MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ED 227 : École Doctorale « Sciences de la Nature et de l'Homme : Écologie et Évolution »

Année 2016

N° attribué par la bibliothèque
|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Écologie marine

Présentée et soutenue publiquement par

Silvia DE CESARE

Le 29 septembre 2016

Les bivalves filtreurs *Astarte moerchi* : modèle biologique pour l'étude des écosystèmes marins arctiques

---

Sous la direction de **: M. OLIVIER, Frédéric, Professeur, MNHN**

JURY :

M. ARCHAMBAULT, Philippe	**Professeur Université Laval**	**Examinateur**
M. CHAUVAUD, Laurent	**Directeur de recherche CNRS**	**Examinateur**
M. DE MONTAUDOUIN, Xavier	**Professeur Université de Bordeaux**	**Rapporteur**
M. OLIVIER, Frédéric	**Professeur MNHN**	**Directeur de thèse**
M. TREMBLAY, Réjean	**Professeur Université de Québec à Rimouski**	**Rapporteur**

À ma famille

« Qui cherche trouve toujours. Il ne trouve pas nécessairement ce qu'il cherche, moins encore ce qu'il *faut* trouver. Mais il trouve quelque chose de nouveau à rapporter à la *chose* qu'il connaît déjà. L'essentiel est cette vigilance continue, cette attention qui ne se relâche jamais sans que s'installe la déraison – où le savant excelle comme l'ignorant. »

Jacques Rancière

« La philosophie est une réflexion pour qui toute matière étrangère est bonne et nous dirions volontiers pour qui toute bonne matière doit être étrangère. »

Georges Canguilhem

REMERCIEMENTS

Les listes de remerciements que l'on trouve généralement dans les thèses m'ont parfois semblé d'une longueur quasiment exagérée. Au bout de trois ans de chemin, je comprends parfaitement d'où cela vient et je suis heureuse d'exprimer ma reconnaissance envers les nombreuses personnes qui ont permis la réalisation de ce travail.

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de thèse, Frédéric Olivier, pour la confiance qu'il m'a donné en me choisissant pour ce projet, pour m'avoir transmis son enthousiasme pour la recherche lors des passionnantes discussions, encouragée à voir le positif et orientée lors de la rédaction, et également pour les moments bien sympathiques partagés sur le terrain au Groenland. Je remercie Tarik Meziane pour avoir co-encadré la partie trophique de cette thèse en m'initiant à la pensée complexe nécessaire à la compréhension des acides gras, pour les bons conseils et les relectures du manuscrit et, par ailleurs, pour m'avoir appris plein de choses lors des agréables discussions historiques pendant les pauses.

Je tiens à adresser mes remerciements à Philippe Archambault, Laurent Chauvaud, Xavier de Montaudouin et Réjean Tremblay pour avoir bien voulu donner leur temps pour juger ce travail en acceptant de faire partie du jury de thèse.

L'équipe Resaqua a été le cadre idéal pour réaliser cette thèse dans un esprit de bonne humeur et collaboration. Un immense merci à Najet Thiney pour m'avoir aidé dans toutes les manières possibles au laboratoire et m'avoir encouragée sans faille ; à Cédric Hubas pour m'avoir évité au moins un milliard de copier-coller sur Excel et pour m'avoir donnée envie de poursuivre dans le domaine de l'écologie en encadrant mon stage de Master ; à Claire Passarelli et Dominique Lamy pour avoir toujours été prêtes à m'écouter et soutenir ; à Jean-Michel Mortillaro pour les innombrables coups de mains et pour m'avoir appris à me débrouiller ; à Frank David et Pierrick Barbier pour leur soutien et les bons moments partagés; à Xavier Lazzaro et Marc Pouilly pour les belles discussions ; à Hervé Rybarczyk pour m'avoir transmis du courage et de la bonne humeur ; à Guillaume Dirberg, auquel j'adresse un remerciement wittgensteinien ; à

Thibault Moleana, Françoise Gauthier, Elisabeth Riera, Guillaume Rolland et aux stagiaires du labo pour avoir contribué à la bonne ambiance dans l'équipe ; à Raphaëlle Guillauma pour avoir réalisée une partie du travail en sclérochronologie lors de son stage, dont l'encadrement était une très belle expérience.

