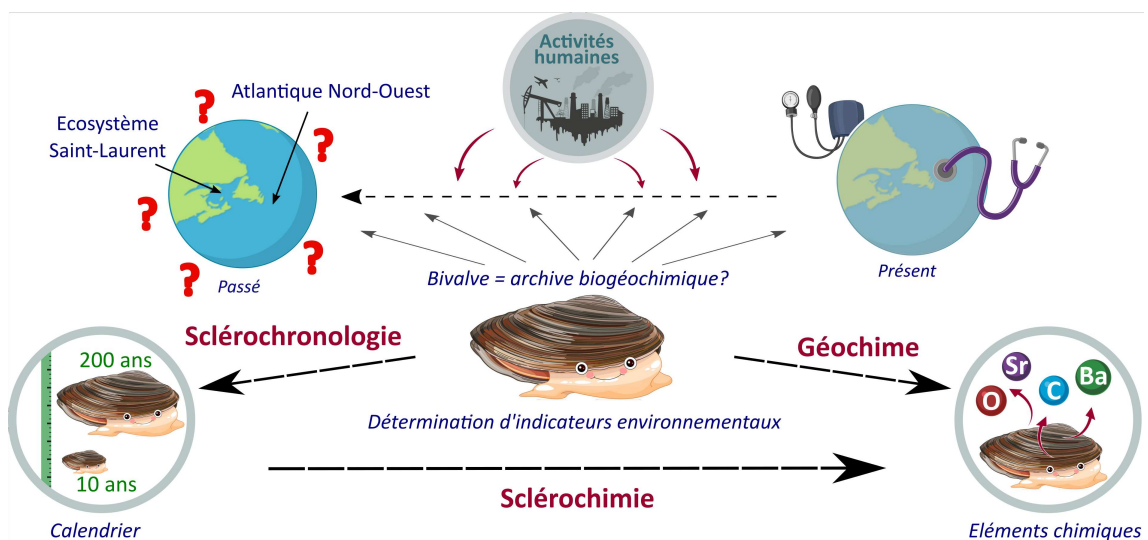
Changements globaux issus des activités anthropiques impactent les zones côtières notamment dans l'Atlantique Nord-Ouest et l'écosystème Saint-Laurent.

Nécessité de développer des outils d'enregistrement de l'environnement marin précédant les observations instrumentales pour enrichir et augmenter les connaissances environnementales dans les régions côtières des zones étudiées.

Utilisation de la sclérochronologie et sclérochimie sur 3 espèces de bivalves pour évaluer leur potentiel comme archive environnementale.

Détermination d'indicateurs environnementaux pour reconstruire les variations passées (température, salinité, dynamique phytoplanctonique, par exemple).

Résumé graphique



Obtenir des données précises sur l'environnement et le climat passés est crucial pour étendre la compréhension des variations environnementales et climatiques au-delà des enregistrements instrumentaux dans le but d'enrichir les connaissances du passé, présent et futur. Il est d'autant plus important d'acquérir ces données que des changements globaux s'opèrent. En effet, notre planète est marquée irréversiblement par des impacts croissants sur sa biosphère. Ces impacts sont la conséquence des activités humaines appelées anthropiques. La Terre est ainsi rentrée dans une nouvelle ère géologique quittant l'Holocène pour laisser place à l'"Anthropocène" (Crutzen, 2002). Ce néologisme proposé par le géochimiste Néerlandais Paul J. Crutzen lors d'une conférence au Mexique en 2000 renvoie à une planète dont l'activité des Hommes a modifié sa surface et la constitution chimique de son atmosphère et celle de ses océans. Ainsi Zalasiewicz *et al.* (2017) avancent que "*L'impact de l'Homme a grandi au point qu'il en a modifié le cours de l'histoire de la Terre d'au moins plusieurs millénaires, en termes d'effets climatiques à long terme prévus [...]*". Le climat¹, autrefois influencé par des processus naturels (intrinsèques et extrinsèques), est maintenant perturbé par des phénomènes anthropiques (Figure 1). Ces phénomènes ont de larges conséquences et entraînent des répercussions en cascade sur l'environnement marin. Fournir des enregistrements locaux des conditions environnementales passées pour différentes et nombreuses zones océaniques permettrait de mieux comprendre les interactions entre l'Homme et l'environnement.

Selon le dernier rapport (2018) du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), les émissions anthropiques ont provoqué un réchauffement global d'environ 1 °C au-dessus des niveaux pré-industriels. De plus, selon différents scénarios d'émission de gaz à effet de serre, cette température moyenne globale pourrait augmenter de 2 à 6 °C d'ici la fin du siècle. Ce changement a déjà provoqué une cascade d'effets négatifs à long terme dans les systèmes climatiques et océaniques. Sommairement, le réchauffement atmosphérique issu des activités anthropiques entraîne plusieurs phénomènes tels que le réchauffement des eaux de surfaces qui deviennent plus chaudes et stratifiées, diminuant le mélange entre les eaux oxygénées de surface et les eaux pauvres en oxygène du fond (Bindoff *et al.*, 2013). L'oxygène dissous dans les couches d'eau se raréfie jusqu'à provoquer, par endroit, une hypoxie des fonds marins (Diaz, 2001). Des apports trop importants de nutriments liées aux activités anthropiques peuvent également entraîner une **eutrophisation** du milieu, pouvant accentuer la désoxygénation de celui-ci (Gilbert *et al.*, 2005). De plus, d'après le scénario le plus probable publié par le GIEC, le pH des océans diminue-

1. Le climat est la résultante d'un ensemble de facteurs structurels du système Terre, à savoir l'énergie reçue par le Soleil (qui varie au cours du temps) et les échanges d'énergies entre les sous-ensembles du système climatique (atmosphère, océan, cryosphère, lithosphère et biosphère) dans une région donnée pendant une période précise (environ 30 ans). Le climat génère un ensemble de phénomènes météorologiques sur le long terme contrairement à la "météo" qui renvoie au temps local et instantané.

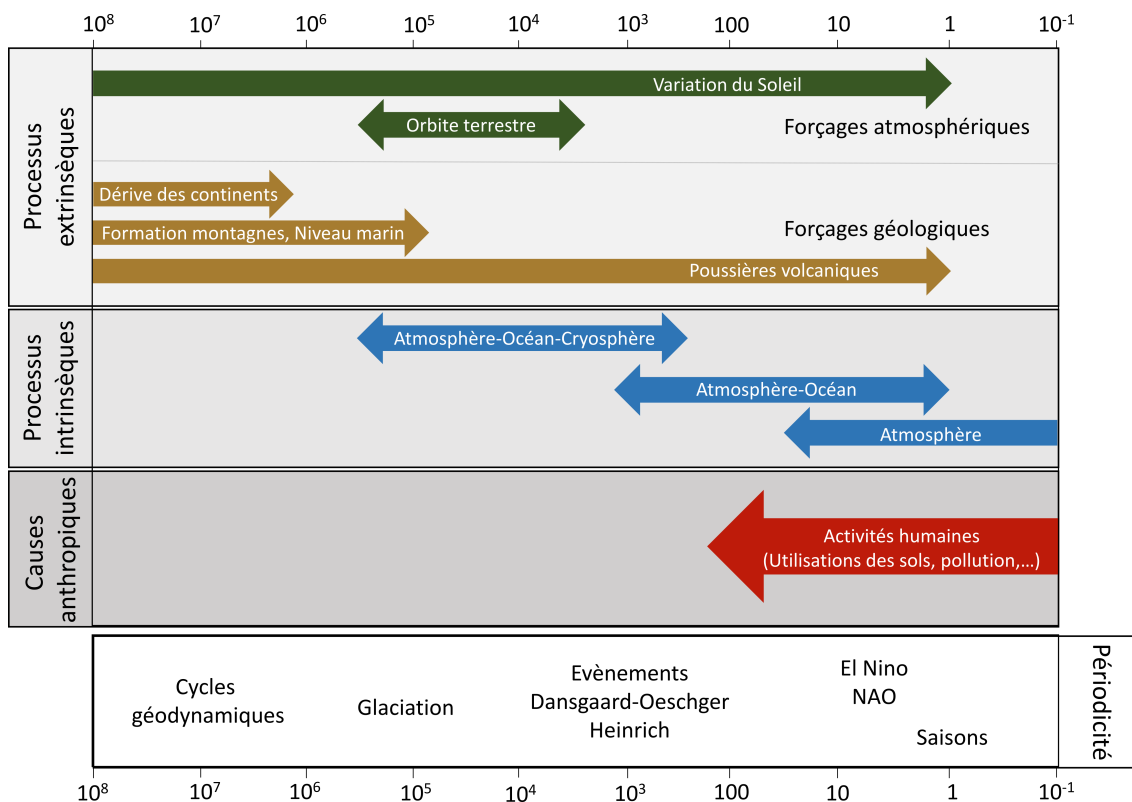


FIGURE 1 – Facteurs responsables de la variation du climat associés à leurs temps caractéristiques en années (modifié de Bard 2005).

rait de 0,3 à 0,4 unité d'ici la fin du siècle entraînant une acidification des eaux, dangereuse pour les organismes marins et notamment les organismes possédant un squelette carbonaté. Ces changements globaux impactent l'ensemble des océans notamment l'Atlantique Nord qui joue un rôle prépondérant dans la régulation du climat (Lozier, 2012) ainsi que l'écosystème marin du Saint-Laurent, qui représente le système hydrodynamique le plus grand (Environnement Canada, 2017) et le plus productif au monde (Gilbert & Dufour, 2008). L'étude des changements globaux issus des activités anthropiques amène à développer des outils de mesure spécifiques capables d'enregistrer des variations environnementales à différentes résolutions temporelles.

Eutrophisation

Apport excessif d'éléments nutritifs dans les eaux (Nixon, 1995), entraînant une prolifération phytoplanctonique puis un appauvrissement en oxygène et un déséquilibre de l'écosystème (Cloern, 1996).

Cependant, lorsqu'il est question de facteurs de stress climatique, il est difficile de détecter les signaux du changement climatique provoqués par un forçage anthropique étant donné la variabilité interne et la présence de forçages externes naturels dans le système climatique dit "chaotique". La variabilité interne du climat est caractérisée par différents modes identifiables, touchant des régions

particulières sur une période donnée. Généralement, ces modes oscillent entre des phases positives et négatives influençant différemment les régions soumises à ces variations (De Viron *et al.*, 2013). Dans l'Atlantique Nord, trois modes régissent la variabilité climatique-océanique globale : l'oscillation Arctique (*Arctic Oscillation*, AO), l'oscillation Nord-Atlantique (*North Atlantic Oscillation*, NAO) et l'oscillation Atlantique multidécennale (*Atlantic Multidecadal Oscillation*, AMO). L'AO influence plus particulièrement la variabilité de la pression atmosphérique et océanique (au-dessus des 20° N) sans aucune périodicité particulière. En hiver, la phase positive de l'AO entraîne des températures plus froides dans le Nord et l'Est Canadien (Thompson & Wallace, 1998). L'AO est un mode qui domine la variabilité de tout l'hémisphère Nord dont fait partie la NAO. La NAO est une oscillation régionale avec une périodicité allant de l'échelle inter-annuelle à décennale. La NAO a une forte influence sur les vents provenant de l'ouest et sur l'emplacement des tempêtes du fait de la variation de la pression atmosphérique entre l'anticyclone des Açores et la dépression d'Islande (Hurrell, 1995). Dans sa phase positive, la NAO est souvent associée à de forts vents de nord-ouest et à des températures hivernales plus froides au-dessus de l'Est Canadien entraînant une augmentation de la perte de chaleur des océans (Wanner *et al.*, 2001). L'AMO, quant à elle, est un indice récurrent des variations de la température à la surface (*Sea Surface Temperature*, SST) de l'Océan Atlantique Nord et est étroitement liée à la NAO par de complexes interactions océan-atmosphère. Sa périodicité est multi-décennale variant entre 60 et 80 ans (Schlesinger & Ramankutty, 1994). En phase positive, les SST sont plus chaudes que la moyenne et les cyclones sont plus nombreux. Cependant, pour séparer la variabilité naturelle de la variabilité due aux changements climatiques issus des activités anthropiques et comprendre l'impact de ces derniers sur les écosystèmes, il faut disposer de données à long terme sur des séries chronologiques de variables biotiques et abiotiques (Perkins *et al.*, 2017; Likens & Lindenmayer, 2018; Smith *et al.*, 2018).

De nombreux facteurs de stress anthropiques viennent s'ajouter aux changements climatiques tels que la pollution terrestre ou encore les conséquences de la pêche. Ces facteurs ont des effets plus ou moins conséquents sur les écosystèmes marins. Halpern *et al.* (2008) démontrent qu'aucune zone océanique n'est épargnée par les activités anthropiques et que les impacts de ces activités sont en augmentation, principalement dans les régions côtières (Halpern *et al.*, 2015). De plus, l'augmentation globale des gaz à effet de serre depuis le siècle dernier a provoqué un réchauffement considérable de ces régions et notamment des côtes de l'Atlantique Nord-Ouest (Belkin, 2009; Alexander *et al.*, 2020). Bien qu'elles ne représentent que 7% de l'océan global (Kuwaie & Hori, 2018), les régions côtières sont parmi les environnements marins les plus utiles à l'Homme et conséquemment les plus impactées. Cependant, les enregistrements environnementaux instrumentaux

et satellitaires sont encore assez restreints pour certaines zones. Dans l'Atlantique Nord-Ouest, les enregistrements côtiers sont spatio-temporellement incomplets avant le milieu du 20^{ième} siècle (Halfar *et al.*, 2011). Dans l'écosystème Saint-Laurent, la plupart des études sur les variations environnementales se focalisent essentiellement sur le chenal Laurentien à plus de 250 m de profondeur (e.g. Thibodeau *et al.* 2006; Genovesi *et al.* 2011; Mucci *et al.* 2011) (Pour plus de détails sur l'Atlantique Nord-Ouest et l'écosystème Saint-Laurent, se référer au **Chapitre 1, Partie 1**). D'autres études extrapolent des données récentes et quelque peu sporadiques à l'écosystème tout entier (Programme de Monitoring de la Zone Atlantique mis en place en 1998). Cependant, les régions côtières restent encore peu étudiées. Pour pallier au manque de données à long-terme, l'enregistrement de variables environnementales basé sur des traceurs fiables permet de construire une base de données couvrant une échelle plus large que celle de l'ère instrumentale.

Pour reconstruire et évaluer les variations environnementales au niveau des zones côtières de l'écosystème Saint-Laurent et de l'Atlantique Nord-Ouest voire de l'Océan global, il est nécessaire d'acquérir une meilleure connaissance de la variabilité passée en passant par le développement de nouveaux outils d'enregistrement et d'analyse (Collins *et al.*, 2014). Depuis plusieurs décennies, l'utilisation d'archives environnementales a permis d'apporter de nouvelles connaissances sur le paléo-environnement et le paléo-climat. Ces archives sont formés de matériaux (e.g., carbonates, éléments traces) étroitement liés aux variations climatiques et environnementales servant ainsi d'indicateurs qui, une fois extraits par différentes méthodes et corrélés à un paramètre environnemental/climatique défini, informent sur l'évolution de ce paramètre au cours du temps. Les archives environnementales préservent les paramètres caractéristiques de leur environnement ambiant suivant une résolution temporelle qui leur est propre. Sommairement, les archives qu'elles soient un organisme biologique ou une concrétion géologique sont formées d'accrétions successives de matière biogénique ou non qui offrent un repère temporel. La résolution temporelle peut ainsi varier de l'ultradiens (moins de 24h) au millénaire suivant l'archive sélectionnée (Schöne, 2008). De nombreuses archives tels que les sédiments (Charles & Hites, 1987) ou les mollusques bivalves (Schöne & Surge, 2012) par exemple, permettent d'étudier les changements environnementaux grâce à différents indicateurs. Ces derniers peuvent être définis par un taux de croissance ou encore par la concentration de différents matériaux dont les changements co-varient en fonction de paramètres environnementaux et/ou climatiques qu'ils caractérisent (Figure 2). Ce lien est établi par la combinaison entre la reconstruction des paléo-variations de différents indicateurs enregistrés dans les archives et les données instrumentales sur une même période temporelle. Les traceurs ainsi utilisés peuvent être regroupés en 3 catégories :

Physique : la composition, la texture, la couleur, la densité, la structure ou encore les propriétés magnétiques.

Biologique : les fossiles de pollen, de spores, de plantes et de charbon, le taux de croissance chez les foraminifères (fossiles ou vivants), les ostracodes (fossiles ou vivants), les diatomées, les coraux, les arbres ou encore les mollusques.

Chimique : les isotopes, les éléments traces (Ba, Sr, Mg, ...), les biomarqueurs ou encore la silice biogénique.

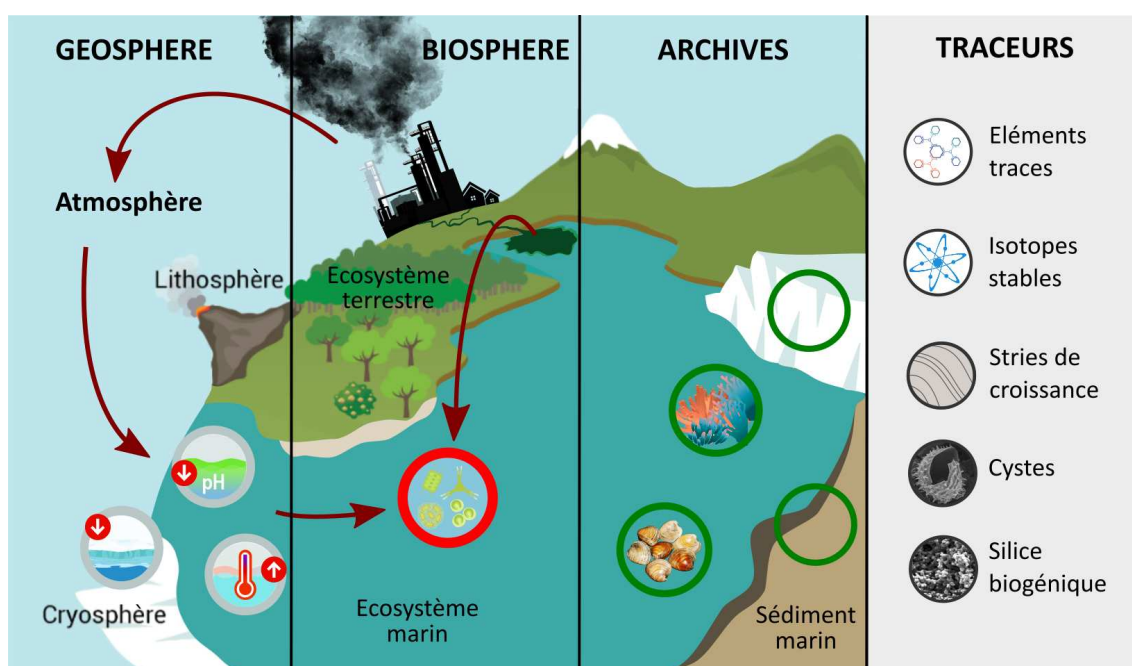


FIGURE 2 – Représentation des archives et indicateurs environnementaux utilisés pour étudier la variation passée du phytoplancton

Pour décrire l'environnement passé, comme sa productivité ou sa température par exemple, et s'affranchir des restrictions temporelles et spatiales des données instrumentales, une archive doit idéalement être (1) facilement accessible, (2) ubiquitaire, (3) enregistrer l'environnement sur plusieurs décennies à millénaires avec une haute résolution et (4) calibrable. Différentes archives ont ainsi été explorées (sédiments, coraux, ...) puis l'intérêt s'est porté sur les mollusques bivalves. En effet, ces organismes sont connus pour être des indicateurs de la santé des milieux côtiers (espèces sentinelles) mais ils enregistrent aussi les paramètres environnementaux ambiants dans leur coquille. Certaines espèces de bivalves ont une grande longévité, comme *Arctica islandica* dont un spécimen a été âgé de 507 ans par Butler *et al.* (2013), grandissant plus lentement que d'autres espèces moins longévives (Thompson *et al.*, 1980; Strom *et al.*, 2004). Ainsi, suivant les caractéristiques de croissance des espèces, différentes résolutions temporelles peuvent être étudiées (années

à journées) (Schöne *et al.*, 2005a). De plus, en raison de leur répartition globale et de leur longue histoire géologique (abondance de fossiles), les bivalves peuvent fournir des données environnementales haute résolution provenant de différents milieux sur des millions d'années (Richardson, 2001). Étant donné leur caractéristique de "journal de bord", les coquilles de bivalves fournissent un enregistrement précisément daté des conditions environnementales et climatiques. Pour extraire ces données, un outil méthodologique est employé : la sclérochronologie.

A visée essentiellement halieutique dans un premier temps, la sclérochronologie est née de l'étude des otolithes de poissons (Leewenhoek, 1685; Pell, 1859) dans le but de reconstruire leur historique de vie (voir Panfili *et al.* 2002; Jackson 2007 pour plus de détails). Puis, son utilisation s'est étendue au domaine paléo-environnemental et -climatique pour être appliquée d'abord chez les coraux (Buddemeier *et al.*, 1974) puis à tous les organismes fabriquant continuellement du carbonate de calcium (e.g., éponges coralliennes, gastéropodes, bivalves) (Oschmann, 2009; Buddemeier, 1978; Surge & Schöne, 2013). La sclérochronologie chez les mollusques bivalves est un outil essentiel pour extraire les informations environnementales agissant sur le taux de croissance de la coquille de l'organisme (Schöne & Surge, 2012). En effet, la sclérochronologie, analogue à la dendrochronologie (étude des cernes des arbres), a pour objectif d'utiliser la périodicité spécifique des stries de croissance pour attribuer une temporalité à un incrément donné (i.e., période de croissance). Le taux de croissance des incréments est fortement lié, d'une part à l'ontogénie de l'organisme (i.e., plus l'organisme vieillit moins il grandit vite) et, d'autre part à son environnement. Cette dernière part est mathématiquement isolée pour uniquement analyser les variations temporelles du taux de croissance liées à son environnement. Cette croissance peut ainsi être étudiée et comparée à différents paramètres biologiques, chimiques, physiques et climatiques afin d'analyser leur concordance (reconstruction environnementale ou climatique). Cette démarche peut également s'appliquer à la chimie de la coquille, c'est le principe de la sclérochimie. Découlant de la sclérochronologie, la sclérochimie étudie les rapports isotopiques ou élémentaires (éléments mineurs et traces) incorporés dans la coquille au fur et à mesure de sa formation, en plus de la temporalité établie par les stries de croissance (Gröcke & Gillikin, 2008). La sclérochimie permet de relier la variation temporelle de la composition géochimique des coquilles à différents paramètres environnementaux et climatiques (i.e., détermination d'indicateurs géochimiques) comme la température de l'eau ou la salinité à condition que l'élément chimique soit proche ou à l'équilibre avec l'environnement ambiant (Pour plus de renseignement sur les méthodologies, se référer au **Chapitre 1 : Partie 2**).

Par conséquent, ce travail de thèse a pour objectif principal d'évaluer le **potentiel sclérochronologique et sclérochimique de trois espèces de mollusques bivalves (*Arctica***

islandica, *Mactromeris polynyma* et *Cyrtodaria siliqua*) pour renforcer et augmenter les connaissances sur les variations environnementales et climatiques à une échelle locale (site d'échantillonnage) voire régionale (l'Atlantique Nord-Ouest et l'écosystème Saint-Laurent) (se référer au **Chapitre 1, Partie 3** pour plus d'information sur les sites et modèles biologiques). Par le couplage pluri-disciplinaire de différents domaines scientifiques (sclérochronologie, géochimie et écologie), cette thèse apporte de nouveaux outils fondamentaux pour décupler les possibilités d'analyse environnementale. Ainsi, ce travail s'articule autour des 4 objectifs suivants :

- (1) Évaluer la similarité des taux de croissance entre individus contemporains de même espèce pour un site donné.
- (2) Analyser le synchronisme de la variation quantitative et temporelle de la géochimie coquillière à l'intérieur d'une population.
- (3) Explorer les relations entre l'environnement (local et/ou régional) et la croissance ou la géochimie, par espèce à un site donné, pour reconstruire l'environnement passé.
- (4) Combiner des traceurs environnementaux associés à plusieurs espèces de même niveau trophique pour accroître les compétences dans la reconstruction environnementale.

Afin de répondre aux objectifs susmentionnés, la thèse est divisée en 5 chapitres. Le **Chapitre 1** fait état du contexte chimique, physique et biologique de l'Atlantique Nord-Ouest et de l'écosystème Saint-Laurent (partie 1), de la méthodologie (partie 2) et du matériel employés (partie 3). Ce chapitre se veut descriptif et contextuel dans le but de comprendre l'importance d'étudier les régions sélectionnées et le choix dans les outils d'analyse. Les chapitres suivants évoluent entre une analyse géochimique d'une archive très largement étudiée (*A. islandica*; **Chapitre 2**), une exploration sclérochronologique et sclérochimique de deux espèces de bivalves jamais utilisées dans ces domaines (*M. polynyma*; **Chapitre 3** et *C. siliqua*; **Chapitre 4**) et une approche de multi-archives (**Chapitre 5**). Le **Chapitre 2** développe le potentiel d'un traceur géochimique particulier (i.e., le rapport Ba/Ca) enregistré dans les coquilles du bivalve "modèle" en sclérochronologie, *Arctica islandica*, comme proxy de la dynamique phytoplanctonique (Objectifs 2, 3). Ce chapitre est retranscrit ici sous la forme d'un article en anglais publié en 2020 dans *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Le **Chapitre 3** explore les capacités d'archive biogéochimique d'une espèce de bivalve difficilement exploitable en sclérochronologie, *Mactromeris polynyma*, grâce à l'apport de la géochimie (Objectifs 1 et 2). Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article en anglais soumis dans le journal *Marine Chemistry*. Le **Chapitre 4** extrait, grâce à la sclérochronologie, les données envi-

ronnementales liées à la croissance de la coquille du bivalve *Cyrtodaria siliqua* pour démontrer le potentiel de cette espèce à archiver son environnement (Objectifs 1 et 3). Ce chapitre est écrit sous la forme d'un article en anglais destiné à être soumis dans *Marine Environmental Research*. Ces trois chapitres offrent une analyse temporelle de données chimiques et biologiques. Le **Chapitre 5** propose une approche spatio-temporelle par le couplage des deux modèles biologiques et sites étudiés dans les **Chapitres 3 et 4** et montre les résultats préliminaires obtenus sur l'analyse de la géochimie coquillière (Objectifs 2 et 4) (Figure 3). Pour conclure, une discussion générale expose une synthèse des résultats obtenus dans les **Chapitres 2 à 5**, les perspectives et les conclusions apportées par ce travail de doctorat.

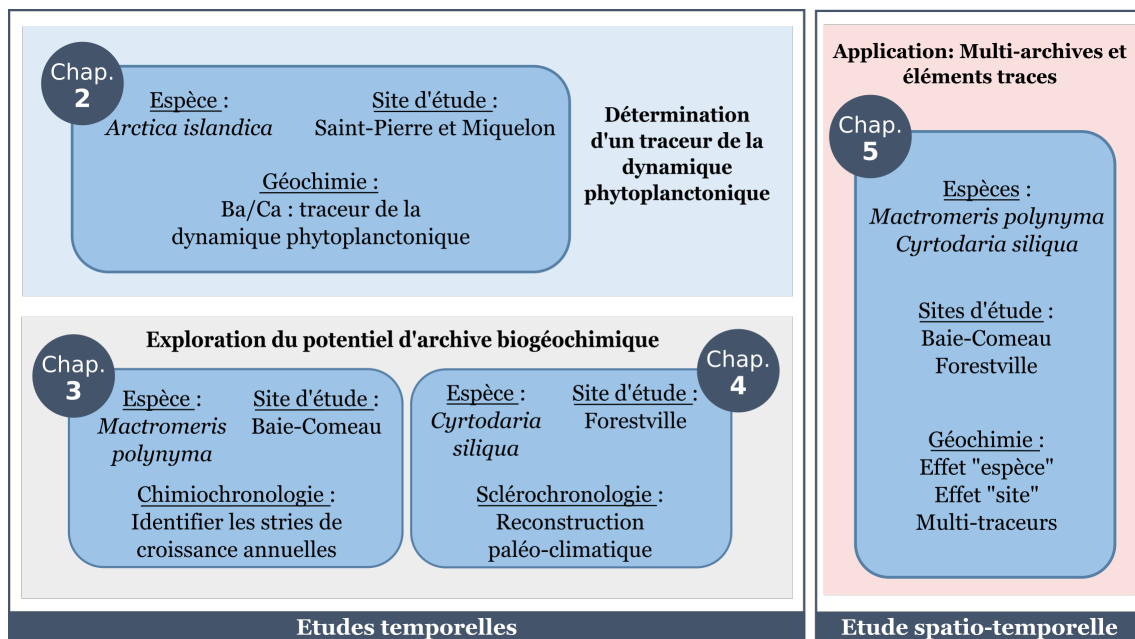


FIGURE 3 – Description succincte des caractéristiques des chapitres 2 à 5.

CHAPITRE 1





L'OCÉAN ATLANTIQUE NORD ET L'ÉCOSYSTÈME DU SAINT-LAURENT

Points clés

Régions soumissent à des régimes océaniques différents.

Lien physique entre les courants de l'Atlantique Nord-Ouest et la circulation profonde du golfe et de l'estuaire du Saint-Laurent.

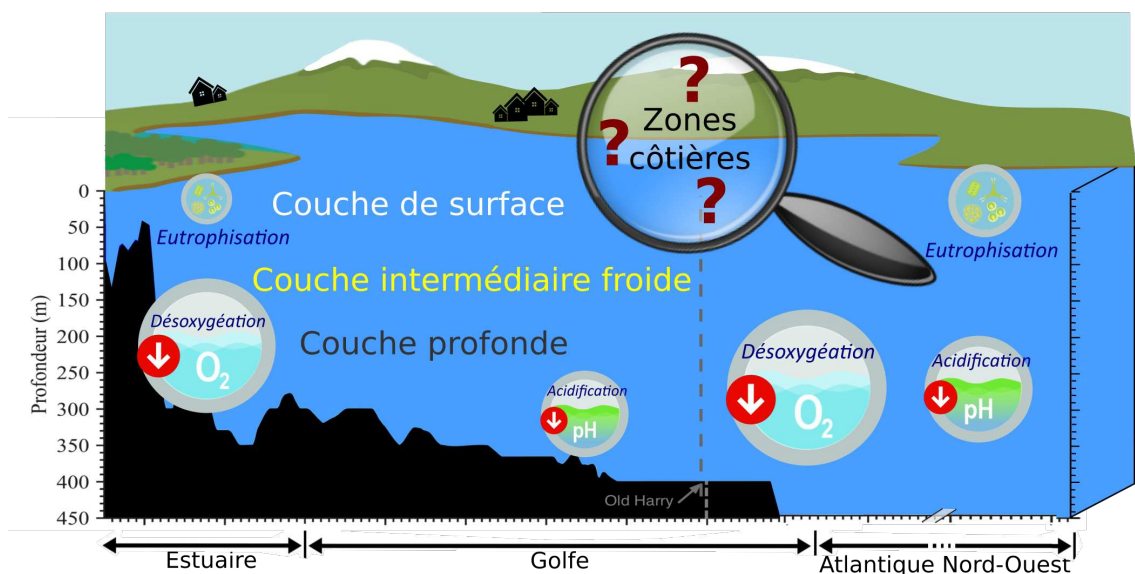
Pressions anthropiques provoquant de nombreux effets en cascade sur l'environnement marin.

Nombreux rapports et études sur les conditions globales de ces écosystèmes mais récents.

Peu d'études se focalisent sur les régions côtières de ces systèmes.

Importance de développer des outils d'enregistrement et d'analyse des conditions environnementales côtières passées (pré-instrumentales).

Résumé graphique



L'Atlantique Nord est une zone très importante dans la circulation de retournement (thermo-haline) globale (*Meridional Overturning Circulation*, MOC) car, en plus d'être responsable de plus de 70% du transport de chaleur global océanique vers le pôle Nord (Johns *et al.*, 2011), l'AMOC (*Atlantic MOC*) participe à la séquestration du carbone issu des activités anthropiques dans l'océan profond grâce à sa cellule de convection profonde (i.e., formation d'eau dense dans le gyre subpolaire) (Sabine *et al.*, 2004). Cette convection est formée dans la mer du Labrador dont le courant du Labrador alimente en partie le golfe et l'estuaire du système Saint-Laurent (voir section 1.2). Le système Saint-Laurent, regroupant le fleuve, l'estuaire et le golfe, relie les Grands Lacs à l'Atlantique Nord-Ouest (Figure 1.4). Il se situe parmi les systèmes hydrographiques les plus importants au monde et le 3^{ème} au niveau de l'Amérique du Nord (après le Mississippi et le Mackenzie) (Environnement Canada, 2017). Il draine plus de 25% des réserves mondiales d'eau douce grâce à sa superficie de près de 1,6 millions de km². Du sous-bassin des Grands Lacs au golfe, les rives du système Saint-Laurent sont habitées par plus de 30 millions d'Etats-Uniens et 15 millions de Canadiens (Archambault *et al.*, 2017). Cependant, en raison de l'accroissement continu du CO₂ anthropique (i.e., gaz à effet de serre), des changements environnementaux sont observables. En effet, les eaux de surface deviennent moins denses à cause du réchauffement climatique et océanique mais aussi à cause de la fonte des glaces, augmentant la stratification de la colonne d'eau et entraînant de nombreuses conséquences comme par exemple, la désoxygénation (Claret *et al.*, 2018) ou

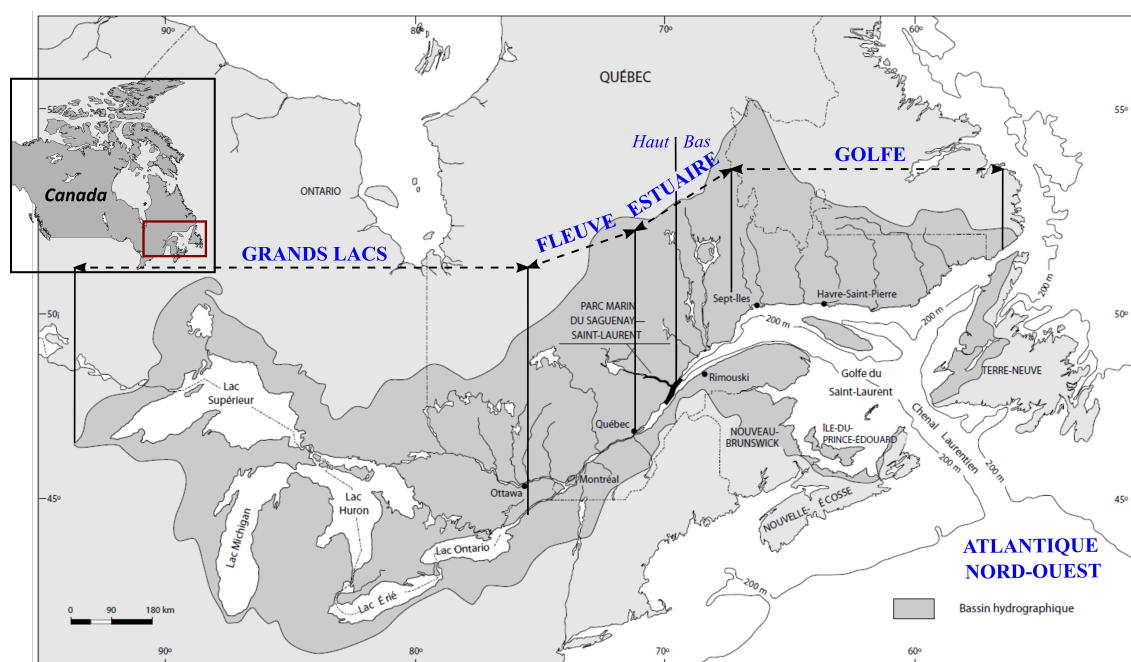


FIGURE 1.4 – Géographie du bassin versant du Saint-Laurent et des Grands Lacs. Délimitation des Grands Lacs jusqu'au golfe (adaptée de Ménard 2009).

encore l'acidification des océans (Stephens, 2015). Dans l'Atlantique Nord, un affaiblissement de l'AMOC est à prévoir (Collins *et al.*, 2013; Caesar *et al.*, 2018). De plus, les activités anthropiques ne modifient pas seulement la physique des systèmes océaniques mais perturbent également la biologie pouvant engendrer un déplacement et un remaniement des communautés phytoplanctoniques (Barton *et al.*, 2016).

Récemment, un programme de monitoring de la zone Atlantique (PMZA) a vu le jour en 1998 à la demande du Ministère des Pêches et Océans Canada (MPO) (Therriault, 1998). Ce programme a pour objectif de mieux interpréter, décrire et prédire l'état de l'écosystème marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent, nommé EGSL par la suite, ainsi que de l'Atlantique Nord-Ouest et de quantifier les changements des différentes propriétés physiques, chimiques et biologiques de l'océan. Dans cette optique, des campagnes océanographiques sont organisées chaque année et des bouées océanographiques ont été déployées dans différentes zones stratégiques (Figure 1.5).

Les paramètres ainsi mesurés sont analysés et une description détaillée de leur répartition et variation spatio-temporelle est publiée annuellement. Plus précisément, ce programme rend compte de la distribution et de l'évolution du phytoplancton et zooplancton, de la concentration en oxygène dissous, en nutriments et en chlorophylle *a*, de la température atmosphérique, de l'intensité des écoulements d'eau douce, du volume de glace de mer, de la température et salinité de la colonne d'eau et des conditions des différentes masses d'eau. Ces données combinées à de nombreuses études ont mis en évidence une grande variété de pressions humaines et climatiques menaçant l'intégrité de l'EGSL et ses provinces (e.g., Dufour & Ouellet 2007; Archambault *et al.* 2017, pour plus de détails). Différents plans d'action ont ainsi été développés comme l'initiative de gestion intégrée du golfe du Saint-Laurent (GOSLIM) ou le plan d'action du Canada pour les



FIGURE 1.5 – Carte bathymétrique de l'estuaire, du golfe du Saint-Laurent et de la partie Nord-Ouest de l'Océan Atlantique montrant les différentes sections d'échantillonnages (traits noirs) et les bouées océanographiques fixes (rond rouges) (adapté des rapports scientifiques du PMZA)

océans (OAP), afin de préserver la biodiversité et l'aspect socio-économique qui caractérisent ces systèmes.

Par la suite, l'accent sera mis sur les principales caractéristiques hydrologiques, chimiques et biologiques en lien avec l'EGSL et ses provinces Atlantiques ainsi que sur les récents changements observés afin de mieux comprendre l'importance d'étudier ces systèmes.

1. Caractéristiques physiques

1.1. Quelques méthodes d'échantillonnage

De nombreux instruments sont à l'origine des données océanographiques et climatiques qui caractérisent l'Atlantique Nord et l'EGSL. Dans ces zones, plusieurs bouées océanographiques et climatiques (bouée Viking), regroupant une multitude d'instruments de mesure, enregistrent les variations environnementales et climatiques à un point donné (Figure 1.6). Les instruments embarqués sur ces bouées peuvent se catégoriser en trois paramètres principaux, à savoir, les paramètres optiques, météorologiques et océanographiques. Les données physiques (météorologiques et océanographiques) regroupent la température de l'eau et de l'air, la salinité, la densité, la pression

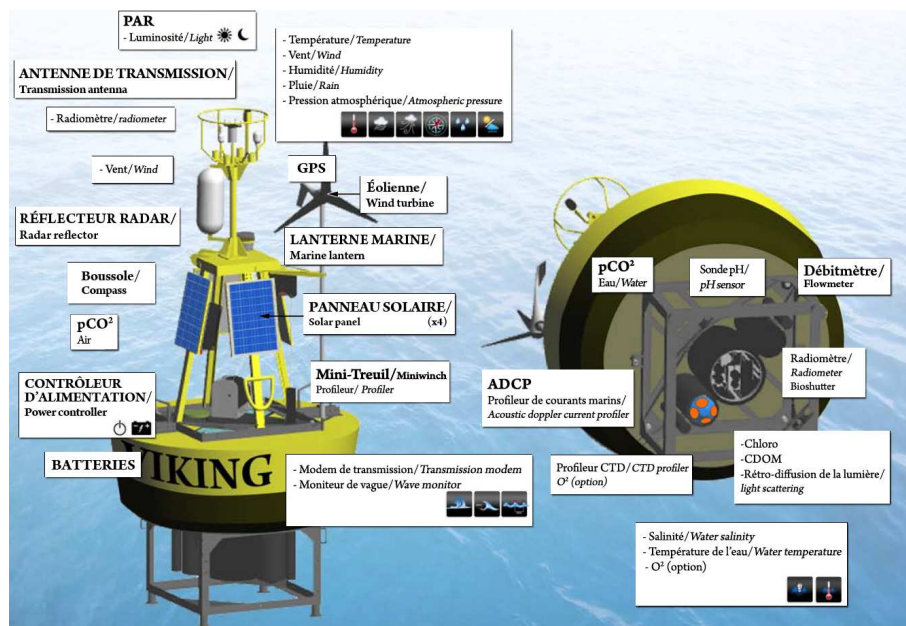


FIGURE 1.6 – Bouée océanographique Viking utilisée par le PMZA et déployée dans l'EGSL et l'Atlantique Nord-Ouest pour enregistrer à un point fixe les paramètres environnementaux et climatiques grâce à différents outils de mesure embarqués (source : http://www.multi-electronique.com/files/viking_instrument.pdf)

atmosphérique, la conductivité de l'eau, la direction et vitesse du vent ou encore l'intensité des courants marins. Les informations sont ensuite transmises *via* satellite et/ou modem cellulaire à la station terrestre où ils sont traités.

Dans l'optique d'étendre la résolution spatiale des données physiques de l'EGSL et de l'Atlantique Nord-Ouest, des campagnes océanographiques peuvent être planifiées pour récolter le même type de données que les bouées mais sur une étendue plus large.

1.2 Atlantique Nord-Ouest et EGSL

La circulation de la couche supérieure (i.e., les 1000 premiers mètres) de l'Océan Atlantique Nord est principalement caractérisée par deux grands gyres et des courants de bord. L'Atlantique Nord-Ouest est une zone de confluence entre les eaux chaudes du Gulf-Stream venant de l'équateur et se dirigeant vers l'Arctique, et les eaux froides du courant du Labrador se déplaçant du pôle vers l'équateur formant le courant Nord-Atlantique (Figure 1.7) (Krauss, 1986; Rossby, 1996). Ce courant délimite le gyre subtropical anticyclonique du gyre subpolaire cyclonique en prenant un virage abrupte vers l'est à environ 52° N de latitude (Iselin, 1936; Stommel, 1960). A mesure qu'il traverse l'Atlantique Nord, il se divise en plusieurs courants d'intensité plus faible (Sy *et al.*, 1992). L'un d'entre eux ali-

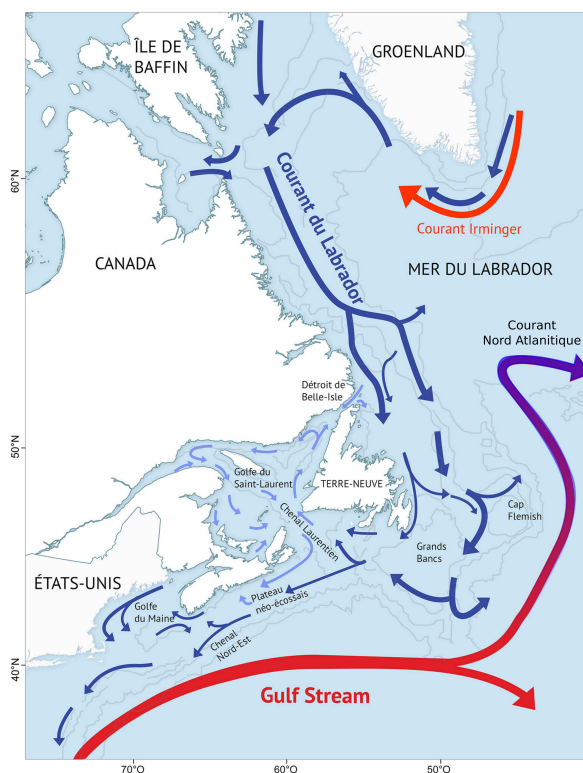


FIGURE 1.7 – Carte bathymétrique de l'estuaire, du golfe du Saint-Laurent et de la partie Nord-Ouest de l'Océan Atlantique montrant les principaux courants de surfaces (source : Bernier *et al.* 2018)

mente la mer d'Irmingier devenant le courant d'Irmingier pour s'ajouter au courant Est Groenlandais. Après avoir contourné le cap Farvel, les eaux sont entraînées dans le courant Ouest Groenlandais jusqu'à la mer du Labrador. Le courant se divise en deux branches dont l'une traverse la mer du Labrador pour rejoindre le côte Est du Labrador et former le courant du Labrador (Smith *et al.*, 1937). Ce courant circule depuis le détroit d'Hudson jusqu'à la pointe de Terre-Neuve. Il

emporte les eaux froides et peu salées en provenance de la Baie de Baffin ainsi que les eaux plus chaudes et plus salées du courant Ouest Groenlandais (Lazier, 1973). Tandis qu'une branche continue son chemin vers le sud au-delà de Terre-Neuve, une autre rejoint le Gulf-Stream et complète le gyre subpolaire. Dans la mer du Labrador, une cellule de convection profonde (i.e., plus de 2000 m) est créée en hiver par la densification des eaux de surface qui sombrent jusqu'à des profondeurs océaniques intermédiaires (i.e., ca. 2400 m) alimentant ainsi une branche profonde de la MOC. De plus, les eaux de la mer du Labrador participent, entre autres, à la circulation des eaux de l'EGSL.

L'Atlantique Nord-Ouest alimente ainsi les eaux profondes de l'EGSL par l'intrusion des eaux de la mer du Labrador par le détroit de Belle-Isle au nord-est et les eaux centrales de l'Atlantique Nord par le détroit de Cabot au sud-est. L'EGSL a été façonné par les derniers événements glaciaires de l'Holocène et construit autour de la grande vallée appelée le chenal Laurentien. Ce chenal permet le transport profond des eaux de l'Atlantique Nord de la marge continentale jusqu'à la remontée abrupte de la topographie, près de Tadoussac à plus de 1500 km (D'Anglejan, 1990). La topographie moyenne de ce système varie suivant ces sous-parties. La profondeur moyenne s'étant de 2 à 20 m dans sa partie fluviale à environ 500 m dans le golfe en passant par plus de 300 m dans l'estuaire. Quant à la distance entre ses rives, elle varie entre 1 à 5 km dans le fleuve, de 20 à 50 km dans l'estuaire et à plus de 300 km dans le golfe (Centre Saint-Laurent, 1996). L'EGSL forment un écosystème complexe dont les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques sont fortement dynamiques. En effet, l'EGSL démontrent une structuration verticale des couches d'eau et une courantologie spécifiques et complexes. L'EGSL, comme l'Atlantique Nord ou tout autre océan, sont marqués par une **stratification** de leur colonne d'eau. Le cycle saisonnier des conditions atmosphériques influence la répartition des eaux en divisant l'EGSL en plusieurs couches. En résumé, les eaux de l'EGSL sont divisées en 2 couches en hiver, la couche de surface hivernale et la couche profonde et en 3 en été avec la couche de surface estivale, la couche intermédiaire froide (CIF) et la couche profonde. Ses couches sont caractérisées par des températures et des salinités propres suivant des profondeurs spécifiques (Figure 1.8) (Bourgault *et al.*, 2018).

Stratification

La stratification dépend de la masse volumique de l'eau de mer, i.e. sa densité, qui est déterminée par la température (T), la salinité (S) et la pression et qui varie en fonction de la profondeur. Les couches les moins denses sont généralement positionnées au-dessus des couches les plus denses qui tapissent le fond marin. La stratification de la colonne d'eau limite les échanges entre les couches (Miller & Wheeler, 2012).

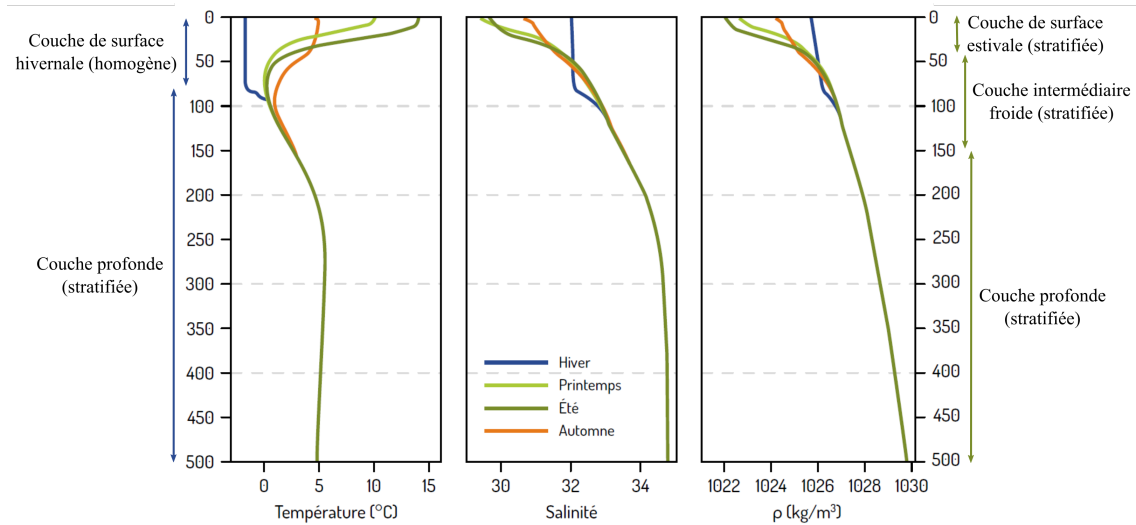


FIGURE 1.8 – Évolution saisonnière des profils moyens de la température, la salinité et la masse volumique sur l'ensemble de l'EGSL (adapté de Galbraith *et al.* 2015).

L'hydrographie de l'EGSL est aussi caractérisée par des courants dus à différents facteurs. Les courants de surface sont générés par les vents et les apports d'eau douce plus ou moins importants selon la saison. La marée, quant à elle, génère des courants affectant toute la colonne. Étant donné l'immensité de l'EGSL, la force de Coriolis² affecte aussi les courants sans pour autant en générer. Dans l'hémisphère Nord, les courants sont ainsi déviés vers la droite. De manière simplifiée, la circulation horizontale moyenne de l'EGSL le long du chenal Laurentien de la surface au fond, se décompose en un déplacement rapide (30 km/j) des couches de surface hivernales et estivales de l'amont vers l'aval et d'un écoulement inverse de la CIF (10 km/j) et de la couche profonde (1 km/j) (Bourgault *et al.*, 2018). Cet écoulement est appelé la "pompe estuarienne". En dessous de 40 m, un effet de succion se produit emmenant les eaux de la CIF et de la couche profonde vers l'amont (Figure 1.9). Cependant, cette circulation n'est qu'une modélisation moyenne sur un transect précis. Il existe une grande variabilité spatiale et temporelle (Bourgault *et al.*, 2018). Par exemple, dans toutes les entrées du golfe, l'écoulement se fait dans les deux sens. En effet, au détroit de Cabot et en dépit de ce que démontre la carte de la figure 1.9, les courants sortent seulement du côté sud-ouest et rentrent uniquement du côté nord-est (El-Sabh, 1976). De plus, des tourbillons viennent s'ajouter à la circulation des eaux de l'EGSL, illustrant la difficulté de représenter les courants complexes et tridimensionnels.

La circulation de surface dans l'EGSL est constituée principalement du courant de Gaspé qui

2. La force de Coriolis est une force inertielle qui apparaît dans un référentiel en rotation par rapport à un référentiel au repos. La force de Coriolis a pour effet de dévier un corps en mouvement vers la droite (lorsqu'on regarde vers l'avant du déplacement) dans l'hémisphère Nord et vers la gauche dans le Sud. Cette force permet de mettre en évidence la rotation de la Terre par la démonstration du mouvement du pendule de Foucault

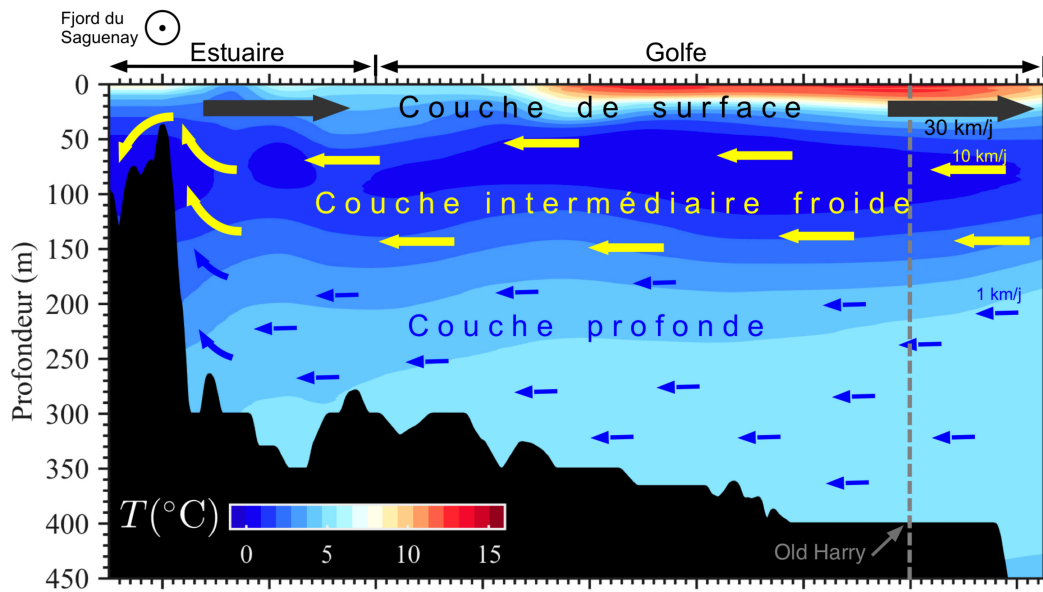


FIGURE 1.9 – Transect suivant le chenal Laurentien de l’estuaire au détroit de Cabot illustrant la variation de la température et la structure de la circulation annuelle moyenne (Archambault *et al.*, 2017)

longe la péninsule Gaspésienne de l’estuaire vers le golfe, du courant du Cap Breton qui entraîne les eaux de surface du golfe vers l’Atlantique Nord en sortant du côté sud-ouest du détroit de Cabot ainsi que de trois tourbillons dans le chenal Laurentien, à l’ouest et au sud-est de l’île d’Anticosti et au milieu du détroit de Cabot (El-Sabh, 1976). La vitesse et le sens des courants traduisant la circulation générale dans l’EGSL sont variables. De plus, les modélisations obtenues pour décrire les courants ne sont qu’une moyenne sur une certaine épaisseur de la colonne d’eau. La circulation modélisée par Galbraith *et al.* (2015) démontre d’une variation spatiale et temporelle (Figure 1.10), variant en fonction des saisons, voire des mois (El-Sabh, 1976).

En plus des fortes marées, du vent et des apports d’eau douce qui meuvent ses eaux ainsi que de sa bathymétrie complexe, l’EGSL sont marqués par une couverture de glace saisonnière mobile et fragmentée. La présence de glace lorsque l’hiver approche participe à la formation de la couche de surface hivernale et limite aussi les activités biologiques (DFO, 2005). En moyenne, la glace se forme en premier dans l’estuaire du Saint-Laurent vers la fin décembre jusqu’à atteindre le centre du golfe fin janvier. Ce n’est que 2 à 3 mois plus tard que l’EGSL se retrouvent libre de glace. Dans l’estuaire, la durée moyenne de la couverture de glace est de 93 jours (i.e. jusqu’à fin Mars) (Galbraith *et al.*, 2019).

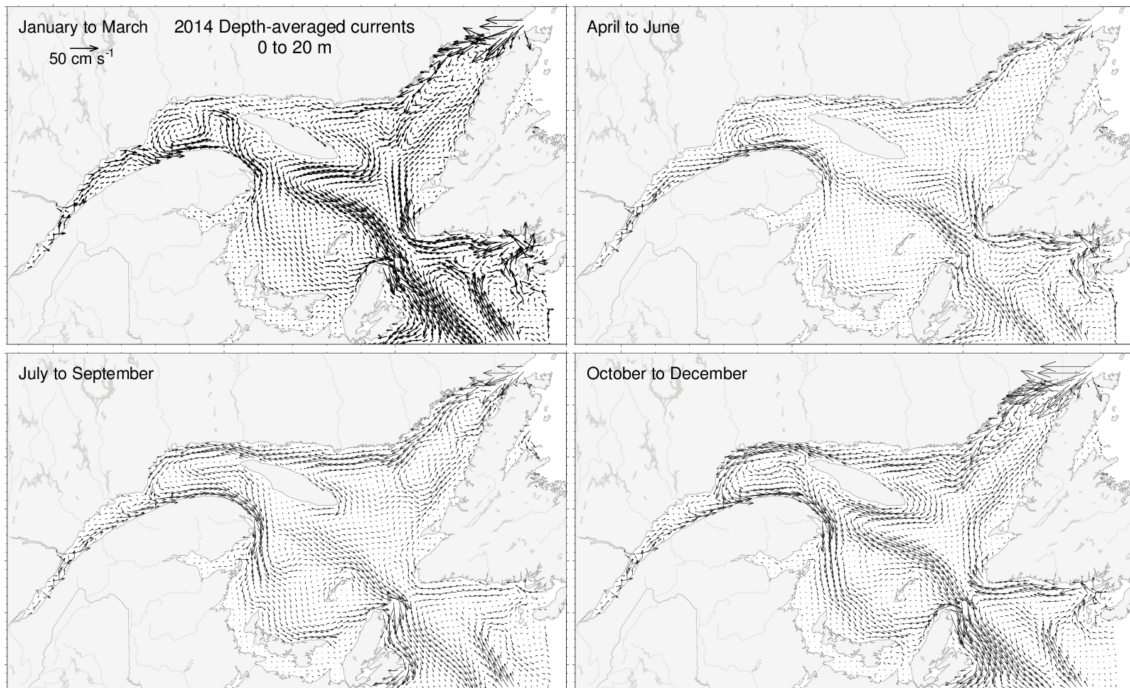


FIGURE 1.10 – Circulation saisonnière moyennée entre la surface et 20 m de profondeur (Galbraith *et al.*, 2015).

1.3. L'estuaire du Saint-Laurent

L'estuaire du Saint-Laurent (nommé ESL, par la suite) fait partie des estuaires les plus larges du monde (i.e. environ 50 km) et est le plus énergétique estuaire de l'Amérique du Nord (El-Sabh & Silverberg, 2012b). Il couvre une superficie de 10 800 km² et débute à la fin des systèmes de drainage des Grands Lacs et du fleuve, près de l'Île d'Orléans où l'eau douce commence à se mélanger à l'eau salée (Figure 1.4). Cette estuaire s'étend ensuite jusqu'à Pointe-des-Monts, 400 km plus loin où il s'ouvre sur le golfe du Saint-Laurent (Kjerfve, 2018). Du fait de sa bathymétrie, l'ESL est divisé en deux sous-estuaires, le haut estuaire (i.e. vers l'Île d'Orléans), appelé également "estuaire fluvial" et le bas estuaire (i.e. vers Pointe-des-Monts) aussi appelé "estuaire maritime". Ils sont tous deux séparés par la remontée brutale du fond de plus de 350 m à ca. 35 m près de Tadoussac, à la sortie du Fjord-du-Saguenay (Gratton *et al.*, 1988). L'estuaire fluvial est caractérisé par une largeur allant de 2 km près de l'Île d'Orléans à plus de 24 km à sa terminaison. La topographie de ses fonds est irrégulière car entrecoupée de chenaux, de crêtes et d'îles mais varie de 10 m à 120 m de profondeur. L'estuaire maritime est caractérisé, quant à lui, par une profondeur beaucoup plus importante avoisinant les 350 m avec une largeur moyenne de 50 km (El-Sabh & Silverberg, 2012a; Kjerfve, 2018).

La circulation des masses d'eau dans l'ESL est considérablement influencée par les fortes marées, les apports d'eau douce provenant de la combinaison du fleuve et des rivières ainsi que sa bathymétrie rendant complexe cette circulation (El-Sabh, 1976, 1979; Saucier & Chassé, 2000; Simons *et al.*, 2010). Les marées dans l'ESL sont une importante source d'énergie car leur marnage peut atteindre les 10 m avec des masses d'eaux pouvant se déplacer à plus de $3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Mertz & Gratton, 1990). L'estuaire fluvial, connecté au fleuve, ainsi que le fjord-du-Saguenay contribuent à l'apport d'eau douce en amont de l'estuaire maritime. De l'eau douce est également injectée en aval par les rivières bordant la Côte Nord. Étant donné l'extrême largeur de l'estuaire maritime, le trajet des courants est influencé par la rotation de la Terre. Par conséquent, les apports d'eau douce du fleuve et du fjord sont déviés vers la rive sud de l'estuaire par la force de Coriolis et vont former, par la suite, le courant de Gaspé. Ce puissant courant côtier entraîne rapidement ces eaux vers le plateau des Iles-de-la-Madeleine au sud du golfe. Pour compenser ce mouvement d'eau, les eaux salées de surface en provenance du golfe entrent dans l'estuaire maritime en longeant la rive nord en s'écoulant plus lentement vers l'embouchure du Fjord-du-Saguenay (Therriault & Lacroix, 1976; Forrester, 1974; Savenkoff *et al.*, 1997). Une frontière, parallèle à la côte, sépare ainsi les deux masses d'eaux.

Le débit du fleuve et des rivières adjacentes peut influencer la circulation par leur différence d'intensité. Saucier *et al.* (2009) ont démontré qu'une "*diminution éventuelle de l'apport en eau douce du fleuve Saint-Laurent [...] pourrait diminuer l'intensité de la circulation estuarienne au printemps et à l'été*". De plus, la représentation de la circulation moyenne de surface de l'ESL varie saisonnièrement mais également mensuellement. Comme le montre la figure 1.11, la direction globale des courants diffère suivant l'échelle temporelle étudiée. La circulation peut ainsi être différente selon si les données sont moyennées sur un seul mois (ici le mois de juin) ou sur l'ensemble de la saison estivale (juin-juillet-août). De plus, la frontière entre les deux masses d'eau de l'estuaire maritime peut devenir instable suite à un changement dans la dynamique des courants pouvant perturber temporairement l'écoulement normal des eaux par la formation d'un courant transverse générant une onde ou un tourbillon (Savenkoff *et al.*, 1997; El-Sabh, 1977; Mertz & Gratton, 1990). Ce courant peut dévier les masses d'eau de la rive sud vers la rive nord provoquant temporairement une sortie des eaux vers le golfe par la rive nord. Il est donc important de prendre en compte ces paramètres dans l'interprétation des mécanismes physiques et de leurs répercussions sur la biologie des organismes.

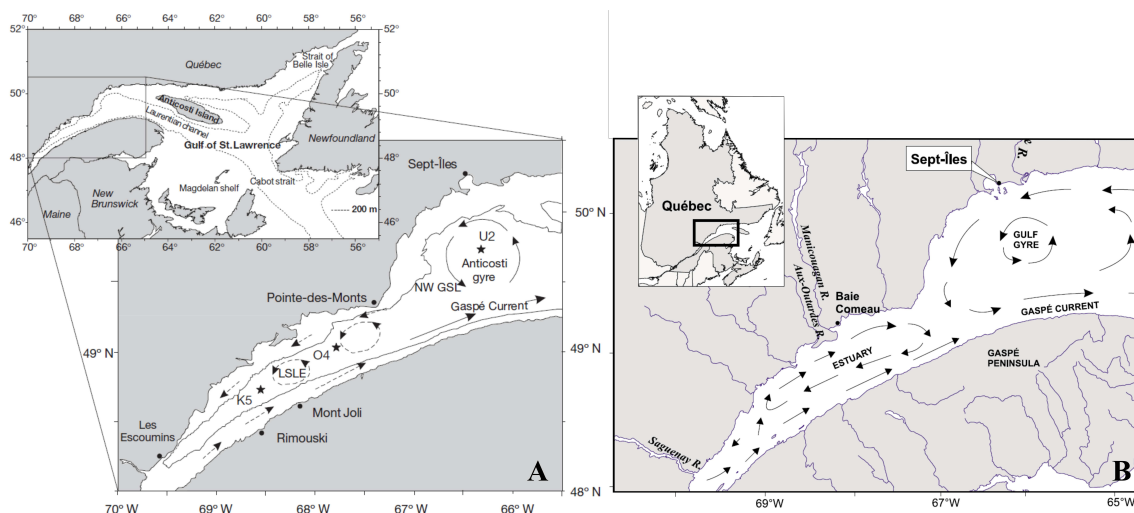


FIGURE 1.11 – Circulation saisonnière moyenne dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. A) Circulation moyennée pour le mois de Juin issue de Descroix *et al.* (2005) (voir aussi Plourde *et al.* 2001; Runge & Simard 1990) B) Circulation moyennée sur l'ensemble de la saison estivale issue de Weise *et al.* (2002) (voir aussi Plourde *et al.* 2002, 2003)

2. Caractéristiques chimiques et biologiques

2.1. Notions sur le phytoplancton

La productivité d'un écosystème est importante puisqu'elle rend compte de la production primaire qui supporte la chaîne alimentaire. Cette production primaire aquatique est principalement engendrée par le **phytoplancton**. Ces algues microscopiques photosynthétiques représentent la partie "végétale" des communautés planctoniques. Ces organismes dérivant se retrouvent dans la zone pélagique des océans, mers et eaux douces de la planète. Le phytoplancton, ne représentant que seulement 0.2% de la biomasse photosynthétique de la planète, est néanmoins la principale source d'oxygène marin et assure près de 50% de la production primaire nette globale (Field, 1998). Son implication, essentielle dans les fondements de la chaîne trophique et dans la régulation du climat en limitant l'accroissement du CO₂ atmosphérique à travers le cycle biogéochimique du carbone, fait du phytoplancton un ensemble d'organismes clé.

Phytoplancton

Les micro-organismes phytoplanctoniques sont généralement des microalgues unicellulaires et sont extrêmement divers, allant de la cyanobactérie en passant par les diatomées, dinoflagellés ou encore les coccolithophoridés :



FIGURE 1.12 – Exemple de diversité du phytoplancton (modifié de Sally Bensusen, NASA EOS Project Science Office).

Les diatomées assurent l'essentiel de la production primaire marine mondiale à l'échelle d'environ 44% (Nelson *et al.*, 1995).

Ces algues microscopiques ont besoin de suffisamment de lumière et de nutriments (i.e. nitrates, phosphates et silicates principalement) pour se développer et ainsi réaliser la photosynthèse. Une diminution trop importante d'un des deux facteurs provoque un ralentissement voire une inhibition de leur croissance. Par conséquent, la croissance du phytoplancton est régie par le taux d'échange entre les eaux profondes riches en nutriments mais trop obscures pour permettre la photosynthèse et les eaux de surface bien illuminées mais pauvres en nutriments (Terry & Caperon, 1982; Sigman & Hain, 2012). Ce brassage vertical est donc important dans l'apport de nutriments vers la couche de surface (Gran & Braarud, 1935). Lorsque les conditions environnementales sont réunies, une efflorescence (i.e., explosion démographique) du phytoplancton peut apparaître pouvant durer des semaines malgré une durée de vie individuelle excédant rarement plusieurs jours (Sverdrup, 1953). Ces efflorescences varient quantitativement en fonction de l'espace et du temps (consommation de nutriments) ainsi que qualitativement en fonction de la profondeur et du temps (Litchman & Klausmeier, 2008). Certaines zones sont plus propices à la prolifération du phytoplancton comme les zones côtières (zones d'upwelling) et le long de l'équateur au contraire des gyres océaniques limités en nutriments (Racault *et al.*, 2012).

2.2. Quelques méthodes d'échantillonnage

Pour mesurer la concentration en phytoplancton, en matière dissoute et en matière en suspension, différentes méthodes et outils *in situ* existent comme la filtration d'eau récupérée par filets ou bouteilles Niskin ou l'utilisation d'un disque de Secchi pour mesurer la transparence de l'eau ou encore d'une sonde CTD pour analyser la fluorescence. Cependant et malgré la mise en place de différents programmes d'enregistrement comme le *Continuous Plankton Recorder* (CPR), ces outils ne permettent qu'une connaissance sur des variations temporelles (si les mesures sont répétées) et spatiales (si les mesures sont effectuées à différents sites) restreintes. Depuis environ cinq décennies, le développement de capteurs de télédétection satellitaires étudiant les divers paramètres qui affectent la couleur de l'eau a permis d'enrichir les connaissances sur l'environnement marin à différentes échelles, de régionale à globale.

La **télédétection** mise en place pour quantifier la couleur des océans permet de mesurer la concentration en phytoplancton par l'analyse de la réflectance (i.e., la proportion de lumière réfléchi par une surface) due à la superposition des spectres d'absorption des différents pigments contenus dans le phytoplancton, comme la chlorophylle *a* (Chl *a*) présente dans tout organisme photosynthétique (Werdell & McClain, 2019). Sommairement, la chlorophylle *a* absorbe les rayonnements solaires dans le bleu et le rouge ce qui change la lumière réfléchi du bleu au vert lorsque la quantité de chlorophylle dans la zone euphotique augmente. Le capteur satellitaire analyse cette lumière réfléchi et, grâce à des modèles améliorés par l'apport de données *in situ*, évalue la concentration en chlorophylle *a* (Figure 1.13). La quantification du phytoplancton peut aussi être évaluée puisque différentes espèces possèdent différents pigments en quantité variable et peuvent ainsi être identifiées par leur lumière réfléchi.

Télédétection de la couleur de l'océan

La télédétection de la "couleur de l'océan" fait référence à la détection à distance de manière passive de la composition spectrale de la lumière visible ($400 \text{ nm} < \lambda < 700 \text{ nm}$) et du proche infrarouge ($700 \text{ nm} < \lambda < 1 \text{ }\mu\text{m}$) qui émane de l'océan. La couleur de l'océan dépend du rayonnement solaire, des conditions atmosphériques, de l'absorption et des propriétés de diffusion de l'eau et des substances qui sont dissoutes et en suspension dans la colonne d'eau, par exemple le phytoplancton et les sédiments en suspension (Mobley, 1994).

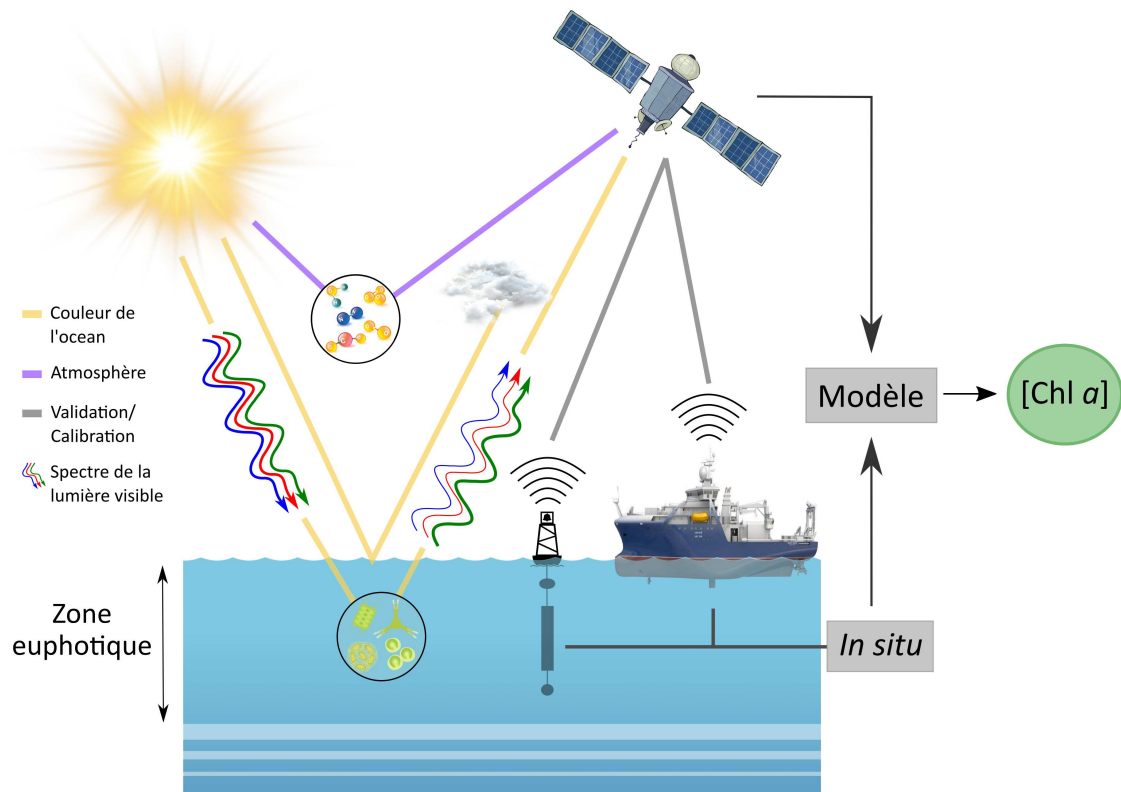


FIGURE 1.13 – Schématisation du processus d'analyse de la couleur de l'océan par télédétection satellitaire. Les capteurs d'analyse de la couleur de l'eau peuvent traiter des données atmosphériques et océaniques.

Depuis le déploiement du premier capteur en 1978, le *Coastal Zone Color Scanner* (CZCS, US, 1978-1986), et grâce à son succès, d'autres capteurs plus performants ont été développés comme le *Ocean Color and Temperature Sensor* envoyé en 1996 pour 1 an (OCTS, Japon, 1996-1997) puis le *Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor* jusqu'en 2010 (SeaWiFS, US, 1997-2010) ou encore le *Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer* en fonction depuis 2000 (MODIS, US, 2000-). Le PMZA a estimé la biomasse phytoplanctonique de surface à l'aide de la combinaison des capteurs SeaWiFS, MODIS et VIIRS (Visible Infrared Imaging Radiometer Suite, déployé en octobre 2011), pour obtenir des données caractérisant l'EGSL de 1998 à nos jours (Blais *et al.*, 2019). De plus, les bouées océanographiques (voir section 1.1) sont aussi équipées de radiomètres permettant de mesurer la réflectance de la mer.

2.3. L'estuaire et le golfe du Saint-Laurent

Situés à la limite sud de la frontière subarctique, l'EGSL représentent un écosystème unique, parmi les plus productifs au monde (DFO, 2005). Le taux de nutriments dans ses couches profondes

est considérablement plus élevé qu'aux mêmes profondeurs dans l'Atlantique Nord. Cette différence est en partie liée aux processus physiques de circulation à l'intérieur du golfe couplés aux processus de régénération (Coote & Yeats, 1979; Strain, 1988; Yeats, 1988). L'EGSL sont ainsi caractérisés par un gradient de concentration en nutriments vertical et horizontal dû à la stratification des eaux : le taux de nutriments décroît du fond jusqu'à la surface (Coote & Yeats, 1979). De plus, du détroit de Cabot (sud-est du golfe) à l'estuaire, la concentration est croissante (Starr *et al.*, 2002; Brickman & Petrie, 2003). Les mécanismes apportant les nutriments vers la couche de surface diffèrent spatialement et temporellement. En effet, dans le golfe, le mécanisme le plus important est la convection hivernale (Plourde & Therriault, 2004). Elle permet un brassage vertical des masses d'eau résultant, entre autres, d'une augmentation de la densité de la couche de surface estivale (i.e. refroidissement et diminution des apports d'eau douce) (Galbraith, 2006). D'autres mécanismes viennent s'ajouter de manière plus locale comme les remontées d'eau côtières (*upwellings*) induites par les vents, les tourbillons ou encore l'apport d'eau provenant du plateau du Labrador, riche en nutriments et s'écoulant par le détroit de Belle-Isle (voir Koutitonsky & Bugden 1991; Therriault *et al.* 2002; Gilbert *et al.* 2007). Dans l'estuaire maritime, l'apport de nutriments dans la couche de surface est principalement induit par les marées mélangeant l'eau salée provenant du golfe et l'eau douce apportée par l'ensemble des cours d'eau et initiant les remontées d'eau riche en nutriments à l'entrée du chenal Laurentien (i.e. au commencement de l'estuaire maritime), autrement appelé "pompe à nutriments" (Greisman & Ingram, 1977; Koutitonsky & Bugden, 1991; Saucier & Chassé, 2000). Le courant de Gaspé participe également à l'approvisionnement en nutriments dans l'estuaire maritime jusqu'aux Iles-de-la-Madeleine (Sevigny *et al.*, 1979). L'ensemble de ces mécanismes traduisent d'un régime hydrographique complexe évoluant en fonction des périodes et des zones étudiées. D'après Savenkoff *et al.* (2001), l'EGSL peuvent être divisés en sous-régions caractérisées par des régimes hydrographiques spécifiques affectant le transport de nutriments et par conséquent la production primaire.

La communauté phytoplanctonique caractérisant l'EGSL est principalement dominée par de petits organismes hétérotrophes (e.g. dinoflagellés et ciliés) ($< 5 \mu\text{m}$) tout au long de l'année et est fortement dominée par de larges cellules phytoplanctoniques autotrophes (e.g., diatomées) en hiver et au printemps (Roy *et al.*, 1996; Tremblay *et al.*, 1997; Bérard-Therriault *et al.*, 1999; Doyon *et al.*, 2000). La phénologie des efflorescences phytoplanctoniques dans l'EGSL, principalement dans le golfe, est étroitement liée à la fonte des glaces, en plus de la concentration en nutriments et de la quantité de lumière. De manière générale, les efflorescences printanières se produisent entre avril et mai dans le golfe (Steven, 1974; Sevigny *et al.*, 1979; de Lafontaine *et al.*, 1991)

(Figure 1.14). Une seconde efflorescence, en automne, peut aussi se former, résultant de l'érosion de la stratification estivale par les puissants vents automnaux réapprovisionnant ainsi la couche de surface en nutriments (Fuentes-Yaco *et al.*, 1997b,a). La croissance phytoplanctonique est alors réamorcée jusqu'à ce que la lumière devienne le facteur limitant (i.e. début de l'hiver). Dans la partie estuarienne, l'efflorescence printanière est plus tardivement (juin à juillet) (Sinclair, 1978; Levasseur *et al.*, 1984; Therriault, 1985). Ce phénomène est la conséquence d'une limitation en lumière due à la turbidité des eaux de l'estuaire ainsi que de l'intensité des écoulements d'eau douce provenant, entre autres, du fleuve Saint-Laurent et du fjord-du-Saguenay (Therriault, 1985; Zakardjian *et al.*, 2000). Cependant, il est à noter que de 1994 à 2001 ainsi qu'en 2000, 2010 et entre 2016 et 2018, la prolifération printanière du phytoplancton dans l'estuaire maritime était plus précoce qu'attendue (Starr *et al.*, 2002; Blais *et al.*, 2019). En revanche et contrairement aux proliférations relativement courtes du golfe, celles de l'estuaire peuvent durer jusqu'à septembre grâce à l'apport constant de nutriments *via* la "pompe à nutriments" (Levasseur *et al.*, 1984; Therriault, 1985; Plourde *et al.*, 2001). Cette caractéristique fait de l'estuaire maritime la zone la plus productive de l'EGSL.

2.4. L'Atlantique Nord-Ouest

Les cycles biologiques et chimiques caractérisant les eaux de l'Atlantique Nord-Ouest sont largement liés et influencés par la circulation à grande échelle des principales masses d'eau ainsi que les grands modes de variation du climat (i.e., NAO, AMO, AO) (Henson *et al.*, 2009; Drinkwater *et al.*, 2013; Harrison *et al.*, 2013b). Par exemple, la production primaire sur le plateau continental de Terre-Neuve y est plus élevée lorsque la NAO est négative (Drinkwater *et al.*, 2003; Harrison *et al.*, 2013b). Cette production est principalement limitée par la lumière mais la disponibilité en nutriments dans les eaux subarctiques jouent également un rôle important dans la dynamique de croissance du phytoplancton. Comme dans l'EGSL, l'efflorescence printanière est dominée par les diatomées (i.e., larges phytoplanctons). Lorsque les silicates sont épuisés et limitent la croissance des diatomées, les dinoflagellés et ciliés dominent (McQuatters-Gollop *et al.*, 2007).

Dans l'Océan Atlantique Nord, le moment de l'apparition des efflorescences printanières a une variation temporelle différente suivant la latitude et peut varier d'une année à l'autre. L'efflorescence à 60° N près du plateau du Labrador se déclenche 10 semaines après celle proche du plateau de Terre-Neuve à 50° N (Fuentes-Yaco *et al.*, 2007). Henson *et al.* (2009) ont démontré qu'une année à l'autre, un décalage d'un mois maximum dans le gyre subpolaire et de 2 à 3 mois dans la

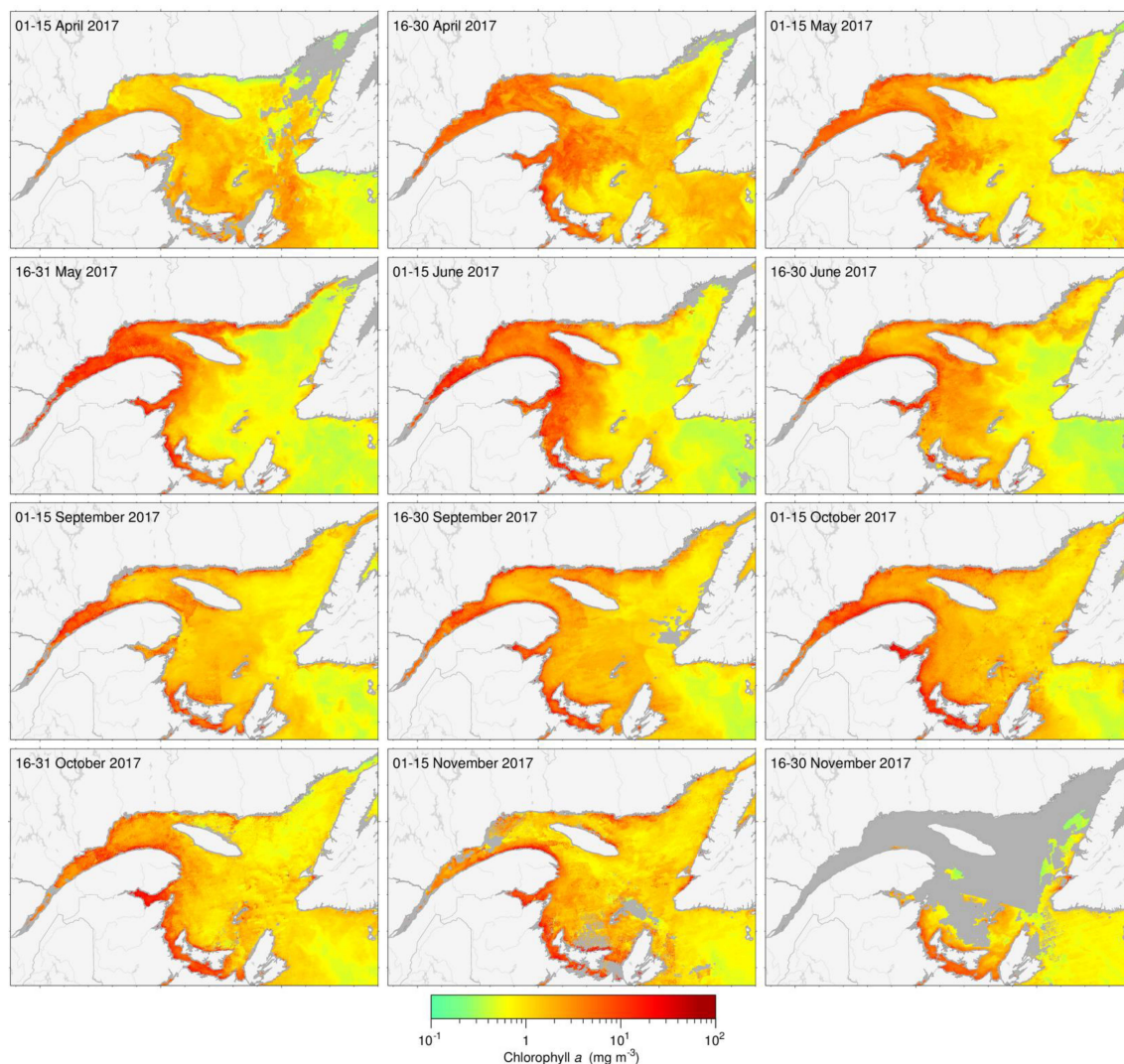


FIGURE 1.14 – Images composites de la chlorophylle *a* en surface prises bimensuellement par le capteur satellitaire VIIRS (Visible Infrared Imaging Radiometer Suite) indiquant les différentes zones de productivité entre avril et novembre 2017 dans l'EGSL. Les zones grises informent sur le manque de données (source Blais *et al.* 2019)

zone de transition entre les gyres peut avoir lieu. Cependant, l'Atlantique Nord peut être séparé en biorégions caractérisées par une phénologie spécifique de leurs efflorescences (Figure 1.15) (Lacour *et al.*, 2015). De manière générale, les efflorescences printanières débutent fin mars-début avril au niveau des plateaux du nord-est des États-Unis et de la Nouvelle-Écosse et remontent vers le nord pour débiter en juin dans le centre de la mer du Labrador tandis que dans le Nord de la mer du Labrador, les efflorescences commencent en avril-mai.

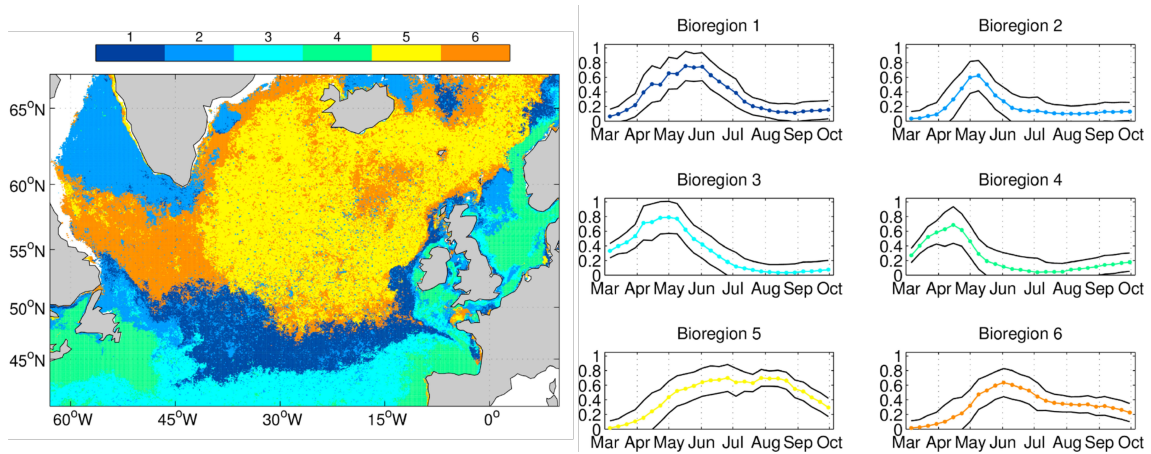


FIGURE 1.15 – a) Distribution spatiale des 6 différentes biorégions caractérisant l’Atlantique Nord calculé à partir du partitionnement en k-moyennes et b) la moyennes normalisée des cycles annuels de la concentration en Chl *a* pour chaque biorégions (voir Lacour *et al.* 2015 pour plus de détails)

3. Conséquences des activités anthropiques

Les activités anthropiques ainsi que le réchauffement climatique issu de ces activités affectent la physique, la chimie et la biologie de l’Océan Nord-Atlantique, de l’EGSL et de l’Océan en général. De nombreux effets sur le milieu aquatique sont engendrés et certains d’entre eux sont mal-connus ou encore inconnus. Dans cette section, l’accent sera mis sur quelques stressseurs environnementaux liés aux activités humaines se produisant dans l’Atlantique Nord et l’EGSL qui altèrent la chimie de l’eau, à savoir, l’acidification des océans, l’hypoxie et l’eutrophisation et un paragraphe sera alloué à un ensemble plus large de stressseurs.

3.1. Acidification

Dans l’Atlantique Nord-Ouest, la mer du Labrador joue un rôle prépondérant dans le système climatique mondial grâce à sa zone de convection profonde qui alimente la circulation méridienne de retournement (voir section 1.1) et séquestre, entre autres, le carbone anthropique dans les profondeurs des océans. Cependant, sous l’effet des activités humaines, le réchauffement et la dessalure des eaux de surfaces entraînant une stratification de la couche supérieure de l’océan (<1000 m) pourraient réduire cette séquestration par la diminution des profondeurs de convection (voir Greenan *et al.* 2019). L’acidification des océans est étroitement liée à cette absorption et séquestration du CO₂. Le CO₂ atmosphérique est absorbé et dissous dans les eaux océaniques et génère des

protons H^+ qui, en trop grande quantité, diminuent le pH^3 du milieu. Dans la mer du Labrador, un échantillonnage annuel de 1996 à 2016 a démontré une diminution régulière du pH (acidification de 0,029/an) entre 150 et 500 m de profondeur (Colbourne *et al.*, 2017). Dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent, Mucci *et al.* (2011) ont démontré une diminution entre 0,2 et 0,3 unité de pH depuis 1930 à plus de 150 m de profondeur. Les eaux intermédiaires montrent également mais plus légèrement une acidification (diminution de 0,1 unité de pH). Ces eaux peuvent, par la suite, provoquer une acidification des eaux de surface de l'EGSL, tout comme celles de l'océan ouvert, par les processus de remontée d'eau et de mélanges verticaux.

Les zones côtières sont influencées en partie par les mêmes processus associés aux eaux de surface de l'océan ouvert. Cependant, d'autres facteurs régionaux viennent s'ajouter tels que les apports de nutriments, d'azote et d'eau douce par les rivières et les fontes des glaciers et des glaces marines (Doney *et al.*, 2007; Duarte *et al.*, 2013) rendant les eaux côtières vulnérables à l'acidification. L'apport de nutriments issu des activités humaines et industrielles dans les régions côtières contribue localement à leur acidification et désoxygénation par la production de CO_2 organique engendrée par la respiration bactérienne.

3.2. Hypoxie

L'oxygène (O_2) est une source nécessaire pour répondre aux besoins respiratoires de tout organisme et ainsi maintenir leur existence. L'oxygène provenant de l'atmosphère et résultant de la photosynthèse est dissous dans l'eau de surface et, dans des conditions normales, se mélange aux eaux du fond (voir Diaz 2001). Ce processus permet de ventiler la colonne d'eau. Cependant, à cause du réchauffement climatique issu des activités anthropiques, les eaux de surface se réchauffent et entraînent non seulement une stratification de la colonne d'eau mais aussi une diminution de la solubilité de l'oxygène gazeux. Les mélanges entre la couche de surface, déjà peu oxygénée, et le fond sont amoindris, provoquant une désoxygénation du fond. La désoxygénation du milieu peut se poursuivre et atteindre l'hypoxie lorsque le niveau d'oxygène baisse à moins de $2 \text{ mg } O_2.L^{-1}$ (Rabalais *et al.*, 1999; Turner *et al.*, 2005) voire même l'anoxie (i.e., milieu dépourvu d'oxygène).