Je ne saurais pas suffisamment remercier Blandine Gaillard pour l'aide qu'elle m'a fourni en particulier pour la sclérochronologie et la sclérochimie, pour les coups de pouce, la relecture des parties du manuscrit et les conseils de toute sorte. J'espère avoir été « à l'écoute » des *Astarte* aussi attentivement qu'elle l'a fait, et j'ai trouvé très chouette que nos thèses, en quelques sorte « sœurs », nous aient fait rencontrer.

Je tiens à remercier nos collaborateurs à l'Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM) de Brest : merci à Joëlle Richard pour les conseils précieux et les discussions qui ont aiguisée mes réflexions, à Aurélie Jolivet pour les coups de main et pour m'avoir appris que la patience est la vertu du sclérochronologiste et à Julien Thébault pour m'avoir éclairée dans l'interprétation des données. Les deux séjours réalisés dans le cadre de la thèse à l'Université de Québec à Rimouski (UQAR) ont été une expérience enrichissante : je remercie particulièrement pour leur aide Gesche Winkler, François Turcotte et Mathieu Babin. Sur le terrain au Groenland, l'aide de Mikael Sejr et Egon Randa Frandsen a été précieuse pour mener à bien l'échantillonnage ; merci également à Jean Gaumy pour les bons moments partagés dans ce voyage inoubliable. Je suis reconnaissante à Amy Featherston, Éric Dabas, Mélyne Hautecoeur, Sylvain Menneteau, Marc Pouilly et Claire Lazareth pour avoir bien voulu me conseiller ou discuter avec moi pour des aspects liés à la sclérochronologie et à la sclérochimie. Je remercie Laurent Reynet pour avoir bien voulu relire des parties du manuscrit. Merci également à Simone Sorel, Isabelle Hascouet et Mahjouba Fassa pour leur aide dans les démarches administratives.

Pendant ces trois ans de doctorat, l'enseignement a été une expérience passionnante et je tiens pour cela à remercier mes collègues : Donato Bergandi, Pierre-Henri Gouyon, René Zaragüeta i Bagils, Anaëlle Soulebeau, Emilie Detouillon, Alexandra Moreira, Sophie Pécaud et Stéphane Prin. Je voudrais également exprimer ma

reconnaissance envers Elena Gagliasso et Jean Gayon, qui, dans mon parcours, ont beaucoup contribué à orienter mon intérêt pour la biologie.

Je remercie de tout cœur les ami(e)s qui m'ont soutenue et encouragée sans faillir, en particulier dans la dernière ligne droite. Merci également à celles et ceux que j'ai senti proches pendant ces années et qui se sont amusé(e)s à entendre parler de ces fameuses « palourdes » arctiques. Grazie, en particulier, à : Enrica, Margherita, Laurent, Maria Chiara, Giulia, Valerio, Silvia, Laura, Giuseppe et Alessia, Guillaume, Riccardo, Clémentine, Elisabetta, Nicola, Iry, Irene, Giulia, Anna Cate, Vivi et Alain, Isabella, Aline, la famille élargie et les amis de famille en Italie, Tiziana, François et Catherine, Andrea, Stefano, Elodie, Frédérique, Sophie, Marc, Stefania, Blandine, Claire, Anaëlle, Natalia, les copines du volley, Julian et Adèle.

Pour remercier les membres de ma famille pour ce qu'ils ont rendu possible, il me faudrait leur dédier au moins trois thèses. Je vais déjà commencer par celle-ci.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES ABRÉVIATIONS ..... - 13 -

INTRODUCTION GÉNÉRALE ..... - 15 -

Résumé de la partie « Introduction générale » ..... - 16 -

Les écosystèmes marins arctiques : introduction ..... - 17 -

Facteurs abiotiques ..... - 19 -

Producteurs primaires ..... - 20 -

Un processus-clé : la relation trophique entre producteurs primaires et consommateurs benthiques ..... - 21 -

Des écosystèmes en changement ..... - 22 -

Un modèle biologique d'étude prometteur : les bivalves filtreurs ..... - 26 -

Méthodes d'étude pour l'approche synchronique : acides gras, isotopes stables, isotopes sur acides gras ..... - 30 -

Méthodes d'étude pour l'approche diachronique : sclérochronologie et sclérochimie ..... - 34 -

Les bivalves du complexe *Astarte borealis* ..... - 39 -

Sites d'étude ..... - 41 -

Objectifs et structure de la thèse ..... - 46 -

PARTIE I. APPROCHE TROPHIQUE MULTI-MARQUEURS ..... - 49 -

Introduction générale de la Partie I. ..... - 50 -

Chapitre 1. Plasticité trophique chez le bivalve *Astarte moerchi* caractérisée par une étude multi-marqueurs dans deux fjords arctiques ..... - 51 -