Dans l'Atlantique Nord-Ouest, un déclin général de la concentration en oxygène dissous sous la couche de surface (entre 150 à 400 m de profondeur) est observé (Yashayaev *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2018). Dans l'EGSL, à mesure que les eaux profondes progressent du talus continental vers

3. Potentiel hydrogène, noté pH , mesure l'activité chimique des protons en solution. La solution peut être neutre ($pH = 7$), acide ($pH < 7$) ou basique ($pH > 7$)

la tête du chenal Laurentien (voir section 1.2), le niveau d'oxygène qu'elles contiennent s'affaiblit progressivement puisque consommé par les bactéries décomposant la matière organique qui sédimente. Au cours des dernières décennies, ce gradient s'est accentué et l'eau de fond d'une partie de l'estuaire maritime (> 300 m de profondeur) est en état de condition hypoxique persistante (Gilbert *et al.*, 2005; Thibodeau *et al.*, 2006; Genovesi *et al.*, 2011).

Le phénomène d'hypoxie est d'autant plus présent dans les estuaires et les régions côtières puisque les échanges entre les différentes couches de la colonne d'eau sont limités par la stratification (Diaz, 2001; Diaz & Rosenberg, 2011). L'oxygène des eaux profondes de l'estuaire maritime diminue depuis les années 1930 entraînant une hypoxie permanente depuis 1984 (Gilbert *et al.*, 2005). De plus, les eaux du plateau de l'Atlantique Nord-Ouest deviennent de moins en moins oxygénées (Claret *et al.*, 2018). Il a été démontré que 50 à 66% de la diminution en O₂ observée dans les eaux profondes de l'EGSL était liée à une augmentation récente de la proportion d'eau chaude pauvre en O₂ entrant dans le golfe et provenant du gyre subtropicale (Gilbert *et al.*, 2005). L'augmentation de près de 1,7 °C des eaux de fond de l'EGSL confirme cette configuration (Gilbert *et al.*, 2005; Genovesi *et al.*, 2011). De plus, Claret *et al.* (2018) attribuent la désoxygénation des régions côtières de l'Atlantique Nord-Ouest au recule du courant du Labrador diminuant l'apport d'eau froide et riche en oxygène. Le tiers restant serait associé à la production de carbones organiques accentuée par l'eutrophisation anthropique (Benoit *et al.*, 2006; Thibodeau *et al.*, 2006).

3.3. Eutrophisation côtière

L'eutrophisation des eaux côtières résulte d'un apport excessif de déchets organiques et de nutriments (Nixon, 1995). Elle a été identifiée comme la principale cause d'hypoxie dans l'environnement côtier et estuarien des océans (Cloern, 2001) et participe également à leur acidification (Das & Mangwani, 2015). Sommairement, un excès de nutriments amène à une augmentation de la production primaire qui provoque inévitablement un apport additionnel de matière organique dans le milieu. Une grande quantité de matière est ainsi exportée vers le fond par sédimentation. Cependant, à un moment donné, l'écosystème ne peut plus traiter la matière organique de manière équilibrée et le milieu peut devenir hypoxique lorsque celui-ci est stratifié (i.e., peu d'échange) (voir Diaz 2001). Les bactéries dégradant la matière organique deviennent plus nombreuses et appauvrissent le milieu en oxygène et l'enrichissent en CO₂ participant ainsi à la désoxygénation et l'acidification des zones eutrophiques. L'eutrophisation est accentuée par les activités anthropiques telles que l'industrie, l'agriculture et le développement urbain qui augmentent la quantité

de nutriments dans les zones côtières.

D'après le rapport sur le climat changeant du Canada (Greenan *et al.*, 2019), un accroissement de la concentration en nutriments a été observé depuis le début des années 1970 dans la plupart des zones de l'EGSL et particulièrement dans le Sud du golfe où l'agriculture y est développée (Bugden *et al.*, 2014). L'enrichissement en nutriments anthropiques dans l'EGSL est principalement engendré par le fleuve Saint-Laurent. Les nutriments anthropiques apportés par le fleuve proviennent du bassin versant qui récupère les ruissellements agricoles, les eaux usées industrielles et les rejets urbains (Hudon *et al.*, 2017) de plus de 6 million d'habitants (Thorp *et al.*, 2005). Ces apports ont également augmenté depuis quelques décennies (Clair *et al.*, 2013).

3.4. Autres facteurs de stress environnementaux

Les pressions humaines engendrent également d'autres facteurs de stress impactant les écosystèmes et la biodiversité de l'Atlantique Nord-Ouest et de l'EGSL. Par exemple, les changements globaux issus des activités anthropiques augmentent la hauteur des vagues (Wang *et al.*, 2012), l'intensité et la fréquence des vents et tempêtes (Guo *et al.*, 2015) et diminuent la couverture de glace (Plourde *et al.*, 2014; Ruest *et al.*, 2016) entraînant une érosion plus importante du littoral Canadien (Bernatchez *et al.*, 2008). D'après le modèle climatique utilisé par Long *et al.* (2016), l'EGSL seront libre de glace tout au long de l'année dans moins de 50 ans. De plus, les activités intensives des pêcheries dans les eaux Canadiennes ont provoqué un effondrement des stocks de poissons de fond au début des années 1990 (Myers *et al.*, 1996, 1997). Depuis, les activités de pêche se sont tournées vers des espèces sous-exploitées tels que le bivalve *Mactromeris polynyma*, le homard américain *Homarus americanus* ou encore les crabes des neiges *Chionoecetes spp.* qui sont dorénavant commercialisées mais sous réglementation pour établir une pêche durable (Lambert & Goudreau, 1997).

4. Recontextualisation

De nombreuses données sont disponibles sur les conditions chimiques, physiques et biologiques de l'Atlantique Nord-Ouest et l'EGSL. Cependant ces données sont quelque peu récentes, loin de la côte et pour certaines, sporadiques. Des changements sont observés mais ces observations sont limitées au début de l'ère instrumentale. De plus, peu d'études se sont focalisées sur les

variations environnementales des régions côtières de ces écosystèmes. Développer de nouveaux outils d'enregistrement pourrait augmenter l'échelle temporelle des connaissances et informer sur l'évolution des changements environnementaux avant les premières données instrumentales. Dans ce travail de thèse, il est question d'**utiliser de potentielles archives environnementales et d'évaluer leur capacité à enregistrer leur environnement ambiant dans l'optique d'explorer les paramètres environnementaux sur plusieurs décennies à siècles grâce à des outils d'analyse adaptés.**

SCLÉROCHRONOLOGIE ET SCLÉROCHIMIE DES BIVALVES

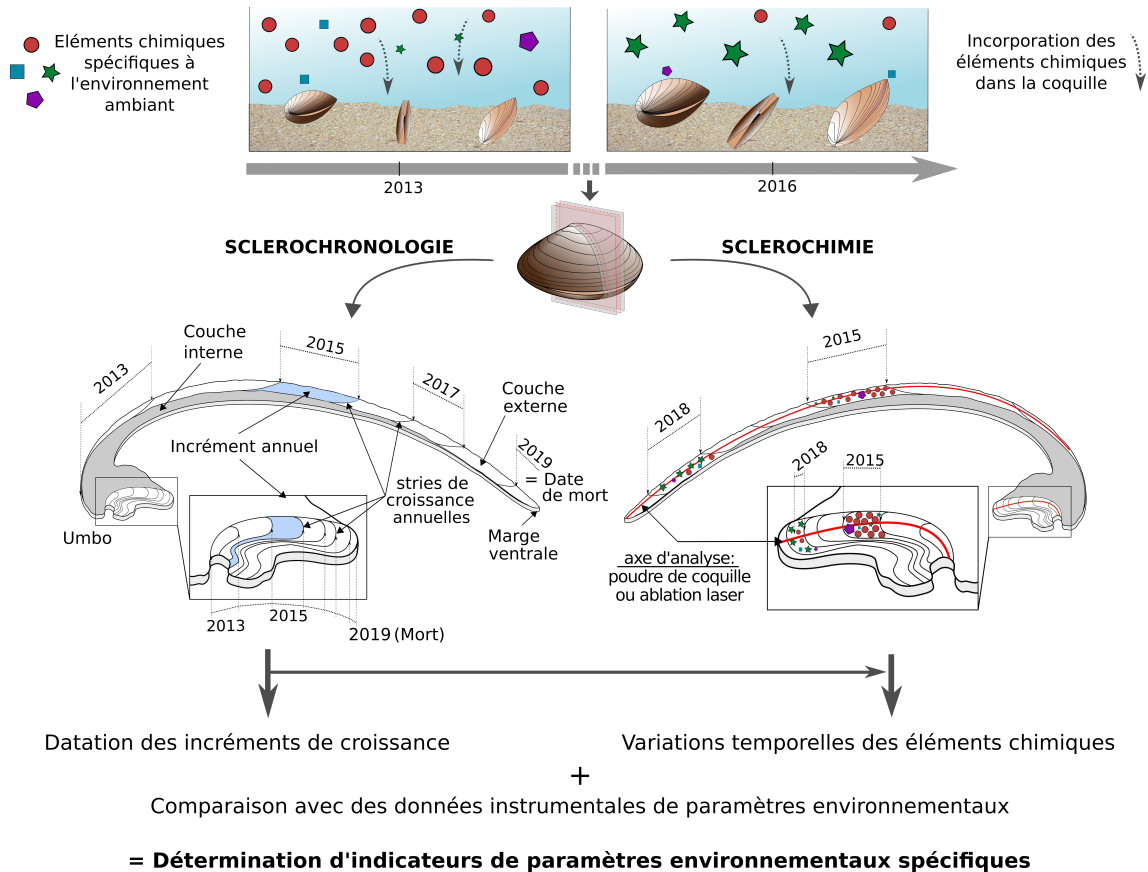
Points clés

Scérochronologie des bivalves : étude temporelle des stries de croissance.

Scérochimie des bivalves : étude temporelle de la composition géochimique coquillière.

Méthodes mettant en évidence des traceurs environnementaux

Résumé graphique



1. Définition et historique de la sclérochronologie

Du Grec *sklêros* "dur", *chronos* "temps" et *logos* "étude", la sclérochronologie est une discipline étudiant la périodicité des accrétions des parties calcifiées et des squelettes de divers organismes existants ou éteints (Panfili *et al.*, 2002; Helmle & Dodge, 2011). Elle est assimilable de la dendrochronologie qui développe des méthodes de datation par l'observation de cernes d'arbres et relie la croissance de ces cernes à la climatologie (Cook & Kalriukstis, 1990). Les parties calcifiées chez les organismes marins, tout comme les cernes d'arbres, croissent en fonction de facteurs biotique (**ontogénie**) et abiotique (environnement) et enregistrent, toute au long de la vie de l'organisme et de façon durable, les variations et les propriétés physico-chimiques de son environnement ambiant ainsi que sa biologie. Cet enregistrement a une résolution qui varie suivant les parties calcifiées et en fonction de processus particuliers de biominéralisation et du rôle fonctionnel de ces parties. L'étude des priorités physico-chimiques font partie d'une sous-discipline de la sclérochronologie ; la sclérochimie (Gröcke & Gillikin, 2008).

Ontogénie

Croissance progressive d'un organisme depuis sa conception jusqu'à sa forme adulte, voire sa mort. Chez les mollusques bivalves, cette croissance est exponentielle dans les premières années de vie puis atteint un palier pour ensuite diminuer de façon exponentielle jusqu'à leur mort. Lorsque qu'il est question de parties ou d'incrément (c.f., section suivante) "ontogéniquement vieilles/vieux", cela fait référence à l'âge de l'individu lorsque l'incrément est formé puisque qu'un incrément ontogéniquement vieux est, par conséquent, récemment formé.

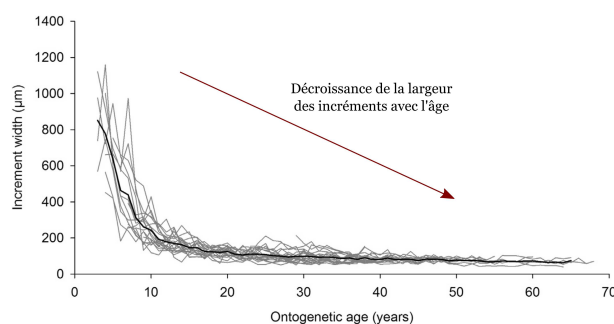


FIGURE 1.16 – Largeur des incréments en fonction de l'âge chez *Glycymeris pilosa* (Peharda *et al.*, 2016).

La sclérochronologie a d'abord été appliquée aux poissons (Bagenal, 1974) et aux coraux (Budemeier *et al.*, 1974) dans un but halieutique (Panfili *et al.*, 2002) et pour interpréter l'environnement passé (Hudson *et al.*, 1976), respectivement. Puis elle s'est élargie à tout organisme possédant

des structures calcifiées tels que les mollusques bivalves. La sclérochronologie ainsi que la sclérochimie permettent d'étudier l'écologie d'un organisme, son environnement ambiant dans lequel il a vécu et peuvent informer sur l'usage fait de cet organisme par les sociétés humaines passées (i.e., études des amas coquilliers anthropiques).

2. Introduction aux mollusques bivalves comme archives environnementales

Dans le contexte du changement global, de nombreuses archives peuvent être utilisées pour étudier les variations environnementales et climatiques. Cependant, peu d'entre elles offrent une résolution temporelle nécessaire pour analyser des changements saisonniers à inter-annuels. Par exemple, les carottes sédimentaires fournissent une interpolation sur plusieurs années allant jusqu'à 200 ans par centimètre dans l'océan profond (Maslin & Swann, 2005). A l'inverse, les mollusques bivalves offrent, pour la plupart, un enregistrement haute résolution de leur milieu permettant de reconstruire avec précision l'environnement et le climat passés et surmonter diverses limitations (e.g., influence importante du contrôle biologique, mauvaise préservation). Ils sont particulièrement intéressants pour des études sclérochronologiques et sclérochimiques notamment grâce (1) au caractère pérenne de leur coquille (sub-fossile) et de leur existence, puisque les mollusques bivalves sont apparus au Cambrien il y a 500 millions d'années, (2) à l'extrême longévité de certaines espèces (e.g., *Arctica islandica* âgée de 507 ans ; Butler *et al.* 2013), (3) à la périodicité de leur croissance et le synchronisme de celle-ci entre les individus d'une même population et (4) à leur large répartition géographique allant des pôles à l'équateur, de l'océan profond à l'estran et des eaux douces aux eaux salées.

Au cours de leur vie, les mollusques bivalves déposent successivement de nouvelles couches de carbonate de calcium (CaCO_3) (i.e., coquille) au fur et à mesure de leur croissance. La structure physique (e.g., Witbaard *et al.* 1997a; Chauvaud *et al.* 1998; Schöne *et al.* 2002) et/ou la composition géochimique (e.g., Weidman & Jones 1993; Schöne *et al.* 2003c; Thébaud *et al.* 2009b; Wanamaker & Gillikin 2019) de ces couches peuvent refléter les conditions environnementales environnantes au moment de leur formation. Cette croissance n'est pas linéaire ou perpétuelle mais peut varier ou cesser à intervalles réguliers. Suivant une combinaison des facteurs biotiques et abiotiques, les mollusques bivalves stoppent leur croissance à des échelles temporelles pouvant aller du sub-journalier à l'annuel (Schöne & Surge, 2012). De la matière organique s'accumule alors au ni-

veau de la zone de biominéralisation de la coquille formant une ligne appelée **strie de croissance**. Entre chaque strie de croissance se forme une portion de coquille appelée **incrément** (Figure 1.17). La structure physique, énumérée précédemment, rend compte de la largeur de ces incréments matérialisant les différents taux de croissance opérant lors de la vie de l'organisme. Ces caractéristiques permettent non seulement de déterminer l'âge ontogénique de l'individu lorsque ces exigences physiologiques sont connues (i.e., périodicité des stries) mais aussi d'aligner les données structurales et géochimiques sur une période temporelle définie lorsque la date de prélèvement est connue.

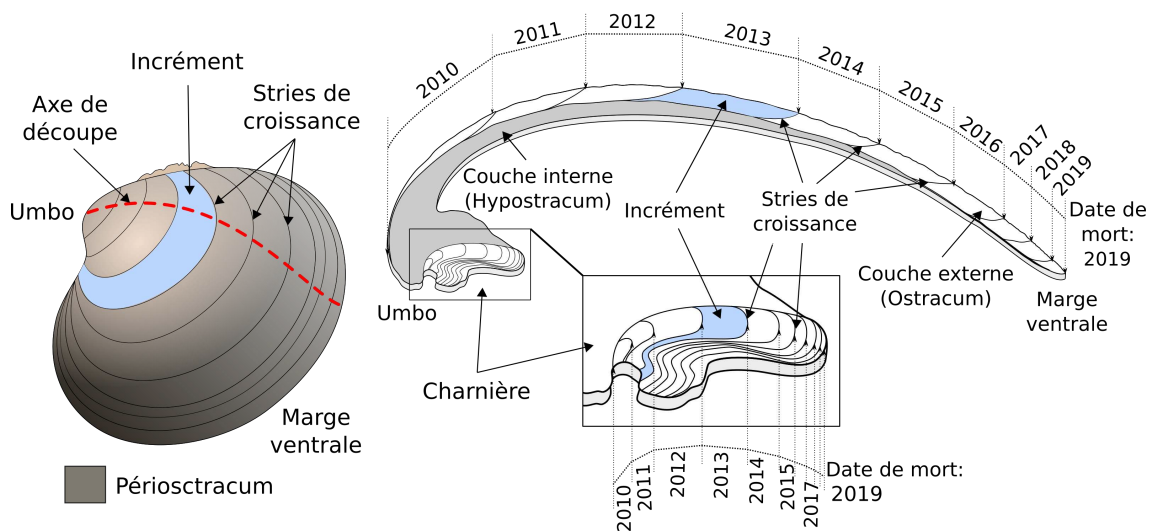


FIGURE 1.17 – Représentation des différentes caractéristiques de la coquille d'un bivalve

2.1. Formation et biominéralisation de la coquille d'un bivalve

Au cours de l'évolution, la plupart des mollusques ont développé une stratégie complexe pour préserver leurs tissus mous, se protéger des attaques de prédateurs ou encore se prémunir contre le dessèchement. Chez les bivalves, cette stratégie s'appuie sur l'élaboration d'une structure calcifiée, rigide et externe : la coquille. De couleurs, formes et tailles différentes selon l'espèce, la coquille est pourtant formée suivant un même processus. Les organes du bivalve sont entourés par un tissu mou protecteur, le manteau. Ce manteau est la source même de la coquille. Composé de plusieurs couches, il est formé de tissus internes, de muscles palléales, de tissus conjonctifs et de fibres nerveuses entourées d'un épithélium interne en contact avec le milieu ambiant et les organes, et d'un épithélium externe calcifiant (Yonge, 1969; Waller, 1980). Ce dernier sécrète des macromolécules et des ingrédients ioniques utilisés pour synthétiser la coquille. Ces épithéliums sont caractérisés par une monocouche de cellules qui produisent du mucus et suivant leur disposition, sont spécialisés dans la formation des différentes parties de la coquille (voir Marin *et al.* 2012). En effet, la coquille

d'un mollusque bivalve peut se décomposer en 2 à 5 couches inorganiques et une couche organique. Dans la plupart des cas, la coquille se divise en 3 couches : la couche organique externe qui est le **péριοstracum** et 2 couches inorganiques, l'ostracum (ou couche externe prismatique) et hypostracum (ou couche interne nacrée).

Péριοstracum

Le péριοstracum possède plusieurs fonctions, toutes aussi importantes. Lors de la biominéralisation de la coquille, il est la première matrice d'accueil qui reçoit la minéralisation extra-cellulaire tout en délimitant l'espace extra-palléal externe entre le manteau et la coquille. Ce péριοstracum sert aussi de protection contre la dissolution de la coquille, le fouling par les micro-organismes et également contre les prédateurs *via* le camouflage puisque la couleur du péριοstracum est principalement semblable à son environnement.

Au niveau du bord ventral de la coquille, l'épithélium interne et externe se rejoignent créant 3 feuillets : le feuillet interne, moyen et externe. Le péριοstracum est formé au niveau du feuillet moyen dans la cavité péριοstracale. Ce péριοstracum est indispensable pour la formation de la coquille puisqu'il est la première matrice d'accueil. Généralement, la formation de l'ostracum et l'hypostracum est engendrée par l'épithélium externe qui se spécialise et forme deux espaces extra-palléaux spécifiques aux deux couches. Ces espaces sont séparés par la ligne palléale et accueillent le fluide extra-palléal externe et interne où tous les ingrédients pour la calcification s'assemblent (Figure 1.18) (Marin *et al.*, 2012; Popov, 2014; Simonet Roda *et al.*, 2019).

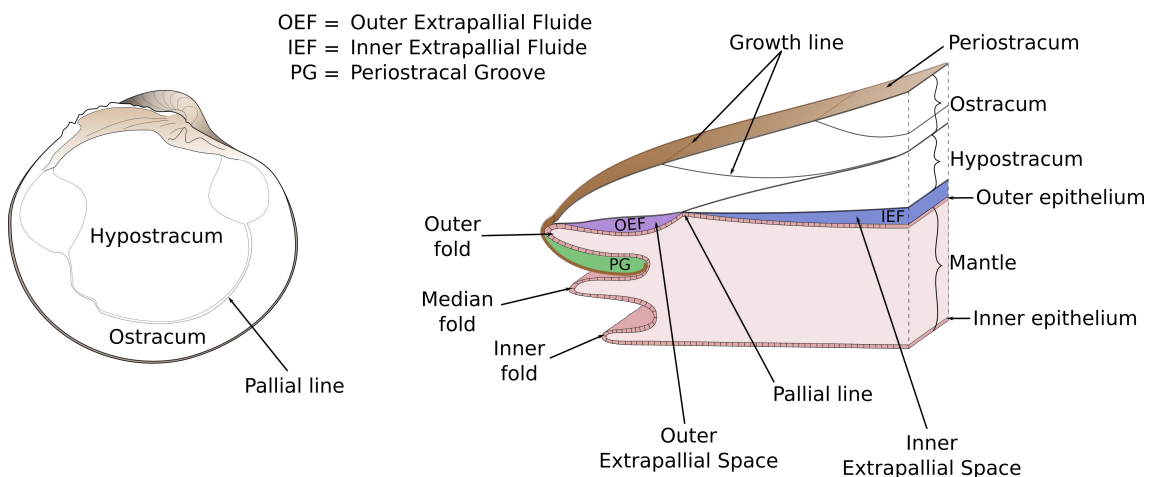


FIGURE 1.18 – Schématisation de la section radiale de la marge ventrale et du manteau pour un bivalve comme *A. islandica*

Cette calcification regroupe un ensemble de processus complexe. Sommairement, les substrats de calcification (Ca^{2+} et CID : carbone inorganique dissous) traversent l'épithélium interne, en contact

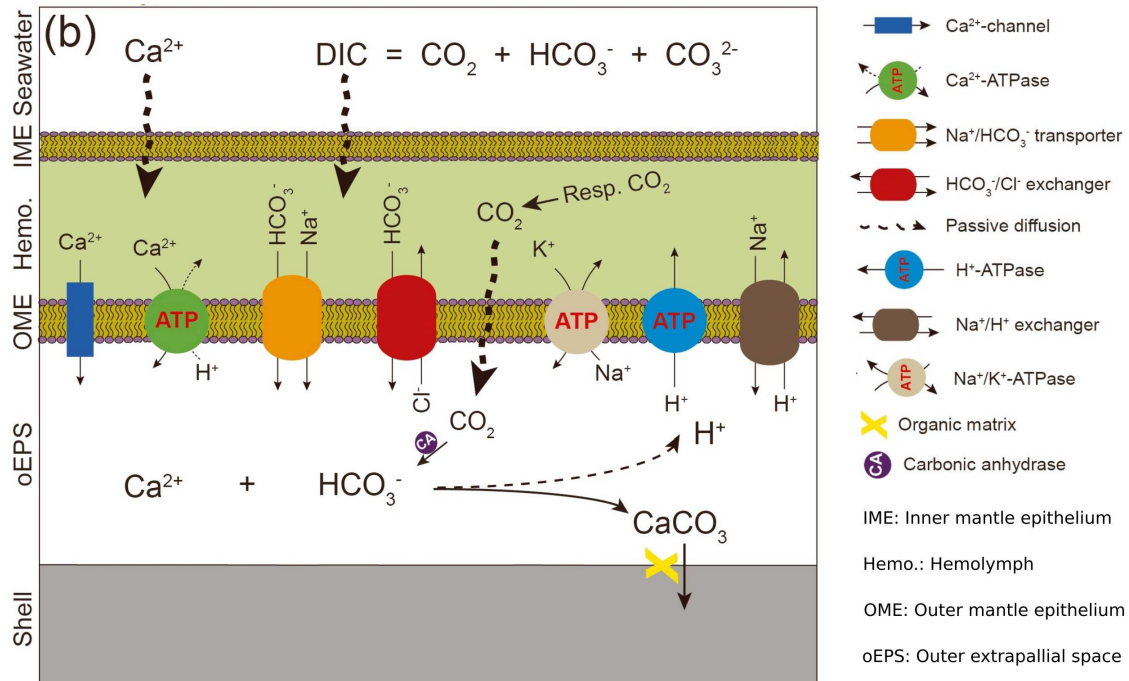


FIGURE 1.19 – Mécanismes impliqués dans la biominéralisation de la coquille chez les mollusques bivalves (modifié de Zhao *et al.* 2018)

direct avec le milieu ambiant, jusqu'à l'hémolymphe⁴ par diffusion passive où ils sont transportés passivement ou activement vers l'espace extra-palléal. Les Ca²⁺-ATPases et les canaux Ca²⁺ sont responsables du transport de Ca²⁺ tandis que les échangeurs HCO₃⁻/Cl⁻ et les co-transporteurs Na⁺/HCO₃⁻ transportent les HCO₃⁻ (i.e., produits du CID). Les molécules de CO₂, produits du CID et de la respiration, sont passivement diffusés vers l'espace extra-palléal externe où ils sont transformés en HCO₃⁻ par un processus d'hydratation par l'anhydrase carbonique. Le carbonate de calcium (CaCO₃) inorganique est alors formé par la réaction entre le Ca²⁺ et le HCO₃⁻. La cristallisation est ensuite achevée sur la matrice organique qu'est le périostacum. Les protons H⁺, produits terminaux de la réactions, sont excrétés par voie active à l'aide des échangeurs Na⁺/H⁺ et des Ca²⁺-ATPases et H⁺-ATPases (Figure 1.19) (Richardson *et al.*, 1981; Carré *et al.*, 2006; Zhao *et al.*, 2018). Les cristaux ainsi minéralisés définissent la couche prismatique externe dont leur agencement forme un des six polymorphes du carbonate de calcium. Chez les bivalves, les formes calcite et aragonite sont principalement rencontrées (Marin *et al.*, 2012).

Dans le cas des éléments chimiques présents dans la coquille et utilisés comme potentiels indicateurs des conditions environnementales du milieu ambiant de l'organisme, les processus d'incorporation sont encore peu connus. Les mollusques bivalves sont des "osmoconformateurs". Ils peuvent maintenir une osmolarité interne similaire à celle du milieu environnant (Berger & Kharazova,

4. Fluide jouant le rôle de sang chez les invertébrés

1997) et ainsi incorporer les éléments de manière proportionnel à leurs quantités dans l'environnement. Cependant, il apparaît qu'ils peuvent aussi modifier la chimie de leur fluide extra-palléal en utilisant les pompes et canaux présents dans la membrane externe du manteau (Richardson *et al.*, 1981; Carré *et al.*, 2006; Marin *et al.*, 2012). L'incorporation des éléments autres que les substrats nécessaires à la formation de la coquille peuvent ainsi refléter partiellement les conditions environnementales. De plus, ces éléments peuvent être liés à l'activité métabolique de l'organisme.

3. Étude de la croissance coquillière

3.1 Méthodes de localisation des stries de croissance

Localiser avec précision les stries de croissance est une étape primordiale en sclérochronologie. De cette localisation dépend l'âge, la largeur des incréments et par conséquent le calcul du taux de croissance. Plusieurs techniques peuvent être utilisées, dépendamment de l'espèce sélectionnée. La localisation des stries peut se faire sur différentes parties de la coquille ; (1) la surface externe (Figure 1.20A) principalement utilisée chez *Pecten maximus*, (2) la couche externe (Figure 1.20B) offrant une meilleure résolution chez les espèces longévives et (3) la charnière (Figure 1.20C). Différents procédés de mise en évidence des stries de croissance sont également applicables. Il est possible de localiser les stries de croissance et les dénombrer (1) directement sur la surface externe de la coquille, sans préparation préalable (Figure 1.20A) ou en utilisant la fluorescence naturelle des parties internes de la coquille (excitation dans le spectre de la lumière bleue ; Figure 1.20D) (Wanamaker *et al.*, 2009), ou (2) en appliquant un traitement chimique sur la couche externe ou la charnière tel que l'attaque à la solution de Mutvei (i.e., mélange d'acide acétique, de glutaraldéhyde et de bleu alcian ; Figure 1.20C) (Schöne *et al.*, 2005a) ou l'attaque acide pour imprimer en négatif les reliefs de la coquille sur une feuille d'acétate (méthode de l'"acetate peel" ; Figure 1.20C) (Ropes *et al.*, 1984). Suivant la résolution temporelle étudiée, les stries de croissance sont localisables soit à l'œil nu pour certaines espèces à croissance rapide (peu longévive) ou pour de jeunes individus, soit à l'aide de photographies réalisées sous différents objectifs à l'aide de microscopes.

3.2. Méthodes d'analyse du taux croissance

Les variations du taux de croissance peuvent renseigner sur les conditions environnementales passées. Cependant ce taux ne dépend pas seulement des conditions environnementales mais aussi

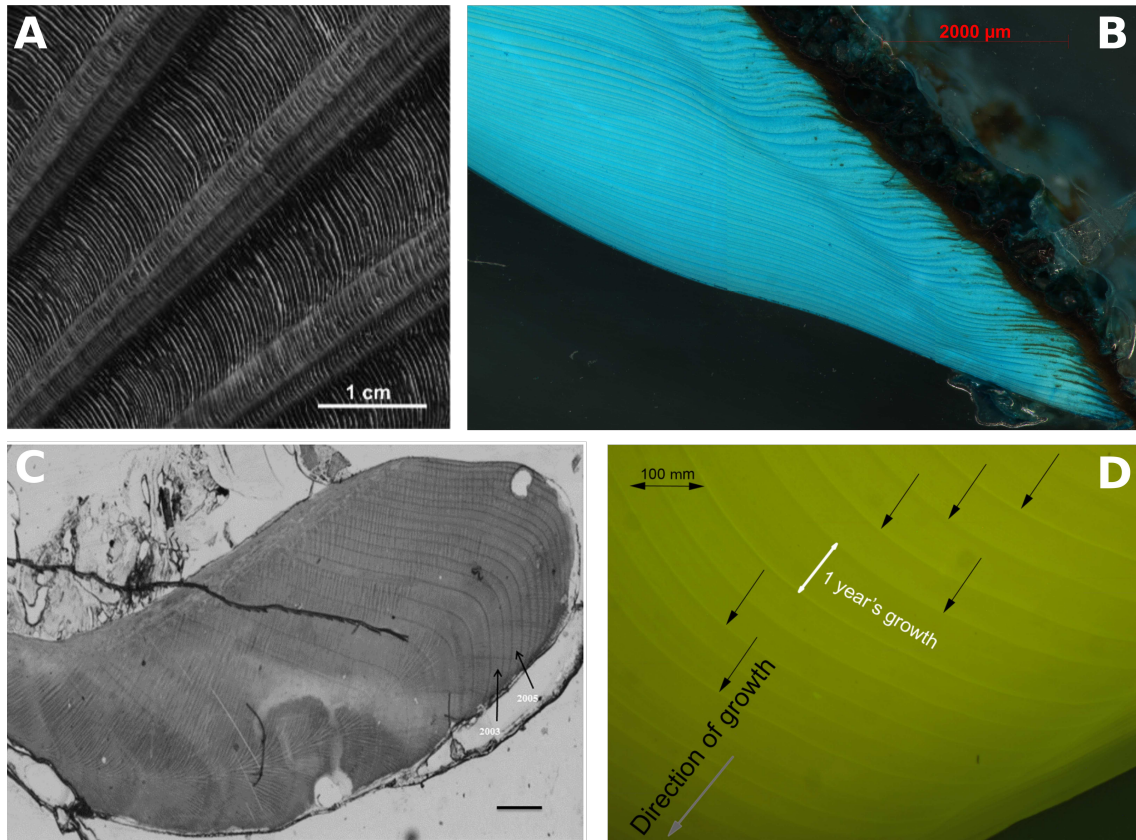


FIGURE 1.20 – Photographie des stries de croissance sur plusieurs parties de la coquille mises en évidence par différentes techniques. A) Surface externe de la coquille de *Pecten maximus* (Thébaud & Chauvaud, 2013). B) Couche externe près de la marge ventrale d'une coquille d'*A. islandica* colorée à la solution de Mutvei. C) "Acetate peel" de la charnière d'une coquille de *Glycymeris glycymeris* (Featherstone *et al.*, 2017) D) Fluorescence sous la lumière bleue d'une partie de la charnière d'*A. islandica* (Wanamaker *et al.*, 2009).

de l'ontogénie (Schöne, 2008). La croissance d'un mollusque bivalve suit de manière générale une décroissance exponentielle propre à chaque espèce (e.g., Higgs *et al.* 2009) et à chaque individu (e.g., Schöne *et al.* 2005b). Cette tendance ontogénique à la décroissance peut être calculée par des modèles biologiques de croissance souvent utilisés pour comprendre le cycle de vie des organismes et adapter les pêcheries. Ces modèles prennent en compte l'âge et la taille des organismes. Pour construire des modèles qui reflètent avec précision la croissance biologique des espèces sélectionnées, il est nécessaire d'échantillonner une large gamme de taille. Plusieurs modèles ont été développés pour quantifier la relation entre l'âge et la taille (i.e., longueur ou hauteur de la coquille). Généralement, des modèles de croissance asymptotiques (i.e., modèle non linéaire) sont utilisés pour quantifier cette relation. Ils décrivent une croissance rapide au cours des premières années de vie et une croissance plus lente au cours des années suivantes. Le modèle de croissance le plus utilisé est celui de von Bertalanffy (von Bertalanffy, 1938) mais d'autres modèles de croissance asymptotique sont couramment employés, tels que le modèle de croissance de Gompertz (Gompertz, 1825) et le

modèle de croissance logistique (Ricker, 1975).

Dans ce travail de thèse, l'un des objectifs est d'extraire les variations de croissance liées à l'environnement ambiant. Ainsi, la tendance ontogénique à la décroissance doit être soustraite. Cette tendance peut être supprimée par l'application de modèles biologiques comme l'équation de von Bertalanffy ou purement théoriques comme les splines (Sager & Sammler, 1983; Cook & Kalriukstis, 1990). Les mesures brutes de largeurs d'incrémentes sont alors comparées à des valeurs théoriques issues de ces modèles mathématiques. Des anomalies de croissance sont alors obtenues et reflètent l'influence des conditions environnementales. Une anomalie positive par rapport aux valeurs théoriques illustre un environnement propice à la croissance contrairement à une anomalie négative qui informe sur des conditions plus rudes pour l'organisme. Lorsque plusieurs individus d'une même population sont analysés, une moyenne des anomalies du taux de croissance au cours du temps est établie, appelée **chronologie maitresse** ou **chronologie composée**

3.3. Relation entre anomalies de croissance et conditions environnementales

De nombreuses études ont fait l'objet de reconstruction paléo-environnementale ou -climatique à partir d'analyse de la croissance des espèces considérées (e.g., Rhoads & Pannella 1970; Chauvaud *et al.* 1998; Schöne *et al.* 2005b; Strom *et al.* 2004; Butler *et al.* 2010; Poitevin *et al.* 2019). En effet, les variations temporelles des anomalies de croissance chez certaines espèces peuvent permettre d'étudier les conditions environnementales et climatiques avant l'ère instrumentale grâce à une phase de calibration. Cette phase compare les données de croissance et les données instrumentales de paramètres environnementaux sur une période commune. Ce travail représente le fondement de l'étude environnementale. Dans le cas de l'espèce *Arctica islandica*, de multiples études ont permis d'associer les variations de la chronologie maitresse à des paramètres environnementaux et climatiques dans différentes zones océaniques tels que la température de l'air et de la surface de l'eau dans la Mer d'Irlande (Butler *et al.*, 2010), la dynamique phytoplanctonique au niveau du plateau des Iles Féroé (Bonitz *et al.*, 2018) ou encore le lien avec des oscillations climatiques décennales (e.g., NAO ; Schöne *et al.* 2003b, PDO ; Wanamaker *et al.* 2019) dans l'Atlantique Nord.

La phase de calibration est une étape importante dans ce travail de thèse. Un des objectifs principaux est de caractériser la relation entre la croissance de l'espèce étudiée et son environnement. Pour répondre à cet objectif, les étapes susmentionnées comme l'élaboration d'une chronologie

maitresse robuste par l'évaluation de la synchronisation des taux de croissance entre individus et sa comparaison avec des données environnementales connues (i.e., calibration) sont essentielles pour interpréter les variations de croissances plus anciennes.

4. Étude de la géochimie des coquilles : Sclérochimie

4.1 Méthodes de mesure des éléments chimiques dans les carbonates

Des éléments chimiques présents dans le milieu ambiant tels que l'oxygène, le carbone ou des éléments traces ou mineurs comme le baryum, le strontium ou encore le magnésium sont utilisés pour la formation de la coquille ou incorporés pendant celle-ci (c.f., section 2.1). Ces éléments, si leur quantité varie de manière équivalente ou proportionnelle à celle du milieu marin, peuvent servir d'indicateurs des conditions environnementales et informer sur de nombreux paramètres environnementaux, tout comme le taux de croissance. Différents instruments et techniques permettent de mesurer ces éléments dans la coquille. Dans ce travail de thèse, un spectromètre de masse à rapport isotopique (IRMS, pour *Isotope-ratio mass spectrometer*) (Figure 1.21) ainsi qu'un spectromètre de masse à plasma induit couplée à l'ablation laser (LA-ICP-MS, pour *Laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry*) (Figure 1.22) sont employés.

4.1.1. IRMS

Grâce à l'IRMS, il est possible de mesurer l'abondance relative des isotopes dans un échantillon donné (Muccio & Jackson, 2009). Chez les mollusques bivalves, l'échantillon représente une quantité de carbonate de calcium (CaCO_3) prélevée dans une zone définie de la coquille. Cet échantillon est pesé puis déposé au fond d'un vial de quelques millilitres placée dans une chambre thermostatée. Un système de piston plaque le vial sur un joint torique pour évacuer l'air au-dessus de l'échantillon. Quelques gouttes d'acide orthophosphorique (H_3PO_4 de densité > 1.92) sont ajoutés et permettent d'obtenir des résidus non condensables (O_2 , N_2) ainsi que du H_2O et du CO_2 . Le CO_2 et H_2O sont piégés cryogéniquement (azote liquide à environ -200°C) pour permettre l'évacuation, par pompage, des autres produits. Le piège est ensuite réchauffé jusqu'à -90°C séparant le CO_2 redevenu gazeux du H_2O toujours piégé. Le CO_2 est ensuite concentré dans un faible volume baignant dans l'azote liquide afin d'obtenir une pression suffisante dans le capillaire qui relie le périphérique (*Kiel IV Carbonate Device* dans notre cas) au spectromètre de masse. Le CO_2 est ensuite ionisé

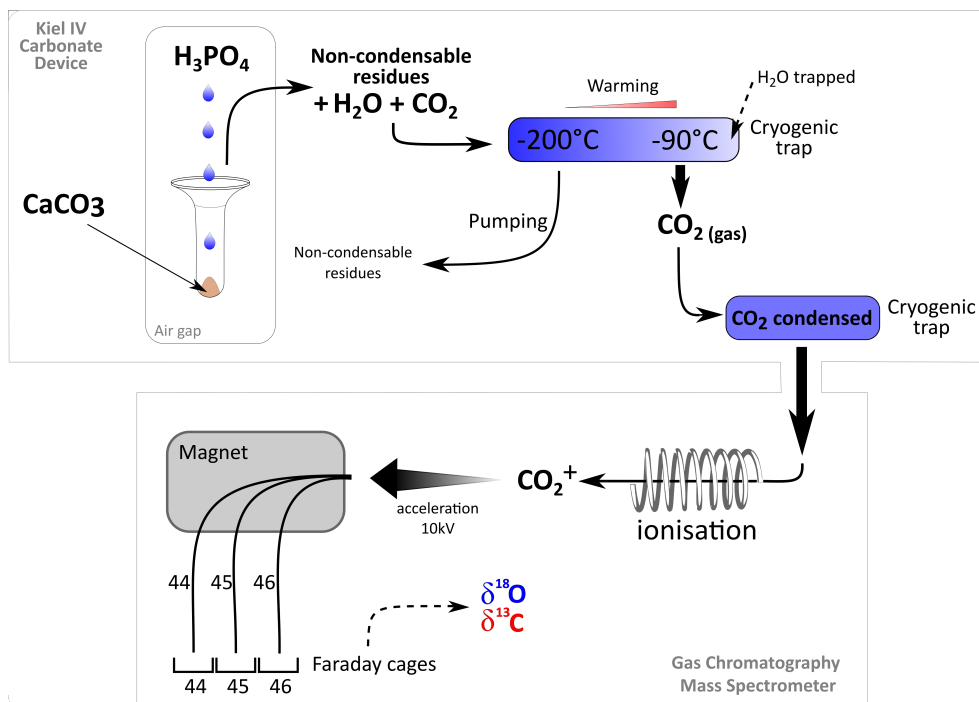


FIGURE 1.21 – Schématisation simplifiée du principe d'analyse de l'abondance en isotopes de l'oxygène et du carbone par IRMS dans le cas d'un échantillon de carbonate de calcium

dans la source du spectromètre de masse. Ces molécules ionisées résultantes sont accélérées et séparées par le biais d'un électro-aimant, selon le rapport m/z (masse de l'ion/charge de l'ion). Les différents faisceaux d'ions sont recueillis dans des cages de Faraday où le signal électrique est amplifié et quantifié, permettant d'établir les rapports isotopiques, généralement entre l'isotope le moins abondant sur l'isotope le plus abondant du même élément (Fig. 1.21). Dans le cas de l'oxygène, la composition isotopique de l'échantillon peut s'exprimer par les rapports $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ et $^{17}\text{O}/^{16}\text{O}$. Ces rapports peuvent être comparés à un standard de carbonates obtenant ainsi un δ exprimé en ‰. Par exemple, toujours pour l'oxygène :

$$\delta^{18}\text{O} = \left(\frac{R_{\text{éch}}}{R_{\text{std}}} - 1 \right) \cdot 1000 \quad (1.1)$$

où $R_{\text{éch}}$ est le rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ de l'échantillon analysé et R_{std} le rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ du standard de référence. Par convention, la notion δ est largement utilisée puisqu'elle permet de s'affranchir des erreurs liées à la dérive instrumentale du spectromètre de masse et aux très faibles différences de composition isotopique entre échantillons du fait de la comparaison à un standard.

4.1.2. LA-ICP-MS

La principale caractéristique de l'ICP-MS est une détection rapide et multi-élémentaires à haute résolution en masse et à de très faibles niveaux de concentration. Le fonctionnement de cet appareil est basé sur l'association d'un laser (LA), d'une source plasma produit par un couplage inductif générant des ions (ICP) et d'un spectromètre de masse (MS) permettant de séparer les ions selon leur masse puis de les détecter. Très sommairement, l'échantillon à analyser est placé dans une chambre soumise à un flux de gaz porteur, l'hélium (He). Ce gaz permet de refroidir la surface lors de l'ablation par un faisceau laser de longueur d'onde ultraviolet, empêchant la fusion du matériel. Il permet également d'acheminer les particules ablatées vers la torche de l'ICP-MS. L'échantillon est aspiré vers le nébulisateur par le gaz argon (Ar) et va ensuite se transformer en aérosol pour une meilleure ionisation. L'ionisation de l'Ar forme un plasma à couplage inductif s'élevant à environ 8000 K qui atomise et ionise instantanément les constituants de l'aérosol de l'échantillon. Les ions sont ensuite accélérés et leur trajectoire est optimisée par une série de lentilles électrostatiques. Un filtre électrostatique suit le chemin des ions pour garantir leur bonne énergie cinétique. Pour obtenir une intensité de signal élevée, le faisceau d'ions est accéléré et concentré par les différentes tensions appliquées à une série de lentilles octupolaires et cylindriques pour ensuite entrer dans le

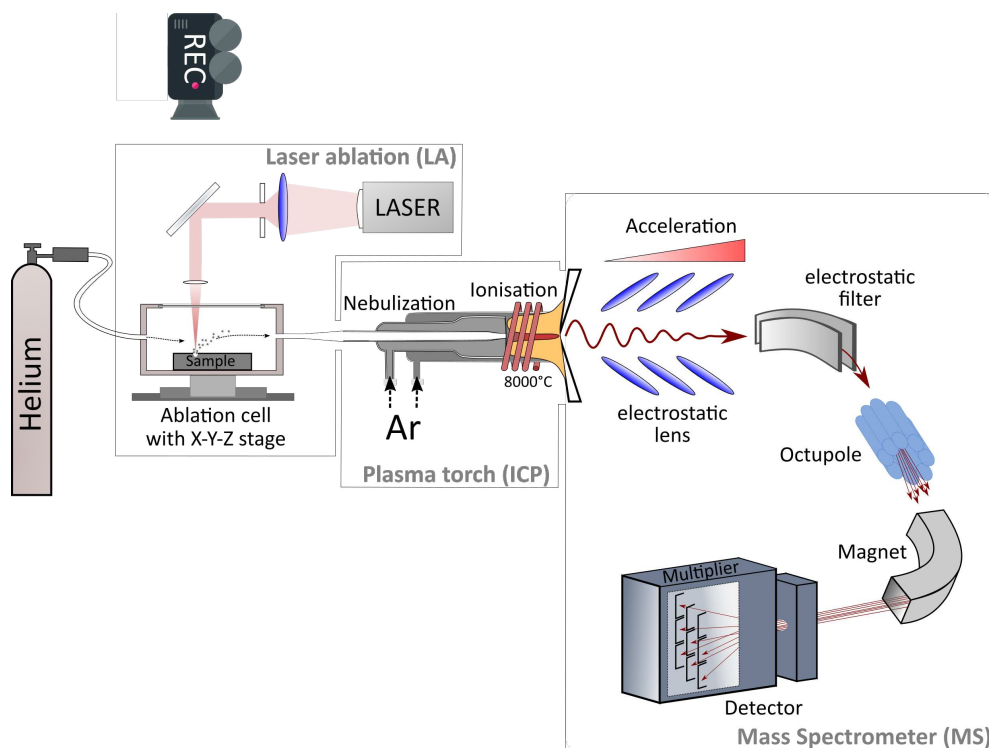


FIGURE 1.22 – Schématisation simplifiée du principe d'analyse des concentrations en éléments traces dans un échantillon par LA-ICP-MS

secteur magnétique. Un champ magnétique sépare les ions suivant leur masse et leur énergie. Ces ions se retrouvent dans le détecteur qui mesure en nombre de coups par seconde (cps) la quantité d'ions reçus.

Dans le cas du système LA-ICP-MS, un standard interne est utilisé pour corriger les instabilités et dérives du laser et de l'ICP-MS au cours de l'analyse d'un échantillon. Dans le cas des coquilles de bivalves, l'isotope du calcium ^{43}Ca est généralement employé comme standard interne (Vander Putten *et al.*, 1999). C'est un élément constitutif majeur de la matrice carbonatée et sa concentration est considérée comme constante dans l'ensemble de la coquille (Stecher *et al.*, 1996b). Des standards étalons externes sont également requis pour obtenir la concentration de l'élément dans l'échantillons à partir des cps mesurés par l'ICP-MS. Les standards utilisés dans cette étude sont des verres NIST dont la concentration élémentaire est connue (Jochum *et al.*, 2005, 2011). Ils sont également ablatés puis analysés selon le même protocole utilisé pour les échantillons de coquilles. Les standards externes vont servir pour tracer une droite de calibration et ensuite déterminer les concentrations dans l'échantillon pour chacun des éléments analysés. Pour finir, les éléments ont été rapportés au calcium mesuré dans la coquille (rapport élément/Ca).

4.2. Application à l'environnement : différents indicateurs

Tout comme la croissance, relier un indicateur géochimique à un paramètre environnemental demande une phase de calibration. Grâce à cette phase, de nombreux éléments chimiques ont déjà été associés à des paramètres environnementaux pour plusieurs archives tels que le rapport Sr/Ca et Mg/Ca comme traceur de la température de l'eau pour les coraux (de Villiers *et al.*, 1995; Marshall & McCulloch, 2002) et les foraminifères (Katz *et al.*, 2010), respectivement. Cependant, pour les mollusques bivalves, l'attribution de certains indicateurs à un paramètre environnemental défini est encore incertaine ou controversée. Le tableau 1.1 ci-après détaille, pour certains rapports élémentaires et isotopiques mesurés dans la coquille de différentes espèces, leur possible relation avec un paramètre environnemental ou physiologique mise en évidence par différentes études.

Recontextualisation

Dans ce travail de thèse, il est question d'**utiliser la sclérochronologie et la sclérochimie pour exploiter le potentiel de plusieurs espèces de bivalves ayant une longue espérance**

TABLE 1.1 – Exemple de liens entre différents rapports élémentaires et isotopiques mesurés dans des coquilles de bivalves et des paramètres environnementaux ou physiologiques

Traceurs	hypothèse paramètre	Étude
^{18}O	Température de l'eau	Schöne <i>et al.</i> (2004b); Featherstone <i>et al.</i> (2020)
	Salinité	Klein <i>et al.</i> (1997); Belem <i>et al.</i> (2019)
Ba/Ca	Productivité primaire	Stecher <i>et al.</i> (1996b); Toland <i>et al.</i> (2000); Vander Putten <i>et al.</i> (2000); Barats <i>et al.</i> (2009); Lazareth <i>et al.</i> (2003); Pearce & Mann (2006); Thébault <i>et al.</i> (2009a); Hatch <i>et al.</i> (2013); Marali <i>et al.</i> (2017b)
	Salinité	Gillikin <i>et al.</i> (2006)
Li/Ca	Productivité primaire	Thébault & Chauvaud (2013)
	Taux de croissance	Thébault & Chauvaud (2013); Vihtakari <i>et al.</i> (2017)
Mn/Ca	Température de l'eau	Thébault <i>et al.</i> (2009b); Thébault & Chauvaud (2013); Vihtakari <i>et al.</i> (2017)
	Productivité	Vander Putten <i>et al.</i> (2000); Lazareth <i>et al.</i> (2003)
	Taux de croissance	Carré <i>et al.</i> (2006); Freitas <i>et al.</i> (2006); Shirai <i>et al.</i> (2008) (chez les moules hydrothermales)
Mg/Ca	Mn de l'eau	Vander Putten <i>et al.</i> (2000); Lazareth <i>et al.</i> (2003); Lorrain (2002); Freitas <i>et al.</i> (2006)
	Température de l'eau	Dodd (1965); Richardson <i>et al.</i> (2004); Takesue & van Geen (2004); Freitas <i>et al.</i> (2005); Vihtakari <i>et al.</i> (2017)
Sr/Ca	Taux de croissance	Carré <i>et al.</i> (2006); Vihtakari <i>et al.</i> (2017)
	Température de l'eau	Klein <i>et al.</i> (1996); Toland <i>et al.</i> (2000); Richardson <i>et al.</i> (2004); Freitas <i>et al.</i> (2005); Wanamaker <i>et al.</i> (2008)
	Taux de croissance	Dodd (1965); Stecher <i>et al.</i> (1996b); Takesue & van Geen (2004); Gillikin <i>et al.</i> (2005b); Carré <i>et al.</i> (2006); Klein <i>et al.</i> (1996)
	Salinité	Dodd & Crisp (1982); Pearce & Mann (2006); Klein <i>et al.</i> (1996)

de vie comme archives environnementales. Le comportement du taux de croissance et de certains éléments traces entre différents individus sur une même période temporelle sera étudié pour en déduire une possible réponse environnementale. Le **Chapitre 2** s'intéresse plus particulièrement à la relation entre le dynamique du phytoplancton et le rapport Ba/Ca. Pour le **Chapitre 3**, la géochimie est utilisée comme indicateur du taux de croissance dans le cas où la localisation des stries de croissance est incertaine. Le **Chapitre 4** s'intéresse à la variation temporelle du taux de croissance dans l'optique de comprendre les interactions environnement-croissance. La variation de la composition géochimique de plusieurs espèces est également exploitée dans le **Chapitre 5** pour proposer un nouvel outil permettant d'affiner les reconstructions environnementales et/ou climatiques.

MODÈLES BIOLOGIQUES ET SITES D'ÉTUDE

Points clés

Arctica islandica : espèce modèle reconnue en sclérochronologie, grande longévité.

Mactromeris polynyma : espèce commerciale, longévive et abondante dans l'EGSL.

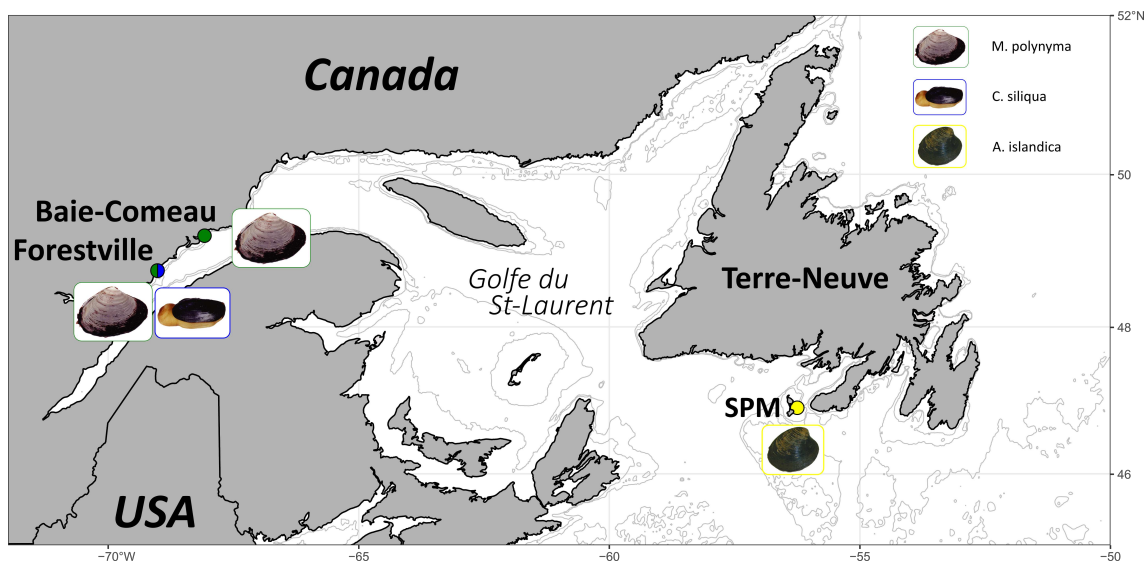
Cyrtodaria siliqua : espèce longévive, abondante dans l'EGSL

Saint-Pierre et Miquelon : zone de confluence ouverte sur l'Océan Atlantique Nord-Ouest

Forestville et Baie-Comeau : Compréhension des conditions environnementales de l'estuaire maritime.

M. polynyma et *C. siliqua* : espèces jamais étudiées en sclérochronologie et sclérochimie dans le but de reconstruire leur environnement passé.

Résumé graphique



Pour répondre aux quatre objectifs définissant ce travail de thèse, trois sites d'étude ont été sélectionnés : Saint-Pierre et Miquelon, Baie-Comeau et Forestville. La répartition géographique de ces sites permet d'analyser les conditions environnementales côtières ouvertes sur l'Atlantique Nord-Ouest pour Saint-Pierre et Miquelon et les conditions environnementales côtières et estuariennes ouvertes sur le golfe du Saint-Laurent pour Baie-Comeau et plus proche de l'estuaire fluvial pour Forestville. Ces sites d'études offrent une abondance de certains bivalves. Le site de Saint-Pierre et Miquelon est notamment caractérisé par la présence du bivalve *Arctica islandica*, espèce modèle en sclérochronologie. Dans l'EGSL, différents bivalves sont présents en grande quantité mais seulement deux espèces ont été répertoriées comme longévives : *Mactromeris polynyma* (Lambert & Goudreau, 1999) et *Cyrtodaria siliqua* (Kilada *et al.*, 2009). Ces espèces offrent un potentiel sclérochronologique et/ou sclérochimique nécessaire pour reconstruire les variations environnementales passées des sites sélectionnés.

Par la suite, l'accent sera mis sur la situation géographique et les principales caractéristiques hydrographiques des différents sites d'études. Un état des connaissances regroupant la biologie, l'écologie, la distribution géographique et le lien avec la sclérochronologie sera également exposé pour chacune des trois espèces.

1. Sites d'étude

1.1. Saint-Pierre et Miquelon

L'archipel de Saint-Pierre et Miquelon (**Chapitre 2**) se trouve au confluent des principaux courants océanographiques qui régissent l'hydrodynamisme du bassin de l'Atlantique Nord ; le Gulf Stream et le Courant du Labrador (Figure 1.23C). Proche du détroit de Cabot (i.e. entrée Sud du golfe du Saint-Laurent) et de l'océan ouvert de l'Atlantique Nord-Ouest, Saint-Pierre et Miquelon offre une zone d'étude d'un intérêt écologique important. Des variations environnementales et climatiques locales et régionales peuvent ainsi être étudiées.

Malgré son importance, la circulation sur le plateau dans cette région ainsi que les variations environnementales sont encore insuffisamment observées. Cette lacune est principalement due à l'absence d'enregistrements à long terme où ils sont plutôt rares et spatio-temporellement incomplets avant le milieu du 20^{ième} siècle (Halfar *et al.*, 2011). Cependant, l'espèce *A. islandica* y est abondante et pourrait faire l'objet de nombreuses études dans l'optique de palier à ces lacunes. Par

ailleurs, une étude menée par notre équipe a récemment été publiée sur la croissance de cette espèce en lien avec la chlorophylle *a* et la circulation océanique de l'Atlantique Nord-Ouest (Poitevin *et al.* 2019, article en **annexe** de ce manuscrit de thèse).

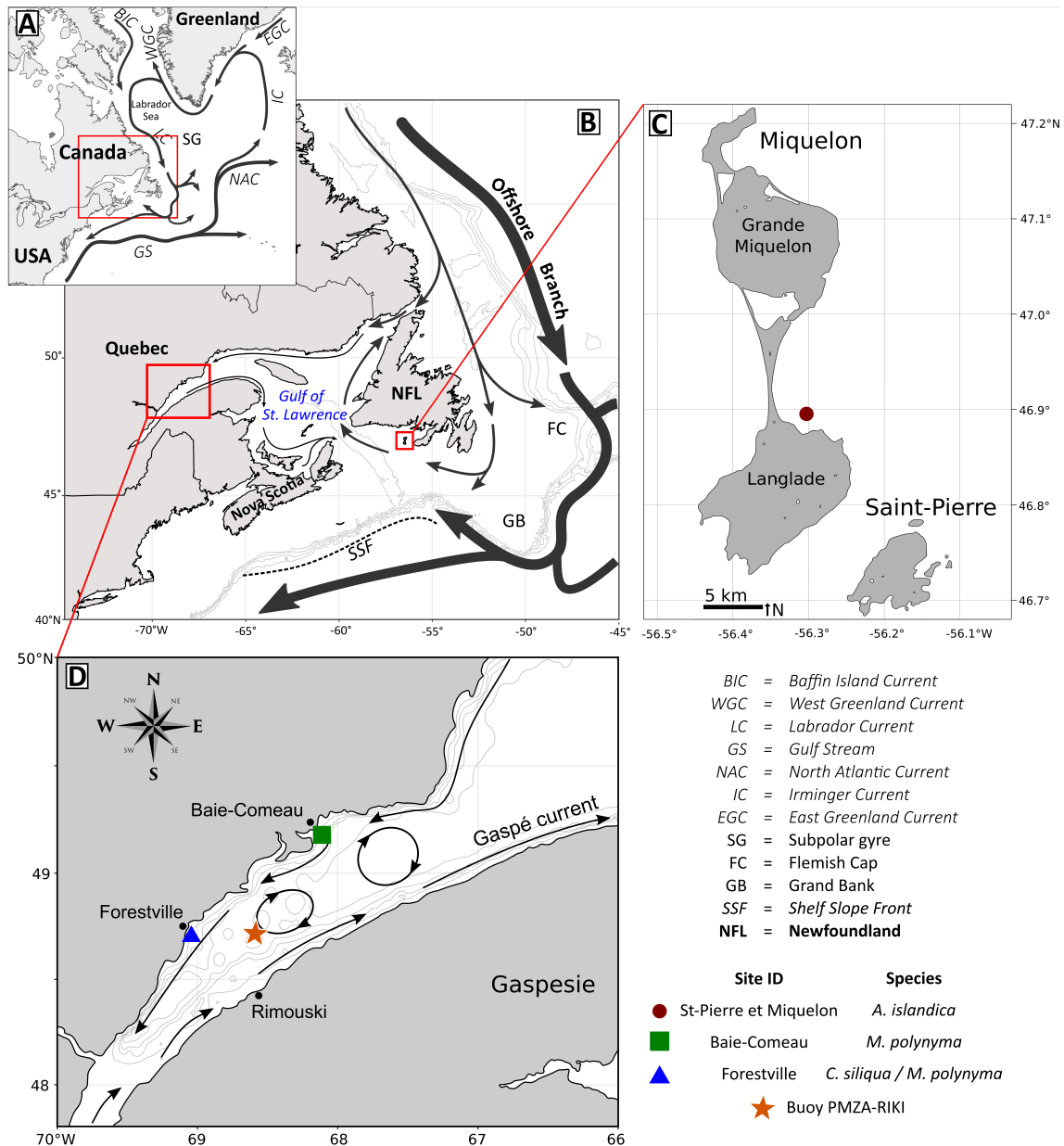


FIGURE 1.23 – Cartographie des différents sites d'études et des points d'échantillonnage affiliés aux espèces sélectionnées. (A) Carte générale de l'Atlantique Nord-Ouest avec ses principaux courants de surface. (B) Carte se focalisant sur les 2 sites d'études encadrés en rouge ainsi que les courants principaux de surface dans le golfe du Saint-Laurent et proche des côtes Canadiennes et Américaines. (C) Représentation du site d'échantillonnage (point rouge) de l'espèce *A. islandica* proche de l'Isthme de Miquelon-Langlade de l'archipel Saint-Pierre et Miquelon. (D) Localisation dans l'estuaire du Saint-Laurent des sites d'échantillonnage de *M. polynyma* (carré vert) au niveau du gisement de Baie-Comeau et du couplage *M. polynyma* et *C. siliqua* (triangle bleu) au niveau du gisement de Forestville.

1.2. Estuaire du Saint-Laurent : Baie-Comeau et Forestville

Pour étudier d'éventuels changements des conditions environnementales côtières dans l'estuaire du Saint-Laurent, deux sites ont été sélectionnés : Baie-Comeau (**Chapitres 3 et 5**) et Forestville (**Chapitres 4 et 5**) (Figure 1.23D). Ces sites se répartissent sur la Côte-Nord de l'estuaire du Saint-Laurent. Peu d'informations sont associées à la variabilité environnementale de ces sites malgré la présence d'une bouée océanographique. Cette bouée se situe au centre du chenal Laurentien (PMZA-RIKI; Figure 1.23D) à plus de 70 km de Baie-Comeau et 30 km de Forestville. Elle mesure certains paramètres environnementaux (e.g., température, Chl *a*) sur une grande partie de la colonne d'eau mais ne reflète pas précisément les variations environnementales caractéristiques des sites d'étude.

Les sites sélectionnés présentent des gisements de *M. polynyma* et *C. siliqua* facilement accessibles. Plusieurs rapports sur la biologie et la gestion des pêches de l'espèce *M. polynyma* ont répertoriés ces gisements. La présence de ces bivalves permettrait d'enrichir les connaissances sur l'environnement côtier et ses changements au cours du temps dans l'ensemble de l'écosystème côtier du Saint-Laurent.

2. Espèces modèles

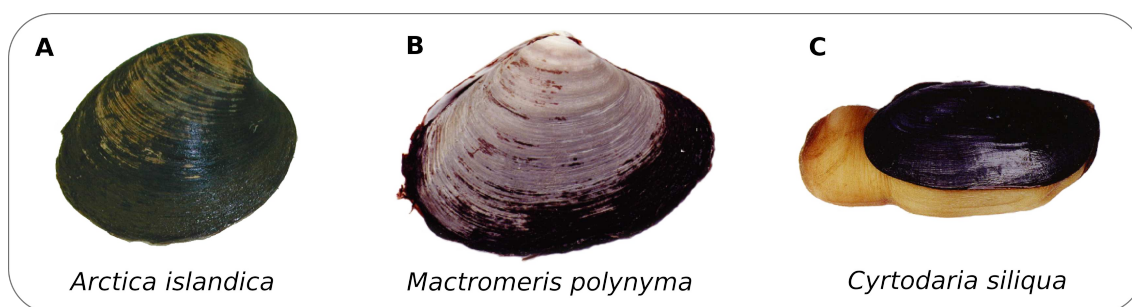


FIGURE 1.24 – Photographie vue en plongée A) du quahog nordique *A. islandica*, B) de la mactre de Stimpson *M. polynyma* et en C) du pitot *C. siliqua* (photos d'après Tremblay *et al.* 2014)

2.1. *Arctica islandica*

Le quahog nordique, *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) est un mollusque bivalve de l'ordre des Vénéroïdes et de la famille des *Arcticidae* (Figure 1.24A). Son aire de répartition est distribuée le

long des côtes de la mer du Nord, de la Manche et de l'Océan Atlantique Nord. Dans l'Atlantique Nord-Ouest, des populations sont présentes de Terre-Neuve au nord jusqu'au Cap Hatteras en Caroline du Nord au sud (Cargnelli *et al.*, 1999). Ce bivalve possède une coquille solide, protectrice, de forme presque circulaire pouvant atteindre les 14 cm de longueur, ce qui fait de cette espèce l'un des plus larges bivalves des zones tempérées et boréales de l'Atlantique Nord (Thórarindóttir & Einarsson, 1996). Cette espèce vit enfouie dans des fonds vaseux ou sableux (Lutz *et al.*, 1981) et est abondante entre 20 et 150 m de profondeur (Chabot & Rossignol, 2003). *A. islandica* fait partie des organismes à longévité exceptionnelle puisqu'il est très fréquent d'observer des individus de plus de 100 ans. La maturité sexuelle est atteinte en moyenne à 12,5 années chez les femelles et 13,1 années chez les mâles (Rowell *et al.*, 1990) ce qui est plutôt tardif par rapport à la majorité des bivalves mais adéquate à sa longévité.

A. islandica a été utilisée dans différentes disciplines telles que l'écologie (Kilada *et al.*, 2009), la biologie (Taylor, 1976; Morton, 2011; Strahl *et al.*, 2011) ou encore la gérontologie (Strahl *et al.*, 2007; Abele *et al.*, 2008) mais c'est dans le domaine de la paléo-climatologie que cette espèce a eu un impact scientifique plus significatif. En raison de sa longévité, *A. islandica* représente à ce jour, l'archive la plus efficace pour reconstruire, avant l'ère instrumentale, le climat marin à l'échelle d'un bassin sur plusieurs siècles à une résolution sub-annuelle. En effet, cette espèce est facilement utilisable en sclérochronologie puisque sa coquille présente des stries de croissance annuelles (Thompson *et al.*, 1980; Ropes *et al.*, 1984) et journalières (Schöne *et al.*, 2005b) extrêmement bien définies. La période de formation de ces stries annuelles (arrêt de croissance) a ainsi été mise en évidence. Cependant, l'arrêt de croissance varie d'un milieu à un autre suivant les conditions environnementales. D'après Schöne *et al.* (2005b), la période de croissance d'*A. islandica* vivant près de l'Islande se fait entre février et septembre alors que Weidman & Jones (1993) défini cette période entre mai et décembre pour des individus vivant près de l'île de Nantucket (Massachusetts, États-Unis).

2.2. *Mactromeris polynyma*

La mactre de Stimpson (Figure 1.24B), *Mactromeris polynyma* (Stimpson, 1860) est un mollusque bivalve de la famille des *Maclridae* qui vit enfouie dans un sédiment sablonneux. Elle est répartie dans l'Atlantique Nord-Ouest, de l'île de Baffin jusqu'à Rhode Island (Etats-Unis) et se retrouve également de l'Alaska à l'île de Vancouver dans le Pacifique Nord. Ce bivalve est connu pour sa longévité d'environ 70 ans (Lambert & Goudreau, 1999). Depuis quelques années, il est

devenu une espèce commercialisée mais les connaissances sur cet organisme sont encore récentes et ne permettent notamment pas d'évaluer correctement l'influence de la pêche sur son recrutement. Plusieurs études menées par le ministère des Pêches et Océans Canada ont réussi à déterminer les zones à forte probabilité de présence de la mactre de Stimpson dans l'EGSL (Bourdages *et al.*, 2012) et ont pu étudier et déterminer le taux de croissance d'individus récoltés dans différents gisements. En effet, 13 à 21 ans seraient nécessaires pour atteindre les 80 mm et 22 à 34 ans, pour arriver à 100 mm de longueur (Lambert & Goudreau, 1997). Ces valeurs sont dépendantes du site où les spécimens ont été prélevés. De plus, la maturité sexuelle est atteinte aux alentours de 5-10 ans et la ponte a lieu principalement en été ou en automne (Lambert & Goudreau, 1997; Hubley *et al.*, 2020).

M. polynyma n'a fait l'objet que de quelques études de croissance principalement pour enrichir les connaissances sur la taille à la maturité sexuelle dans le cadre de plan de gestion des pêcheries et utilisant, pour certaines, les marques de croissance visibles sur la couche extérieure de la coquille (Lambert & Goudreau, 1997, 1999). Aucune étude à visée paléo-environnementale n'a exploré la méthode sclérochronologique et/ou sclérochimique dans le but d'évaluer avec précision l'âge, le taux de croissance et les variations géochimiques enregistrées dans les coquilles de la mactre de Stimpson pour explorer le lien entre ces derniers et l'environnement.

2.3. *Cyrtodaria siliqua*

Le pitot ou couteau de Bank (Figure 1.24C), *Cyrtodaria siliqua* (Spengler, 1793), est une espèce nordique appartenant à la famille des Hiatellidés vivant dans des fonds sablonneux s'étendant des eaux peu profondes à l'étage bathyal (200 - 500 m de profondeur) (Chabot & Rossignol, 2003). Cette espèce se répartit géographiquement dans l'Atlantique Nord de la Norvège au Canada et États-Unis. Sa coquille est robuste et allongée, pouvant atteindre 80 mm de longueur. La maturité sexuelle a été évaluée à environ 5 ans pour une taille avoisinant les 30 mm (Kilada *et al.*, 2009).

Très peu d'études tout domaine confondu ont été menées sur cet organisme (Nesis, 1965; Kilada *et al.*, 2009). Une seule étude s'est intéressée aux stries de croissance formées dans la couche externe et a permis de déterminer le taux de croissance et la maturité sexuelle de *C. siliqua* (Kilada *et al.*, 2009). A ce jour, aucune étude n'a utilisé la sclérochronologie ou/et la sclérochimie pour évaluer le potentiel de cette espèce comme archive environnementale.

CHAPITRE 2





PRÉAMBULE

Les objectifs de la thèse amènent à développer des traceurs environnementaux à l'aide d'espèces de bivalves qualifiées d'archives dans le but de reconstruire l'environnement passé pour mieux comprendre ses variations et tendances. Il a été démontré que le phytoplancton joue un rôle primordial dans la chaîne alimentaire et la séquestration du CO₂ atmosphérique (voir **Introduction générale** et **Chapitre 1 : Partie 1**). Cependant, du fait des changements globaux, des variations physiques sont observables comme l'affaiblissement de la circulation méridionale de retournement de l'Atlantique (Smeed *et al.*, 2014; Rahmstorf *et al.*, 2015). Ces changements physiques engendrent par la suite des changements au niveau biologique. Par conséquent, la question du devenir du phytoplancton se pose (e.g., Marinov *et al.* 2010; Steinacher *et al.* 2010). Dans ce chapitre, nous nous sommes focalisés sur Saint-Pierre et Miquelon, pour déterminer un traceur pouvant révéler l'évolution temporelle et spatiale de la dynamique phytoplanctonique de l'Atlantique Nord-Ouest. Le bivalve *Arctica islandica*, étant abondant dans l'Atlantique Nord, longévif et propice à la sclérochronologie et sclérochimie, a été utilisé. Pour étudier la dynamique phytoplanctonique, le baryum a été choisi comme traceur puisqu'il semble prometteur (e.g., Stecher *et al.* 1996b; Vander Putten *et al.* 2000; Thébaud *et al.* 2009a), malgré un statut encore controversé (Gillikin *et al.*, 2006, 2008).

Note : Ce chapitre complète l'étude menée par Poitevin *et al.* (2019), en annexe de ce manuscrit.



Étude du rapport Ba/Ca dans les coquilles d'*Arctica islandica* comme traceur de la dynamique phytoplanctonique dans l'Atlantique Nord-Ouest

Points clés

Forte inter-reproductibilité des profils Ba/Ca_{coquille} entre la charnière et la couche externe.

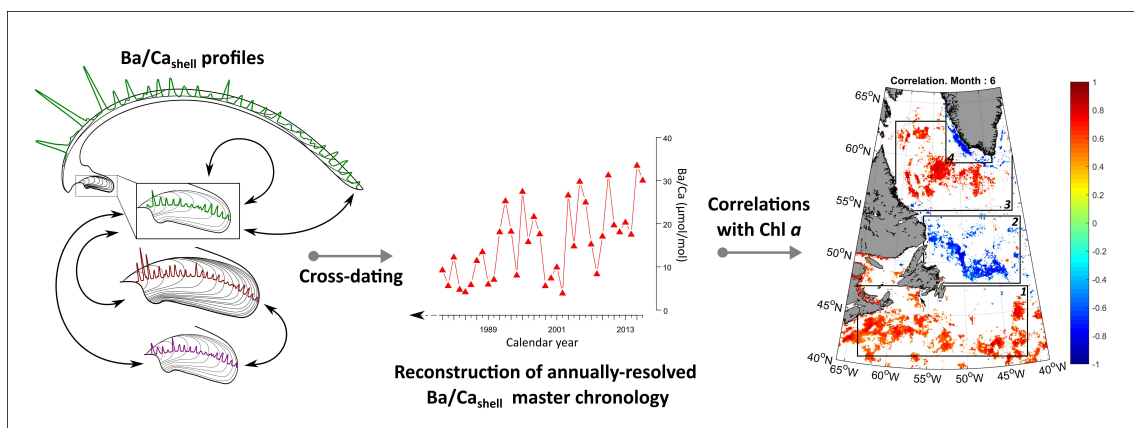
Haute intra-reproductibilité et synchronisation de Ba/Ca_{coquille} entre la charnière de 14 spécimens.

Reconstitution d'une chronologie maitresse du rapport Ba/Ca_{coquille} entre 1893 et 2016.

Corrélation significative entre la chronologie maitresse de Ba/Ca_{coquille} et la Chl *a* de surface.

Ba/Ca_{coquille} d'*A. islandica* : un outil intéressant pour retracer la dynamique du phytoplancton.

Résumé graphique



Assessment of Ba/Ca in *Arctica islandica* shells as a proxy for phytoplankton dynamics in the Northwestern Atlantic Ocean

Justine Doré ^{a*}, Gwénaëlle Chaillou ^b, Pierre Poitevin ^a, Pascal Lazure ^c, André Poirier ^d,
Laurent Chauvaud ^a, Philippe Archambault ^e, Julien Thébault ^{a*}

^a Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, Plouzané, France

^b Canada Research Chair in Geochemistry of Coastal Hydrogeosystems, Québec-Océan, ISMER, UQAR,
Rimouski, Canada

^c Ifremer, Univ Brest, CNRS, IRD, LEMAR, Plouzané, France

^d GEOTOP and Département de Sciences de la Terre et de l'atmosphère, UQAM, Montréal, Canada

^e Québec-Océan, Département de Biologie, Université Laval, Québec, QC, Canada

Correspondance

* Justine Doré, justine.dore@univ-brest.fr

* Julien Thébault, julien.thebault@univ-brest.fr

Published in



Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Estuarine, Coastal and Shelf Science

journal homepage: <http://www.elsevier.com/locate/ecss>



Submitted the 13 December 2019 and **Accepted the 3 February 2020**

Keywords

A. islandica; Ba/Ca; Master chronology; Cross-dating; chlorophyll *a*; Nothwestern Atlantic

Doré, J., Chaillou, G., Poitevin, P., Lazure, P., Poirier, A., Chauvaud, L., Archambault, P., and Thébault, J. 2020. Assessment of Ba/Ca in *Arctica islandica* shells as a proxy for phytoplankton dynamics in the Northwestern Atlantic Ocean. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 237 : 106628. doi :10.1016/j.ecss.2020.106628.

Abstract

Despite its major role as a global climate regulator, little is known about the recent evolution of the North Atlantic Ocean, especially prior to the fifties principally because of the lack of long-term instrumental data. Moreover, the North Atlantic Ocean is undergoing rapid changes at the physical scale leading to modifications at the biological scale increasing interest to monitor the environment. The phytoplankton is the base of the ocean life and its perturbation can lead to further changes in the food chain. Recording its dynamics implies to observe both its spatial and temporal variations. This study brings forward the use of the Ba/Ca ratio from shells of the long-living bivalve *Arctica islandica* collected in the Northwestern Atlantic Ocean near Saint-Pierre and Miquelon (SPM) as a recorder of the past and present phytoplankton dynamics. A high inter and intra-reproducibility and synchrony between Ba/Ca_{shell} profiles were demonstrated to allowing the reconstruction of a 124 years annually-resolved Ba/Ca_{shell} master chronology (from 1893 to 2016). This master chronology was positively correlated to the surface chlorophyll *a* measured by satellite sensor at regional (around SPM) and global scales (Northwestern Atlantic).

Résumé

Malgré son rôle majeur dans la régulation du climat mondial, les connaissances sur l'évolution de l'océan Atlantique Nord sont récentes et éparées, principalement en raison du manque de données instrumentales à long terme. En outre, l'Océan Atlantique Nord subit des changements rapides à l'échelle physique entraînant des modifications à l'échelle biologique, ce qui accroît l'intérêt d'une surveillance de l'environnement. Le phytoplancton est à la base de la vie océanique et sa perturbation peut entraîner une cascade de changements. Enregistrer sa dynamique implique d'observer ses variations spatiales et temporelles. Cette étude met en avant l'utilisation du rapport Ba/Ca recueilli dans les coquilles du bivalve longévif *Arctica islandic* collectées dans le nord-ouest de l'océan Atlantique, près de Saint-Pierre et Miquelon (SPM) comme un enregistreur de la dynamique passée et présente du phytoplancton. Il a été démontré qu'une grande inter et intra-reproductibilité ainsi qu'une synchronicité entre les profils Ba/Ca_{shell} ont permis de reconstruire une chronologie moyenne annuelle de Ba/Ca_{shell} sur 124 ans (de 1893 à 2016). Cette chronologie a été positivement corrélée à la chlorophylle *a* de surface mesurée par satellite à l'échelle régionale (autour de SPM) et mondiale (Atlantique Nord-Ouest).

1. Introduction

The North Atlantic Ocean, particularly the northwest corner, has been the focus of much attention in recent years because it plays a major role in the Meridional Overturning Circulation (Lozier, 2012) and more especially because of the physical changes it has undergone (i.e., weakening of the Atlantic Meridional Overturning Circulation (AMOC); Smeed *et al.* 2014; Rahmstorf *et al.* 2015) since the mid-1920s, due to increases of anthropogenic CO₂ (Caesar *et al.*, 2018). This weakening could be caused by a poleward retreat of the Labrador Current, a warming of the Gulf Stream region, and/or a cooling of the subpolar gyre region due to a northward shift of the Gulf Stream and reduced heat transport (Saba *et al.*, 2016; Caesar *et al.*, 2018). Several studies (Han & Tang, 2001; Häkkinen & Rhines, 2004; Han *et al.*, 2010) have indicated that the weakening of AMOC in the 1990s was related to strong changes in atmospheric variability in the North Atlantic Ocean, where the dominant climate-driven mode is the North Atlantic Oscillation (NAO) (Hurrell & Deser, 2010). These physical changes may lead to biological changes such as a decrease in global primary production and in the sinking velocity of particulate organic carbon (Steinacher *et al.*, 2010) as well as a shift in phytoplankton communities (Marinov *et al.*, 2010; Harrison *et al.*, 2013b), with major impacts on the energy fluxes between phytoplankton and higher trophic levels (Stock *et al.*, 2014).

The increasing interest in primary production has brought about the development of new tools to measure chlorophyll *a* (Chl *a*) concentration as a proxy for phytoplankton abundance. However, such measurements are sparse and exist only for recent years. For example, even though satellite ocean colour sensors are currently useful for evaluating the spatio-temporal dynamics of global marine phytoplankton, these instruments have only been recording since 1978 (e.g., CZCS sensor; Hovis *et al.* 1980) thus there are less than four decades of Chl *a* records. Since then, numerous ocean colour satellite sensors have been deployed (e.g. SeaWiFS, MERIS, MODIS-Aqua, VIIRS; see Emberton *et al.* 2015 and references therein) to study phytoplankton dynamics. However, contradictory results have been reported on the way global ocean chlorophyll has changed over the last century (Gregg, 2005; Boyce *et al.*, 2010; Feng & Zhu, 2012), and global trends may not be in line with regional or local trends, where variations can be opposite (European Environment Agency, 2005). In this context, it is crucial to find new tools and methods to accurately quantify trends in marine phytoplankton dynamics at a defined location.

A recent study led by Poitevin *et al.* (2019) reported a relationship between the growth rate

of *Arctica islandica* (a long-lived bivalve) and local primary production near Saint-Pierre and Miquelon (south of Newfoundland in the NW Atlantic) that might be influenced by regional to global hydrographic (e.g., temperature, oceanography) and climatic (e.g., NAO, Atlantic Multi-decadal Oscillation) phenomena. Considering the findings of this study, it would be interesting to further explore this relationship using another specific proxy that is potentially linked to primary production.

For several decades, past and present primary production levels have been reconstructed using an array of biological and geochemical proxies archived in sediment (Dymond *et al.*, 1992; Seki *et al.*, 2004; Chmura *et al.*, 2004; Genovesi *et al.*, 2011). Muzuka & Hillaire-Marcel (1999) showed the influence of the Western Boundary Undercurrent in the Labrador Sea (Northwestern Atlantic Ocean) on the sedimentation rate of organic matter (from primary production), but on the scale of millennia. To deal with the problem of low temporal resolution of sediment cores (generally more than a decade), several biogenic archives have been investigated, e.g., foraminifera (see Katz *et al.* 2010, for review), corals (see Lea 2014, for review) and, more recently, bivalves (see Prendergast *et al.* 2017, for review). This latter archive allows the reconstruction of paleo-productivity because bivalves offer precise and high temporal resolution (sub-daily to annual; Rhoads & Pannella 1970). Shell growth occurs by periodic accretion of calcium carbonate layers. When the calcification pattern is well known, accurate formation dates can be estimated for each growth increment. Several minor and trace elements incorporated during shell calcification are also used as environmental proxies (e.g., Mg, Sr, Mn, Ba). Unlike corals and foraminifera, the strong biological control on the incorporation of these elements into the shell matrix makes interpretation of the elemental footprint difficult. Nevertheless, many studies have highlighted the potential of the Ba/Ca_{shell} ratio as an environmental proxy for primary production and phytoplankton dynamics (Stecher *et al.*, 1996a; Vander Putten *et al.*, 2000; Lazareth *et al.*, 2003; Thébault *et al.*, 2009a; Hatch *et al.*, 2013; Marali *et al.*, 2017b,a). Temporal variations in the Ba/Ca_{shell} ratio along the shell growth axis are characterized by a low, relatively constant background interrupted by sharp peaks that are often synchronous between contemporaneous specimens from the same locality. Stecher *et al.* (1996a) first related these peaks to phytoplankton blooms, suggesting that after a bloom, organic-rich decaying phytoplankton flocs lead to the formation of barite (BaSO₄) crystals (Dehairs *et al.*, 1980; Bishop, 1988). However, it is still unclear if these Ba/Ca_{shell} peaks are directly due to ingestion of Ba-rich phytoplankton or indirectly by intake of BaSO₄.

Here, we investigated temporal variations in the Ba/Ca_{shell} ratio in previously studied *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) shells collected in Saint-Pierre and Miquelon (SPM) (Poitevin *et al.*,

2019). Located at the boundary between the cold Labrador current (LC) and the warm Gulf Stream (GS) waters, this archipelago is an excellent site to capture changes in the climate and oceanography of the North Atlantic. Much attention has been paid to this bivalve mollusc, in particular because of its exceptional lifespan (maximum of 507 years recorded to date; Butler *et al.* 2013) and its status as one of the most effective archives for reconstructing marine environments and regional climate before instrumental data were available (see Schöne 2013, for a review). However, only a few studies (Schöne *et al.*, 2013; Marali *et al.*, 2017b) have examined the potential of skeletal barium as an environmental proxy and none of them focused on populations from the Northwestern Atlantic.

The objective of this study was to explore the dynamics of primary production and phytoplankton in the Northwestern Atlantic Ocean by coupling sclerochronological and geochemical approaches developed on a long-living bivalve, *Arctica islandica*. More specifically, we aimed (i) to test the methodology and propose a robust master chronology of the Ba/Ca_{shell} ratio covering the longest possible time period, and (ii) to assess the potential of the Ba/Ca_{shell} ratio as a cross-dating tool and as an environmental proxy. For the first point, we used the Ba/Ca_{shell} ratio instead of only age to cross-date contemporaneous specimens, for the second point, we compared geochemical data with remote sensing results. Finally, based on the results reported by Poitevin *et al.* (2019), we proposed (iii) to discuss phytoplankton dynamics in the Northwestern Atlantic where, according to our knowledge, this *Arctica islandica* master chronology of Ba/Ca_{shell} ratio is the northernmost and shallowest of this region. It represents a unique opportunity to elucidate the relationship between bivalves shell growth and multi-scale oceanographic parameters.

2. Methods

2.1. Study site

The French archipelago of Saint-Pierre and Miquelon is located off the southern coast of Newfoundland (NFL) near Cabot Strait (Fig. 2.25A and 2.25B). The oceanographic conditions in this region are influenced by the seasonality of the inshore and offshore branches of the Labrador Current (Han, 2005; Han *et al.*, 2008). Specimens of *A. islandica* were collected close to the southeastern shore of the Miquelon-Langlade isthmus (46°54'08"N; 56°17'26"W) (Fig. 2.25). All specimens were sampled alive by SCUBA divers at 14-15 m in depth on a sandy substrate in Sep-

tember 2016, September 2017, and July 2018 (Table 2.2). In addition, a dead, well preserved, shell was also collected at the same location in July 2018.

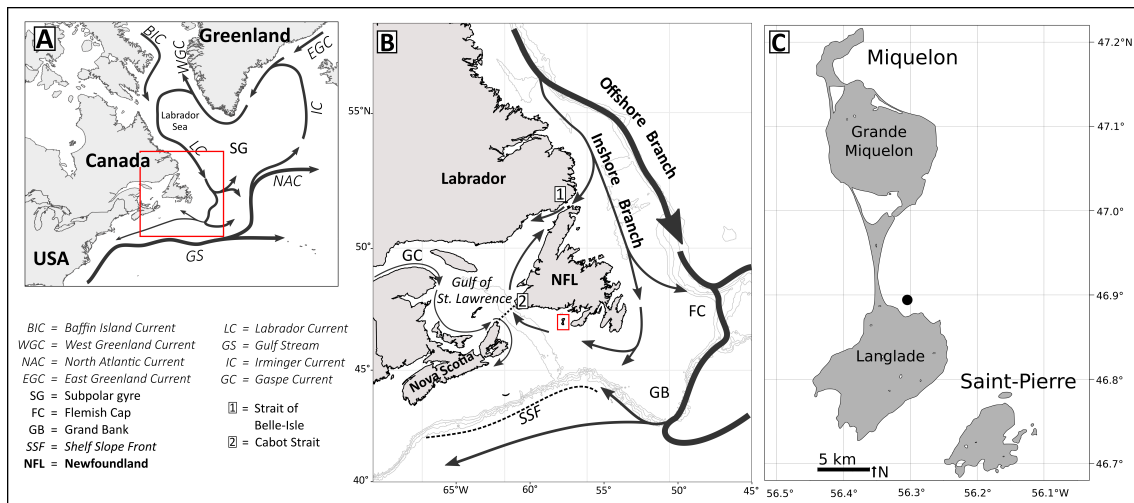


FIGURE 2.25 – Location of the Saint-Pierre and Miquelon Archipelago in the Northwestern Atlantic Ocean. (A) Major oceanographic surface currents. (B) Overview map of the inshore (thin line) and offshore (thick line) branches of the Labrador Current around the sampling area (red box). (C) Detailed map of the SPM archipelago. Black dot indicates the sampling site.

2.2. Preparation of shells

For all live-collected specimens, the soft tissues were removed shortly after collection. Shells were carefully cleaned with freshwater to remove sediment and remaining soft tissues and then air-dried. The left valve of each specimen was selected for all analyses except for specimen A140916, for which both valves were analyzed. The shell was covered from the umbo to the ventral margin along the axis of maximum growth with a thick, 1 cm wide layer of quick-drying metal epoxy resin (Araldite Metal, Huntsman Advanced Materials) to protect the shell from breaks during sectioning. Two 1 mm thick radial cross-sections (“mirror” cross-sections) were then cut along the axis of maximum growth using a low-speed precision saw (Struers, Secotom-10; rotation speed 500 rpm; feed speed 200 $\mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) equipped with a 600 μm thick diamond-coated blade continuously cooled by water. Both sections were glued onto glass slides, ground with 1200 then 2500 grit wet-table carborundum paper, then polished with a polishing cloth and a 1 μm diamond liquid (Escil) on a grinding turntable (Struers, TegraPol-25). To remove residual diamond liquid and/or abrasive material, cross-sections were cleaned with deionized water and dried between each grinding/polishing step to reduce scratches and the chance of contamination. One of the two mirror cross-sections was used to study growth rate and the other for geochemical analyses (Fig. 2.26A).

Table 2.2 – Summary of shells used in this study: shell Id, hatch, year of death, age (y) and collection date. Asterisks indicate shells used in Poitevin *et al.* (2019).

Shell ID	Hatch	Death	Age	Sampling date
A030718	1959	2004	44	July 2018
A040916*	1892	2016	122	September 2016
A050718	1953	2018	63	July 2016
A060916	1972	2016	42	September 2016
A100916*	1955	2016	59	September 2016
A140917	1900	2017	115	September 2017
A140916*	1928	2016	86	September 2016
A210916*	1902	2016	112	September 2016
A250916*	1923	2016	91	September 2016
A690916	1971	2016	43	September 2016
A710916	1970	2016	44	September 2016
A890916*	1945	2016	69	September 2016
A1050916*	1913	2016	101	September 2016
A1100916*	1959	2016	55	September 2016

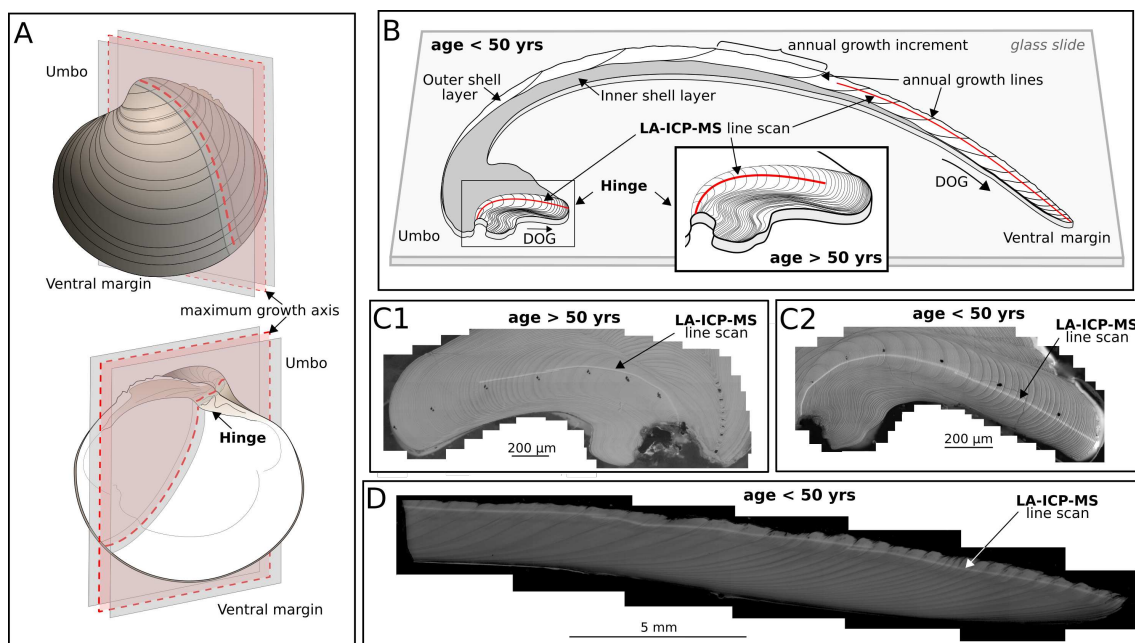


FIGURE 2.26 – (A) Representation of the three different cut axes selected to produce two mirror cross-sections, one used for sclerochronology and the other for geochemical analyses. Red dashed lines indicate the maximum growth axis on which growth increment width measurements and geochemical analyses were performed. (B) Drawing of a shell cross-section along the maximum growth axis. Red lines represent the LA-ICP-MS line scans. Only the first two thirds of the hinge plate (HP) were analyzed in specimens older than 50 years old. For specimens less than 50 years old, the whole HP was analyzed along the maximum growth axis, along with the last third of the outer shell layer (OSL). (C1) Image of the HP of an old specimen (shell ID A250916, Table 2.2). (C2) Image of the HP of a young specimen (shell ID A710916, Table 2.2). (D) Image of the ontogenetically older portion of the OSL of a young specimen.

2.3. Sclerochronological analysis

A standardized growth indices (SGI) master chronology based on 32 specimens of *A. islandica* collected in 2016 was presented in Poitevin *et al.* (2019). For this study, we enhanced this database by adding six individuals collected at the same location in 2017 and 2018. Construction of the chronology is described in Poitevin *et al.* (2019); here, we only present the method used to complete the master chronology. Briefly, to age specimens, shell cross-sections were immersed in Mutvei's solution (Schöne *et al.*, 2005a) for 1 h at ambient temperature to improve visualization of annual growth lines. After gentle rinsing and drying, stained cross-sections were observed under reflected light (Zeiss, KL 2500 LCD). Digital images were taken with an AxioCam MRc5 installed on a Zeiss Lumar.V12 stereomicroscope equipped with a motorized stage (30x magnification), and then processed with ImageJ software to measure annual increment width. Age determination was made in the OSL for all specimens, as presented by Poitevin *et al.* (2019). Several specimens were then selected as a function of their age for the purpose of this study.

2.4. Geochemical analyses

Fourteen specimens were analyzed with a Nu Attom high-resolution inductively coupled plasma mass spectrometer (HR-ICP-MS) coupled to a Photon-Machines G2 laser ablation system (noted LA-ICP-MS thereafter) at the Research Centre on the Dynamics of the Earth System (GEOTOP), Université du Québec à Montréal (UQAM). Chemical element analysis was performed in line scan mode along the maximum growth axis. Prior to analysis, shell cross-sections were pre-ablated (to generate a clean surface) using a spot diameter of 150 μm and a scan speed 100 $\mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$. The analysis was performed using a spot diameter of 65 μm and a scan speed of 10 $\mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$. Measurements were acquired every 0.41 s, corresponding to an integrated step of around 5 μm . During acquisition, signal intensities were recorded for ^{135}Ba and ^{43}Ca . The intensity of ^{135}Ba was systematically normalized against the ^{43}Ca signal (internal standard) to correct for laser beam energy drift, focus variation at the sample surface, and ICP-MS detection drift. The glass reference material NIST SRM 612 was used as a calibration standard whereas NIST SRM 614 was analyzed to check the calibration (Jochum *et al.*, 2011). Data processing (including instrumental drift correction and normalization) was performed using the IOLITE (<https://iolite-software.com/>) package (Hellstrom *et al.*, 2008; Paton *et al.*, 2011) which operates within Igor Pro (<http://www.wavemetrics.com>). $\text{Ba}/\text{Ca}_{\text{shell}}$ ratios are expressed in $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$.

2.5. Ba/Ca_{shell} ratio time series

Measurements of the Ba/Ca_{shell} ratio were performed using one of two methods, depending on the age of the shell. For each shell aged less than 50 years, the whole HP and the last 1/3 of the OSL were analyzed. For older specimens (> 50 years), analyses were restricted to the first 2/3 of HP (i.e., around 25 years of growth; Fig. 2.26B).

To allow a better comparison between Ba/Ca_{shell} ratios of different annual increments and different shells, each signal was resampled to remove the ontogenetic effect, so that each sample represented the same amount of time. Because growth rate decreases with age, the number of data points per annual increment also decreases towards the ventral margin when the spot size is kept constant (65 μm), resulting in variable temporal resolution along the shell growth axis. To circumvent this issue, Ba/Ca_{shell} measurements were separated using shell growth increments as a calendar dates and then fitted with a cubic spline; the curve was re-sampled so that 50 data points were available for each annual increment for all shells. Re-sampling was performed using the AnalySeries software version 2.0.4 (Paillard *et al.*, 1996). Each Ba/Ca_{shell} ratio was then smoothed using a running mean of 10 points. To avoid possible signal contamination via metal epoxy or glue, the first and last years of each sample were removed from the dataset.

2.5.1. Intra- and inter-individual reproducibility

To create a robust master chronology, the reproducibility of the Ba/Ca_{shell} ratio was tested using two strategies. First, the Ba/Ca_{shell} signal from the left valve HP was compared to the right valve HP for the same specimen (shell A140916; Table 2.2). Second, the Ba/Ca_{shell} ratio of shell A710916 was analyzed in both the HP and OSL from the right valve. Furthermore, to assess the synchrony between inter-shell Ba/Ca_{shell} values, HPs were selected according to their age so that there were overlaps of more than two years between samples. To easily compare inter-shell signals, the temporal alignment was done by re-sampling fifty-points-a-year signals as explained above (i.e., signals from the same year can be easily compared with each other). We assumed here that each point from the re-sampled signals from a same individual represents exactly the same calcification duration, thus parts of a same shell theoretically have the same growth speed.

2.5.2. Construction of the Ba/Ca_{shell} master chronology

We selected the HP because it is well preserved : compared to the OSL, it does not undergo attacks by euendoliths or erosion, and it is also less fragile. Some specimens previously analyzed for shell growth patterns by Poitevin *et al.* (2019) were selected according to their ages to get the longest continuous record of Ba/Ca_{shell} (Table 2.2). To obtain the best temporal resolution, only the first 10-25 years of life were analyzed for the Ba/Ca_{shell} ratio, except for younger specimens (Fig. 2.26), and then assembled with a minimum overlap of two years. To fill some gaps in this record, two additional specimens collected in July 2018 were also analyzed.

To construct the master chronology, the mean per year of the maximum Ba/Ca per specimen was calculated to obtain a annually-resolved Ba/Ca_{shell} master chronology (Table 2.2). In addition, the synchrony of the maximum Ba/Ca_{shell} per year per individual was tested to assess the statistical robustness of the master chronology. To test the potential of Ba/Ca as a cross-dating tool, the “leave-one-out” principle was applied : one sample was removed from the data set ranked by age, and this sample with an assumed unknown hatch date was reinserted where the correlation between the Ba/Ca signal and the data set was the best. A hatch date was then obtained and compared to the actual one.

2.6. Instrumental data

The Ba/Ca_{shell} ratio has often been considered to be influenced by an environmental driver, although what this could be is not clear. Here, we focused our effort on the link between the Ba/Ca_{shell} ratio record and phytoplankton dynamics because several studies have proposed this hypothesis (Stecher *et al.*, 1996a; Vander Putten *et al.*, 2000; Lazareth *et al.*, 2003; Thébault *et al.*, 2009a; Hatch *et al.*, 2013; Marali *et al.*, 2017b). We focused on satellite Chl *a* measurements because no in-situ Chl *a* data are available for the sampling area. We used data from the Ocean GlobColour web site (<http://hermes.acri.fr/>) between 1998 and 2016 that have a monthly resolution. Two areas of interest were selected : Northwestern Atlantic (40-66°N, 40-60°W) and a smaller rectangle containing our study site (47°18'45"N-46°36'14.976"N, 56°03'44.999"W-56°38'44.987"W), referred to here as the local scale. Annually-resolved Ba/Ca_{shell} values from our master chronology were compared with monthly Chl *a* data.

Poitevin *et al.* (2019) showed that the growth rate of *A. islandica* from the Northwestern Atlantic is linked to climate variations such as the NAO. Furthermore, they highlighted a correlation

between the growth rate of SPM *A. islandica* and local Chl *a* concentration measured by satellite sensors which may be linked to ocean decadal oscillations. Thus, to see if Ba/Ca is a potential proxy for phytoplankton dynamics, our Ba/Ca_{shell} master chronology was compared with annual mean values of decadal and multi-decadal time-scale climatic indices : the NAO (Hurrell & Deser, 2010) and the AMO (Schlesinger & Ramankutty, 1994). NAO data were extracted from the Climatic Research Unit (University of East Anglia, UK), and annual AMO data were extracted from the NOAA Earth System Research Laboratory (USA).

2.7. Statistical analysis

To assess the reproducibility and the synchrony between individual signals of Ba/Ca_{shell}, a linear regression was used to calculate the coefficient of determination with an associated *p*-value. The correlation coefficient was calculated using the Pearson's product-moment correlation on a 10-point running mean. A pairwise matrix correlation was calculated from the annual maximum values of Ba/Ca_{shell} from each shell with a common growth period. Robustness of the Ba/Ca_{shell} master chronology was assessed through calculation of EPS (Expressed Population Signal) using the dplR package (<https://CRAN.R-project.org/package=dplR>). Correlation coefficients were calculated between the annually-resolved Ba/Ca_{shell} master chronology, the different ocean oscillation indices, and the Chl *a* concentration from the two selected areas. Spatial correlation maps were produced to visualize the significant correlation between the master chronology and monthly Chl *a* measured by satellite sensors from the selected Northwestern Atlantic area.

3. Results

The Ba/Ca_{shell} time-series show a flat background interrupted by sharp peaks (Figs. 2.27-2.29). Peaks (1 or 2 per year) usually appear in the first half of the growth increment, sometimes right after a growth line. However, some increments do not show any peaks. Unless specified, all results specific to Ba/Ca_{shell} signals arise from the calculation of a 10-point running mean.

3.1. Intra-individual Ba/Ca_{shell} time series reproducibility

The Ba/Ca_{shell} ratio measured from the same individual from two different parts (right vs. left valves or HP vs. OSL) show similar contemporaneous variations (Figs. 2.27-2.28). HP analyses of

TABLE 2.3 – Results of Pearson’s product-moment correlation (r) and linear regression analysis. Each result came from the comparison between parts of a specimen where a 10-pt running mean was applied. A coefficient of determination (R^2) and the associated p -value were calculated for different time periods.

Sample comparison	Years	r	R^2	p -value
A140916_LV vs A140916_RV	all	0.92	0.84	<0.001
A710916_HP vs A710916_OSL	all	0.59	0.35	<0.001
	1981-2003	0.78	0.61	<0.001
	2004-2016	0.33	0.10	<0.001
Annually resolved :	1981-2016	0.83	0.67	<0.001
Ba/Ca _{shell} vs A710916_OSL	1981-2003	0.87	0.75	<0.001
	2004-2016	0.90	0.79	<0.001

shell A140916 revealed that the left valve record did not go back as far as the right one (1931 and 1929, respectively) (Fig. 2.27). Signals were highly reproducible between the two valves from the same specimen ($R^2 = 0.84$, p -value < 0.001; Table 2.3). Reproducibility was also observed between HP and OSL ($R^2 = 0.35$, p -value < 0.001; Fig. 2.28; Table 2.3). While the OSL and HP signals showed obvious co-variations between 1981 and 2003 (i.e., 2003 is when peaks started to cover more than one year), the match was poor from 2004 to 2016. HP peaks in the 2004-2016 period became broader and the background level progressively increased until the ventral margin (i.e., maximum growth of the shell) while OSL peaks were still well defined with no change in the background level. Nevertheless, these two signals clearly follow the same overall trend (Fig. 2.28). Between 1981 and 2003, the reproducibility was higher than for the entire time period ($R^2 = 0.61$; $R^2 = 0.35$, respectively; Table 2.3); the coefficient was lower for the 2004–2016 period but still significant ($R^2 = 0.1$, p -value < 0.001; Table 2.3).

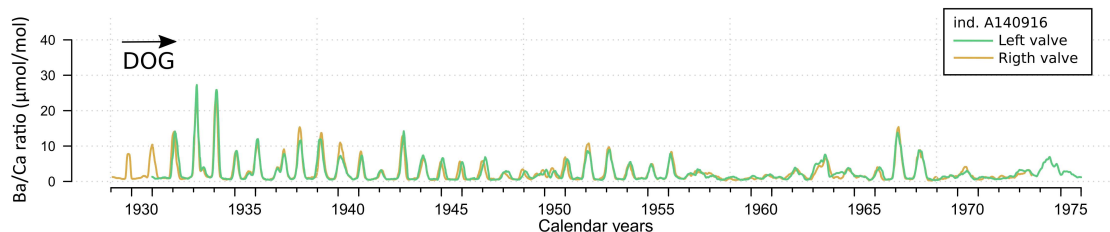


FIGURE 2.27 – Comparison of the Ba/Ca_{shell} ratio between the right valve (orange) and the left valve (green) from the same individual (shell ID A140916). DOG : Direction of Growth.

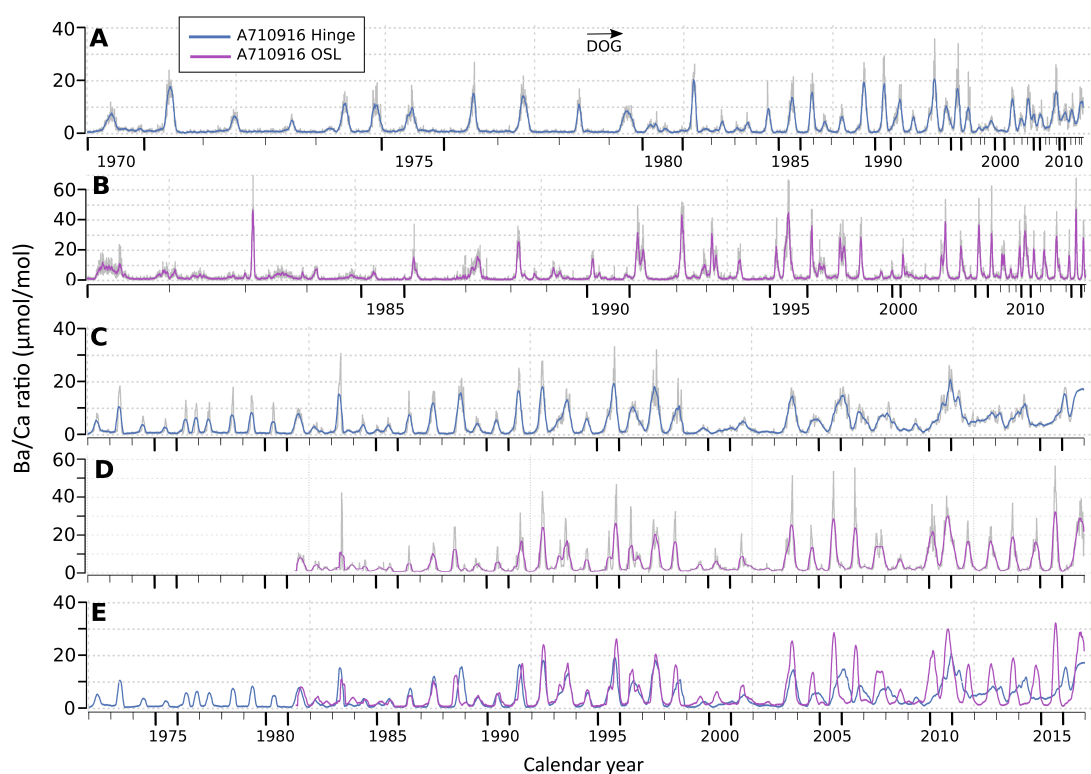


FIGURE 2.28 – Temporal variations of the Ba/Ca_{shell} ratio from HP and OSL from the same specimen (shell A710916). (A) 10-pt running mean (blue line) of the raw Ba/Ca_{shell} data (grey line) measured in HP. (B) 10-pt running mean (purple line) of the raw Ba/Ca_{shell} data (grey line) measured in OSL. (C, D) Same data presented after re-sampling with AnalySeries software to give the same weight to each annual increment. (E) Superposition of re-sampled Ba/Ca_{shell} ratios from HP and OSL, highlighting the offset between these time series from 2003 on.

3.2. Ba/Ca_{shell} synchrony between HPs from different specimens

Ba/Ca_{shell} variations from the HP of 14 individuals are shown in Figure 2.29. Only the first 10 to 25 years of life were analyzed for specimens older than 50 years unlike younger specimens, where the whole HP was analyzed. Shell records overlapped by 2 to 43 years, except for three periods of time where only one shell was analyzed (Fig. 2.30). Overall, the HP Ba/Ca_{shell} ratio of these 14 specimens ranged from 0.26 to 27.84 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$. Ba/Ca_{shell} variations of contemporaneous specimens were very similar in both the timing and magnitude of the DOG peaks, as well as for the background levels. Pairwise correlations of annual maximum Ba/Ca_{shell} ratios for common growth periods were high, with a mean of 0.79 except for two coefficients where the correlations were negative (shells A140916 vs. A210916, shells A690916 vs. A050718; Fig. 2.30). When at least three common years of shell growth were compared, all correlation coefficients were positive and statistically significant (p -value < 0.01) when the common period was at least four years. Correlations between individuals <50 -years-old (shell IDs A710916, A690916, and A060916, for which the whole HP was analyzed) were

still significant, with a mean of 0.8 ± 0.03 , even if the Ba/Ca_{shell} record was not clear for the last years of growth (2003-2016). A mean of all Ba/Ca_{shell} signals was calculated, showing that the average Ba/Ca_{shell} variations from 1893 to 2016 ranged from 0.388 to $24.52 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$.

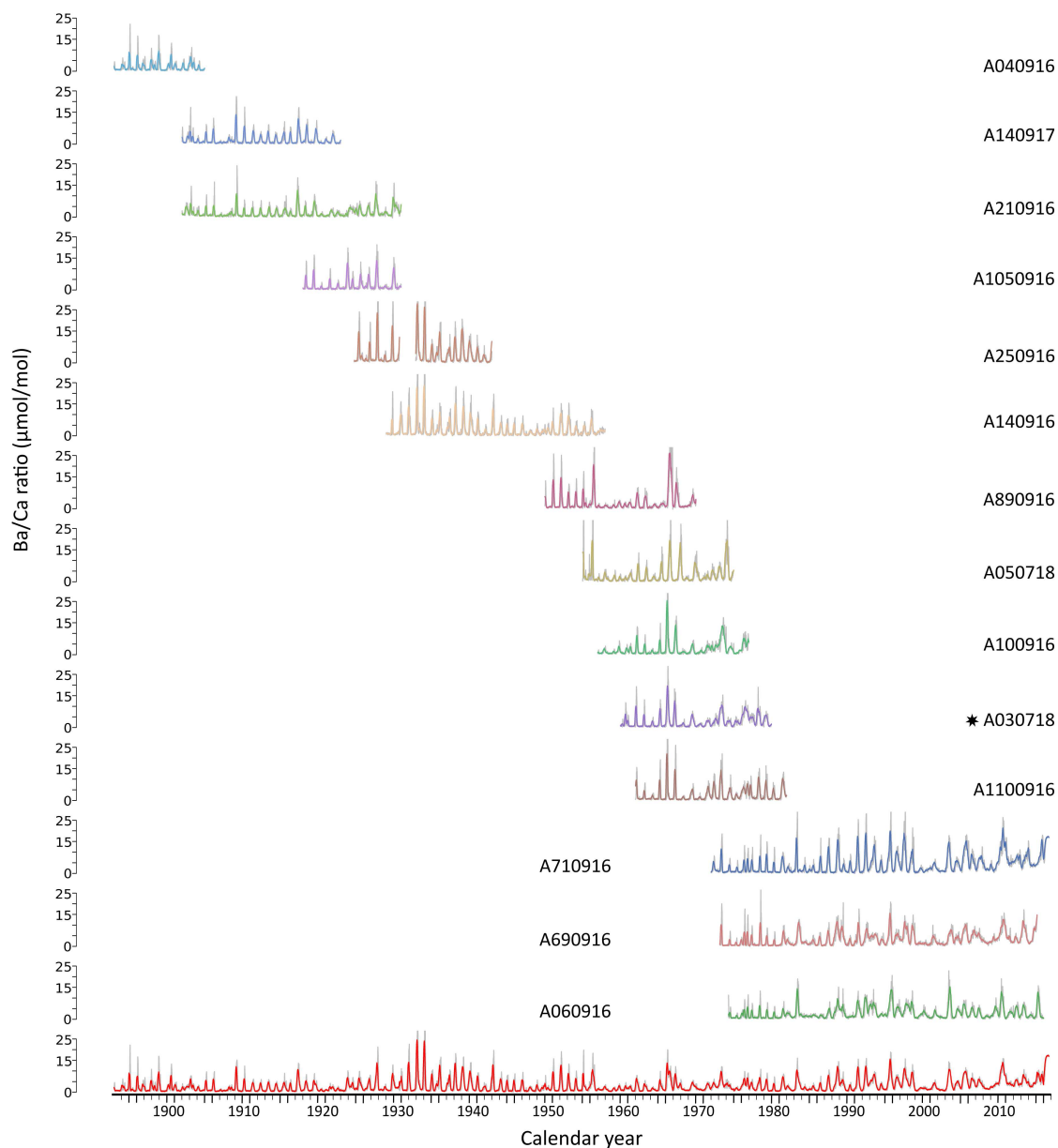


FIGURE 2.29 – Ba/Ca_{shell} records in HPs of 14 individuals, arranged according to their hatch year. The bottom red curve represents the mean of all 14 specimens. For each individual, re-sampled data (50 measurements per year) are represented by the grey line while the 10-pt running mean is displayed in colour. The specimen marked with a black asterisk was already dead when collected (shell ID A030718).

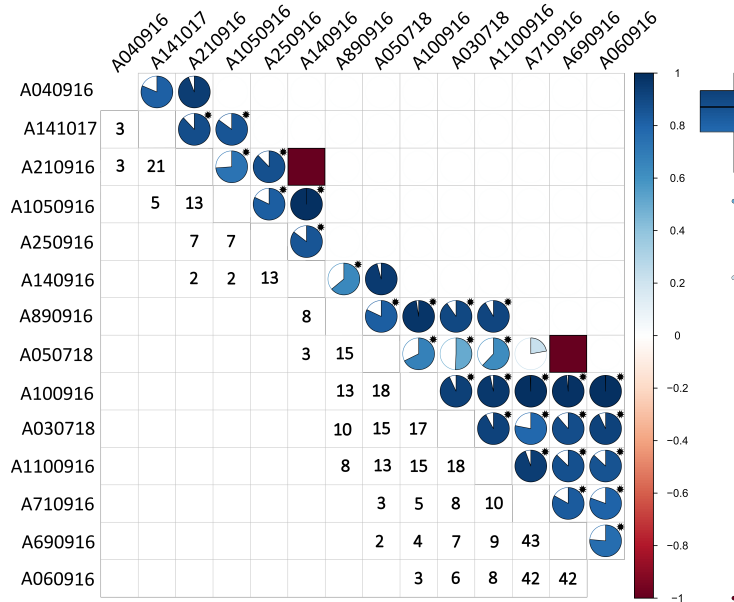


FIGURE 2.30 – Pairwise correlation matrix between annual maximum Ba/Ca_{shell} ratios for common growth periods of the 14 individuals, and boxplot of correlation coefficients. The upper triangle represents correlations by pie charts in a positive correlation case and square for a negative one, and the lower triangle displays the duration of the common growth period (in years) used to calculate the correlation coefficient. Percentage of fill and colour indicate the strength of correlation (e.g., full square of dark red for a negative correlation -1 and full circle of dark blue for a positive correlation +1). Correlations marked with black asterisks have significant *p*-values ($\alpha = 1\%$).

3.3. Annually-resolved master chronology of Ba/Ca_{shell}

The synchrony of Ba/Ca_{shell} signals between samples allows us to propose an annually-resolved master chronology of Ba/Ca_{shell} from 1893 to 2016. The averages of all maximum Ba/Ca_{shell} for each year were calculated (range : 1.26 to 25.35 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$; Fig. 2.31). Given that the HP Ba/Ca_{shell} peaks of the three youngest individuals were poorly defined and broader between 2004 and 2016 (Fig. 2.29), the master chronology was created by clustering the Ba/Ca_{shell} ratios measured in HPs of the 14 specimens until 1980 and in the OSL of shell A710916 from 1981 onwards. Indeed, knowing that the maximum Ba/Ca_{shell} ratio per year from the HP of shell A710916 overlapped perfectly with the annually-resolved Ba/Ca_{shell} without A710916 and that, as indicated by linear regression, the annually-resolved Ba/Ca_{shell} and the maximum annual OSL Ba/Ca_{shell} were highly reproducible (Table 2.3), OSL Ba/Ca_{shell} values can replace HP values. EPS values were calculated only for HPs and showed values higher than the 0.85 threshold for most year, except for time periods with only one shell. The Ba/Ca_{shell} master chronology tends to increase around 1980 onwards with a bump starting around 1925 to 1948 with higher values in 1933 and 1934. Despite these increases, the master chronology tends to remain in the range of 1.26 to 16.16 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ from 1893 to 1985. The increase period since 1977 shows two strong declines from 1999 to 2002 and in 2008.

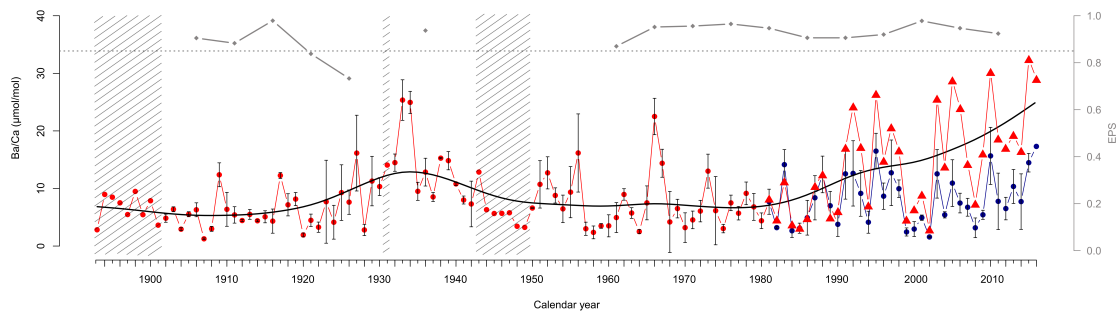


FIGURE 2.31 – Annually-resolved Ba/Ca_{shell} master chronology in red built with HP data until 1980 (filled red circles) and with OSL data from 1981 onwards (filled red triangles). Annually-resolved Ba/Ca from HP only (filled circles) are shown in red from 1893 to 1980 and in blue starting from 1981. Standard deviations are represented by vertical black lines. Striped zones represent the three periods with only one HP. EPS values for HP data are displayed in grey diamond connected by solid lines; the dotted line shows the 0.85 threshold. EPS values were calculated using eight-year window and three-year window overlaps. Trend (smooth spline with 10 degrees of freedom) of the annually-resolved Ba/Ca_{shell} master chronology is indicated by a solid black line from 1983 to 2016.

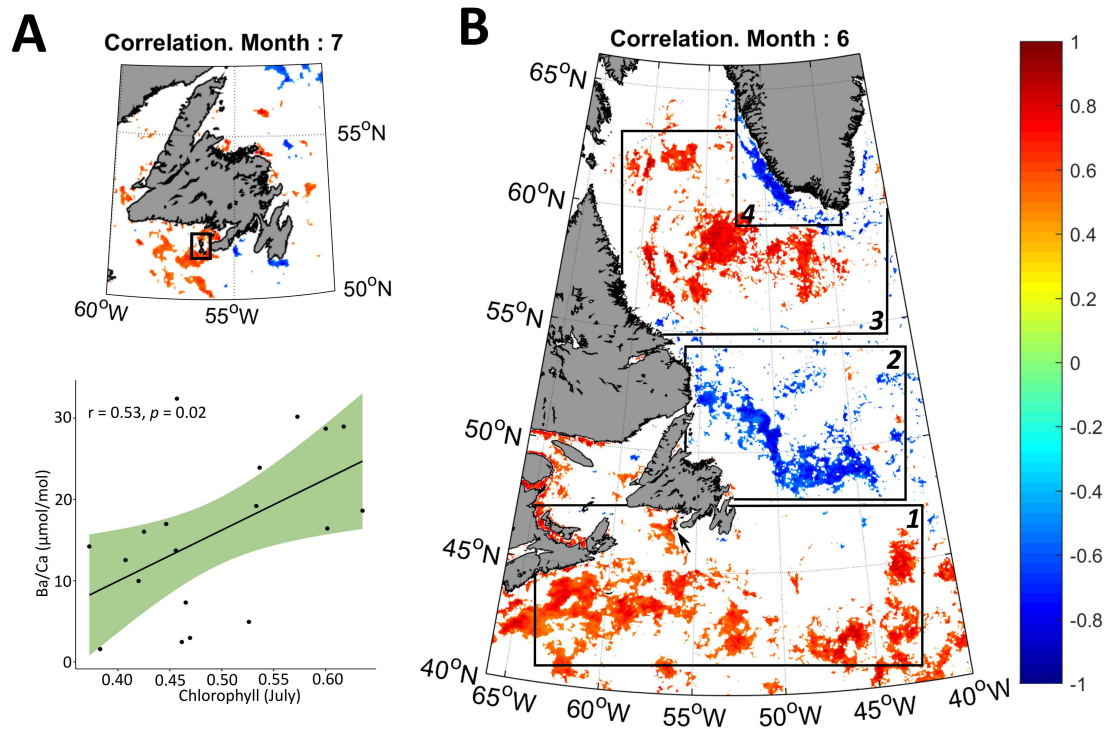


FIGURE 2.32 – Correlation between the annually-resolved Ba/Ca_{shell} master chronology (i.e., OSL of shell A710916) and the average chlorophyll *a* concentration in June and July. (A) Zoom in on the spatial correlation map for July and correlation between monthly mean of surface chlorophyll and the master Ba/Ca_{shell} master chronology around SPM (local scale indicated by the black square) in July (common period : 1998-2016). (B) Spatial correlation maps in June (area : 40-66°N / 40-60°W; period : 1998-2016). Only statistically significant correlations ($\alpha = 5\%$) are represented. White areas indicate either a lack of chlorophyll *a* data or non-significant correlations. The black arrow points towards the SPM archipelago (close to the sample site). Delineated regions are south of Newfoundland (region 1), northeastern of Newfoundland (region 2), center of the Labrador Sea (region 3) and southwestern of Greenland (region 4).

3.4. Biological and physical effects on the master chronology

3.4.1. Temporal dynamics of chlorophyll *a* concentration

To estimate the potential of Ba/Ca_{shell} ratio as a proxy for phytoplankton dynamics, we compared local and large-scale (see section 2.6 for details) concentrations of Chl *a* and Ba/Ca_{shell} in *A. islandica* specimens collected in SPM. Between 1998 and 2016 (common period for remote sensing data and shell records), the annually-resolved Ba/Ca_{shell} values were significantly correlated with the surface Chl *a* concentration. Correlation was positive ($r = 0.53$; $p = 0.02$) around SPM (local scale) for July (Fig. 2.32A). In the Northwestern Atlantic (large scale), correlations were positive in June and July close to SPM, in the South of Newfoundland (region 1) and in the central Labrador Sea (region 3). Interestingly, the magnitude of Ba/Ca_{shell} peaks was positively correlated in May and negatively correlated in June with Chl *a* concentration in the cold waters along the Labrador and Newfoundland shelf (region 2), and along the southwest coast of Greenland (region 4) (Fig. 2.32B).

3.4.2. Climate variations

Ocean oscillation indices were compared to the annually-resolved Ba/Ca_{shell} master chronology and correlation coefficients were calculated. A statistically significant negative correlation was found with NAO (1893-2016 : $r = -0.24$, p -value < 0.01 ; 1998-2016 : $r = -0.54$, p -value = 0.016) while our master chronology was significantly and positively correlated with AMO (1893-2016 : $r = 0.44$, p -value < 0.001 ; 1998-2016 : $r = 0.52$, p -value = 0.024). When AMO was in positive phases and NAO in negative one, the magnitudes of the Ba/Ca_{shell} peaks were higher.

4. Discussion

4.1. Methodological aspect

4.1.1. Assessment of the intra-shell reproducibility of Ba/Ca_{shell} signal

Over the past decade, barium incorporation into bivalve shells has been the subject of numerous studies, especially on short-lived bivalves such as scallops (*Comptopallium radula*; Thébault *et al.*

2009a, *Pecten maximus*; Gillikin *et al.* 2008), clams (*Saxidomus gigantea*; Gillikin *et al.* 2008, *Ruditapes philippinarum*; Poulain *et al.* 2015), or on juvenile specimens of long-lived species such as *Tridacna gigas* (Elliot *et al.*, 2009) and *Arctica islandica* (Schöne *et al.*, 2013), and more recently on ontogenetically old long-lived *A. islandica* (Marali *et al.*, 2017b). However, only a few studies compared the Ba/Ca_{shell} signal from the same specimen to test for the intra-individual variability (Elliot *et al.*, 2009; Marali *et al.*, 2017a). Elliot *et al.* (2009) analyzed the OSL, the inner shell layer and the HP of the giant long-lived *Tridacna gigas* and found similar signals, although analyses were performed only on young specimens (17-22 years old). More recently, Marali *et al.* (2017a) demonstrated the high reproducibility of HP signals by re-analyzing the HP of an old *A. islandica* specimen after re-polishing of the shell surface that had previously been laser ablated. In our study, we highlight the reproducibility of Ba/Ca_{shell} between two structures of a same specimen. Geochemical records in the HP, whether cut from the left or the right valve, were highly reproducible within a specimen. We found the same result when comparing Ba/Ca signals from the OSL and HP of a same individual. These findings suggest a similar time period of calcification of the right and left valves for the HP and OSL with the same mechanism. Indeed, the OSL and the HP are biomineralized at the same site of shell formation (i.e., fluid-filled outer extrapallial space) by the outer extrapallial fluid (Crenshaw, 1980; Schöne & Surge, 2012). Reproducibility of Ba/Ca_{shell} between OSL and HP highlights the lack of relationship between shell growth rate and the Ba/Ca record : even though the OSL grows much faster than the HP, the Ba/Ca_{shell} peak magnitudes are equivalent. The lack of a significant difference in the geochemical signals archived in the left and right parts is crucial because it indicates that empty single valves collected on the seafloor can be incorporated into a master chronology without any bias. This offers the opportunity to extend such a geochemical record even further into the past without worrying about the chirality of the valve. Selecting the OSL or the HP for geochemical analyses does not influence the final record : both parts incorporate barium in a similar way. Thus the decision to choose any part of the shell need only be based on technical or economic considerations.

4.1.2. Potential reasons for a decrease in synchrony with age

Sclerochronological investigations usually seek shell parts that provide the most complete and precise (i.e., high resolution) record. The use of the HP generally ensure perfect preservation of the record (e.g. limited attacks by euendoliths, reduced bioerosion and virtually no chance of breakage) and reduces work time and analytical costs. Because of its size (e.g. six times smaller than the OSL in *A. islandica* specimens from SPM), the temporal resolution of the geochemical record is

lower than in the OSL. A flat background and sharp peaks are common Ba/Ca_{shell} features in the HP and OSL. However, LA-ICP-MS analyses in our shells carried out in the HP resulted in lower Ba/Ca_{shell} ratios and less well-defined peaks in comparison with the OSL because of time averaging. This phenomenon leads to a decrease in reproducibility between HP and OSL that results from the progressive signal separation over time (Fig. 2.28; Table 2.3). Elliot *et al.* (2009) showed no such difference between HP, OSL, and inner shell layer, probably because they worked on a giant species that reaches 1.5 m in length with a lifespan of 100 years. The annual width increments of the giant clams are therefore not comparable with those in *A. islandica*, which has a substantially slower growth rate. Ba/Ca_{shell} peaks in *A. islandica* HP would very likely be similar in magnitude to those in the OSL if the measurements were not slightly averaged due to the laser spot size and the growth rate difference between HP (in which time is condensed) and OSL (Fig. 2.28).

Likewise, Ba/Ca_{shell} peaks from slower growing (old) parts become broader and the background level tends to increase, especially with ontogenetically old specimens. Gillikin *et al.* (2006) attributed these fluctuations of Ba/Ca_{shell} background levels in *Mytilus edulis* to salinity. However, their study was performed in estuaries where salinity fluctuations are high compared to our study site where freshwater inputs are limited and salinity remains almost constant (31.42 ± 0.03 ; Poitevin *et al.* 2018). More recently, Marali *et al.* (2017a), working on old *A. islandica* specimens, rejected the hypothesis of a physiological aging effect on background Ba/Ca_{shell}. They suggested that the sampling resolution was not sufficient to separate peaks from background when increments become smaller than the laser spot size (signal smearing) due to time averaging. Our results agree with their findings. We propose that limited time averaging can only be achieved by selecting the best balance between the width of annual increments (because wide increments provide better temporal resolution) and the diameter of the laser beam (large beams lower the detection limits of the ICP-MS whereas small ones increase the temporal resolution). Ways to avoid signal smearing are then (i) to reduce the spot size as the laser moves towards ontogenetically older parts and/or (ii) to analyze only the first years of life of old specimens. Here, we chose the latter solution and so selected specimens with overlapping lifespan and only analyzed the first decades of HP growth to focus on annual increments far wider than the laser spot diameter. This strategy allowed us to generate a continuous, 124-year-long chronology of high-resolution Ba/Ca_{shell} ratio.

4.1.3. Profile of Ba/Ca_{shell} as a new cross-dating tool

Cross-dating techniques come from dendrochronology and are applied to shell growth increment width data. Cross-dating ensures that each annual increment is assigned its exact year of calcification through a comparison of narrow and wide increments patterns among shells from the same population. It is then useful to correct errors arising from missed or falsely identified increments (Douglass, 1941; Stokes & Smiley, 1968; Wigley *et al.*, 1987). However, in bivalve sclerochronology, cross-dating is still a challenge. The EPS threshold is difficult to reach with a limited sample depth. Construction of a robust, annually-resolved master chronology requires “ideal” samples with clearly developed annual growth patterns and an experienced reader. Because of high inter-individual synchrony and the reproducibility of annually-resolved Ba/Ca_{shell} time series demonstrated in this study, we strengthen the concept proposed by Marali *et al.* (2017b) to use Ba/Ca_{shell} as a new cross-dating tool. Indeed, annual Ba/Ca_{shell} time-series can be used (i) to cross-validate the result of cross-dating based on increment width, (ii) to check whether lifespans of different specimens overlap, and (iii) to determine if a dead-collected specimen matches an existing master chronology and therefore identify its dates of hatch and death.

A statistically robust master chronology built on shell growth increment width generally requires many “ideal” specimens. The SGI master chronology built by Poitevin *et al.* (2019), whose shells were used in this paper, needed at least seven shells to reach the EPS threshold of 0.85. Occasionally, the minimum required sample depth has been found to be four shells (Estrella-Martínez *et al.*, 2019). In our study, sufficient statistics were provided with only two shells. In concrete terms, we highlight the relevance of barium-based cross-dating to improve EPS values with only a few specimens and therefore a drastically decreased sampling effort.

4.2. Environmental control on Ba/Ca_{shell}

The high inter-individual reproducibility of Ba/Ca_{shell} profiles strongly indicates the existence of an environmental driver controlling the incorporation of barium in shells. In the case of coastal water bivalves, two factors have been proposed : (i) the input of terrigenous Ba coming from riverine and freshwater inputs and (ii) the input of biogenic Ba coming from phytoplankton blooms.

4.2.1. Potential influence of the St. Lawrence River

Our study site is located 6 km away from the mouth of Belle-Rivière, the main river of SPM. We cannot exclude that this small watershed (i.e., length of the river corridor = 13 km ; watershed surface <500 km² transports terrestrial material, including terrigenous barium, to the SPM coastal zone. However, because the size of the watershed is small and the geology mainly consists of volcanic and sedimentary rocks, the release of barium from chemical and/or mechanical weathering is probably weak and constant at the scale of *A. islandica* lifespans. In addition, the role of the St. Lawrence River, one of the biggest rivers in North America and located several hundred of kilometers away at Quebec City has also been explored. Poitevin *et al.* (2019) reported the lack of a significant correlation between shell growth rate and the St. Lawrence River inflows. Here, we tested this relationship on the Ba/Ca_{shell} master chronology and also found no significant correlation. Freshwater discharge from the St. Lawrence plays a dominant role in driving circulation over the northwestern Gulf of St. Lawrence (Sheng, 2001). Near the mouth of the St. Lawrence estuary, upstream inflow and upwelling water from the northwestern Gulf generate a jet-like feature known as the Gaspé Current (Fig. 2.25A). The Gaspé Current is a buoyancy-driven coastal jet that flows seaward along the coast of Gaspé Peninsula, moving warmer and brackish water to the Baie des Chaleurs and then to the southeastern Gulf, with a lag a several months. This current never reaches the SPM archipelago (Galbraith *et al.*, 2017).

4.2.2. Relationship with phytoplankton dynamics

Previous studies associated shell Ba concentration with Ba-rich phytoplankton (mostly diatom species); these phytoplankton can be directly ingested by filter-feeding bivalves (Stecher *et al.*, 1996a). Alternatively, barium, under the form of barite crystals (BaSO₄) after its reaction with SO₄, can be passively incorporated. The establishment of anoxic conditions in decaying diatom aggregates promotes this reaction (Vander Putten *et al.*, 2000; Lazareth *et al.*, 2003). To our knowledge, there are no available data on the growth period of *A. islandica* or other bivalve shells in SPM. The closest location with relevant data lies south of the Gulf of Maine, on the Nantucket Shoals, where Weidman & Jones (1994) reported that *A. islandica* produces shell monitoring the environment from May to December. Given (i) that seawater temperature variations are very similar on the Nantucket Shoals and in SPM (Weidman & Jones, 1994; Poitevin *et al.*, 2018), and (ii) that Ba/Ca_{shell} maxima occur in the first third or first half of annual growth increments (Fig. 2.28), Ba/Ca_{shell} peaks are likely produced in early summer (around June-July). Therefore,

we compared Chl *a* data obtained by remote sensing for June and July with our annually-resolved Ba/Ca_{shell} master chronology. Our goal was to compare variations in surface Chl *a* data with Ba/Ca incorporated into *A. islandica* shells at a local scale (i.e., around SPM) and then at a much larger scale (i.e., the Northwestern Atlantic) (see section 2.6 for details). A positive correlation was found at the local scale for the month of July ($r = 0.53$; $p = 0.02$; Fig. 2.32A). It would be surprising to obtain a higher correlation coefficient since Chl *a* data come from satellite sensors that derive Chl *a* from ocean surface colour. Surface Chl *a* data are only a subset of the actual Chl *a* concentration in the water column where the Deep Chlorophyll Maximum is deeper and may vary as a function of light and nutrient availability (Mignot et al., 2014). In addition, remote sensing data do not provide information on the taxonomic composition of phytoplankton communities. Requirements for barite crystal formation are likely not met during a dinoflagellate bloom. No significant correlation was found for June ($r = 0.35$, $p = 0.14$).

At a larger scale, significant correlations were found with surface Chl *a* concentration in June and July not only around SPM but also in some parts of the Northwestern Atlantic Ocean (Fig. 2.32B). Here, we chose to focus our reflexion on the correlation map in June due to stronger and detailed patterns. Positive and negative correlations indicate that surface Chl *a* concentration fluctuates in the same way as the master Ba/Ca_{shell} chronology measured in *A. islandica* (i.e., variations of maximum Ba/Ca per year) and in the opposite way, respectively. We must, however, keep in mind that a significant correlation does not imply a direct relationship (antagonistic or not), especially when the correlation is far away from SPM. It is unlikely that a phytoplankton bloom in the central Labrador Sea can be directly responsible for a Ba peak in shells at SPM. Because the inshore and offshore branches of the Labrador Current have a surface velocity of 0.2 and 0.4 m.s⁻¹, respectively (Han *et al.*, 2008) implying a transfer time of several months between the central Labrador Sea and SPM, excluding a direct relationship. Nevertheless, our results demonstrate a strong link between the master Ba/Ca_{shell} chronology and the early summer chlorophyll *a* concentration in the Northwestern Atlantic, at least over the last 2 decades (1998 and 2016; Fig. 2.32). Depending on geographic location, however, correlations are opposite. In the south of Newfoundland shelf (region 1) and in the center of the Labrador Sea (region 3), correlations are positive and they are negative in the Southwestern Greenland (region 4) and in the Northeastern Newfoundland shelf (region 2) (Fig. 2.32B).

The phenology of the phytoplankton spring bloom probably explains this pattern. Lacour *et al.* (2015) used a cluster k-means analysis to assemble pixels exhibiting similar seasonal variations of Chl *a* and obtained by bioregionalization of the North Atlantic Ocean, 6 different regions so-called

“bioregions”. Three of these bioregions seem to coincide with our 4 regions. Indeed, the spring bloom onset in regions 2 and 4, gathered in one bioregion, occurs approximately at the same time in May-early June (Afanasyev *et al.*, 2001; Nezlin *et al.*, 2002; Wu *et al.*, 2008; Frajka-Williams & Rhines, 2010; Marchese *et al.*, 2019) and is triggered by a salinity stratification (Wu *et al.*, 2008; Lacour *et al.*, 2015; Hetzinger *et al.*, 2013). In region 3 (i.e., center of the Labrador Sea), onset of the bloom occurs with a delay of 1 month (i.e., in June) (Frajka-Williams & Rhines, 2010) and is linked to cooling-to-heating shift in air-sea heat fluxes (Marchese *et al.*, 2019). For the region 1 including SPM, spring bloom is triggered by thermal stratification (Zhai *et al.*, 2011) and occurs in April (Afanasyev *et al.*, 2001; Nezlin *et al.*, 2002; Zhai *et al.*, 2011). In view of our spatial correlations, one would expect that positive correlations are linked to the amplitude of the spring bloom. Indeed, during any spring blooms in the Northwestern Atlantic Ocean, the master Ba/Ca_{shell} chronology is positively correlated to the surface Chl *a* concentration. These results demonstrate an overall influence of physical factors on the phenology of spring blooms in the Northwestern Atlantic. Positive correlations in region 1 and 3 after their spring bloom period (i.e., June to September for the region 3 and May to July for region 1), suggest that drivers can also influence regions post-spring bloom, meaning that conditions (i.e., nutrients, light, temperature) are still favorable. Zhai *et al.* (2011) described the phenology of the spring bloom in the Scotian Shelf and Slope and deep ocean near the Gulf Stream (i.e., region 1) and highlighted a constant replenishment of nutrients via upwelling in some parts of the studied area. In addition, region 3 is not limited by nutrients leading to a persistent biomass all summer long (Lacour *et al.*, 2015). However, in regions 2 and 4, the correlation shifts from positive in May (i.e., timing of the spring bloom) to negative in June. This pattern might be explained by the nutrient-limitation in these regions. In the regions 4 (Southeastern of Greenland coast) and 2 (Northeastern of the Newfoundland Shelf) rapid bloom decline can be caused by nitrate depletion (Lacour *et al.*, 2015; Harrison & Li, 2008; Harrison *et al.*, 2013b) and/or light-limitation by self-shading for region 4 only (Marra, 2004).

Poitevin *et al.* (2019) suggested that concentration of Chl *a* at Saint-Pierre and Miquelon (SPM) is influenced by the Labrador Current. This current may bring nutrients to the oligotrophic SPM environment to trigger bloom when conditions of light and temperature are favorable. Nevertheless, Chl *a* is decreasing drastically in early-June upstream of SPM (i.e., in region 2) (Afanasyev *et al.*, 2001), sign of a depletion in nutrients in the Labrador Current thereafter. Based on the speed transport in Han *et al.* (2008), Labrador Current water around 53°N takes around 2 months to attain SPM. Thus, nutrients-poor Labrador Current water will reach SPM area around August leaving June and July with inflow of nutrients-rich water.

4.2.3. Insights into Northwestern Atlantic climate variability

Our study highlights a potential relationship between variations of Ba/Ca_{shell} and physical drivers influencing amplitude, timing and duration of phytoplankton blooms in the Northwestern Atlantic Ocean. Indeed, these characteristics are dependent upon physical forcing of the ocean (e.g. light level, temperature, ice, stratification, mixed layer depth and nutrients supply) that are directly modified by climatological drivers (e.g. cloud cover, solar radiation, wind stress and upwelling) (Behrenfeld & Boss, 2014). Climate-ocean drivers are reported to be linked to the productivity by modifying physical processes of blooms (Chiba *et al.*, 2012; Racault *et al.*, 2012). In the North Atlantic Ocean, the Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) and North Atlantic Oscillation (NAO) correlated to the Atlantic Meridional Overturning Circulation (AMOC) are the atmospheric and oceanics, respectively, large-scale modes influencing the phenology of phytoplankton blooms (Henson *et al.*, 2009; Drinkwater *et al.*, 2013; Harrison *et al.*, 2013b). Our study shows an increasing trend of the Ba/Ca ratio around 1970 to 2016 which may result from an increase in productivity. Ba/Ca_{shell} in SPM was correlated positively with the AMO (1893-2016 : $r = 0.44$, $p < 0.001$; 1998-2016 : $r = 0.52$, $p = 0.024$) and negatively with the NAO (1893-2016 : $r = -0.24$, $p < 0.01$; 1998-2016 : $r = -0.54$, $p = 0.016$). These observations highlight a link with warm phases of the climate-ocean state. Indeed, results from Sherwood *et al.* (2011) indicated a persistence of warm and nutrient-rich regime since the 1970s in the Western North Atlantic. Ocean warming and input of freshwater from Arctic ice melting should play a significant role in the phenology of the bloom. As reported the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, the strength of the AMOC is weakening (Collins *et al.*, 2013) leading to a cooling in the subpolar Atlantic Ocean and a warming in the Gulf Stream region (Caesar *et al.*, 2018). The AMOC is also influenced by ice melting (Yu *et al.*, 2016) and an enhancement of primary production is observed in Northern regions (Drinkwater *et al.*, 2014).

5. Conclusions

The Ba/Ca shell master chronology proposed in our study (Figure 2.31) is in agreement with the increase of phytoplankton dynamics over the last 2 decades. The synchrony between the summer production in the SPM region, Northwestern Atlantic ocean, and the Ba/Ca record in coastal bivalves is still not clear and needs further investigations. Nevertheless, the use of the Ba/Ca record and the growth rate of *A. islandica* (Poitevin *et al.*, 2019) with spatial statistical analysis

appears as promising tools to monitor the phytoplankton dynamics at regional and, probably, at global scales. Thus, further studies are required to understand the mechanistic of incorporation of Ba into marine shell bivalve, in presence of different types of blooms and how decadal oscillations influence Ba/Ca_{shell} .

Acknowledgements

This research is a contribution of LIA-BeBest, an international collaboration between French (IUEM-UBO, LEMAR - Brest) and Canadian (ISMER-UQAR , Rimouski) academic institutions. We thank the LEMAR and the DFO for their help. We are sincerely grateful to Dr. Virginie Roy (MLI, Québec-Canada) for her relevant advice and her kindness. In addition, we express our sincere gratitude to Dr. Simon Bélanger (UQAR) and Dr. Peter Galbraith (MLI) for their help to disentangle the information and Herlé Goraguer (Ifremer delegate in SPM) for his commitment to the preparation and sending of a part of the samples. We show our appreciation to Laure Devine and Hannah Whitby for their useful comments. We also thank Eric Dabas for his technical assistance in the sclerochronology process. This research was supported by a grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (to G.C.) and the Canada Research Chair Program (to G.C.) as well as the University of Occidental Brittany and LabeX Mer. All the data used to produce the results of this paper may be obtained by contacting the corresponding author.

CHAPITRE 3





PRÉAMBULE

Les archives environnementales contribuent à étudier les variations de l'environnement sur une période donnée. *A. islandica* a permis, dans le chapitre précédent, de reconstruire les variations de la concentration en Chl *a* de surface, grâce à l'analyse du rapport Ba/Ca, entre 1893 et 2016 et de démontrer le lien entre le rapport Ba/Ca, la phénologie des efflorescences phytoplanctoniques dans l'Atlantique Nord-Ouest et la NAO. Par conséquent, *A. islandica* et le rapport Ba/Ca semblent être respectivement une archive et un traceur fiables de la dynamique phytoplanctonique. Cependant, lorsqu'une région sous pression anthropique telle que l'estuaire du Saint-Laurent, ne possède pas d'archive longévive prédéfinie, il est nécessaire d'étudier la capacité de différentes espèces à enregistrer les variations à long terme de leur environnement. La mactre de Stimpson, *M. polynyma*, est abondante dans le système Saint-Laurent (Bourdages *et al.*, 2012) et a fait l'objet de plusieurs rapports sur sa croissance et l'évaluation des stocks précisant sa longue espérance de vie (i.e., environ 70 ans) (e.g., Lambert & Goudreau 1999; Trottier & Goudreau 2015). Cependant, cette espèce présente des stries surnuméraires non-périodiques rendant la détermination de l'âge et l'analyse de la croissance difficiles. Dans ce chapitre, il est question de développer une nouvelle méthode n'utilisant que la géochimie (rapports Sr/Ca et Ba/Ca) pour localiser avec précision les stries de croissance annuelles. Cette méthode servira également à évaluer le potentiel de *M. polynyma* comme archive de l'environnement.



Potentiel de *Mactromeris polynyma* comme archive biogéochimique pour l'estuaire du Saint-Laurent : utilisation de l'isotope stable de l'oxygène et des éléments traces

Points clés

Nouvelle méthode de détermination de l'âge : la chimiochronologie

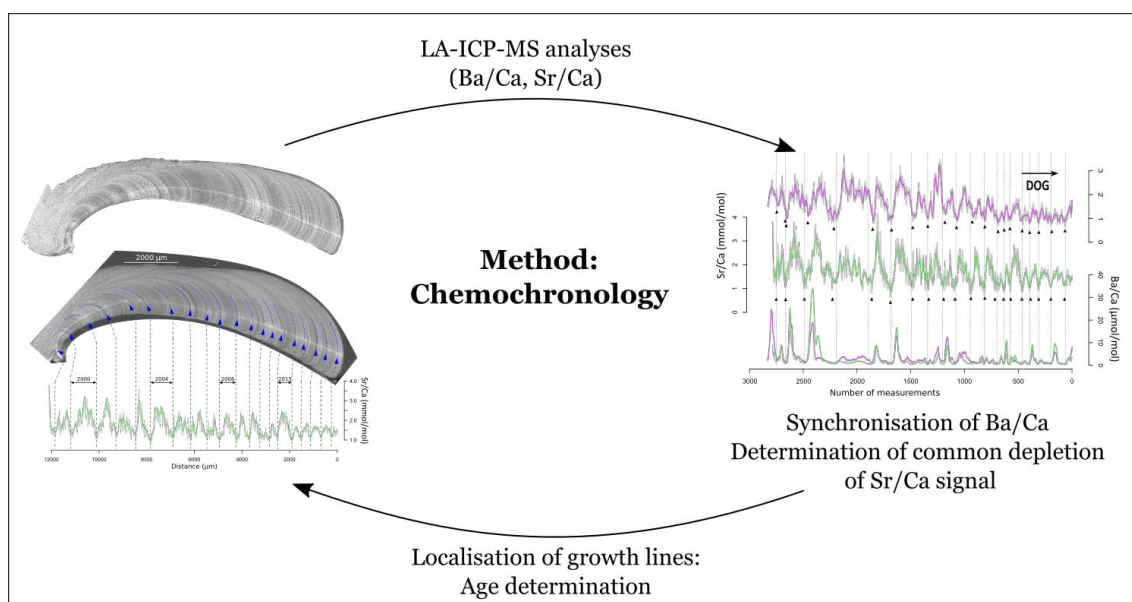
Rapport Ba/Ca : outil pour aligner les profils de Sr/Ca

Les profils alignés de Sr/Ca montrent des décroissances nettes communes entre les spécimens

Les décroissances nettes des signaux Sr/Ca localise précisément les stries de croissance annuelles

M. polynyma a un grand potentiel en tant qu'archive environnementale

Résumé graphique



Potential of *Mactromeris polynyma* as a biogeochemical archive for the St. Lawrence Estuary : using oxygen stable isotope and trace elements

Justine Doré^{a*}, Julien Thébault^a, Virginie Roy^b, Fabien Dewilde^c, Gwénaëlle Chaillou^{d*}

^a Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, Plouzané, France

^b Maurice Lamontagne Institute, Fisheries and Oceans Canada, 850 route de la Mer, C.P. 1000, Mont-Joli, QC, G5H 3Z4, Canada

^c Univ Brest, CNRS UMS3113, Plouzané, 29280, France

^d Canada Research Chair in Geochemistry of Coastal Hydrogeosystems, Québec-Océan, ISMER, UQAR, Rimouski, QC, G5L 3A1 Canada

Correspondance

* Justine Doré, justine.dore@univ-brest.fr

* Gwénaëlle Chaillou, Gwenaelle_chaillou@uqar.ca

Submitted in

	<p>Contents lists available at ScienceDirect</p> <p>Marine Chemistry</p> <p>journal homepage: www.elsevier.com/locate/marchem</p>	
---	---	---

Submitted the 28 July 2020 **Keywords**

Mactromeris polynyma; chemochronology; growth; Lower St. Lawrence Estuary

Abstract

This study explores the potential of geochemical data to accurately date *Mactromeris polynyma* shells collected in the Lower St. Lawrence Estuary to assess the species' utility as an environmental archive. Previous growth studies of *M. polynyma* from the St. Lawrence ecosystem showed a possible overestimation of annual growth lines using the classic sclerochronology methodology. Our study proposes a new methodology based on chemochronology using oxygen stable isotope ratio ($^{18}\text{O}_{\text{shell}}$) and coupling between the Ba/Ca and Sr/Ca ratio profiles to precisely locate annual growth lines. The $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ shows disturbance lines among non-identified annual growth lines. Sr/Ca ratio profiles, aligned using Ba/Ca peaks, show common sharp decreases that precisely locate annual growth lines, allowing the investigation of growth rate variations. Our chemochronology method is a powerful tool for precisely aging *M. polynyma*.

Résumé

Cette étude explore le potentiel des données géochimiques pour dater avec précision les coquilles de *Mactromeris polynyma* recueillies dans l'estuaire du Bas-Saint-Laurent afin d'évaluer l'utilité de l'espèce comme archive environnementale. Des études antérieures sur la croissance de *M. polynyma* dans l'écosystème du Saint-Laurent ont montré une possible surestimation des lignes de croissance annuelles en utilisant la méthodologie classique de sclérochronologie. Notre étude propose une nouvelle méthodologie basée sur la chimiochronologie utilisant le rapport isotopique stable de l'oxygène ($^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$) et le couplage entre les profils de rapport Ba/Ca et Sr/Ca pour localiser précisément les lignes de croissance annuelles. Le $^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ montre les lignes de perturbation parmi les lignes de croissance annuelle non identifiées. Les profils du rapport Sr/Ca, alignés à l'aide des pics Ba/Ca, montrent des baisses nettes et communes qui situent précisément les lignes de croissance annuelle, permettant d'étudier les variations du taux de croissance. Notre méthode de chimiochronologie est un outil puissant pour le vieillissement précis *M. polynyma*.

1. Introduction

Biogeochemical archives such as sediment cores, coral skeletons, otoliths, or mollusk shells act as recorders of their surrounding medium and provide evidence of past environmental conditions when specific environmental proxies are developed. Freshwater and marine bivalves can furnish life-history information, such as a continuous record of their growth and environmental changes in the ambient water (Rosenberg & Runcorn, 1975; Rhoads & Lutz, 1980). Because many bivalve species are extremely long-lived, non-colonial animals (some living to >500 years; Thompson *et al.*, 1980; Strom *et al.*, 2004), they are valuable in paleoclimate (e.g., Scourse *et al.*, 2006; Butler *et al.*, 2010), water quality (e.g., Dunca *et al.*, 2005; Gillikin *et al.*, 2005b; Black *et al.*, 2017), and age (e.g., Kilada *et al.*, 2007, 2009; Abele *et al.*, 2009) studies. Moreover, due to their vast biogeographic distribution and long geologic history (i.e., abundant fossils are present for the past ca. 500 million years), bivalves can provide environmental data from many different settings over millions of years (see Richardson, 2001, for a review).

Bivalve shells grow by accretion of calcium carbonate crystals and form growth increments throughout ontogeny. Growth rate varies in response to changes in local and regional environmental conditions and/or biologic events, like spawning (Jones, 1983). Growth can stop at several periodicities, including ultradian, circatidal, circalunidian, fortnight, month, or annual time scales (Schöne, 2008); these form the so-called growth lines. Thus, bivalves act as a calendar, providing precise dates of high-resolution climate records and environment changes. The aim of sclerochronology is to extract these records from growth patterns (see Schöne & Surge, 2012, for a review) to reconstruct past variations.

The St. Lawrence marine ecosystem (i.e., Estuary and Gulf) is one of the largest and most productive estuarine–marine ecosystems in the world (Gilbert & Dufour, 2008). It is also a complex coastal system (Lavoie *et al.*, 2007; Savenkoff *et al.*, 2007) that receives more than half of the freshwater inputs from eastern North America (Dufour & Ouellet, 2007). Due to human uses and pressures in the Great Lakes Basin, freshwater as well as nutrient, organic matter, and contaminant inputs are leading to important changes in the Lower St. Lawrence Estuary and Gulf (EGSL), including hypoxia and acidification of deep bottom waters in the Laurentian Channel (Gilbert *et al.*, 2005, 2007; Mucci *et al.*, 2011). Over the last 20 years, some studies have focussed on the sediment records along the hypoxic gradient, including both foraminifera (Thibodeau *et al.*, 2006; Genovesi *et al.*, 2011) and redox-sensitive trace metals (Lefort *et al.*, 2012). Moreover, the

Atlantic Zone Monitoring Program (AZMP), implemented since 1998 by Fisheries and Oceans Canada (DFO), has characterized the oceanic variability of the system at seasonal, inter-annual, and decadal scales (e.g., Blais *et al.*, 2019; Galbraith *et al.*, 2019). However, these studies mostly concentrate on the deep Laurentian Channel, while data from coastal areas along the St. Lawrence shores are still sparse except in some harbours (e.g., Degtlareva & Elektorowicz, 2001). As far as we know, no studies have yet used mollusk sclerochronology to assess coastal environmental changes over time along the St. Lawrence shores, although the St. Lawrence coastal ecosystem has numerous bivalve species, such as the Arctic Surfclam *Mactromeris polynyma*, that could provide useful information on coastal environment changes (Bourdages *et al.*, 2012).

In the last three decades, DFO scientific missions have discovered numerous mollusk beds along eastern Canadian coasts (i.e., North Shore of the St. Lawrence Estuary and Gulf, the Îles de la Madeleine in the southwestern Gulf of St. Lawrence, Scotian Shelf, Grand Banks) that revealed *M. polynyma* to be a commonly distributed and abundant coastal species (Landry *et al.*, 1992; Cyr, 1994; Lambert & Giguère, 1994; Brulotte, 1995; Lambert & Goudreau, 1995; DFO, 2006). *M. polynyma* is known to be a sedentary endobenthic bivalve mollusk forming beds in sublittoral zones or under the low tide line. They are found buried in sandy sediments (Lambert & Goudreau, 1995; Bourassa *et al.*, 2008) at depths determined by the length of their siphons and consequently their size (e.g., adult surf clams can reach 150 mm in length). They feed by using their incurved siphon to filter suspended materials. In the St. Lawrence Estuary and Gulf, Arctic Surfclams can be found at water depths ranging from 1 to 60 m, with a maximum density observed between 15 and 20 m in depth (Trottier & Goudreau, 2015).

Due to its biological and ecological characteristics, *M. polynyma* could be a valuable asset for sclerochronology and sclerochemistry studies (Mann *et al.*, 2013) in the coastal EGSL and more generally in arctic and subarctic regions, where fisheries and economic interests are increasing (DFO, 2018). Several fisheries management reports describe *M. polynyma* as a slow-growing, long-living species (i.e., it would take 13 to 20 years to reach 80 mm in length, depending on the fishing bed) (Landry *et al.*, 1992; Lambert & Goudreau, 1999; Bourassa *et al.*, 2008; Roddick *et al.*, 2012). However, Lambert & Goudreau (1999) warned that it is difficult to accurately assess specimen age based on the external shell. By observing the growth of captive specimens, they demonstrated that several external growth lines can be formed in addition to annual lines, leading to an overestimation of the age and to imprecise growth factors.

An accurate identification of annual growth lines is then essential to determine age and growth

rate because individuals may form growth lines at different periodicities. Geochemical approaches have been shown to be useful in determining the age of bivalve species with indistinct growth lines (e.g., Richardson *et al.*, 2004; Gurney *et al.*, 2005; Kilada *et al.*, 2009; Cardoso *et al.*, 2013b). Geochemistry increases the methodological spectra of aging while reducing reading errors. Furthermore, it also offers new study fields such as environmental monitoring (Carroll *et al.*, 2009; Schöne & Surge, 2012). Such methods may be used on *M. polynyma* to determine the annual periodicity of growth lines and to test its use as an environmental archive.

Several studies have highlighted the potential of using the oxygen stable isotopic ratio (^{18}O) and the strontium-to-calcium ratio (Sr/Ca) as tools to estimate and validate age by identifying annual growth lines of different bivalve species (e.g., Witbaard *et al.*, 1994; Gurney *et al.*, 2005; Foster *et al.*, 2009; Cardoso *et al.*, 2013a). However, no consensus has yet been reached on the incorporation dependency of Sr into bivalve shells. The strontium/calcium ratio can be linked to water temperature (Richardson *et al.*, 2004) and salinity (Dodd & Crisp, 1982) as well as metabolic activities like growth rate (Takesue & van Geen, 2004; Gillikin *et al.*, 2005b; Lorrain *et al.*, 2005; Carré *et al.*, 2006). Thus, the main objective of the present study was to evaluate the potential of *M. polynyma* as a suitable biogeochemical archive to aid future environmental studies in coastal areas. More specifically, this study provides a step-by-step methodology to locate annual growth lines using well-defined annual oscillations of the oxygen stable isotope ratio and synchronous patterns of trace element ratios. We propose using chemochronology rather than sclerochronology as a dating technique.

2. Materials and sample site

The study site is located on the North Shore of the Lower St. Lawrence Estuary (LSLE, Quebec, Canada; Fig. 3.33), in DFO fishing area 1B, where three distinct beds of Arctic Surfclams (*Mactromeris polynyma*) have been identified (Fig. 3.33C). The sample site chosen for this study is the Baie-Comeau bed (called Baie-Comeau hereafter). *M. polynyma* shells were collected in late July 2018 at the northern edge of Baie-Comeau (49° 11' 35.326"N – 68° 05' 22.866"W) at 10 m depth during the DFO Maurice Lamontagne Institute's oceanographic campaign (IML-2018-029) onboard the CCGS Leim (Fig. 3.33C). The harvest was performed with a New England hydraulic dredge with jets of water at the base of the blade (pressure between 241 and 621 kPa). This technique has the advantage of softening the bottom sediment and reaching specimens buried up to 20 cm deep (DFO, 2018). Fifty-two shells were collected and are currently held at the Laboratoire des

sciences de l'environnement marin (Brittany, France). Seven shells were selected because of their size spectrum and good state of preservation. In this study, a restricted size range was chosen so that individuals were neither too large (i.e., potentially old, thus decreasing the analysis resolution of the last years of life) nor too small (i.e., to avoid having insufficient data) in order to facilitate geochemical analyses and data comparison between specimens.

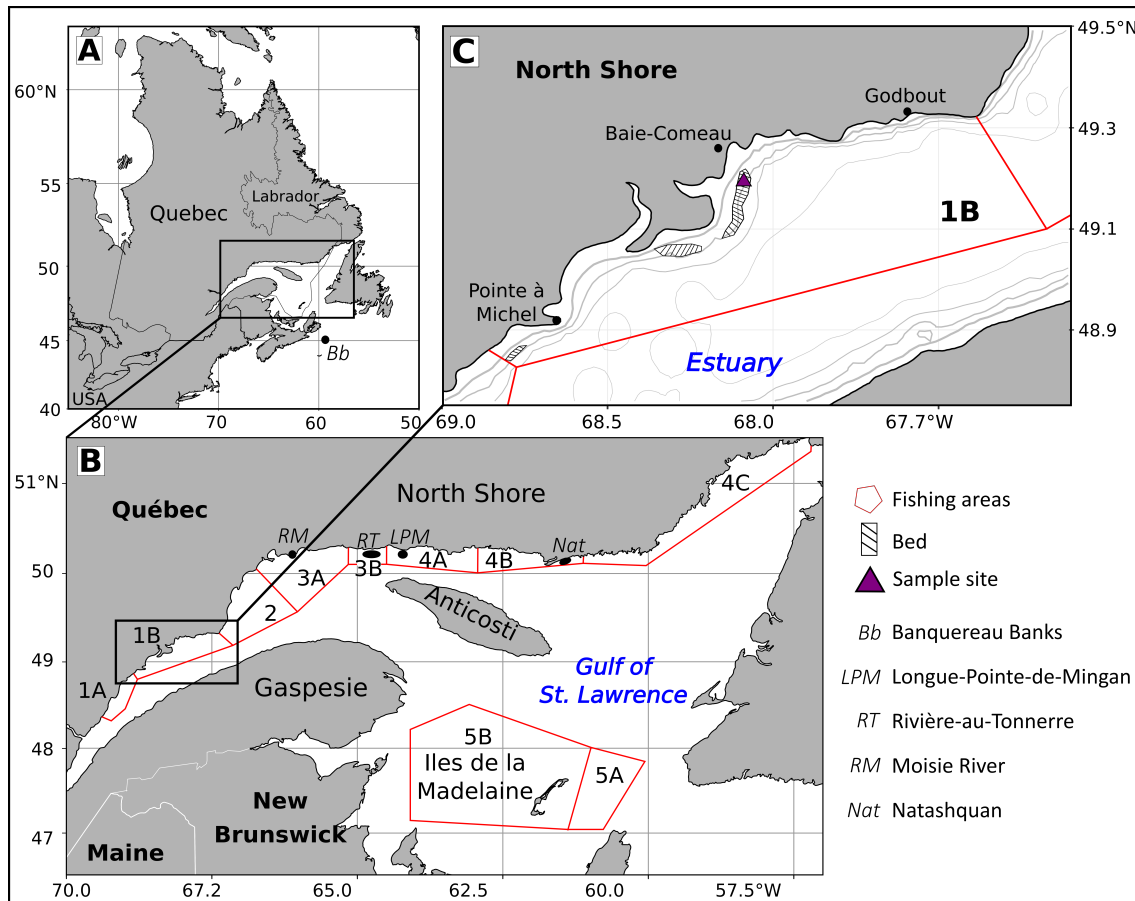


FIGURE 3.33 – Map of DFO fishing areas for *Mactromeris polynyma* in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. (A) Location of the Estuary and Gulf of St. Lawrence, (B) DFO fishing areas with specific beds, and (C) beds of *M. polynyma* with the location of the sample site (purple triangle).

3. Methodology for the validation of annual growth lines

To explore the potential of *M. polynyma* as a biogeochemical archive, growth lines must first be determined to age and evaluate the growth rate of each specimen prior to reconstruction of past environmental variations. Sclerochronological and geochemical analyses were performed on shells to identify growth lines having an annual periodicity (called annual growth lines hereafter). Figure 3.34 shows the step-by-step approach developed in the present study.

table carborundum paper, and polished with 1 μm diamond liquid (ESCIL, Chassieu, France) on a polishing cloth fixed on a grinding turntable (Struers, TegraPol-25). To reduce scratches and contamination hazards, cross sections were cleaned between each grinding/polishing step with deionized water and dried to eliminate residual diamond liquid and/or abrasive material. For each specimen, a “mirror” HP cross section was used for sclerochronological analysis whereas trace element analyses were performed on the other HP cross section (TEA, Fig. 3.35). Oxygen stable isotope composition was only measured on the entire shell of M17 (SIA, Fig. 3.35).

To visually locate growth lines, digital images of all “mirror” HP cross sections were taken with a stereomicroscope (20x magnification; Zeiss Lumar.V2) and a digital microscope (500x magnification; Keyence, VHX 600), both of which were equipped with a motorized stage. For the outer shell layer (OSL), only the stereomicroscope was used. To enhance growth line readability on HPs, cross sections were immersed in Mutvei’s solution for 30 min at ambient temperature (Schöne *et al.*, 2005a) and the same imaging method was applied. Images were processed with ImageJ software to attribute a distance to each growth line.

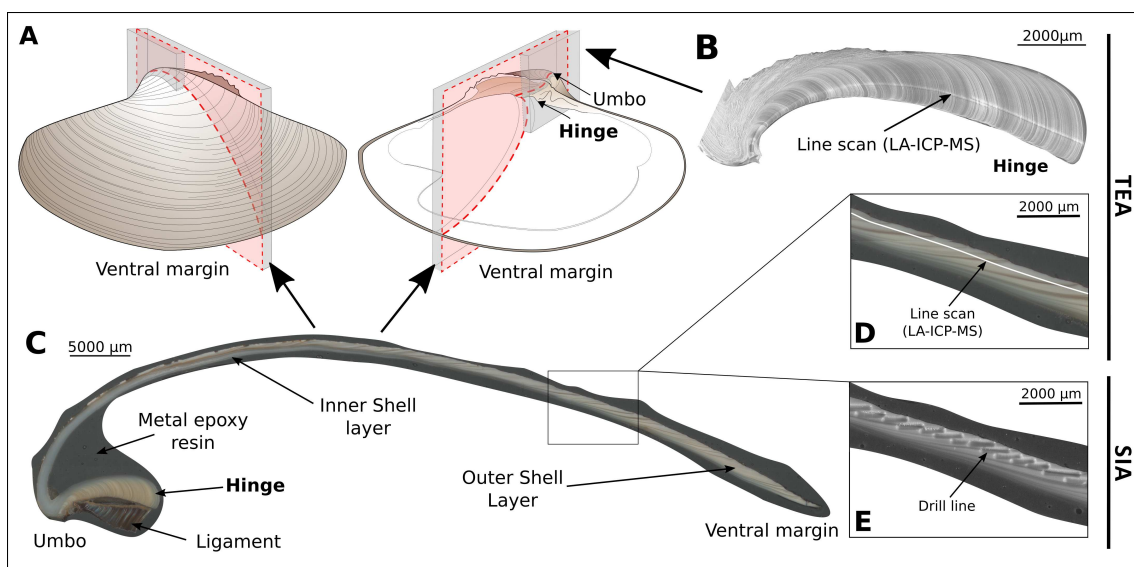


FIGURE 3.35 – (A) Description of the different cut axes made on *M. polynyma* shells to obtain “mirror” cross sections used for geochemical analyses (sclerochronological analyses were performed on the opposite “mirror” cross section; not pictured here). Red dashed lines indicate the maximum growth axis on which geochemical analyses were performed. (B) Image of the hinge plate cross section where trace element analyses (TEA) were performed using LA-ICP-MS. (C) Image of the whole shell cross section (from the umbo to the ventral margin). Two kinds of geochemical analyses were performed : (D) trace element analyses (TEA) and (E) oxygen stable isotope analyses (SIA) in the outer shell layer. Note that SIA was only performed on specimen M17.

Table 3.4 – Morphometry of collected specimens. The length (anterior–posterior axis), height (dorso–ventral axis) and hinge length for the seven shells are in mm. HP: hinge plate; OSL: outer shell layer.

	Shell ID	Length	Height	Hinge length
	M07	77.48	57.47	9.26
	M08	87.75	65.97	10.77
HP	M10	104.06	78.94	13.28
	M12	103.55	78.08	13.29
	M14	99.25	73.5	12
	M15	109.14	83.06	14.14
OSL	M17	86.28	65.47	10.66

3.2. Stable isotope analysis (SIA)

The oxygen stable isotope ratio ($^{18}\text{O}_{\text{shell}}$) was measured in the OSL of specimen M17. This shell cross section was pre-rinsed ultrasonically with demineralized water. Discrete samples of powdered carbonate were then obtained using a computer-operated MicroMill® coupled with a 300 μm diameter drill. Short tracks about 900 μm long, 200 μm thick, and 10 μm deep (milling to 10 μm in depth allowed us to reduce the drill diameter to 200 μm) were drilled parallel to growth lines in the second half of the cross section (sampling started 7 mm from the ventral margin because of shell fragility). Consecutive tracks overlapped by at least 50 μm . These parameters allowed the sampling of 15 μg of CaCO_3 with an average spatial resolution of ca. 150 μm (Fig. 3.35E). Isotopic analyses were performed at the Pôle Spectrométrie Océan (PSO, Plouzané, France) using a MAT-253 (Thermo Scientific) stable isotope ratio mass spectrometer (IRMS) coupled with a Kiel IV Carbonate Device (Thermo Scientific). Oxygen stable isotope ratios were standardized with the VPDB scale using NBS-19 and NBS-18 international carbonate standards (Coplen, 1996). The assigned value was $^{18}\text{O}_{VPDB} = -2.20\text{‰}$ for NBS-19 and $^{18}\text{O}_{VPDB} = -23.20\text{‰}$ for NBS-18. External precision (1σ), based on repeated measurements of an in-house standard, was $\pm 0.04\text{‰}$. Due to breaks, diagenesis of old carbonates, and the fragile OSL, $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ was only measured on 30 mm within 7 mm of the ventral margin of the OSL, thus the date of death was not used to determine date oscillations.

We calculated a monthly theoretical ^{18}O ($^{18}\text{O}_{\text{theo}}$) using mean water temperature and salinity data from 2010 to 2018 measured close to the sample site. A macroscopic comparison was done between monthly $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ and $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ oscillations to date them (see supplementary material eq. S1 for details on $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ calculation). We used samples with extreme positive values of $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$

(winter temperatures) to delimit each $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ oscillation. Points between those samples were equally distributed to facilitate comparisons between $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ and $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ oscillations. Extreme positive values from $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ and $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ were matched. The oxygen isotopic data on the OSL was only used to validate the assumption that visually located growth lines were not all annual (Fig. 3.34) and potentially highlight those that are annual.

3.3. Trace element analysis (TEA)

Trace elements of six HPs and one OSL (Table 3.4, Fig. 3.35) were analyzed with a Nu Atom high-resolution inductively coupled plasma mass spectrometer (HR-ICP-MS) coupled with a Photon-Machines G2 laser ablation (LA-ICP-MS) system at the Research Centre on the Dynamics of the Earth System (GEOTOP), Université du Québec à Montréal (UQAM). Several trace elements were measured, but only ^{135}Ba , ^{86}Sr , and ^{43}Ca (internal standard) are presented here. Elemental ratios (E/Ca) were obtained using IOLITE software (<https://iolite-software.com/>) after instrumental drift correction and normalization. Operating conditions and processes are detailed in Doré *et al.* (2020). Raw data were smoothed using a 10- and 100-point running mean for HP and OSL profiles, respectively.

Element-to-calcium ratio profiles (Sr/Ca, Ba/Ca) were used to quickly and accurately detect annual growth lines in HPs. The Sr/Ca ratio profile is usually formed of oscillations that can be very useful in identifying a sharp decrease in growth (i.e., halt in growth) due to its possible link (positive correlation) with growth rate (Takesue & van Geen, 2004; Gillikin *et al.*, 2005b; Lorrain *et al.*, 2000; Carré *et al.*, 2006). However, the precise positions of annual growth lines can be impossible to determine on individual signals because of the difficulty delimiting annual oscillations. Aligning the signals would make it possible to highlight these annual oscillations. In contrast to Sr/Ca, the Ba/Ca ratio profiles offer high inter-annual variability without providing information on the position of annual growth lines. These profiles are often characterized by a flat background interrupted by similar sharp peaks (Stecher *et al.*, 1996b; Vander Putten *et al.*, 2000; Lazareth *et al.*, 2003; Carré *et al.*, 2006; Gillikin *et al.*, 2006; Thébault *et al.*, 2009a) that can be used for profile alignment (Marali *et al.*, 2017b; Doré *et al.*, 2020). Combining the characteristics of Ba/Ca and Sr/Ca ratio profiles, the precise identification of annual growth line positions is possible. Thus we used the maximum value of similar Ba/Ca peaks between signals to align Ba/Ca profiles, and each profile was then re-sampled as a function of the longest distance between two consecutive peaks using a homemade script built using R software (cran.r-project.org; available on request).

These resampled and synchronized signals were then used to align inter-individual Sr/Ca profiles. This alignment visually highlights common inter-individual Sr/Ca patterns, which could identify annual growth lines. The positions of annual growth lines were set in the most likely locations (i.e., when most—but not always all—locations had a common Sr/Ca ratio pattern).

To validate the position of annual growth lines, we compared positions of presumed annual growth lines determined by both SIA and TEA on the OSL of specimen M17. All Ba/Ca ratio profiles were aligned following the same method used for HPs.

3.4. Growth chronology from trace element profiles

Based on the age determined by TEA, a von Bertalanffy growth function (equation 3.2) was applied and fitted to the shell length-at-age data :

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (3.2)$$

where L_t is the shell length (in mm) at time t (in years), L_∞ is the length reached after an infinite time of growth (in mm), K is the Brody growth constant defining the “speed” of growth (per year), and t_0 is the theoretical age at which the length would be zero (in years). Because only HPs were studied, the length referring to the external shell was calculated using an allometric relationship (equation 3.3) :

$$L_t = a \frac{L_{OSL}}{L_{HP}} \quad (3.3)$$

where a is the length of each increment measured in the HP, and L_{OSL} and L_{HP} are the total length of the shell and the HP, respectively.

In addition, growth indices (GIs) were determined to examine the potential of *M. polynyma* to archive environmental variations that had equal influence on growth rates. Thus, GIs (equation 3.4) were calculated for each year of each specimen by dividing measured by predicted (P) growth values to fully remove the ontogenetic trend :

$$GI_t = \frac{R_t}{P_t} \quad (3.4)$$

where GI_t is the growth index at time t (in years), R_t is the width of the presumed annual increment at t , and P_t is the predicted increment width at t . The GIs for each time series were

then standardized following equation 3.5 :

$$SGI_t = \frac{GI_t - \mu}{\sigma} \quad (3.5)$$

where μ is the average and σ the standard deviation of all GI values at time t . SGIs were estimated using the dplR package in R (<https://CRAN.R-project.org/package=dplR>) (Bunn, 2008). A master chronology was then calculated representing the average of SGI chronologies.

3.5. Statistical analyses

Synchrony between aligned Sr/Ca signals was tested using a pairwise matrix correlation on a common growth period. Linear regression was used to calculate the coefficient of determination and Pearson's product-moment correlation was used to determine the coefficient of correlation; both were applied to smoothed HP signals. The associated p-value was also calculated. Robustness of the master chronology was assessed through calculation of the expressed population signal (EPS) using the dplR package as follows (equation 3.6) :

$$EPS = \frac{n(R_{bar})}{(n(R_{bar}) + (1 - R_{bar}))} \quad (3.6)$$

where R_{bar} is the average of all correlations between pairs of SGI chronologies and n is the number of specimens used to construct the master chronology. If the EPS value is higher than the arbitrary threshold of 0.85 (Wigley *et al.*, 1984), the variance of the estimated master chronology sufficiently expresses the variance of all SGI series.

4. Results and Discussion

4.1. Establishment of the step-by-step chemochronology methodology as an alternative approach for dating specimens

4.1.1. Uncertainties encountered when using classical sclerochronology for *Mactromeris polynyma* shells

To reconstruct past environmental variations, associating a specific date of formation to a given shell portion is the first step in defining a timeline for proxies that are contained in growth rate (i.e., growth anomalies) and embedded in the carbonate shell material (i.e., geochemical variations) (e.g., Hudson *et al.*, 1976; Strom *et al.*, 2004; Fenger *et al.*, 2007; Schöne *et al.*, 2013). However, accurate age determination in bivalve shells is not always straightforward because of uncertainties in locating growth lines on the external or internal shell. The determination of accurate annual growth lines depends on many interrelated variables.

There are several sources of bias when using sclerochronology to identify growth lines : tools that emphasize growth lines (e.g., blue light excitation or Mutvei's solution ; Wanamaker *et al.*, 2009; Schöne *et al.*, 2005a, ,respectively), microscope type and magnification (e.g., digital microscope with 10x or 500x magnification), and the operator. In the case of *M. polynyma*, several studies have revealed a bias in the growth estimates of specimens collected around the Gulf of St. Lawrence when counting lines on the external shell (Lambert & Goudreau, 1999). This bias was confirmed by the presence of numerous growth lines on the OSLs and HPs of our seven specimens (Fig. 3.36). If all lines were considered to be annual growth stops, our specimens would be centuries old, which is highly unlikely. Therefore, most of those supernumerary lines are probably so-called “disturbance” lines formed as a result of stress.

In this study, we could not visually estimate the age and growth rate of *M. polynyma* with a high level of confidence because many disturbance lines were not easily discernible from annual growth lines. To resolve this difficulty, we provide here a new step-by-step methodology based on geochemical analyses. This methodology allows us to avoid the constraints of visual observations and focus on the geochemical content of the shells to age specimens.

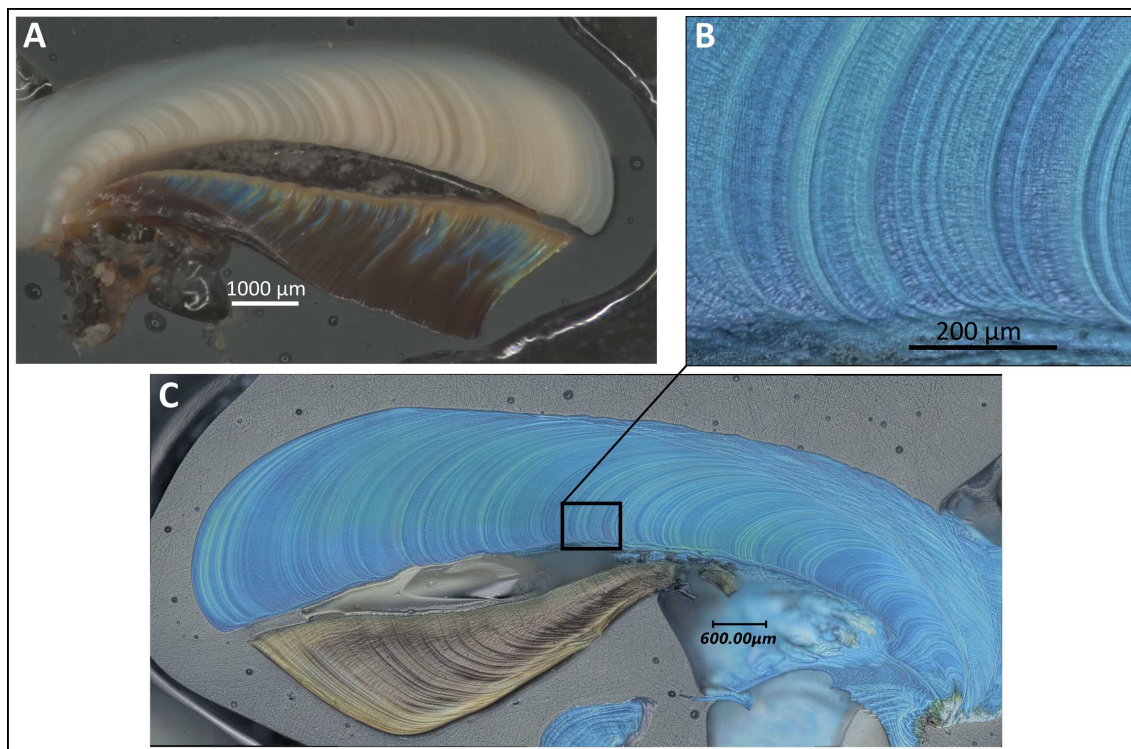


FIGURE 3.36 – Photographs of the hinge plate of specimen M07 using different optic tools and treatments. (A) Shell was polished and then photographed with a stereo-microscope at 20x magnification. (B) Shell after treatment with Mutvei's solution and photographed with a digital microscope at 500x magnification. (C) Mosaic of images (500x magnification) showing the whole hinge plate.

4.1.2. Shell ^{18}O and determination of annual growth lines

The oxygen stable isotope ratio ($^{18}\text{O}_{\text{shell}}$) was measured on 54 samples micromilled along the OSL of specimen M17, representing a 3 cm transect of the shell. This isotopic profile showed four discernible oscillations (i.e., variation between two accurate positive extreme values) along 22 mm (between 9.7 and 32.1 mm from the ventral margin ; Fig. 5), ranging from -1.39 to 2.09‰ (mean = 0.30‰ ; s.d. = 0.92‰). These oscillations suggest a seasonality with alternatively high (corresponding to lower temperatures during winter) and low (corresponding to higher temperatures during summer) ^{18}O values. The $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ profile also shows regular seasonal oscillations that range from around -1.82‰ to 3.22‰ , with an average of $0.73\text{‰} \pm 0.90\text{‰}$ (Fig. 5).