Résumé du chapitre 1 ..... - 51 -

Abstract chapter 1 ..... - 52 -

1. Introduction ..... - 53 -

2. Material and methods ..... - 56 -

3. Results ..... - 63 -

4. Discussion ..... - 71 -

5. Acknowledgments ..... - 79 -

6. Supporting information ..... - 80 -

Chapitre 2. Composition en acides gras dans les glandes digestives et les muscles adducteurs du bivalve arctique *Astarte moerchi* : influence des contraintes environnementales ..... - 85 -

Résumé du chapitre 2 ..... - 85 -

1. Introduction ..... - 86 -

2. Matériel et méthodes ..... - 88 -

3. Résultats ..... - 89 -

4. Discussion ..... - 92 -

5. Tableaux supplémentaires ..... - 96 -

PARTIE II. SCLÉROCHRONOLOGIE ET SCLÉROCHIMIE ..... - 99 -

Introduction générale de la Partie II ..... - 100 -

Chapitre 3. Analyse des ratios élémentaires et de la croissance dans la coquille des bivalves *Astarte moerchi* : comparaison d'un fjord arctique et sub-arctique ..... - 101 -

Résumé du chapitre 3 ..... - 101 -

1. Introduction ..... - 102 -

2. Matériel et méthodes ..... - 106 -

3. Résultats ..... - 114 -

4. Discussion ..... - 126 -

5. Conclusions ..... - 140 -

Chapitre 4. Potentiel des bivalves fossiles d'*Astarte moerchi* pour la paléoécologie ..... - 143 -

Résumé du chapitre 4 ..... - 143 -

1. Introduction ..... - 144 -

2. Matériel et méthodes ..... - 147 -

3. Résultats ..... - 149 -

4. Discussion ..... - 153 -

CONCLUSION ET PERSPECTIVES ..... - 157 -

Résumé de la partie « Conclusion et perspectives » ..... - 158 -

Synthèse des résultats obtenus avec le couplage des deux approches ..... - 159 -

Développement du modèle et perspectives ..... - 163 -

Les bivalves filtreurs : des modèles biologiques « *in situ* » ..... - 165 -

RÉFÉRENCES ..... - 169 -

LISTE DES ABRÉVIATIONS

Les abréviations utilisées le plus couramment dans cette thèse sont regroupées dans la liste ici-bas. Par souci d'uniformité, il a été choisi d'utiliser les acronymes anglais également dans les parties du manuscrit rédigées en français. Un bref descriptif de la signification de ces acronymes est fourni entre parenthèses.

YS = Young Sound (fjord du Nord-Est du Groenland, considéré dans cette thèse comme site « arctique »)

KF = Kongsfjorden (fjord à l'Ouest de l'Archipel du Svalbard, considéré dans cette thèse comme site « subarctique »)

ES = Early Season (moment d'échantillonnage correspondant au début de la saison productive dans les deux sites étudiés)

LS = Late Season (moment d'échantillonnage correspondant à la fin de la saison productive dans les deux sites étudiés)

FA = Fatty Acid (acide gras, molécules formées par une chaîne carbonée et un groupement carboxyle et utilisées comme biomarqueur en écologie trophique)

SFA = Saturated Fatty Acids (acides gras saturés, ne présentant aucune double liaison)

MUFA = Monounsaturated Fatty Acids (acides gras monoinsaturés, présentant une seule double liaison)

PUFA = Polyunsaturated Fatty Acids (acides gras polyinsaturés, présentant plusieurs doubles liaisons)

BFA = Branched Fatty Acids (acides gras ramifiés, présentant une ramification dans la chaîne carbonée)

p-POM = pelagic Particulate Organic Matter (matière organique particulaire d'origine pélagique)

i-POM = ice-algae Particulate Organic Matter (matière organique particulaire d'origine sympagique, liée à la production des algues de glace)

SGI = Standardized Growth Index (indice de croissance standardisé, utilisé en sclérochronologie pour décrire les anomalies de croissance dans la coquille)

NAO = North Atlantic Oscillation (Oscillation Nord Atlantique, indice utilisé pour décrire l'oscillation climatique caractéristique de l'hémisphère boréal)

AO = Arctic Oscillation (Oscillation Arctique, indice utilisé pour décrire l'oscillation climatique caractéristique de l'Arctique)

AOO = Arctic Ocean Oscillation (Oscillation de l'Océan Arctique, indice utilisé pour décrire l'oscillation climatique caractéristique de l'Océan Arctique)

Coquille d'*Astarte moerchi* (aquarelles S. De Cesare).