Figure 3.37 shows the high overlap between $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ and $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ from 2013 to 2016, revealing the presence of disturbance/stress lines in addition to annual growth lines. These two stable oxygen isotope ratio profiles provided a useful tool to locate actual annual growth lines. Indeed, even if global oscillation values are slightly different (because environmental data were recorded in the middle of the LSLE, approximately 70 km from Baie-Comeau), variations below 1‰ for $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$

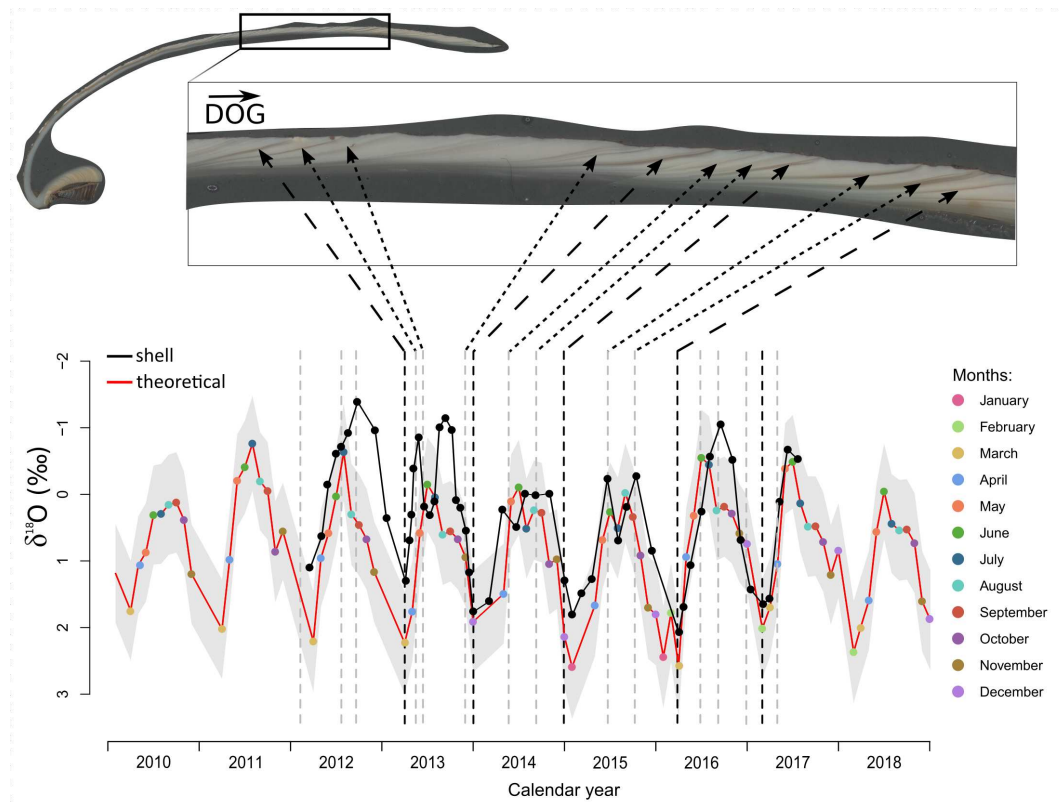


FIGURE 3.37 – Temporal variations in the theoretical monthly ^{18}O (red line) calculated with equation 3.8 and ^{18}O measured in the OSL of the specimen M17 (black line). Each coloured dot represents the theoretical value of $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ calculated using average monthly temperatures and salinities measured between 2010 and 2018. The grey area represents the $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ standard deviation. The vertical dashed grey lines show the location of growth lines visually identified on the OSL. The dashed black lines are presumed annual growth lines based on $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ (see section 4.1.2). Note that the y-axis is reversed. DOG : Direction of growth.

values (higher temperature), especially in 2014 and 2015, are similar to $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ variations. However, variations are different for values above 1‰ (lower temperature). It should be noted that $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ values for some winter months (December to March) are lacking due to missing water temperature and salinity data during this ice-covered period. Moreover, when these values were available, we found no matches. Shells seem to stop recording variations of ^{18}O with colder temperatures. In this case, growth cessation of *M. polynyma* could be related to winter temperatures, as already observed for many other high-latitude bivalves (Killam & Clapham, 2018), such as *Arctica islandica* (Weidman & Jones, 1994), *Hiatella arctica* (Sejr *et al.*, 2002) and *Serripes groenlandicus* (Khim *et al.*, 2003), and cold water temperatures mostly coincide with ice-covered periods. The use of $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ also provides an interesting observation of the inter-annual growth rate variability. Overall, 8 to 10 carbonate samples were micromilled each year except in 2013 (where there were 15 samples; Fig. 3.37). Since all carbonate samples were equidistant, this suggests a higher growth rate in 2013 than the following years. This could be due to a abnormal ontogenetic decrease or to

environmental changes.

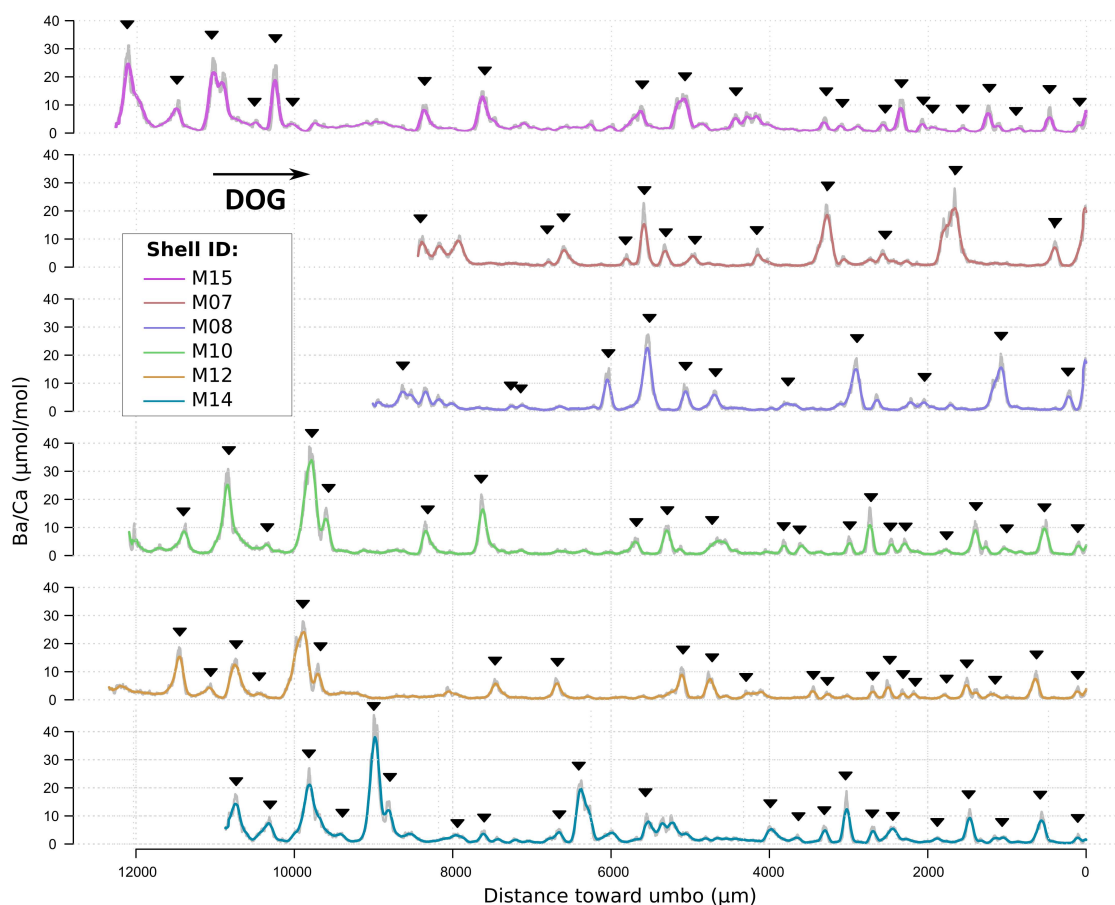


FIGURE 3.38 – Ba/Ca profiles measured in HPs of six specimens (M15, M07, M08, M10, M12, and M14) from the end of the HP toward the umbo. Grey lines represent the raw data and coloured lines the 10-point running mean. Triangles mark the peaks used to align the profiles. DOG : Direction of growth.

Investigating the age and growth rate of *M. polynyma* shells using $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ variability involves one major drawback : the slow shell growth rate and the relatively large diameter of the drill bit used for carbonate sampling preclude the accurate estimation of shell growth dynamics. In addition, accurate aging of shells using the OSL may be challenging due to the high risk of bioerosion, attacks of euendoliths, and potential breakage. Oxygen stable isotope sampling and analysis are also time consuming and expensive. Considering this, the use of trace elements archived in shell hinge plates may offer an efficient and low-cost alternative for determining the age of bivalve shells.

4.1.3. Localization of annual growth lines using trace elements

Numerous studies have investigated variations in trace element concentrations related to biological and environmental changes in biogenic carbonate (Lea *et al.*, 1989; Druffel, 1997; Langlet

et al., 2002; Freitas *et al.*, 2006; Poulain *et al.*, 2015; Prendergast *et al.*, 2017; Ballesta-Artero *et al.*, 2018; Doré *et al.*, 2020). Variations in Sr concentration have been related to an array of environmental or biological drivers, including water temperature, salinity, and metabolic activities such as growth rate (Dodd, 1965; Stecher *et al.*, 1996b; Klein *et al.*, 1996; Langlet *et al.*, 2002; Richardson *et al.*, 2004; Lorrain *et al.*, 2005; Wanamaker & Gillikin, 2019). Several studies related Sr/Ca ratio variations to the metabolic activity of the mantle epithelium (Stecher *et al.*, 1996b; Langlet *et al.*, 2002; Carré *et al.*, 2006) and/or to shell growth rate (Stecher *et al.*, 1996b; Carré *et al.*, 2006; Pearce & Mann, 2006; Cardoso *et al.*, 2013b).

In our study, the Sr/Ca ratio profile shows a notable annual cyclicity, where a sharp decrease may identify the position of annual growth lines. However, it is often difficult to locate annual growth lines using only one Sr/Ca ratio profile (i.e., from one *M. polynyma* specimen), even if the profile presents several oscillations. For example, sharp decreases may be observed within an annual oscillation, leading to age overestimation. To cope with this issue, a comparison between different Sr/Ca ratio profiles (i.e., from several *M. polynyma* specimens) would help to locate sharp and synchronous decreases. However, the Sr/Ca ratio does not allow alignment of profiles because accurate concomitant patterns are difficult to locate. In contrast, Ba/Ca ratio profiles seem to be synchronous between all specimens studied. In Figure 3.38, Ba/Ca peaks appeared to be similar (size and occurrence) between specimens, making it a powerful cross-dating tool (Marali *et al.*, 2017b; Doré *et al.*, 2020). Thus, the Ba/Ca ratio profile can be used to align inter-specimen profiles since this signal does not give information on the position of annual growth lines. In this way, sharp Sr/Ca ratio decreases would accurately locate annual growth lines only when profiles of ontogenetically different shells are aligned using Ba/Ca ratio profiles.

After alignment, profiles show highly synchronized sharp Sr/Ca ratio decreases (Fig. 3.39) among the six HPs, even though all profiles were only slightly, but significantly, correlated (average $r = 0.38$; $p\text{-value} < 0.001$; Table 3.5). Previous studies considered that lower Sr incorporation was linked to a decrease of growth rate (or cessation, forming a growth line) (e.g., Carré *et al.* (2006) for *Mesodesma donacium* and *Chione subrugosa*; Stecher *et al.* (1996b) for *Spisula solidissima*). Therefore, the common Sr/Ca decreases that we observed here should indicate, with a high degree of confidence, the positions of annual growth lines.

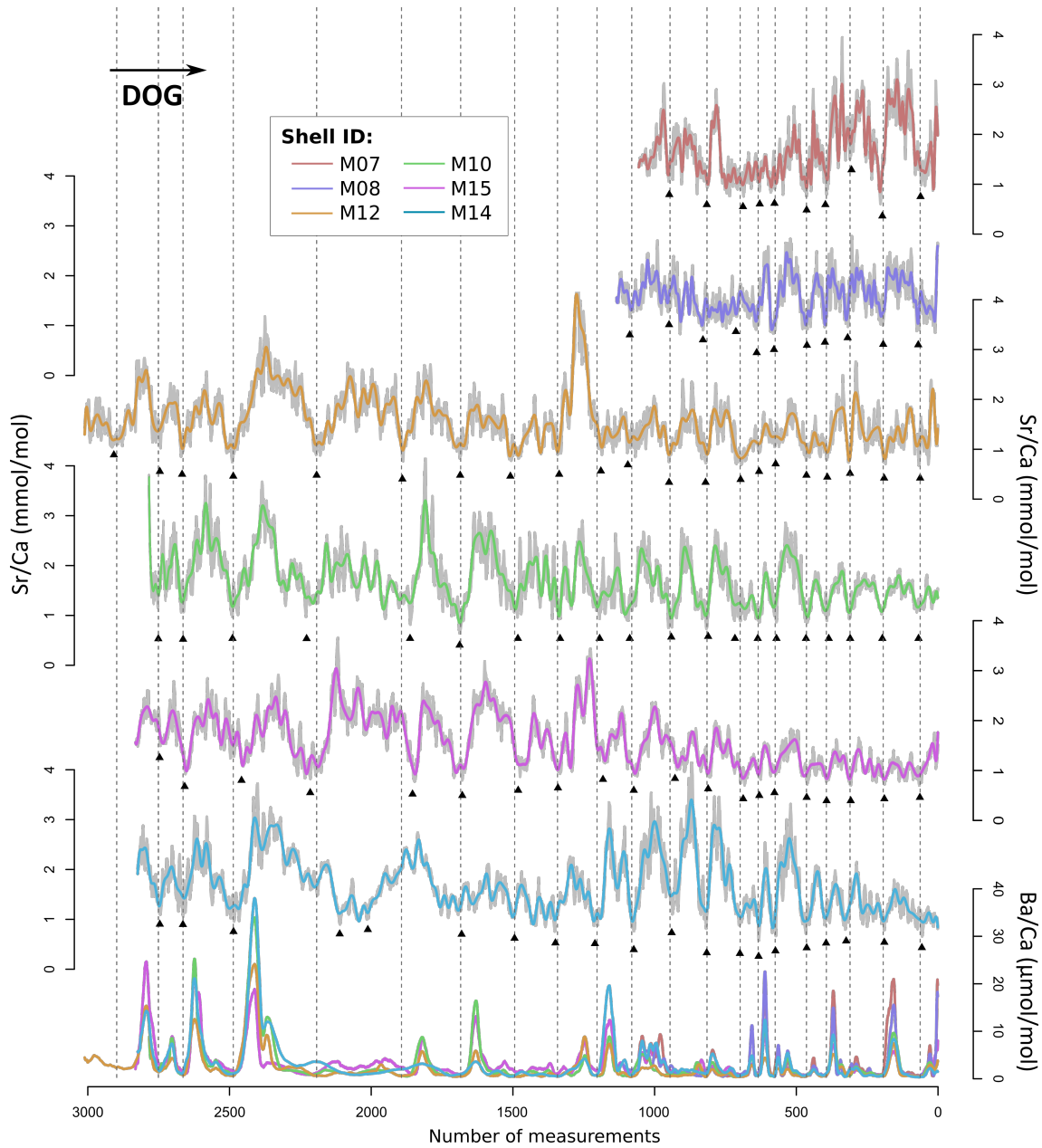


FIGURE 3.39 – Aligned profiles of Sr/Ca based on Ba/Ca peaks for the six studied specimens (HPs analyzed). Dashed vertical lines indicate common patterns among Sr/Ca profiles. Triangles mark minimum values of Sr/Ca near or at the dotted lines. DOG : Direction of growth.

4.1.4. Validation of the chemochronology methodology with determination of age and growth patterns

Figure 3.40 shows decreases in the Sr/Ca ratios, which are common in most studied profiles, that coincide with the growth-line positions on the “mirror” HP (here specimen M10), and therefore locate accurate annual growth lines. The annual portions of Ba/Ca ratio profiles delimited by these annual growth lines are also similar to portions of the Ba/Ca profile measured in the OSL and

Table 3.5 – Pairwise correlation matrix between the six hinge plate profiles (M07, M08, M10, M12, M14, and M15) of Sr/Ca (10-pt running mean). Coefficients of correlation (r) were calculated after Sr/Ca profiles were aligned using Ba/Ca peaks (see Fig. 3.39). Stars indicate the p-value: *** <0.001, ** <0.01, * <0.05.

	M07	M08	M10	M12	M14
M08	0.52 ***				
M10	0.30 ***	0.39 ***			
M12	0.39 ***	0.28 ***	0.57 ***		
M14	0.12 ***	0.28 ***	0.49 ***	0.42 ***	
M15	0.08 *	0.29 ***	0.61 ***	0.61 ***	0.31 ***

highlighted using oxygen stable isotope ratio (Fig. 3.41). Moreover, annual growth lines identified on the OSL match with sharp decreases in the Sr/Ca ratio. The chemochronology methodology allows the location of annual growth lines in a specific portion of the shell that can be matched to a precise calendar year. Once the specimen's age is determined, associated environmental effects can then be explored. Even though the mechanisms causing annual growth line formation are still poorly understood, our results are in agreement with other studies on marine bivalves that have suggested a common control between shell Sr incorporation and bivalve growth rate (Stecher *et al.*, 1996b; Vander Putten *et al.*, 2000; Takesue & van Geen, 2004; Gillikin *et al.*, 2005b).

Using the geochemical approach and the date of death (i.e., date of field sampling), we estimated the ages of specimens M07, M08, M10, M14, M15, and M12 to be approximately 11, 12, 21, 21, 21, and 22 years, respectively (Fig. 3.39). This approach can be applied even if one specimen has an erratic growth pattern compared to the others. For example, despite similar Ba/Ca ratio variations between specimen M14 and the others (Fig. 3.38), a delay in two detectable Sr/Ca ratio decreases was noted, indicating punctual slowing in growth for M14 (Fig. 3.39). This specific anomaly was likely caused by a local disturbance, e.g., a predator attack or health problem.

4.2. Exploration of *M. polynyma* as a biogeochemical archive : Implication of chemochronology

4.2.1. Regional growth rates and method comparisons

In Figure 3.42, the growth curve of *M. polynyma* from Baie-Comeau was constructed using length-at-age data (i.e., distance from the umbo to each growth line revealed by the chemochronology) (Fig. 3.42A) that was compared to growth curves calculated from specimens collected at six

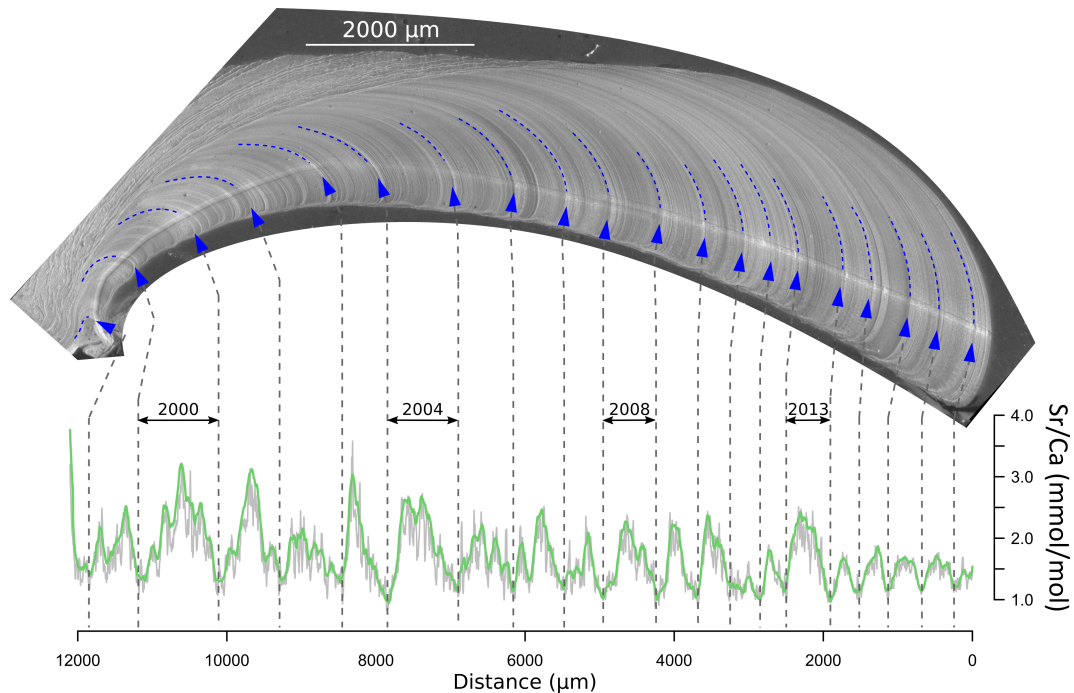


FIGURE 3.40 – Profile of the Sr/Ca ratio of specimen M10 and photograph of its hinge plate. Vertical dashed grey lines represent minimum Sr/Ca ratio values that are common among specimen profiles; their respective distances from the end of the ventral margin are displayed on the hinge plate photograph (blue arrows). The dashed blue lines show the growth lines associated with arrows.

other sites (Landry *et al.*, 1992; Lambert & Goudreau, 1999; Bourassa *et al.*, 2008; Roddick *et al.*, 2012; Trottier & Goudreau, 2015) (Fig. 3.42B; see section 3.4 for details). Shells collected at Baie-Comeau showed a slow growth rate with a maximum size of 146.35 mm (Table 3.6). Variability in specimen growth rate and longevity can be observed between our sampling (Baie-Comeau) and those from previous studies in the Gulf of St. Lawrence (Table 3.6; Fig. 3.42B). Growth estimated with the von Bertalanffy growth function for specimens from the Îles de la Madeleine ($L_{\infty} = 122.37$; $K = 0.049$) was highly different, not only from those in Baie-Comeau ($L_{\infty} = 146.35$; $K = 0.058$) but also from all other sites. Environmental conditions, such as the water depth at which specimens were collected, are probably key factors explaining growth differences between sites in the St. Lawrence system.

Testing the robustness of our growth rate estimation method is difficult because specimens from Baie-Comeau have not previously been the subject of growth studies, so no comparison can be made between the classical sclerochronological method and our geochemical approach. Nevertheless, the growth rate we estimated for specimens from Baie-Comeau shows a similar trend with North Shore GSL sites and Banquereau Bank for the first 15 years at least. This corresponds to a specimen length of 90 mm. However, after 15 years, our model predicts a higher growth rate than previously

reported. For example, for a length of 130 mm, our model gives an age of 38 years. In the growth model proposed by Bourassa *et al.* (2008) for Longue-Pointe-de-Mingan (fishing zone 4B, ca. 400 km from Baie-Comeau; Fig. 3.33B), a length of 130 mm can be reached only for specimens older than 50 years. That length is never reached with the other models, which overestimate the age of *M. polynyma* relative to the model that we calculated. It is currently impossible to separate the environmental factors from the methodological approach to explain these differences, even though Lambert & Goudreau (1999) noted an overestimation risk due to excess growth lines. Further geochemical investigations on specimens dated in previous studies should be planned to validate the different methodologies.

Previous methods may lead to overestimations of *M. polynyma* age due to disturbance lines (as indicated by our chemochronology method). They may also underestimate the age because annual growth rates might be different between individuals. Two annual growth lines could be very close and thus may be identified as one in a visual count. For a specific age, shells could have different sizes than the one indicated by the growth curve estimated using previous methods. In Figure 3.43A, which shows growth-rate anomalies (SGIs) of *M. polynyma* in Baie-Comeau, specimen M14 (blue curve) shows an extremely slow growth rate in 2002 compared to the other specimens (also

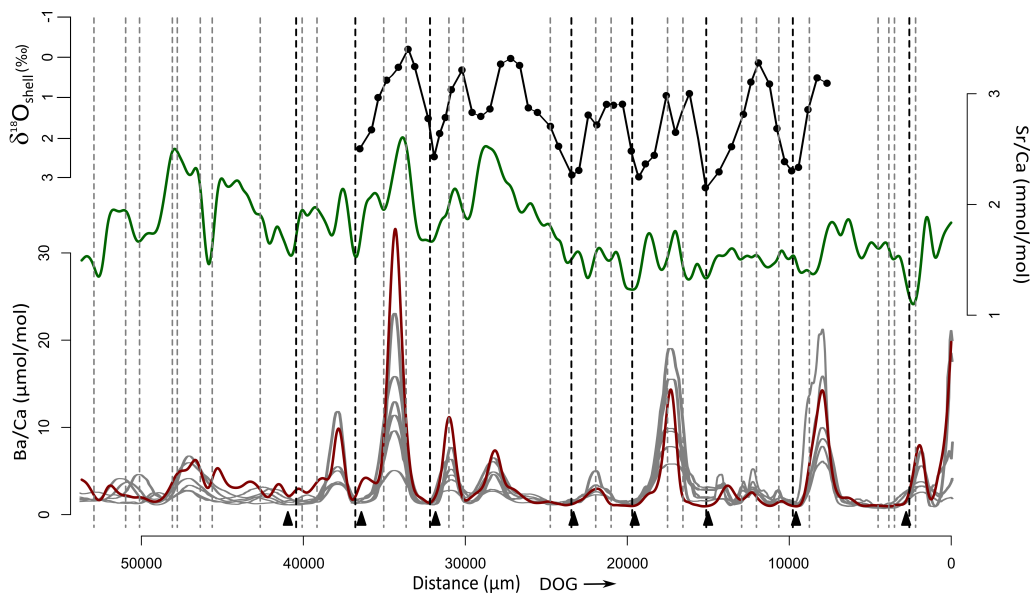


FIGURE 3.41 – Validation of the presumed annual growth line positions on the OSL portion of specimen M17. Variations in the $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ and trace element ratios measured from the ventral margin toward the umbo in the OSL are shown. Profiles were smoothed with a 100-point running mean. Triangles show the position of annual growth lines in the HP; vertical dashed grey lines represent growth lines visually located on the OSL; vertical dashed black lines represent positions of annual growth lines validated by both oxygen stable isotope ratio (^{18}O) and coupled Ba/Ca and Sr/Ca ratios. Note that the y-axis of $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ is reversed. DOG : Direction of growth.

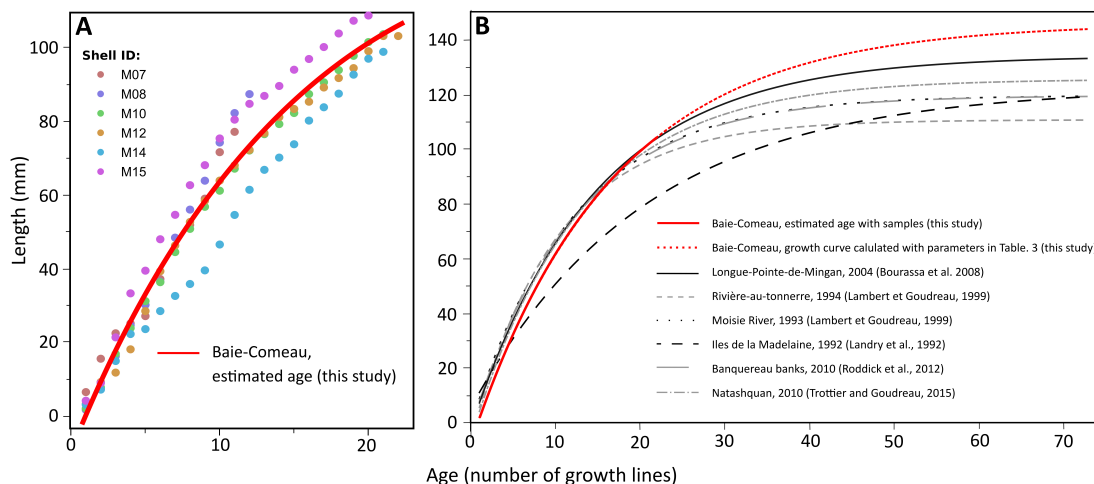


FIGURE 3.42 – Von Bertalanffy growth curves estimated from the length-at-age of the six studied specimens (i.e., six analyzed HPs) from age 1 to 22 collected in Baie-Comeau. Shell M17 was not added to the curve because its age was unknown. (B) Growth curves calculated to age 70 and estimated for specimens originated from five different beds studied previously in the Gulf of St. Lawrence.

illustrated in Fig. 3.39). With our chemochronology method, these close annual growth lines were easily identified, thus allowing age determination with a high level of accuracy.

4.2.2. Potential of growth rate patterns as an environmental proxy

Growth rate profiles between all the HPs studied seem chaotic before 2010 (with specimen M14; Fig. 3.43A) or 2008 (without specimen M14; Fig. 3.43B), with EPS values below 0.85. However, the master chronology calculated without specimen M14 (Fig. 3.43B) shows higher confidence even if EPS values are still under the arbitrary threshold of 0.85 before 2008. This difference in EPS values before and after 2008 is probably exacerbated by the low number of specimens. Indeed, it is rare to obtain a robust master chronology with only three specimens. To date, according to our knowledge, the minimum sample depth leading to a robust master chronology was found to be four shells of *Arctica islandica*, the model species for sclerochronology (Estrella-Martínez *et al.*, 2019). The use of growth rate of *M. polynyma* collected in the St. Lawrence North Shore region as an environmental proxy needs further investigation. However, both master chronologies obtained in this study show a strong positive growth anomaly in 2013. This is consistent with the number of $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ samples—higher than in other years—characterizing 2013 in the OSL of specimen M17. Synchrony in growth rates among *M. polynyma* specimens at Baie-Comeau is evident. We found no correlation between environmental data and the robust part of the master chronologies (2010 to 2017 and 2008 to 2017), nor anything to explain the positive growth anomaly in 2013.

Table 3.6 – Parameters estimated from the von Bertalanffy growth function for six different beds located in the Gulf of St. Lawrence (see Fig. 3.33B for details). The length reached after an infinite time of growth (L_∞), the Brody growth constant per year (K), and the theoretical age at which the length would be zero, in years (t_0). The associated standard deviation (sd) and 95% confidence interval (CI) is shown only for the Baie-Comeau bed. Sampling years and references for other studies are also given.

Beds	Year	L_∞	K	t_0	References
Baie-Comeau	2018	142.46	0.06464	0.9126	This study
		sd = 10.29	sd = 0.0082	sd = 0.2103	
		CI \pm 20.41	CI \pm 0.01634	CI \pm 0.4169	
Longue-Pointe de-Mingan	2004	134.00	0.0686	0.2120	Bourassa <i>et al.</i> (2008)
Moisie River	1993	119.47	0.0825	0.1926	Lambert & Goudreau (1999)
Rivière-au-Tonnerre	1994	110.63	0.0980	0.4870	Lambert & Goudreau (1999)
Iles de la Madelaine	1992	122.37	0.0490	-0.8990	Landry <i>et al.</i> (1992)
Banquereau Bank	2010	119.56	0.0830	0.0980	Roddick <i>et al.</i> (2012)
Natashquan	2010	125.52	0.0777	0.5899	Trottier & Goudreau (2015)

However, the environmental data we used was from previous reports on the chemical, biological, and physical conditions of the entire LSLE and the Northwestern Gulf (i.e., average conditions; see Blais *et al.*, 2019; Galbraith *et al.*, 2019, for details). *M. polynyma* shells likely have a great potential for reconstructing past environment conditions if enough specimens are available that fulfil specific criteria (i.e., over a size spectrum and state of preservation) and local environmental conditions are available.

5. Summary and conclusions

The present work constitutes the first study using the geochemistry of *M. polynyma* shells to accurately assess specimen age. Previous methods using classic sclerochronology may have under- or over-estimated the age of *M. polynyma* shells. We propose here a new methodology based on chemochronology (i.e., using geochemical data) to precisely locate annual growth lines (Fig. 3.34). The present study shows (i) the utility of the ^{18}O profile to reveal disturbance lines among non-identified annual growth lines in the outer shell layer, and (ii) the strong relationship between Ba/Ca and Sr/Ca ratios that permit the alignment and localization, respectively, of annual growth lines with a high level of confidence. The presence of common sharp Sr/Ca ratio decreases between aligned profiles provides information on the position of single annual growth lines. This chemochronology has allowed us to reconstruct the temporal variations in the average growth rate (i.e., master chronology) between 1998 and 2017. Our results show that average growth rates are highly synchronous after 2008. All these findings support the idea that *M. polynyma* is a biogenic archive

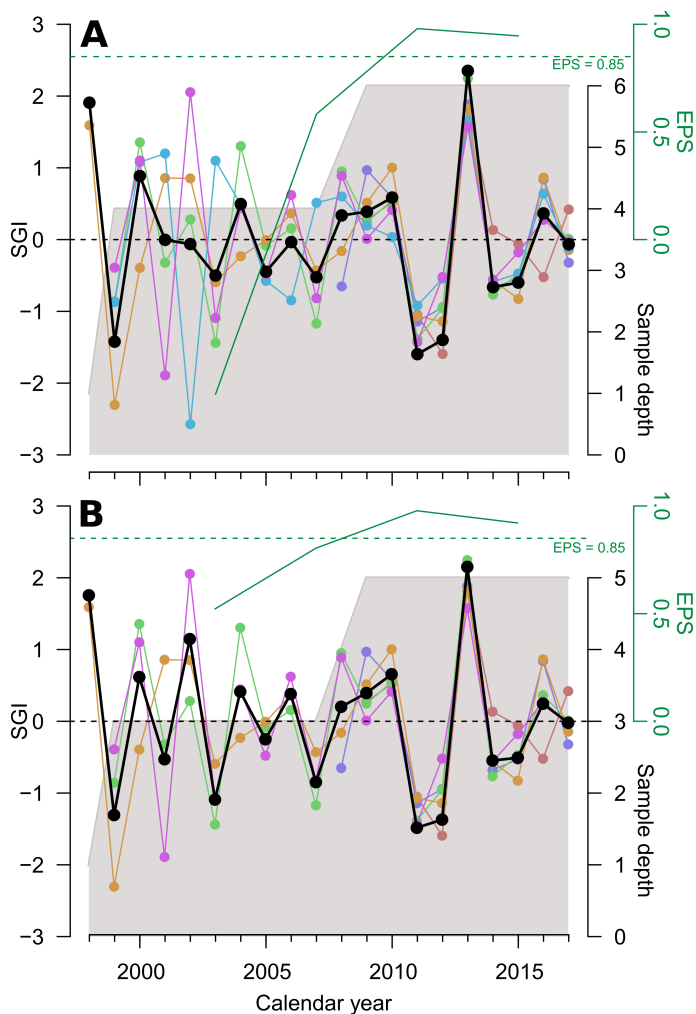


FIGURE 3.43 – Standardized annual growth rates (SGIs) of *M. polynyma* shells determined by localization annual growth lines via comparisons of inter-individual Sr/Ca ratio patterns (coloured dots and lines) with the averaged chronologies (black). (A) SGIs for the six specimens and (B) without specimen M14. The number of shells in the chronology through time (sample depth) is represented by the grey shadow. EPS values (green curve) from the master chronologies were computed with a five-year running window with an overlap of three years. The arbitrary EPS threshold value of 0.85 (dotted horizontal green lines) provides information on the statistical robustness of the master chronologies. If the EPS value is higher than the arbitrary threshold of 0.85, the variance of the estimated master chronology sufficiently expresses the variance of all SGI series.

that could be integrated into future environmental studies of the coastal zone. Further investigation should be done to compare variations of the master chronology with local or regional environmental variations influencing *M. polynyma* growth (e.g., fluctuations in water temperature, primary production) in order to identify associated fluctuating geochemical proxies (e.g., similar variations in Ba/Ca ratio and primary production).

Supplementary material

If we assume that the shell is formed in isotopic equilibrium with ambient seawater, conversion of the oxygen stable isotope ratio into empirical temperatures is possible. The $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ was calculated using the equation developed by Grossman & Ku (1986) for biogenic aragonite and re-evaluated

using the most recent ^{18}O correction of -0.27 (Hut, 1987) :

$$T = 20.6 - 4.34(\delta^{18}\text{O}_{theo} - (\delta^{18}\text{O}_{sw} - 0.27)) \quad (3.7)$$

where $^{18}\text{O}_{sw}$ was deduced from the linear regression between salinities and $^{18}\text{O}_{sw}$ of the seawater measured by Tan and Strain between 1980 and 1996 along the Estuary and Gulf of St. Lawrence (Fig. 3.44) and accessible on the NOAA website (<https://data.giss.nasa.gov/cgi-bin/o18data/geto18.cgi>). We rewrote the paleothermometry relationship to calculate $^{18}\text{O}_{theo}$ values :

$$\delta^{18}\text{O}_{theo} = \frac{19.4282 - T + 4.34(\delta^{18}\text{O}_{sw})}{4.34} \quad (3.8)$$

Salinities and water temperatures used to calculate $^{18}\text{O}_{theo}$ are from the instrumented oceanographic buoy identified as PMZA-RIKI ($48^\circ 40' 01''\text{N}$ - $68^\circ 35' 11''\text{W}$). This buoy is 70 km from the sample site, but it provided the nearest oceanographic time series available. The $^{18}\text{O}_{sw}$ was then written as followed :

$$\delta^{18}\text{O}_{sw} = 0.2859(\pm 0.015) * S - 10.6997(\pm 0.35) \quad (3.9)$$

According to this equation, a value of zero for the $^{18}\text{O}_{sw}$ corresponds to an ambient salinity of 37.42. Thus, a salinity variation of 1 reflects a fluctuation of 0.285‰ in the $^{18}\text{O}_{sw}$ composition. $^{18}\text{O}_{sw}$ was then used in equation 3.8 to accurately calculate $^{18}\text{O}_{theo}$ at the location of buoy PMZA-RIKI.

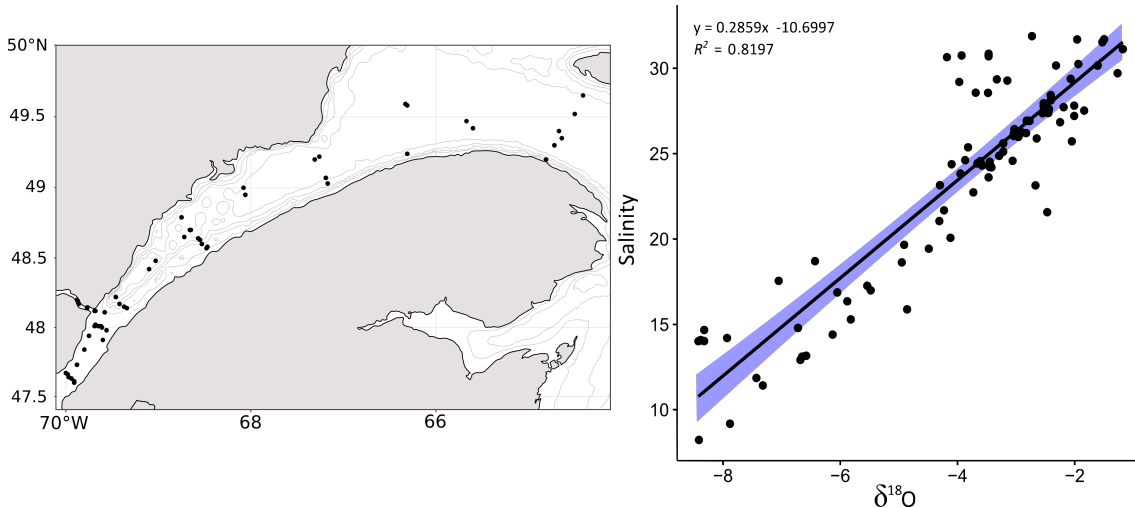


FIGURE 3.44 – Locations of salinity and $^{18}\text{O}_{sw}$ measurements made by Tan and Strain between 1980 and 1996 that were used to calculate the linear regression used in equation 3.8.

Acknowledgements :

This research is a contribution of LIA-BeBest, an international collaboration between French (IUEM-UBO, LEMAR - Brest) and Canadian (ISMER-UQAR, Rimouski) academic institutions. We thank LEMAR and DFO personnel for their help. We are sincerely grateful to crew and science staff onboard the CCGS Leim for their dedicated help during sampling. In addition, we express our sincere gratitude to staff at the Research Centre on the Dynamics of the Earth System (GEOTOP), particularly to André Poirier for his useful help and efficiency. We would also like to thank the employees of Pôle Spectrométrie Océan (PSO, Plouzané, France) for their hard work in adjusting the analysis method at our request. We show our appreciation to Laure Devine for her useful comments. This research was supported by a grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (to G.C.) and the Canada Research Chair Program (to G.C.) as well as the University of Occidental Brittany and LabeX Mer. All data used to produce the results of this paper may be obtained by contacting the corresponding author.

CHAPITRE 4





PRÉAMBULE

La méthode chimiochronologique ouvre de nouvelles perspectives de recherche en paléo-climatologie. Les profils caractéristiques de Ba/Ca et Sr/Ca ont permis de localiser les stries de croissances annuelles sur la charnière de 6 spécimens de *M. polynyma*. De par la forte similarité de signaux Ba/Ca ainsi que des taux de croissance entre individus, *M. polynyma* peut être décrite comme archive de son environnement. Par conséquent, est-il possible que d'autres espèces bordant les côtes du système Saint-Laurent soient également capables d'enregistrer les variations physico-chimiques de leur milieu ambiant? Dans le système Saint-Laurent, une seule autre espèce est abondante (Bourdages *et al.*, 2012) et longévive (Kilada *et al.*, 2009) : *Cyrtodaria siliqua*. Cette espèce forme des stries de croissance annuelles (Kilada *et al.*, 2009) pouvant servir à déterminer l'âge et le taux de croissance de chaque spécimen. L'objectif de ce chapitre est d'évaluer le synchronisme des taux de croissance entre spécimens de *C. siliqua* pour estimer le potentiel de cette espèce comme archive pouvant renseigner sur les variations environnementales locales voire régionales et climatiques.

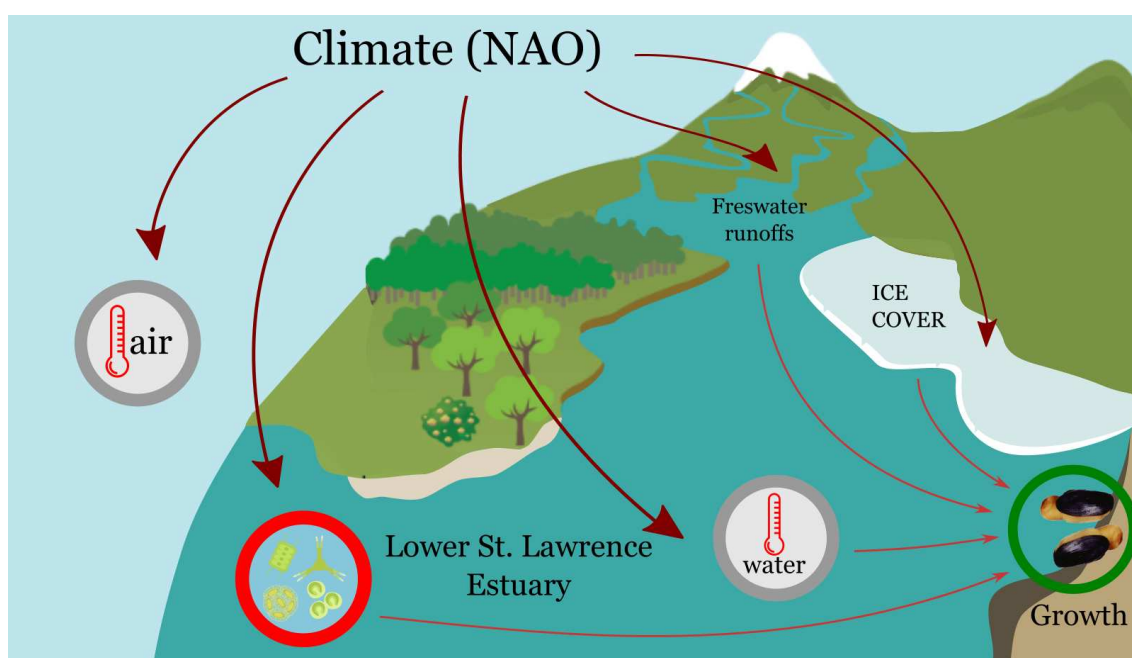


Le pitot *Cyrtodaria siliqua*, une archive de la dynamique de l'Atlantique Nord dans l'estuaire du Saint-Laurent

Points clés

- Meilleure préservation des données de croissance au niveau de la région charnière
- Première construction d'une chronologie maitresse robuste entre 1946 et 2016 pour *C. siliqua*
- Influence de la NAO sur les conditions physico-chimiques et biologiques du site d'étude
- Relation indirecte entre la NAO et la croissance de *C. siliqua*

Résumé graphique



The northern propellerclam (*Cyrtodaria siliqua*) : an archive of North Atlantic dynamics in the St. Lawrence Estuary

Justine Doré ^{a*}, Gwénaëlle Chaillou ^b, Virginie Roy ^c, Julien Laliberté ^c, Ericka Faba ^a,
Julien Thébault^{a*}

^a Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, Plouzané, France

^b Canada Research Chair in Geochemistry of Coastal Hydrogeosystems, Québec-Océan, Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER), Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Canada

^c Research Scientist, Coastal Fisheries Ecology, Benthic Sciences, Demersal and Benthic Science Branch, Fisheries and Oceans Canada, Maurice Lamontagne Institute

Correspondance

* Justine Doré, justine.dore@univ-brest.fr

* Julien Thébault, julien.thebault@univ-brest.fr

Upcoming submission in



Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Marine Environmental Research

journal homepage: <http://www.elsevier.com/locate/marenvrev>



Keywords

C. siliqua; Sclerochronology; Master chronology; Environmental factors; Chlorophyll *a*; North Atlantic Oscillation

Abstract

The discovery of new biogenic archives is of crucial importance for deciphering processes and mechanisms of global change. The northern propellerclam, *Cyrtodaria siliqua*, one of the most abundant and long-living bivalve species in the coastal Lower St. Lawrence Estuary (LSLE), is a valuable asset for sclerochronology studies. Our study shows that the shell's hinge plate provides the most reliable growth rates compared to the outer shell layer due to better preservation. Growth rates were found to record environmental and climatic drivers. Indeed, our results highlight similar variations between growth of *C. siliqua* and a set of environmental parameters (sea-surface temperature, freshwater runoff, ice-cover duration, and chlorophyll *a* concentration) that are influenced by the North Atlantic Oscillation. Thus, the growth of a burrowing bivalve living in the coastal LSLÉ may provide a powerful tool to reconstruct past climate and environmental conditions.

Résumé

L'exploration de nouvelles archives biogéniques est d'une importance cruciale pour déchiffrer les processus et les mécanismes du changement mondial. Le pitot, *Cyrtodaria siliqua*, est l'une des espèces de mollusque bivalve les plus abondantes et ayant une longue espérance de vie dans la zone côtière de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL), ce qui représente un atout précieux pour les études sclérochronologiques. Nos résultats démontrent que la charnière de la coquille fournit les taux de croissance les plus fiables par rapport à la couche externe de la coquille en raison d'une meilleure conservation. Il a été démontré que ces taux de croissance enregistrent les variations de facteurs environnementaux et climatiques. En effet, notre étude met en évidence des variations similaires entre la croissance de *C. siliqua* et un ensemble de paramètres environnementaux (température de surface de l'eau, ruissellement d'eau douce, durée de la couverture de glace et concentration de chlorophylle *a*) influencés par le mode climatique dominant de l'Atlantique Nord (l'oscillation Nord-Atlantique ; NAO). Ainsi, la croissance d'un bivalve fouisseur vivant dans la zone côtière de la EMSL peut constituer un outil efficace pour reconstruire les conditions climatiques et environnementales passées.

1. Introduction

Like many other coastal areas around the world, the Lower St. Lawrence Estuary (LSLE) in eastern Canada has not escaped the strong pressures of human activities and climate change (Archambault *et al.*, 2017; Gobeil, 2006). Resulting cascading effects include hypoxia and acidification in the deep bottom waters of the LSLE (>250 m depth) (Gilbert *et al.*, 2005, 2007; Gobeil, 2006; Greenan *et al.*, 2019; Muccio & Jackson, 2009). There have been numerous studies and monitoring programs initiated over the last two decades (e.g., Atlantic Zone Monitoring Program [AZMP]; St. Lawrence Action Plan 2011–2021; 2013–2020 Climate Change Action Plan), but most have focused on the deep (> 300m depth) Laurentian Trough ecosystem (e.g., Benoit *et al.* 2006; Thibodeau *et al.* 2006; Mucci *et al.* 2011; Genovesi *et al.* 2011; Jutras *et al.* 2020). Long-term monitoring of LSLE coastal areas is still rare and takes place at site-specific-scales around harbour areas most of time (INRES, 2019). Overall, little is known about the long-term dynamics of environmental changes along the LSLE shore.

One approach for adding to long-term records is to look for environmental proxies archived in the shells of long-living bivalves (Buddemeier *et al.*, 1974; Jones, 1983; Oschmann, 2009) that respond to environmental changes in their surrounding environment. This field is known as sclerochronology, and it makes use of the periodic accretions of calcium carbonate constituting the hard parts of the studied archives (e.g., corals, foraminifera, bivalves) (Hudson *et al.*, 1976; Oschmann, 2009). In the case of marine bivalves, their shells record high-resolution environmental data in their increments (i.e., periods of growth) that can be placed in a temporal context through periodic growth lines (i.e., daily to annual growth stops separating increments) when the date of death is known. Some bivalve species can live over a century, and some have been found to live for ca. 500 years, such as *Arctica islandica* and *Neopycnodonte zibrowii* (Butler *et al.*, 2013; Schöne *et al.*, 2005c; Thompson *et al.*, 1980; Wisshak *et al.*, 2009), thus they can provide a multi-decadal baseline of environmental variations (see Richardson 2001, for a review).

In the coastal zones of the LSLE, the northern propellerclam, *Cyrtodaria siliqua* (Spengler, 1793), is one of the most abundant bivalve species (Bourdages *et al.*, 2012). It can live more than 100 years (Kilada *et al.*, 2009), making it an ideal candidate for a powerful long-term environmental archive. The northern propellerclam is a cylindrical bivalve with a large body that cannot fully retract into its shell. Its body can reach 110 mm in length and 50 mm in height (Kilada *et al.*, 2009; Nesis, 1965). The two valves of the shell are joined only in the hinge region by a thick ligament

(Simonarson, 1974). Like many other bivalves, *C. siliqua* grows by periodical accretion of calcium carbonate and forms annual growth increments (Kilada *et al.*, 2009). Growth lines are visible on the external and internal shell (Kilada *et al.*, 2009) and can serve as markers for calendar dates.

The northern propellerclam is a component of several boreal to temperate ecosystems in the Northern Atlantic. It has a widespread distribution, from southwest of Cape Cod to northwest of the Strait of Belle Isle and to the Norwegian coast, which forms its eastern limit (Laudien *et al.*, 2007). In eastern Canadian waters, this species is found in high abundances on the Scotian Shelf, Banquereau Bank, Grand Banks, and along the North Shore of Quebec (Bourdages *et al.*, 2012; Gilkinson *et al.*, 2003, 2005; Lilly & Meron, 1986). The species lives in fine sand, where it buries completely but at depths not exceeding a few centimetres due to its short siphon. *C. siliqua* has been observed at salinities ranging from 32.3 to 34.2 and at temperatures between -1.0 °C and 5.7 °C (Simonarson, 1974). It is a suspension filter-feeder living down to 500 m in depth (Nesis, 1965; Simonarson, 1974). In the LSLE and Gulf of St. Lawrence, the species prefers depths of 20 m, and the highest population density was found in the north part of the estuary (Bourdages *et al.*, 2012). Thus, *C. siliqua* could be a valuable asset for sclerochronology studies in this system and more generally in subarctic and arctic regions. Indeed, this species could be essential for reconstructing past climate and environment conditions and for assessing changes at regional and local scales.

In this study, we analyzed shell growth of the northern propellerclam for the first time in the LSLE coastal area to extract environmental and/or climatic factors controlling its inter-annual growth rates. Our main goal was to evaluate the potential of *C. siliqua* as an environmental archive by (a) assessing the synchrony between growth rates determined from different parts of the shell among contemporaneous specimens to construct a master chronology linked to each part, then (b) to determine the part of the shell that provides the most reliable growth rate, and finally (c) to characterize which environmental and climatic drivers varied along with the growth rate in shells.

2. Materials and methods

2.1. Sample collection and preparation

Northern propellerclams were sampled in September 2018 at ca. 14 m depth by SCUBA divers in the fishing bed near Forestville (48° 40' 25"N – 69° 02' 30.398"W) (called Forestville hereafter) during Institute Maurice Lamontagne's oceanographic campaign "IML-2018-054" on the R/V

Mysis. The sampling site is in the LSLE (Quebec, Canada; Fig. 4.45), inside fishing area 1A of the Stimpson's surfclam, *Mactromeris polynyma*, management plan. Forestville is an open system with freshwater inflow from two main rivers, Portneuf River and Sault-Aux-Cochons River, with the latter located closer to the sampling site (Fig. 4.45C). Dams were built near the mouths of each river to produce hydroelectricity (<https://www.cehq.gouv.qc.ca/barrages/>). Construction occurred in 1996 on the Portneuf River (dams 0003118 and X0003119) and in 1954 on the Sault-Aux-Cochons Rivers (dams X0003121 and X0003120). The holding capacities of these dams vary from 325,000 m³ (X0003119) to 2,142,000 m³ (X0003120).

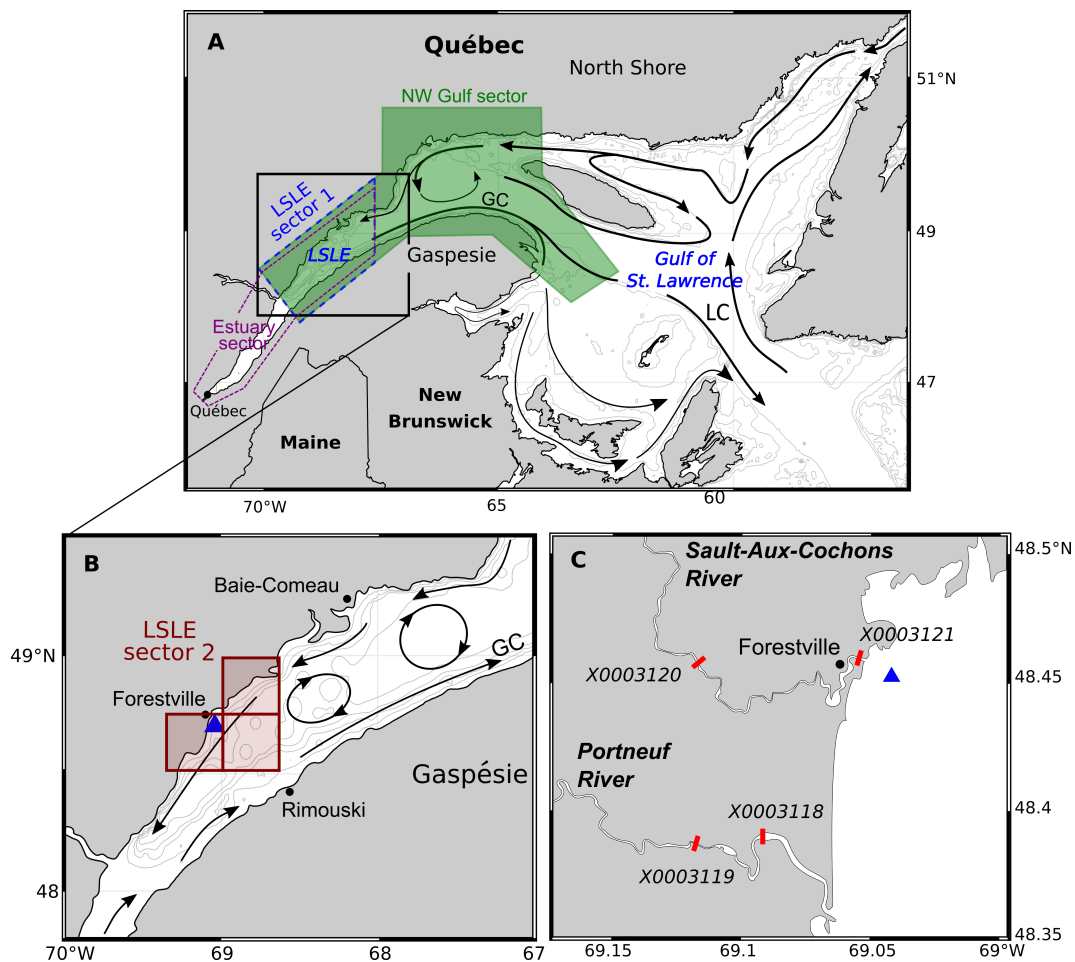


FIGURE 4.45 – (A) General surface circulation in the Gulf of St Lawrence (adapted from El-Sabh 1976) and (B) in the Lower St. Lawrence Estuary (LSLE) (adapted from Plourde *et al.* 2001) indicated by arrows; GC is the Gaspé Current. Bathymetry (grey isolines) is shown at intervals of 50 m; the Laurentian Channel (LC) is defined by the 200 m isobath. Instrumental data used in the study were collected from satellite sensors covering the red squares in 1B (LSLE sector 2; SST only), and from averaged in situ and satellite data calculated for the Northwest Gulf sector (green shading in 1A), the Estuary sector (purple dashed polygon in 1A), and LSLE sector 1 (blue dashed polygon in 1A) (further details in Fig. 4.47). The position of the sampling site where *C. siliqua* specimens were collected is represented by the blue triangles in 1B and 1C. (C) Map of the two main rivers flowing near the sample site with the positions and designations of dams (red lines).

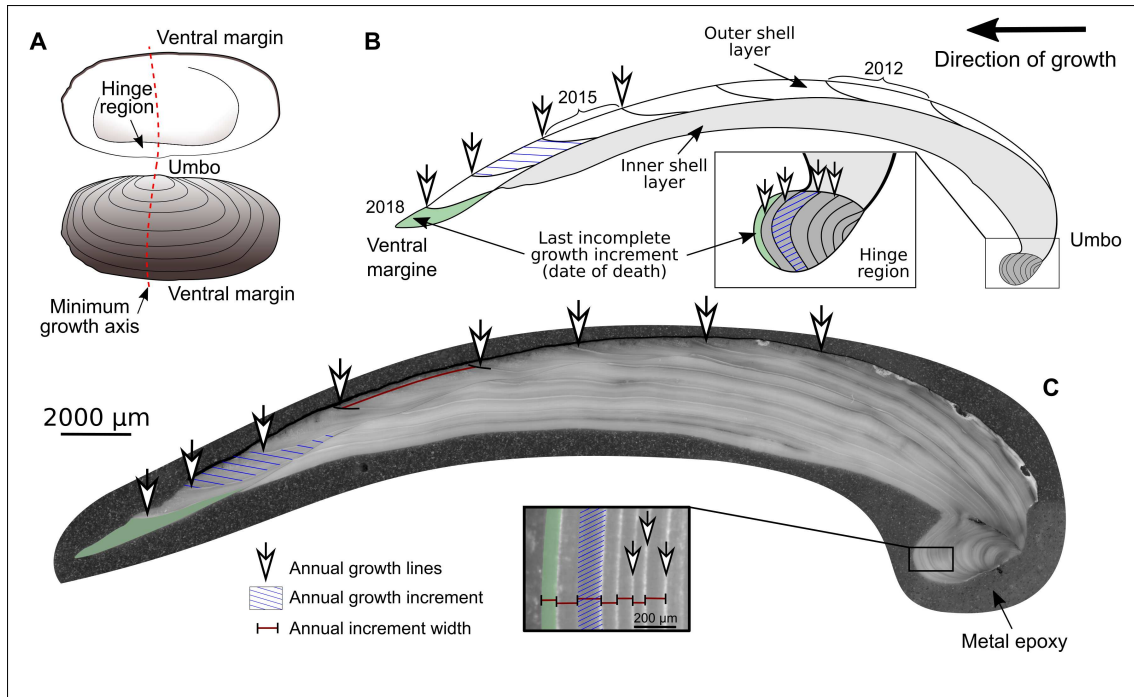


FIGURE 4.46 – (A) The shells were cross-sectioned along the axis of the minimum growth, which is perpendicular to growth lines. (B) Schematic representation of the different layers in the shell cross-section, the hinge region, and the annual growth lines delimiting annual growth increments. (C) Cross section with annual growth lines and increments identified on the outer shell and in the hinge region along with a representation of the process used to measure the width of each growth increment (red segments) in the outer shell layer and hinge region. See section 3.2 for details.

After sampling, the shell was separated from soft tissues, measured, rinsed to remove sediments and any remaining soft tissue, and then protected from impacts. In the laboratory, shells ($n=22$) were coated with a thick, 1 cm wide layer of a quick-drying metal epoxy resin (Araldite Metal, Huntsman Advanced Materials) to avoid breakage before being sectioned from the umbo to the ventral margin along the axis perpendicular to the growth lines (Fig. 4.46). A 1 mm thick cross-section of the entire shell was then obtained using a low-speed precision saw (Struers, Secotom-10; rotation speed of 500 rpm; feed rate of $100 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) equipped with a $600 \mu\text{m}$ thick diamond-coated blade continuously cooled by water. Each section was then glued on a glass slide, ground with 1200 then 2500 grit wet table carborundum paper, then polished with $1 \mu\text{m}$ diamond liquid (ESCIL, Chassieu, France) deposited on a polishing cloth fixed on a grinding turntable (Struers, TegraPol-25) to reduce scratches. Cross-sections were cleaned between each grinding/polishing step with deionized water and dried to eliminate residual diamond liquid and/or abrasive material.

2.2. Sclerochronology studies

2.2.1. Growth lines study

To increase the visibility of growth lines on the internal shell, cross-sections were immersed in Mutvei's solution (see Schöne *et al.*, 2005a, for details) for 20 min at ambient temperature. After gentle rinsing and drying at 35 °C in a heat chamber, digital images of the stained cross-sections were taken using an AxioCam MRC 5 installed on a Carl Zeiss SteREO Lumar.V12 stereomicroscope equipped with a motorized stage. All cross-sections were photographed under reflected light (Carl Zeiss, KL 2500 LCD). Two pictures were taken of each sample, the first of the hinge region and the second of the outer shell layer (OSL) (i.e., the entire shell). To enhance readability of the growth lines, hinge region images were constructed as a mosaic, using pictures taken under a magnification of 50x, whereas the whole shell was photographed under 30x magnification. Shell images were processed using the ImageJ software (NIH Image) to measure the distance between successive annual growth lines delimiting the width of growth increments. The same methodology was used for every shell (Fig. 4.46). For the OSL section, the measurements of increment widths were done following the curve of the shell. For the hinge region, the widths of all growth increments were measured perpendicularly to the delimiting growth lines and following the axis of maximum growth. Each growth increment was then attributed to a precise calendar year by counting down from the last incomplete growth increment, the date of which is known because it was formed during the sampling year (i.e., year of death), here 2018. In this way, growth rates were placed in a temporal context. By analyzing the hinge region, all 22 specimens could be aged. In contrast, growth lines on the OSLs were less readable due to breaks, bioerosion, and uncertainties in localisation. Only 11 OSLs of the 22 shells were readable.

2.2.2. Growth rate study and master chronology construction

Based on the age of the 22 samples measured in the hinge region, a von Bertalanffy growth function (VBGF; equation 4.10; von Bertalanffy, 1938) was applied and fitted to shell size-at-age data using the non-linear least squares (nls) procedure available in the open source R language (cran.r-project.org) :

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (4.10)$$

where L_t is the shell length (in mm) at time t (in years), L_∞ is the length reached after an infinite time of growth (in mm), K is the Brody growth constant defining the “speed” of growth (per year), and t_0 is the theoretical age at which the length would be zero (in years). A morphometric relationship between shell length (L) and height (H) was calculated beforehand to evaluate the allometry (equation 4.11), firstly to estimate the length of some damaged specimens and secondly to associate length to the age determined from each hinge region.

$$L = a.H^k \quad (4.11)$$

The model parameters are represented by a and k , where k provides information on the nature of the allometry : if $k = 1$, the relationship is isometric, otherwise the relationship is a negative ($k < 1$) or positive ($k > 1$) allometry.

To extract environmental signals from a composite chronology, growth time series among specimens must be comparable. However, the times series of growth increment widths show much variability. Due to the ontogenetic age trend, not only do the (raw) annual growth increment widths (R) decrease gradually with increasing ontogenetic age (t), but the year-to-year variance also decreases. Thus, the local mean (equation 4.12)

$$M = \frac{R_t + R_{(t-1)}}{2} \quad (4.12)$$

and the year-to-year variance (equation 4.13)

$$V = |R_t - R_{(t-1)}| \quad (4.13)$$

are strongly linearly correlated in a logarithmic space as follows (equation 4.14),

$$\log V = b.\log M + k \quad (4.14)$$

where b is the slope and k the y-axis intercept. To mathematically remove the ontogenetic trend, detrending methods were applied on growth values (i.e., annual growth increment width). The detrending method involves the estimation and removal of the bivalve’s ontogenetic growth trend. Growth indices (GI) were then calculated (equation 4.15) by dividing measured growth values by predicted (P) growth values for each year using a modified negative exponential curve and a

smoothing spline :

$$GI_t = \frac{R_t}{P_t} \quad (4.15)$$

Finally, the GIs for each time series were standardized using equation 4.16,

$$SGI_t = \frac{GI_t - \mu}{\sigma} \quad (4.16)$$

where μ is the average and σ the standard deviation of all GI values (Jones *et al.*, 1989; Witbaard, 1997). When the standardized growth index (SGI) is positive (negative), growth increment widths are higher (lower) than the predicted growth.

We estimated the detrended growth indices using the `dplR` package (<https://CRAN.R-project.org/package=dplR>) (Bunn, 2008). The first and last identified growth increments were removed because they may not represent a whole year. Consequently, two of the 22 samples were excluded because the specimens were too young. Growth increments and therefore ages were determined from the hinge region and the OSL, and an annually resolved master chronology (i.e., average of SGIs chronologies) was calculated for each part. The master chronology constructed with hinge region data was established on all 20 shells. For OSL data, nine of the 20 shells were readable and used to estimate the master chronology. SGIs from both parts of a same shell were then compared.

2.3. Environmental parameters

To identify environmental factors controlling growth rate variability, only the annually resolved master chronology estimated from the hinge regions (higher number of analyzed specimens) was compared to different environmental parameters recorded by the Atlantic Zone Monitoring Program (AZMP) and satellites. Note that no *in-situ* data are available for the sampling area. Details on the parameters used in this study are shown in Figure 4.47. The master chronology was compared to sea-surface temperature (SST), freshwater runoff, surface chlorophyll *a* (Chl *a*) concentration, spring phytoplankton bloom properties, and ice-cover data over a common period of time (depending on each parameter). Satellite SST data are used to complement high-resolution data near the sampling area. However, since SST values are biased from December to March because of sea-ice cover in the estuary, temperature data were sparse. Data from a thermograph placed onboard a commercial ship were added to compensate and compare winter SST variations. Only data collected in LSLE sector 2 were used. Infrared and ocean colour remotes sensing were used to derive the temperature of the surface of the ocean and to retrieve the concentration of

Chl *a* (i.e., a common biomass index for microalgae), respectively. A team of experts from the AMZP interpreted the signal from active radar to report precise sea ice conditions and models to estimate monthly runoffs of the Estuary rivers (see Galbraith *et al.* 2019). Ice cover duration is defined as the number of days that the threshold—5% of the largest ice volume ever recorded in the Estuary—is exceeded. For the spring phytoplankton bloom, normalized anomalies were calculated for the bloom onset compared to the average onset date between 1999 and 2015. Thus, positive and negative anomalies correspond to a late and an early bloom, respectively, compared to the average. Surface Chl *a* concentration was determined from satellite ocean colour data for the NW Gulf sector and the whole St. Lawrence Estuary and Gulf (51° 18' 45"N–45° 56' 15"N, 70° 58' 44.975"W–58° 11' 15"W), despite the difficulty to assess the actual near shore Chl *a* concentration.

2.4. Spectral analyses and relationship between the North Atlantic Oscillation (NAO) and shell growth

To assess persistent patterns in shell growth (SGIs), a continuous wavelet-transform analysis (Morlet wavelet, wavenumber $m = 6$) was performed (Torrence & Compo, 1998). While Fourier transforms cannot characterize non-stationary time series, i.e., whose frequency content changes with time, wavelet analysis overcomes this problem by performing a local time-scale decomposition of the signal into time-frequency space (Lau & Weng, 1995; Torrence & Compo, 1998). Wavelet transform allows visualization of the dominant modes (periods) of variability and how those modes vary through time. The dependencies between SGIs and the annual and winter North Atlantic Oscillation (NAO) indexes (Hurrell & Deser, 2010) were also analyzed using a cross-wavelet transform (Fig. 4.47). The NAO is a cyclic variation in air pressure regimes that influences the North Atlantic Ocean and the Gulf of St. Lawrence (Petrie, 2007) which may also influence coastal regions in the LSLE. Spectral analyses were performed in R using the WaveletComp package (<https://cran.r-project.org/package=WaveletComp>).

2.5. Statistical analyses

To evaluate the robustness of the two master chronologies (hinge regions and OSLs), the expressed population signal (EPS) was calculated as follows :

$$EPS = \frac{n(R_{bar})}{(n(R_{bar}) + (1 - R_{bar}))} \quad (4.17)$$

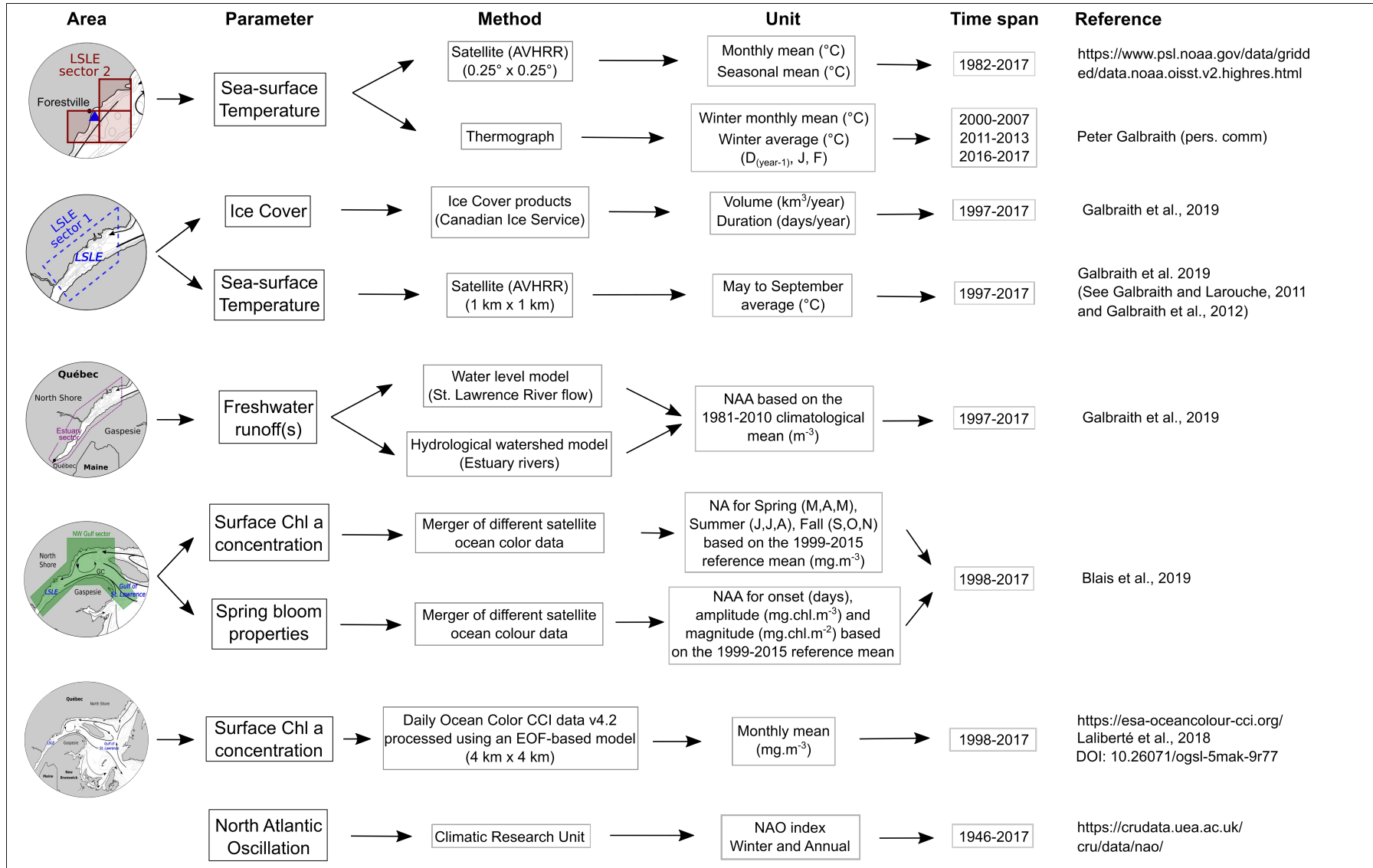


FIGURE 4.47 – Details of the environmental parameters used to compare with the annually resolved master chronology estimated from hinge region of the 20 shells. Columns represent, respectively, the geographic area of analysis, the parameter, the method used to measure the parameter, the unit, the time span, and references. NAA : Normalized Annual Anomalies, NA : Normalized Anomalies.

where n is the number of shells used to construct the master chronology and R_{bar} is the average of all correlations between pairs of SGI chronologies. The EPS is the amount of variance in the population chronology (infinitely replicated) explained by a finite sample. According to Wigley *et al.* (1984), EPS values greater than the arbitrary threshold of 0.85 indicate that the variance of a the master chronology sufficiently expresses the common variance of all SGI series. A linear regression was used to calculate the coefficient of determination with an associated p -value between the SGIs from the hinge region and OSL of a same specimen. A pairwise Pearson correlation matrix was calculated between the annually resolved master chronology from the hinge region and environmental data measured in the Estuary and Northwest Gulf sectors. Spatial correlation maps were produced to visualize the significant correlations between the master chronology from the hinge regions and monthly averaged Chl a measured by satellite sensors from the selected St. Lawrence ecosystem area. Only maps with significant correlation inside the LSLE are shown.

3. Results

3.1. Size, growth and master chronology construction

Morphometric parameters of the live-collected *C. siliqua* shells from Forestville are presented in Table 4.7. Unlike shell height, length was obtained for only 20 of the 22 samples because specimens P27 and P70 were damaged along their anterior–posterior axis. For the 20 specimens, shell length varied from 17.56 (P73) to 84.44 mm (P46) with an average of 70.37 mm. Shell height ranged from 8.89 (P73) to 37.55 mm (P46) with an average of 30.29 mm. Age was determined by counting growth increments in the hinge region and in the OSL. For all shells, growth increments were easily identified in the hinge region. Age varied from 2 (P73) to 98 years (P02) with an average of 42.5 years. However, age was harder to estimate in the OSL due to the complexity of delimiting growth increments, especially in old specimens. Only 11 of the 22 shells could be aged using the OSL. Estimated ages were identical between the OSL and hinge region except for four shells, where the estimation was off by one to four years (P48, P51, P27, and P26; Table. 4.7).

The morphometric relationship showed positive allometric growth ($k = 1.033$) in shell length/height (Fig. 4.48A). Growth is faster for the length of the shell than for its height, which is consistent with the elongated shape of the shell. The length of the specimens P27 and P70 were then estimated with the resulting equation (76.52 and 42.61 mm, respectively). Despite the relatively

Table 4.7 – Morphometry of shells used in the sclerochronology analysis. Age was determined by counting growth lines in the hinge region (HR) and the outer shell layer (OSL). Length was not specified when shells were broken. Hatch dates were deduced from the age and date of death (2018). Correlation coefficients were calculated between standardized growth indices determined for both parts of the same shell (shaded areas), and the associated p levels are shown (***) <0.001 , ** <0.01 , * <0.05). The first two shells (P72 and P73) were too young to be used in construction of the chronology.

Shell ID	Length (mm)	Height (mm)	Age via	Assumed	Age via	Assumed	Correlation (r)
			HR (years)	hatch date	OSL (years)	hatch date	
P73	18.56	8.89	2	2017	2	2017	
P72	24.08	10.46	3	2016	3	2016	
P69	40.12	17.8	5	2014	5	2014	0.29
P68	45.8	20.07	6	2013	6	2013	0.98 *
P70	<i>Broken</i>	18.6	7	2012	7	2012	0.44
P48	71.7	32.89	22	1997	21	1998	0.65 ***
P51	75.89	33.35	31	1988	34	1985	0.42 ***
P23	81.32	35.99	32	1987	32	1987	0.76 ***
P46	84.44	37.55	36	1983	36	1983	0.65 ***
P47	79.53	34.58	36	1983			
P27	<i>Broken</i>	33.4	41	1978	42	1977	0.44 ***
P05	75.46	31.08	53	1966			
P08	76.19	33.39	56	1963			
P18	77.02	33.27	56	1963			
P26	84.22	36.25	57	1962	53	1966	0.14
P53	83.09	37.55	57	1962			
P48	82.32	35.39	60	1959			
P10	80.12	34.83	61	1958			
P37	81.96	34.31	62	1957			
P01	80.87	34.46	71	1948			
P42	80.92	35.05	85	1934			
P02	83.7	37.26	98	1921			

small number of samples, growth could be characterized using a von Bertalanffy growth function (VBGF) since the sample included a large range of lifespans (i.e., 2 to 98 years) (Fig. 4.48B). Individual shell growths were correctly fitted with the VBGF, showing a rapid increase in length until approximately 17 years of age (4.1 mm year^{-1}) followed by a rapid decline (0.3 mm year^{-1} for a 50-year-old shell) to reach the asymptotic length of 80.5 mm (Table. 4.8). Specimens collected in Forestville appear to grow faster for their first years of life and reach their asymptotic length quicker than specimens from Banquereau Bank, as estimated by Kilada *et al.* (2009), who used the von Bertalanffy growth function on 254 shells aged by counting growth lines on the OSL. For a same age (e.g., 50 years), specimens from Forestville are smaller (ca. 80 mm) than those from Banquereau Bank (ca. 90 mm).

Table 4.8 – Von Bertalanffy growth parameters of *C. siliqua* populations from Forestville and Banquereau Bank: length reached after an infinite time of growth (L_{∞}), Brody growth constant per year (K), and theoretical age at which the length would be zero, in years (t_0). Standard deviations (this study only) and confidence intervals are shown.

Bed	Year	L_{∞}	K	t_0	Reference
Forestville	2018	80.5	0.12	-0.13	This study
		<i>sd</i> = 1.80	<i>sd</i> = 1.12	<i>sd</i> = 0.03	
		<i>CI</i> ± 0.86	<i>CI</i> ± 0.54	<i>CI</i> ± 0.02	
Banquereau Bank	1998-2002	92.9	0.07	0.18	Kilada <i>et al.</i> (2009)
		<i>CI</i> ± 2.25	<i>CI</i> ± 0.01	<i>CI</i> ± 0.96	

Growth based on hinge region determinations of the 20 specimens (i.e., two young specimens excluded) covered a period of 96 years, from 1922 to 2017 (Fig. 4.49). From 1946 to 2017, running EPS values (eight-year windows with six-year overlaps) were above the critical threshold of 0.85. However, the OSL-based growth records of nine specimens (i.e., two young specimens excluded) covered only 51 years (1967 to 2017). Its running EPS (six-year windows with three-year overlaps) was rarely above the threshold (>0.85) except for the time interval from 2006 to 2017 (Fig. 4.49). Comparison of growth anomalies between the two age-determining methods of the nine specimens showed a strong and significant correlation except for the two young shells (P69 and P70) and the oldest one (P26) (Table. 4.7). When comparing the common significant period (EPS > 0.85), the

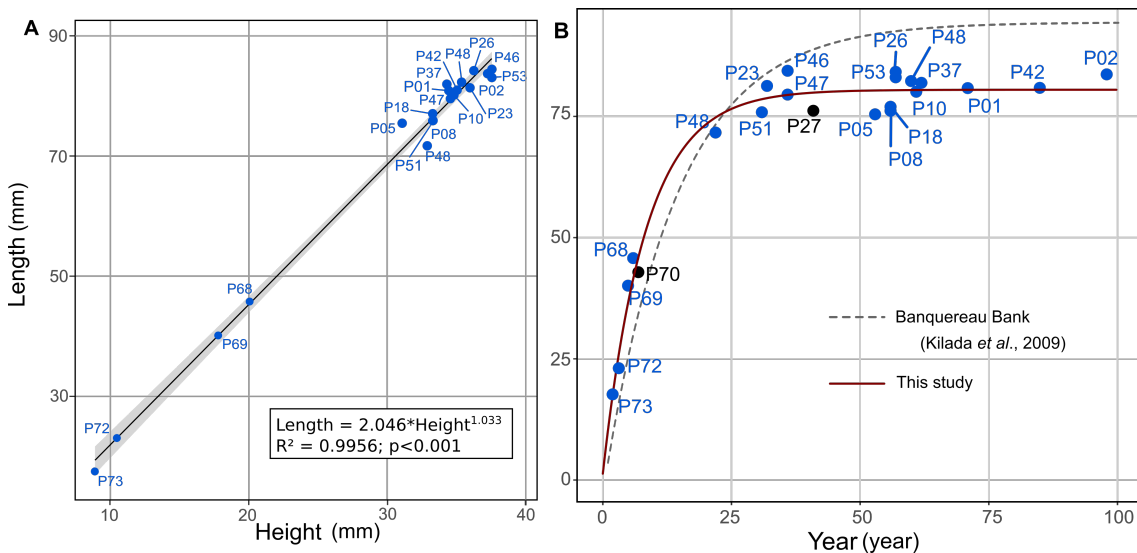


FIGURE 4.48 – (A) Linear relationship between length and height of all the unbroken shells (n=20). Shaded area represents the 95% confidence interval of the slope. (B) Von Bertalanffy growth function fitted on the length-to-age data of the 22 shells (red line, blue dots) from Forestville including specimens P70 and P27 (whose shells were damaged; black dots) and of the 254 shells (dashed grey line) from Banquereau Bank whose length-at-age was determined by counts of growth increments in the outer shell layer (Kilada *et al.*, 2009). Growth parameters are shown in Table 4.8.

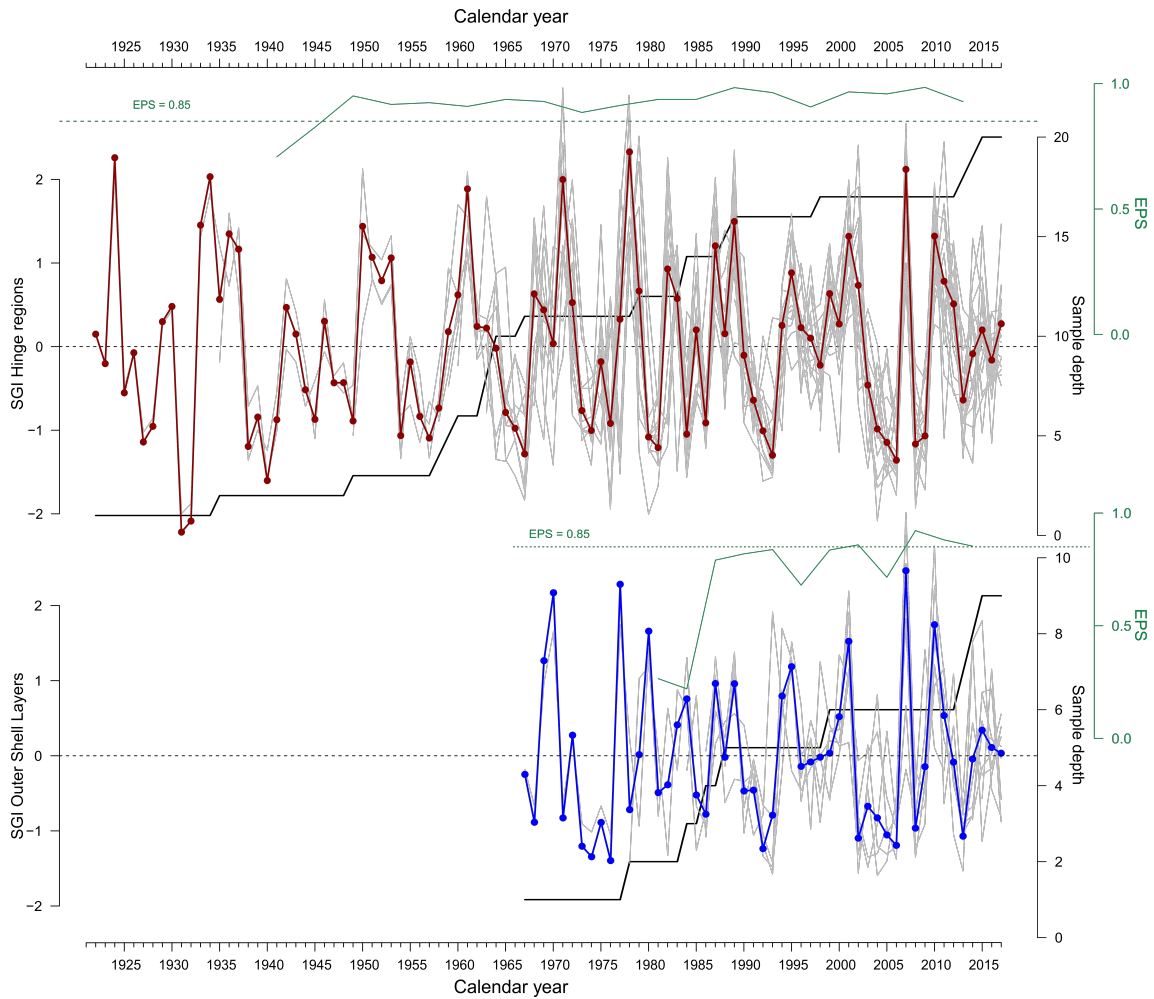


FIGURE 4.49 – Detrended and standardized shell growth series (grey lines) and the master chronology (red and blue lines) based on age determined from the hinge region (upper panel) and the outer shell layer (lower panel). Black lines indicate the number of samples used for both chronologies through time. The expressed population signal (EPS) was calculated using an eight-year or six-year window and a six-year or three-year overlap for hinge regions and outer shell layer chronologies, respectively (green lines). The recommended EPS threshold (0.85) is represented by the dotted horizontal lines (in green).

resulting master chronologies had a weak but significant correlation ($r = 0.21$, p -value < 0.001 ; Fig. 5).

3.2. Growth and North Atlantic climate periodic fluctuations

Continuous wavelet transformation of the master chronology from 1946 and 2017 determined from the hinge region (i.e., period above the EPS threshold of 0.85; Fig. 4.49) revealed distinct spectral power at frequencies corresponding to periods of 8–12 and 2–6 years (Fig. 4.50A). The quasi-decadal variability (8–12 year) is present throughout but most significant during the first

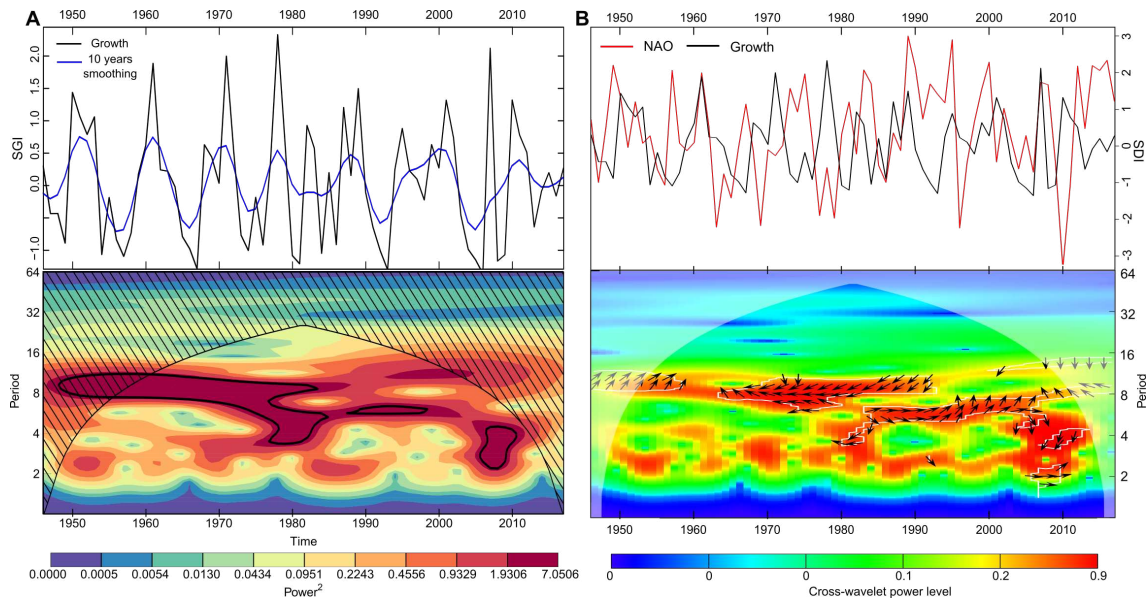


FIGURE 4.50 – A) Wavelet power spectrum (Morlet wavelet, $m = 6$) of the detrended and standardized growth index (SGI, i.e., the master growth chronology estimated from the hinge region ; upper panel). The hatched region is the cone of influence, where zero padding (i.e., artificial increase in the length of the time series by adding zero-value samples to avoid false periodic events) has reduced the variance. The black contours represent the 5% significance level, determined against a red noise (lag-1 autoregressive) background (see Torrence *et al.* 1998). B) Cross-wavelet transform between the master chronology (black line) and the detrended and standardized values of winter NAO (red line). The cone of influence is shown with washed-out colours. Areas with strong covariance in frequency and time scales between the SDIs are represented in red. White contours show frequencies of significant covariance ($p < 0.05$) against a red noise. Arrows show the in-phase/positive correlation (pointing right) and out-of-phase/negative correlation (pointing left) behaviour.

part of the time series (1946–1982). The lower-frequency oscillations (2–6 years) are prominent between 1977 and 1985 as well as from 2006 to 2010. The cross-wavelet transform between the annual climatic and winter NAO indices and the master chronology showed significant dependencies from a frequency domain of 8–12 and 2–6 years. However, these dependencies were stronger when compared with the winter NAO index (Fig. 4.50B). In most years, cross-wavelet power presented an out-of-phase fluctuation (i.e., negative correlation ; arrows pointing left) particularly at the lower frequencies (2–6 years) and to a lesser extent at the higher-frequencies (8–12 years). Around 1960, the cross-wavelet transform shifted from in-phase to out-of-phase.

3.3. Growth and local-to-regional environmental factors

Comparisons between growth and environmental parameters (Figs. 7, 8, and 9) were performed using the master chronology (SGI) obtained with hinge region data from 20 shells and using a common time period (e.g., 1999–2017 ; see Fig. 4.47).

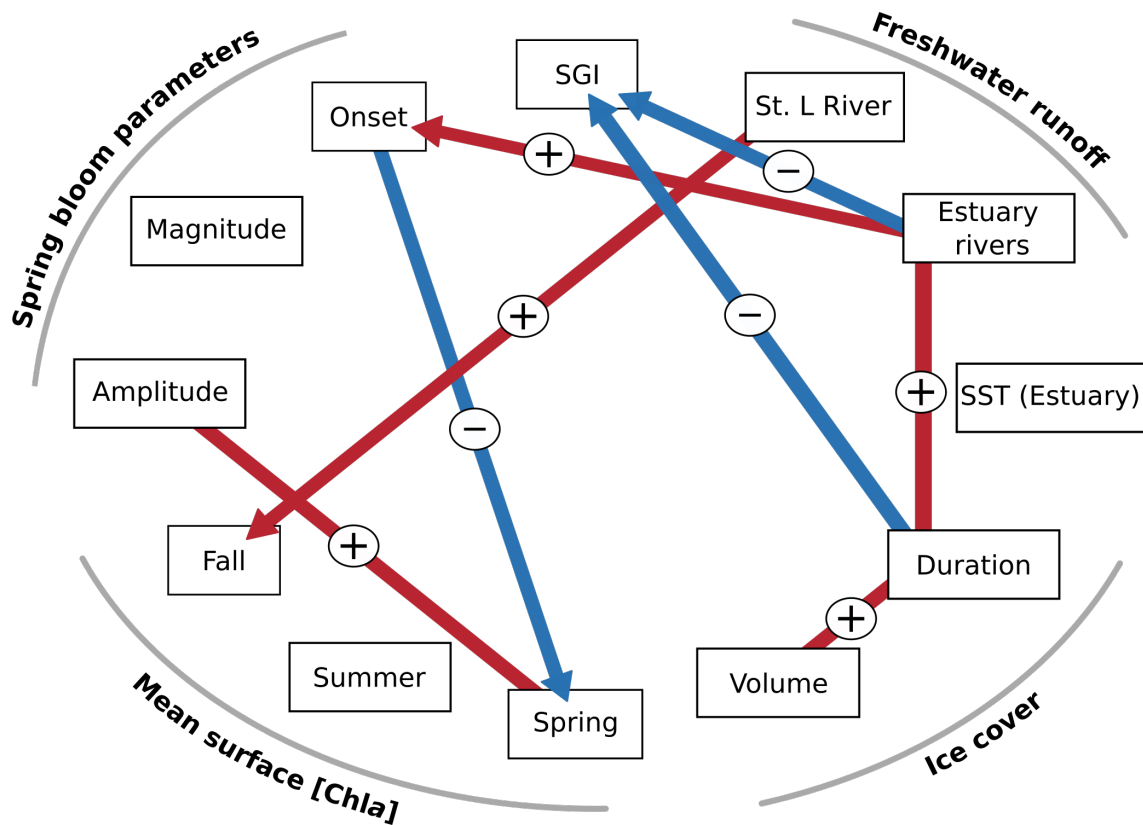


FIGURE 4.51 – Correlation network between the master chronology (SGI, at the top) constructed from the hinge regions only ($n=20$) and different environmental parameters. Arrows indicate the influence of one parameter on another, and lines without arrows indicates a mutual influence. Blue and red lines indicate negative and positive correlations, respectively. Only significant correlations ($p < 0.05$) are presented. See Figure 4.47 for further explanations on data comparisons.

Figure 4.51 presents the correlation network obtained between the master chronology and targeted environmental factors measured by the AZMP (Figs. 4.45 and 4.47). Here, only the significant correlations (positive or negative, with $p < 0.05$) are discussed. We found negative correlations between the master chronology and (i) Estuary rivers runoff ($r = -0.55$; $p < 0.05$) and (ii) ice-cover duration ($r = -0.60$; $p < 0.01$). These factors are also positively correlated with each other ($r = 0.68$, $p < 0.01$) and also with other parameters. Indeed, Estuary rivers runoff is positively correlated with anomalies in the onset of the spring bloom (i.e., positive and negative anomalies correspond to late or early spring bloom compared to the average, respectively) ($r = 0.45$, $p < 0.05$), which are negatively correlated to the mean surface Chl *a* concentration in spring ($r = 0.50$, $p < 0.05$). Mean spring surface Chl *a* was also positively correlated with bloom amplitude ($r = 0.56$, $p < 0.05$), possibly meaning that when the flow from estuary rivers is lower, the spring bloom occurs earlier, which leads to a higher Chl *a* concentration and amplitude in spring. Ice-cover factors (i.e., duration and volume) were also found to be positively correlated with each other ($r = 0.50$, $p < 0.05$).

Satellite records of SST and surface Chl *a* concentration were compared to the master chronology to increase the amount of data in time and space (Figs. 4.47, 4.52 and 4.53). Significant positive correlations were found for January ($r = 0.47$, $p < 0.05$) and the winter season ($r = 0.71$, $p < 0.05$) between the mean values of SST estimated for three selected points in LSLE sector 2 (from 1982 to 2017) and the master chronology (Fig. 4.52A). Based on thermograph data recorded near the sampling area (see Fig. 4.47), the same correlations were also observed with the mean temperature in January ($r = 0.56$, $p < 0.05$) and average winter temperatures ($r = 0.58$, $p < 0.05$) (data not shown). Despite the small range of temperatures (from -1.0 °C to 0.75 °C, Fig. 4.51B), annual variations can be noted (Fig. 4.52B). Indeed, the master chronology and the SST in January follow the same pattern near 2007, with a sharp increase in 2007 followed by sharp drop. The master chronology was also highly positively and significantly correlated with surface Chl *a* concentration in the downstream part of the LSLE (toward the Gulf) and in the Gulf centre only in May between 1999 and 2017 (Fig. 4.53). Sparse and weak negative correlations were also present off the eastern part of the North Shore.

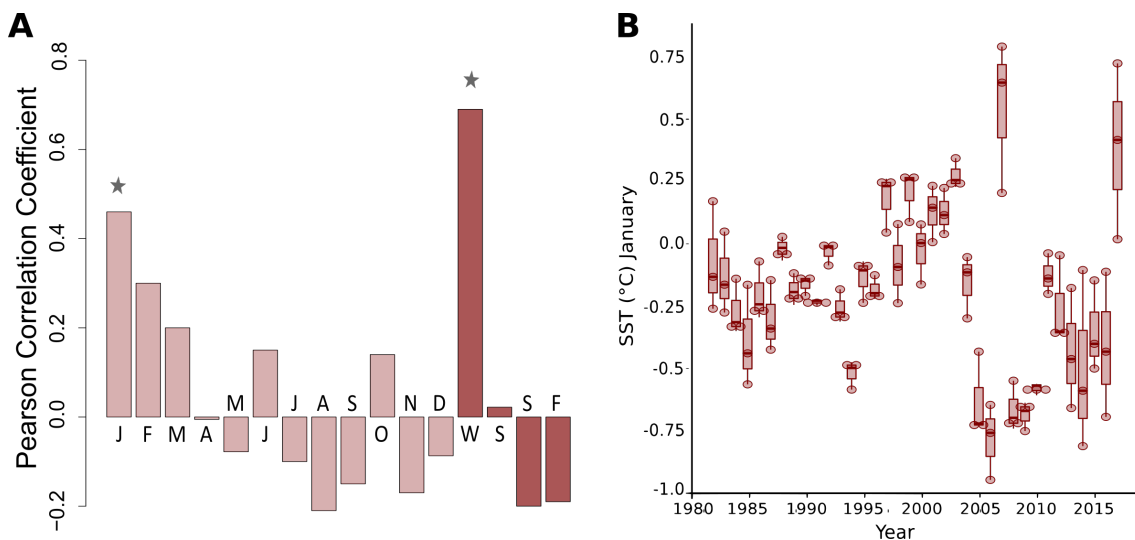


FIGURE 4.52 – SST measured by satellite sensor from the three selected points in LSLE sector 2 between 1982 and 2017. A) Pearson correlations between the master chronology from the hinge regions and SST. B) Boxplot of the January SST values. Months are labelled by letters. Seasons are W (winter : average between $D_{(year-1)}$, J, and F), S (spring : M, A, and M), S (summer : J, J, and A), and F (fall : S, O, and N). Stars show significant correlations ($p < 0.05$).

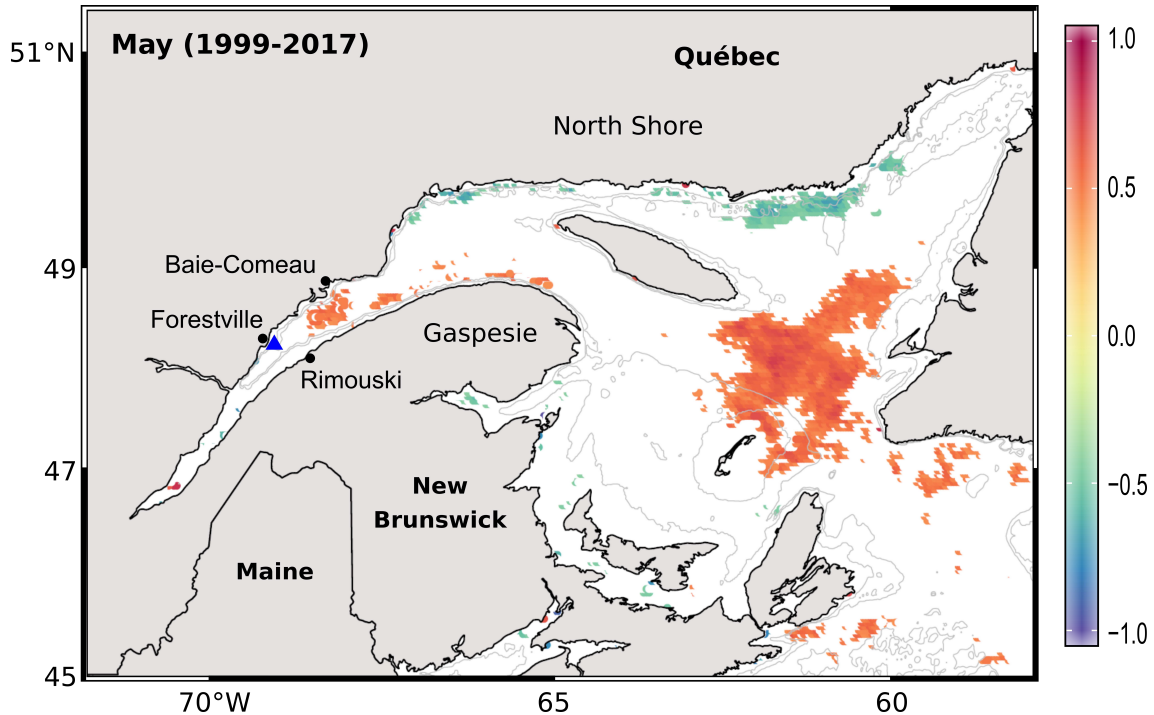


FIGURE 4.53 – Spatial correlation map between the hinge master chronology and the average surface Chl *a* concentration (satellite ocean colour data processed using an EOF-based model; see Laliberté *et al.*, 2018) between 1999 and 2017 for the St. Lawrence Estuary and Gulf. Correlations were only significant inside the LSLE for the month of May (shown here). The sample site is indicated by the blue triangle, and significant correlations ($\alpha = 5\%$) are shown by coloured areas, with blues indicating negative correlations and reds indicating positive correlations. White areas indicate either a lack of chlorophyll *a* data or non-significant correlations.

4. Discussion

4.1. Sclerochronology analysis

Since the mid-20th century, sclerochronology (Hudson *et al.*, 1976) and more recently (ca. late 20th century) bivalve sclerochronology (Jones, 1983; Schöne & Surge, 2012; Surge & Schöne, 2013) have used calcium carbonate accretion to age and extract environmental records embedded in an organism's skeleton. Numerous bivalves have been the subjects of such studies, including *Arctica islandica* (e.g., Weidman 1995; Schöne 2013; Poitevin *et al.* 2019), *Pecten maximus* (e.g., Chauvaud *et al.* 1998; Lorrain *et al.* 2000), and *Glycymeris glycymeris* (Brocas *et al.*, 2013; Featherstone *et al.*, 2017; Reynolds *et al.*, 2017). However, to date and according to our knowledge, *C. siliqua* has only been used in one growth study carried out in Canadian waters, at Banquereau Bank (Scotian Shelf, Northwestern Atlantic; Kilada *et al.* 2009). The resulting ages and growth curve showed this to be a long-living species : counts of discernible annual growth lines showed some specimens >100 years

old. Knowledge of their size and age at maturity allowed the regulation of harvesting activities. This species' age potential, extensive distribution, and high abundance in coastal banks should have piqued interest in its use in sclerochronology studies of arctic and subarctic environments, but this has surprisingly not been the case. No research has been conducted on growth variations through time with the aim of assessing the possible influence of environmental factors on *C. siliqua* growth. Thus, in this study, the year-to-year growth was measured on the outer shell layer (OSL) as well as on the hinge region and compared between each live-collected specimen to determine which part of the shell provides the most accurate growth information.

4.1.1 Hinge region is best to study *C. siliqua* growth

Growth information embedded in the hinge region was compared to that of the OSL. We were only able to age 11 shells via OSL of the 22 shells we aged via the hinge region. This difference may result from the differential preservation of shell parts. Indeed, for most bivalve species, the OSL is prone to attacks of euendoliths (Peharda *et al.*, 2015), possible breaks, and bioerosion, especially for actively burrowing organisms (St-Onge & Miron, 2007). Moreover, the presence of disturbance lines in the OSL of numerous species may also cause difficulties in the ability to accurately date specimens (Clark, 1974). Thus, information can deteriorate in the OSL of *C. siliqua*, leading to an underestimation of age when some annual growth lines are not be discernible, especially toward ontogenetically young parts due to bioerosion near the umbo. We found an age-dependent bias when counting actual annual growth lines : the older the shell was, the higher the risk of erroneously counting annual growth lines in the OSL. Indeed, age determinations and growth rates were very similar between the hinge region and the OSL of younger specimens (e.g., $r = 0.76$, with no age difference for specimen P23 when using the two methods) compared to older ones (e.g., $r = 0.14$, with four years difference for specimen P26 when using the two methods) (Table 4.7; Fig. 4.49). Thus, in *C. siliqua*, the hinge region is a more precise tool than the OSL to estimate age and growth rate, no matter what the specimen's age. This has also been found in other studies on various bivalve species (e.g., Butler *et al.* 2013; Featherstone *et al.* 2020; Ramsay *et al.* 2000; Román-González *et al.* 2017; Scourse *et al.* 2006).

4.1.2 Regional differences in *C. siliqua* growth

Our study is the second to investigate growth rate of the northern propellerclam along the Canadian coast (see Kilada *et al.* 2009). Our study verifies that this species can live to 100+

years of age (Fig. 4.49), as has been observed for some members of the same family (*Hiatellidae*), including *Hiatella arctica* (Sejr *et al.*, 2002) and *Panopea abrupta* (Bureau, 2002; Strom *et al.*, 2004). The oldest live-collected specimen in the study site was aged 98 years (P02; Table 4.7). However, considering the poor condition of old shells near the umbo, the actual maximum age was likely underestimated. Growth increments from the first few years of life may have been eroded.

The growth curve obtained for specimens collected in Forestville differs slightly from the one estimated using specimens collected at Banquereau Bank. Our specimens appeared to have grown a bit faster for the first 25 years then slower thereafter compared to those on Banquereau Bank (Fig. 4.48B). Chauvaud *et al.* (2012) demonstrated the influence of temperature on growth of *Pecten maximus*: individuals living in a low-temperature environment had smaller bodies in their early years of life, which may be associated with a lower energy reserve. Indeed, a slow-growing individual allocates less resources to maintenance in early years (lower metabolic rate; Heilmayer *et al.* 2004) thus using a larger fraction of metabolic energy for growth in the following years. The differences in growth rates observed between the Forestville and Banquereau Bank specimens may therefore result from the temperature differences: Banquereau Bank specimens live in colder temperatures at depths of 70 m (ca. 5 °C in July during growth period, with an annual mean of 3.28 ± 0.7 ; Hebert *et al.* 2016) than those in Forestville at 14 m deep (ca. 10 °C in July with an annual mean of 6.93 ± 0.59 ; Galbraith *et al.* 2019). Forestville specimens likely grow rapidly in their early years (0–25 years), probably expend allocated energy to grow more quickly, and then reach their asymptotic size faster than specimens living in lower temperatures, as observed at Banquereau Bank.

4.1.3. Growth chronology synchrony

For the first time, SGI chronologies were established for *C. siliqua* specimens from the LSLE. Measurements were made on both the hinge region and OSL, and master chronologies were estimated using both sources of data. According to Wigley *et al.* (1984), a growth signal in a chronology sufficiently represents the signal for the whole population when the EPS (expressed population signal) is above 0.85. Thus, only the master chronology from the hinge region is meaningful. Our results show a strong synchrony in shell growth indices from 20 hinge regions of contemporaneous specimens of *C. siliqua* from the LSLE, permitting us to construct a statistically robust (EPS > 0.85) master chronology from 1946 to 2017 (Fig. 4.49). Thus, the high degree of synchrony between our time series suggests external forcing by similar environmental and/or climatic variations (e.g.,

Douglass 1933; Mette *et al.* 2016). For the spectral wavelet analysis of the entire master chronology (1946–2017), a robust periodicity of 8–10 years added to a shorter period (between 2 to 6 years) was revealed (Fig. 4.50A). Moreover, the cross-wavelet transform between the climatic winter NAO index and the master chronology showed a significant dependence during the quasi-decadal and inter-annual periodicities (Fig. 4.48B), which indicates a possible relationship.

4.2. Variations between growth and local-to-regional environmental factors

Both *in situ* and laboratory studies have highlighted the importance of seawater temperature and food quality and quantity on growth rates of marine bivalves (e.g., Beukema *et al.* 1985; Ballesta-Artero *et al.* 2018; Witbaard *et al.* 1997b). In our study, we demonstrated the same relationship between the growth of *C. siliqua* collected in Forestville and SST recorded near the sample site (i.e., satellite and thermograph data) as well as the surface Chl *a* concentration (i.e., satellite ocean colour) (Figs. 4.47, 4.52 and 4.53).

The growth of *C. siliqua* seems to vary accordingly to the local winter SST rather than the regional one (Fig. 4.52). In the cold waters of the estuary, growth stops in the winter. Milder is the winter, sooner the growth will start leading to a higher annual growth rate. In the LSLE, Doré *et al.*, (under review) also observed the winter cessation of *Mactromeris polynyma*, a bivalve which co-inhabits the same environment than *C. siliqua*. Typically the LSLE is covered by ice from late December to late March (Galbraith *et al.*, 2019) and the seawater temperatures are very low (Fig. 4.52B). Thus, it is unlikely that growth of *C. siliqua* is directly related to the winter temperature *per se* as they stop growing at this period. Moreover, the average annual SST of the entire estuary showed no correlation (Figs. 4.47 and 4.51). This is not surprising since the regional SST comprises diverse environments (i.e., the north and south shores, open systems, bays, and harbours as well as opposing currents of the whole estuary) unlike local SST, which characterized an open system situated on the North Shore of the LSLE, where currents generally flow from the Gulf toward the St. Lawrence River (El-Sabh, 1979; Plourde *et al.*, 2001) and freshwater inflow is from two main rivers, the Portneuf and Sault-Aux-Cochons (Fig. 4.45). Our results show a negative correlation between *C. siliqua* growth and the runoff of Estuary rivers, comprising these two rivers and 16 others, including the Saguenay River (but excluding the St. Lawrence River). When Estuary rivers runoff is lower than usual, *C. siliqua* appeared to grow better. The local-scale impact of North Shore rivers may be more important than the influence of the St. Lawrence

River by affecting coastal ecosystems and coastal water chemistry, as has been observed in the Manicouagan, Outardes, and Betsiamites regions (Lavoie *et al.*, 2017). The annual average flow rates at the mouths of the Portneuf and Sault-Aux-Cochons rivers are 86.4 m³/s and 52.6 m³/s, respectively, and can reach more than 610 m³/s and 330 m³/s during the spring flood (<https://cehq.gouv.qc.ca/atlas-hydroclimatique/CrucesPrintanieres/Q1max2P.htm>). These rivers may play a major role in the growth rate of local organisms by changing their physical, biological and chemical environment. Indeed, river discharge variations are known to modify local salinity as well as nutrient and organic matter concentrations, and to affect the Chl *a* concentration and distribution (e.g., Cozzi & Giani 2011; Sharp *et al.* 1986; Wang *et al.* 2011). Moreover, Schöne *et al.* (2003a) demonstrated an increase in shell production linked to a reduced freshwater influx to the Colorado River estuary for two bivalve mollusk species (*Chione cortezi* and *Chione fluctifraga*) after the construction of dams. Several dams are present along the two main rivers near Forestville (Fig. 4.45). Their construction (in 1954 at Sault-Aux-Cochons and 1996 at Portneuf) may have affected *C. siliqua* growth from 1954 to the present. However, the runoff index calculated for all Estuary rivers includes rivers whose annual flows exceeds 200 m³/s (Galbraith *et al.*, 2019) : Portneuf and Sault-Aux-Cochons represent less than 3% of the total annual mean freshwater runoff from Estuary rivers. Growth variations seem therefore to be affected by a driver that influences both the local SST and the flow of Estuary rivers.

Phytoplankton blooms significantly increase the growth rate of bivalves (Ansell, 1968; Sato, 1997). Very recent studies have pointed out the influence of primary production in the North Atlantic on growth rates of the long-living bivalve *Arctica islandica* (Ballesta-Artero *et al.*, 2018; Bonitz *et al.*, 2018; Poitevin *et al.*, 2019). In our study, the growth of *C. siliqua* at Forestville is positively correlated with variations of surface Chl *a* concentration in the downstream part of the LSLE and in the centre of the St. Lawrence Gulf for the month of May, at least between 1999 and 2017 (Fig. 4.53). The spring bloom in the Gulf usually occurs around May (e.g., de Lafontaine *et al.* 1991; Sevigny *et al.* 1979). In the LSLE, despite favourable environmental conditions starting in May (i.e., light and nutrients), the phytoplankton bloom does not occur until late June/early July (Levasseur *et al.*, 1984; Sinclair, 1978; Therriault & Levasseur, 1986). This phenomenon is closely related to the hydrodynamic, initiated by the intensity of freshwater runoffs from melting snow and ice (Zakardjian *et al.*, 2000). Our results highlight a link between the onset of the spring bloom in the downstream part of the LSLE as well as the Chl *a* concentration in pring for the NW Gulf sector (Fig. 4.47) and Estuary river runoff (positive and negative correlations, respectively; Fig. 4.51). In the LSLE, a low flow from Estuary rivers seems to be related to an early bloom

onset (negative anomalies) and a higher Chl *a* concentration in spring, which could explain the positive correlation of growth with Chl *a* in May rather than the usual bloom in June or July. While variations in Gulf Chl *a* in May appear to be similar to those in the LSLE, the growth of bivalves in Forestville is probably not directly related to phytoplankton dynamics in the Gulf of St. Lawrence, 450 km far away with the main surface current flowing towards Cabot Strait (Fig. 4.45). Thus, a climate driver may influence the onset but also the intensity of phytoplankton blooms in the LSLE.

The climatic mode of the North Atlantic Oscillation (NAO) affects—either directly or through advection—the precipitation, winds, and hydrographic properties of eastern Canadian coasts (e.g., Drinkwater *et al.* 2003; Hurrell 1995; Hurrell & Deser 2010; Petrie 2007; Thompson & Wallace 1998). Negative NAO phases are generally accompanied by milder winters due to lower northwesterly winds and reduced heat losses from the ocean (i.e., warmer temperature) on the Newfoundland–Labrador Shelf, the eastern Scotian Shelf, and the Gulf of St. Lawrence (Petrie, 2007; Wanner *et al.*, 2001). The opposite is generally observed for a positive phase. This change in the climate of eastern Canada could explain the similar variations between *C. siliqua* growth and the physical and biological parameters we examined. Indeed, a negative NAO phase (i.e., milder winter) may explain the warmer seawater temperature in winter, the lower freshwater runoff (i.e., less snow resulting in lower spring snowmelt), and the shorter ice cover duration. For instance, the shortest duration of ice cover in the LSLE (56 days compared to an average of 93 days) and the lowest freshwater runoff from Estuary rivers between 1999 and 2017 was recorded in 2010, when the winter NAO index was the lowest ever recorded (Osborn, 2011) and *C. siliqua* growth rate was above average. A negative NAO affects the St. Lawrence Gulf with generally saltier water and lower ice conditions (Petrie, 2007). Our results show that *C. siliqua* growth responds to variations in these conditions, and therefore to variations in the NAO. In addition, growth has been shown to vary similarly with surface Chl *a* concentration in the LSLE (Fig. 4.53), which could also be related to modifications to physical parameters induced by variations in the NAO, since a negative link between the NAO and primary production has already been demonstrated (Harrison *et al.*, 2013a; Oschlies, 2001; Zhai *et al.*, 2013).

5. Synthesis and Conclusions

To explore its potential as a marine environmental archive, we studied the growth of the northern propellerclam, *Cyrtodaria siliqua*, collected in shallow coastal waters (ca. 14 m depth) of the

Lower St. Lawrence Estuary (LSLE). We first demonstrated the high synchrony between growth rates determined from measurements in the hinge region and the outer shell layer (OSL). We found that the hinge region is better for estimating age and growth rate because it is less susceptible to breaks and bioerosion compared to the OSL. Our study also revealed a difference between the growth performance of our specimens and those collected on Banquereau Bank (Scotian Shelf) (Kilada *et al.*, 2009), probably in response to differences in seawater temperature. Warmer temperatures at our sampling site during the growth period lead to the asymptotic size being reached more rapidly (i.e., > 25 years Forestville specimens are smaller than the Banquereau specimens of the same age). We were able to construct a robust master chronology from the hinge regions of only 20 individuals; this allowed us to identify variations in growth rate linked to environmental fluctuations from 1946 to 2017. Growth variations were negatively correlated to freshwater runoff from Estuary rivers and the ice-cover duration in the LSLE and positively correlated to winter SST near the sample site and downstream surface Chl *a* concentrations in May in the LSLE and Gulf centre from 1999 to 2017. A relationship was observed between growth variations and the winter NAO (North Atlantic Oscillation) index.

It is interesting to note that a climatic feature (NAO) that drives the physico-chemical conditions of the whole North Atlantic Ocean also influences some parts of coastal ecosystems of the Estuary and Gulf of the St. Lawrence, especially the North Shore. Indeed, the NAO could be the main driver controlling regional physical, chemical and biological parameters and therefore the growth of *C. siliqua*. Variations in salinity, temperature, and currents (i.e., stratification) may have a greater influence on the growth rate of *C. siliqua* than does food availability. However, when onset of the phytoplankton bloom in the LSLE is earlier, food availability may play a major role in the growth rate. Further investigations need to be done (i) on growth to better understand why the usual phytoplankton bloom period (i.e., July in the upstream part of the LSLE) does not vary accordingly to growth variations and (ii) on intra- and inter-annual variations in physical and biological parameters near or at the sampling site, to better understand the effect of local dynamics on the growth of *C. siliqua*, given that different areas of LSLE have different temporal dynamics (Dufour *et al.*, 2010; Lavoie *et al.*, 2007). At this stage, we can conclude that *C. siliqua* is a promising archive of climate and environment and that further studies on geochemical data could allow us to explore more precisely the influence of local and regional parameters.

Acknowledgements :

First, we thank LEMAR and DFO personnel for their help. We are sincerely grateful to divers Frédéric Hartog and Jean-Daniel Tourangeau-Larivière and crew member of the Mysis; Émilie Simard and Benjamin Grégoire for their dedicated help during sampling. We would also like to thank Laure Devine for her useful comments on the English language. This research was supported by a grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (to G.C.) and the Canada Research Chair Program (to G.C.) as well as the University of Occidental Brittany and LabeX Mer (to J.T. and J.D.). This research was carried out as part of the Ph.D thesis of Justine Doré for the University of Western Brittany with a contribution of LIA-BeBest, an international collaboration between French (IUEM-UBO, LEMAR - Brest) and Canadian (ISMER-UQAR, Rimouski) academic institutions. All data used to produce the results of this paper may be obtained by contacting the corresponding author.

CHAPITRE 5



PRÉAMBULE

Les variations climatiques et environnementales peuvent être enregistrées sous forme structurée dans les coquilles de bivalves (i.e., croissance). L'étude sclérochronologique de *C. siliqua* a permis d'établir une chronologie maitresse robuste de la variation des taux de croissance de 20 spécimens entre 1946 et 2017. Cette chronologie a mis en évidence la relation indirecte de la NAO et directe de divers paramètres physico-chimiques, également influencés par la NAO, avec la croissance de *C. siliqua*. Cependant, la composition géochimique des coquilles peut aussi enregistrer les caractéristiques du milieu ambiant. Dans le **Chapitre 2**, le rapport Ba/Ca rend compte des variations de la dynamique phytoplanctonique. De plus, le **Chapitre 3** et le **Chapitre 4** soulignent la capacité de *M. polynyma* et *C. siliqua* à réagir de manière synchrone entre individus d'une même espèce à leur environnement respectif. Dans l'estuaire du Saint-Laurent, ces deux espèces de même niveau trophique se côtoient. Généralement, chaque archive enregistre la variabilité climatique selon sa propre "perspective" en fonction de son habitat, de son histoire de vie ou de son emplacement par exemple (Black *et al.*, 2009). Leur composition géochimique pourrait ainsi être analysée pour explorer la possibilité de combiner ces archives dans le but de reconstruire avec une plus grande précision et plus globalement le passé.

Résultats préliminaires :

Approche multi-archives de la géochimie de deux espèces de bivalves (*Cyrtodaria siliqua* et *Mactromeris polynyma*) : Potentiel et limites

Justine Doré, Gwénaëlle Chaillou, Julien Thébaud

Points clés

Forte similarité entre la géochimie d'individus de même groupe.

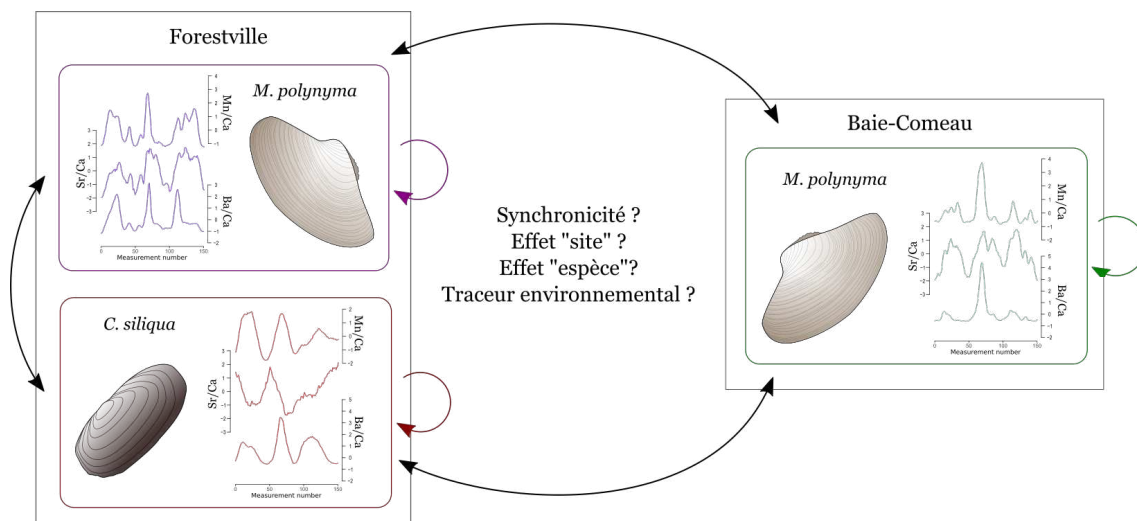
Opposition de signaux Sr/Ca entre espèces.

Effet "site" pour Ba/Ca et Mn/Ca.

Similarité des profils Ba/Ca et Mn/Ca par groupe.

Possible reconstruction de la dynamique phytoplanctonique par combinaison de multi-archives et multi-traceurs.

Résumé graphique



Mots clés

M. polynyma ; *C. siliqua* ; Sclérochimie ; Éléments traces ; Multi-archives ; Multi-traceurs

Abstract

The geochemical composition of bivalve shells has largely demonstrated its usefulness in paleoclimatic studies. However, and despite the emergence of studies combining the sclerochronological analysis of terrestrial and marine archives, the advantages associated with the combination of geochemical data from multiple archives of the same trophic level remain unexploited. The information recorded by biogeochemical archives can complement and/or corroborate each other, providing a more holistic perspective of the past and reconstructing its environmental variations with greater precision. This study focuses on the elementary ratios (Ba/Ca, Mn/Ca and Sr/Ca) recorded in the shells of two species of bivalve molluscs present in the Lower St. Lawrence Estuary : *Mactromeris polynyma* in the Baie-Comeau and Forestville beds and *Cyrtodaria siliqua* in Forestville. The behaviour of the Mn/Ca and Ba/Ca signals reflects a site effect and offers the prospect of a multi-proxy approach to an environmental factor. These results initiate the development of a new sclerochemical method to improve environmental reconstruction through the use of multi-archives and multi-proxies.

Résumé

La composition géochimique des coquilles de bivalves a largement démontrée son utilité dans l'étude paléo-climatique. Cependant, et malgré l'émergence d'études combinant l'analyse sclérochronologique d'archives terrestres et marines, les avantages associés à la combinaison des données géochimiques provenant de multi-archives de même niveau trophique restent encore inexploités. Les informations enregistrées par les archives biogéochimiques peuvent se compléter et/ou se corroborer, pour apporter une perspective plus holistique du passé et reconstruire ses variations environnementales avec une plus grande précision. Cette étude se focalise sur les rapports élémentaires (Ba/Ca, Mn/Ca et Sr/Ca) enregistrés dans les coquilles de deux espèces de mollusques bivalves présents dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent : *Mactromeris polynyma* dans les gisements de Baie-Comeau et Forestville et *Cyrtodaria siliqua* à Forestville. Le comportement des signaux Mn/Ca et Ba/Ca traduit d'un effet de site et offre une perspective d'approche multi-traceurs d'un facteur environnemental. Ces résultats amorcent le développement d'une nouvelle méthode sclérochimique pour améliorer la reconstruction environnemental grâce à l'emploi de multi-archives et multi-traceurs.

1. Introduction

Depuis le début des études de reconstruction des environnements passés terrestres et marins, des paramètres environnementaux et climatiques ont été associés à de nombreux indicateurs géochimiques et de croissance mesurés dans diverses archives telles que les arbres, les carottes sédimentaires et de glaces, les coraux ou encore les bivalves (e.g. Douglass, 1933; Charles & Hites, 1987; Wanamaker *et al.*, 2007; Halfar *et al.*, 2011; Thébaud & Chauvaud, 2013). Les cernes des arbres sont le fondement des études paléo-climatologiques à haute résolution (voir Hughes, 2011) tandis que les bivalves marins occupent une place particulière au sein des archives environnementales en raison de leurs caractéristiques. En effet, les mollusques bivalves ont une grande répartition géographique (Schöne & Surge, 2012), une croissance périodique (i.e., de la résolution journalière à annuelle; Schöne *et al.*, 2005b), peuvent vivre plus d'un siècle pour certaines espèces (Strom *et al.*, 2004; Butler *et al.*, 2013) et sont connus pour enregistrer les variations de leur environnement ambiant sous forme structurelle (e.g. Witbaard *et al.*, 1997b; Chauvaud *et al.*, 1998; Schöne *et al.*, 2002) et géochimique (e.g. Weidman & Jones, 1993; Schöne *et al.*, 2003c; Thébaud *et al.*, 2009b; Wanamaker & Gillikin, 2019). De ce fait, les mollusques bivalves peuvent servir à reconstruire le climat et/ou l'environnement marin à l'échelle d'un site voire d'une région suivant une résolution, a minima, infra-annuelle sur plusieurs décennies à siècles si les individus récoltés vivants sont combinés à des coquilles sub-fossiles ou à des individus déjà prélevés des années auparavant (e.g. Schöne *et al.*, 2004a; Butler *et al.*, 2013). La sclérochronologie est alors utilisée pour étudier la variation des accrétions périodiques (i.e., structure physique) de carbonate de calcium dans la coquille des bivalves afin d'extraire l'influence de différents facteurs environnementaux (Richardson, 2001; Schöne & Surge, 2012; Surge & Schöne, 2013).

Récemment, certaines études ont montré qu'une analyse combinée entre organismes terrestres et marins coexistant dans l'espace et le temps permettrait de reconstruire plus fidèlement la variabilité environnementale grâce aux différences de sensibilité des espèces étudiées aux fluctuations de leur habitat. La plupart d'entre elles ont associé les chronologies des largeurs d'incrément de croissances annuels (e.g., cernes, incréments) provenant d'arbres et de coquilles de bivalves ou d'otolithes (Lebreton & Beamish, 2000; Black, 2009; Black *et al.*, 2009; Piermattei *et al.*, 2017). Piermattei *et al.* (2017), en plus d'étudier l'influence de divers facteurs climatiques et environnementaux sur la croissance de différents organismes terrestres et marins prélevés en Islande, ont comparé les chronologies de la largeur des cernes de deux espèces d'arbres sympatriques et contemporaines (*Betula pubescens* et *Sorbus aucuparia*). A ce stade, aucune étude n'a comparé des espèces marines de même

rang taxonomique ni ne s'est intéressée aux propriétés géochimiques de ces archives provenant d'un même écosystème. Combiner des espèces des bivalves ayant des exigences écologiques différentes fournirait de multiples traceurs environnementaux qui se corroboreraient ou se renforceraient mutuellement du fait de la capacité propre à chacune de ces archives d'enregistrer les variations de son environnement (voir Black *et al.*, 2009). Combiner les données géochimiques de deux espèces marines contemporaines vivant dans le même écosystème pourrait permettre de reconstruire avec une plus grande précision les variations environnementales et apporter une perspective plus holistique du passé que ce qu'une espèce pourrait fournir seule.

Les changements environnementaux affectent non seulement le taux de croissance mais aussi la constitution géochimique d'une coquille de bivalve. De nombreuses études ont appliqué la sclérochimie pour reconstruire l'environnement passé en utilisant des données géochimiques comme traceurs de paramètres distincts (voir Gillikin *et al.*, 2019). À la différence des précédents articles combinant la croissance d'arbres et de bivalves pour en ressortir des multi-traceurs informant par exemple sur la température de surface de l'Océan Pacifique Nord-Est (Black *et al.*, 2009) ou sur le climat de l'Océan Atlantique Nord (Piermattei *et al.*, 2017), utiliser la variation de la composition géochimie des coquilles de plusieurs espèces de bivalve permettrait de reconstruire des variables plus hydrologiques comme la salinité ou la dynamique phytoplanctonique. Malgré les résultats prometteurs associés à l'étude sclérochimique des coquilles de diverses espèces de bivalve, les bénéfices de la combinaison de données géochimiques provenant de multi-archives restent, à ce stade, inexploités.

Dans cette étude, nous avons comparé, pour la première fois à notre connaissance, les données géochimiques de deux espèces de mollusques bivalves présentes dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL) au Québec (Canada). L'EMSL offre une abondance d'espèces de bivalves qui peuvent fournir des outils pour reconstruire l'environnement passé (Bourdages *et al.*, 2012). Cependant, peu de bivalves ont une longue durée de vie, à l'exception de la mactre de Stimpson, *Mactromeris polynyma* (e.g. Lambert & Goudreau, 1999), et du pitot, *Cyrtodaria siliqua* (Kilada *et al.*, 2009). Ces espèces filtreuses et fouisseuses sont dominantes entre 1 et 50 m de profondeur (Chabot & Rossignol, 2003; DFO, 2012; Trottier & Goudreau, 2015). De plus, *C. siliqua* représente une prise accessoire à la pêche commerciale de *M. polynyma*, car elles sont regroupées dans le même "gisement" (Cyr, 1994). Une étude sur la croissance des pitots (**Chapitre 4**) et une autre sur la géochimie des mactres de Stimpson (**Chapitre 3**) ont démontré leur capacité de chacune de ces espèces à enregistrer, de manière synchrone, les variations de leurs environnements proches. Ces individus de même niveau trophique ont vraisemblablement des exigences écologiques différentes permettant l'occupation d'un même habitat. Ainsi, *M. polynyma* et *C. siliqua* pourraient offrir

une approche multi-archives prometteuse. De plus, chaque élément trace choisi (Sr, Ba et Mn) pourrait se corroborer voire se compléter entre archives. Cette étude a pour objectifs (1) d'explorer la synchronie entre les rapports éléments/calcium (i) des deux espèces de bivalves récoltées sur le même site (Forestville) ainsi que (ii) de la même espèce, *M. polynyma*, prélevée sur deux sites différents (Baie-Comeau et Forestville) pour, finalement, (2) mettre en évidence un effet de site.

2. Matériels et méthodes

2.1. Sites d'échantillonnage

Tous les spécimens ont été prélevés vivants dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMLS), pendant l'été 2017 et 2018 dans le gisement proche de la ville côtière de Forestville (FV) et 2018 proche de la ville de Baie-Comeau (BC) (Tableau 5.9). Les spécimens de *M. polynyma* et de *C. siliqua* ont été échantillonnés à FV (48° 40' 25 "N - 69° 02' 30.398 "W) par des plongeurs à environ 14 m de profondeur lors d'une mission de l'Institut Maurice-Lamontagne du MPO (IML-2018-054) sur le N/O Mysis. Seuls des spécimens de *M. polynyma* ont été prélevés à BC (49° 11' 35.326"N - 68° 05' 22.866W) à 10 m de profondeur lors de la campagne océanographique de l'Institut Maurice-Lamontagne du MPO (IML-2018-029) à bord du NGCC Leim. Tous les individus appartenant à une espèce et récoltés à un site font parti d'un même groupe. Par conséquent, trois groupes ont été formés s'intitulant Mactres_FV, Mactres_BC et Pitots_FV pour *M. polynyma* pêché à Forestville et Baie-Comeau et *C. siliqua* récolté à Forestville, respectivement.

2.2. Sclérochimie

Dans chacun des groupes, la composition géochimique a été mesurée dans trois coquilles (i.e., neuf coquilles au total). Au préalable, une section épaisse d'environ 1 mm a été découpée, suivant un axe perpendiculaire aux stries de croissance dans toutes les coquilles sélectionnées et polies comme expliqué dans Doré et al., (soumis ; **Chapitre 3**) (Fig. 5.55). Les sections ont été analysées spécifiquement sur la couche externe pour le pitot et la charnière pour la mactre de Stimpson, par un spectromètre de masse à plasma inductif haute résolution NU Attom (ICP-MS-HR) couplé à un système d'ablation laser Photon-Machine G2 au Centre de recherche sur la dynamique du système terrestre (GEOTOP) de l'Université du Québec à Montréal (UQAM) (Fig. 5.55). Plusieurs éléments ont été mesurés, mais seuls les isotopes ^{135}Ba , ^{86}Sr , ^{54}Mn et ^{43}Ca (standard interne) sont présentés

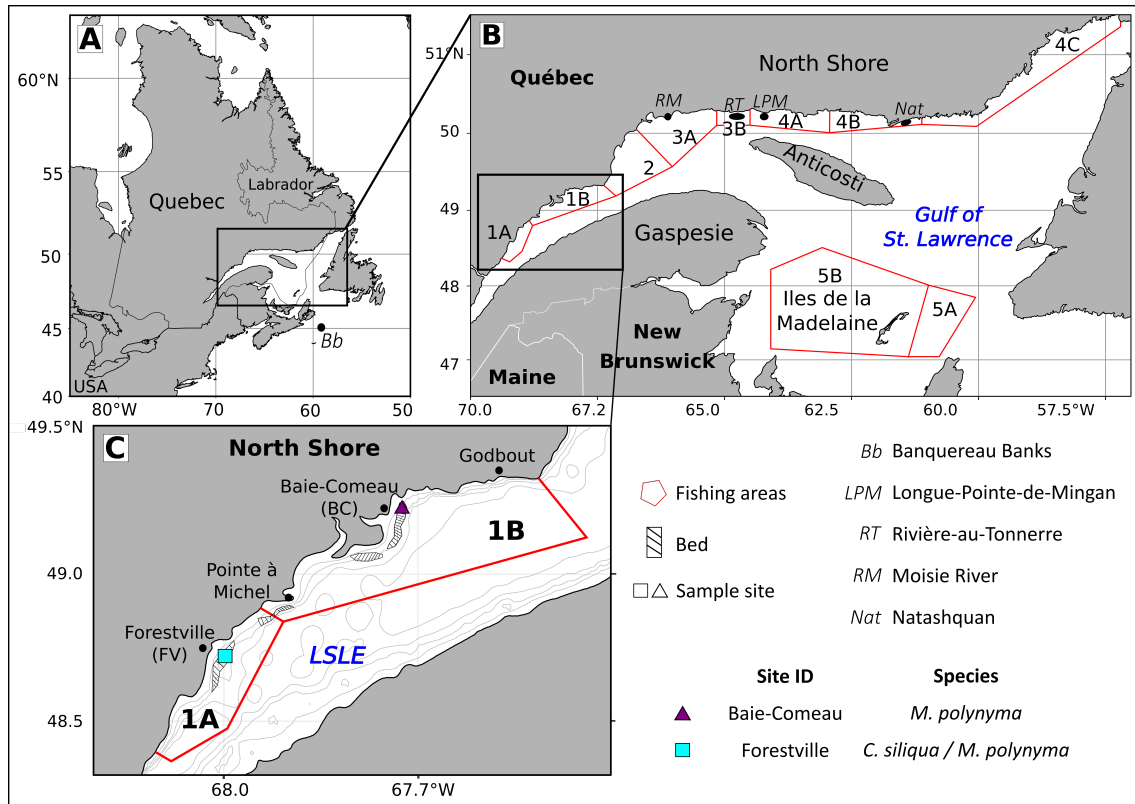


FIGURE 5.54 – Cartographie des sites d'échantillonnage. A) Localisation du système Saint-Laurent (Québec, Canada). B) Zones de pêcheries de la mactre de Stimpson le long de la Côte-Nord et des Iles de la Madeleine et les différents sites utilisés dans diverses études de croissance. C) Agrandissement des zones de pêcherie 1A et 1B dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent dont les sites d'échantillonnage sont représentés (triangle et carré) ainsi que les différents gisements.

ici (voir Doré *et al.*, 2020, pour plus de renseignements). Des rapports élémentaires (E/Ca) ont été obtenus et les données ont été lissées en utilisant une moyenne mobile sur 10 et 100 points pour les profils des charnières et des couches externes, respectivement.

L'âge des spécimens a ensuite été déterminé en utilisant les stries de croissance directement localisées sur la région charnière des pitots (voir Doré *et al.*, soumis; **Chapitre 4**) et par l'intermédiaire de la méthode chimiochronologique (i.e., la décroissance nette de Sr/Ca, commune aux différents signaux), développée dans Doré *et al.*, (soumis; **Chapitre 3**) et appliquée sur les charnières des mactres de Stimpson (Tableau 5.9). Ces méthodes sont espèces-dépendantes dans cette étude. Par la suite, une courbe de croissance a été calculée spécifiquement pour les Mactres_FV en appliquant la fonction de croissance de von Bertalanffy (FCVB) (von Bertalanffy, 1938) ajustée aux données de longueur de la coquille selon l'âge en utilisant la méthode non linéaire des moindres carrés (nlm) disponible dans le logiciel Open-Source R (cran.r-project.org) :

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (5.18)$$

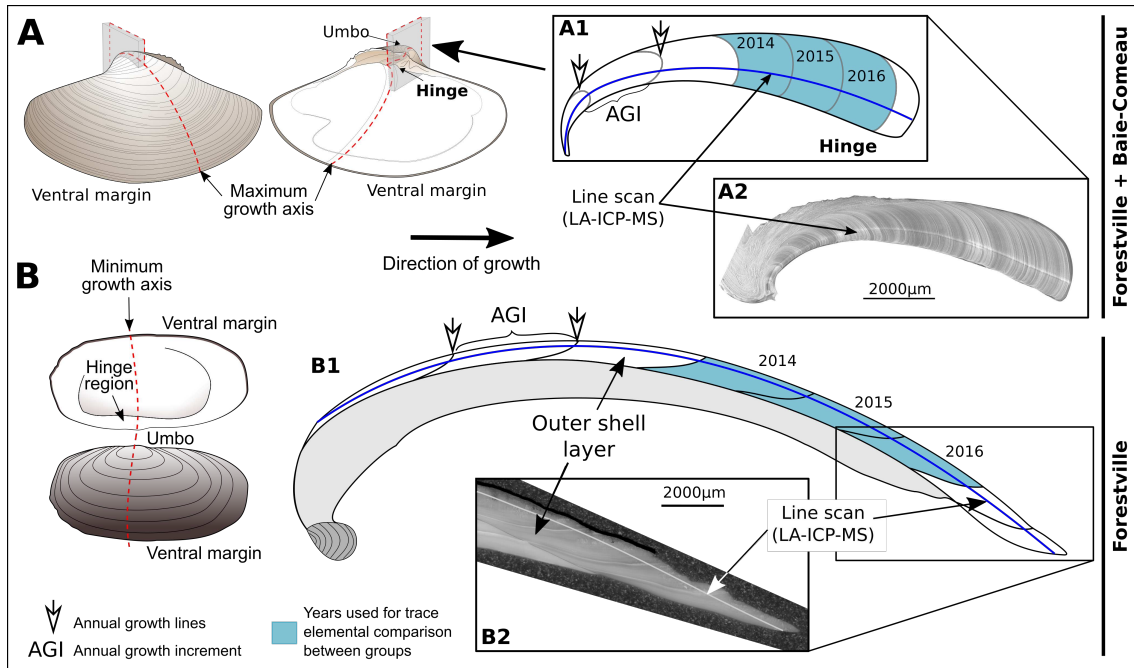


FIGURE 5.55 – Représentation des différentes espèces étudiées ainsi que les zones d’analyse des rapports élémentaires. A) Découpe de la charnière des mactres de Stimpson, *M. polynyma*, collectées à Forestville et Baie-Comeau suivant l’axe de croissance maximale de l’umbo à la marge ventrale (*ventral margin*). A1) Schématisation de la charnière (*hinge*). A2) Photographie de la charnière dont le trait de laser (*Line scan*) permettant l’analyse élémentaire est représenté. B) Découpe des coquilles de pitot, *C. siliqua*, collectées à Forestville suivant l’axe de croissance minimal perpendiculaire aux stries de croissance. B1) Schématisation de la couche externe (*outer shell layer*). B2) Photographie d’une partie de la couche externe proche de la marge ventrale et du trait d’ablation laser. Pour chaque schéma d’espèce, les stries de croissance annuelles (*Annual growth lines*), les incréments de croissance annuels (*Annual growth increment*) ainsi que le trait du laser sont identifiés. Les incréments de 2014, 2015 et 2016 mis en évidence (couleur bleue) sur la couche externe de *C. siliqua* et la charnière de *M. polynyma* ont été utilisés pour comparer les rapports élémentaires entre les groupes.

où L_t est la longueur de la coquille (en mm) au moment t (en année), L_∞ est la longueur atteinte après une période de croissance infinie (en mm), K est la constante de croissance de Brody définissant la "vitesse" de croissance (par année) et t_0 est l’âge théorique auquel la longueur serait nulle (en années). Pour les Mactres_FV, la courbe de croissance a été calculée à partir des données recueillies pour chaque année (i.e., relation taille/âge par année). Cette courbe a ensuite été comparée aux courbes déjà existantes des mactres de Stimpson provenant de 7 autres sites dont Mactres_BC et des pitots provenant de FV mais aussi des Bancs de Banquereau (Chapitre 3 et 4, respectivement).

TABLE 5.9 – Informations globales sur les différents spécimens étudiés incluant la profondeur d'échantillonnage (m) (Prof.), les dates de recrutement (Recru.) et de mort (année), les paramètres du modèle de croissance von Bertalanffy (Croissance) ainsi que les références associées

# coquille	Site	Espèce	Prof.	Recru.	Mort	Age	Croissance	Références
P23	FV	<i>C. siliqua</i>	ca. 14	1987	2018	32	$L_{\infty} = 80,5$ mm ;	Doré et al.,
P26	FV	<i>C. siliqua</i>	ca. 14	1962	2018	57	$K = 0,12$ /an ;	soumis
P27	FV	<i>C. siliqua</i>	ca. 14	1978	2018	41	22 coquilles	Chapitre 4
M08	FV	<i>M. polynyma</i>	ca. 14	2009	2018	10	$L_{\infty} = 77,88$ mm ;	Cette étude
M09	FV	<i>M. polynyma</i>	ca. 14	2010	2018	9	$K = 0,23$ /an ;	
M175	FV	<i>M. polynyma</i>	ca. 14	2013	2017	5	3 coquilles	
M07_BC	BC	<i>M. polynyma</i>	ca. 10	2008	2018	11	$L_{\infty} = 142,46$ mm ;	Doré et al.,
M08_BC	BC	<i>M. polynyma</i>	ca. 10	2007	2018	12	$K = 0,065$ /an ;	soumis
M14_BC	BC	<i>M. polynyma</i>	ca. 10	1998	2018	21	6 coquilles	Chapitre 3

2.3. Comparaison des rapports Élément/Calcium

Comme l'âge des spécimens diffère, seule une période commune est étudiée. Ici, cette période commence en 2013 et se termine en 2017 après la date de recrutement et de mort du plus jeune spécimen (coquille M175 ; Tableau 5.9). Toutefois, le premier et le dernier incrément de croissance sont supprimés puisqu'ils ne représentent qu'une année de croissance partielle. Ainsi, seules 3 années sont étudiées, entre 2014 et 2016 (Fig. 5.55). Les signaux ont été comparés pour évaluer la similarité des profils E/Ca des différents groupes (i.e., espèce par site) après un ré-échantillonnage rapportant les mesures à 50 valeurs par année pour tous les individus comme expliqué dans Doré *et al.* (2020). La moyenne et l'écart type des rapports E/Ca ont ensuite été calculés pour chaque groupe ainsi que la médiane et la distribution des valeurs pour tous les individus. Dans un souci d'échelle, toutes les moyennes des rapports E/Ca ont également été centrées-réduites. Une analyse en composantes principales a été effectuée pour discriminer un effet "site" ou un effet "espèce" sur les différents rapports E/Ca. Un test de Pearson par paires a été appliqué pour vérifier si les différences dans les variations des rapports E/Ca entre 2014 et 2016 de chaque individu et groupe étaient statistiquement non-significatives ($p < 0,05$). Les analyses ont été effectuées en utilisation le logiciel Open-Source R avec le package "FactoMineR" pour les ACPs, et les packages "qgraph" pour les calculer les coefficients de corrélations.

3. Résultats

3.1. Taux de croissance

La croissance par l'étude de la relation taille-âge des différents groupes étudiés montre une forte différence entre les spécimens Mactres_BC et Mactres_FV (Fig. 5.56). La courbe de croissance calculée à partir de seulement 3 coquilles de Mactres_FV montre un point d'inflexion de la croissance très tôt dans la vie des organismes (i.e., vers 8 ans) au contraire des Mactres_BC (N= 6 coquilles; Doré et al., soumis; **Chapitre 3**) mais également des mactres de Stimpson provenant des autres sites (i.e., entre 20 et 25 ans, voir courbe tirée de Lambert & Goudreau (1999), N= 48). La croissance des Mactres_FV semble plus rapide dans les premières années de vie que les mactres issues d'autres sites. Le paramètre K (i.e., « vitesse » de croissance par an) calculé à partir du modèle FCVB souligne cette différence prononcée entre les mactres de FV ($K = 0.23/\text{an}$) et celles de BC ($K = 0.065/\text{an}$) (Tableau 5.9). Malgré une croissance plutôt similaire entre les Mactres_BC et les Pitots_FV pour les 6 premières années de vie, celle-ci devient très différente par la suite. En comparant l'ensemble des courbes de croissance et le paramètre K , les spécimens grandissant à FV semblent atteindre leur taille asymptotique plus rapidement qu'à tout autre site (Fig. 5.56; Tableau 5.9).

3.2. Comparaison des rapports Éléments/Calcium

Les rapports élémentaires (E/Ca) montrent une similarité dans l'amplitude et la variation du signal entre individu d'un même groupe (Fig. 5.57) comme nous l'avions déjà souligné (**Chapitre 3 et 4**). En comparant les espèces, les rapports élémentaires mesurés dans les coquilles de *C. siliqua* apparaissent plus élevés que pour *M. polynyma* tous sites confondus entre 2014 et 2016. Effectivement, le rapport Mn/Ca évolue en moyenne autour de 19.319 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ pour les Pitots_FV tandis qu'il ne dépasse pas les 1.52 et 3.85 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ pour les mactres à FV et BC, respectivement. De la même façon, la moyenne du rapport Ba/Ca s'élève à 52.30 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ toujours pour les Pitots_FV et descend à 10.59 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ pour les Mactres_FV et 2.19 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ à celle de BC. L'écart est cependant moins important concernant le rapport Sr/Ca qui varie, en moyenne, autour de 3.77 mmol/mol pour les Pitots_FV et n'atteint, pour les mactres, que 2.10 mmol/mol à FV et 1.61 mmol/mol à BC (Fig. 5.57A). L'âge ontogénique pour les années sélectionnées (2014 à 2016) diffère également, fortement entre les individus Pitots_FV et les mactres de Stimpson et

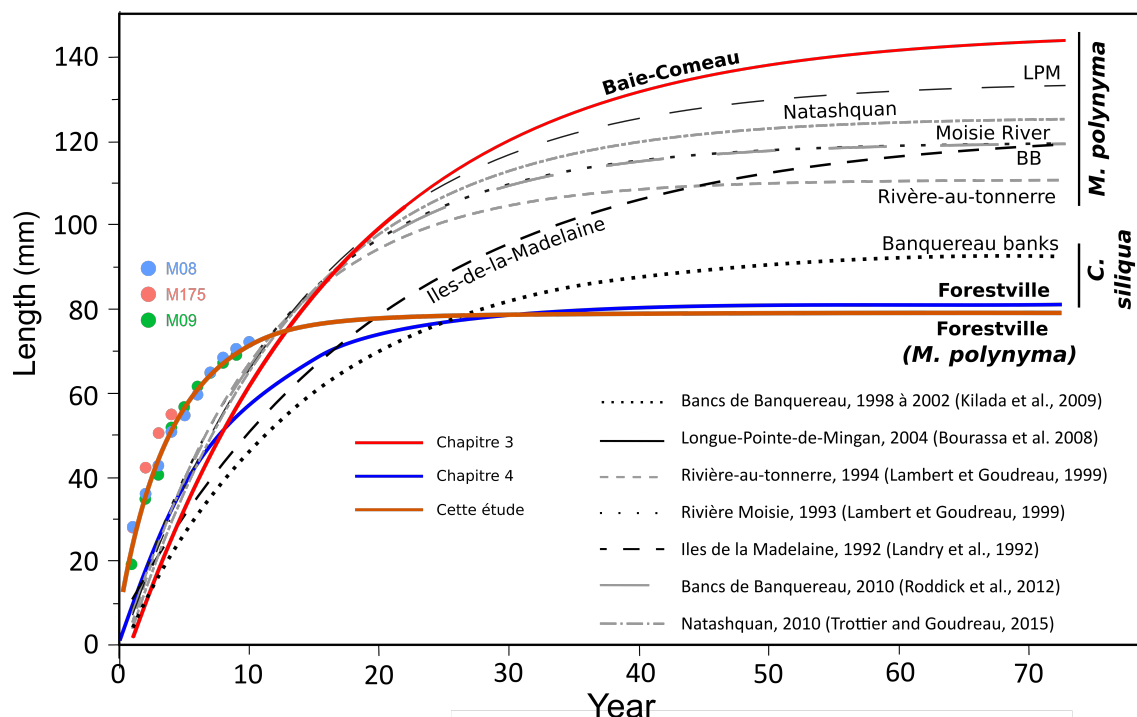


FIGURE 5.56 – Courbes de croissance relatives aux deux espèces étudiées calculées à partir du modèle de croissance von Bertalanffy. Les courbes rouge et bleue représentent la courbe de croissance de 6 mactres de Stimpson, *M. polynyma*, collectées à Baie-Comeau (Chapitre 3) et 22 pitots, *C. siliqua*, collectés à Forestville (Chapitre 4), respectivement. Les données taille-âge des individus de *M. polynyma* pêchés à Forestville et mesurés dans cette étude sont représentés par des points de différentes couleurs suivant les individus. Les autres courbes en trait non pleins représentent les courbes associées à différentes études de croissance. BB : Bancs de Banquereau, LPM : Longue-Pointe-de-Mingan.

plus légèrement entre les Mactre_FV et les Mactres_BC (Tableau 5.9). En 2016, les spécimens Pitots_FV sont âgés de 30 (P23), 55 (P26) et 49 ans (P27) contrairement aux mactres de Stimpson qui sont âgés de 8 (M07), 7 (M08) et 4 ans (M175) à FV et de 9 (M08_BC), 10 (M09_BC) et 19 ans (M14_BC) à BC. Concernant les signaux élémentaires enregistrés dans les coquilles de *M. polynyma*, le rapport Mn/Ca est plus élevé pour les Mactres_BC que pour les Mactres_FV et inversement pour Sr/Ca et Ba/Ca (Fig. 5.57A). Il est à noter que le rapport Sr/Ca évolue de manière opposée entre les espèces. Un maximum du rapport Sr/Ca pour *C. siliqua* et un minimum pour *M. polynyma* sont observables à l'emplacement d'une strie de croissance (Fig. 5.57). Les variations moyennes des rapports élémentaires entre individus de même groupe semblent similaires (faible écart-type) à l'exception des Pitots_FV pour le Ba/Ca. En effet, les variations en 2016 des signaux montrent un rapport relativement bas et présentant de faibles variations pour la coquille P23 comparé aux autres individus (Fig. 5.57B). Ces variations moyennes montrent également une différence d'amplitude toujours très marquée entre les espèces, tous sites confondus.

Cependant, après standardisation des données (i.e., centrage-réduction), des similarités entre les

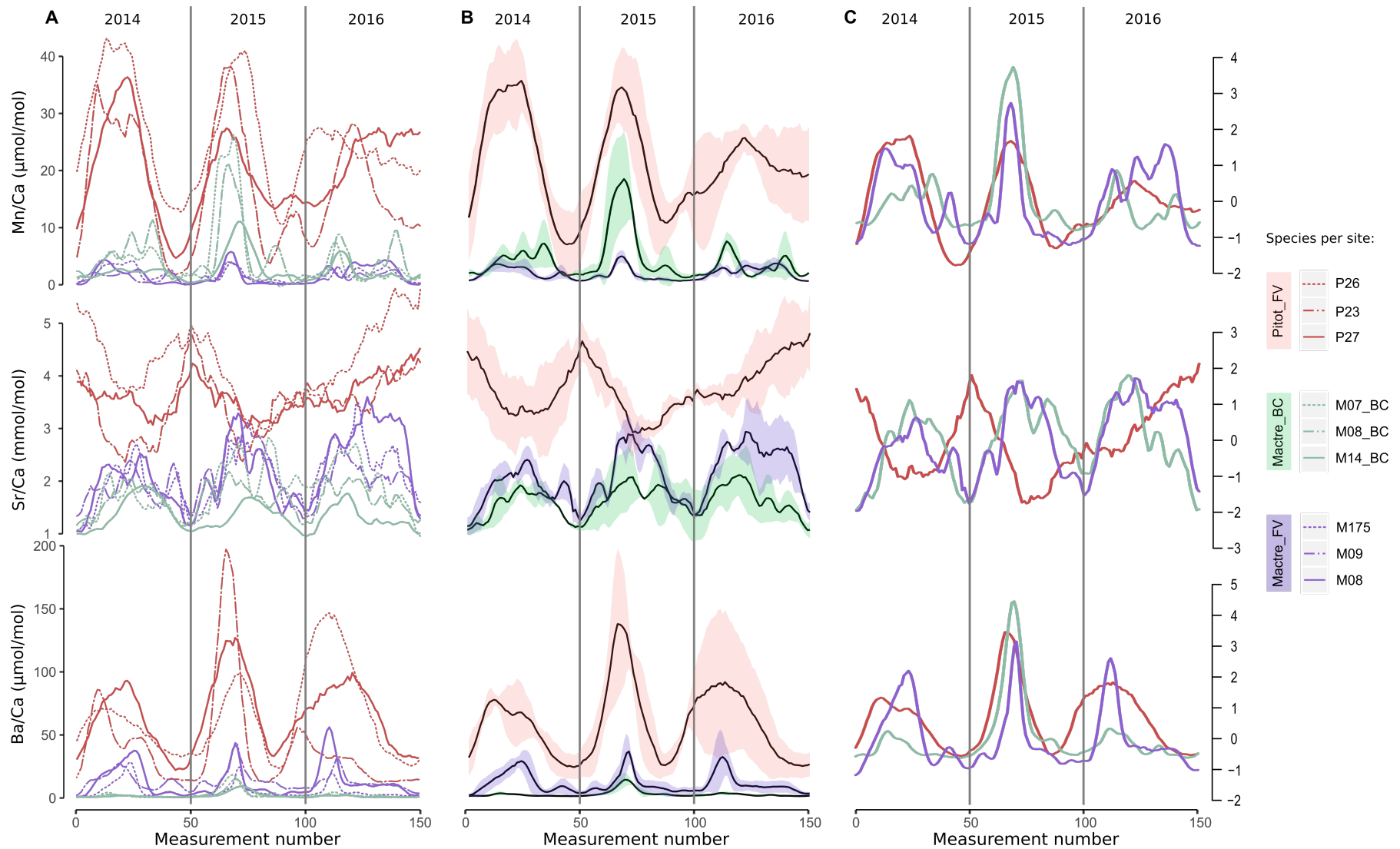


FIGURE 5.57 – A) Variations des rapports élémentaires (Mn, Sr, Ba) pour tous les individus. B) Moyenne de ces variations par groupe (i.e., espèce par site) et l'écart-type associé (ombrage coloré). C) Moyennes centrées-réduites par groupe (sans dimension). Les signaux ont été lissés grâce à une moyenne mobile sur 10 points pour *M. polynyma* et sur 100 points pour *C. siliqua*. Le nombre de mesure par année a été rapporté à 50 pour chacun des signaux.

signaux moyens de chaque élément sont mises en évidence. Le rapport Ba/Ca montre une similarité plus prononcée entre les espèces provenant de FV. En effet, en 2014 et 2016, le signal est plus faible pour les Mactres_BC alors qu'en 2015, il est légèrement plus élevé que le reste des groupes (Fig. 5.57C). La même observation est à souligner pour le rapport Mn/Ca avec un pic plus important en 2015 principalement pour les Mactres_BC encadré de signaux moins élevés. Contrairement à Ba/Ca, la différence entre FV et BC est moins discernable. Quant aux variations du rapport Sr/Ca, une distinction entre les espèces est indéniable étant donné l'opposition de signaux entre *M. polynyma* et *C. siliqua*.

Les analyses en composantes principales (ACP) montrent, d'une part, une différenciation entre les espèces (Fig. 5.58A) et d'autre part, une séparation entre les Mactres_FV et celles provenant de BC (Fig. 5.58B). La composante principale 1 (Dim 1) analysant les données élémentaires de tous les individus explique 81% de la variance et supporte l'idée d'un effet de l'espèce sur les valeurs des rapports élémentaires (Fig. 5.58A). L'espèce *C. siliqua* tend vers des rapports élémentaires globalement plus élevés que l'espèce *M. polynyma*. Cette différence est appuyée par la distribution des valeurs et la différence des moyennes (Fig. 5.57) et des médianes (Fig. 5.58C) entre les espèces. De plus, l'individu P23 au regard des résultats de l'ACP se distingue légèrement du groupe Pitots_FV par un chevauchement dans la distribution des données avec l'ensemble des mactres de Stimpson, du point de vue de la composante principale 1 (Fig. 5.58A). La médiane calculée pour P23 reste toujours plus faible peu importe le rapport élémentaire que pour les autres individus Pitots_FV. Dans le cas des mactres de Simpson, les spécimens provenant de BC se différencient des Mactres_FV par leur rapport Mn/Ca (Fig. 5.58B).

3.3. Corrélation entre les rapports élémentaires

La comparaison des variations temporelles des rapports élémentaires souligne la présence de nombreuses similarités entre tous les individus ainsi qu'à l'intérieur d'un groupe (Fig. 5.59). En effet, pour chaque E/Ca, la plupart des individus formant un groupe sont fortement corrélés entre eux à l'exception de Ba/Ca entre P23 et P26 (Fig. 5.59A), ainsi que pour Sr/Ca entre M07_BC et M14_BC (Fig. 5.59C). De plus, les relations entre tous les individus sites et espèces confondus démontrent une corrélation plus forte entre les sites pour Ba/Ca et Mn/Ca malgré des plus légères similarités entre les espèces (Fig. 5.59A et B). A l'inverse, les signaux Sr/Ca mesurés dans les coquilles de *C. siliqua* sont négativement corrélés aux signaux caractérisant *M. polynyma*, principalement entre P23 et M14_BC ($r = -0.72$; $p > 0.01$) alors qu'ils semblent similaires entre

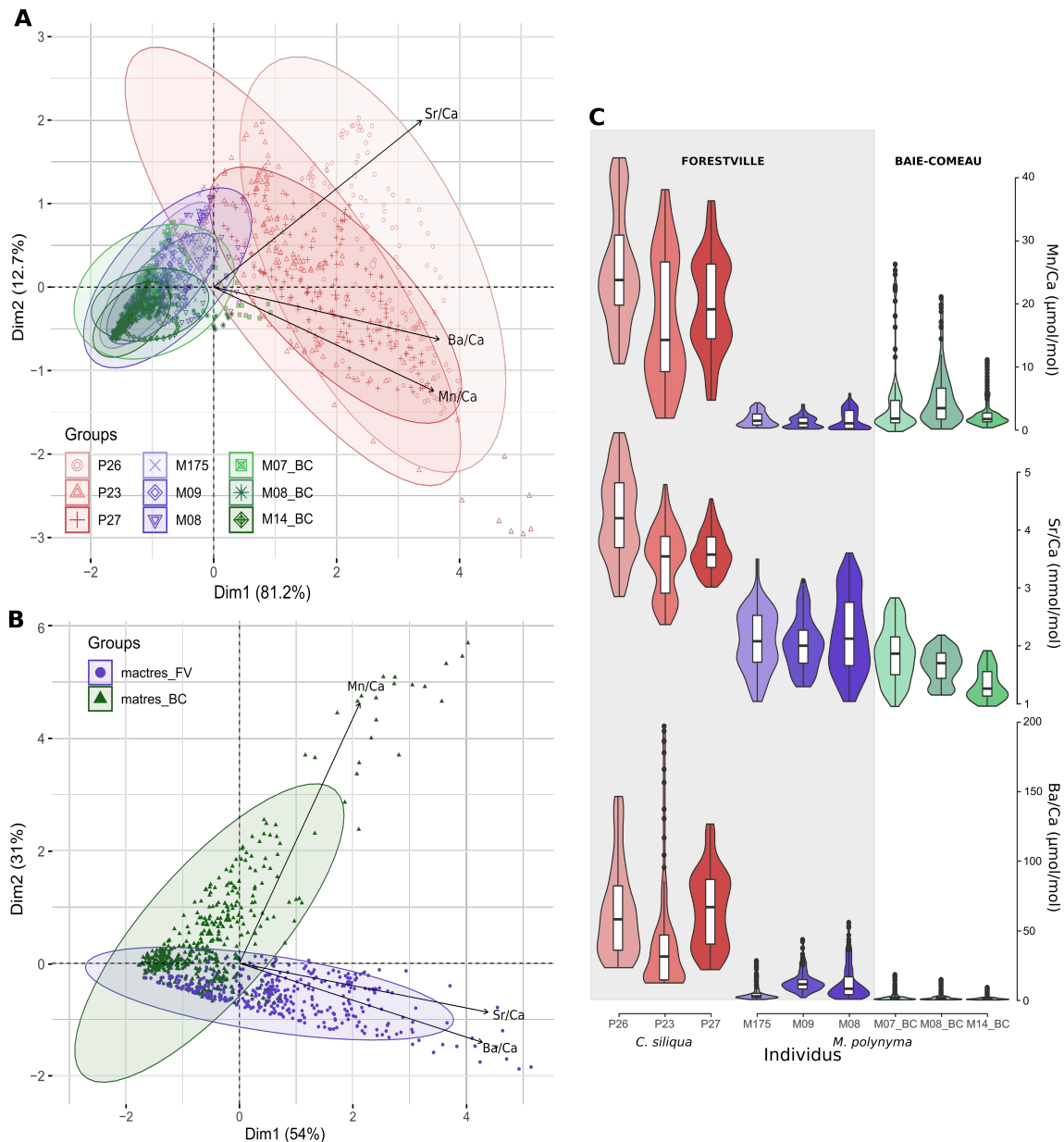


FIGURE 5.58 – Comparaison des rapports en éléments traces. A) Analyse en composantes principales des valeurs brutes des rapports E/Ca tous groupes confondus. Les ellipses représentent l'intervalle de confiance associés aux modalités des variables. de B) Analyse en composantes principales des valeurs des E/Ca pour chacune des deux populations de *M. polynyma*. C) Diagramme en violon et boxplot représentant la distribution des valeurs et la médiane pour chaque individu, respectivement.

les individus de cette dernière espèce. Les variations moyennes de signaux E/Ca supportent ces observations (Fig. 5.57C). La moyenne des signaux Ba/Ca est plus fortement similaires entre les Mactres_FV et les Pitots_FV qu'avec les Mactres_BC tout comme la moyenne de Mn/Ca tandis que la moyenne des signaux Sr/Ca sont positivement corrélée entre les Mactres_FV et les Mactres_BC. La moyenne de Pitots_FV est, quant à elle, négativement corrélée aux mactres de Stimpson toujours pour le rapport Sr/Ca. Les comparaisons des moyennes par E/Ca mettent en

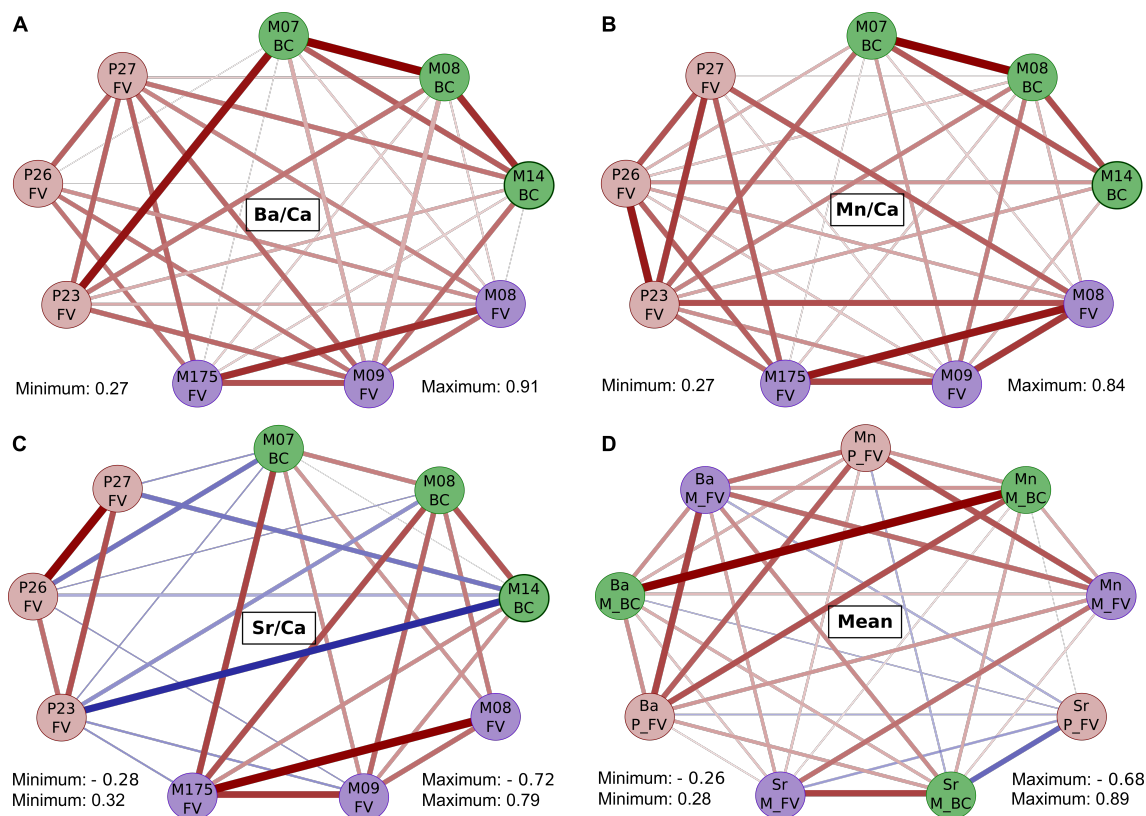


FIGURE 5.59 – Visualisation des corrélations significative ($p < 0.01$; rouge : positive, bleue : négative) entre tous les individus pour A) Ba/Ca, B) Mn/Ca et C) Sr/Ca ainsi que D) entre la moyenne (Mean) de chaque rapport E/Ca pour tous les groupes. Les couleurs de ronds représentent les différents groupes (violet : Mactres_FV, rouge : Pitots_FV et vert : Mactres_BC) et l'épaisseur des traits informe sur la valeur de la corrélation. Le maximum et minimum des corrélations positives pour chaque visualisation sont indiqués ainsi que pour des corrélations négatives quand celles-ci sont présentes.

évidence une similarité entre les profils de Ba/Ca et Mn/Ca pour un même groupe et principalement entre les Mactres_BC ($r = 0.89$; $p > 0.01$).

4. Discussion

4.1. Éléments traces et relation environnementale et/ou physiologique

Dans cette étude, les signaux des éléments traces (Mn, Sr et Ba) étudiés entre 2014 et 2016 sont plus élevés pour les Pitots_FV et soulignent une différence entre les espèces (Fig. 5.57A, 5.57B et 5.58). De plus, la variation temporelle des signaux Sr/Ca chez *C. siliqua* est opposée à celle des mactres de Stimpson (Fig. 5.57). Par conséquent, un effet de l'espèce est mis en évidence. Cependant, les variations temporelles des signaux Mn/Ca ainsi que Ba/Ca apparaissent fortement

synchrones entre les espèces provenant d'un même site, ici FV (Fig. 5.57C, 5.58B et 5.59). Les courbes de croissance montrent également une séparation entre les espèces collectées à FV et celles issues de BC (Fig. 5.56). Un effet de site est alors envisageable.

4.1.1. Effet de l'espèce

L'amplitude des rapports élémentaires (Fig. 5.57) ainsi que l'analyse en composantes principales (ACP) et la distribution des valeurs (Fig. 5.58A et C) montrent une importante différence entre les données provenant de chacune des espèces. Cette différence peut être due aux taux d'incorporation des éléments traces spécifiques à l'espèce (Stecher *et al.*, 1996b; Reinfelder *et al.*, 1997; Roger *et al.*, 2017). Stecher *et al.* (1996b) montraient par exemple que l'espèce *Mercenaria mercenaria* étudiée incorporait 1,5 fois moins de Sr que l'espèce *Spisula solidissima*. Cette relation concorde avec les résultats obtenus dans notre étude. Cependant, ces espèces ne provenaient pas du même site et n'étaient pas contemporaines. A la différence, Carré *et al.* (2006) n'observent que très peu de divergences entre Sr/Ca, Ba/Ca et Mn/Ca de deux espèces contemporaines (*Chione subrugosa* et *Mesodesma donacium*). Plusieurs autres hypothèses peuvent aussi expliquer cette différence telles que la physiologie de l'espèce, son écologie, sa profondeur d'enfouissement, son âge ou encore la partie de la coquille analysée. Une différence dans le taux d'incorporation entre la région charnière et la couche externe des pitots peut être envisagée puisque les analyses élémentaires ont été effectuées soit sur la couche externe des coquilles de *C. siliqua* soit sur la charnière pour *M. polynyma*. Cependant, Elliot *et al.* (2009) ont démontré une grande similitude entre les signaux Ba/Ca, Sr/Ca et Mg/Ca enregistrés dans la charnière, la couche externe et la couche interne d'un bénitier géant (*Tridacna gigas*), tout comme Doré *et al.* (2020) pour le rapport Ba/Ca entre la charnière et la couche externe d'un spécimen d'*A. islandica*. La différence des rapports élémentaires observés entre *M. polynyma* et *C. siliqua* pourrait alors s'expliquer par l'âge des spécimens. En effet, les individus *C. siliqua* sélectionnés sont plus âgés que les spécimens *M. polynyma*. Les éléments pourraient être incorporés différemment au cours du temps. En moyenne, les mactres de Stimpson étudiées ont environ 11 ans alors que les pitots sont âgés d'environ 43 ans. Schöne *et al.* (2011) ont mis en avant trois hypothèses pouvant expliquer l'augmentation du signal Sr/Ca dans les coquilles d'*A. islandica* lorsque l'âge ontogénique croît et le taux de croissance diminue. L'une d'elles associe cette augmentation à la détérioration de la capacité des canaux de calcium à ne sélectionner que les ions Ca^{2+} due à la sénescence des cellules du manteau (voir Abele *et al.*, 2008). Malgré une analyse des éléments traces uniquement sur les dernières années de vie des Pitots_FV, il est possible que les rapports Sr/Ca, Mn/Ca et Ba/Ca aient été plus faibles dans les premières années de vie et que

la sénescence des cellules ait augmenté ces rapports au cours du temps expliquant ainsi l'effet « espèce » observé qui, finalement, n'en serait pas un. Les rapports élémentaires enregistrés dans les coquilles des Pitots_FV corroborent cette explication puisque le plus jeune des spécimens (P23 ; 30 ans en 2016) possède une médiane sensiblement plus basse (Fig. 5.58C).

En se focalisant seulement sur les signaux de Sr/Ca, la variation temporelle sur les 3 ans montre une opposition distincte entre les deux espèces. Lorsque le rapport Sr/Ca atteint son maximum pour une année chez *M. polynyma*, il atteint son minimum chez *C. siliqua*. Plusieurs études ont établi un lien entre les variations de Sr/Ca et le taux de croissance chez différentes espèces (e.g., Takesue & van Geen, 2004; Gillikin *et al.*, 2005b; Lorrain *et al.*, 2005; Carré *et al.*, 2006). Certaines ont impliqué une diminution de la sélectivité par les canaux de Ca^{2+} des ions Sr^{2+} lié à l'augmentation du taux de croissance (Carré *et al.*, 2006) ou à l'affinité entre le Sr et les carbonates (Schöne *et al.*, 2010) expliquant un rapport Sr/Ca plus faible aux niveaux des stries de croissance. Dans Doré *et al.*, (soumis; **Chapitre 3**), nous avons également démontré qu'une décroissance brutale du rapport Sr/Ca coïncide avec la période d'arrêt de croissance (i.e., formation de stries de croissance) permettant le développement de la méthode chimiochronologique pour dater les spécimens. Cependant, le contraire est observé chez *C. siliqua*. D'autres études ont mis en évidence un lien possible avec l'activité métabolique du manteau chez *Mytilus trossulus* et *Mytilus edulis* (Lorens & Bender, 1980; Rosenberg *et al.*, 1989; Klein *et al.*, 1996). Un taux plus élevé de pompage métabolique du Ca^{2+} vers le fluide extra-palléal entraînerait un rapport plus faible de Sr/Ca dans la coquille (Klein *et al.*, 1996). Cardoso *et al.* (2013b) suggèrent que l'augmentation de l'activité métabolique serait liée à la gamétogenèse entraînant ainsi une augmentation des rapports Sr/Ca au niveau des stries de croissance annuelle. D'autres études soulignent une relation entre Sr/Ca et les variations de température de surface, qu'elle soit positive ou négative (Dodd, 1965; Klein *et al.*, 1996; Toland *et al.*, 2000; Freitas *et al.*, 2005; Zhao *et al.*, 2017). Entre nos deux espèces, une différence dans les processus d'incorporation de Sr est soulevée.

4.1.2. Effet de site

En comparant les courbes et paramètres de croissance (Fig. 5.56 ; Tableau 5.9), une séparation entre les sites est notable. En effet, les mactres de Stimpson et les pitots prélevés à FV semblent croître plus rapidement ($K_{(Mactres_FV)} = 0.23/\text{an}$ et $K_{(Pitots_FV)} = 0.12/\text{an}$) que les Mactres_BC ($K = 0.065/\text{an}$). Malgré un nombre réduit d'échantillons pour les Mactres_FV limitant la confiance dans les paramètres calculés, le point d'inflexion de la courbe est fortement marqué (vers 8 ans).

Les Pitots_FV montrent également un point d'inflexion dans les premières années (vers 15 ans). Un effet « site » semble jouer sur le taux de croissance des individus où les conditions environnementales à FV permettraient aux spécimens toutes espèces confondus de croître plus rapidement dans les premières années de vie que les espèces à BC. Cette caractéristique peut s'expliquer par une différence de température entre les sites (Chauvaud *et al.*, 2012). Les individus vivant dans des environnements plus froids grandissent généralement moins vite et possèdent un taux métabolique plus faible (Heilmayer *et al.*, 2004) permettant d'allouer une fraction plus large d'énergie métabolique réservée à la croissance les années suivantes (voir **Chapitre 4**).

Dans cette étude, un effet « site » est également mis en évidence par la comparaison entre la dynamique temporelle des rapports Mn/Ca ainsi que Ba/Ca. Une forte corrélation positive lie les signaux Mn/Ca entre des espèces provenant de FV (Mactres_FV et Pitots_FV ; Fig. 5.59A). De plus, l'ACP prenant seulement en compte les mactres de Stimpson, dissocie les sites entre eux par le rapport Mn/Ca qui est plus élevé au site BC (Fig. 5.58B, 5.58C et 4B). Par conséquent, une différenciation entre les sites peut être due à une influence environnementale locale. Un rapport Mn/Ca plus élevé pourrait traduire une productivité plus intense en considérant que Mn/Ca soit lié à la production primaire (Vander Putten *et al.*, 2000; Langlet *et al.*, 2007). Plusieurs études ont démontré le potentiel de Ba/Ca comme traceur de la dynamique phytoplanctonique (e.g., Stecher *et al.*, 1996b; Vander Putten *et al.*, 2000; Thébault *et al.*, 2009a; Doré *et al.*, 2020) corroborant le lien entre Mn/Ca et la production primaire puisque Ba/Ca sépare également les sites entre eux (Fig. 5.59). Les signaux de Ba/Ca et Mn/Ca mesurés dans Mactres_FV et Pitots_FV se comportent de la même manière entre 2014 et 2016 : un pic par année suivant une gamme de valeurs généralement similaire entre année. À l'inverse, les Mactres_BC ont un pic de Mn/Ca et Ba/Ca très élevé en 2015 entouré de deux années où les rapports sont beaucoup plus faibles (Fig. 5.57). Dans l'hypothèse où les rapports Ba/Ca et Mn/Ca apporteraient des renseignements sur la dynamique du phytoplancton aux sites étudiés, le site BC aurait une production plus importante en 2015 comparée à 2014 et 2016 avec une intensité plus élevée en 2015 par rapport au site FV. Ce dernier aurait quant à lui un pic de production primaire plus constante entre les années (Fig. 5.57).

4.2. Limites méthodologiques et potentiels de l'approche géochimique multi-archives

Cette étude a pour but d'apporter des connaissances sur la possibilité et l'intérêt de combiner la géochimie coquillière de différentes espèces à un site ou une région donnée pour permettre une reconstruction robuste d'un ou plusieurs paramètres environnementaux. Les éléments traces testés ont permis de mettre en évidence une variation commune entre groupes mais aussi entre individus provenant du même site sur seulement 3 années de vie. De manière à confirmer ces résultats, il est nécessaire d'accroître la période d'étude dans l'optique de mieux visualiser des signaux environnementaux et climatiques de hautes et basses fréquences. De plus, une sélection préalable d'individus de même âge et une analyse uniquement sur la couche externe permettrait d'éviter de fausses interprétations et d'augmenter la résolution temporelle pour mieux distinguer les variations annuelles et la tendance sur plusieurs années. Une signature élémentaire du site ou de la région peut ainsi être déterminée et favoriser une compréhension des variations environnementales ou climatiques. Dans cette étude, différentes analyses statistiques (ACP, coefficient de corrélation) ont été utilisées pour comparer les signaux. Cependant, lorsque seuls les rapports élémentaires sont pris en compte, la ligne de base de signaux de Mn/Ca et Ba/Ca perturbe l'analyse des données par ACP (Fig. 5.58A et B). Ainsi, seule une période temporelle précise par année pour chaque individu pourrait être désignée (e.g., autour du maximum de Ba/Ca) évitant d'inclure la ligne de base dans l'ACP.

Au vue des résultats, l'utilisation d'une combinaison de signaux géochimiques enregistrés dans des coquilles de différentes espèces de bivalves provenant de la Côte-Nord de l'estuaire maritime du Saint-Laurent pourrait permettre la reconstruction des fluctuations de différents facteurs externes. Cependant, il est tout d'abord nécessaire de relier un indicateur géochimique à un paramètre environnemental précis grâce à une phase de calibration pour pouvoir en comprendre ses variations. Dans cette étude, l'association des rapports Ba/Ca et Mn/Ca pourrait aider à reconstruire la dynamique phytoplanctonique. Combiner plusieurs traceurs dans cette approche multi-archive pourrait ainsi renseigner sur les variations chimiques, biologiques et physiques à l'échelle locale et/ou régionale. Ici, seuls trois éléments traces ont été étudiés mais il est possible d'étendre l'analyse à d'autres éléments traces ainsi qu'à l'isotopie dans l'optique de se focaliser sur un paramètre précis tel que la température par exemple (Schöne *et al.*, 2004b; Vihtakari *et al.*, 2017).

Combiner plusieurs espèces de bivalves de même niveau trophique permettrait d'accentuer

la précision dans la reconstruction de paramètres environnementaux par la complémentarité des données. Black *et al.* (2009) ont étudié le lien entre la croissance d'arbres et de coquilles de palourde royale (*Panopae abrupta*) et la SST du Nord-Est de l'Océan Pacifique. En ne sélectionnant que les individus ayant une croissance corrélée significativement ($p < 0.01$) à la SST, ils ont noté une légère différence dans la sensibilité aux variations climatiques. La chronologie maitresse associée aux bivalves était plus sensible aux variations estivales tandis que la chronologie maitresse issue des arbres était plus fortement reliée à la SST en hiver et au printemps. Combiner ces chronologies a donc permis de reconstruire avec une plus grande précision les variations passées de la SST. Par conséquent, en utilisant des espèces de bivalves occupant le même habitat mais réagissant légèrement différemment au milieu ambiant pourrait apporter des informations complémentaires sur la dynamique locale. A titre d'exemple, le chapitre 3 a mis en évidence la présence de lignes de stress chez *M. polynyma* ce qui peut perturber la géochimie des coquilles. A l'inverse, *C. siliqua* ne montre pas ou très peu de stries non-périodiques. L'association de la géochimie mesurée dans ces deux espèces permettrait de compléter et de renforcer les signaux enregistrés et ainsi de définir un traceur environnemental robuste et précis.