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Résumé de la partie « Introduction générale »

Une caractérisation générale des écosystèmes marins arctiques est d'abord présentée. Au sein de ces écosystèmes, nous nous intéressons particulièrement aux interactions complexes qui ont lieu entre les facteurs abiotiques, les producteurs primaires et les consommateurs benthiques. Dans le contexte des changements climatiques, ces interactions subissent des modifications accélérées. Les changements environnementaux dans les paramètres abiotiques (diminution du couvert de glace, augmentation de la turbidité et des apports d'eau douce) vont affecter les producteurs primaires arctiques, avec des effets en cascade sur un processus-clé de ces écosystèmes : la relation trophique entre producteurs primaires et les consommateurs benthiques. L'étude de ces interactions et de leurs changements au cours du temps présente des difficultés et des contraintes en milieu arctique. En revanche, le modèle biologique d'étude des bivalves filtreurs permet d'étudier ces interactions en contournant ces difficultés. En effet, l'intérêt de ce modèle biologique pour acquérir des informations sur les écosystèmes marins, à la fois à travers l'étude de la coquille et des tissus de ces organismes benthiques, a déjà été montré. Les techniques qui permettent l'utilisation de ce modèle (acides gras, isotopes stables et isotopes sur acides gras pour les tissus ; sclérochronologie et la sclérochimie pour la coquille) sont présentées. Cette thèse s'intéresse en particulier à une espèce de bivalves filtreurs de la famille des Astartidae, *Astarte moerchi* (complexe *borealis*). Cette espèce a été étudiée dans deux sites d'études contrastés, le fjord du Young Sound (Nord-Est du Groenland, considéré comme site « arctique ») et le fjord du Kongsfjorden (Ouest du Svalbard, considéré comme site « sub-arctique »). L'objectif général de la thèse a été d'étudier les bivalves *Astarte moerchi* afin de tester le potentiel de cette espèce en tant que modèle biologique pour les écosystèmes marins arctiques. La thèse est divisée en deux parties, « Approche trophique multi-marqueurs » et « Sclérochronologie et sclérochimie ». Dans la première partie, les méthodes de l'écologie trophique sont utilisées pour l'analyse des tissus des bivalves, ce qui permet d'acquérir des informations à l'échelle de temps de quelques semaines/mois. Dans la deuxième partie, les méthodes de la sclérochronologie et de la sclérochimie sont appliquées à l'analyse de la coquille d'*Astarte moerchi*, permettant d'étudier une fenêtre temporelle correspondante à la vie de l'individu. Pour désigner ces différences dans les échelles temporelles, nous qualifions ces deux approches de « synchronique » (« syn-chronos », avec le temps) et « diachronique » (« dia-chronos », à travers le temps). Dans la partie « Conclusion et perspectives », les résultats obtenus dans la thèse à travers le couplage des deux approches sont synthétisés et des perspectives pour le développement ultérieur de ce modèle biologique sont proposées. Pour conclure, une réflexion épistémologique est amorcée afin de caractériser la notion de « modèle biologique » utilisée en écologie dans le cas des bivalves filtreurs par rapport à la notion d' « organisme modèle » plus courante en biologie expérimentale.

Les écosystèmes marins arctiques : introduction

La notion d'écosystème a été proposée par Tansley (1935) pour désigner les « unités de base de la nature » qui peuvent être identifiées du point de vue de l'écologue, unités entendues comme un système intégré impliquant les composantes abiotiques d'un environnement et des interactions entre organismes vivants (Tansley 1935). L'écosystème qu'on qualifie « Arctique » fait référence à une unité géographique situé autour du pôle Nord et dont il est possible d'identifier les limites de différentes manières (Frenot 2007). Le cercle polaire arctique (66°33′ N), latitude sous laquelle le Soleil ne se lève pas le jour du solstice d'hiver et ne se couche pas le jour du solstice d'été, est parfois considéré comme délimitant l'écosystème arctique. Néanmoins, d'un point de vue biologique, cette délimitation n'est pas pertinente, ne permettant pas d'identifier des processus écologiques qui sont propres à ce milieu (Frenot 2007, Thomas et al. 2008). Une autre possibilité est de définir l' « Arctique » par l'isotherme de +10°C ou ligne de Köppen : la ligne au-delà de laquelle la température moyenne du mois de juillet ne dépasse pas 10°C. Cette délimitation correspond approximativement à la ligne de croissance des arbres, qui définit la zone à partir de laquelle la forêt boréale (taïga) laisse la place à la toundra : cette délimitation de l'écosystème arctique semble déjà plus pertinente pour la biologie, du moins en ce qui concerne l'écologie des milieux terrestres.