5. Synthèse et conclusion

L'analyse des éléments traces (Mn, Sr et Ba) incorporés dans les coquilles de deux espèces de bivalves, *M. polynyma* provenant des gisements de Forestville et Baie-Comeau et *C. siliqua* collecté à Forestville, montre (1) une synchronicité des signaux entre groupes (i.e., espèce/site), (2) une distinction entre les espèces par le rapport Sr/Ca probablement causée par une différence de physiologie, (3) une différenciation entre les sites grâce aux rapports Ba/Ca et Mn/Ca et (4) d'une relation forte entre Mn/Ca et Ba/Ca traduisant d'une réponse commune à la variation d'un paramètre environnemental. Cependant, des études complémentaires doivent être menées pour définir les relations exactes entre les éléments traces et l'environnement, pour chaque espèce et site ainsi qu'une augmentation de la période temporelle d'étude dans le but d'entrevoir des variations à plus basse fréquence. Cette étude reflète les prémices d'une avancée majeure dans l'utilisation de la sclérochimie par la combinaison d'un ou plusieurs indicateurs géochimiques extraits de multi-archives et enregistrés de manière analogue.

SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES



1. Introduction

Reconstruire l'environnement passé demande de développer des archives informant sur la variabilité environnementale, principalement pré-instrumentale. En effet, pour la plupart des régions, les mesures instrumentales continues s'étendent rarement au-delà du début du XIXe siècle tandis que certaines régions éloignées (désertiques ou polaires) ont moins de 50 ans d'observations (Bradley, 2011). Par conséquent, notre compréhension des variabilités environnementales est très limitée. L'apport récent de la sclérochronologie et de ses sous-disciplines (e.g., sclérochimie), particulièrement *via* l'étude des coquilles de bivalves, a permis d'améliorer la résolution (i.e., journalière à annuelle) et l'échelle temporelle, pouvant dépasser le millénaire grâce aux coquilles sub-fossiles (e.g., Butler *et al.* 2013). Dans ce travail de thèse, l'objectif principal était alors d'**explorer le potentiel d'archive environnementale de trois espèces de bivalves dans l'optique de reconstruire l'environnement côtier passé au niveau local** (i.e., site d'échantillonnage) **voire régional** (l'estuaire au golfe du Saint-Laurent à l'Atlantique Nord-Ouest) **et d'ainsi améliorer et enrichir les connaissances sur les variations de ces environnements**. Pour ce faire, les modèles biologiques ont été soigneusement choisis grâce à leurs caractéristiques d'espèces longévives et abondantes dans le milieu étudié. Une approche pluridisciplinaire a permis d'extraire des variations temporelles de données géochimiques et de taux de croissance. Par la suite, les données ont été comparées à un ou plusieurs paramètres environnementaux, lors de l'étape de calibration, pour en ressortir un lien éventuel et identifier un traceur robuste d'un paramètre environnemental spécifique.

Dans cette discussion générale, une synthèse des résultats majeurs est présentée pour démontrer si ces derniers répondent à l'objectif central de ce travail de thèse. Par la suite, l'implication de ces résultats dans l'étude environnementale est abordée ainsi que les incertitudes des méthodes employées. Pour finir, des hypothèses et perspectives découlant des résultats obtenus et impliquant d'autres champs disciplinaires sont explorées sous forme de questions ouvertes.

2. Contribution scientifique du projet de thèse

2.1. Développement d'archives environnementales robustes

Depuis le début des études sur la reconstitution du climat passé, de nouvelles archives biogé- niques ont vu le jour. Cependant, lorsqu'il est question de mollusques bivalves, les études se tournent plus facilement vers l'espèce *Arctica islandica*. En effet, *A. islandica* a démontré sa grande effica- cité en tant qu'archive multi-traceurs fiable de la variabilité saisonnière de son environnement. Cette espèce enregistre les données environnementales sous forme physique (taux de croissance) et géochimique dont la temporalité est précisément déterminée grâce à la présence de stries de croissance facilement discernables (e.g., Schöne 2013; Butler *et al.* 2009; Ropes *et al.* 1984; Wit- baard *et al.* 1994; Thébault *et al.* 2009b). Dans ce travail de thèse, il a été question d'enrichir les connaissances sclérochronologiques et sclérochimiques sur *A. islandica* et d'apporter de nouvelles archives susceptibles d'informer sur l'écologie de leur milieu et d'éventuellement se combiner ou se compléter.

Les individus *A. islandica* pêchés à Saint-Pierre et Miquelon ont montré une grande synchro- nicité dans la variation de leur croissance liée à l'environnement entre 1889 et 2015 (Annexe 1). De plus, dans le **Chapitre 2**, 14 d'entre eux, dont les variations géochimiques ont été analysées soit dans la charnière ou la couche externe, ont montré une synchronisation dans leurs signaux de Ba/Ca entre 1893 et 2015 (Fig. 6.60, note concernant *A. islandica*). Le **Chapitre 3** offre un aperçu de l'influence environnementale sur la croissance de 5 mactres de Stimpson (*M. polynyma*) récoltées à Baie-Comeau (BC), illustrant une forte similarité surtout entre 2008 et 2017. La composition en Ba/Ca d'un côté et en Sr/Ca de l'autre, mesurée dans les charnières, évoluent également de la même manière entre ces mêmes individus (Fig. 6.60, note concernant *M. polynyma* à BC). Pour le pitot (*C. siliqua*) étudié dans le **Chapitre 4**, la périodicité annuelle des stries de croissance localisées sur la région charnière de la coquille montre également une variation similaire du taux de croissance reliée à l'environnement entre 20 individus récoltés à Forestville (FV) sur la période 1946-2017 (Fig. 6.60, note concernant *C. siliqua* à FV). L'étude de la composition élémentaire des coquilles de ces deux dernières espèces (*M. polynyma* et *C. siliqua*) dans le **Chapitre 5** montre un comportement similaire dans les signaux de Ba/Ca ainsi que Mn/Ca entre individus de même site.

Cette similarité dans la structure physique et/ou dans la composition chimique suggère une

influence de l'environnement, commune à la population étudiée. Ce projet de thèse a permis de mettre en évidence l'utilité d'explorer le potentiel d'archive de différents bivalves pour reconstruire, à l'aide de traceurs, le climat et/ou l'environnement passé(s) pré-instrumental et actuel, particulièrement dans des zones sous-étudiées et fortement exposées aux changements environnementaux globaux.

2.2. Apport de traceurs environnementaux

La synchronicité des signaux physiques et géochimiques amène à explorer leur lien avec l'environnement, qu'ils dépendent des propriétés physico-chimiques de l'eau ou des variations climatiques. L'étude de la croissance et des rapports élémentaires (Ba/Ca, Sr/Ca, Mn/Ca) et isotopiques (^{18}O) dans ce travail de thèse a permis de mettre en évidence la possibilité de les utiliser comme traceurs environnementaux ou physiologiques :

La croissance (Fig. 6.60, flèche bleue) : Chez *A. islandica* (**Annexe 1**) et *C. siliqua* (**Chapitre 4**), la croissance serait en lien avec le NAO qui influence, entre autres, la température et la phénologie des efflorescences phytoplanctoniques au site d'échantillonnage (i.e., SPM et Forestville, respectivement) et également sur un plan plus régional. Dans le **Chapitre 4**, il a été montré que la NAO aurait des répercussions sur les conditions physico-chimiques de l'eau d'un système ouvert (Forestville) dans l'un des plus larges estuaires maritimes au monde, l'estuaire du Saint-Laurent au Québec (Canada Est).

Ba/Ca : Le baryum enregistré dans les coquilles d'*A. islandica* semble être un excellent indicateur de la dynamique phytoplanctonique locale (SPM) et régionale (l'Atlantique Nord-Ouest) (Fig. 6.60, flèche verte). Les pics de Ba/Ca annuels apparaissent synchrones avec la variation annuelle de la concentration en Chl *a* de surface. De plus, ce travail de thèse confirme le statut de Ba/Ca comme outil aidant à cross-dater différents individus contemporains ou non de par les caractéristiques de son profil (i.e., ligne de base basse entrecoupée de pics similaires entre individus) (**Chapitre 2**).

Sr/Ca (Fig. 6.60, flèche violette) : De façon directe ou indirecte, le rapport Sr/Ca chez *M. polynyma* semble être lié aux stries de croissance, permettant leur localisation grâce au développement de la chimiochronologie (**Chapitre 3**). L'approche multi-archives effectuée dans le **Chapitre 5** souligne l'éventuelle relation entre le rapport Sr/Ca et le métabolisme de l'organisme.

$^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ (Fig. 6.60, flèche marron) : L'analyse de la composition isotopique en oxygène de

la couche externe de *M. polynyma* (**Chapitre 3**) a démontré son utilité dans le dénombrement des incréments et par conséquent dans la détermination de l'âge des organismes, par l'étude des cycles saisonniers.

Les résultats de l'approche multi-archives, développée dans le **Chapitre 5**, soulignent une relation forte entre le Ba/Ca et le Mn/Ca dans les coquilles des individus étudiés que ce soit au site de Forestville (FV) ou de Baie-Comeau (BC). Cette similitude dans les variations des signaux amène à considérer un lien entre ces rapports et un même paramètre environnemental. D'après la littérature et les résultats de cette thèse, Mn/Ca et Ba/Ca pourraient représenter des traceurs de la dynamique phytoplanctonique (e.g., Stecher *et al.* 1996b; Vander Putten *et al.* 2000; Langlet *et al.* 2007; Doré *et al.* 2020).

2.3. La méthodologie

Les méthodes utilisées dans ce travail de thèse ont été adaptées ou développées pour convenir aux objectifs définis. L'application de la sclérochimie a été optimisée dans le but de (1) diminuer le temps et l'argent investis dans l'analyse géochimique et (2) d'augmenter la résolution temporelle des données et l'échelle temporelle globale, par l'analyse par chevauchement des premières années de vie des charnières d'*A. islandica* (**Chapitre 2**). Une nouvelle méthode de détermination de l'âge a également été développée : la chimiochronologie, pour se substituer à la sclérochronologie lorsque les stries de croissance annuelles sont difficilement discernables (**Chapitre 3**). Utiliser la chimiochronologie pour âger les individus, contrairement au rapport isotopique $^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ (e.g., Krantz *et al.* 1984; Auclair *et al.* 2003; Elliot *et al.* 2003; Cardoso *et al.* 2013a), consomme moins de temps et d'argent et peut s'effectuer sur la charnière (i.e., réduction du temps d'analyse). Dans le cas de gros individus, le temps d'analyse de la charnière (i.e., ca. 15 mm de longueur) est d'environ 1h après préparation des coquilles (i.e., découpe et polissage). Pour finir, l'étude préliminaire traitant de données géochimiques provenant de multi-archives (**Chapitre 5**) a illustré une nouvelle utilisation de la sclérochimie dans l'analyse de la variabilité environnementale et climatique.

2.4. Le fonctionnement écologique de l'EGSL et l'Atlantique Nord-Ouest

Par l'analyse sclérochronologique et sclérochimique, cette thèse a mis en évidence l'importance du fonctionnement hydrologique de l'Atlantique Nord-Ouest et de l'EGSL sur la croissance et la

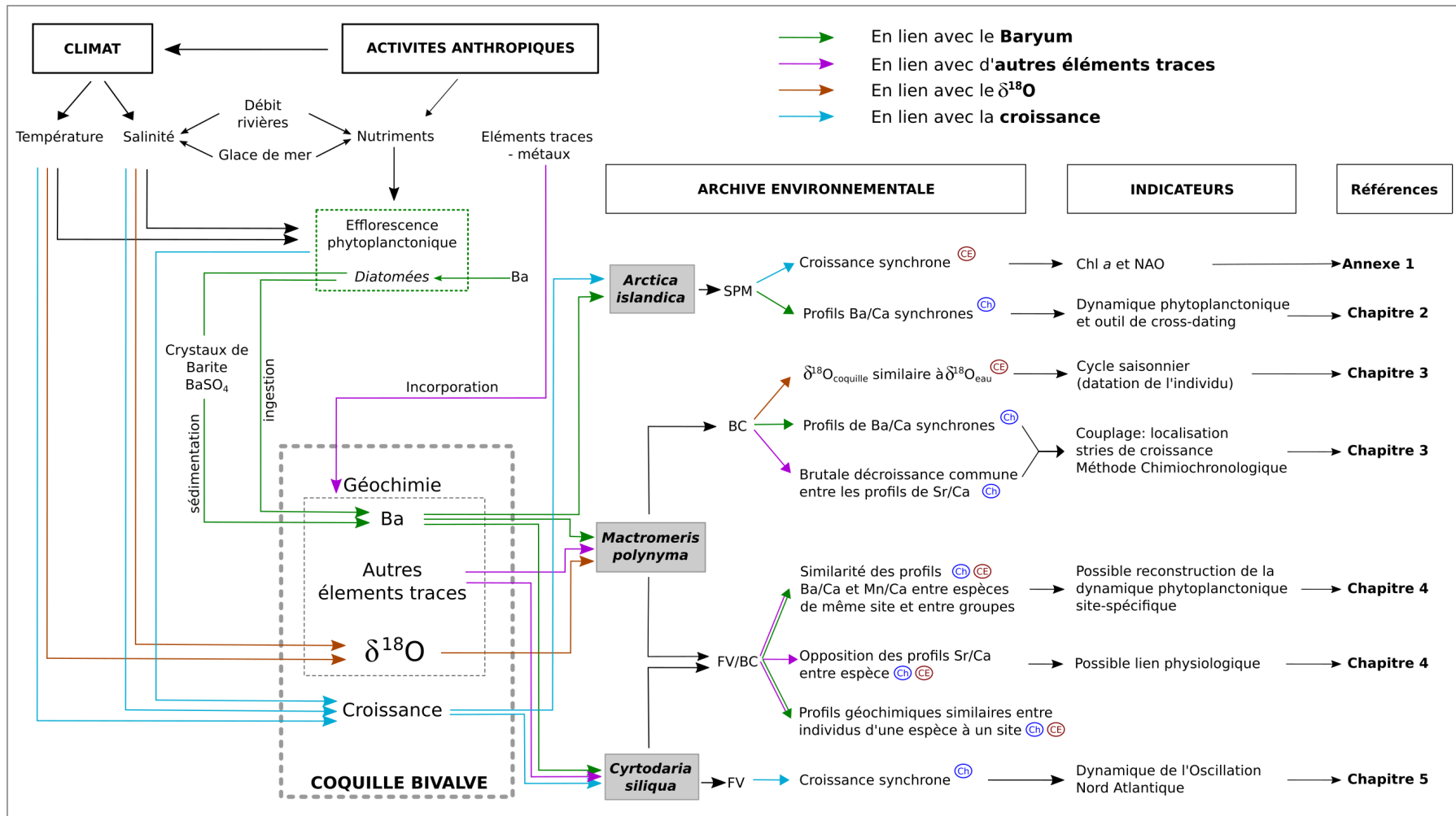


FIGURE 6.60 – Représentation schématique de l'influence de l'environnement de l'Atlantique Nord-Ouest et de l'EGSL sur la croissance et la géochimie des coquilles de bivalves servant ici d'outils d'analyse du potentiel sclérochronologique et sclérochimique des espèces sélectionnées (archives) dans le but de déterminer des indicateurs spécifiques de l'environnement. CE : couche externe, Ch : Charnière.

géochimie des espèces étudiées. En effet, nos résultats soulignent une relation indirecte de la NAO et directe pour divers paramètres environnementaux marins tels que la température, la salinité (affluent d'eau douce et fonte de la glace de mer) et la concentration en Chl *a* de surface avec la croissance de *A. islandica* à SPM (**Annexe 1**) et *C. siliqua* à FV (**Chapitre 4**) ainsi qu'avec le rapport Ba/Ca enregistré dans les coquilles d'*A. islandica* à SPM (**Chapitre 2**). Dans l'Atlantique Nord-Ouest, notre analyse corrobore les résultats observés dans diverses études où la NAO influence la courantologie du milieu (Han *et al.*, 2014) ainsi que la production primaire (e.g., Harrison *et al.* 2013a; Drinkwater *et al.* 2013). L'incidence de la NAO s'étend également jusqu'au golfe du Saint-Laurent grâce aux courants de bord de l'Atlantique Nord-Ouest s'écoulant du nord vers le sud (DFO, 2015). Petrie (2007) démontre une variation de la température et de la salinité des eaux du golfe sous l'effet de la NAO. Cependant, ces observations caractérisent uniquement les eaux de fond du golfe. Ce travail de thèse complète ces résultats par la mise en évidence de l'influence de la NAO sur les écosystèmes côtiers de l'estuaire maritime du Saint-Laurent et notamment la croissance de *C. siliqua*. Le débit des rivières, la durée de la couverture de glace de l'estuaire, la température de l'air et de l'eau ainsi que la phénologie des efflorescences du phytoplancton dans l'estuaire ont des incidences sur la croissance de l'espèce étudiée et varient également en fonction des phases de la NAO (Fig. 6.60, volet Climat). Les études menées dans cette thèse permettent d'entrevoir les conséquences de la NAO sur les paramètres physico-chimiques locaux à régionaux des eaux de l'Atlantique Nord et des régions côtières du système Saint-Laurent jusqu'à s'inscrire dans les enregistrements chimiques et structurels des espèces de bivalves.

3. Implications pour les études paléo-environnementales

Ce travail de thèse apporte de nouvelles perspectives de recherche en reconstruction des paléo-environnements et des paléo-climats grâce à l'étude de la structure physique et la composition géochimique des coquilles de différentes espèces de bivalves. En effet, ces études ont tout d'abord mis en évidence le statut d'archive de deux espèces de bivalves largement réparties sur les côtes de l'Atlantique Nord-Ouest et jusqu'ici jamais étudiées dans ce domaine : *M. polynyma* et *C. siliqua* (voir **Chapitre 1** : Modèles biologiques et sites d'étude). Ces archives peuvent ainsi être utilisées pour compléter les données du PMZA sur l'évolution de différents paramètres tels que la NAO ou la dynamique phytoplanctonique dans l'estuaire, le golfe et les provinces Atlantique du système Saint-Laurent. Leur couplage, illustré dans le **Chapitre 5**, a démontré la nécessité d'augmenter les études sclérochronologiques et sclérochimiques de bivalves présents dans la même région ou le

même site pour (1) combiner les résultats, (2) renforcer l'utilisation d'un ou plusieurs indicateurs et (3) apporter une plus grande précision dans la reconstruction environnementale. Le rapport Ba/Ca apparaît comme un traceur fiable de la dynamique phytoplanctonique chez *A. islandica* (**Chapitre 2**). Par conséquent, il serait intéressant de cartographier spatio-temporellement la dynamique phytoplanctonique du passé grâce à l'étude du Ba/Ca chez différentes populations d'*A. islandica* réparties dans tout l'Atlantique Nord. Par exemple, Bonitz *et al.* (2018) font état de la relation entre la croissance d'*A. islandica* proche des îles Féroé et la chlorophylle *a* dans cette zone, tout comme Poitevin *et al.* (2019) à Saint-Pierre et Miquelon (SPM; **Annexe 1**). Par conséquent, il est envisageable que le rapport Ba/Ca enregistré dans les coquilles d'*A. islandica* des îles Féroé répondent, tout comme celui de SPM, à la dynamique phytoplanctonique et que ces rapports puissent se comparer.

4. Incertitudes dans les méthodes

L'étude de la croissance et de la géochimie des coquilles de bivalves se base sur différents principes et hypothèses qui amènent à reconstruire le plus précisément possible l'environnement passé. Cependant, il est difficile d'explorer uniquement l'information environnementale provenant des sclérochronologies établies par des modèles mathématiques. En effet, s'affranchir de la tendance ontogénique reste un défi majeur. Malgré une étape de "detrending", les caractéristiques physiologiques (e.g., arrêt brutal de croissance lorsque l'organisme devient mature) et morphologiques (e.g., croissance en épaisseur de coquille à la marge ventrale pour les individus très âgés) ne sont pas prises en compte dans les modèles mathématiques (Zolotarev, 1980). Il est également important de noter qu'une partie ou potentiellement l'ensemble de signaux climatiques de basse fréquence n'apparaît pas dans la chronologie maîtresse établie. C'est le principe du « segment length curse » (Cook *et al.*, 1995). De plus, l'interprétation des données géochimiques enregistrées dans les coquilles est relativement difficile due aux effets cinétiques et vitaux (Urey *et al.*, 1951; Epstein *et al.*, 1953) qui dominent la répartition de ces éléments entre la coquille et l'eau. Pour finir, les études en paléo-environnement, paléo-climatologie, paléo-écologie, etc sont pour la plupart basées sur le principe d'uniformitarisme (ou actualisme) selon lequel le "présent à la clé du passé" (Hutton, 1788; Lyell, 1990). Cependant, étant donné les récents changements climatiques globaux et causés par les activités anthropiques, il est légitime de se demander si ce principe peut encore s'appliquer. En d'autres termes, est-ce qu'une étape de calibration infructueuse (e.g., relation entre température et croissance non significative) reflète réellement le passé? Est-il possible qu'une croissance qui était

autrefois influencée très largement par un paramètre ne le soit plus aujourd'hui ? (voir Bradley 2011).

5. Perspectives et hypothèses de recherche

Au cours de cette thèse sur la sclérochronologie et la sclérochimie des bivalves de l'Atlantique Nord-Ouest, plusieurs questions importantes ont été soulevées sans avoir été approfondies. Cette section a pour objectif de les poser et d'apporter un éclairage sur ces interrogations.

La NAO impacte-elle autant les conditions physico-chimiques de l'ensemble de l'EGSL et de l'Atlantique Nord-Ouest que ce que les études sclérochronologiques suggèrent pour Forestville et SPM ? D'autres modes climatiques peuvent-ils influencer la croissance des bivalves de l'EGSL et de l'Atlantique Nord-Ouest ?

Dans notre étude, l'influence de la NAO sur les variations du taux de croissance d'*A. islandica* à SPM (**Annexe 1**) et de *C. siliqua* à Forestville (**Chapitre 4**) a été soulevée. Plusieurs études ont démontré l'effet de la NAO sur les conditions physico-chimiques et biologiques de l'Atlantique Nord notamment sur la variation du transport de surface du courant du Labrador (Han *et al.*, 2014), la salinité dans la couche supérieure à 300 m dans les eaux centrales de la mer du Labrador (Houghton & Visbeck, 2002) ou encore sur la production primaire dans l'Atlantique Nord (Harrison *et al.*, 2013a). Poitevin *et al.* (2019) (**Annexe 1**) met en évidence la relation entre la NAO, plus particulièrement les variations du courant du Labrador en fonction des phases de la NAO, et les variations de concentrations en Chl *a* à SPM (Fig. 6.61).

La circulation de surface dans le golfe du Saint-Laurent est générée par l'écoulement, à travers le détroit de Belle-Isle, des eaux du plateau du Labrador (Petrie *et al.*, 1988) soumises aux variations de la NAO. De plus, la température et la salinité des eaux de fond du golfe (Petrie, 2007) ainsi que le niveau de la mer (Han, 2004) semblent également varier sous son effet. Les eaux participant à la circulation océanique au niveau de la Côte-Nord de l'estuaire maritime du Saint-Laurent, où se trouve le site d'étude Forestville, proviennent du golfe. Par conséquent, l'idée d'une influence de la NAO sur cette partie de l'estuaire semble pertinente (**Chapitre 4**). Cependant, la circulation dans l'estuaire est aussi soumise au débit d'eau douce du Fleuve Saint-Laurent (voir **Chapitre 1** : Atlantique Nord et Saint-Laurent, section 1.3) (Koutitonsky & Bugden, 1991). De plus, les sites étudiés représentent des systèmes ouverts sur l'Atlantique Nord-Ouest pour SPM et sur l'estuaire

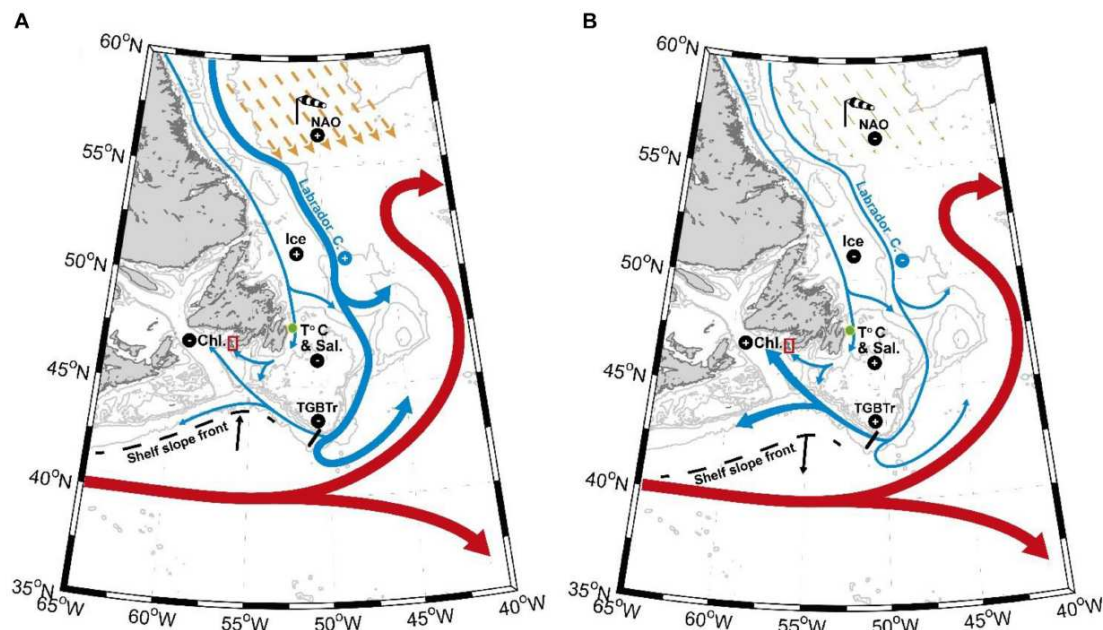


FIGURE 6.61 – Cartes illustrant les scénarios environnementaux associés aux anomalies de croissance négatives (A) et positives (B) de *A. islandica* à SPM. Les flèches jaunes dans la mer du Labrador représentent les vents du nord-ouest (manche à air noir et blanc) liés aux phases positives (A) ou négatives (B) de la NAO. Les principaux acronymes correspondant aux noms des ensembles de données environnementales sont les suivants : NAO - Oscillation de l'Atlantique Nord ; Ice - Couverture de glace de mer sur le plateau de Terre-Neuve ; TC et Sal. - Température et salinité de la station 27 (station océanographique) ; TGBTr - Transport vers l'ouest de la queue des Grands Bancs ; Chl. - Chlorophylle locale moyenne (concentration d'avril à octobre) (Poitevin *et al.*, 2019).

maritime pour Forestville. **On peut ainsi se demander si la NAO influence de manière analogue tous les environnements côtiers de l'EGSL et de l'Atlantique Nord-Ouest ? En d'autres termes et dans le cas de l'EGSL, la croissance du Pitot à un site donné (système semi-fermé ou ouvert sur la rive nord ou sud) serait-elle autant gouvernée par la NAO que la croissance des Pitots à Forestville ?** Pour répondre à cette question, une analyse du taux de croissance de Pitots pêchés dans le Baie de Sept-Iles (système semi-fermé sur la rive Nord à l'entrée de l'estuaire) ou à Rimouski (système ouvert le long de la rive sud) devra être menée. Ces sites font l'objet de suivis environnementaux (PMZA, observatoire environnemental de la Baie de Sept-Iles) utiles pour étudier la relation entre les données physico-chimiques, la NAO et la croissance des bivalves.

Peut-on utiliser [A. islandica](#), [M. polynyma](#) et [C. siliqua](#) comme archives environnementales pour étudier les impacts et les changements globaux causés par les activités anthropiques ? Est-il possible d'identifier des zones plus touchées que d'autres ?

Les résultats obtenus dans cette thèse illustrent la capacité des espèces étudiées à enregistrer de manière synchrone les variations de leur environnement sous forme de structure physique (**Chapitre 4, Annexe 1**) et de composition chimique (**Chapitre 2, 3 et 5**). Des indicateurs ont été mis en évidence grâce à leur calibration. Le rapport Ba/Ca mesuré dans *A. islandica* à SPM offre une vision spatio-temporelle de la dynamique phytoplanktonique, par exemple. De récents changements environnementaux globaux et causés par les activités anthropiques impactent les écosystèmes marins (Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010). Ces changements n'ont que très peu été étudiés dans cette thèse alors que leurs conséquences sont visibles dans différentes zones de l'estuaire, du golfe et de l'Atlantique Nord-Ouest provoquant, parmi d'autres, une acidification et une hypoxie des eaux de fond (e.g., Mucci *et al.* 2011; Colbourne *et al.* 2017; Yashayaev *et al.* 2014; Gilbert *et al.* 2005) ainsi qu'une eutrophisation côtière (Clair *et al.*, 2013) (voir **Chapitre 1**). **Il serait intéressant d'explorer d'autres éventuels traceurs et d'établir, grâce à l'abondance des espèces dans l'ensemble de l'EGSL et des côtes atlantiques, une cartographie spatio-temporelle de ces changements environnementaux.** Les coquilles de ces espèces peuvent ainsi servir à l'étude du paléo-pH par l'utilisation des isotopes du bore (Heinemann *et al.*, 2012), de l'uranium (Frieder *et al.*, 2014) ou encore par l'étude de leur morphologie. En effet, l'épaisseur des coquilles peut varier suivant le site de prélèvement. Par exemple, les spécimens de mactres de Stimpson des Iles-de-la-Madeleine sont plus épais que ceux dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent probablement causé par une différence de pH des eaux (Jean Lambert ; communication personnelle). L'eutrophisation du milieu peut également être identifiée par l'analyse, en plus du rapport Ba/Ca, du rapport isotopique de l'azote (Watanabe *et al.*, 2009) par exemple. La pollution des sites pourrait être étudiés par la mesure des métaux lourds dans la coquille comme le plomb (Bourgoin, 1990; Gillikin *et al.*, 2005a), l'uranium (Markich *et al.*, 2002b,a) ou encore le cuivre ou le zinc (Price & Pearce, 1997; Jeffree, 1995). Il serait également intéressant de déterminer si des microplastiques peuvent être incorporés dans les coquilles de bivalves pour évaluer l'évolution de la contamination en plastique dans des zones données. L'étude des changements environnementaux dans le système Saint-Laurent par l'analyse des espèces abondantes de bivalves et bordant les côtes pourrait mettre en exergue des changements plus prononcés ou plus rapides et inversement, dans certaines zones. Ces connaissances du passé peuvent, par la suite, être utilisées pour modéliser le comportement futur de ces écosystèmes.

Pourquoi les mactres de Stimpson ont-elles une croissance différentes en fonction des sites étudiés ? La méthodologie employée pour dater certains individus est-elle la mieux adaptée ? La

chimiochronologie pourrait-elle améliorer/corriger cette datation ?

Les mactres de Stimpson ont fait l'objet de plusieurs études dans l'optique d'augmenter les connaissances pour établir une pêche durable. Différentes courbes de croissances ont pu être calculées (**Chapitre 3**). Ces courbes évoluent de manière similaire dans les premières années de vie jusqu'à se séparer par la suite. **On peut ainsi se demander si les croissances de *M. polynyma* ne serait pas liées à un gradient latitudinal ou de température, à l'environnement local ou à une erreur dans la méthodologie** (voir **Chapitre 4**). La plupart des sites étudiés se trouvent sur la même latitude mais un gradient de température peut être mis en évidence comme le montre la Figure 6.62. L'environnement local peut également influencer la croissance étant donné la différence de température, de durée dans la couverture de glace ou de la proximité et l'influence des rivières, par exemple (Forbes *et al.*, 2002; Galbraith *et al.*, 2019)

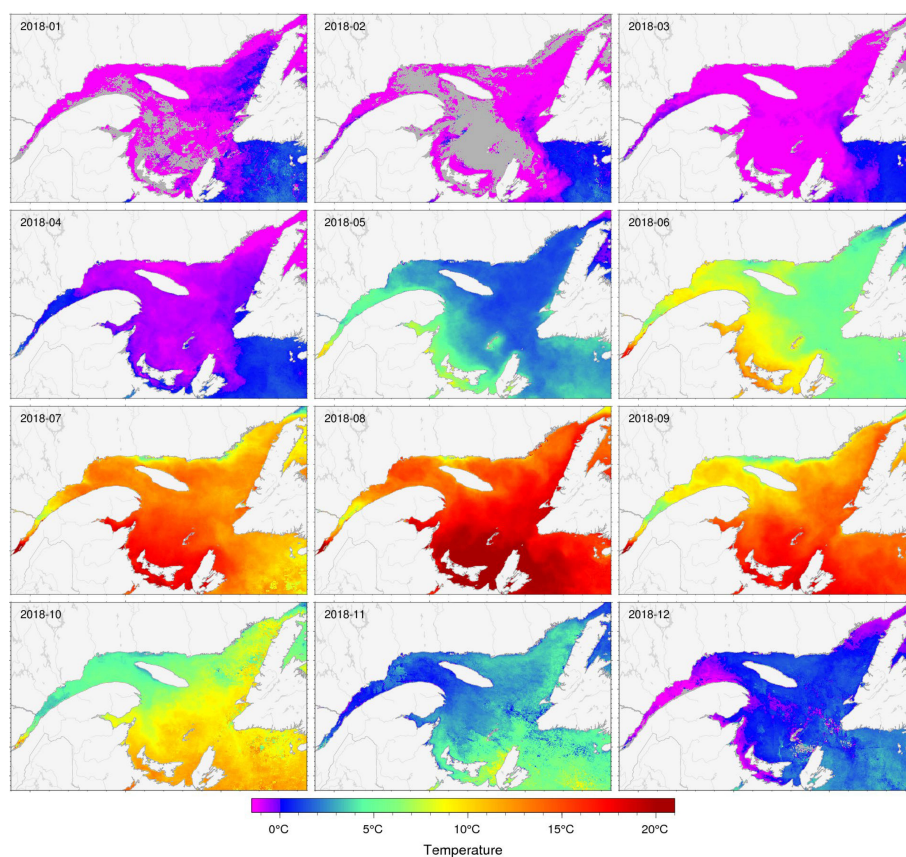


FIGURE 6.62 – Moyenne mensuelle de la température de surface dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent pour l'année 2018 et observée par le capteur satellitaire AVHRR. Les zones sans données dues à la présence d'un couvert de glace ou de nuages sont représentées en gris (Galbraith *et al.*, 2019).

Le **Chapitre 3** souligne l'incapacité, à ce stade de l'étude, de comparer la méthode sclérochronologique classique employée dans les différentes études de la croissance des mactres de

Stimpson (e.g., Landry *et al.*, 1992; Lambert & Goudreau, 1999; Roddick *et al.*, 2012) et notre approche géochimique (i.e., chimiochronologie). Cette comparaison permettrait d'évaluer la précision de chacune des méthodes. De nombreuses coquilles utilisées dans les précédentes études sont disponibles à l'Institut Maurice Lamontagne (IML, Québec, Canada). **De futures analyses géochimiques pourraient être effectuées sur la charnière d'individus déjà âgés par la méthode sclérochronologique dans le but d'établir une nouvelle courbe de croissance via chimiochronologie et de comparer les méthodes.** A titre d'exemple, les échantillons pêchés dans le secteur 4A à Longue-Pointe-de-Mingan et utilisés dans le rapport réalisé par Bourassa *et al.* (2008) ont été répertoriés (i.e., identité, biométrie et âge) et conservés à l'IML. La moyenne d'âge des individus est d'environ 14 ans avec un maximum de 27 ans et un minimum de 1 ans. Cette gamme de valeurs est propice à une analyse élémentaire sachant que des individus entre 11 et 21 ans ont pu être âgés par la chimiochronologie (**Chapitre 3**).

Comment se rapprocher de la réalité écologique ?

Ce manuscrit s'est principalement focalisé sur des données physico-chimiques et biologiques mesurées à la surface du milieu marin pour mettre en évidence la capacité des espèces étudiées à archiver les variations de leur environnement. Cependant, la réalité environnementale peut être tout autre à plusieurs mètres sous la surface. Dans le cas de *C. siliqua*, la croissance a été comparée à des données qui sont elles-mêmes des indicateurs de différents paramètres environnementaux. Par exemple, la chlorophylle *a*, qui représente un indice communément utilisé pour définir la biomasse des micro-algues, a été mesurée par satellite en utilisant des capteurs de la couleur de l'eau de surface (O'Reilly *et al.*, 1998). De même, des capteurs satellitaires comme le radiomètre AVHRR (*Advanced Very High Resolution Radiometer*) qui mesure la luminance infrarouge, permettent de calculer la température de surface de l'eau sur quelques millimètres de profondeur (Cracknell, 1997). De plus, les organismes étudiés sont fouisseurs et passent donc l'essentiel de leur vie enfouis dans le sédiment à des profondeurs variables. **Par conséquent, il est nécessaire d'apporter des mesures directes de différents paramètres dans l'optique d'enrichir les connaissances sur la relation entre l'environnement proche et l'organisme afin de déterminer de plus robustes traceurs et de comprendre les mécanismes sous-jacents à l'incorporation des éléments traces et isotopes dans les coquilles.** De ce fait, des expérimentations *in situ* et en laboratoire devront être conduites (Fig. 6.63). Les principaux objectifs de ces expériences seraient (1) d'évaluer si les coquilles des différentes espèces étudiées incorporent les éléments traces en proportion équivalente dans le milieu où elles grandissent, (2) de mieux définir les voies d'incor-

poration, (3) d'explorer le rôle du sédiment dans l'incorporation des composés géochimiques et (4) de caractériser les relations entre les éléments chimiques de l'eau et les paramètres physiques de l'environnement.

Par exemple, dans le milieu naturel, l'idéal serait de marquer des mactres de Stimpson, des pitots et des quahogs nordiques au chlorure de manganèse II (chlorure de manganèse tétrahydraté ; $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$) (voir Hawkes *et al.* 1996). Une cloche benthique, spécifiquement conçue pour s'enfoncer dans le sédiment, rendant l'environnement autour de l'organisme visé hermétique, pourrait permettre d'injecter le produit sans manipuler les spécimens ou par injection directement dans le fluide extra-palléal. La présence de Mn^{2+} dans les coquilles définit le t_0 de l'expérience et pourrait être déterminée par cathodoluminescence (voir Pagel *et al.* 2000) ou par analyse élémentaire (ICP-MS). Tout au long de l'expérience, des paramètres environnementaux caractérisant le milieu étudié pourraient être mesurés grâce à (1) une sonde multi-paramètres placée à quelques centimètres au dessus du sédiment, (2) des relevés périodiques de l'eau permettant d'analyser les fractions particulières et dissoutes et de définir la temporalité et la dominance des efflorescences phytoplanctoniques et (3) des carottes sédimentaires apportant des informations sur la biodisponibilité des éléments traces et métalliques (voir la revue Turner & Olsen 2000) (Fig 6.63A). Toutes ces données offriraient, après analyse géochimique de la coquille et du fluide extra-palléal entre autres, de comparer les conditions environnementales (i.e., température, salinité, ...) aux éléments géochimiques du milieu et des organismes. En laboratoire, des individus pourraient également être marqués par chlorure de manganèse II et dispersés dans différents bacs de culture préalablement remplis d'une eau filtrée et de sédiment naturel dans le but d'enrichir chaque milieu d'un isotope particulier à un temps donné (voir Tabouret *et al.* 2012). Cela donnerait un aperçu des voies d'incorporation et des proportions en rapports isotopiques entre le milieu et les tissus ainsi que la coquille des spécimens. De plus, une expérience similaire pourrait être réalisée en parallèle avec un sédiment inerte pour observer l'importance éventuelle du sédiment dans les processus d'incorporation (Fig 6.63B).

Des jeunes organismes sont à sélectionner pour assurer de meilleurs résultats et ainsi minimiser le risque de mortalité et garantir une meilleure résolution temporelle due aux taux de croissance élevés dans leurs premières années de vie. Pour répondre aux objectifs, des organismes devront être prélevés à intervalles réguliers, principalement pour les expériences en bassin et des analyses isotopiques et élémentaires devront être effectuées sur les différentes parties de la coquille (e.g., charnière et couche externe) mais également dans les tissus mous (i.e., glande digestive, branchies, manteau) et le fluide extra-palléal (Fig. 6.63C). Les différentes fractions de l'eau de mer et la fraction acido-soluble (fraction considérée comme biodisponible ; Tessier 1992) du sédiment devront

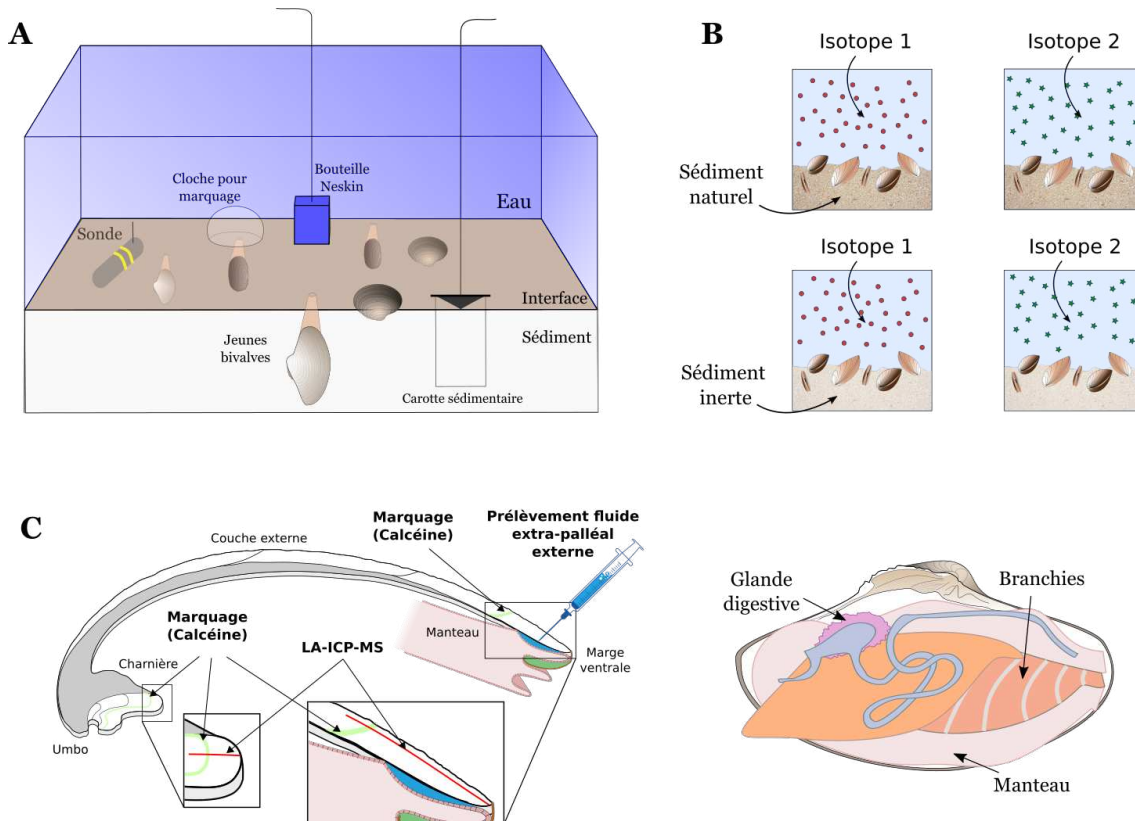


FIGURE 6.63 – Suggestion d'expérimentations *in situ* (A) et en laboratoire (B) dans le but de comprendre les processus impliqués dans l'incorporation des éléments traces et leurs provenances ainsi que la relation entre l'environnement et les caractéristiques géochimiques et physiques des organismes fouisseurs. C) Suggestion dans le prélèvement des organes, du fluide extra-palléal et des parties carbonatées de la coquilles

aussi faire l'objet d'analyses poussées de leur composition élémentaire. Ces connaissances sont essentielles pour obtenir des informations sur les différents éléments chimiques choisis et leurs variations au cours du temps.

6. Conclusion

Ce travail de doctorat a permis d'obtenir des résultats conséquents sur le potentiel des coquilles jusqu'alors non étudiées de *Mactromeris polynyma* et de *Cyrtodaria siliqua* et largement étudiées d'*Arctica islandica*, comme archives biogéniques et eulériennes haute-fréquence des variations de l'environnement côtier de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Québec, Canada) et de l'Atlantique Nord-Ouest. L'étude de la composition élémentaire et de la structure physique des coquilles de ces archives a notamment permis de retracer la dynamique phytoplanctonique de l'Atlantique Nord-Ouest (*A. islandica*) et les variations du climat de l'Atlantique Nord (*C. siliqua*), et d'explorer la

capacité des mactres de Stimpson à réagir, géochimiquement et structurellement, de manière synchrone à leur environnement ambiant. Cette étude évalue également l'utilité de combiner plusieurs archives biogéniques de même niveau trophique et complémentaires dans le but de développer de plus robustes traceurs environnementaux.

Cette thèse établit les bases de futures recherches en sclérochronologie et sclérochimie sur les coquilles de *M. polynyma* et de *C. siliqua* et informe sur l'importance d'études pluri-disciplinaires pour comprendre différents processus encore méconnus. Comme le démontre le très récent article traitant des questions fondamentales et des priorités de recherche en sclérochronologie et sclérochimie, malgré de nombreuses études "portant sur des applications prometteuses de la sclérochronologie [...], des lacunes dans notre compréhension des archives et des méthodes utilisées dans ce domaine" existent (Trofimova *et al.*, 2020). Ce qui en fait un domaine scientifique propice à de nouvelles découvertes.

PUBLICATIONS ET
COMMUNICATIONS
SCIENTIFIQUES



Publications (2)

Dans *Estuarine, Coastal and Shelf Science*

Doré, J., Chaillou, G., Poitevin, P., Lazure, P., Poirier, A., Chauvaud, L., Archambault, P., and Thébault, J. 2020. Assessment of Ba/Ca in *Arctica islandica* shells as a proxy for phytoplankton dynamics in the Northwestern Atlantic Ocean. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 237 : 106628.
doi :10.1016/j.ecss.2020.106628.

Dans *Frontiers in Marine Science*

Poitevin, P., Thebault, J., Siebert, V., Donnet, S., Archambault, P., **Doré, J.**, Chauvaud, L., Lazure, P., 2019. Growth response of *Arctica islandica* to North Atlantic oceanographic conditions since 1850. *Front. Mar. Sci.* 6, 483.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00483>

Article en révision (1)

Dans *Marine Chemistry*

Doré, J., Thébault, J., Roy, V., Dewilde, F., Chaillou, G. Potential of *Mactromeris polynyma* as a biogeochemical archive for the St. Lawrence Estuary : using oxygen stable isotope and trace elements.

Article prêt pour soumission (1)

Dans *Marine Environmental Research*

Doré, J., Chaillou, G., Roy, V., Laliberté, J., Faba, E., Thébault, J. The northern propellerclam (*Cyrtodaria siliqua*) : an archive of North Atlantic dynamics in the St. Lawrence Estuary

Présentations orales en conférence

4th World Conference on Marine Biodiversity - WCMB 2018, Montréal (Canada)

Doré, J., Chaillou, G., Poitevin, P., Lazure, P., Poirier, A., Chauvaud, L., Archambault, P., and

Thébault, J (2018) Retrospective analysis of the ecological changes in the Laurentian ecosystem using sclerochronology.

5th International Sclerochronology Conference - ISCS 2019, Split (Croatie)

Doré, J., Chaillou, G., Poitevin, P., Lazure, P., Poirier, A., Chauvaud, L., Archambault, P., and Thébault, J (2019) Ba/Ca as a potentiel proxy for phytoplankton dynamics in *Arctica islandica* shells from Saint-Pierre and Miquelon (Northwestern Atlantic Ocean).

Prix : 3^{ième} place pour la meilleure présentation orale des étudiants.

Enseignements

64 heures de Travaux Pratiques en Biologie Animale durant l'année universitaire 2018-2019, niveau Licence 1.

Encadrement

Stage de Licence 1 (2 semaines)

Thi Tham Kim : Découverte de la slérochronologie (méthode et préparation d'échantillons)

Stage de Master 1 (du 15 avril au 14 juin 2019)

Ericka Faba : Le Pitot (*Cyrtodaria siliqua*) : Potentiel archive environnementale de l'estuaire du Saint-Laurent ?

Sciences et société

- Organisation du Forum des Doctorants de l'École doctorale (2018)
- Participation à "Actu des publis", vulgarisation d'un article scientifique
- Forum de l'École Doctorale, vulgarisation du sujet de thèse sous forme de capsule vidéo (prix du jury)

Bibliographie

- Abele, D., Brey, T., Philipp, E., may 2009. Bivalve models of aging and the determination of molluscan lifespans. *Exp. Gerontol.* 44 (5), 307–315.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0531556509000357>
- Abele, D., Strahl, J., Brey, T., Philipp, E. E., 2008. Imperceptible senescence : Ageing in the ocean quahog *Arctica islandica*. *Free Radic. Res.* 42 (5), 474–480.
- Afanasyev, Y. D., Nezhlin, N. P., Kostianoy, A. G., 2001. Patterns of seasonal dynamics of remotely sensed chlorophyll and physical environment in the Newfoundland region. *Remote Sens. Environ.* 76 (2), 268–282.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0034425700002091>
- Alexander, M. A., Shin, S. I., Scott, J. D., Curchitser, E., Stock, C., 2020. The response of the Northwest Atlantic Ocean to climate change. *J. Clim.* 33 (2), 405–428.
- Ansell, A. D., 1968. The rate of growth of the hard clam *Mercenaria mercenaria* (L) throughout the geographical range. *ICES J. Mar. Sci.* 31 (3), 364–409.
- Archambault, P., Schloss, I., Grant, C., Plante, S., 2017. Les hydrocarbures dans le Golfe du Saint-Laurent - Enjeux sociaux, économiques et environnementaux.
URL <http://files/1190/Archambaultetal.,2017.pdf>
- Auclair, A.-C., Joachimski, M. M., Lécuyer, C., 2003. Deciphering kinetic, metabolic and environmental controls on stable isotope fractionations between seawater and the shell of *Terebratalia transversa* (Brachiopoda). *Chem. Geol.* 202 (1-2), 59–78.
- Bagenal, T. B., 1974. The proceedings of an international symposium on the ageing of fish : Sponsored by the european inland fisheries advisory commission of FAO, the fisheries society of the British isles and the freshwater biological association and held at the University of . Unwin Brothers Limited.
- Ballesta-Artero, I., Zhao, L., Milano, S., Mertz-Kraus, R., Schöne, B. R., van der Meer, J., Witbaard, R., 2018. Environmental and biological factors influencing trace elemental and microstructural properties of *Arctica islandica* shells. *Sci. Total Environ.* 645, 913–923.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0048969718326007>
- Barats, A., Amouroux, D., Chauvaud, L., Pécheyran, C., Lorrain, A., Thébault, J., Church, T. M., Donard, O. F. X., 2009. High frequency Barium profiles in shells of the Great Scallop *Pecten maximus* : a methodical long-term and multi-site survey in Western Europe. *Biogeosciences* 6 (2), 157–170.
- Bard, É., 2005. *L'homme et le climat : une liaison dangereuse*. Gallimard.
- Barton, A. D., Irwin, A. J., Finkel, Z. V., Stock, C. A., 2016. Anthropogenic climate change drives shift and shuffle in North Atlantic phytoplankton communities. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113 (11), 2964–2969.
URL <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1519080113>

- Behrenfeld, M. J., Boss, E. S., 2014. Resurrecting the Ecological Underpinnings of Ocean Plankton Blooms. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 6 (1), 167–194.
URL <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-marine-052913-021325>
- Belem, A. L., Caricchio, C., Albuquerque, A. L. S., Venancio, I. M., Zucchi, M. D. R., Santos, T. H. R. D., Alvarez, Y. G., 2019. Salinity and stable oxygen isotope relationship in the Southwestern Atlantic : constraints to paleoclimate reconstructions. *An. Acad. Bras. Cienc.* 91 (3).
URL http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0001-37652019000500504&tlng=en
- Belkin, I. M., 2009. Rapid warming of large marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 81 (1-4), 207–213.
URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2009.04.011>
- Benoit, P., Gratton, Y., Mucci, A., 2006. Modeling of dissolved oxygen levels in the bottom waters of the Lower St. Lawrence Estuary : Coupling of benthic and pelagic processes. *Mar. Chem.* 102 (1-2), 13–32.
- Bérard-Therriault, L., Poulin, M., Bossé, L., 1999. Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent incluant également certains protozoaires, publ. spéc. Edition. Vol. 923.
- Berger, V. J., Kharazova, A. D., 1997. Mechanisms of salinity adaptations in marine molluscs. In : *Interact. Adapt. Strateg. Mar. Org.* Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 115–126.
URL http://link.springer.com/10.1007/978-94-017-1907-0_12
- Bernatchez, P., Fraser, C., Friesinger, S., Jolivet, Y., Dugas, S., Drejza, S., Morissette, A., 2008. Sensibilité des côtes et vulnérabilité des communautés du golfe du Saint-Laurent aux impacts des changements climatiques. Laboratoire de dynamique et de gestion intégrée des zones côtières, Université du Québec à Rimouski. Rapport de recherche remis au Consortium OURANOS et au FACC.
- Bernier, R. Y., Jamieson, R. E., Moore, A. M., 2018. Les océans du Canada maintenant : Écosystèmes de l'Atlantique, rapport te Edition.
- Beukema, J., Knol, E., Cadée, G., aug 1985. Effects of temperature on the length of the annual growing season in the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 90 (2), 129–144.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0022098185901157>
- Bindoff, N. L., Stott, P. A., AchutaRao, K. M., Allen, M. R., Gillett, N., Gutzler, D., Hansingo, K., Hegerl, G., Hu, Y., Jain, S., Mokhov, I. I., Overland, J., Perlwitz, J., Sebbari, R., Zhang, X., 2013. Detection and Attribution of Climate Change : from Global to Regional. In : *Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Doschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P. M. (Eds.), Clim. Chang. 2013 Phys. Sci. Basis. Contrib. Work. Gr. I to Fifth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Chang.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 867–952.
URL https://www.cambridge.org/core/product/identifier/CB09781107415324A030/type/book_part
- Bishop, J. K. B., mar 1988. The barite-opal-organic carbon association in oceanic particulate matter. *Nature* 332 (6162), 341–343.
URL <http://www.nature.com/articles/332341a0>
- Black, B. A., 2009. Climate-driven synchrony across tree, bivalve, and rockfish growth-increment chronologies of the northeast Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 378, 37–46.
- Black, B. A., Copenheaver, C. A., Frank, D. C., Stuckey, M. J., Kormanyos, R. E., 2009. Multi-proxy reconstructions of northeastern Pacific sea surface temperature data from trees and Pacific geoduck. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 278 (1-4), 40–47.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0031018209001412>

- Black, H. D., Andrus, C. F. T., Lambert, W. J., Rick, T. C., Gillikin, D. P., 2017. $\delta^{15}\text{N}$ values in *Crassostrea virginica* shells provides early direct evidence for nitrogen loading to Chesapeake Bay. *Sci. Rep.* 7 (1), 44241.
URL <http://www.nature.com/articles/srep44241>
- Blais, M., Galbraith, P. S., Plourde, S., Scarratt, M., Devine, L., Lehoux, C., 2019. Chemical and biological oceanographic conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2018. *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2019/059 (September), iv + 64 pp.
- Bonitz, F. G. W., Andersson, C., Trofimova, T., Hátún, H., 2018. Links between phytoplankton dynamics and shell growth of *Arctica islandica* on the Faroe Shelf. *J. Mar. Syst.* 179, 72–87.
- Bourassa, L., Giguère, M., Brulotte, C., Cyr, C., Perreault, L., 2008. Evaluation de la croissance, du taux d'exploitation et du recrutement à la pêche de la mactre de Stimpson (*Mactromeris polynyma*) de la Moyenne-Côte-Nord, Québec. *Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat.* 2799 x + 39 p.
- Bourdages, H., Goudreau, P., Lambert, J., Landry, L., Nozères, C., 2012. Distribution des bivalves et gastéropodes benthiques dans les zones infralittorale et circalittorale des côtes de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent. *Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat.* 3004 iv + 103 p.
- Bourgault, D., Galbraith, P., Dumont, D., 2018. Hydrographie du golfe du Saint-Laurent. In : Archambault, P., Schloss, I., Grant, C., Plante, S. (Eds.), *Les Hydrocarb. dans le Golf. du Saint-Laurent - Enjeux sociaux, économiques environnementaux.* Ch. 1.
- Bourgoin, B. P., 1990. *Mytilus edulis* shell as a bioindicator of lead pollution : Considerations on bioavailability and variability. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldend.* 61 (3), 253–262.
- Boyce, D. G., Lewis, M. R., Worm, B., jul 2010. Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* 466 (7306), 591–596.
URL <http://www.nature.com/articles/nature09268>
- Bradley, R. S., 2011. High-Resolution Paleoclimatology. In : Hughes, M., Swetnam, T., Diaz, H. (Eds.), *Dendroclimatology, developmen Edition.* Springer, Dordrecht, Ch. 1, pp. 3–15.
- Brickman, D., Petrie, B., 2003. Nitrate, silicate and phosphate atlas for the Gulf of St. Lawrence. *Can. Tech. Rep. Hydrogr. Ocean Sci.*, No231, xi + 152 pp.
- Brocas, W. M., Reynolds, D. J., Butler, P. G., Richardson, C. A., Scourse, J. D., Ridgway, I. D., Ramsay, K., 2013. The dog cockle, *Glycymeris glycymeris* (L.), a new annually-resolved sclerochronological archive for the Irish Sea. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 373, 133–140.
- Brulotte, S., 1995. Distribution et abondance relative de la mactre de Stimpson en Haute-Côte Nord et en Gaspésie. *Programme d'adaptation des pêches de l'Atlantique (Canada).* No 57, 25 p.
- Buddemeier, R., Maragos, J., Knutson, D., 1974. Radiographic studies of reef coral exoskeletons : Rates and patterns of coral growth. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 14 (2), 179–199.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0022098174900240>
- Buddemeir, R. W., 1978. Sclerochronology : A data source for reef systems models. *Atoll Res. Bull.* 220 (4), 25–32.
- Bugden, G., Jiang, Y., van den Heuvel, M., Vandermeulen, H., MacQuarrie, K., Crane, C., Raymond, B., 2014. Nitrogen loading criteria for estuaries in Prince Edward Island. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 3066 3 (1), vii + 43.
- Bunn, A. G., 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26 (2), 115–124.

- Bureau, D., 2002. Age, size structure and growth parameters of geoducks (*Panopea abrupta*, Conrad 1849) from 34 locations in British Columbia sampled between 1993 and 2000. Can Tech Rep Fish Aquat Sci 2413, 1–84.
- Butler, P. G., Richardson, C. A., Scourse, J. D., Wanamaker, A. D., Shammon, T. M., Bennell, J. D., 2010. Marine climate in the Irish Sea : analysis of a 489-year marine master chronology derived from growth increments in the shell of the clam *Arctica islandica*. Quat. Sci. Rev. 29 (13-14), 1614–1632.
URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.07.010>
- Butler, P. G., Richardson, C. A., Scourse, J. D., Witbaard, R., Schöne, B. R., Fraser, N. M., Wanamaker, A. D., Bryant, C. L., Harris, I., Robertson, I., 2009. Accurate increment identification and the spatial extent of the common signal in five *Arctica islandica* chronologies from the Fladen Ground, northern North Sea. Paleoceanography 24 (2), 1–18.
- 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. Palaeoecol. 373, 141–151.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0031018212000302>
- Caesar, L., Rahmstorf, S., Robinson, A., Feulner, G., Saba, V., 2018. Observed fingerprint of a weakening Atlantic Ocean overturning circulation. Nature 556 (7700), 191–196.
URL <http://www.nature.com/articles/s41586-018-0006-5>
- Cardoso, J. F., Nieuwland, G., Witbaard, R., Van Der Veer, H. W., Machado, J. P., 2013a. Growth increment periodicity in the shell of the razor clam *Ensis directus* using stable isotopes as a method to validate age. Biogeosciences 10 (7), 4741–4750.
- Cardoso, J. F., Santos, S., Witte, J. I., Witbaard, R., van der Veer, H. W., Machado, J. P., 2013b. Validation of the seasonality in growth lines in the shell of *Macoma balthica* using stable isotopes and trace elements. J. Sea Res. 82, 93–102.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1385110112001487>
- Cargnelli, L. M., Griesbach, S. J., Packer, D. B., Weissberger, E., 1999. Essential fish habitat source document. Ocean quahog, *Arctica islandica* life history and habitat characteristics. NOAA Tech. Memo. NMFS-NE Ser.
- Carré, M., Bentaleb, I., Bruguier, O., Ordinola, E., Barrett, N. T., Fontugne, M., 2006. Calcification rate influence on trace element concentrations in aragonitic bivalve shells : Evidences and mechanisms. Geochim. Cosmochim. Acta 70 (19), 4906–4920.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0016703706019053>
- Carroll, M. L., Johnson, B. J., Henkes, G. A., McMahan, K. W., Voronkov, A., Ambrose, W. G., Denisenko, S. G., 2009. Bivalves as indicators of environmental variation and potential anthropogenic impacts in the southern Barents Sea. Mar. Pollut. Bull. 59 (4-7), 193–206.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0025326X09000939>
- Centre Saint-Laurent, 1996. Rapport-synthèse sur l'état du Saint-Laurent. Volume 1 : L'écosystème du Saint-Laurent. Publication gouvernementale.
- Chabot, R., Rossignol, A., 2003. Algues et faune du littoral du Saint-Laurent maritime : guide d'identification. Institut des sciences de la mer de Rimouski.
- Charles, M. J., Hites, R. A., 1987. Sediments as archives of environmental pollution trends. In : Sources Fates Aquat. Pollut. American Chemical Society, Ch. 12, pp. 365–389.
URL <https://pubs.acs.org/doi/abs/10.1021/ba-1987-0216.ch012>
- Chauvaud, L., Patry, Y., Jolivet, A., Cam, E., Le Goff, C., Strand, Ø., Charrier, G., Thébault, J., Lazure, P., Gotthard, K., Clavier, J., 2012. Variation in size and growth of the Great Scallop *Pecten maximus* along a latitudinal gradient. PLoS One 7 (5), e37717.

- 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 (1), 83–111.
- Chiba, S., Batten, S., Sasaoka, K., Sasai, Y., Sugisaki, H., aug 2012. Influence of the Pacific Decadal Oscillation on phytoplankton phenology and community structure in the western North Pacific. *Geophys. Res. Lett.* 39 (15).
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2012GL052912>
- Chmura, G. L., Santos, A., Pospelova, V., Spasojevic, Z., Lam, R., Latimer, J. S., 2004. Response of three paleo-primary production proxy measures to development of an urban estuary. *Sci. Total Environ.* 320 (2-3), 225–243.
- Clair, T. A., Dennis, I. F., Bélanger, S., 2013. Riverine nitrogen and carbon exports from the Canadian landmass to estuaries. *Biogeochemistry* 115 (1-3), 195–211.
URL <http://link.springer.com/10.1007/s10533-013-9828-2>
- Claret, M., Galbraith, E. D., Palter, J. B., Bianchi, D., Fennel, K., Gilbert, D., Dunne, J. P., 2018. Rapid coastal deoxygenation due to ocean circulation shift in the northwest Atlantic. *Nat. Clim. Chang.* 8 (10), 868–872.
URL <http://dx.doi.org/10.1038/s41558-018-0263-1>
- Clark, G. R., 1974. Growth lines in invertebrate skeletons. *Annu. Rev. Earth Planet.*, 77–100.
- Cloern, J., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 210, 223–253.
URL <http://www.int-res.com/abstracts/meps/v210/p223-253/>
- Cloern, J. E., may 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems : A review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Rev. Geophys.* 34 (2), 127–168.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/96RG00986>
- Colbourne, E., Holden, J., Snook, S., Han, G., Lewis, S., Senciall, D., Bailey, W., Higdon, J., Chen, N., 2017. Physical oceanographic conditions on the Newfoundland and Labrador Shelf during 2018. *DFO Can.Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2017/079. (November), 48 pp.
URL <http://waves-vagues.dfo-mpo.gc.ca/Library/362068.pdf>
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichet, T., Friedlingstein, P., Gao, X., Gutowski, W. J., Johns, T., Krinner, G., Shongwe, M., Tebaldi, C., Weaver, A. J., Wehner, M., 2013. Long-term Climate Change : Projections, Commitments and Irreversibility. In : Stocker, T., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y. (Eds.), *Clim. Chang. 2013 Phys. Sci. Basis. Contrib. Work. Gr. I to Fifth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Chang.*
- Collins, S., Rost, B., Rynearson, T. A., 2014. Evolutionary potential of marine phytoplankton under ocean acidification. *Evol. Appl.* 7 (1), 140–155.
URL <http://doi.wiley.com/10.1111/eva.12120>
- Cook, E. R., Briffa, K. R., Meko, D. M., Graybill, D. A., Funkhouser, G., 1995. The "segment length curse" in long tree-ring chronology development for palaeoclimatic studies. *The Holocene* 5 (2), 229–237.
- Cook, E. R., Kalriukstis, L. A., 1990. Methods of Dendrochronology. *Methods of Dendrochronology.*
- Coote, A. R., Yeats, P. A., feb 1979. Distribution of nutrients in the Gulf of St. Lawrence. *J. Fish. Res. Board Canada* 36 (2), 122–131.
URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/f79-021>
- Cozzi, S., Giani, M., 2011. River water and nutrient discharges in the Northern Adriatic Sea : current importance and long term changes. *Cont. Shelf Res.* 31 (18), 1881–1893.

- Cracknell, A. P., 1997. Advanced very high resolution radiometer AVHRR. CRC Press.
- Crenshaw, M. A., 1980. Mechanisms of shell formation and dissolution. In : Skelet. Growth Aquat. Org. Plenum Publishing Corp, London, pp. 115–132.
URL http://link.springer.com/10.1007/978-1-4899-4995-0_4
- Crutzen, P. J., 2002. Geology of mankind. *Nature* 415 (6867), 23–23.
URL <http://www.nature.com/articles/415023a>
- Cyr, C., 1994. Pêche exploratoire de la mactre de Stimpson en Moyenne et Basse Côte-Nord du Québec. Programme d'adaptation des pêches de l'Atlantique (Canada). No 54, 21 p.e.
- D'Anglejan, B., 1990. Recent sediments and sediment transport processes in the St. Lawrence Estuary. In : El-Sabh, M., Silverberg, N. (Eds.), *Oceanogr. a Large-Scale Estuar. Syst., coastal an Edition*. Vol. 39. Springer, New York, NY, pp. 109–129.
- Das, S., Mangwani, N., 2015. Ocean acidification and marine microorganisms : responses and consequences. *Oceanologia* 57 (4), 349–361.
URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.oceano.2015.07.003>
- de Lafontaine, Y., Demers, S., Runge, J., 1991. Pelagic food web interactions and productivity in the Gulf of St Lawrence : a perspective. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 113, 99–124.
- de Villiers, S., Nelson, B. K., Chivas, A. R., 1995. Biological controls on coral Sr/Ca and $\delta^{18}\text{O}$ reconstructions of sea surface temperatures. *Science*. 269 (5228), 1247–1249.
- De Viron, O., Dickey, J. O., Ghil, M., 2013. Global modes of climate variability. *Geophys. Res. Lett.* 40 (9), 1832–1837.
- Degtlareva, A., Elektorowicz, M., 2001. A computer simulation of water quality change due to dredging of heavy metals contaminated sediments in the Old Harbour of Montreal. *Water Qual. Res. J. Canada* 36 (1), 1–19.
- Dehairs, F., Chesselet, R., Jedwab, J., 1980. Discrete suspended particles of barite and the barium cycle in the open ocean. *Earth Planet. Sci. Lett.* 49 (2), 528–550.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0012821X80900941>
- Descroix, A., Harvey, M., Roy, S., Galbraith, P. S., 2005. Macrozooplankton community patterns driven by water circulation in the St. Lawrence marine system, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 302 (June), 103–119.
- DFO, 2005. The Gulf of St. Lawrence : A Unique Ecosystem. The Stage for the Gulf of St. Lawrence Intergrated Management (GOSLIM). Oceans and Science Branch, Fisheries and Oceans Canada.
- DFO, 2006. Impacts of rrawl gears and scallop dredges on benthic habitats, populations and communities. Tech. rep., DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep. 2006/025.
- DFO, 2012. Assessment of the arctic surfclam (*Mactromeris polynyma*) stock on Banquereau in 2010. *Can Sci Advis Sec Sci Advis Rep.* 2011/068 (October), 1–12.
- DFO, 2015. Oceanographic conditions in the Atlantic zone in 2014. *Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep.* (November), 2015/030.
URL ISSN1919-5087
- DFO, 2018. Assessment of the Stimpson's surfclam stocks of Quebec coastal water in 2017. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep.* 2018/022.
- Diaz, R. J., 2001. Overview of Hypoxia around the World. *J. Environ. Qual.* 30 (2), 275–281.
- Diaz, R. J., Rosenberg, R., 2011. Introduction to environmental and economic consequences of hypoxia. *Int. J. Water Resour. Dev.* 27 (1), 71–82.

- Dodd, J., Crisp, E., may 1982. Non-linear variation with salinity of Sr/Ca and Mg/Ca ratios in water and aragonitic bivalve shells and implications for paleosalinity studies. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 38 (1-2), 45–56.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0031018282900633>
- Dodd, J. R., 1965. Environmental control of strontium and magnesium in *Mytilus*. *Geochim. Cosmochim. Acta* 29 (5), 385–398.
- Doney, S. C., Mahowald, N., Lima, I., Feely, R. A., MacKenzie, F. T., Lamarque, J. F., Rasch, P. J., 2007. Impact of anthropogenic atmospheric nitrogen and sulfur deposition on ocean acidification and the inorganic carbon system. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104 (37), 14580–14585.
- Doré, J., Chaillou, G., Poitevin, P., Lazure, P., Poirier, A., Chauvaud, L., Archambault, P., Thébault, J., 2020. Assessment of Ba/Ca in *Arctica islandica* shells as a proxy for phytoplankton dynamics in the Northwestern Atlantic Ocean. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 237, 106628.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0272771419311941>
- Doré, J., Thébault, J., Roy, V., Dewilde, F., Chaillou, G., ???? Potential of *Mactromeris polynyma* as a biogeochemical archive for the St. Lawrence Estuary : using oxygen stable isotope and trace elements. *Mar. Chem.*
- Douglass, A. E., 1933. Tree growth and climatic cycles. *Sci. Mon.* 37 (6), 481–495.
- Douglass, A. E., 1941. Crossdating in dendrochronology. *J. For.* 39 (10), 825–831.
- Doyon, P., Klein, B., Ingram, R. G., Legendre, L., Tremblay, J. E., Therriault, J. C., 2000. Influence of wind mixing and upper-layer stratification on phytoplankton biomass in the Gulf of St. Lawrence. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 47 (3-4), 415–433.
- Drinkwater, K., Colbourne, E., Loeng, H., Sundby, S., Kristiansen, T., 2013. Comparison of the atmospheric forcing and oceanographic responses between the Labrador Sea and the Norwegian and Barents seas. *Prog. Oceanogr.* 114, 11–25.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0079661113000323>
- Drinkwater, K. F., Belgrano, A., Borja, A., Conversi, A., Edwards, M., Greene, C. H., Ottersen, G., Pershing, A. J., Walker, H., 2003. The response of marine ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. In : *Geophys. Monogr. Geophys. Union. Vol. 134. AGU AMERICAN GEOPHYSICAL UNION*, pp. 211–234.
URL <http://www.agu.org/books/gm/v134/134GM10/134GM10.shtml>
- Drinkwater, K. F., Miles, M., Medhaug, I., Otterå, O. H., Kristiansen, T., Sundby, S., Gao, Y., 2014. The Atlantic Multidecadal Oscillation : Its manifestations and impacts with special emphasis on the Atlantic region north of 60°N. *J. Mar. Syst.* 133, 117–130.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0924796313002236>
- Druffel, E. R. M., 1997. Geochemistry of corals : Proxies of past ocean chemistry, ocean circulation, and climate. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94 (16), 8354–8361.
URL <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.94.16.8354>
- Duarte, C. M., Hendriks, I. E., Moore, T. S., Olsen, Y. S., Steckbauer, A., Ramajo, L., Carstensen, J., Trotter, J. A., McCulloch, M., 2013. Is ocean acidification an open-ocean syndrome? Understanding anthropogenic impacts on seawater pH. *Estuaries and Coasts* 36 (2), 221–236.
- Dufour, R., Benoît, H., Castonguay, M., Chassé, J., Devine, L., Galbraith, P., Harvey, M., Larouche, P., Lessard, S., Petrie, B., 2010. Ecosystem status and trends report : Estuary and Gulf of St. Lawrence ecozone. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc* 2010/030, 193.
- Dufour, R., Ouellet, P., 2007. Estuary and Gulf of St. Lawrence Marine Ecosystem Overview and Assessment Report. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2744E vii + 112p.

- Dunca, E., Schöne, B. R., Mutvei, H., nov 2005. Freshwater bivalves tell of past climates : But how clearly do shells from polluted rivers speak ? *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 228 (1-2), 43–57.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0031018205002701>
- Dymond, J., Suess, E., Lyle, M., apr 1992. Barium in deep-sea sediment : A geochemical proxy for paleoproductivity. *Paleoceanography* 7 (2), 163–181.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/92PA00181>
- El-Sabh, M. I., 1976. Surface circulation pattern in the Gulf of St. Lawrence. *J. Fish. Res. Board Canada* 33 (1), 124–138.
- El-Sabh, M. I., 1977. Oceanographic features, currents, and transport in Cabot Strait. *J. Fish. Res. Board Canada* 34 (4), 516–528.
- El-Sabh, M. I., 1979. The lower St. Lawrence Estuary as a physical oceanographic system. *Nat. can.* 106, 55–73.
- El-Sabh, M. I., Silverberg, N., 2012a. Oceanography of a large-scale estuarine system : the St. Lawrence. Vol. 39. Springer Science Business Media.
- El-Sabh, M. I., Silverberg, N., 2012b. The St. Lawrence Estuary : Introduction. In : El-Sabh, M. I., Silverberg, N. (Eds.), *Oceanogr. a Large-Scale Estuar. Syst. St. Lawrence*. Vol. 39, Coastal. Springer-Verlag New York, Inc., 1990, Ch. 1, pp. 1–9.
- Elliot, M., Peter, B., Linsley, B. K., Howe, S. S., 2003. Environmental controls on the stable isotopic composition of *Mercenaria mercenaria* : Potential application to paleoenvironmental studies. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* 4 (7).
- Elliot, M., Welsh, K., Chilcott, C., McCulloch, M., Chappell, J., Ayling, B., 2009. Profiles of trace elements and stable isotopes derived from giant long-lived *Tridacna gigas* bivalves : Potential applications in paleoclimate studies. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 280 (1-2), 132–142.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S003101820900220X>
- Emberton, S., Chittka, L., Cavallaro, A., Wang, M., 2015. Sensor capability and atmospheric correction in ocean colour remote sensing. *Remote Sens.* 8 (1), 1.
URL <http://www.mdpi.com/2072-4292/8/1/1>
- Environnement Canada, 2017. Le fleuve Saint-Laurent : aperçu.
URL <https://www.canada.ca/fr/environnement-changement-climatique/services/fleuve-saint-laurent.html>
- Epstein, S., Buchsbaum, R., Lowenstam, H. A., Urey, H. C., 1953. Revised carbonate-water isotopic temperature scale. *Geol. Soc. Am. Bull.* 64 (11), 1315–1326.
- Estrella-Martínez, J., Ascough, P. L., Schöne, B. R., Scourse, J. D., Butler, P. G., 2019. 8.2 ka event North Sea hydrography determined by bivalve shell stable isotope geochemistry. *Sci. Rep.* 9 (1), 6753.
URL <http://www.nature.com/articles/s41598-019-43219-1>
- European Environment Agency, 2005. The European environment : State and outlook 2005. European Communities.
- Featherstone, A. M., Butler, P. G., Peharda, M., Chauvaud, L., Thébault, J., 2017. Influence of riverine input on the growth of *Glycymeris glycymeris* in the Bay of Brest, North-West France. *PLoS One* 12 (12), 1–19.
- Featherstone, A. M., Butler, P. G., Schöne, B. R., Peharda, M., Thébault, J., 2020. A 45-year sub-annual reconstruction of seawater temperature in the Bay of Brest, France, using the shell oxygen isotope composition of the bivalve *Glycymeris glycymeris*. *The Holocene* 30 (1), 3–12.
URL <http://journals.sagepub.com/doi/10.1177/0959683619865592>

- Feng, J., Zhu, L., 2012. Changing trends and relationship between global ocean chlorophyll and sea surface temperature. *Procedia Environ. Sci.* 13, 626–631.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1878029612000552>
- Fenger, T., Surge, D., Schöne, B., Milner, N., jul 2007. Sclerochronology and geochemical variation in limpet shells (*Patella vulgata*) : A new archive to reconstruct coastal sea surface temperature. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* 8 (7).
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2006GC001488>
- Field, C. B., jul 1998. Primary Production of the Biosphere : Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science*. 281 (5374), 237–240.
URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.281.5374.237>
- Forbes, D. L., Manson, G. K., Chagnon, R., Solomon, S. M., Van Der Sanden, J. J., Lynds, T. L., 2002. Nearshore Ice and Climate Change in the Southern Gulf of St. Lawrence. *Ice Environ. Proc. 16th IAHR Int. Symp. Ice (January 2002)*, 2–6.
- Forrester, W. D., 1974. Internal tides in St. Lawrence Estuary. *J. Mar. Res.* 32 (1), 55–66.
- Foster, L. C., Allison, N., Finch, A. A., Andersson, C., 2009. Strontium distribution in the shell of the aragonite bivalve *Arctica islandica*. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* 10 (3).
- Frajka-Williams, E., Rhines, P. B., 2010. Physical controls and interannual variability of the Labrador Sea spring phytoplankton bloom in distinct regions. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 57 (4), 541–552.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0967063710000270>
- Freitas, P., Clarke, L. J., Kennedy, H., Richardson, C., Abrantes, F., 2005. Mg/Ca, Sr/Ca, and stable-isotope (δ 18 O and δ 13 C) ratio profiles from the fan mussel *Pinna nobilis* : Seasonal records and temperature relationships. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* 6 (4).
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2004GC000872>
- Freitas, P. S., Clarke, L. J., Kennedy, H., Richardson, C. A., Abrantes, F., 2006. Environmental and biological controls on elemental (Mg/Ca, Sr/Ca and Mn/Ca) ratios in shells of the king scallop *Pecten maximus*. *Geochim. Cosmochim. Acta* 70 (20), 5119–5133.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0016703706019594>
- Frieder, C. A., Gonzalez, J. P., Levin, L. A., 2014. Uranium in larval shells as a barometer of molluscan ocean acidification exposure. *Environ. Sci. Technol.* 48 (11), 6401–6408.
- Fuentes-Yaco, C., Koeller, P. A., Sathyendranath, S., Platt, T., 2007. Shrimp (*Pandalus borealis*) growth and timing of the spring phytoplankton bloom on the Newfoundland-Labrador Shelf. *Fish. Oceanogr.* 16 (2), 116–129.
URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2419.2006.00402.x>
- Fuentes-Yaco, C., Vézina, A. F., Larouche, P., Gratton, Y., Gosselin, M., 1997a. Phytoplankton pigment in the Gulf of St. Lawrence, Canada, as determined by the Coastal Zone Color Scanner - Part II : Multivariate analysis. *Cont. Shelf Res.* 17 (12), 1441–1459.
- Fuentes-Yaco, C., Vézina, A. F., Vigneau, C., Gosselin, M., Levasseur, M., 1997b. Phytoplankton pigment in the Gulf of St. Lawrence, Canada, as determined by the Coastal Zone Color Scanner - Part I : Spatio-temporal variability. *Science*. 17 (12), 1421–1439.
- Galbraith, P., Pettipas, R., Chassé, J., Gilbert, D., Larouche, P., Pettigrew, B., Gosselin, A., Devine, L., Laffleur, C., 2015. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2014. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 3848 (4), iv + 69 p.
URL http://www.researchgate.net/publication/256374711_Physical_oceanographic_conditions_in_the_Gulf_of_St._Lawrence_in_2010/file/72e7e52263f3465f3e.pdf
- Galbraith, P. S., 2006. Winter water masses in the Gulf of St. Lawrence. *J. Geophys. Res.* 111 (C6), C06022.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2005JC003159>

- Galbraith, P. S., Chassé, J., Caverhill, C., Nicot, P., Gilbert, D., Lefavre, D., Lafleur, C., 2019. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2018. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2019/046. v + 79 p.
- Galbraith, P. S., Chassé, J., Gilbert, D., Larouche, P., Brickman, D., Pettigrew, B., Devine, L., Gosselin, A., Pettipas, R. G., Lafleur, C., 2017. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2016. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2017/044 v + 91 p.
- Genovesi, L., de Vernal, A., Thibodeau, B., Hillaire-Marcel, C., Mucci, A., Gilbert, D., 2011. Recent changes in bottom water oxygenation and temperature in the Gulf of St. Lawrence : Micropaleontological and geochemical evidence. *Limnol. Oceanogr.* 56 (4), 1319–1329.
URL <http://doi.wiley.com/10.4319/lo.2011.56.4.1319>
- Gilbert, D., Chabot, D., Archambault, P., Hébert, S., 2007. Appauvrissement en oxygène dans les eaux profondes du Saint-Laurent marin. *Le Nat. Can.* 131 (1), 67–75.
- Gilbert, D., Sundby, B., Gobeil, C., Mucci, A., Tremblay, G., 2005. A seventy-two-year record of diminishing deep-water oxygen in the St. Lawrence estuary : The northwest Atlantic connection. *Limnol. Oceanogr.* 50 (5), 1654–1666.
- Gilbert, M., Dufour, R., 2008. The Gulf of St. Lawrence Marine Ecosystem : An Overview of its Structure and Dynamics, Human Pressures, and Governance Approaches. Tech. rep., ICES CM 2008/J :18.
- Gilkinson, K. D., Fader, G. B. J., Gordon, D. C. J., Charron, R., McKeown, D., Roddick, D., Kenchington, E. L. R., MacIsaac, K., Bourdonnais, C., Vass, P., Liu, Q., 2003. Immediate and longer-term impacts of hydraulic clam dredging on an offshore sandy seabed : effects on physical habitat and processes of recovery. *Cont. Shelf Res.* 23 (14-15), 1315–1336.
- Gilkinson, K. D., Gordon, D. C. J., MacIsaac, K. G., McKeown, D. L., Kenchington, E. L. R., Bourdonnais, C., Vass, W. P., 2005. Immediate impacts and recovery trajectories of macrofaunal communities following hydraulic clam dredging on Banquereau, eastern Canada. *ICES J. Mar. Sci.* 62 (5), 925–947.
- Gillikin, D. P., Dehairs, F., Baeyens, W., Navez, J., Lorrain, A., Andre, L., 2005a. Inter- and intra-annual variations of Pb/Ca ratios in clam shells (*Mercenaria mercenaria*) : A record of anthropogenic lead pollution ? *Mar. Pollut. Bull.* 50, 1530–1540.
- Gillikin, D. P., Dehairs, F., Lorrain, A., Steenmans, D., Baeyens, W., André, L., 2006. Barium uptake into the shells of the common mussel (*Mytilus edulis*) and the potential for estuarine paleo-chemistry reconstruction. *Geochim. Cosmochim. Acta* 70 (2), 395–407.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0016703705007830>
- Gillikin, D. P., Lorrain, A., Navez, J., Taylor, J. W., André, L., Keppens, E., Baeyens, W., Dehairs, F., 2005b. Strong biological controls on Sr/Ca ratios in aragonitic marine bivalve shells. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* 6 (5), n/a–n/a.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2004GC000874>
- Gillikin, D. P., Lorrain, A., Paulet, Y.-M., André, L., Dehairs, F., 2008. Synchronous barium peaks in high-resolution profiles of calcite and aragonite marine bivalve shells. *Geo-Marine Lett.* 28 (5-6), 351–358.
URL <http://link.springer.com/10.1007/s00367-008-0111-9>
- Gillikin, D. P., Wanamaker, A. D., Andrus, C. F. T., 2019. Chemical sclerochronology. *Chem. Geol.* 526 (March), 1–6.
- Gobeil, C., 2006. Biogeochemistry and chemical contamination in the St. Lawrence Estuary. Vol. Hdb Env Ch. Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2005.

- Gompertz, B., dec 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. In a letter to Francis Baily, Esq. *F. R. S. c. Philos. Trans. R. Soc. London* 115, 513–583.
URL <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstl.1825.0026>
- Gran, H. H., Braarud, T., 1935. A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine (including observations on hydrography, chemistry and turbidity). *J. Biol. Board Canada* 1 (5), 279–467.
- Gratton, Y., Mertz, G., Gagne, J. A., 1988. Satellite observations of tidal upwelling and mixing in the St. Lawrence estuary. *J. Geophys. Res.* 93 (C6), 6947–6954.
- Greenan, B., James, T., Loder, J., Pepin, P., Azetsu-Scott, K., Ianson, D., Hamme, R., Gilbert, D., Tremblay, J.-E., Wang, X., Perrie, W., 2019. Changes in Oceans Surrounding Canada Changes in Oceans surrounding Canada. In : Bush, E., Lemmen, D. (Eds.), *Canada's Chang. Clim. Rep.* Government of Canada, Ottawa, Ontario, Ch. 7, pp. 343–423.
URL <https://www.nrcan.gc.ca/sites/www.nrcan.gc.ca/files/energy/Climate-change/pdf/CCCR-Chapter7-ChangesInOceansSurroundingCanada.pdf>
- Gregg, W. W., 2005. Recent trends in global ocean chlorophyll. *Geophys. Res. Lett.* 32 (3), L03606.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2004GL021808>
- Greisman, P., Ingram, G., 1977. Nutrient Distribution in the St. Lawrence Estuary. *J. Fish. Res. Board Canada* 34 (11), 2104–2116.
- Gröcke, D. R., Gillikin, D. P., 2008. Advances in mollusc sclerochronology and sclerochemistry : tools for understanding climate and environment. *Geo-Marine Lett.* 28 (5-6), 265–268.
URL <http://dx.doi.org/10.1007/s00367-008-0108-4>
- 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.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0168962286900576>
- Guo, L., Perrie, W., Long, Z., Toulany, B., Sheng, J., oct 2015. The Impacts of Climate Change on the Autumn North Atlantic Wave Climate. *Atmosphere-Ocean* 53 (5), 491–509.
URL <http://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/07055900.2015.1103697>
- Gurney, L., Mundy, C., Porteus, M., 2005. Determining age and growth of abalone using stable oxygen isotopes : a tool for fisheries management. *Fish. Res.* 72 (2-3), 353–360.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0165783604003054>
- Häkkinen, S., Rhines, P. B., 2004. Decline of subpolar North Atlantic circulation during the 1990s. *Science.* 304 (5670), 555–559.
- Halfar, J., Hetzinger, S., Adey, W., Zack, T., Gamboa, G., Kunz, B., Williams, B., Jacob, D. E., 2011. Coralline algal growth-increment widths archive North Atlantic climate variability. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 302 (1-2), 71–80.
- Halpern, B. S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K. S., Koenig, K., Longo, C., Lowndes, J. S., Rockwood, R. C., Selig, E. R., Selkoe, K. A., Walbridge, S., 2015. Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nat. Commun.* 6 (May), 1–7.
URL <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms8615>
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H. S., Madin, E. M., Perry, M. T., Selig, E. R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science.* 319 (5865), 948–952.
- Han, G., 2004. Sea level and surface current variability in the Gulf of St Lawrence from satellite altimetry. *Int. J. Remote Sens.* 25 (22), 5069–5088.

- Han, G., 2005. Wind-driven barotropic circulation off Newfoundland and Labrador. *Cont. Shelf Res.* 25 (17), 2084–2106.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0278434305001652>
- Han, G., Chen, N., Ma, Z., 2014. Is there a north-south phase shift in the surface Labrador Current transport on the interannual-to-decadal scale? *J. Geophys. Res. Ocean.* 119 (1), 276–287.
URL <http://doi.wiley.com/10.1002/2013JC009102>
- Han, G., Lu, Z., Wang, Z., Helbig, J., Chen, N., de Young, B., oct 2008. Seasonal variability of the Labrador Current and shelf circulation off Newfoundland. *J. Geophys. Res.* 113 (C10), C10013.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2007JC004376>
- Han, G., Ohashi, K., Chen, N., Myers, P. G., Nunes, N., Fischer, J., dec 2010. Decline and partial rebound of the Labrador Current 1993–2004 : Monitoring ocean currents from altimetric and conductivity-temperature-depth data. *J. Geophys. Res.* 115 (C12), C12012.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2009JC006091>
- Han, G., Tang, C. L., jan 2001. Interannual Variations of Volume Transport in the Western Labrador Sea Based on TOPEX/Poseidon and WOCE Data. *J. Phys. Oceanogr.* 31 (1), 199–211.
URL [http://journals.ametsoc.org/doi/abs/10.1175/1520-0485\(2001\)031%3C0199:IVOVTI%3E2.0.CO;2](http://journals.ametsoc.org/doi/abs/10.1175/1520-0485(2001)031%3C0199:IVOVTI%3E2.0.CO;2)
- Harrison, G. W., Børshheim, Y. K., Li, W. K., Maillet, G. L., Pepin, P., Sakshaug, E., Skogen, M. D., Yeats, P. A., 2013a. Phytoplankton production and growth regulation in the Subarctic North Atlantic : A comparative study of the Labrador Sea-Labrador/Newfoundland shelves and Barents/Norwegian/Greenland seas and shelves. *Prog. Oceanogr.* 114, 26–45.
- Harrison, W., Li, W., jan 2008. Phytoplankton growth and regulation in the Labrador Sea : light and nutrient limitation. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 39, 71–82.
URL <http://journal.nafo.int/Portals/0/2007-2008/5-harrison.pdf>
- Harrison, W., Yngve Børshheim, K., Li, W. K., Maillet, G. L., Pepin, P., Sakshaug, E., Skogen, M. D., Yeats, P. A., 2013b. Phytoplankton production and growth regulation in the subarctic North Atlantic : A comparative study of the Labrador Sea-Labrador/Newfoundland shelves and Barents/Norwegian/Greenland seas and shelves. *Prog. Oceanogr.* 114, 26–45.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0079661113000451>
- Hatch, M. B. A., Schellenberg, S. A., Carter, M. L., 2013. Ba/Ca variations in the modern intertidal bean clam *Donax gouldii* : An upwelling proxy? *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 373, 98–107.
- Hawkes, G. P., Day, R. W., Wallace, M. W., Nugent, K. W., Bettiol, A. A., Jamieson, D. N., Williams, M. C., 1996. Analyzing the growth and form of mollusc shell layers, *in situ*, by cathodoluminescence microscopy and Raman spectroscopy. *J. Shellfish Res.* 15 (3), 659–666.
- Hebert, D., Pettipas, R., Brickman, D., Dever, M., 2016. Meteorological, sea ice and physical oceanographic conditions on the Scotian Shelf and in the Gulf of Maine during 2015. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2016/083. v + 49 p. (December).
- Heilmayer, O., Brey, T., Pörtner, H.-O., 2004. Growth efficiency and temperature in scallops : a comparative analysis of species adapted to different temperatures. *Funct. Ecol.* 18, 641–647.
- Heinemann, A., Fietzke, J., Melzner, F., Böhm, F., Thomsen, J., Garbe-Schönberg, D., Eisenhauer, A., 2012. Conditions of *Mytilus edulis* extracellular body fluids and shell composition in a pH-treatment experiment : acid-base status, trace elements and $\delta^{11}\text{B}$. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* 13 (1).
- Hellstrom, J., Paton, C., Woodhead, J., Hergt, J., 2008. Iolite : software for spatially resolved LA-(quad and MC) ICPMS analysis. *Mineral. Assoc. Canada short course Ser.* 40, 343–348.

- Helmle, K. P., Dodge, R. E., 2011. Sclerochronology. In : Hopley, D. (Ed.), *Encycl. Mod. Coral Reefs*. Springer Science+Business Media B.V. 2011, pp. 958–966.
URL http://link.springer.com/10.1007/978-90-481-2639-2_22
- Henson, S. A., Dunne, J. P., Sarmiento, J. L., 2009. Decadal variability in North Atlantic phytoplankton blooms. *J. Geophys. Res.* 114 (C4), C04013.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2008JC005139>
- Hetzinger, S., Halfar, J., Zack, T., Mecking, J. V., Kunz, B. E., Jacob, D. E., Adey, W. H., 2013. Coralline algal Barium as indicator for 20th century northwestern North Atlantic surface ocean freshwater variability. *Sci. Rep.* 3 (1), 1761.
URL <http://www.nature.com/articles/srep01761>
- Higgs, N. D., Reed, A. J., Hooke, R., Honey, D. J., Heilmayer, O., Thatje, S., 2009. Growth and reproduction in the Antarctic brooding bivalve *Adacnarca nitens* (Philobryidae) from the Ross Sea. *Mar. Biol.* 156 (5), 1073–1081.
URL <http://link.springer.com/10.1007/s00227-009-1154-9>
- Hoegh-Guldberg, O., Bruno, J. F., 2010. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science.* 328 (5985), 1523–1528.
- Houghton, R. W., Visbeck, M. H., 2002. Quasi-decadal salinity fluctuations in the Labrador Sea. *J. Phys. Oceanogr.* 32 (2), 687–701.
- Hovis, W. A., Clark, D. K., Anderson, F., Austin, R. W., Wilson, W. H., Baker, E. T., Ball, D., Gordon, H. R., Mueller, J. L., El-sayed, S. Z., Sturm, B., Wrigley, R. C., Yentsch, C. S., 1980. Nimbus-7 Coastal Zone Color Scanner : System Description and Initial Imagery. *Science.* 210 (4465), 60–63.
URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.210.4465.60>
- Hubley, B., Heaslip, S. G., Stanley, R., 2020. Évaluation des stocks de mactres de Stimpson (*Macromeris polynyma*) du Banquereau et du Grand Banc. *Tech. rep., DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2018/063.
- Hudon, C., Gagnon, P., Rondeau, M., Hébert, S., Gilbert, D., Hill, B., Patoine, M., Starr, M., 2017. Hydrological and biological processes modulate carbon, nitrogen and phosphorus flux from the St. Lawrence River to its estuary (Quebec, Canada). *Biogeochemistry* 135 (3), 251–276.
- Hudson, J. H., Shinn, E. A., Halley, R. B., Lidz, B., 1976. Sclerochronology : a tool for interpreting past environments. *Geology* 4 (6), 361–364.
- Hughes, M. K., 2011. Dendroclimatology in high-resolution paleoclimatology. In : *Dendroclimatology*. Springer, pp. 17–34.
- Hurrell, J. W., 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation : regional temperatures and precipitation. *Science.* 269 (5224), 676–679.
URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.269.5224.676>
- Hurrell, J. W., Deser, C., 2010. North Atlantic climate variability : The role of the North Atlantic Oscillation. *J. Mar. Syst.* 79 (3-4), 231–244.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0924796309003224>
- Hut, G., 1987. Consultants' group meeting on stable isotope reference samples for geochemical and hydrological investigations. *Int. At. Energy Agency (September 1985)*, 49.
URL http://inis.iaea.org/search/search.aspx?orig_q=RN:18075746
- Hutton, J., 1788. *Theory of the Earth; or an Investigation of the Laws observable in the Composition, Dissolution, and Restoration of Land upon the Globe.* *Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinburgh* 1 (2), 209–304.
- INRES, 2019. *Observatoire environnemental de la baie de Spet-Îles.* *Tech. rep.*

- Iselin, C. O., 1936. A Study of the circulation of the Western North Atlantic. *Geogr. Rev.* 27 (4), 699.
- Jackson, J. R., 2007. Earliest references to age Determination of fishes and their early application to the study of fisheries. *Fisheries* 32 (7), 321–328.
- Jeffree, R. A., 1995. Australian Freshwater Bivalves : Their applications in metal pollution studies. *Australas. J. Ecotoxicol.* 1, 33–41.
- Jochum, K. P., Nohl, U., Herwig, K., Lammel, E., Stoll, B., Albrecht, W. H., 2005. GeoReM : A New Geochemical Database for Reference Materials and Isotopic Standards. *Geostand. Geoanalytical Res.* 29 (3), 333–338.
- Jochum, K. P., Weis, U., Stoll, B., Kuzmin, D., Yang, Q., Raczek, I., Jacob, D. E., Stracke, A., Birbaum, K., Frick, D. A., Günther, D., Enzweiler, J., 2011. Determination of Reference Values for NIST SRM 610-617 Glasses Following ISO Guidelines. *Geostand. Geoanalytical Res.* 35 (4), 397–429.
URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1751-908X.2011.00120.x>
- Johns, W. E., Baringer, M. O., Beal, L. M., Cunningham, S. A., Kanzow, T., Bryden, H. L., Hirschi, J. J., Marotzke, J., Meinen, C. S., Shaw, B., Curry, R., 2011. Continuous, array-based estimates of atlantic ocean heat transport at 26.5°N. *J. Clim.* 24 (10), 2429–2449.
- Johnson, C. L., Devred, E., Casault, B., Head, E., Spry, J., 2018. Optical, Chemical, and Biological Oceanographic Conditions on the Scotian Shelf and in the Eastern Gulf of Maine in 2016. DFO Can. Sci. Advis. Sec. 2018/017 Res. Doc. (August), v + 58 p.
- Jones, D. S., 1983. Sclerochronology : reading the record of the molluscan shell : annual growth increments in the shells of bivalve molluscs record marine climatic changes and reveal surprising longevity. *Am. Sci.* 71 (4), 384–391.
- Jones, D. S., Arthur, M. A., Allard, D. J., 1989. Sclerochronological records of temperature and growth from shells of *Mercenaria mercenaria* from Narragansett Bay, Rhode Island. *Mar. Biol.* 102 (2), 225–234.
URL <http://link.springer.com/10.1007/BF00428284>
- Jutras, M., Mucci, A., Sundby, B., Gratton, Y., Katsev, S., 2020. Nutrient cycling in the Lower St. Lawrence Estuary : Response to environmental perturbations. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 239, 106715.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0272771419307279>
- Katz, M. E., Cramer, B. S., Franzese, A., Honisch, B., Miller, K. G., Rosenthal, Y., Wright, J. D., apr 2010. Traditional and emerging geochemical proxies in foraminifera. *J. Foraminifer. Res.* 40 (2), 165–192.
URL <https://pubs.geoscienceworld.org/jfr/article/40/2/165-192/77210>
- Khim, B.-K., Krantz, D., Cooper, L. W., Grebmeier, J. M., 2003. Seasonal discharge of estuarine freshwater to the western Chukchi Sea shelf identified in stable isotope profiles of mollusk shells. *J. Geophys. Res.* 108 (C9), 3300.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2003JC001816>
- Kilada, R. W., Campana, S. E., Roddick, D., 2007. Validated age, growth, and mortality estimates of the ocean quahog (*Arctica islandica*) in the western Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 64 (1), 31–38.
- Kilada, R. W., Campana, S. E., Roddick, D., 2009. Growth and sexual maturity of the northern propellerclam (*Cyrtodaria siliqua*) in Eastern Canada, with bomb radiocarbon age validation. *Mar. Biol.* 156 (5), 1029–1037.
URL <http://link.springer.com/10.1007/s00227-009-1146-9>
- Killam, D. E., Clapham, M. E., 2018. Identifying the Ticks of Bivalve Shell Clocks : Seasonal Growth in Relation To Temperature and Food Supply. *Palaios* 33 (5), 228–236.

- Kjerfve, B., 2018. Hydrodynamics of Estuaries : Volume II Estuarine Case Studies. CRC Press.
- Klein, R. T., Lohmann, K. C., Kennedy, G. L., 1997. Elemental and isotopic proxies of paleotemperature and paleosalinity : Climate reconstruction of the marginal northeast Pacific ca. 80 ka. *Geology* 25 (4), 363–366.
- 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 (21), 4207–4221.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0016703796002323>
- Koutitonsky, V. C., Bugden, C. L., 1991. The Physical Oceanography of the Gulf of St. Lawrence : A Review with Emphasis on the Synoptic Variability of the Motion. In : Therriault, J.-C. (Ed.), Gulf of St. Lawrence Small Ocean or Big Estuary? *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 113, pp. 57–90.
- Krantz, D. E., Jones, D. S., Williams, D. F., 1984. Growth rates of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*, determined from the $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ record in shell calcite. *Biol. Bull.* 167 (1), 186–199.
- Krauss, W., 1986. The North Atlantic Current. *J. Geophys. Res.* 91 (C4), 5061.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/JC091iC04p05061>
- Kuwae, T., Hori, M., 2018. Blue carbon in shallow coastal ecosystems. Springer.
- Lacour, L., Claustre, H., Prieur, L., D’Ortenzio, F., 2015. Phytoplankton biomass cycles in the North Atlantic subpolar gyre : A similar mechanism for two different blooms in the Labrador Sea. *Geophys. Res. Lett.* 42 (13), 5403–5410.
URL <http://doi.wiley.com/10.1002/2015GL064540>
- Liberté, J., Larouche, P., Devred, E., Craig, S., 2018. Chlorophyll-a concentration retrieval in the optically complex waters of the St. Lawrence Estuary and Gulf using principal component analysis. *Remote Sens.* 10 (2), 265.
- Lambert, J., Giguère, M., 1994. Développement de la pêche à la mactre de Stimpson (*Mactromeris polynyma*) au Québec et efficacité de la drague hydraulique de type Nouvelle-Angleterre. In : Gendron, L., Robinson, S. (Eds.), Dev. underutilized Invertebr. Fish. East. Canada, can. manus Edition. In The development of underutilized invertebrate fisheries in eastern Canada. Édité par L. Gendron et S. Robinson. *Can. Manus. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2247, 73–81, pp. 73–81.
- Lambert, J., Goudreau, P., 1995. Mactre de Stimpson et couteau des côtes du Québec. In : Savard, L. (Ed.), Rapp. sur l’état des invertébrés en 1994 Crustac. mollusques des côtes du Québec, crevette Nord. Zooplanct. l’estuaire du Golf. du Saint-Laurent. Rapp. manus. can. sci. halieut. aquat. 2323, pp. 93–137.
- Lambert, J., Goudreau, P., 1997. Biologie et exploitation de la mactre de Stimpson, *Mactromeris polynyma*, sur les côtes du Québec.
- Lambert, J., Goudreau, P., 1999. Indices de croissance de la mactre de Stimpson (*Mactromeris polynyma*). Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 2269 vii + 39 p.
- Landry, T., Wade, E., Giguère, M., 1992. Evaluation de gisements de mactre de Stimpson, *Mactromeris polynyma*, dans le golfe du Saint-Laurent : résultats préliminaires. CSCPCA, Doc., Rech. 92/86 229 p.
- Langlet, D., Alleman, L. Y., Plisnier, P. D., Hughes, H., André, L., 2007. Manganese content records seasonal upwelling in Lake Tanganyika mussels. *Biogeosciences* 4 (2), 195–203.
- Langlet, D., Renard, M., Roux, M., Schein, E., 2002. Biological versus environmental control on shell chemistry of the vent clam *Calyptogena magnifica*. *Cah. Biol. Mar.* 43 (3/4), 253–258.
- Lau, K. H., Weng, H., 1995. Climate signal detection using wavelet transform : How to make a time series sing. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 76 (12), 2391–2402.

- Laudien, J., Herrmann, M., Arntz, W. E., 2007. Soft bottom species richness and diversity as a function of depth and iceberg scour in Arctic glacial Kongsfjorden (Svalbard). *Polar Biol.* 30 (8), 1035–1046.
- Lavoie, D., Gilson, G., Chassé, J., Lambert, N., Brunelle, B. G., Starr, M., Plourde, S., Brickman, D., Maps, F., 2017. Impacts of freshwater flow regulation of Quebec's large rivers on the physical environment and krill transport in the Gulf of St. Lawrence and on the Scotian Shelf Canadian. *Can. Tech. Rep. Hydrogr. Ocean Sci.* 318, xii + 101 p.
- Lavoie, D., Starr, M., Zakardjian, B., Larouche, P., 2007. Identification of ecologically and biologically significant areas (EBSA) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence : Primary production. *CSAS Res. Doc.* 2007/079 (May 2014), 33.
- Lazareth, C., Putten, E., André, L., Dehairs, F., 2003. High-resolution trace element profiles in shells of the mangrove bivalve *Isognomon ehippium* : a record of environmental spatio-temporal variations? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57 (5-6), 1103–1114.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0272771403000131>
- Lazier, J. R., 1973. The renewal of Labrador sea water. *Deep. Res. Oceanogr. Abstr.* 20 (4), 341–353.
- Lea, D., 2014. Elemental and Isotopic Proxies of Past Ocean Temperatures. In : *Treatise on Geochemistry*. Elsevier, pp. 373–397.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780080959757006148>
- Lea, D. W., Shen, G. T., Boyle, E. A., 1989. Coralline barium records temporal variability in equatorial Pacific upwelling. *Nature* 340 (6232), 373–376.
- Lebreton, G. T. O., Beamish, F. W. H., 2000. Interannual growth variation in fish and tree rings. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 2345–2356.
- Leewenhoek, A., 1685. An abstract of a letter of Mr. Anthony Leewenhoek Fellow of the R. Society ; concerning the parts of the brain of severall animals ; the chalk stones of the gout ; the leprosy ; and the scales of eeles. *Philos. Trans. R. Soc. London* 15 (168), 883–895.
URL <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstl.1685.0015>
- Lefort, S., Mucci, A., Sundby, B., 2012. Sediment Response to 25 Years of Persistent Hypoxia. *Aquat. Geochemistry* 18 (6), 461–474.
- Levasseur, M., Therriault, J.-C., Legendre, L., 1984. Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19, 211–222.
- Likens, G., Lindenmayer, D., 2018. *Effective ecological monitoring*. CSIRO publishing.
- Lilly, G. R., Meron, S., 1986. Propeller clam (*Cyrtodaria siliqua*) from stomachs of Atlantic cod (*Gadus morhua*) on the southern Grand Bank (NAFO Div 3NO) natural prey or an instance of net feeding. *ICES Demersal Fish Committee, C.M.* 1986/G., 36. ICES, Copenhagen, 13.
- Litchman, E., Klausmeier, C. A., 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39, 615–639.
- Long, Z., Perrie, W., Chassé, J., Brickman, D., Guo, L., Drozdowski, A., Hu, H., may 2016. Impacts of climate change in the Gulf of St. Lawrence. *Atmosphere-Ocean* 54 (3), 337–351.
URL <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/07055900.2015.1029869>
- Lorens, R. B., Bender, M. L., 1980. The impact of solution chemistry on *Mytilus edulis* calcite and aragonite. *Geochim. Cosmochim. Acta* 44 (9), 1265–1278.
- Lorrain, A., 2002. Utilisation de la coquille Saint-Jacques comme traceur environnemental : approches biologique et biogéochimique. Ph.D. thesis, Université de Bretagne occidentale - Brest.

- Lorrain, A., Gillikin, D. P., Paulet, Y.-M., Chauvaud, L., Mercier, A. L., Navez, J., André, L., 2005. Strong kinetic effects on Sr/Ca ratios in the calcitic bivalve *Pecten maximus*. *Geology* 33 (12), 965.
URL <https://pubs.geoscienceworld.org/geology/article/33/12/965-968/129289>
- Lorrain, A., Paulet, Y.-m., Chauvaud, L., Savoye, N., Nézan, E., Guérin, L., Lorrain, A., Paulet, Y.-m., Chauvaud, L., Savoye, N., Nézan, E., 2000. Growth anomalies in *Pecten maximus* from coastal waters (Bay of Brest, France) : Relationship with diatom blooms. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom, Cambridge Univ. Press* 80 (4), 667–675.
- Lozier, M. S., jan 2012. Overturning in the North Atlantic. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 4 (1), 291–315.
URL <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-marine-120710-100740>
- Lutz, R. A., Goodsell, J. G., Mann, R., Castagna, M., 1981. Experimental culture of the ocean quahog, *Arctica islandica*. *J. World Maric. Soc.* 12 (1), 196–205.
- Lyell, C., 1990. *Principles of Geology, Volume 1. Vol. 1.* University of Chicago Press.
- Mann, R., Munroe, D., Powell, E., Hofmann, E., Klinck, J., 2013. Bivalve Molluscs : Barometers of Climate Change in Arctic Marine Systems. *Responses Arct. Mar. Ecosyst. to Clim. Chang.*
- Marali, S., Schöne, B. R., Mertz-Kraus, R., Griffin, S. M., Wanamaker, A. D., Butler, P. G., Holland, H. A., Jochum, K. P., 2017a. Reproducibility of trace element time-series (Na/Ca, Mg/Ca, Mn/Ca, Sr/Ca, and Ba/Ca) within and between specimens of the bivalve *Arctica islandica* – A LA-ICP-MS line scan study. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 484, 109–128.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0031018216307349>
- Marali, S., Schöne, B. R., Mertz-Kraus, R., Griffin, S. M., Wanamaker, A. D., Matras, U., Butler, P. G., 2017b. Ba/Ca ratios in shells of *Arctica islandica* —Potential environmental proxy and crossdating tool. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 465, 347–361.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0031018215007440>
- Marchese, C., Castro de la Guardia, L., Myers, P. G., Bélanger, S., 2019. Regional differences and inter-annual variability in the timing of surface phytoplankton blooms in the Labrador Sea. *Ecol. Indic.* 96, 81–90.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1470160X18306538>
- Marin, F., Le Roy, N., Marie, B., 2012. The formation and mineralization of mollusk shell. *Front. Biosci.* S4 (3), 321.
URL <https://www.bioscience.org/2012/v4s/af/321/list.htm>
- Marinov, I., Doney, S. C., Lima, I. D., 2010. Response of ocean phytoplankton community structure to climate change over the 21st century : partitioning the effects of nutrients, temperature and light. *Biogeosciences* 7 (12), 3941–3959.
URL <https://www.biogeosciences.net/7/3941/2010/>
- Markich, S. J., Jeffree, R. A., Burke, P. T., 2002a. Freshwater Bivalve Shells as Archival Indicators of Metal Pollution from a Copper - Uranium Mine in Tropical Northern Australia. *Environ. Sci. Technol.* 36 (5), 821–832.
- Markich, S. J., Jeffree, R. A., Burke, P. T., 2002b. Freshwater bivalve shells as archival indicators of metal pollution from a copper uranium mine in tropical Northern Australia. *Environ. Sci. Technol.* 36 (5), 821–832.
- Marra, J., mar 2004. The compensation irradiance for phytoplankton in nature. *Geophys. Res. Lett.* 31 (6), 1–4.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2003GL018881>
- Marshall, J. F., McCulloch, M. T., 2002. An assessment of the Sr/Ca ratio in shallow water hermatypic corals as a proxy for sea surface temperature. *Geochim. Cosmochim. Acta* 66 (18), 3263–3280.

- Maslin, M. A., Swann, G. E., 2005. Isotopes in marine sediments. In : Leng, M. (Ed.), *Isot. Palaeoenvironmental Res.* Springer, Dordrecht, The Netherlands, Dordrecht, pp. 227–290.
URL http://link.springer.com/10.1007/1-4020-2504-1_06
- McQuatters-Gollop, A., Raitsos, D. E., Edwards, M., Attrill, M. J., 2007. Spatial patterns of diatom and dinoflagellate seasonal cycles in the NE Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 339 (June), 301–306.
- Ménard, N., 2009. La science au service de la conservation au parc marin du Saguenay-Saint-Laurent : Comment mieux comprendre permet de mieux protéger. *Rev. des Sci. l'eau / J. Water Sci.* 22 (2), 115–123.
URL <https://doi.org/10.7202/037477ar>
- Mertz, G., Gratton, Y., 1990. Topographic waves and topographically induced motions in the St. Lawrence Estuary. In : *Oceanogr. a Large-Scale Estuar. Syst.* Springer New York, New York, NY, pp. 94–108.
URL http://link.springer.com/10.1007/978-1-4615-7534-4_5
- Mette, M. J., Wanamaker, A. D. J., Carroll, M. L., Ambrose, W. G. J., Retelle, M. J., 2016. Linking large-scale climate variability with *Arctica islandica* shell growth and geochemistry in northern Norway. *Limnol. Oceanogr.* 61, 748–764.
- Miller, C. B., Wheeler, P. A., 2012. Biological oceanography. Broché.
- Mobley, C. D., 1994. Light and water : radiative transfer in natural waters. Academic press.
- Morton, B., 2011. The biology and functional morphology of *Arctica islandica* (Bivalvia : Arctiidae) – A gerontophilic living fossil. *Mar. Biol. Res.* 7 (6), 540–553.
URL <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/17451000.2010.535833>
- Mucci, A., Starr, M., Gilbert, D., Sundby, B., 2011. Acidification of Lower St. Lawrence estuary bottom waters. *Atmos. - Ocean* 49 (3), 206–218.
- Muccio, Z., Jackson, G. P., 2009. Isotope ratio mass spectrometry. *Analyst* 134 (2), 213–222.
URL <http://xlink.rsc.org/?DOI=B808232D>
- Muzuka, A. N., Hillaire-Marcel, C., sep 1999. Burial rates of organic matter along the eastern Canadian margin and stable isotope constraints on its origin and diagenetic evolution. *Mar. Geol.* 160 (3-4), 251–270.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0025322799000225>
- Myers, R. A., Barrowman, N. J., Hoenig, J. M., Qu, Z., 1996. The collapse of cod in Eastern Canada : the evidence from tagging data. *ICES J. Mar. Sci.* 53 (3), 629–640.
- Myers, R. A., Hutchings, J. A., Barrowman, N. J., 1997. Why do fish stocks collapse? The example of cod in Atlantic Canada. *Ecol. Appl.* 7 (1), 91–106.
- Nelson, D. M., Tréguer, P., Brzezinski, M. A., Leynaert, A., Quéguiner, B., 1995. Production and dissolution of biogenic silica in the ocean : revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochem. Cycles* 9 (3), 359–372.
- Nesis, K. N., 1965. Ecology of *Cyrtodaria siliqua* and history of the genus *Cyrtodaria* (Bivalvia : Hiatellidae). *Malacologia* 3 (2), 197–210.
- Nezlin, N., Afanasyev, Y., Ginzburg, A., Kostianoy, A., 2002. Remotely sensed studies of phytoplankton dynamics under physical forcing in different ocean regions. *Adv. Sp. Res.* 29 (1), 99–106.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0273117701002228>
- Nixon, S. W., 1995. Coastal marine eutrophication : A definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41 (1), 199–219.

- O'Reilly, J. E., Maritorena, S., Mitchell, B. G., Siegel, D. A., Carder, K. L., Garver, S. A., Kahru, M., McClain, C., 1998. Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS. *J. Geophys. Res. Ocean.* 103 (C11), 24937–24953.
- Osborn, T. J., 2011. Winter 2009/2010 temperatures and a record-breaking North Atlantic Oscillation index. *Weather* 66 (1), 19–21.
- Oschlies, A., 2001. NAO-induced long-term changes in nutrient supply to the surface water of the North Atlantic. *Geophys. Res. Lett.* 28 (9), 1751–1754.
- Oschmann, W., feb 2009. Sclerochronology : editorial. *Int. J. Earth Sci.* 98 (1), 1–2.
URL <http://link.springer.com/10.1007/s00531-008-0403-3>
- Pagel, M., Barbin, V., Blanc, P., Ohnenstetter, D., 2000. Cathodoluminescence in geosciences : an introduction. In : *Cathodoluminescence Geosci.* Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 1–21.
- Paillard, D., Labeyrie, L. D., Yiou, P., 1996. AnalySeries 1.0 : a Macintosh software for the analysis of geophysical time-series. *Eos (Washington. DC).* 77, 379.
- Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H., Wright, P.-J., 2002. Manuel de sclérochronologie des poissons. Coédition Ifremer-IRD.
- Paton, C., Hellstrom, J., Paul, B., Woodhead, J., Hergt, J., 2011. Iolite : Freeware for the visualization and processing of mass spectrometric data. *J. Anal. At. Spectrom.* 26 (12), 2508.
URL <http://xlink.rsc.org/?DOI=c1ja10172b>
- Pearce, N. J., Mann, V. L., 2006. Trace metal variations in the shells of *Ensis siliqua* record pollution and environmental conditions in the sea to the west of mainland Britain. *Mar. Pollut. Bull.* 52 (7), 739–755.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0025326X05005217>
- Peharda, M., Black, B. A., Purroy, A., Mihanovi, H., 2016. The bivalve *Glycymeris pilosa* as a multidecadal environmental archive for the Adriatic and Mediterranean Seas. *Mar. Environ. Res.* 119, 79–87.
- Peharda, M., Calcinaï, B., Puljas, S., Golubić, S., Arapov, J., Thébault, J., 2015. Endoliths in *Lithophaga lithophaga* shells—Variation in intensity of infestation and species occurrence. *Mar. Environ. Res.* 108, 91–99.
- Pell, R. L., 1859. Edible Fishes of New York, Their Habits and Manner of Rearing, and Artificial Production. In : *Trans. New York State Agric. Soc. with an Abstr. Proc. Cty. Agric. Soc.* 18334–397.
- Perkins, N. R., Foster, S. D., Hill, N. A., Marzloff, M. P., Barrett, N. S., 2017. Temporal and spatial variability in the cover of deep reef species : Implications for monitoring. *Ecol. Indic.* 77, 337–347.
- Petrie, B., 2007. Does the North Atlantic oscillation affect hydrographic properties on the Canadian Atlantic continental shelf? *Atmosphere-Ocean* 45 (3), 141–151.
- Petrie, B., Toulany, B., Garrett, C., 1988. The transport of water, heat and salt through the strait of belle isle. *Atmos. - Ocean* 26 (2), 234–251.
- Piermattei, A., Urbinati, C., Tonelli, E., Eggertsson, Levanič, T., Kaczka, R. J., Andrew, C., Schöne, B. R., Büntgen, U., 2017. Potential and limitation of combining terrestrial and marine growth records from Iceland. *Glob. Planet. Change* 155 (April), 213–224.
- Plourde, J., Therriault, J. C., 2004. Climate variability and vertical advection of nitrates in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 279 (1998), 33–43.
- Plourde, S., Dodson, J. J., Runge, J. A., Therriault, J. C., 2002. Spatial and temporal variations in copepod community structure in the lower St. Lawrence Estuary, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230 (May 2014), 211–224.

- Plourde, S., Galbraith, P. S., Lesage, V., Grégoire, F., Bourdages, H., 2014. Ecosystem perspective on changes and anomalies in the Gulf of St. Lawrence : a context in support of the management of the St. Lawrence beluga whale. *Can. Sci. Advis. Secr. Res. Doc.* 2013/129, v + 29 p.
- Plourde, S., Joly, P., Runge, J. A., Dodson, J., Zakardjian, B., 2003. Life cycle of *Calanus hyperboreus* in the lower St. Lawrence Estuary and its relationship to local environmental conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 255, 219–233.
- Plourde, S., Joly, P., Runge, J. A., Zakardjian, B., Dodson, J. J., 2001. Life cycle of *Calanus finmarchicus* in the lower St. Lawrence Estuary : The imprint of circulation and late timing of the spring phytoplankton bloom. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58 (4), 647–658.
- Poitevin, P., Thébault, J., Schöne, B. R., Jolivet, A., Lazure, P., Chauvaud, L., 2018. Ligament, hinge, and shell cross-sections of the Atlantic surfclam (*Spisula solidissima*) : Promising marine environmental archives in NE North America. *PLoS One* 13 (6), e0199212.
URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0199212>
- Poitevin, P., Thebault, J., Siebert, V., Donnet, S., Archambault, P., Doré, J., Chauvaud, L., Lazure, P., 2019. Growth response of *Arctica islandica* to North Atlantic oceanographic conditions since 1850. *Front. Mar. Sci.* 6, 483.
- Popov, S. V., dec 2014. Formation of bivalve shells and their microstructure. *Paleontol. J.* 48 (14), 1519–1531.
URL <http://link.springer.com/10.1134/S003103011414010X>
- Poulain, C., Gillikin, D., Thébault, J., Munaron, J., Bohn, M., Robert, R., Paulet, Y.-M., Lorrain, A., 2015. An evaluation of Mg/Ca, Sr/Ca, and Ba/Ca ratios as environmental proxies in aragonite bivalve shells. *Chem. Geol.* 396, 42–50.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0009254114005956>
- Prendergast, A., Versteegh, E., Schöne, B., oct 2017. New research on the development of high-resolution palaeoenvironmental proxies from geochemical properties of biogenic carbonates. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 484, 1–6.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0031018217305862>
- Price, G. D., Pearce, N. J. G., 1997. Biomonitoring of pollution by *Cerastoderma edule* from the British Isles : a laser ablation ICP-MS study. *Mar. Pollut. Bull.* 34 (12), 1025–1031.
- Rabalais, N. N., Turner, R. E., Justic, D., Dortch, Q., Wiseman, W. J., 1999. Characterization of Hypoxia : Topic 1 Report for the Integrated Assessment on Hypoxia in the Gulf of Mexico. No. 15. NOAA Coastal Ocean Program, Silver Spring, MD.
- Racault, M. F., Le Quéré, C., Buitenhuis, E., Sathyendranath, S., Platt, T., 2012. Phytoplankton phenology in the global ocean. *Ecol. Indic.* 14 (1), 152–163.
- Rahmstorf, S., Box, J. E., Feulner, G., Mann, M. E., Robinson, A., Rutherford, S., Schaffernicht, E. J., 2015. Exceptional twentieth-century slowdown in Atlantic Ocean overturning circulation. *Nat. Clim. Chang.* 5 (5), 475–480.
URL <http://www.nature.com/articles/nclimate2554>
- Ramsay, K., Kaiser, M. J., Richardson, C. A., Veale, L. O., Brand, A. R., may 2000. Can shell scars on dog cockles (*Glycymeris glycymeris* L.) be used as an indicator of fishing disturbance? *J. Sea Res.* 43 (2), 167–176.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S138511010000006X>
- Reinfelder, J. R., Wang, X., Luoma, S. N., Fisher, N. S., 1997. Assimilation efficiencies and turnover rates of trace elements in marine bivalves : a comparison of oysters, clams and mussels. *Mar. Biol.* 129, 443–452.

- Reynolds, D. J., Richardson, C. A., Scourse, J. D., Butler, P. G., Hollyman, P., Román-González, A., Hall, I. R., 2017. Reconstructing North Atlantic marine climate variability using an absolutely-dated sclerochronological network. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 465, 333–346.
URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.08.006>
- Rhoads, D. C., Lutz, R. A., 1980. Growth patterns within the molluscan shell : an overview. In : Rhoads, D. C., Lutz, R. A. (Eds.), *Skelet. growth Aquat. Org. Biol. Rec. Environ. Chang. Vol. 1 of Topics in geobiology*. Plenum Press, New York, pp. 203–254.
- Rhoads, D. C., Pannella, G., 1970. The use of molluscan shell growth patterns in ecology and paleoecology. *Lethaia* 3 (2), 143–161.
URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1502-3931.1970.tb01854.x>
- Richardson, C., 2001. Molluscs as archives of environmental change. *Ocean. Mar. Biol. Annu. Rev.* (39), 103–164.
- Richardson, C., Peharda, M., Kennedy, H., Kennedy, P., Onofri, V., feb 2004. Age, growth rate and season of recruitment of *Pinna nobilis* (L) in the Croatian Adriatic determined from Mg/Ca and Sr/Ca shell profiles. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 299 (1), 1–16.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0022098103004453>
- Richardson, C. A., Crisp, D. J., Runham, N. W., 1981. Factors influencing shell deposition during a tidal cycle in the intertidal bivalve *Cerastoderma edule*. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 61 (2), 465–476.
URL https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S0025315400047081/type/journal_article
- Ricker, W. E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Vol. 191. Fisheries and Marine Service, 1978.
- Roddick, D., Brading, L., Carrigan, L., Davignon-Burton, T., Graham, S., McEwen, C., 2012. Assessment of the Arctic Surfclam (*Mactromeris polynyma*) stock on Banquereau in 2010. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2012/050. iii + 60 p.
- Roger, L. M., George, A. D., Shaw, J., Hart, R. D., Roberts, M., Becker, T., McDonald, B. J., Evans, N. J., 2017. Geochemical and microstructural characterisation of two species of cool-water bivalves (*Fulvia tenuicostata* and *Soletellina biradiata*) from Western Australia. *Biogeosciences* 14, 1721–1737.
- Román-González, A., Scourse, J. D., Butler, P. G., Reynolds, D. J., Richardson, C. A., Peck, L. S., Brey, T., Hall, I. R., 2017. Analysis of ontogenetic growth trends in two marine Antarctic bivalves *Yoldia eightsi* and *Laternula elliptica* : Implications for sclerochronology. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 465, 300–306.
URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.05.004>
- Ropes, J. W., Jones, D. S., Murawski, S. A., Serchuk, F. M., Jearld, A., 1984. Documentation of annual growth lines in ocean quahogs, *Arctica islandica* Linne. *Fish. Bull.* 82 (1), 1–19.
- Rosenberg, G. D., Hugues, W. W., Trachuck, R. D., 1989. Shell form and metabolic gradients in the mantle of *Mytilus edulis*. *Lethaia* (Oslo. Trykt utg.) 22 (3), 343–344.
- Rosenberg, G. D., Runcorn, S. K., 1975. Growth rhythms and the history of the earth's rotation ; Proceedings of the interdisciplinary winter conference on biological clocks and changes in the Earth's rotation : Geophysical and astronomical consequences, University of Newcastle-upon-Tyne, Newcastle.
- Rosby, T., 1996. The North Atlantic Current and surrounding waters : At the crossroads. *Rev. Geophys.* 34 (4), 463–481.

- Rowell, T. W., Chaisson, D. R., McLane, J. T., 1990. Size and age of sexual maturity and annual gametogenic cycle in the ocean quahog, *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767), from coastal waters in Nova Scotia, Canada. *J. Shellfish Res* 9 (1), 195–203.
- Roy, S., Chanut, J. P., Gosselin, M., Sime-Ngando, T., 1996. Characterization of phytoplankton communities in the lower St. Lawrence Estuary using HPLC-detected pigments and cell microscopy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 142 (1-3), 55–73.
- Ruest, B., Neumeier, U., Dumont, D., Bismuth, E., Senneville, S., Caveen, J., 2016. Recent wave climate and expected future changes in the seasonally ice-infested waters of the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Clim. Dyn.* 46 (1-2), 449–466.
URL <http://dx.doi.org/10.1007/s00382-015-2592-3>
- Runge, J. A., Simard, Y., 1990. Zooplankton of the St. Lawrence Estuary : The imprint of physical processes on its composition and distribution. In : El-Sabh, M. I., Silverberg, N. (Eds.), *Oceanogr. a Large-Scale Estuar. Syst. St. Lawrence. Vol. Coastal an.* Springer-Verlag New York, Inc., 1990, Ch. 13, pp. 296–320.
- Saba, V. S., Griffies, S. M., Anderson, W. G., Winton, M., Alexander, M. A., Delworth, T. L., Hare, J. A., Harrison, M. J., Rosati, A., Vecchi, G. A., Zhang, R., jan 2016. Enhanced warming of the Northwest Atlantic Ocean under climate change. *J. Geophys. Res. Ocean.* 121 (1), 118–132.
URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/2015JC011346>
- Sabine, C. L., Feely, R. A., Gruber, N., Key, R. M., Lee, K., Bullister, J. L., Wanninkhof, R., Wong, C. S., Wallace, D. W. R., Tilbrook, B., Millero, F. J., Peng, T.-H., Kozyr, A., Ono, T., Rios, A. F., 2004. The oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science.* 305 (5682), 367–371.
- Sager, G., Sammler, R., 1983. Mathematical Investigations into the Longevity of the Ocean Quahog *Arctica islandica* (Mollusca : Bivalvia). *Int. Rev. der gesamten Hydrobiol. und Hydrogr.* 68 (1), 113–120.
URL <http://doi.wiley.com/10.1002/iroh.19830680107>
- Sato, S., 1997. Shell microgrowth patterns of bivalves reflecting seasonal change of phytoplankton abundance. *Paleontol. Res.* 1 (4), 260–266.
- Saucier, F. J., Chassé, J., 2000. Tidal circulation and buoyancy effects in the St. Lawrence Estuary. *Atmos. - Ocean* 38 (4), 505–556.
- Saucier, F. J., Roy, F., Senneville, S., Smith, G., Lefavre, D., Zakardjian, B., Dumais, J.-F., 2009. Modélisation de la circulation dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent en réponse aux variations du débit d'eau douce et des vents. *Rev. des Sci. l'eau / J. Water Sci.* 22 (2), 159–176.
- Savenkoff, C., Bourassa, M.-N., Baril, D., Benoît, H. P., 2007. Identification of ecologically and biologically significant areas for the Estuary and Gulf of St. Lawrence. *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2007/015.
- Savenkoff, C., Vézina, A. F., Gratton, Y., 1997. Effect of a freshwater pulse on mesoscale circulation and phytoplankton distribution in the lower St. Lawrence Estuary. *J. Mar. Res.* 55 (2), 353–381.
- Savenkoff, C., Vézina, A. F., Smith, P. C., Han, G., 2001. Summer transports of nutrients in the gulf of St. Lawrence estimated by inverse modelling. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 52 (5), 565–587.
- Schlesinger, M. E., Ramankutty, N., 1994. An oscillation in the global climate system of period 65–70 years. *Nature* 367 (6465), 723–726.
URL <http://www.nature.com/articles/367723a0>
- Schöne, B. R., 2008. The curse of physiology - Challenges and opportunities in the interpretation of geochemical data from mollusk shells. *Geo-Marine Lett.* 28 (5-6), 269–285.
- Schöne, B. R., dec 2013. *Arctica islandica* (Bivalvia) : A unique paleoenvironmental archive of the northern North Atlantic Ocean. *Glob. Planet. Change* 111, 199–225.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0921818113002130>

- Schöne, B. R., Dunca, E., Fiebig, J., Pfeiffer, M., 2005a. Mutvei's solution : An ideal agent for resolving microgrowth structures of biogenic carbonates. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 228 (1-2), 149–166.
- Schöne, B. R., Dunca, E., Mutvei, H., Norlund, U., 2004a. A 217-year record of summer air temperature reconstructed from freshwater pearl mussels (*M. margarifitera*, Sweden). *Quat. Sci. Rev.* 23 (16-17), 1803–1816.
- Schöne, B. R., Flessa, K. W., Dettman, D. L., Goodwin, D. H., 2003a. Upstream dams and downstream clams : growth rates of bivalve mollusks unveil impact of river management on estuarine ecosystems (Colorado River Delta, Mexico). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 58, 715–726.
- Schöne, B. R., Freyre Castro, A. D., Fiebig, J., Houk, S. D., Oschmann, W., Kröncke, I., 2004b. 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 (3-4), 215–232.
- Schöne, B. R., Houk, S. D., Freyre Castro, A. D., Fiebig, J., Oschmann, W., Kroncke, I., Dreyer, W., Gosselck, F., 2005b. Daily Growth Rates in Shells of *Arctica islandica* : Assessing Sub-seasonal Environmental Controls on a Long-lived Bivalve Mollusk. *Palaios* 20 (1), 78–92.
- Schöne, B. R., Lega, J., Flessa, K. W., Goodwin, D. H., Dettman, D. L., 2002. Reconstructing daily temperatures from growth rates of the intertidal bivalve mollusk *Chione cortezi* (northern Gulf of California, Mexico). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 184 (1-2), 131–146.
- Schöne, B. R., Oschmann, W., Rössler, J., Freyre Castro, A. D., Houk, S. D., Kröncke, I., Dreyer, W., Janssen, R., Rumohr, H., Dunca, E., 2003b. North Atlantic Oscillation dynamics recorded in shells of a long-lived bivalve mollusk. *Geology* 31 (12), 1037–1040.
- Schöne, B. R., Pfeiffer, M., Pohlmann, T., Siegismund, F., 2005c. A seasonally resolved bottom-water temperature record for the period AD 1866-2002 based on shells of *Arctica islandica* (Mollusca, North Sea). *Int. J. Climatol.* 25 (7), 947–962.
- Schöne, B. R., Radermacher, P., Zhang, Z., Jacob, D. E., mar 2013. Crystal fabrics and element impurities (Sr/Ca, Mg/Ca, and Ba/Ca) in shells of *Arctica islandica*—Implications for paleoclimate reconstructions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 373, 50–59.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0031018211002586>
- Schöne, B. R., Surge, D. M., 2012. Part N, Revised, Volume 1, Chapter 14 : bivalve sclerochronology and geochemistry. *Treatise Online* 46, 1–24.
- Schöne, B. R., Tanabe, K., Dettman, D. L., Sato, S., 2003c. Environmental controls on shell growth rates and $\delta^{18}\text{O}$ of the shallow-marine bivalve mollusk *Phacosoma japonicum* in Japan. *Mar. Biol.* 142 (3), 473–485.
- Schöne, B. R., Zhang, Z., Jacob, D., Gillikin, D. P., Tütken, T., Garbe-Schönberg, D., McConnaughey, T., Soldati, A., 2010. Effect of organic matrices on the determination of the trace element chemistry (Mg, Sr, Mg/Ca, Sr/Ca) of aragonitic bivalve shells (*Arctica islandica*) - Comparison of ICP-OES and LA-ICP-MS data. *Geochem. J.* 44 (1), 23–37.
- Schöne, B. R., Zhang, Z., Radermacher, P., Thébault, J., Jacob, D. E., Nunn, E. V., Maurer, A.-f., 2011. Sr/Ca and Mg/Ca ratios of ontogenetically old, long-lived bivalve shells (*Arctica islandica*) and their function as paleotemperature proxies. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 302 (1-2), 52–64.
URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.03.016>
- Scourse, J., Richardson, C., Forsythe, G., Harris, I., Heinemeier, J., Fraser, N., Briffa, K., Jones, P., 2006. First cross-matched floating chronology from the marine fossil record : Data from growth lines of the long-lived bivalve mollusc *Arctica islandica*. *Holocene* 16 (7), 967–974.

- Sejr, M. K., Jensen, T. K., Rysgaard, S., 2002. Annual growth bands in the bivalve *Hiatella arctica* validated by a mark-recapture study in NE Greenland. *Polar Biol.* 25 (10), 794–796.
URL <http://link.springer.com/10.1007/s00300-002-0413-8>
- Seki, O., Ikehara, M., Kawamura, K., Nakatsuka, T., Ohnishi, K., Wakatsuchi, M., Narita, H., Sakamoto, T., 2004. Reconstruction of paleoproductivity in the Sea of Okhotsk over the last 30 kyr. *Paleoceanography* 19 (1).
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2002PA000808>
- Sevigny, J.-M., Sinclair, M., El-Sabh, M. I., Poulet, S., Coote, A., 1979. Summer plankton distributions associated with the physical and nutrient properties of the Northwestern Gulf of St. Lawrence. *J. Fish. Res. Board Canada* 36 (2), 187–203.
- Sharp, J. H., Cifuentes, L. A., Coffin, R. B., Pennock, J. R., Wong, K.-C., 1986. The influence of river variability on the circulation, chemistry, and microbiology of the Delaware Estuary. *Estuaries* 9 (4), 261–269.
- Sherwood, O. A., Lehmann, M. F., Schubert, C. J., Scott, D. B., McCarthy, M. D., jan 2011. Nutrient regime shift in the western North Atlantic indicated by compound-specific ^{15}N of deep-sea gorgonian corals. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108 (3), 1011–1015.
URL <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1004904108>
- Shirai, K., Takahata, N., Yamamoto, H., Omata, T., Sasaki, T., Sano, Y., 2008. Novel analytical approach to bivalve shell biogeochemistry : A case study of hydrothermal mussel shell. *Geochem. J.* 42 (5), 413–420.
- Sigman, D. M., Hain, M. P., 2012. The Biological Productivity of the Ocean | Learn Science at Scitable. *Nat. Educ. Knowl.* (October).
URL <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/the-biological-productivity-of-the-ocean-70631104/>
- Simonarson, L. A., 1974. Recent *Cyrtodaria* and its fossil occurrence in Greenland. *Bull. Geol. Soc. Denmark* 23, 65–75.
- Simonet Roda, M., Ziegler, A., Griesshaber, E., Yin, X., Rupp, U., Greiner, M., Henkel, D., Häussermann, V., Eisenhauer, A., Laudien, J., Schmahl, W. W., 2019. Terebratulide brachiopod shell biomineralization by mantle epithelial cells. *J. Struct. Biol.* 207 (2), 136–157.
URL <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2019.05.002>
- Simons, R., Monismith, S., Saucier, F., Johnson, L., Winkler, G., 2010. Modelling stratification and baroclinic flow in the estuarine transition zone of the St. Lawrence Estuary. *Atmosphere-Ocean* 48 (2), 132–146.
- Sinclair, M., sep 1978. Summer phytoplankton variability in the Lower St. Lawrence Estuary. *J. Fish. Res. Board Canada* 35 (9), 1171–1185.
URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/f78-188>
- Smeed, D. A., McCarthy, G. D., Cunningham, S. A., Frajka-Williams, E., Rayner, D., Johns, W. E., Meinen, C. S., Baringer, M. O., Moat, B. I., Ducez, A., Bryden, H. L., 2014. Observed decline of the Atlantic meridional overturning circulation 2004–2012. *Ocean Sci.* 10 (1), 29–38.
URL <https://www.ocean-sci.net/10/29/2014/>
- Smith, E. H., Soule, F. M., Mosby, O., 1937. The Marion and General Greene expeditions to Davis Strait and Labrador Sea. *Bull. US Coast Guard* 19 (2), 1–259.
- Smith, K. L., Ruhl, H. A., Huffard, C. L., Messié, M., Kahru, M., 2018. Episodic organic carbon fluxes from surface ocean to abyssal depths during long-term monitoring in NE Pacific. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115 (48), 12235–12240.
- St-Onge, P., Miron, G., 2007. Effects of current speed, shell length and type of sediment on the erosion and transport of juvenile softshell clams (*Mya arenaria*). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 349, 12–26.

- Starr, M., St-amand, L., Bérard-therriault, L., 2002. State of phytoplankton in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2001. Tech. rep., Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2002/067.
- Stecher, H. A., Krantz, D., Lord, C., Luther, G., Bock, K., sep 1996a. Profiles of strontium and barium in *Mercenaria mercenaria* and *Spisula solidissima* shells. *Geochim. Cosmochim. Acta* 60 (18), 3445–3456.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0016703796001792>
- Stecher, H. A., Krantz, D. E., Lord, C. J., Luther, G. W., Bock, K. W., 1996b. Profiles of strontium and barium in *Mercenaria mercenaria* and *Spisula solidissima* shells. *Geochim. Cosmochim. Acta* 60 (18), 3445–3456.
- Steinacher, M., Joos, F., Frölicher, T. L., Bopp, L., Cadule, P., Cocco, V., Doney, S. C., Gehlen, M., Lindsay, K., Moore, J. K., Schneider, B., Segschneider, J., 2010. Projected 21st century decrease in marine productivity : a multi-model analysis. *Biogeosciences* 7 (3), 979–1005.
URL <https://www.biogeosciences.net/7/979/2010/>
- Stephens, T., 2015. Ocean acidification. *Res. Handb. Int. Mar. Environ. Law* 22 (4), 431–450.
- Steven, D. M., 1974. Primary and secondary production in the Gulf of St. Lawrence. McGill University.
- Stock, C. A., Dunne, J. P., John, J. G., 2014. Drivers of trophic amplification of ocean productivity trends in a changing climate. *Biogeosciences* 11 (24), 7125–7135.
URL <https://www.biogeosciences.net/11/7125/2014/>
- Stokes, M. A., Smiley, T. L., 1968. An Introduction to Tree-ring Dating. The University of Arizona.
- Stommel, H. M., 1960. The Gulf Stream : a physical and dynamical description. Univ of California Press.
- Strahl, J., Dringen, R., Schmidt, M. M., Hardenberg, S., Abele, D., 2011. Metabolic and physiological responses in tissues of the long-lived bivalve *Arctica islandica* to oxygen deficiency. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* 158 (4), 513–519.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1095643310005611>
- Strahl, J., Philipp, E., Brey, T., Broeg, K., Abele, D., 2007. Physiological aging in the icelandic population of the ocean quahog *Arctica islandica*. *Aquat. Biol.* 1 (1), 77–83.
- Strain, P. M., 1988. Chemical oceanography in the Gulf of St. Lawrence. No. 220. Department of Fisheries and Oceans.
- Strom, A., Francis, R. C., Mantua, N. J., Miles, E. L., Peterson, D. L., 2004. North Pacific climate recorded in growth rings of geoduck clams : A new tool for paleoenvironmental reconstruction. *Geophys. Res. Lett.* 31 (6).
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2004GL019440>
- Surge, D. M., Schöne, B. R., 2013. Bivalve sclerochronology. In : *Encycl. Sci. dating methods*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1–14.
URL http://link.springer.com/10.1007/978-94-007-6326-5_165-1
- Sverdrup, H. U., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 18 (3), 287–295.
- Sy, A., Schauer, U., Meincke, J., 1992. The North Atlantic current and its associated hydrographic structure above and eastwards of the mid-atlantic ridge. *Deep Sea Res. Part A. Oceanogr. Res. Pap.* 39 (5), 825–853.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/019801499290124C>

- Tabouret, H., Pomerleau, S., Jolivet, A., Pécheyran, C., Riso, R., Thébault, J., Chauvaud, L., Amouroux, D., 2012. Specific pathways for the incorporation of dissolved barium and molybdenum into the bivalve shell : An isotopic tracer approach in the juvenile Great Scallop (*Pecten maximus*). Mar. Environ. Res. 78, 15–25.
URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.03.006>
- Takesue, R. K., van Geen, A., 2004. Mg/Ca, Sr/Ca, and stable isotopes in modern and Holocene *Protothaca staminea* shells from a northern California coastal upwelling region. Geochim. Cosmochim. Acta 68 (19), 3845–3861.
- Taylor, A. C., feb 1976. Burrowing behaviour and anaerobiosis in the bivalve *Arctica islandica* (L.). J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 56 (1), 95–109.
URL https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S0025315400020464/type/journal_article
- Terry, K. L., Caperon, J., 1982. Phytoplankton growth response to deep ocean water. Mar. Environ. Res. 7 (3), 211–225.
- Tessier, A., 1992. Sorption of trace elements on natural particles in oxic environments. In : Buffle, J., van Leeuwen, H. (Eds.), Environ. Part. Lewis Publishers, Boca Raton, pp. 425–454.
- Thébault, J., Chauvaud, L., 2013. Li/Ca enrichments in great scallop shells (*Pecten maximus*) and their relationship with phytoplankton blooms. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 373, 108–122.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0031018211006067>
- Thébault, J., Chauvaud, L., L’Helguen, S., Clavier, J., Barats, A., Jacquet, S., Pécheyran, C., Amouroux, D., 2009a. Barium and molybdenum records in bivalve shells : geochemical proxies for phytoplankton dynamics in coastal environments. Limnol. Oceanogr. 54 (3), 1002–1014.
- Thébault, J., Schöne, B. R., Hallmann, N., Barth, M., Nunn, E. V., 2009b. Investigation of Li/Ca variations in aragonitic shells of the ocean quahog *Arctica islandica*, northeast Iceland. Geochemistry, Geophys. Geosystems 10 (12), n/a–n/a.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2009GC002789>
- Therriault, J.-C., 1985. Control of phytoplankton production in the lower St. Lawrence Estuary : light and freshwater runoff. Nat. can. 112, 77–96.
- Therriault, J.-C., 1998. Proposal for a northwest Atlantic zonal monitoring program. No. 194. Fisheries and Oceans Canada.
- Therriault, J.-C., Galbraith, P. S., Starr, M., Harvey, M., 2002. Intrusions of Labrador Shelf waters into the Gulf of St. Lawrence and their potential influence on the plankton community and higher trophic levels. Bull. Atl. Zo. Monit. Progr. Fish. Ocean. 2, 12–15.
- Therriault, J.-C., Lacroix, G., dec 1976. Nutrients, Chlorophyll, and Internal Tides in the St. Lawrence Estuary. J. Fish. Res. Board Canada 33 (12), 2747–2757.
URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/f76-326>
- Therriault, J.-C., Levasseur, M., 1986. Freshwater runoff control of the spatio-temporal distribution of phytoplankton in the lower St. Lawrence Estuary (Canada). In : Role Freshw. Outflow Coast. Mar. Ecosyst. Springer, pp. 251–260.
- Thibodeau, B., de Vernal, A., Mucci, A., 2006. Recent eutrophication and consequent hypoxia in the bottom waters of the Lower St. Lawrence Estuary : Micropaleontological and geochemical evidence. Mar. Geol. 231 (1-4), 37–50.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0025322706001277>
- Thompson, D. W. J., Wallace, J. M., 1998. The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. Geophys. Res. Lett. 25 (9), 1297–1300.

- Thompson, I., Jones, D. S., Dreibelbis, D., 1980. Annual internal growth banding and life history of the ocean quahog *Arctica islandica* (Mollusca : Bivalvia). *Mar. Biol.* 57 (1), 25–34.
- Thórarinsdóttir, G. G., Einarsson, S. T., 1996. Distribution, abundance, population structure and meat yield of the ocean quahog, *Arctica islandica*, in icelandic waters. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 76 (4), 1107–1114.
URL https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S0025315400040996/type/journal_article
- Thorp, J. H., Lamberti, G. A., Casper, A. F., 2005. St. Lawrence River basin. In : *Rivers North Am.* Elsevier, pp. 982–1028.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780120882533500250>
- Toland, H., Perkins, B., Pearce, N., Keenan, F., Leng, M. J., 2000. Study of sclerochronology by laser ablation ICP-MS. *J. Anal. At. Spectrom.* 15 (9), 1143–1148.
- Torrence, C., Compo, G. P., 1998. A practical guide to wavelet analysis. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 79 (1), 61–78.
- Tremblay, J. É., Legendre, L., Therriault, J. C., 1997. Size-differential effects of vertical stability on the biomass and production of phytoplankton in a large estuarine system. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 45 (4), 415–431.
- Tremblay, M. J., Choi, J. S., Koeller, P. A., Miller, R. J., Roddick, D. L., Smith, S. J., 2014. Science in support of the management of invertebrate fisheries. *Fish. Ecosyst. Aquac. Voyag. Discov.* (September), 279–288.
URL <https://search.proquest.com/docview/1694987049?accountid=27530>
- Trofimova, T., Alexandroff, S. J., Mette, M., Tray, E., Butler, G., Campana, S., Harper, E., Johnson, A. L. A., John, R., Peharda, M., Schöne, B. R., Andersson, C., Andrus, C. F. T., Black, B. A., Burchell, M., Carroll, M. L., Delong, K. L., Bronwyn, M., Grønkjær, P., Killam, D., Prendergast, A. L., Reynolds, D. J., Scourse, J. D., Shirai, K., Thébault, J., Trueman, C., Winter, N. D., 2020. Fundamental questions and applications of sclerochronology : Community-defined research priorities. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*
URL <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106977>
- Trottier, S., Goudreau, P., 2015. Evaluation des stocks de mactre de Stimpson (*Mactromeris polydyma*) des eaux côtières du Québec en 2014. Tech. rep., Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2015/063. ix + 72 p.
- Turner, A., Olsen, Y. S., 2000. Chemical versus enzymatic digestion of contaminated estuarine sediment : Relative importance of iron and manganese oxides in controlling trace metal bioavailability. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 51, 717–728.
- Turner, R. E., Rabalais, N. N., Swenson, E. M., Kasprzak, M., Romaine, T., 2005. Summer hypoxia in the northern Gulf of Mexico and its prediction from 1978 to 1995. *Mar. Environ. Res.* 59 (1), 65–77.
- Urey, H. C., Lowenstam, H. A., Epstein, S., McKinney, C. R., 1951. Measurement of paleotemperatures and temperatures of the Upper Cretaceous of England, Denmark, and the southeastern United States. *Geol. Soc. Am. Bull.* 62 (4), 399–416.
- Vander Putten, E., Dehairs, F., André, L., Baeyens, W., 1999. Quantitative in situ microanalysis of minor and trace elements in biogenic calcite using infrared laser ablation–inductively coupled plasma mass spectrometry : A critical evaluation. *Anal. Chim. Acta* 378 (1-3), 261–272.
- Vander Putten, E., Dehairs, F., Keppens, E., Baeyens, W., 2000. High resolution distribution of trace elements in the calcite shell layer of modern *Mytilus edulis* : Environmental and biological controls. *Geochim. Cosmochim. Acta* 64 (6), 997–1011.

- Vihtakari, M., Ambrose, W. G., Renaud, P. E., Locke, W. L., Carroll, M. L., Berge, J., Clarke, L. J., Cottier, F., Hop, H., 2017. A key to the past? Element ratios as environmental proxies in two Arctic bivalves. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 465, 316–332.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S003101821630623X>
- von Bertalanffy, L., 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Hum. Biol.* 10 (2), 181–213.
- Waller, T. R., 1980. Scanning electron microscopy of shell and mantle in the order *Arcoida* (Mollusca : Bivalvia). *Smithson. Contrib. to Zool.* (313), 1–58.
- Wanamaker, A. D., Baker, A., Butler, P. G., Richardson, C. A., Scourse, J. D., Ridgway, I., Reynolds, D. J., 2009. A novel method for imaging internal growth patterns in marine mollusks : A fluorescence case study on the aragonitic shell of the marine bivalve *Arctica islandica* (Linnaeus). *Limnol. Oceanogr. Methods* 7 (9), 673–681.
URL <http://doi.wiley.com/10.4319/lom.2009.7.673>
- Wanamaker, A. D., Gillikin, D. P., 2019. Strontium, magnesium, and barium incorporation in aragonitic shells of juvenile *Arctica islandica* : Insights from temperature controlled experiments. *Chem. Geol.* 526, 117–129.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0009254118300779>
- Wanamaker, A. D., Griffin, S. M., Ummenhofer, C. C., Whitney, N. M., Black, B., Parfitt, R., Lower-Spies, E. E., Introne, D., Kreutz, K. J., 2019. Pacific climate influences on ocean conditions and extreme shell growth events in the Northwestern Atlantic (Gulf of Maine). *Clim. Dyn.* 52 (11), 6339–6356.
URL <http://link.springer.com/10.1007/s00382-018-4513-8>
- Wanamaker, A. D., Kreutz, K. J., Borns, H. W. J., Introne, D. S., Feindel, S., Funder, S., Rawson, P. D., Barber, B. J., 2007. Experimental determination of salinity, temperature, growth, and metabolic effects on shell isotope chemistry of *Mytilus edulis* collected from Maine and Greenland. *Paleoceanography* 22 (2).
- Wanamaker, A. D. J., Kreutz, K. J., Wilson, T., Borns, H. W. J., Introne, D. S., Feindel, S., 2008. Experimentally determined Mg/Ca and Sr/Ca ratios in juvenile bivalve calcite for *Mytilus edulis* : implications for paleotemperature reconstructions. *Geo-Marine Lett.* 28 (5-6), 359–368.
- Wang, X. L., Feng, Y., Swail, V. R., sep 2012. North Atlantic wave height trends as reconstructed from the 20th century reanalysis. *Geophys. Res. Lett.* 39 (18).
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2012GL053381>
- Wang, Y., Liu, Z., Gao, H., Ju, L., Guo, X., 2011. Response of salinity distribution around the Yellow River mouth to abrupt changes in river discharge. *Cont. Shelf Res.* 31 (6), 685–694.
- Wanner, H., Brönnimann, S., Casty, C., Gyalistras, D., Luterbacher, J., Schmutz, C., Stephenson, D., Xoplaki, E., 2001. North Atlantic Oscillation - Concepts and studies. *Surv. Geophys.* 22 (4), 321–382.
- Watanabe, S., Kodama, M., Fukuda, M., 2009. Nitrogen stable isotope ratio in the manila clam, *Ruditapes philippinarum*, reflects eutrophication levels in tidal flats. *Mar. Pollut. Bull.* 58 (10), 1447–1453.
- Weidman, C., Jones, G., 1993. Development of the mollusc *Arctica islandica* as a palaeoceanographic tool for reconstructing annual and seasonal records of $\Delta^{14}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in the mid-to-high-latitude North Atlantic Ocean. Ph.D. thesis.
- Weidman, C. R., 1995. Development and application of the mollusc *Arctica islandica* as a paleoceanographic tool for the North Atlantic Ocean. Tech. rep.

- Weidman, C. R., Jones, G. A., 1994. The long-lived mollusc *Arctica islandica* : A new paleoceanographic tool for the reconstruction of bottom temperatures for the continental shelves of the northern North Atlantic Ocean. *J. Geophys. Res.* 99 (C9), 18305.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/94JC01882>
- Weise, A. M., Levasseur, M., Saucier, F. J., Senneville, S., Bonneau, E., Roy, S., Sauv e, G., Michaud, S., Fauchot, J., 2002. The link between precipitation, river runoff, and blooms of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* in the St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59 (3), 464–473.
- Werdell, J. P., McClain, C. R., 2019. Satellite Remote Sensing : Ocean Color. In : *Encycl. Ocean Sci.* Elsevier, pp. 443–455.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780124095489108176>
- Wigley, T., Jones, P., Briffa, K., 1987. Cross-dating methods in dendrochronology. *J. Archaeol. Sci.* 14 (1), 51–64.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0305440387800055>
- Wigley, T. M. L., Briffa, K. R., Jones, P. D., 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *J. Clim. Appl. Meteorol.* 23 (2), 201–213.
- Wisshak, M., L opez Correa, M., Gofas, S., Salas, C., Taviani, M., Jakobsen, J., Freiwald, A., 2009. Shell architecture, element composition, and stable isotope signature of the giant deep-sea oyster *Neopycnodonte zibrowii* sp. n. from the NE Atlantic. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 56 (3), 374–407.
- Witbaard, R., 1997. Tree of the sea : The use of the internal growth lines in the shell of *Arctica islandica* (Bivalvia, Mollusca) for the retrospective assessment of marine environmental change. Ph.D. thesis.
- Witbaard, R., Duineveld, G., De Wilde, P., 1997a. A Long-Term Growth Record Derived from *Arctica islandica* (Mollusca, Bivalvia) from the Fladen Ground (Northern North Sea). *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 77 (3), 801–816.
- Witbaard, R., Franken, R., Visser, B., 1997b. Growth of juvenile *Arctica islandica* under experimental conditions. *Helgolander Meeresuntersuchungen* 51 (4), 417–431.
- Witbaard, R., Jenness, M., Van Der Borg, K., Ganssen, G., 1994. Verification of annual growth increments in *Arctica islandica* L. from the North Sea by means of oxygen and carbon isotopes. *Netherlands J. Sea Res.* 33 (1), 91–101.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/007775799490054X>
- Wu, Y., Platt, T., Tang, C., Sathyendranath, S., 2008. Regional differences in the timing of the spring bloom in the Labrador Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 355, 9–20.
URL <http://www.int-res.com/abstracts/meps/v355/p9-20/>
- Yashayaev, I., Head, E. J., Azetsu-Scott, K., Wang, Z., Li, W. K. W., Greenan, B. J., Anning, J., Punshon, S., 2014. Environmental Conditions in the Labrador Sea during 2012. *Tech. Rep.* 2014/046.
- Yeats, P. A., 1988. Nutrients. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* CBFSDDB 220.
- Yonge, C. M., dec 1969. Functional morphology and evolution within the *carditacea* (Bivalvia). *J. Molluscan Stud.*
URL <https://academic.oup.com/mollus/article/38/6/493/1231378/FUNCTIONAL-MORPHOLOGY-AND-EVOLUTION-WITHIN-THE>
- Yu, L., Gao, Y., Otter , O. H., 2016. The sensitivity of the Atlantic meridional overturning circulation to enhanced freshwater discharge along the entire, eastern and western coast of Greenland. *Clim. Dyn.* 46 (5-6), 1351–1369.
URL <http://link.springer.com/10.1007/s00382-015-2651-9>

- Zakardjian, B., Gratton, Y., Vézina, A. F., 2000. Late spring phytoplankton bloom in the Lower St. Lawrence Estuary : the flushing hypothesis revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 192, 31–48.
- Zalasiewicz, J., Waters, C. N., Summerhayes, C. P., Wolfe, A. P., Barnosky, A. D., Cearreta, A., Crutzen, P., Ellis, E., Fairchild, I. J., Gałuszka, A., Haff, P., Hajdas, I., Head, M. J., Ivar do Sul, J. A., Jeandel, C., Leinfelder, R., McNeill, J. R., Neal, C., Odada, E., Oreskes, N., Steffen, W., Syvitski, J., Vidas, D., Wagemann, M., Williams, M., 2017. The Working Group on the Anthropocene : Summary of evidence and interim recommendations. *Anthropocene* 19, 55–60.
URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2213305417300097>
- Zhai, L., Platt, T., Tang, C., Sathyendranath, S., Hernández Walls, R., 2011. Phytoplankton phenology on the Scotian Shelf. *ICES J. Mar. Sci.* 68 (4), 781–791.
URL <https://academic.oup.com/icesjms/article/68/4/781/646884>
- Zhai, L., Platt, T., Tang, C., Sathyendranath, S., Walne, A., 2013. The response of phytoplankton to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 93, 159–168.
- Zhao, L., Milano, S., Walliser, E. O., Schöne, B. R., 2018. Bivalve shell formation in a naturally CO₂-enriched habitat : Unraveling the resilience mechanisms from elemental signatures. *Chemosphere* 203 (March), 132–138.
URL <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.03.180>
- Zhao, L., Schöne, B. R., Mertz-Kraus, R., 2017. Controls on strontium and barium incorporation into freshwater bivalve shells (*Corbicula fluminea*). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 465, 386–394.
URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.11.040>
- Zolotarev, V. N., 1980. Longevity of Bivalve Mollusks of the Sea of Japan and Sea of Okhotsk. *Biol. Morya* (6), 3–12.

Liste des tableaux

1.1	Exemple de liens entre différents rapports élémentaires et isotopiques mesurés dans des coquilles de bivalves et des paramètres environnementaux ou physiologiques . . .	68
2.2	Summary of shells used in this study: shell Id, hatch, year of death, age (y) and collection date. Asterisks indicate shells used in Poitevin <i>et al.</i> (2019).	94
2.3	Results of Pearson’s product-moment correlation (r) and linear regression analysis. Each result came from the comparison between parts of a specimen where a 10-pt running mean was applied. A coefficient of determination (R^2) and the associated <i>p</i> -value were calculated for different time periods.	101
3.4	Morphometry of collected specimens. The length (anterior–posterior axis), height (dorso–ventral axis) and hinge length for the seven shells are in mm. HP: hinge plate; OSL: outer shell layer.	135
3.5	Pairwise correlation matrix between the six hinge plate profiles (M07, M08, M10, M12, M14, and M15) of Sr/Ca (10-pt running mean). Coefficients of correlation (r) were calculated after Sr/Ca profiles were aligned using Ba/Ca peaks (see Fig. 3.39). Stars indicate the <i>p</i> -value: *** <0.001, ** <0.01, * <0.05.	145
3.6	Parameters estimated from the von Bertalanffy growth function for six different beds located in the Gulf of St. Lawrence (see Fig. 3.33B for details). The length reached after an infinite time of growth (L_∞), the Brody growth constant per year (K), and the theoretical age at which the length would be zero, in years (t_0). The associated standard deviation (sd) and 95% confidence interval (CI) is shown only for the Baie-Comeau bed. Sampling years and references for other studies are also given.	149

4.7	Morphometry of shells used in the sclerochronology analysis. Age was determined by counting growth lines in the hinge region (HR) and the outer shell layer (OSL). Length was not specified when shells were broken. Hatch dates were deduced from the age and date of death (2018). Correlation coefficients were calculated between standardized growth indices determined for both parts of the same shell (shaded areas), and the associated p levels are shown (** <0.01 , * <0.05). The first two shells (P72 and P73) were too young to be used in construction of the chronology.	177
4.8	Von Bertalanffy growth parameters of <i>C. siliqua</i> populations from Forestville and Banquereau Bank: length reached after an infinite time of growth (L_{∞}), Brody growth constant per year (K), and theoretical age at which the length would be zero, in years (t_0). Standard deviations (this study only) and confidence intervals are shown.	178
5.9	Informations globales sur les différents spécimens étudiés incluant la profondeur d'échantillonnage (m) (Prof.), les dates de recrutement (Recru.) et de mort (année), les paramètres du modèle de croissance von Bertalanffy (Croissance) ainsi que les références associées	205

Table des figures

1	Facteurs responsables de la variation du climat associés à leurs temps caractéristiques en années (modifié de Bard 2005).	17
2	Représentation des archives et indicateurs environnementaux utilisés pour étudier la variation passée du phytoplancton	20
3	Description succincte des caractéristiques des chapitres 2 à 5.	23
1.4	Géographie du bassin versant du Saint-Laurent et des Grands Lacs. Délimitation des Grands Lacs jusqu’au golfe (adaptée de Ménard 2009).	32
1.5	Carte bathymétrique de l’estuaire, du golfe du Saint-Laurent et de la partie Nord-Ouest de l’Océan Atlantique montrant les différentes sections d’échantillonnages (traits noirs) et les bouées océanographiques fixes (rond rouges) (adapté des rapports scientifiques du PMZA)	33
1.6	Bouée océanographique Viking utilisée par le PMZA et déployée dans l’EGSL et l’Atlantique Nord-Ouest pour enregistrer à un point fixe les paramètres environnementaux et climatiques grâce à différents outils de mesure embarqués (source : http://www.multi-electronique.com/files/viking_instrument.pdf)	34
1.7	Carte bathymétrique de l’estuaire, du golfe du Saint-Laurent et de la partie Nord-Ouest de l’Océan Atlantique montrant les principaux courants de surfaces (source : Bernier <i>et al.</i> 2018)	35
1.8	Évolution saisonnière des profils moyens de la température, la salinité et la masse volumique sur l’ensemble de l’EGSL (adapté de Galbraith <i>et al.</i> 2015).	37
1.9	Transect suivant le chenal Laurentien de l’estuaire au détroit de Cabot illustrant la variation de la température et la structure de la circulation annuelle moyenne (Archambault <i>et al.</i> , 2017)	38
1.10	Circulation saisonnière moyennée entre la surface et 20 m de profondeur (Galbraith <i>et al.</i> , 2015).	39

1.11	Circulation saisonnière moyenne dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. A) Circulation moyennée pour le mois de Juin issue de Descroix <i>et al.</i> (2005) (voir aussi Plourde <i>et al.</i> 2001; Runge & Simard 1990) B) Circulation moyennée sur l'ensemble de la saison estivale issue de Weise <i>et al.</i> (2002) (voir aussi Plourde <i>et al.</i> 2002, 2003)	41
1.12	Exemple de diversité du phytoplancton (modifié de Sally Bensusen, NASA EOS Project Science Office)	42
1.13	Schématisation du processus d'analyse de la couleur de l'océan par télédétection satellitaire. Les capteurs d'analyse de la couleur de l'eau peuvent traiter des données atmosphériques et océaniques.	44
1.14	Images composites de la chlorophylle <i>a</i> en surface prises bimensuellement par le capteur satellitaire VIIRS (Visible Infrared Imaging Radiometer Suite) indiquant les différentes zones de productivité entre avril et novembre 2017 dans l'EGSL. Les zones grises informent sur le manque de données (source Blais <i>et al.</i> 2019)	47
1.15	a) Distribution spatiale des 6 différentes biorégions caractérisant l'Atlantique Nord calculé à partir du partitionnement en k-moyennes et b) la moyennes normalisée des cycles annuels de la concentration en Chl <i>a</i> pour chaque biorégions (voir Lacour <i>et al.</i> 2015 pour plus de détails)	48
1.16	Largeur des incréments en fonction de l'âge chez <i>Glycymeris pilosa</i> (Peharda <i>et al.</i> , 2016).	56
1.17	Représentation des différentes caractéristiques de la coquille d'un bivalve	58
1.18	Schématisation de la section radiale de la marge ventrale et du manteau pour un bivalve comme <i>A. islandica</i>	59
1.19	Mécanismes impliqués dans la biominéralisation de la coquille chez les mollusques bivalves (modifié de Zhao <i>et al.</i> 2018)	60
1.20	Photographie des stries de croissance sur plusieurs parties de la coquille mises en évidence par différentes techniques. A) Surface externe de la coquille de <i>Pecten maximus</i> (Thébault & Chauvaud, 2013). B) Couche externe près de la marge ventrale d'une coquille d' <i>A. islandica</i> colorée à la solution de Mutvei. C) "Acetate peel" de la charnière d'une coquille de <i>Glycymeris glycymeris</i> (Featherstone <i>et al.</i> , 2017) D) Fluorescence sous la lumière bleue d'une partie de la charnière d' <i>A. islandica</i> (Wanamaker <i>et al.</i> , 2009).	62
1.21	Schématisation simplifiée du principe d'analyse de l'abondance en isotopes de l'oxygène et du carbone par IRMS dans le cas d'un échantillon de carbonate de calcium	65

1.22	Schématisation simplifiée du principe d'analyse des concentrations en éléments traces dans un échantillon par LA-ICP-MS	66
1.23	Cartographie des différents sites d'études et des points d'échantillonnage affiliés aux espèces sélectionnées. (A) Carte générale de l'Atlantique Nord-Ouest avec ses principaux courants de surface. (B) Carte se focalisant sur les 2 sites d'études encadrés en rouge ainsi que les courants principaux de surface dans le golfe du Saint-Laurent et proche des côtes Canadiennes et Américaines. (C) Représentation du site d'échantillonnage (point rouge) de l'espèce <i>A. islandica</i> proche de l'Isthme de Miquelon-Langlade de l'archipel Saint-Pierre et Miquelon. (D) Localisation dans l'estuaire du Saint-Laurent des sites d'échantillonnage de <i>M. polynyma</i> (carré vert) au niveau du gisement de Baie-Comeau et du couplage <i>M. polynyma</i> et <i>C. siliqua</i> (triangle bleu) au niveau du gisement de Forestville.	73
1.24	Photographie vue en plongée A) du quahog nordique <i>A. islandica</i> , B) de la mactre de Stimpson <i>M. polynyma</i> et en C) du pitot <i>C. siliqua</i> (photos d'après Tremblay <i>et al.</i> 2014)	74
2.25	Location of the Saint-Pierre and Miquelon Archipelago in the Northwestern Atlantic Ocean. (A) Major oceanographic surface currents. (B) Overview map of the inshore (thin line) and offshore (thick line) branches of the Labrador Current around the sampling area (red box). (C) Detailed map of the SPM archipelago. Black dot indicates the sampling site.	94
2.26	(A) Representation of the three different cut axes selected to produce two mirror cross-sections, one used for sclerochronology and the other for geochemical analyses. Red dashed lines indicate the maximum growth axis on which growth increment width measurements and geochemical analyses were performed. (B) Drawing of a shell cross-section along the maximum growth axis. Red lines represent the LA-ICP-MS line scans. Only the first two thirds of the hinge plate (HP) were analyzed in specimens older than 50 years old. For specimens less than 50 years old, the whole HP was analyzed along the maximum growth axis, along with the last third of the outer shell layer (OSL). (C1) Image of the HP of an old specimen (shell ID A250916, Table 2.2). (C2) Image of the HP of a young specimen (shell ID A710916, Table 2.2). (D) Image of the ontogenetically older portion of the OSL of a young specimen. 96	96
2.27	Comparison of the Ba/Ca _{shell} ratio between the right valve (orange) and the left valve (green) from the same individual (shell ID A140916). DOG : Direction of Growth.	101

2.28 Temporal variations of the Ba/Ca_{shell} ratio from HP and OSL from the same specimen (shell A710916). (A) 10-pt running mean (blue line) of the raw Ba/Ca_{shell} data (grey line) measured in HP. (B) 10-pt running mean (purple line) of the raw Ba/Ca_{shell} data (grey line) measured in OSL. (C, D) Same data presented after re-sampling with AnalySeries software to give the same weight to each annual increment. (E) Superposition of re-sampled Ba/Ca_{shell} ratios from HP and OSL, highlighting the offset between these time series from 2003 on. 102

2.29 Ba/Ca_{shell} records in HPs of 14 individuals, arranged according to their hatch year. The bottom red curve represents the mean of all 14 specimens. For each individual, re-sampled data (50 measurements per year) are represented by the grey line while the 10-pt running mean is displayed in colour. The specimen marked with a black asterisk was already dead when collected (shell ID A030718). 103

2.30 Pairwise correlation matrix between annual maximum Ba/Ca_{shell} ratios for common growth periods of the 14 individuals, and boxplot of correlation coefficients. The upper triangle represents correlations by pie charts in a positive correlation case and square for a negative one, and the lower triangle displays the duration of the common growth period (in years) used to calculate the correlation coefficient. Percentage of fill and colour indicate the strength of correlation (e.g., full square of dark red for a negative correlation -1 and full circle of dark blue for a positive correlation +1) . Correlations marked with black asterisks have significant *p*-values ($\alpha = 1\%$). 104

2.31 Annually-resolved Ba/Ca_{shell} master chronology in red built with HP data until 1980 (filled red circles) and with OSL data from 1981 onwards (filled red triangles). Annually-resolved Ba/Ca from HP only (filled circles) are shown in red from 1893 to 1980 and in blue starting from 1981. Standard deviations are represented by vertical black lines. Striped zones represent the three periods with only one HP. EPS values for HP data are displayed in grey diamond connected by solid lines ; the dotted line shows the 0.85 threshold. EPS values were calculated using eight-year window and three-year window overlaps. Trend (smooth spline with 10 degrees of freedom) of the annually-resolved Ba/Ca_{shell} master chronology is indicated by a solid black line from 1983 to 2016. 105

2.32 Correlation between the annually-resolved Ba/Ca_{shell} master chronology (i.e., OSL of shell A710916) and the average chlorophyll *a* concentration in June and July. (A) Zoom in on the spatial correlation map for July and correlation between monthly mean of surface chlorophyll and the master Ba/Ca_{shell} master chronology around SPM (local scale indicated by the black square) in July (common period : 1998-2016). (B) Spatial correlation maps in June (area : 40-66°N / 40-60°W; period : 1998-2016). Only statistically significant correlations ($\alpha = 5\%$) are represented. White areas indicate either a lack of chlorophyll *a* data or non-significant correlations. The black arrow points towards the SPM archipelago (close to the sample site). Delimited regions are south of Newfoundland (region 1), northeastern of Newfoundland (region 2), center of the Labrador Sea (region 3) and southwestern of Greenland (region 4). 105

3.33 Map of DFO fishing areas for *Mactromeris polynyma* in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. (A) Location of the Estuary and Gulf of St. Lawrence, (B) DFO fishing areas with specific beds, and (C) beds of *M. polynyma* with the location of the sample site (purple triangle). 132

3.34 Diagram of the step-by-step approach used to identify annual growth lines on hinge plates and to determine growth rate of *Mactromeris polynyma* specimens (N=7). . 133

3.35 (A) Description of the different cut axes made on *M. polynyma* shells to obtain “mirror” cross sections used for geochemical analyses (sclerochronological analyses were performed on the opposite “mirror” cross section ; not pictured here). Red dashed lines indicate the maximum growth axis on which geochemical analyses were performed. (B) Image of the hinge plate cross section where trace element analyses (TEA) were performed using LA-ICP-MS. (C) Image of the whole shell cross section (from the umbo to the ventral margin). Two kinds of geochemical analyses were performed : (D) trace element analyses (TEA) and (E) oxygen stable isotope analyses (SIA) in the outer shell layer. Note that SIA was only performed on specimen M17. 134

3.36 Photographs of the hinge plate of specimen M07 using different optic tools and treatments. (A) Shell was polished and then photographed with a stereo-microscope at 20x magnification. (B) Shell after treatment with Mutvei’s solution and photographed with a digital microscope at 500x magnification. (C) Mosaic of images (500x magnification) showing the whole hinge plate. 140

3.37 Temporal variations in the theoretical monthly ^{18}O (red line) calculated with equation 3.8 and ^{18}O measured in the OSL of the specimen M17 (black line). Each coloured dot represents the theoretical value of $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ calculated using average monthly temperatures and salinities measured between 2010 and 2018. The grey area represents the $^{18}\text{O}_{\text{theo}}$ standard deviation. The vertical dashed grey lines show the location of growth lines visually identified on the OSL. The dashed black lines are presumed annual growth lines based on $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ (see section 4.1.2). Note that the y-axis is reversed. DOG : Direction of growth. 141

3.38 Ba/Ca profiles measured in HPs of six specimens (M15, M07, M08, M10, M12, and M14) from the end of the HP toward the umbo. Grey lines represent the raw data and coloured lines the 10-point running mean. Triangles mark the peaks used to align the profiles. DOG : Direction of growth. 142

3.39 Aligned profiles of Sr/Ca based on Ba/Ca peaks for the six studied specimens (HPs analyzed). Dashed vertical lines indicate common patterns among Sr/Ca profiles. Triangles mark minimum values of Sr/Ca near or at the dotted lines. DOG : Direction of growth. 144

3.40 Profile of the Sr/Ca ratio of specimen M10 and photograph of its hinge plate. Vertical dashed grey lines represent minimum Sr/Ca ratio values that are common among specimen profiles ; their respective distances from the end of the ventral margin are displayed on the hinge plate photograph (blue arrows). The dashed blue lines show the growth lines associated with arrows. 146

3.41 Validation of the presumed annual growth line positions on the OSL portion of specimen M17. Variations in the $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ and trace element ratios measured from the ventral margin toward the umbo in the OSL are shown. Profiles were smoothed with a 100-point running mean. Triangles show the position of annual growth lines in the HP ; vertical dashed grey lines represent growth lines visually located on the OSL ; vertical dashed black lines represent positions of annual growth lines validated by both oxygen stable isotope ratio (^{18}O) and coupled Ba/Ca and Sr/Ca ratios. Note that the y-axis of $^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ is reversed. DOG : Direction of growth. 147

3.42 Von Bertalanffy growth curves estimated from the length-at-age of the six studied specimens (i.e., six analyzed HPs) from age 1 to 22 collected in Baie-Comeau. Shell M17 was not added to the curve because its age was unknown. (B) Growth curves calculated to age 70 and estimated for specimens originated from five different beds studied previously in the Gulf of St. Lawrence. 148

3.43 Standardized annual growth rates (SGIs) of *M. polynyma* shells determined by localization annual growth lines via comparisons of inter-individual Sr/Ca ratio patterns (coloured dots and lines) with the averaged chronologies (black). (A) SGIs for the six specimens and (B) without specimen M14. The number of shells in the chronology through time (sample depth) is represented by the grey shadow. EPS values (green curve) from the master chronologies were computed with a five-year running window with an overlap of three years. The arbitrary EPS threshold value of 0.85 (dotted horizontal green lines) provides information on the statistical robustness of the master chronologies. If the EPS value is higher than the arbitrary threshold of 0.85, the variance of the estimated master chronology sufficiently expresses the variance of all SGI series. 150

3.44 Locations of salinity and $^{18}\text{O}_{sw}$ measurements made by Tan and Strain between 1980 and 1996 that were used to calculate the linear regression used in equation 3.8. 151

4.45 (A) General surface circulation in the Gulf of St Lawrence (adapted from El-Sabh 1976) and (B) in the Lower St. Lawrence Estuary (LSLE) (adapted from Plourde *et al.* 2001) indicated by arrows; GC is the Gaspé Current. Bathymetry (grey iso-lines) is shown at intervals of 50 m; the Laurentian Channel (LC) is defined by the 200 m isobath. Instrumental data used in the study were collected from satellite sensors covering the red squares in 1B (LSLE sector 2; SST only), and from averaged in situ and satellite data calculated for the Northwest Gulf sector (green shading in 1A), the Estuary sector (purple dashed polygon in 1A), and LSLE sector 1 (blue dashed polygon in 1A) (further details in Fig. 4.47). The position of the sampling site where *C. siliqua* specimens were collected is represented by the blue triangles in 1B and 1C. (C) Map of the two main rivers flowing near the sample site with the positions and designations of dams (red lines). 169

4.46 (A) The shells were cross-sectioned along the axis of the minimum growth, which is perpendicular to growth lines. (B) Schematic representation of the different layers in the shell cross-section, the hinge region, and the annual growth lines delimiting annual growth increments. (C) Cross section with annual growth lines and increments identified on the outer shell and in the hinge region along with a representation of the process used to measure the width of each growth increment (red segments) in the outer shell layer and hinge region. See section 3.2 for details. 170

4.47 Details of the environmental parameters used to compare with the annually resolved master chronology estimated from hinge region of the 20 shells. Columns represent, respectively, the geographic area of analysis, the parameter, the method used to measure the parameter, the unit, the time span, and references. NAA : Normalized Annual Anomalies, NA : Normalized Anomalies. 175

4.48 (A) Linear relationship between length and height of all the unbroken shells (n=20). Shaded area represents the 95% confidence interval of the slope. (B) Von Bertalanffy growth function fitted on the length-to-age data of the 22 shells (red line, blue dots) from Forestville including specimens P70 and P27 (whose shells were damaged; black dots) and of the 254 shells (dashed grey line) from Banquereau Bank whose length-at-age was determined by counts of growth increments in the outer shell layer (Kilada *et al.*, 2009). Growth parameters are shown in Table 4.8. 178

4.49 Detrended and standardized shell growth series (grey lines) and the master chronology (red and blue lines) based on age determined from the hinge region (upper panel) and the outer shell layer (lower panel). Black lines indicate the number of samples used for both chronologies through time. The expressed population signal (EPS) was calculated using an eight-year or six-year window and a six-year or three-year overlap for hinge regions and outer shell layer chronologies, respectively (green lines). The recommended EPS threshold (0.85) is represented by the dotted horizontal lines (in green). 179

4.50 A) Wavelet power spectrum (Morlet wavelet, $m = 6$) of the detrended and standardized growth index (SGI, i.e., the master growth chronology estimated from the hinge region; upper panel). The hatched region is the cone of influence, where zero padding (i.e., artificial increase in the length of the time series by adding zero-value samples to avoid false periodic events) has reduced the variance. The black contours represent the 5% significance level, determined against a red noise (lag-1 autoregressive) background (see Torrence & Compo 1998). B) Cross-wavelet transform between the master chronology (black line) and the detrended and standardized values of winter NAO (red line). The cone of influence is shown with washed-out colours. Areas with strong covariance in frequency and time scales between the SDIs are represented in red. White contours show frequencies of significant covariance ($p < 0.05$) against a red noise. Arrows show the in-phase/positive correlation (pointing right) and out-of-phase/negative correlation (pointing left) behaviour. 180

- 4.51 Correlation network between the master chronology (SGI, at the top) constructed from the hinge regions only ($n=20$) and different environmental parameters. Arrows indicate the influence of one parameter on another, and lines without arrows indicates a mutual influence. Blue and red lines indicate negative and positive correlations, respectively. Only significant correlations ($p < 0.05$) are presented. See Figure 4.47 for further explanations on data comparisons. 181
- 4.52 SST measured by satellite sensor from the three selected points in LSLE sector 2 between 1982 and 2017. A) Pearson correlations between the master chronology from the hinge regions and SST. B) Boxplot of the January SST values. Months are labelled by letters. Seasons are W (winter : average between $D_{(year-1)}$, J, and F), S (spring : M, A, and M), S (summer : J, J, and A), and F (fall : S, O, and N). Stars show significant correlations ($p < 0.05$). 182
- 4.53 Spatial correlation map between the hinge master chronology and the average surface Chl *a* concentration (satellite ocean colour data processed using an EOF-based model; see Laliberté *et al.*, 2018) between 1999 and 2017 for the St. Lawrence Estuary and Gulf. Correlations were only significant inside the LSLE for the month of May (shown here). The sample site is indicated by the blue triangle, and significant correlations ($\alpha = 5\%$) are shown by coloured areas, with blues indicating negative correlations and reds indicating positive correlations. White areas indicate either a lack of chlorophyll *a* data or non-significant correlations. 183
- 5.54 Cartographie des sites d'échantillonnage. A) Localisation du système Saint-Laurent (Québec, Canada). B) Zones de pêcheries de la mactre de Stimpson le long de la Côte-Nord et des Iles de la Madeleine et les différents sites utilisés dans diverses études de croissance. C) Agrandissement des zones de pêche 1A et 1B dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent dont les sites d'échantillonnage sont représentés (triangle et carré) ainsi que les différents gisements. 203

- 5.55 Représentation des différentes espèces étudiées ainsi que les zones d'analyse des rapports élémentaires. A) Découpe de la charnière des mactres de Stimpson, *M. polynyma*, collectées à Forestville et Baie-Comeau suivant l'axe de croissance maximale de l'umbo à la marge ventrale (*ventral margin*). A1) Schématisation de la charnière (*hinge*). A2) Photographie de la charnière dont le trait de laser (*Line scan*) permettant l'analyse élémentaire est représenté. B) Découpe des coquilles de pitot, *C. siliqua*, collectées à Forestville suivant l'axe de croissance minimal perpendiculaire aux stries de croissance. B1) Schématisation de la couche externe (*outer shell layer*). B2) Photographie d'une partie de la couche externe proche de la marge ventrale et du trait d'ablation laser. Pour chaque schéma d'espèce, les stries de croissance annuelles (*Annual growth lines*), les incréments de croissance annuels (*Annual growth increment*) ainsi que le trait du laser sont identifiés. Les incréments de 2014, 2015 et 2016 mis en évidence (couleur bleue) sur la couche externe de *C. siliqua* et la charnière de *M. polynyma* ont été utilisés pour comparer les rapports élémentaires entre les groupes. 204
- 5.56 Courbes de croissance relatives aux deux espèces étudiées calculées à partir du modèle de croissance von Bertalanffy. Les courbes rouge et bleue représentent la courbe de croissance de 6 mactres de Stimpson, *M. polynyma*, collectées à Baie-Comeau (Chapitre 3) et 22 pitots, *C. siliqua*, collectés à Forestville (Chapitre 4), respectivement. Les données taille-âge des individus de *M. polynyma* pêchés à Forestville et mesurés dans cette étude sont représentées par des points de différentes couleurs suivant les individus. Les autres courbes en trait non pleins représentent les courbes associées à différentes études de croissance. BB : Bancs de Banquereau, LPM : Longue-Pointe-de-Mingan. 207
- 5.57 A) Variations des rapports élémentaires (Mn, Sr, Ba) pour tous les individus. B) Moyenne de ces variations par groupe (i.e., espèce par site) et l'écart-type associé (ombrage coloré). C) Moyennes centrées-réduites par groupe (sans dimension). Les signaux ont été lissés grâce à une moyenne mobile sur 10 points pour *M. polynyma* et sur 100 points pour *C. siliqua*. Le nombre de mesure par année a été rapporté à 50 pour chacun des signaux. 208

5.58	Comparaison des rapports en éléments traces. A) Analyse en composantes principales des valeurs brutes des rapports E/Ca tous groupes confondus. Les ellipses représentent l'intervalle de confiance associés aux modalités des variables. de B) Analyse en composantes principales des valeurs des E/Ca pour chacune des deux populations de <i>M. polynyma</i> . C) Diagramme en violon et boxplot représentant la distribution des valeurs et la médiane pour chaque individu, respectivement.	210
5.59	Visualisation des corrélations significative ($p < 0.01$; rouge : positive, bleue : négative) entre tous les individus pour A) Ba/Ca, B) Mn/Ca et C) Sr/Ca ainsi que D) entre la moyenne (Mean) de chaque rapport E/Ca pour tous les groupes. Les couleurs de ronds représentent les différents groupes (violet : Mactres_FV, rouge : Pitots_FV et vert : Mactres_BC) et l'épaisseur des traits informe sur la valeur de la corrélation. Le maximum et minimum des corrélations positives pour chaque visualisation sont indiqués ainsi que pour des corrélations négatives quand celles-ci sont présentes.	211
6.60	Représentation schématique de l'influence de l'environnement de l'Atlantique Nord-Ouest et de l'EGSL sur la croissance et la géochimie des coquilles de bivalves servant ici d'outils d'analyse du potentiel sclérochronologique et sclérochimique des espèces sélectionnées (archives) dans le but de déterminer des indicateurs spécifiques de l'environnement. CE : couche externe, Ch : Charnière.	224
6.61	Cartes illustrant les scénarios environnementaux associés aux anomalies de croissance négatives (A) et positives (B) de <i>A. islandica</i> à SPM. Les flèches jaunes dans la mer du Labrador représentent les vents du nord-ouest (manche à air noir et blanc) liés aux phases positives (A) ou négatives (B) de la NAO. Les principaux acronymes correspondant aux noms des ensembles de données environnementales sont les suivants : NAO - Oscillation de l'Atlantique Nord; Ice - Couverture de glace de mer sur le plateau de Terre-Neuve; TC et Sal. - Température et salinité de la station 27 (station océanographique); TGBTr - Transport vers l'ouest de la queue des Grands Bancs; Chl. - Chlorophylle locale moyenne (concentration d'avril à octobre) (Poitevin <i>et al.</i> , 2019).	228
6.62	Moyenne mensuelle de la température de surface dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent pour l'année 2018 et observée par le capteur satellitaire AVHRR. Les zones sans donnée dues à la présence d'un couvert de glace ou de nuages sont représentées en gris (Galbraith <i>et al.</i> , 2019).	230

- 6.63 Suggestion d'expérimentations *in situ* (A) et en laboratoire (B) dans le but de comprendre les processus impliqués dans l'incorporation des éléments traces et leurs provenances ainsi que la relation entre l'environnement et les caractéristiques géochimiques et physiques des organismes fouisseurs. C) Suggestion dans le prélèvement des organes, du fluide extra-palléal et des parties carbonatées de la coquilles . . . 233



Growth Response of *Arctica Islandica* to North Atlantic Oceanographic Conditions Since 1850

Pierre Poitevin^{1*}, Julien Thébault¹, Valentin Siebert¹, Sébastien Donnet², Philippe Archambault³, Justine Doré¹, Laurent Chauvaud¹ and Pascal Lazure⁴

¹ Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, Institut Universitaire Européen de la Mer, Université de Bretagne Occidentale, Plouzané, France, ² Fisheries and Oceans Canada, Northwest Atlantic Fisheries Centre, Newfoundland, NL, Canada, ³ Département de Biologie, Québec-Océan, Université Laval, Québec, QC, Canada, ⁴ Ifremer, Laboratoire d'Océanographie Physique et Spatiale, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France

The Northwest Atlantic is a key region with an essential role in global climate regulation, redistributing heat and influencing the carbon cycle. However, little is known about its evolution before 1950, mainly because of the lack of long-term instrumental measurements. The hard parts of long-lived marine biota hold the potential to extend instrumentally derived observation by several decades or centuries and enhance our understanding of global climate processes. Here, we investigate the effects of local, regional, and large-scale climate variability on the marine bivalve, *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) from Saint-Pierre and Miquelon (SPM). This archipelago lies at the boundary zone between the cold Labrador Current in the north and the warm Gulf Stream waters to the south, an excellent site to capture changes in North Atlantic climate and oceanography. This study presents the northernmost, statistically robust *A. islandica* growth chronology (1850–2015) from the Western North Atlantic and its potential as an environmental proxy record for past climatic and hydrographic variabilities at different time and geographical scales. In view of our results, it seems that *A. islandica* shell growth anomalies in SPM are mostly controlled by local primary production. Since long term instrumental records of this environmental variable are not available; we investigate the influence of global and regional environmental phenomena on *A. islandica* growth and indirectly on primary productivity of archipelago waters. The chronology correlates significantly and positively with the Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) and negatively with the North Atlantic Oscillation, two global climatic indices. The North Atlantic spatial pattern of correlation shows significant and positive correlations of 0–100 m temperatures from 1950 with *A. islandica* growth in SPM encompassing the subpolar gyre area. These global-scale relationships are refined and the mechanisms leading to them explained by comparing *A. islandica* growth chronology to regional environmental datasets. These relationships existing between the *A. islandica* shell growth record at SPM and environmental datasets covering different geographical scales could yield details about past North Atlantic basin and regional environmental conditions through their influence on SPM coastal environment.