Pour le milieu marin, quand on parle d' « écosystèmes marins arctiques », il est fait généralement référence à des systèmes qui peuvent être identifiés au sein de l'Océan Arctique ou de ses mers épicontinentales, même s'il n'y a pas une définition géographique précise et différentes démarcations concernant les limites sud peuvent être trouvées dans la littérature (Piepenburg 2005 ; Fig. 1). Avec une surface d'environ 14 millions de km^2 (2% du volume océanique global), l'Océan Arctique communique avec l'Océan Pacifique à travers le détroit de Bering et la Mer de Chukchi, et avec l'Océan Atlantique à travers le détroit de Fram, la Mer de Norvège et de Barents, l'Archipel Canadien et la Baie de Baffin (Carroll & Carroll 2003). Il se caractérise par un bassin central profond (> 5000 m) traversé par la Dorsale de Lomonossov, qui sépare le bassin eurasien du côté Atlantique du bassin Canadien du côté Pacifique (Carroll & Carroll 2003, Fig. 2). La zone des plateaux continentaux présente une très large étendue, représentant environ 31% des plateaux du monde (Gradinger et al. 2010).

Figure 1. Carte de l'Océan Arctique et de ses mers épicontinentales (Piepenburg 2005).
Figure 1. Map of the Arctic Ocean and its marginal seas (Piepenburg 2005).

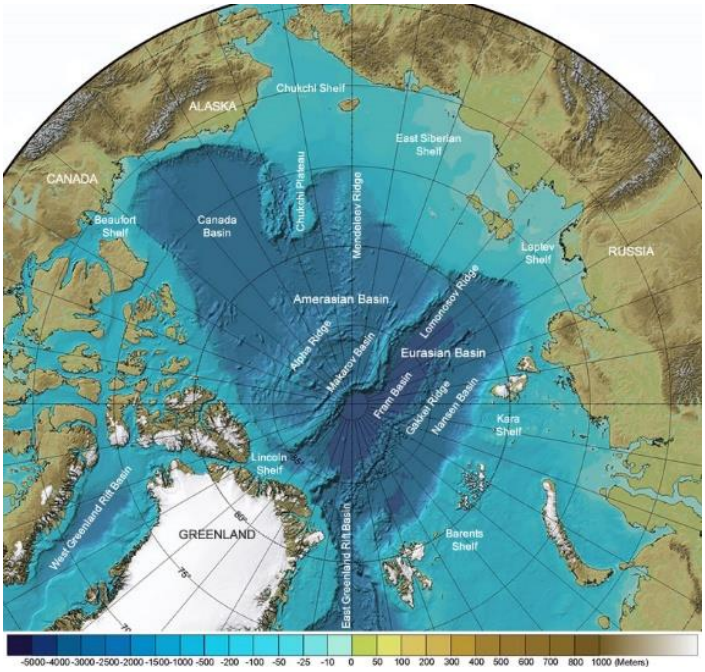

Figure 2. Carte bathymétrique de l'Océan Arctique.
Figure 2. Bathymetric map of the Arctic Ocean.

Facteurs abiotiques

Les écosystèmes marins arctiques se caractérisent par une extrême saisonnalité des paramètres abiotiques et notamment la lumière, la couverture de glace, les apports fluviaux et la salinité (Gradinger et al. 2010). Le couvert de glace se répartit sur tout l'Océan Arctique en hiver avec une étendue maximale en février ; lors de la fonte annuelle la banquise « saisonnière » disparaît (environ 40%) et seulement la banquise « pluriannuelle » reste (Carroll & Carroll 2003, Gradinger et al. 2010, Fig. 3). Les apports d'eau douce issus des grands fleuves arctiques et de la fonte des glaces contribuent à la stratification de la colonne d'eau au printemps et en été (Grebmeier & Barry 1991, Canobbio 2007), jouant un rôle majeur dans les processus océanographiques à la fois à l'échelle de l'Arctique et de la planète (Wassmann et al. 2011). Les rivières apportent également des sédiments inorganiques (avec des contenus variables de vase, sable et matériel rocheux) dans les mers marginales et dans le bassin central arctique (Grebmeier & Barry 1991). Les concentrations en nutriments inorganiques présentent des gradients importants, pouvant aller de régions riches en nutriments comme les plateaux continentaux de la mer de Chucki à des conditions oligotrophes au sein de la Gyre de Beaufort (Gradinger et al. 2010).