Keywords: *Arctica islandica*, paleoecology, North Atlantic, sub polar gyre, labrador current, bivalve, sclerochronology, climate change

OPEN ACCESS

Edited by:

Paul E. Renaud,
Akvaplan-niva, Norway

Reviewed by:

Nina Whitney,
Iowa State University, United States
William Gerald Ambrose Jr.,
Coastal Carolina University,
United States

*Correspondence:

Pierre Poitevin
poitevin.pierre@gmail.com

Specialty section:

This article was submitted to
Global Change and the Future Ocean,
a section of the journal
Frontiers in Marine Science

Received: 12 February 2019

Accepted: 18 July 2019

Published: 06 August 2019

Citation:

Poitevin P, Thébault J, Siebert V,
Donnet S, Archambault P, Doré J,
Chauvaud L and Lazure P (2019)
Growth Response of *Arctica Islandica*
to North Atlantic Oceanographic
Conditions Since 1850.
Front. Mar. Sci. 6:483.
doi: 10.3389/fmars.2019.00483

INTRODUCTION

The global climate system is undergoing deep and rapid changes. The oceans and their interaction with the atmosphere have become a focal point of climate studies because of the ocean's role in ongoing global warming (e.g., Kerr, 2005; Belkin, 2009; Saba et al., 2016; Lozier et al., 2019). The subpolar North Atlantic is one of the most climate-relevant regions of the oceans to observe these interactions because of its role on the global thermohaline circulation. In this region, warm and saline surface waters from the tropics are transported northward, where they cool, become denser and sink, ultimately creating North Atlantic deep water (Rhein et al., 2011). This intense deep convection occurs in the subpolar gyre (SPG) which is therefore an important component of this system (Häkkinen and Rhines, 2004). This oceanic circulation is not constant over time as suggested by many observational and modeling studies (Bohm et al., 2015; Rahmstorf et al., 2015; Srokosz and Bryden, 2015; Lozier et al., 2019) and its changes are driving many other climatic events across wide ranges of spatial and temporal scales (Delworth et al., 2008). The oceanic and atmospheric leading modes of variability in the North Atlantic region are the Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) and the North Atlantic Oscillation (NAO), respectively. These two large-scale climatic drivers strongly influence marine ecosystem structure (e.g., Carroll et al., 2014) at inter-decadal and multi-decadal time scales. Thus, the evolution of these oceanic and atmospheric patterns and their changes under the effects of warming and increasing freshwater release is a major concern in the global climate evolution (Liu et al., 2017).

The southern Newfoundland's coast and Saint-Pierre and Miquelon region lie at the confluence of the main oceanographic currents ruling the North Atlantic Basin hydrodynamics, the Gulf Stream and Labrador Current (LC) (**Figure 1**). The LC flows toward the south and carries cold and less saline water of Arctic origin along the Labrador slope and Grand Banks and extends to the Scotian shelf, finally affecting the whole Middle Atlantic Bight (e.g., Chapman and Beardsley, 1989). However, despite its importance, the circulation over the shelf in this region is still insufficiently observed and numerically resolved (e.g., Wu et al., 2012). This gap exists mainly because of the lack of long-term environmental records in this area, where they are sparse and spatiotemporally incomplete before the mid-20th century (Halfar et al., 2011).

Proxy data allow us to generate such records retrospectively. In boreal and temperate regions, most paleoenvironmental reconstructions are based on terrestrial proxies. However, such data do not necessarily reflect marine environmental conditions. In the oceanic realm, analysis of the carbonate hard structures of marine species could potentially extend instrument-derived observations by several decades or centuries. For example, a recent study (Thibodeau et al., 2018) carried out on benthic foraminifera from sediment cores retrieved from the Laurentian Channel demonstrates the link existing between paleo environmental information and processes ruling the North Atlantic oceanic circulation. As shown by several studies (e.g., Witbaard et al., 1997; Schöne et al., 2005b; Wanamaker et al., 2012; Butler et al., 2013; Bonitz et al., 2018) the shells of the

bivalve mollusc *A. islandica* (Linnaeus, 1767) can also be used as a high-resolution archive of paleoclimate dynamics. The main assets of this species are (i) its wide geographic repartition across the North Atlantic in the upper 500 m (Nicol, 1951), and (ii) its extraordinary longevity, with a maximum recorded age of 507 years (Butler et al., 2013). Regionally, some studies (e.g., Marchitto et al., 2000; Wanamaker et al., 2009, 2018) present paleo environmental information from the Gulf of Maine using *A. islandica*, to enhance the spatial and temporal understanding of the climatic and hydrographic variability in this region. However, to our knowledge, no studies have been carried out on *A. islandica* as a recorder of past environmental variability on the Newfoundland shelf.

Like other molluscs, this species contains distinct annual growth increments in its shell (Jones, 1980; Weidman et al., 1994; Schöne, 2013). The width of the growth increments is defined by annual growth lines formed during certain periods of the year associated with reduced growth rates (Dunca et al., 2009). With this periodic banding, each increment can be placed in a temporal context. Moreover, if the date of a specific growth increment is known (the date of death, for instance), it becomes possible to assign precise calendar dates to an entire shell record. Based on synchronous changes in shell growth, increment width time series of specimens with overlapping lifespans can be combined to build composite or master chronologies (e.g., Witbaard et al., 1997; Schöne et al., 2005b; Wanamaker et al., 2012; Bonitz et al., 2018). Annual increment size generally results from interactions between the environment and organism physiology (Rhoads and Lutz, 1980, for a review). Although genetic factors can influence ontogenetic growth trends and other fitness-related traits (David et al., 1995), year-to-year variability is mainly caused by external factors (Marchitto et al., 2000). These external factors have often been related to environmental variables such as food availability (e.g., Witbaard et al., 1997; Ballesta-Artero et al., 2017) or water temperature (e.g., Butler et al., 2009; Marali and Schöne, 2015). However, assigning growth patterns to any single environmental variable or to a combination is challenging because of their interactions, which may also vary in time and space (Butler et al., 2013).

This study focuses on Saint-Pierre and Miquelon (SPM) to present the northernmost *A. islandica* growth chronology (1850–2015) from the western North Atlantic and its potential as an environmental proxy record for past climatic and hydrographic variabilities. More specifically the objectives of this study are to (i) determine if synchronous changes in shell growth among specimens from surface waters (<15 m) allow construction of a statistically robust composite chronology and (ii) test whether *A. islandica* shell growth variability can serve as a tool for estimating past environmental variability in SPM and in a broader oceanic spatiotemporal context.

MATERIALS AND METHODS

Sample Collection

Thirty-two *A. islandica* specimens were analyzed. All of them were collected live at 14–15 m depth by scuba diving along

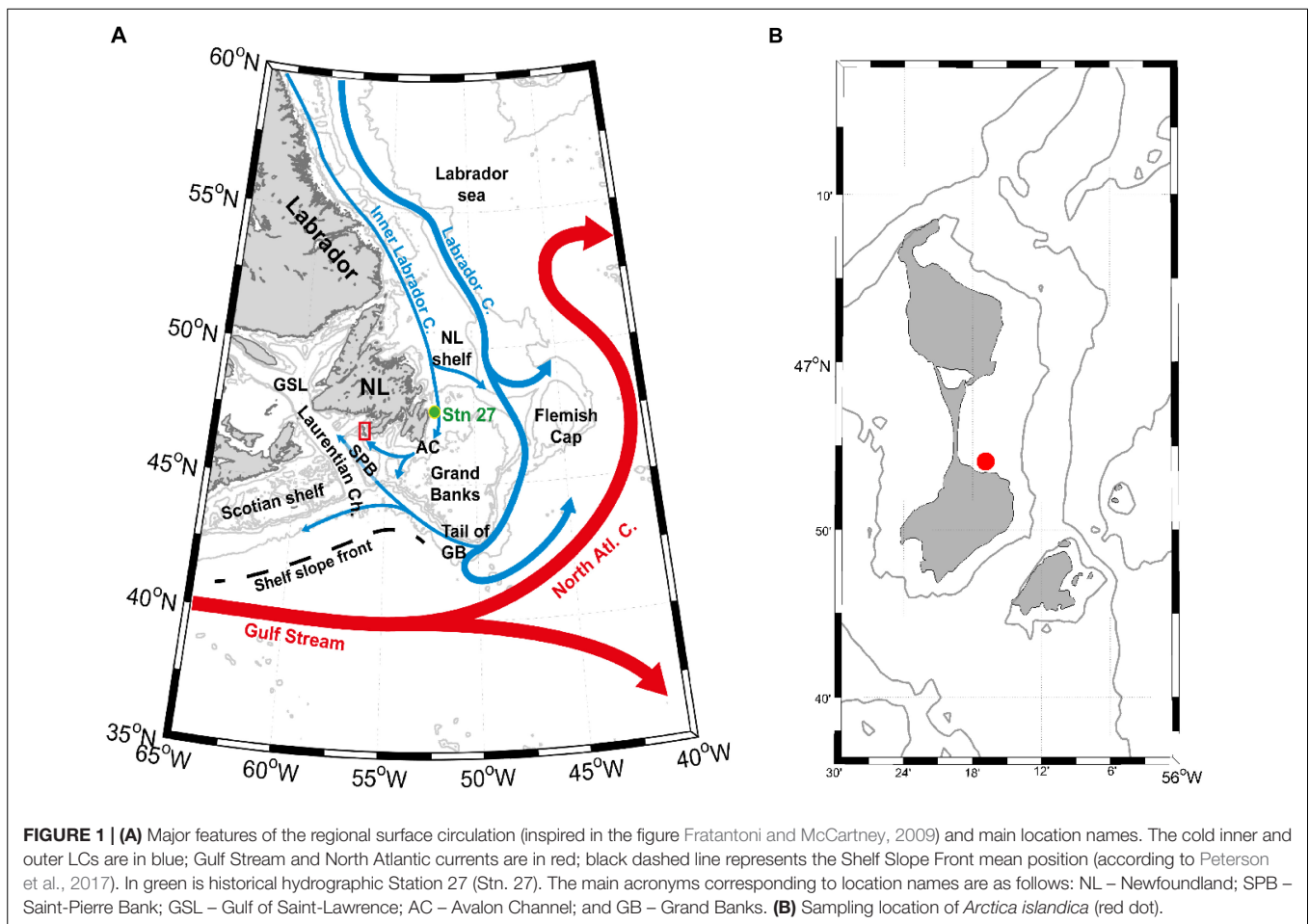


FIGURE 1 | (A) Major features of the regional surface circulation (inspired in the figure Fratantoni and McCartney, 2009) and main location names. The cold inner and outer LCs are in blue; Gulf Stream and North Atlantic currents are in red; black dashed line represents the Shelf Slope Front mean position (according to Peterson et al., 2017). In green is historical hydrographic Station 27 (Stn. 27). The main acronyms corresponding to location names are as follows: NL – Newfoundland; SPB – Saint-Pierre Bank; GSL – Gulf of Saint-Lawrence; AC – Avalon Channel; and GB – Grand Banks. **(B)** Sampling location of *Arctica islandica* (red dot).

the southeastern shore of the Miquelon-Langlade sandy isthmus ($46^{\circ}54'08''\text{N}$; $56^{\circ}16'86''\text{W}$) in September 2016 (**Figure 1**). The habitat at the sampling station was homogeneous and consisted of compacted and well graded stable fine sand (85% of its mass comprised between 100 and 200 μm). Soft tissues were removed from the live-collected shells immediately after collection. All specimens were carefully cleaned with freshwater to remove adherent sediment and biological tissues before sample preparation.

Sample Preparation

For each shell, a section roughly 2–3-cm in width was cut, using a robust tile saw, from the hinge through to the ventral margin encapsulating the apex of the umbo and the axis of maximum growth. The cut section was embedded in a polyester mounting resin (SODY 33, ESCIL) to prevent cracking during sectioning. A thin cross-section (2 mm thick) was cut along the axis of maximum growth using a low-speed precision saw (Struers, Secotom 10; rotation speed 500 rpm; feed rate 200 $\mu\text{m s}^{-1}$) equipped with a 600- μm -thick diamond-coated blade continuously cooled by deionized water. Thin sections were carefully ground on a rotating polishing table (Struers, TegraPol-35) with a sequence of 800, 1200, 2500, and 4000 grit wet-table

carborundum paper, followed by polishing with 3- μm diamond liquid (Struers) to remove any saw marks. Cross-sections were ultrasonically cleaned with deionized water between each grinding or polishing step to remove residual abrasive material.

The polished shell sections were then etched in a Mutvei's solution (Schöne et al., 2005a) for 45 min at room temperature, soaked in a deionized water bath, and left to air dry before imaging. Treatment with Mutvei's solution results in a three-dimensional display of growth patterns and reveals clear annual growth lines.

Shell sections were photographed under reflected light (Carl Zeiss, KL 2500 LCD) using an AxioCam MRC 5 installed on a Carl Zeiss SteREO Lumar.V12 stereomicroscope equipped with a motorized stage, under 25 \times magnification. Photomosaics were constructed using AxioVision 4.9.1 software (Carl Zeiss). Annual growth increment widths corresponding to the curved distance between two successive annual growth lines were measured digitally in the outer shell layer (Schöne et al., 2005a) to the nearest 1 μm (**Figure 2**) using the image processing and analysis software Image J (NIH Image). Each growth increment was assigned to a particular year starting from the ventral margin of the shell, yielding a time series of increment width for each individual.

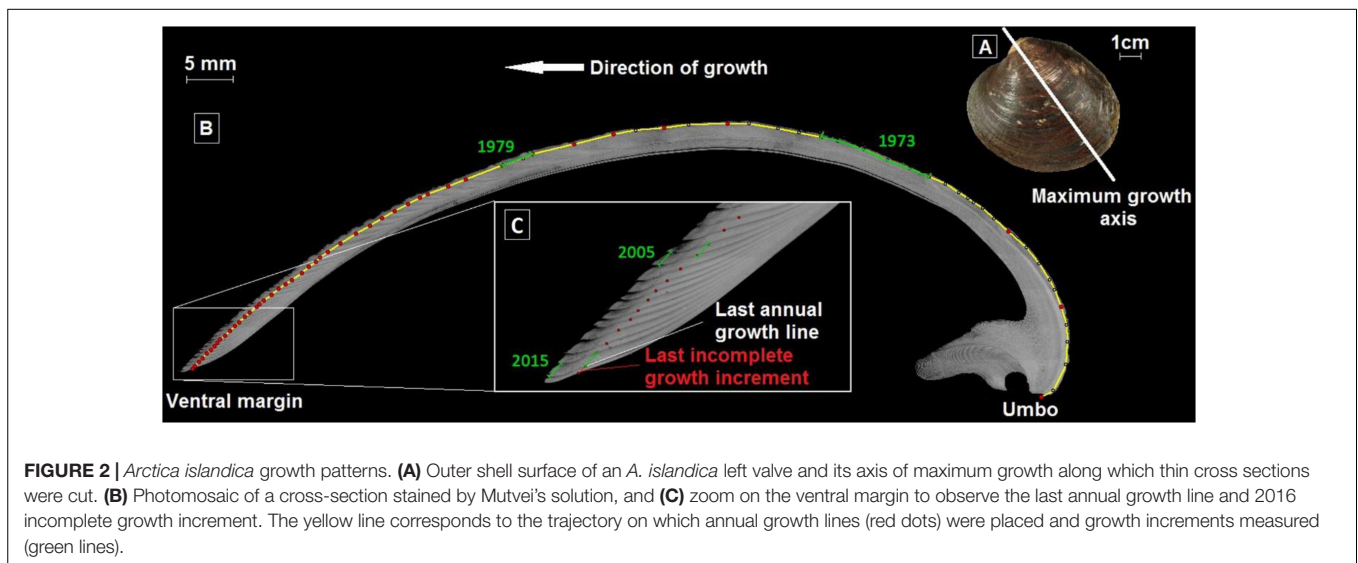


FIGURE 2 | *Arctica islandica* growth patterns. **(A)** Outer shell surface of an *A. islandica* left valve and its axis of maximum growth along which thin cross sections were cut. **(B)** Photomosaic of a cross-section stained by Mutvei's solution, and **(C)** zoom on the ventral margin to observe the last annual growth line and 2016 incomplete growth increment. The yellow line corresponds to the trajectory on which annual growth lines (red dots) were placed and growth increments measured (green lines).

Chronology Construction

To isolate environmental signals from time series of increment width, ontogenetic age trends were individually removed. This ontogenetic trend can be estimated mathematically by a growth equation. In the present study, a dynamic optimized model deriving the generalized von Bertalanffy growth function (von Bertalanffy, 1938) was fitted to each measured increment width time series. This code was written with Scilab 6.0.0, free and open source software (distributed under CeCILL license – GPL compatible) developed by Scilab Enterprises (2012) and is available upon request.

Growth indices (GIs) were then calculated for each year and each individual by dividing the measured increment width by the predicted increment width (Schöne, 2013), as follows:

$$GI_t = \frac{L_{t+1} - L_t}{L(p)_{t+1} - L(p)_t}$$

Where GI_t is the growth index at t (in years), $L_{t+1} - L_t$ is the measured shell increment at t , and $L(p)_{t+1} - L(p)_t$ is the predicted shell increment length at the same time t . Individual time-series of GI were then standardized as follows (Schöne, 2013):

$$SGI_t = \frac{GI_t - \mu}{\sigma}$$

Where μ is the average of all GI values and σ the standard deviation. The standardized GI (SGI) is a dimensionless measure of how growth deviates from the predicted trend. Positive values represent greater than expected growth, whereas negative values represent less than expected growth. The robustness of the SGI chronology was tested. A frequently used assessment of the robustness of composite chronologies is the expressed population signal (EPS) (Wigley et al., 1984), which is given as:

$$EPS = \frac{n^* R_{bar}}{(n^* R_{bar} + (1 - R_{bar}))}$$

Where R_{bar} is the average of all correlations between pairs of SGI chronologies and n is the number of specimens used to construct the stacked chronology. $EPS > 0.85$ indicates that the variance of a single SGI chronology sufficiently expresses the common variance of all SGI series. All these analyses were carried out using COFECHA (Grissino-Mayer, 2001) and the R package dplR (Bunn, 2008).

Environmental Datasets

In order to reveal potential relationships between shell growth and local phytoplankton dynamics, SGI master chronology was compared with monthly satellite chlorophyll a measurements (1998–2015). The data were downloaded from the GlobColour website¹ and are weighted monthly averages of single-sensor products (SeaWiFS/MERIS/MODIS/VIIRS merged chlorophyll concentrations) over the area 46.6–47.3°N/56.0–56.6°W (i.e., waters surrounding the SPM archipelago within ca. 30 km).

Temperature measurements were obtained from oceanographic Station 27 (at 10, 20, 30, 50, 75, 100, 125, 150, and 175 m; 47.55°N, 52.583°W), the oldest regularly monitored site of the LC inshore branch (Figure 1). This historical hydrographic station located 7 km off St. John's Harbor in the Avalon channel provides more than 50 years of *in situ* measurements of coastal ocean parameters in monthly sampling resolution. Station 27 data are available from June 1946 onward. However, because of data gaps in the years 1946–1949 (more than 4 measurements/year missing), only data from 1950 onward were used in this study. The distance between Station 27 and SPM archipelago via ocean currents is about 400 km.

To test the effect of regional and local environmental conditions on shell growth, the master chronology was also compared to regional environmental datasets (Figure 1), namely the LC volume transport along the Tail of Grand Banks, the position of the Shelf Slope Front (SSF), the St Lawrence River fresh water runoff and the sea ice coverage off Newfoundland.

¹<http://hermes.acri.fr>

The LC volume transport along the Tail of Grand Banks from 1992 to 2013 at transect 226 (Han and Li, 2008) was compared to our shell growth master chronology, and is available at: <http://www.meds-sdmm.dfo-mpo.gc.ca/isdm-gdsi/azmp-pmza/climat/labrador/transport-eng.htm>. The SSF lies between cold fresh shelf water and warm slope water at the South (Gatien, 1976). Its latitudinal position was digitized from 1973 to present, between -65°W and -50°W at each 1° of longitude from sea surface temperature-based analysis charts of the Bedford institute, available at: <http://www.meds-sdmm.dfo-mpo.gc.ca/isdm-gdsi/azmp-pmza/climat/gulf-golfe/slope-plateau-eng.htm>. The monthly St Lawrence River fresh water runoff at Quebec City from 1914 to 2015 was also used and is available at: <http://www.meds-sdmm.dfo-mpo.gc.ca/isdm-gdsi/azmp-pmza/climat/basins-eng.asp?id=rivsum>. Finally, we compared SGI variations with sea ice coverage surface over the Newfoundland shelf (in km^2) from 1963–2016, reported on a monthly basis².

At a broader spatial scale, the SGI master chronology was also compared with annual climatic indices reflecting climate and ocean dynamics over the North Atlantic Ocean on a inter-decadal or multi-decadal time scale: the Atlantic Meridional Oscillation (AMO) (Schlesinger and Ramankutty, 1994), the North Atlantic Oscillation (NAO) (Hurrell, 1995), and the Sub-Polar Gyre (SPG) index (Häkkinen and Rhines, 2004).

The AMO is an index reflecting sea surface temperature variations in the North Atlantic. The positive (negative) AMO phase corresponds with positive (negative) SST anomalies over most of the North Atlantic basin (0°N – 65°N , 80°W – 0°E), with stronger anomalies in the subtropical region and weaker anomalies in the tropics. The dataset used in this study extends from 1870 to 2010 and is available at: <http://www.cgd.ucar.edu/cas/catalog/climind/AMO.html>.

The NAO is the difference in atmospheric pressure between Azores high pressures and Icelandic low pressures, which drive the westerlies. In this region, the negative (positive) phase of the NAO is related to lower (stronger) north-westerly winds, reduces (enhances) heat losses by the ocean, and deep convection in the Labrador Sea and sea ice cover over the Newfoundland shelf (Wanner et al., 2001). Several datasets on NAO are available and can differ significantly (even in the last decades) depending on the atmospheric data used (mainly their location) and their treatments. In this study, we used three datasets:

- The DFO (Canada) dataset covers 1895–2017 on a yearly basis and is available at: <http://www.meds-sdmm.dfo-mpo.gc.ca/isdm-gdsi/azmp-pmza/climat/nao-oan-eng.htm>
- CRU (University of East Anglia) from 1821 to present, now on a monthly and yearly basis and available at: <https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/nao/index.htm>
- NCEP reanalysis of NOAA from 1950 to present on a monthly basis, available at: ftp://ftp.cpc.ncep.noaa.gov/wd52dg/data/indices/nao_index.tim

The SPG time series used in this study come from Berx and Payne (2017) and cover the period 1992–2016 on a monthly

²<http://www.meds-sdmm.dfo-mpo.gc.ca/isdm-gdsi/azmp-pmza/climat/ice-glance/coverage-couverture-eng.htm>

basis. This index is based on maps of sea surface height. Its variability seems to be weakly dependent of the spatial domain and compares favorably with previous studies (Häkkinen and Rhines, 2009). Positive values of this index are associated with a strong sub-polar gyre circulation with a wide spread and a strong LC over the Labrador and northeastern Newfoundland Slope. In comparison, negative values of SPG index are associated with a weak sub-polar gyre and westward retraction and weak LC transport over the Labrador and northeastern Newfoundland Slope. The data set is available at: <https://data.marine.gov.scot/dataset/sub-polar-gyre-index>.

To assess the spatial correlation between SGI and North Atlantic hydrology, we used the gridded objective analysis of world ocean temperature (averaged from the surface to 100 m) of the UK Met Office Hadley centre EN4.2.1 (Good et al., 2013, with bias corrections from Levitus et al., 2009). This dataset has a spatial resolution of 1° , 42 vertical levels, and a monthly time step, and extends from 1900 to present. We decided to use only the last 66 years (1950–2015) because of the larger uncertainties of environmental measurements during the first half of the 20th century (Wolfe et al., 2019). These data are available at: https://www.metoffice.gov.uk/hadobs/en4/download-en4-2-1.html#l09_analyses.

Statistics

For comparisons between the master chronology and environmental datasets, the Pearson correlation was used. The commonly used alpha value of 0.05 was chosen as the threshold value for significance of the correlations. In some cases, correlations were performed using monthly averaged environmental variables given that hydrographic conditions during specific months can strongly influence annual bivalve growth. In addition, to consider water mass transit time between the SSF and SPM archipelago the correlations between *A. islandica* annual growth rate and SSF position at different longitudes were performed between August (Y-1) and June (Y).

RESULTS

Chronology Construction

The shell-based growth records of the 32 live-collected *A. islandica* specimens from surface waters (< 15 m) of SPM covered the time interval from 1850 to 2015 (Figure 3). The shortest and longest time series that were used to build the master chronology were 41 and 166 years, respectively. The average length of these 32 time series was 106.94 years ($1\sigma = 33.39$), and 23 were longer than 100 years. Shells had strongly synchronous detrended growth patterns among individuals, with wide increments between 1915 and 1955 and narrow increments from 1981 to 2015. Correlations between each detrended time series and the average of others were all positive and statistically significant ($p < 0.05$), with a mean of 0.537 (series intercorrelation). Average mean sensitivity calculated according to Eq. 2 in Biondi and Qeadan (2008) was 0.270. Since 1889

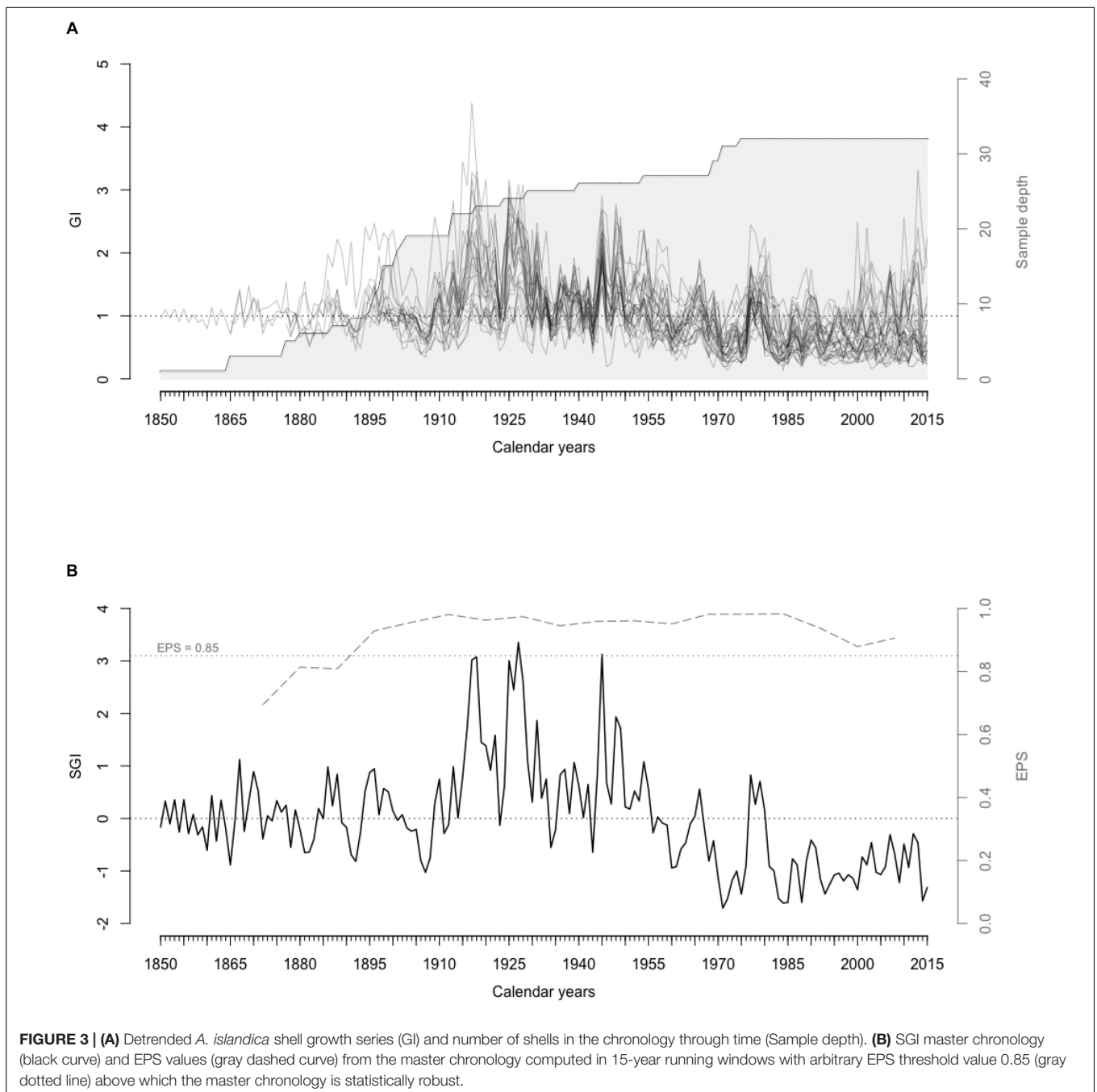


FIGURE 3 | (A) Detrended *A. islandica* shell growth series (GI) and number of shells in the chronology through time (Sample depth). **(B)** SGI master chronology (black curve) and EPS values (gray dashed curve) from the master chronology computed in 15-year running windows with arbitrary EPS threshold value 0.85 (gray dotted line) above which the master chronology is statistically robust.

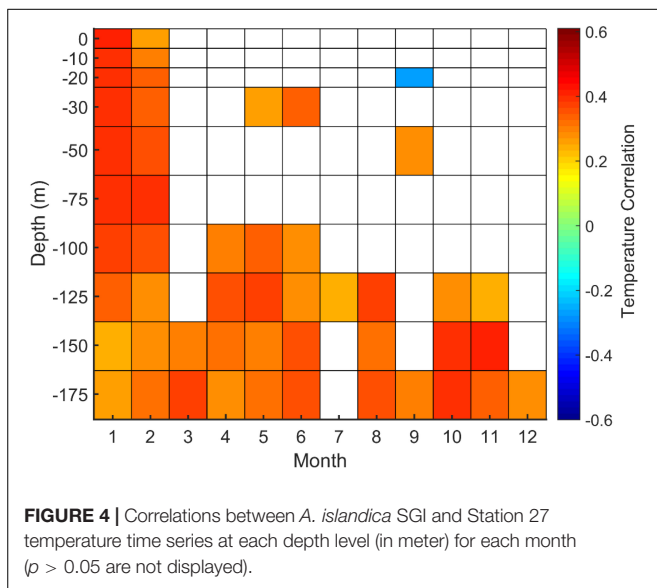
and until 2015, running EPS values (15-year windows with 8-year overlaps) remained above the critical threshold of 0.85 (Wigley et al., 1984; **Figure 3**).

Shell Growth Variability and Environmental Data

Correlation With Regional Environmental Datasets

Shell growth was positively correlated ($N = 18$, $r = 0.43$, $p < 0.05$) with mean local chlorophyll *a* concentration from April to October over the period 1998–2015.

The SPG western flank consists of the LC, which includes two branches, a main offshore branch and a smaller inshore one (Matthews, 1914; Smith et al., 1937). Station 27 located in the Avalon channel within the LC inshore branch provides the longest time series of hydrologic properties in this area. Correlations between SGI chronology and Station 27 temperature have been sought at each depth level monthly from 1950 to 2015 (**Figure 4**). Strong positive correlations were observed between shell growth and Station 27 temperature during January and February at all bathymetric levels and almost all year long below 100 m.



A key point for LC observation is the Tail of Grand Banks where westward transport (Sv) of the offshore LC branch along the slope has been calculated from 1992 to 2013. Strong positive correlations between shell SGI and winter transport (December, January, February) at the Tail of Grand Banks were found ($N = 22$, $r = 0.45$, $p < 0.05$) and ($N = 22$, $r = 0.64$, $p < 0.05$) when the series were linearly detrended (Figure 5).

The average latitudinal position of the SSF is between 42 and 43°N, and this latitude at each degree of longitude varies with season and year. At each longitude from 50 to 65°W, a time series of the monthly latitude of the SSF (with a minimum of three observations per month) is correlated with SGI. Correlations between growth rate and SSF latitudinal position were always negative (meaning that growth is favoured by a southward shift of SSF) and often significant (Figure 6). Between 60 and 50W, strong negative correlations occurred during the previous fall (October, November, and December) and spring (April, May, and June) to a lesser extent.

Correlation between detrended St Lawrence River runoff and SGI were not significant whatever the time lag (from 0 to 2 years).

Using sea ice cover monthly data over the Newfoundland shelf, a significant negative correlation with the master chronology was found from 1963 to 2015. The average correlation from January to June is ($N = 53$, $r = -0.4$, $p < 10^{-3}$), with a maximum in February ($N = 53$, $r = -0.46$, $p < 10^{-3}$) and minimum in June ($N = 53$, $r = -0.34$, $p < 10^{-3}$).

Correlation With Spatial Datasets

The spatial correlations between *A. islandica* SGI chronology and monthly near surface (average between surface and 100 m) temperature, from the UK Met Office Hadley centre EN4.2.1, are represented in Figure 7 for mid-winter (February), mid-spring (May), mid-summer (August), and mid-fall (November). Given the spatial heterogeneities of the environmental observations in the first half of the 20th century, the correlations were calculated only for the last 66 years (1950–2015). The most striking features

were the strong positive correlations with temperature, which cover a large area in the NE of Newfoundland and south of Greenland, encompassing the Labrador and Irminger seas (Figure 7). This area broadly delineates the SPG.

Correlation With Global Climatic Indices (AMO, NAO, SPG)

The correlation between SGI (10-year running mean) and AMO dataset from the UCAR series (1870–2011) was significant ($N = 142$, $r = 0.34$, $p < 0.05$). Even, if we do not find any correlations between our master chronology and the full CRU NAO time series, a weak negative correlation was found between our master chronology and the full DFO NAO series ($N = 120$, $r = -0.16$, $p < 0.1$), this correlation being slightly higher ($N = 120$, $r = -0.23$, $p < 0.05$) if we smooth the series over 3 years, as suggested by Petrie (2007) results which showed that the persistence of the same NAO phase for at least 2 years is likely to have a stronger influence on environmental conditions on the Newfoundland-Labrador shelf. Weak negative correlations were found between SGI master chronology and short NAO time series (1950–2015) from the NCEP ($N = 66$, $r = -0.36$, $p < 0.05$), United Kingdom ($N = 66$, $r = -0.28$, $p < 0.05$), and DFO ($N = 66$, $r = -0.36$, $p < 0.05$) datasets. *A. islandica* SGI chronology was negatively correlated ($N = 24$, $r = -0.56$, $p < 0.05$) with the annual SPG index from Berx and Payne (2017) over the period 1992–2015.

DISCUSSION

The initial objective of this study was to assess the potential of *A. islandica* from SPM for paleo-environmental reconstructions. Sclerochronological analysis of our shells provided a statistically robust SGI master chronology and allowed us to test its potential as an environmental proxy for multiscale past climatic and hydrographic variabilities.

Chronology

Obtaining a synchronous growth signal within a population is key to evaluate if individuals are consistently responding to common external factors (e.g., Douglas, 1920; Mette et al., 2016). This study demonstrated that shell growth of contemporaneous individuals of *A. islandica* from SPM shallow waters (<15 m) was highly synchronous based on EPS, the criterion for signal strength. According to Wigley et al. (1984), EPS values > 0.85 indicate that the growth signal in a chronology sufficiently represents the whole population signal. In our study, EPS values were > 0.85 from 1889 to 2015. Moreover, series inter-correlation (0.537) and mean sensitivity (0.270) were fully comparable with those observed in other bivalve, fish, and tree species studies (e.g., Black et al., 2005; Helama et al., 2007). In addition, the potential application of this chronology for paleo-environmental research is enhanced because the specimens came from the coastal waters off southern Newfoundland, an excellent site for capturing changes in North Atlantic climate and oceanography (e.g., Pearce et al., 2013). SPM lies in the boundary zone between the North Atlantic subpolar and subtropical gyres, an important

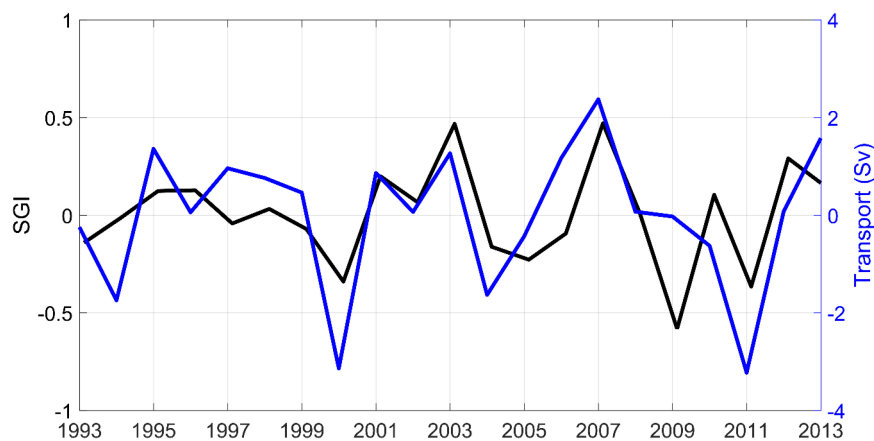


FIGURE 5 | The blue curve represents detrended westward transport at the Tail of the Grand Banks (in Sv, denoted Tail of GB on **Figure 1**) in winter (December, January, and February). The black curve corresponds to *A. islandica* detrended SGI.

site of water mixing (e.g., Pearce et al., 2013; Sheldon et al., 2016) and one of the most rapidly warming areas on earth (Belkin, 2009; Saba et al., 2016). For these reasons, this region seems to be perfect for studying past environmental variations in the uppermost ca. 20 m of the ocean, which directly interacts with the atmosphere and controls weather and climate phenomena (Wanner et al., 2001). Despite the relevance of investigating the growth dynamics of a given species close to the limits of its ecological distribution, to our knowledge, this *A. islandica* growth chronology is the northernmost and shallowest of the western North Atlantic.

Correlations With Environmental Parameters

The strength of the common growth signal expressed by *A. islandica* from SPM indicated that our SGI chronology was expressing environmental variability. Several studies have shown that *A. islandica* growth is predominantly governed by temperature and food quantity and quality, in varying proportions depending on their geographical origin (Witbaard et al., 1997; Butler et al., 2009; Wanamaker et al., 2012; Marali and Schöne, 2015; Mette et al., 2016; Ballesta-Artero et al., 2017). They also reveal that local temperature variability explains less shell growth changes than food supply and quality do (see Schöne, 2013, for a review). However, temperature seems to regulate the cross-shelf distribution of *A. islandica*, with 6–16°C optimal, and temperatures above 16°C during summer months limit its distribution (Cargnelli et al., 1999). This species is a shallow infaunal filter feeder (Cargnelli et al., 1999) that mainly consumes phytoplankton and organics detritus (Morton, 2011).

The total absence of *in situ* marine environmental data near or around SPM led us to compare our *A. islandica* growth chronology with locally observed satellite data. Although we observed a statistically significant positive correlation between the growth of *A. islandica* in SPM and mean local chlorophyll *a* concentration from April to October over the period 1998–2015 we did not find any correlations between satellite measurements

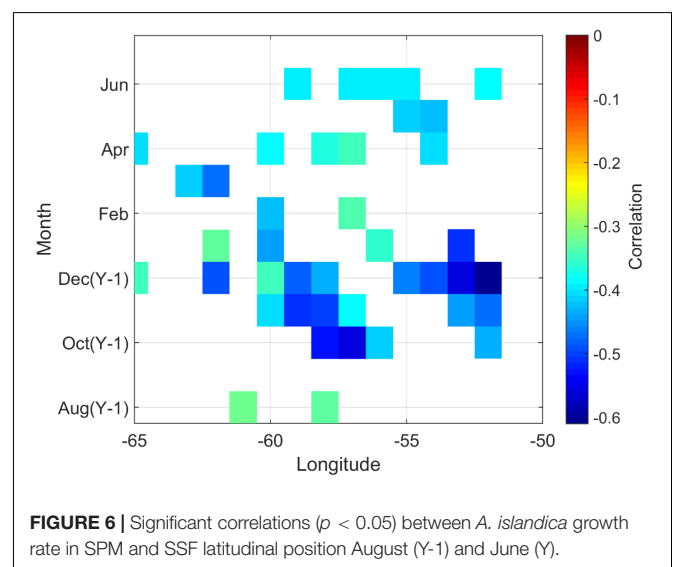


FIGURE 6 | Significant correlations ($p < 0.05$) between *A. islandica* growth rate in SPM and SSF latitudinal position August (Y-1) and June (Y).

of SST at SPM and our master chronology. These local results seem to show that *A. islandica* growth in SPM is more sensitive to changes in primary productivity than to local SST variations, although we cannot exclude biases related to the proximity of the coast with respect to pixel size. However, the short time period covered by these satellite-based chlorophyll *a* time series led us to investigate other environmental variables spanning longer time periods at a broader geographical scale which are an indirect reflection of phytoplankton production in SPM surface water.

Therefore, our goal was to identify the environmental drivers that can explain the inter-annual to inter-decadal variations in *A. islandica* growth over the last 160 years in SPM by inferring potential links between different oceanographic parameters variability and local nutrient availability and primary production. Our approach uses environmental datasets sourced from observations as much as possible because climatic indices arising from coupled climate models are rarely successful in

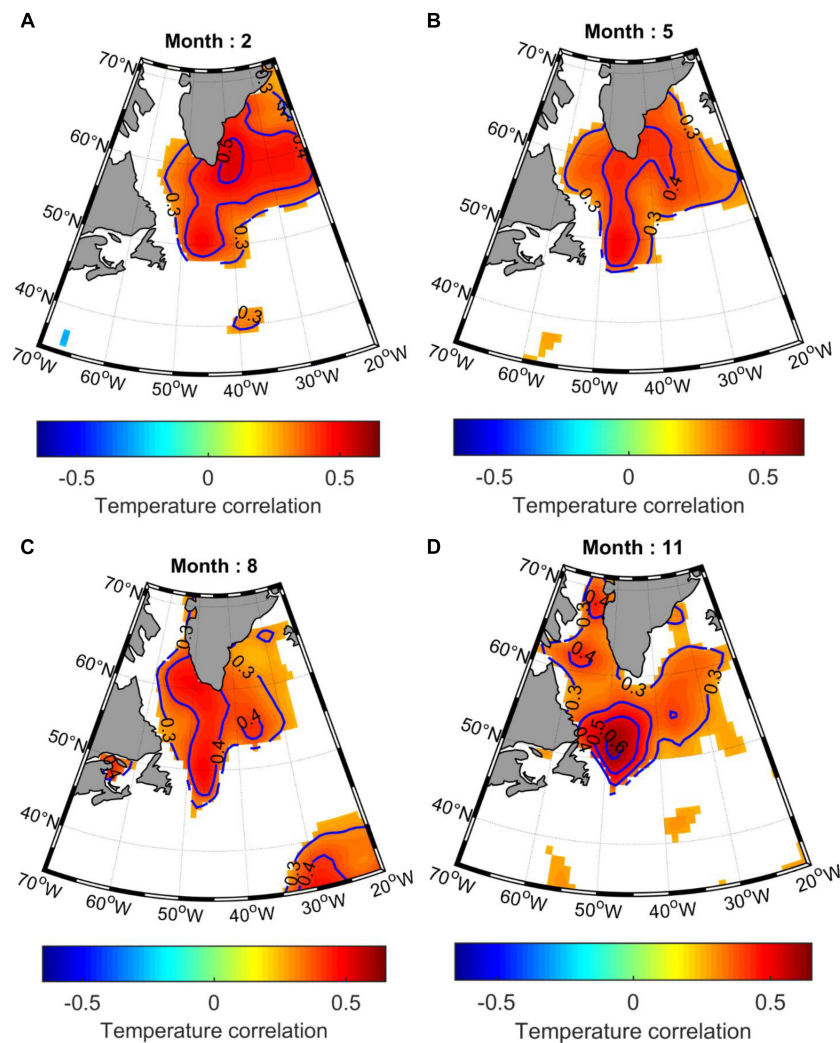


FIGURE 7 | Spatial Pearson correlations between *A. islandica* SGI and detrended monthly near surface (0–100 m) temperature, from the UK Met Office Hadley centre EN4.2.1, represented for (A) mid-winter (February), (B) mid-spring (May), (C) midsummer (August), and (D) mid-fall (November). Only significant ($p < 0.05$) correlation coefficients are represented.

accurate reproduction of large spatial scale climatic indices (Pyrina et al., 2017). First, we have chosen to look at the influence of large-scale climatic and oceanographic indices on the dynamics of the northern part of the Labrador Sea, which controls the strength of the LC in the offshore and inner branches off Newfoundland (tracked by station 27 physical parameters, sea ice coverage, Tail of the Grand Banks transport and SSF position), and their subsequent potential influence on the local (SPM) nutrient availability and primary production.

We sought correlations of *A. islandica* growth in SPM with AMO and NAO indices which strongly influence marine ecosystem structure (e.g., Carroll et al., 2014). The NAO index varies at inter-decadal time scale (Hurrell, 1995) whereas the AMO has longer periods about 60–80 years (Schlesinger and Ramankutty, 1994; Moore et al., 2017). Both indices are closely linked through complex ocean-atmosphere interactions. At SPM, *A. islandica* growth was significantly and positively correlated

with the AMO and negatively related with the NAO. These results indicate that part of the growth variability may be explained by low-frequency climate variations. The positive relationship between SGI and AMO seems to indicate that *A. islandica* enhanced growth in SPM correspond with AMO warm phases. Moreover, SGI and NAO showed a negative correlation which indicates that NAO negative phases correspond to enhanced shell growth in SPM. As shown by Petrie (2007), negative anomalies of NAO lead to warmer bottom temperature over the Newfoundland and eastern Scotian shelf; a finding consistent with several observational and modeling studies suggesting that the positive (negative) phases of the AMO, led to more frequent negative (positive) phases of the NAO (e.g., Hodson et al., 2014; Peings and Magnusdottir, 2014, 2016). In this region, the negative phase of the NAO is related to lower north-westerly winds, reduced heat losses by the ocean, and deep convection in the Labrador Sea and sea ice cover over the Newfoundland

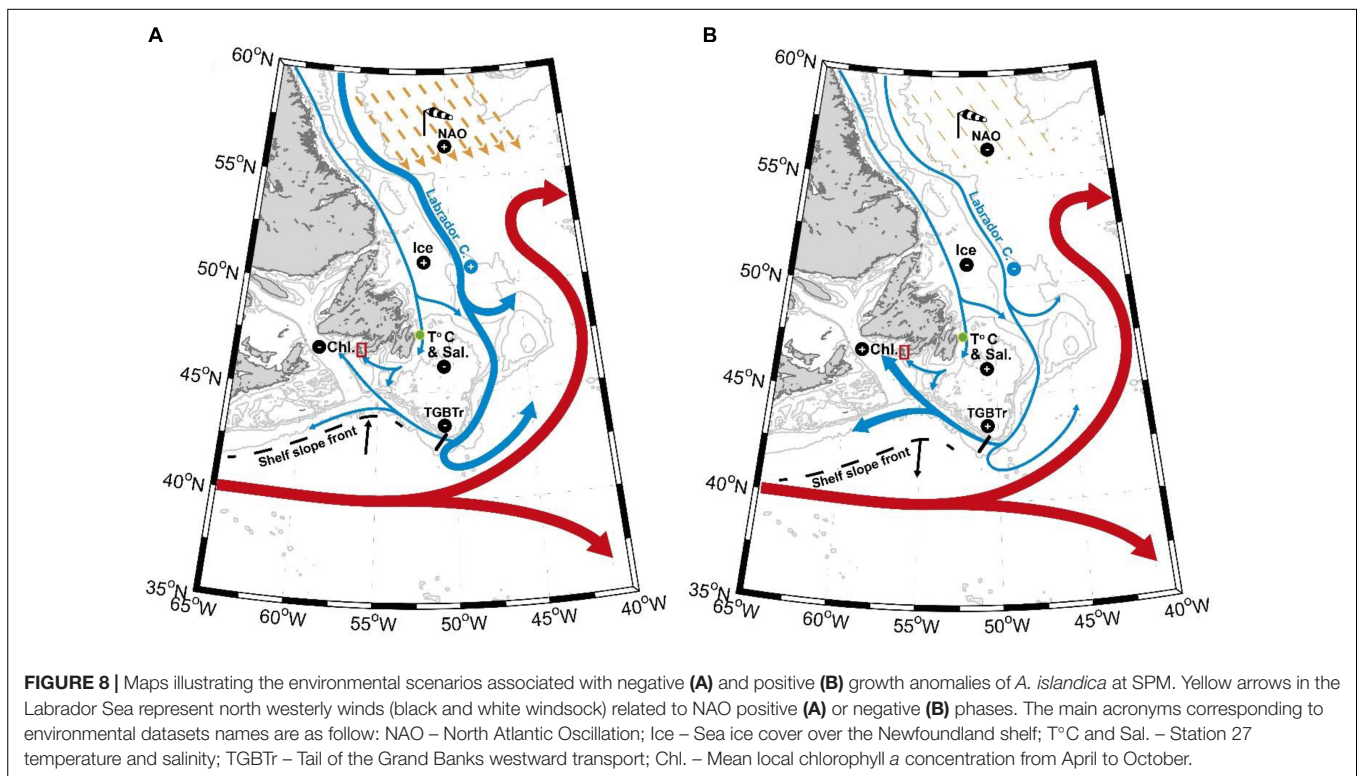
shelf (Wanner et al., 2001). This is again coherent with the strong negative correlation between sea ice cover and *A. islandica* growth in SPM, as well as the positive correlation observed between the winter temperature at Station 27 and our SGI master chronology.

This result seems to be confirmed by positive spatial correlations between *A. islandica* SGI from SPM and temperature within the SPG extent all year long (Figure 7) suggesting that enhanced growth rates of *A. islandica* in SPM correlates with a warmer SPG. This finding led us to further explore SPG dynamics and its influence on water properties around SPM. The significant negative correlation observed between SPG index and *A. islandica* growth rates in SPM seems to have the same implications as temperature spatial correlations and raises the question of SPG dynamics. The SPG western flank consists of the LC. The LC flows southward west of the SPG and its spatiotemporal structure along the Labrador coast and over the Grand Banks is complex. On the Newfoundland shelf, it has two branches: a main offshore branch flowing south and feeding the SPG and a much smaller inshore branch (about 10 times smaller flow rates) that flows over the Labrador shelf and spreads along the Newfoundland coast over the Grand Banks (e.g., Matthews, 1914; Smith et al., 1937; Petrie and Anderson, 1983; Lazier and Wright, 1993; Han et al., 2014; Wang et al., 2015). In terms of nutrients, the LC transports Arctic water particularly rich in nitrate, phosphate, and especially silicate to subarctic regions (Torres-Valdés et al., 2013; Hátún et al., 2017). In the subpolar North Atlantic, silicate is the main limiting nutrient for diatom growth (Allen et al., 2005), which seems to be an important food source for *A. islandica*. For example, Witbaard (1996) linked the period of *A. islandica* low growth rates with a period of low diatom abundance in Fladen Ground (Scotland). Based on this observation, we could expect a positive correlation between the SPG strength and *A. islandica* SGI in SPM. However, the opposite is highlighted here. This is explained by an important finding in Han et al. (2014) suggesting that the surface LC passing the Tail of the Grand Banks and reaching the southwestern Newfoundland (including SPM) and the Scotian Slope is out of phase with the LC strength over the Labrador and northeastern Newfoundland Slope.

This possibility led us to investigate the Tail of the Grand Banks circulation (Figure 1) which was already known to affect the SPM region under certain conditions (Petrie and Drinkwater, 1993; Peterson et al., 2017). A part of the offshore branch of LC that follows the continental slope retroflexes to the east, joining the North Atlantic Current before reaching the Tail end of the Grand Banks (Fratantoni and McCartney, 2009). The remaining LC branch flows westward after the Tail of the Grand Banks at about 15 to 25 cm/s along the shelf break (Petrie and Anderson, 1983). It then turns northward, toward Cabot Strait and may spread around the SPM region. These observations are corroborated by Urrego-Blanco and Sheng (2014) in a modeling study showing that this northward flow affects the eastern side of the Laurentian channel. This transport at the Grand Banks tail was calculated for 1992 to 2013 and found to correlate positively with *A. islandica* SGI. This result seems to indicate that *A. islandica* growth in SPM increases with westward volume

transport. This current bringing nutrient rich water from the LC (Torres-Valdés et al., 2013; Hátún et al., 2017) toward the SPM region and through the Laurentian Channel (Urrego-Blanco and Sheng, 2014). Offering further evidence of the role of this route is the latitudinal location of the SSF south of the Newfoundland shelf, around 43°N. In this region, the SSF lies between cold fresh shelf water and warm slope water at the south (Gatien, 1976). The monthly mean position of SSF (Figure 1) as a function of longitude south of SPM (between 55 and 60°W) is around 43°N (about 4° off the SPM region). At a northward speed over the western part of the Grand Banks and in the eastern Laurentian channel of 2 cm/s to 20 cm/s (Greenberg and Petrie, 1988; Urrego-Blanco and Sheng, 2014), the transit time between the front and SPM region will vary from 20 to 200 days. This pattern justifies assessing the correlation between growth rate and SSF position with negative lag of 0 to 1 year (SSF position leads). Correlations between *A. islandica* growth and SSF positions were always negative, meaning that a northward shift of warm slope water leads to decreased *A. islandica* shell growth in SPM. The positive correlation between shell growth and westward transport and negative correlation between shell growth and northward extension of the SSF could be explained by the recent study of Peterson et al. (2017). They showed that the “SSF is the surface expression of the southwestward extension of the Labrador Current.” This suggests that the more the LC flows west, the more *A. islandica* grows in SPM. Similar relationships between NAO, SSF position, and LC westward transport at the tail of the Grand Banks have also been found by Han et al. (2014). Indeed, this study showed that between 1992 and 2012, as the NAO weakens in general, the LC in the north becomes weaker in strength but extends equatorward, passing the tail of the Grand Banks. At the same time, the southward shift of the SSF allows the penetration of LC nutrient rich water south of the Newfoundland shelf (including SPM region) and into the Scotian Slope region.

The LC inner branch dynamics and its influence on *A. islandica* growth in SPM remains to be addressed. On the northern Newfoundland shelf, around 48°30–49°30N, a sizeable portion of this inner branch strongly bifurcates to the east joining the offshore, shelf break, branch (Wu et al., 2012; Wang et al., 2015). Southward, the inshore branch water transport along the Avalon Peninsula weakens and flows westward along the Newfoundland coast. Over the Grand Banks, between the two main branches, the flow is rather weak, generally flowing southeast-ward and is not fully understood (Petrie and Anderson, 1983; Han et al., 2008; Urrego-Blanco and Sheng, 2014; Brickman et al., 2016). The positive correlations between *A. islandica* SGI and winter temperature at different bathymetric levels in Station 27 seem to confirm that a warmer LC inshore branch during winter enhances *A. islandica* growth in SPM. This result seems consistent with our previous findings, as warmer winter conditions on the Newfoundland shelf are related to NAO negative phase (Wanner et al., 2001), stronger LC flowing equatorward passing the Tail of the Grand Banks (Han et al., 2014), southward shift of the SSF (Peterson et al., 2017) allowing penetration of LC nutrient rich water into SPM region. The lack of correlations between our chronology and Station 27 temperatures above 100 m depth from March to December



(stratified period) is quite certainly related to local (Eastern Newfoundland) atmospheric phenomena which are probably not the same as at SPM. Whereas, below 100 m we should track mainly the LC inshore branch parameters. As assumed by Pepin et al. (2017), warmer winter conditions can increase the background biomass of phytoplankton, but the lack of data on primary production does not enable us from going further and linking *A. islandica* growth at SPM to nutrient concentrations and phytoplankton dynamics on the eastern Newfoundland shelf. The correlation time lag between Station 27 environmental parameters and *A. islandica* SGI in SPM could be explained by current speed. Indeed, the distance between Station 27 and SPM is about 400 km via ocean route; assuming a mean current speed of 10 cm/s, as shown by (Han et al., 2008; Wang et al., 2015), some part of this water could spread into the SPM region about 2 months later in March or April, at the time of the first spring bloom. Recent work on SPM hydrodynamics (Lazure et al., 2018) has shown very strong near-diurnal (25.82 h) current and bottom temperature oscillations, from mid-spring to fall that correspond to cyclic bottom water upwelling associated to a tidal coastal trapped wave. These oscillations could contribute to coastal waters nutrient enrichment by mixing rich bottom waters with surface waters in the photic zone. While the seasonality of the coastal branch differs from that of the offshore branch (Han et al., 2008; Wang et al., 2015), interannual variability of inshore branch transport remains poorly known and cannot be fully described with our data sets.

The lack of correlation between St Lawrence River runoff and *A. islandica* SGI reinforces our hypothesis that the source of *A. islandica* growth variability in SPM is mostly a function

of hydrological conditions on the Newfoundland and Labrador shelves. The main reason explaining this lack of correlation is probably related to the fact that fresh water from St Lawrence River flows out along the western side of Cabot Strait and spreads over the Scotian shelf (e.g., Wu et al., 2012; Brickman et al., 2016; Richaud et al., 2016; Rutherford and Fennel, 2018), explaining the limited impact of this water mass on our study site.

This study demonstrates that understanding a local ecological response to environmental variability can provide insight into global, regional and local hydro-climatic forcing and interactions. In view of our results, it seems that *A. islandica* shell growth anomalies in SPM are mostly controlled by local primary production. However, the lack of past marine environmental records near or around SPM led us to investigate the influence of global and regional phenomena on *A. islandica* growth and indirectly on archipelago's waters primary production. All these results previously discussed are summarized in **Figure 8** as follow. Positive (negative) phases of NAO mostly occur during AMO negative (positive) periods leading to colder (warmer) conditions of the LC inshore branch (Station 27) and to increased (decreased) offshore LC transport along the northeast Newfoundland shelf break. This is clarified by the spatial pattern of correlation between *A. islandica* shell growth records and large scale SST variability encompassing the path of the SPG suggesting that a SPG expansion (contraction) is associated to decreased (increased) westward transport at the Grand Bank Tail, northward (southward) shifts of the SSF, and finally decreased (increased) primary production in SPM inducing negative (positive) local *A. islandica* shell growth anomalies. These results highlight the importance of environmental information

contained in coastal *A. islandica* shells from SPM to address larger questions of the dynamics and history of North Atlantic marine hydroclimate variability. While it is not yet possible to ascribe a single easily identifiable driver of shell growth in this region, further physiological studies are needed to calibrate this paleo environmental proxy and refine our analysis. Additional geochemical analysis of *A. islandica* shells (e.g., Ba/Ca or Li/Ca as primary production proxies) could also be useful to disentangle the highly complex relationships existing between shell growth of *A. islandica* and multi-scale oceanographic parameters. These findings should be taken into account in subsequent studies involving dead collected shells, which may in the future be successfully cross dated with our absolutely dated master chronology. This could potentially extend our paleo environmental records of several centuries in SPM and provide us an indirect reflection of past North Atlantic basin and regional environmental conditions through their influence on local *A. islandica* growth.

DATA AVAILABILITY

The datasets generated for this study are available on request to the corresponding author.

ETHICS STATEMENT

All *Arctica islandica* were handled with respect to the animal welfare. Field sampling was carried out in accordance with the general governmental regulations. No endangered or protected species were involved.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

PP, PL, JT, and LC conceived the project, and designed and organized the field studies. PP, VS, and JD performed the

sclerochronological laboratory and measurement work. PL, PP, and SD carried out the data analysis, interpreted the results, and wrote the manuscript with contributions from JT, LC, and PA.

FUNDING

This work was supported by the EC2CO program MATISSE of the CNRS INSU, the Cluster of Excellence LabexMER, and the LIA BeBEST CNRS INEE. This research was carried out as part of the Ph.D. thesis of PP at the University of Western Brittany with a French Ministry of Higher Education and Research grant.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the LEMAR (UMR 6539) Secretariat team (Anne-Sophie Podeur, Geneviève Cohat, and Yves Larssonneur) for their invaluable assistance during the administrative preparation of the field trip associated with this publication. We also thank the DTAM divers' crew (Yoann Busnot, Luc Thillais, and Jean-Marc Derouet) for their help during *A. islandica* sampling off Miquelon Island. We are sincerely grateful to the Club Nautique Saint-Pierrais for renting their boat and especially to its president, Stephane Salvat, for his incredible availability and kindness. In addition, we express our sincere gratitude to Herlé Goragner, IFREMER delegate in SPM, for his help with local authorisations and logistics. We also thank Eric Dabas for his technical assistance during sclerochronological sample preparation and Sébastien Hervé for conceiving **Figures 1, 8**. We also thank Prof. J. M. Guarini for the age detrending model conception, and Dr. B. Petrie (DFO) and Dr. G. Han (DFO) for their very useful discussion on the regional oceanography. This manuscript greatly benefited from very useful comments made by the two reviewers.

REFERENCES

- Allen, J. T., Brown, L., Sanders, R., Moore, C. M., Mustard, A., Fielding, S., et al. (2005). Diatom carbon export enhanced by silicate upwelling in the northeast Atlantic. *Nature* 437, 728–732. doi: 10.1038/nature03948
- Ballesta-Artero, I., Witbaard, R., Carroll, M. L., and Van der Meer, J. (2017). Environmental factors regulating gaping activity of the bivalve *Arctica islandica* in Northern Norway. *Mar. Biol.* 164:116. doi: 10.1007/s00227-017-3144-7
- Belkin, I. M. (2009). Rapid warming of large marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 81, 207–213. doi: 10.1016/j.pocean.2009.04.011
- Berx, B., and Payne, M. R. (2017). The sub-polar gyre index - a community dataset for application in fisheries and environment research. *Earth Syst. Sci. Data* 9, 259–266. doi: 10.5194/essd-9-259-2017
- Biondi, F., and Qeadan, F. (2008). Inequality in paleorecords. *Ecology* 89, 1056–1067. doi: 10.1890/07-0783.1
- Black, B. A., Boehlert, G. W., and Yoklavich, M. M. (2005). Using tree-ring crossdating techniques to validate annual growth increments in long-lived fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62, 2277–2284. doi: 10.1139/f05-142
- Bohm, E., Lippold, J., Gutjahr, M., Frank, M., Blaser, P., Antz, B., et al. (2015). Strong and deep Atlantic meridional overturning circulation during the last glacial cycle. *Nature* 517, 73–76. doi: 10.1038/nature14059
- Bonitz, F., Andersson, C., Trofimova, T., and Hátún, H. (2018). Links between phytoplankton dynamics and shell growth of *Arctica islandica* on the Faroe Shelf. *J. Mar. Syst.* 179, 72–87. doi: 10.1016/j.jmarsys.2017.11.005
- Brickman, D., Wang, Z., and DeTracey, B. (2016). Variability of current streams in Atlantic Canadian waters: a model study. *Atmos. Ocean* 54, 218–229. doi: 10.1080/07055900.2015.1094026
- Bunn, A. G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26, 115–124. doi: 10.1016/j.dendro.2008.01.002
- Butler, P. G., Richardson, C. A., Scourse, J. D., Wanamaker, A. D. Jr., Shammon, T. M., and Bennel, J. D. (2009). Marine climate in the Irish Sea: analysis of a 489-year marine master chronology derived from growth increments in the shell of the clam *Arctica islandica*. *Quat. Sci. Rev.* 29, 1614–1632. doi: 10.1016/j.quascirev.2009.07.010
- Butler, P. G., Wanamaker, A. D. Jr., Scourse, J. D., Richardson, C. A., and 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. Palaeoecol.* 373, 141–151. doi: 10.1016/j.palaeo.2012.01.016
- Cargnelli, L. M., Griesbach, S. J., Packer, D. B., and Weissberger, E. (1999). *Ocean Quahog, Arctica Islandica, Life History and Habitat Characteristics*. NOAA Technical Memorandum NMFS-NE-148. Woods Hole, MA: U.S. Department of Commerce, 1–12.

- Carroll, M. L., Ambrose, W. G.Jr., Locke, W. L., Ryan, S. K., and Johnson, B. J. (2014). Bivalve growth rate and isotopic variability across the Barents Sea Polar Front. *J. Mar. Syst.* 130, 167–180. doi: 10.1016/j.jmarsys.2013.10.006
- Chapman, D. C., and Beardsley, R. C. (1989). On the origin of shelf water in the middle Atlantic bight. *J. Phys. Oceanogr.* 19, 384–391. doi: 10.1175/1520-04851989019<0384:OTOOSW>2.0.CO;2
- David, P., Delay, B., Berthou, P., and Jarne, P. (1995). Alternative models for allozyme-associated heterosis in the marine bivalve *Spisula ovalis*. *Genetics* 139, 1719–1726.
- Delworth, T. L., Clark, P. U., Holland, M., Johns, W. E., Kuhlbrodt, T., Lynch-Stieglitz, J., et al. (2008). *The Potential for Abrupt Change in the Atlantic Meridional Overturning Circulation. Abrupt Climate Change*. Reston, VA: U.S. Geological Survey, 117–162.
- Douglas, A. E. (1920). Evidence of climatic effects in the annual rings of trees. *Ecology* 1, 24–27.
- Dunca, E., Mutvei, H., Göransson, P., Mörth, C. M., Schöne, B. R., Whitehouse, M. J., et al. (2009). Using ocean quahog (*Arctica islandica*) shells to reconstruct palaeoenvironment in Öresund, Kattegat and Skaggeak, Sweden. *Int. J. Earth Sci.* 98, 3–17. doi: 10.1007/s00531-008-0348-6
- Fratantoni, P. S., and McCartney, M. S. (2009). Freshwater export from the Labrador current to the North Atlantic current at the Tail of the Grand Banks of Newfoundland. *Deep-Sea Res.* 57, 258–283. doi: 10.1016/j.dsr.2009.11.006
- Gatien, M. G. (1976). Study in slope water region south of Halifax. *J. Fish. Res. Board Can.* 33, 2213–2217. doi: 10.1139/f76-270
- Good, S. A., Martin, M. J., and Rayner, N. A. (2013). EN4: quality controlled ocean temperature and salinity profiles and monthly objective analyses with uncertainty estimates. *J. Geophys. Res. Oceans* 118, 6704–6716. doi: 10.1002/2013jc009067
- Greenberg, D. A., and Petrie, B. D. (1988). The mean barotropic circulation on the Newfoundland shelf and slope. *J. Geophys. Res. Oceans* 93, 15541–15550.
- Grissino-Mayer, H. D. (2001). Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Res.* 57, 205–221.
- Häkkinen, S., and Rhines, P. B. (2004). Decline of subpolar North Atlantic circulation during the 1990s. *Science* 304, 555–559. doi: 10.1126/science.1094917
- Häkkinen, S., and Rhines, P. B. (2009). Shifting surface currents in the northern North Atlantic Ocean. *J. Geophys. Res. Oceans* 114:C04005. doi: 10.1029/2008JC004883
- Halfar, J., Hetzinger, S., Adey, W., Zack, T., Gamboa, G., Kunz, B., et al. (2011). Coralline algal growth-increment widths archive North Atlantic climate variability. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 302, 71–80. doi: 10.1016/j.palaeo.2010.04.009
- Han, G., Chen, N., and Ma, Z. (2014). Is there a north-south phase shift in the surface Labrador current transport on the interannual-to-decadal scale? *J. Geophys. Res. Oceans* 119, 276–287. doi: 10.1002/2013JC009102
- Han, G., and Li, J. (2008). Sea level and geostrophic current features from tandem TOPEX/Poseidon-Jason data in the Newfoundland offshore. *Int. J. Remote Sens.* 29, 265–280. doi: 10.1080/01431160701271982
- Han, G., Lu, Z., Wang, Z., Helbig, J., Chen, N., and de Young, B. (2008). Seasonal variability of the Labrador current and shelf circulation off Newfoundland. *J. Geophys. Res.* 113:C10013. doi: 10.1029/2007JC004376
- Hátún, H., Azetsu-Scott, K., Somavilla, R., Rey, F., Johnson, C., Mathis, M., et al. (2017). The subpolar gyre regulates silicate concentrations in the North Atlantic. *Sci. Rep.* 7:14576. doi: 10.1038/s41598-017-14837-4
- Helama, S., Schöne, B. R., Kirchhefer, A. J., Nielsen, K., Rodland, D. L., and Janssen, R. (2007). Compound response of marine and terrestrial ecosystems to varying climate: pre-anthropogenic perspective from bivalve shell growth increments and tree-rings. *Mar. Environ. Res.* 63, 185–199. doi: 10.1016/j.marenvres.2006.08.003
- Hodson, D. L. R., Robson, J. I., and Sutton, R. T. (2014). An anatomy of the cooling of the North Atlantic Ocean in the 1960s and 1970s. *J. Clim.* 27, 8229–8243. doi: 10.1175/JCLI-D-14-00301.1
- Hurrell, J. W. (1995). Decadal trends in the North-Atlantic Oscillation - regional temperatures and precipitation. *Science* 269, 676–679. doi: 10.1126/science.269.5224.676
- Jones, D. S. (1980). Annual cycle of shell growth increment formation in two continental shelf bivalves and its paleoecologic significance. *Paleobiology* 6, 331–340. doi: 10.1017/S0094837300006837
- Kerr, R. A. (2005). Atlantic climate pacemaker for millennia past, decades hence? *Science* 309, 41–43. doi: 10.1126/science.309.5731.41
- Lazier, J. R. N., and Wright, D. G. (1993). Annual velocity variations in the Labrador current. *J. Phys. Oceanogr.* 23, 659–678. doi: 10.1175/1520-0485(1993)023<0659:avvilt>2.0.co;2
- Lazure, P., Le Cann, B., and Bezaud, M. (2018). Large diurnal bottom temperature oscillations around the Saint Pierre and Miquelon archipelago. *Sci. Rep.* 8:13882. doi: 10.1038/s41598-018-31857-w
- Levitov, S., Antonov, J. I., Boyer, T. P., Locarnini, R. A., Garcia, H. E., and Mishonov, A. V. (2009). Global ocean heat content 1955–2008 in light of recently revealed instrumentation problems. *Geophys. Res. Lett.* 36:L07608. doi: 10.1029/2008GL037155
- Linnaeus, C. (1767). *Systema Naturae Sive Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis, Tomus 1*, 212th Edn. Holmiae: Laurentii Salvii, 533–1327.
- Liu, W., Xie, S.-P., Liu, Z., and Zhu, J. (2017). Overlooked possibility of a collapsed Atlantic meridional overturning circulation in warming climate. *Sci. Adv.* 3:e1601666. doi: 10.1126/sciadv.1601666
- Lozier, M. S., Li, F., Bacon, S., Bahr, F., Bower, A. S., Cunningham, S. A., et al. (2019). A sea change in our view of overturning in the subpolar North Atlantic. *Science* 363, 516–521. doi: 10.1126/science.aau6592
- Marali, S., and Schöne, B. R. (2015). Oceanographic control on shell growth of *Arctica islandica* (Bivalvia) in surface waters of Northeast Iceland implications for paleoclimate reconstructions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 420, 138–149. doi: 10.1016/j.palaeo.2014.12.016
- Marchitto, T. M.Jr., Jones, G. A., Goodfriend, G. A., and Weidman, C. R. (2000). Precise temporal correlation of Holocene mollusk shells using sclerochronology. *Quat. Res.* 53, 236–246. doi: 10.1006/qres.1999.2107
- Matthews, D. J. (1914). Hydrographical observations in the Labrador current in 1913. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 10, 515–517. doi: 10.1017/s0025315400008298
- Mette, M. J., Wanamaker, A. D.Jr., Carroll, M. L., Ambrose, W. G.Jr., and Retelle, M. J. (2016). Linking large-scale climate variability with *Arctica islandica* shell growth and geochemistry in northern Norway. *Limnol. Oceanogr.* 61, 748–764. doi: 10.1002/lno.10252
- Moore, G. W. K., Halfar, J., Majeed, H., Adey, W., and Kronz, A. (2017). Amplification of the Atlantic multidecadal oscillation associated with the onset of the industrial-era warming. *Sci. Rep.* 7:40861. doi: 10.1038/srep40861
- Morton, B. (2011). The biology and functional morphology of *Arctica islandica* (Bivalvia: Arctidae): a gerontophilic living fossil. *Mar. Biol. Res.* 7, 540–553. doi: 10.1080/17451000.2010.535833
- Nicol, D. (1951). Recent species of the veneroid pelecypod *Arctica*. *J. Washington Acad. Sci.* 41, 102–106.
- Pearce, C., Seidenkrantz, M., Kuijpers, A., Massé, G., Reynisson, N. F., and Kristiansen, S. M. (2013). Ocean lead at the termination of the Younger Dryas cold spell. *Nat. Commun.* 4:1664. doi: 10.1038/ncomms2686
- Peings, Y., and Magnusdottir, G. (2014). Forcing of the wintertime atmospheric circulation by the multidecadal fluctuations of the North Atlantic Ocean. *Environ. Res. Lett.* 9:061001. doi: 10.1088/1748-9326/9/3/034018
- Peings, Y., and Magnusdottir, G. (2016). Wintertime atmospheric response to Atlantic multidecadal variability: effect of stratospheric representation and ocean-atmosphere coupling. *Clim. Dyn.* 47, 1029–1047. doi: 10.1007/s00382-015-2887-4
- Pepin, P., Maillet, G., Fraser, S., Doyle, G., Robar, A., Shears, T., et al. (2017). *Optical, Chemical, and Biological Oceanographic Conditions on the Newfoundland and Labrador Shelf During 2014–2015*. Ottawa: Fisheries and Oceans Canada, Canadian Science Advisory Secretariat.
- Peterson, I., Greenan, B., Gilbert, D., and Hebert, D. (2017). Variability and wind forcing of ocean temperature and thermal fronts in the slope water region of the Northwest Atlantic. *J. Geophys. Res. Oceans* 122, 7325–7343. doi: 10.1002/2017JC012788
- Petrie, B. (2007). Does the North Atlantic oscillation affect hydrographic properties on the Canadian Atlantic continental shelf? *Atmos. Ocean* 45, 141–151. doi: 10.3137/ao.450302
- Petrie, B., and Anderson, C. (1983). Circulation on the Newfoundland continental shelf. *Atmos. Ocean* 21, 207–226. doi: 10.1080/07055900.1983.9649165

- Petrie, B., and Drinkwater, K. (1993). Temperature and salinity variability on the Scotian Shelf and in the Gulf of Maine 1945–1990. *J. Geophys. Res. Oceans* 98, 20079–20089. doi: 10.1029/93JC02191
- Pyrina, M., Wagner, S., and Zorita, E. (2017). Evaluation of CMIP5 models over the northern North Atlantic in the context of forthcoming paleoclimatic reconstructions. *Clim. Dyn.* 49, 3673–3691. doi: 10.1007/s00382-017-3536-x
- Rahmstorf, S., Box, J. E., Feulner, G., Mann, M. E., Robinson, A., Rutherford, S., et al. (2015). Exceptional twentieth-century slowdown in Atlantic Ocean overturning circulation. *Nat. Clim. Change* 5, 475–480. doi: 10.1038/nclimate2554
- Rhein, M., Kieke, D., Hüttel-Kabus, S., Roessler, A., Mertens, C., Meissner, R., et al. (2011). Deep water formation, the subpolar gyre, and the meridional overturning circulation in the subpolar North Atlantic. *Deep Sea Res.* 58, 1819–1832. doi: 10.1016/j.dsr2.2010.10.061
- Rhoads, D. C., and Lutz, R. A. (1980). *Skeletal Growth of Aquatic Organisms*. New York, NY: Plenum Publication Corporation, 750.
- Richaud, B., Kwon, Y.-O., Joyce, T. M., Fratantoni, P. S., and Lentz, S. J. (2016). Surface and bottom temperature and salinity climatology along the continental shelf off the Canadian and US East Coasts. *Cont. Shelf Res.* 124, 165–181. doi: 10.1016/j.csr.2016.06.005
- Rutherford, K., and Fennel, K. (2018). Diagnosing transit times on the northwestern North Atlantic continental shelf. *Ocean Sci.* 14, 1207–1221. doi: 10.5194/os-14-1207-2018
- Saba, V. S., Griffies, S. M., Anderson, W. G., Winton, M., Alexander, M. A., Delworth, T. L., et al. (2016). Enhanced warming of the Northwest Atlantic Ocean under climate change. *J. Geophys. Res. Oceans* 121, 118–132. doi: 10.1002/2015JC011346
- Schlesinger, M., and Ramankutty, N. (1994). An oscillation in the global climate system of period 65–70 years. *Nature* 367, 723–726. doi: 10.1038/367723a0
- Schöne, B. R. (2013). *Arctica islandica* (Bivalvia): a unique paleoenvironmental archive of the northern North Atlantic Ocean. *Glob. Planet. Change* 111, 199–225. doi: 10.1016/j.gloplacha.2013.09.013
- Schöne, B. R., Fiebig, J., Pfeiffer, M., Gleß, R., Hickson, J., Johnson, A. L. A., et al. (2005b). Climate records from a bivalved Methuselah (*Arctica islandica*, Mollusca; Iceland). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 228, 130–148. doi: 10.1016/j.palaeo.2005.03.049
- Schöne, B. R., Dunca, E., Fiebig, J., and Pfeiffer, M. (2005a). Mutvei's solution: an ideal agent for resolving microgrowth structures of biogenic carbonates. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 228, 149–166. doi: 10.1016/j.palaeo.2005.03.054
- Scilab Enterprises, (2012). Scilab: Free and Open Source Software for Numerical Computation (OS, Version 6.0.0) [Software]. Available at: <http://www.scilab.org> (accessed January 31, 2018).
- Sheldon, C. M., Seidenkrantz, M. S., Pearce, C., Kuijpers, A., Hansen, M. J., Christensen, E. Z., et al. (2016). Holocene oceanographic changes in SW Labrador Sea, off Newfoundland. *Holocene* 26, 274–289. doi: 10.1177/0959683615608690
- Smith, E. H., Soule, F. M., and Mosby, O. (1937). The marion and general green expeditions to Davis Strait and Labrador Sea. *Bull. U.S. Coast. Guard.* 19:259.
- Srokosz, M. A., and Bryden, H. L. (2015). Observing the Atlantic Meridional overturning circulation yields a decade of inevitable surprises. *Science* 348:1255575. doi: 10.1126/science.1255575
- Thibodeau, B., Not, C., Zhu, J., Schmittner, A., Noone, D., Tabor, C., et al. (2018). Last century warming over the Canadian Atlantic shelves linked to weak Atlantic meridional overturning circulation. *Geophys. Res. Lett.* 45, 376–385. doi: 10.1029/2018GL080083
- Torres-Valdés, S., Tsubouchi, T., Bacon, S., Naveira-Garabato, A. C., Sanders, R., McLaughlin, F. A., et al. (2013). Export of nutrients from the Arctic Ocean. *J. Geophys. Res. Oceans* 118, 1625–1644. doi: 10.1002/jgrc.20063
- Urrego-Blanco, J., and Sheng, J. (2014). Study on subtidal circulation and variability in the Gulf of St. Lawrence, Scotian Shelf, and Gulf of Maine using a nested-grid shelf circulation model. *Ocean Dyn.* 64, 385–412. doi: 10.1007/s10236-013-0688-z
- von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.* 10, 181–213.
- Wanamaker, A. D.Jr., Butler, P. G., Scourse, J. D., Heinemeier, J., Eiriksson, J., Knudsen, K. L., et al. (2012). Surface changes in the North Atlantic meridional overturning circulation during the last millennium. *Nat. Commun.* 3:899. doi: 10.1038/ncomms1901
- Wanamaker, A. D.Jr., Griffin, S. M., Ummenhofer, C. C., Whitney, N. M., Black, B., Parfitt, R., et al. (2018). Pacific climate influences on ocean conditions and extreme shell growth events in the northwestern Atlantic (Gulf of Maine). *Clim. Dyn.* 382:4513. doi: 10.1007/s00382-018-4513-8
- Wanamaker, A. D., Kreutz, K. J., Schöne, B. R., Maasch, K. A., Pershing, A. J., Borns, H. W., et al. (2009). A late Holocene paleo-productivity record in the western Gulf of Maine, USA, inferred from growth histories of the long-lived ocean quahog (*Arctica islandica*). *Int. J. Earth Sci.* 98, 19–29. doi: 10.1007/s00531-008-0318-z
- Wang, Z., Yashayev, I., and Greenan, B. (2015). Seasonality of the inshore Labrador Current over the Newfoundland shelf. *Cont. Shelf Res.* 100, 1–10. doi: 10.1016/j.csr.2015.03.010
- Wanner, H., Brönnimann, S., Casty, C., Gyalistras, D., Luterbacher, J., Schmutz, C., et al. (2001). North atlantic oscillation – concepts and studies. *Surv. Geophys.* 22, 321–382. doi: 10.1023/A:1014217317898
- Weidman, C. R., Jones, G. A., and Kyger, (1994). The long-lived mollusk *Arctica islandica*: a new paleoceanographic tool for the reconstruction of bottom temperatures for the continental shelves of the northern North Atlantic Ocean. *J. Geophys. Res.* 99, 18305–18314. doi: 10.1029/94jc01882
- Wigley, T. M. L., Briffa, K. R., and Jones, P. D. (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *J. Appl. Meteorol. Clim.* 23, 201–213. doi: 10.1175/1520-04501984023<0201:OTAVOC>2.0.CO;2
- Witbaard, R. (1996). Growth variations in *Arctica islandica* L. (Mollusca): a reflection of hydrography-related food supply. *ICES J. Mar. Sci.* 53, 981–987. doi: 10.1006/jmsc.1996.0122
- Witbaard, R., Duineveld, G. C. A., and DeWilde, P. A. W. J. (1997). A long-term growth record derived from *Arctica islandica* (Mollusca, Bivalvia) from the fladen ground (northern North Sea). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 77, 801–816. doi: 10.1017/S0025315400036201
- Wolfe, C. L. P., Hameed, S., and Chi, L. (2019). On the drivers of decadal variability of the Gulf Stream North Wall. *J. Clim.* 32, 1235–1249. doi: 10.1175/JCLI-D-18-0212.1
- Wu, Y., Tang, C., and Hannah, C. (2012). The circulation of eastern Canadian seas. *Prog. Oceanogr.* 106, 28–48. doi: 10.1016/j.pocean.2012.06.005

Conflict of Interest Statement: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Copyright © 2019 Poitevin, Thébault, Siebert, Donnet, Archambault, Doré, Chauvaud and Lazure. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

Titre : Sclérochronologie et géochimie des bivalves de l'Atlantique Nord-Ouest : Exploration de traceurs environnementaux des changements globaux.

Mot clés : *A. islandica*, *M. polynyma*, *C. siliqua*, archives, traceurs, environnement

Résumé : Les changements globaux issus des activités anthropiques ont d'importantes répercussions sur les régions côtières notamment dans l'Atlantique Nord-Ouest et le système Saint-Laurent (Québec, Canada). Le développement d'outils d'analyse et d'enregistrement pour reconstruire les variations environnementales pré-instrumentales est nécessaire pour comprendre ces changements. Ce travail de doctorat utilise la sclérochronologie et la sclérochimie dans le but d'explorer la capacité de trois espèces de mollusques bivalves subarctiques (*Arctica islandica*, *Cyrtodaria siliqua* et *Mactromeris polynyma*) à ar-

chiver les variations de leur environnement sous forme physique (croissance) et géochimique (éléments traces et isotopes), et de développer des traceurs environnementaux robustes et fiables. Les espèces étudiées ont notamment permis de retracer la dynamique phytoplanctonique et le climat de l'Atlantique Nord-Ouest. Cette thèse démontre le potentiel des espèces, comme archives biogéniques et eulériennes haute-fréquence des variations de l'environnement côtier de l'estuaire maritime du Saint-Laurent et de l'Atlantique Nord-Ouest et souligne l'intérêt de favoriser une approche multi-archives et multi-traceurs.

Title: Sclerochronology and geochemistry of Northwestern Atlantic bivalves: Exploration of environmental proxies of global changes.

Keywords: *A. islandica*, *M. polynyma*, *C. siliqua*, archives, proxies, environment

Abstract: Global changes resulting from anthropogenic activities have important repercussions on coastal regions, particularly in the Northwest Atlantic and the St. Lawrence system (Quebec, Canada). The development of analysis and recording tools to reconstruct pre-instrumental environmental variations is necessary to understand these changes. This PhD work uses sclerochronology and sclerochemistry to explore the ability of three species of subarctic bivalve molluscs (*Arctica islandica*, *Cyrtodaria siliqua* et *Mactromeris polynyma*) to archive variations in their envi-

ronment in physical (growth) and geochemical (trace elements and isotopes) form, and to develop robust and reliable environmental proxies. In particular, the species studied have made it possible to trace the phytoplankton dynamics and climate of the Northwestern Atlantic. This thesis demonstrates the potential of the species as high-frequency biogenic and Eulerian archives of variations in the coastal environment of the Lower St. Lawrence Estuary and the Northwestern Atlantic, and underlines the interest of favouring a multi-archive and multi-proxy approach.