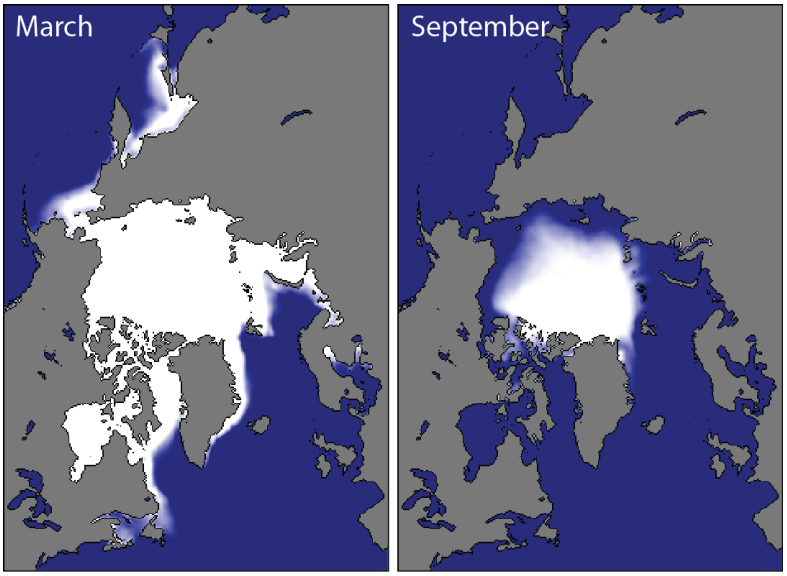

Figure 3. Extension en mars et en septembre de la glace de mer en Arctique, moyenne 1981-2010 (National Snow and Ice Data Center, Université du Colorado).
Figure 3. Extension of Arctic sea ice in March and September, average 1981-2010 (National Snow and Ice Data Center, University of Colorado).

Producteurs primaires

Ces facteurs abiotiques caractéristiques du milieu arctique influencent les patrons biologiques et tout d'abord les dynamiques de la production primaire, dépendantes principalement des conditions de lumière et de la disponibilité en nutriments (Gradinger et al. 2010). L'extrême saisonnalité des conditions de lumière et du couvert de glace se traduit dans une période de production primaire restreinte sur seulement quelques mois au printemps et en été (Carroll & Carroll 2003).

Il est généralement admis que les producteurs primaires principaux en Arctique sont les algues de glace (ou algues « sympagiques ») et le phytoplancton (Legendre et al. 1992 ; voir également l'introduction de la thèse de Gaillard (2016) pour une revue de la littérature). Les algues sympagiques, principalement des diatomées, commencent à se développer en dessous ou au sein de la banquise dès que les conditions de lumière le permettent, généralement vers mi-mars, jusqu'à la fonte du substrat (Legendre et al. 1992, Hegseth 1998). La production liée aux algues de glace varie fortement selon les gradients latitudinaux et les dynamiques régionales, pouvant représenter 25% de la production primaire totale annuelle dans les eaux couvertes de glace de manière saisonnière (Legendre et al. 1992) jusqu'à 50% dans la partie centrale de l'Arctique où la banquise est pluriannuelle (Gosselin et al. 1997, Gradinger et al. 2010). Les efflorescences phytoplanctoniques suivent celles des algues de glace et sont généralement limitées aux eaux ouvertes, même si elles peuvent avoir lieu également sous la banquise si les conditions de lumière sont suffisantes (Leu et al. 2011, Arrigo et al. 2012, Mundy et al. 2014). La période de ces « blooms », également variable selon les régions et la latitude, commence généralement en avril et s'arrête en septembre, avec des pics de productions primaire en juin ou juillet (Sakshaug 2004, Gradinger et al. 2010, Leu et al. 2011). L'intensité de ces efflorescences dépend des disponibilités de nutriments en Arctique, généralement limitées (Wassmann & Reigstad 2011), mais occasionnellement plus abondantes (Grebmeier et al. 2006).

À côté des algues de glace et du phytoplancton, considérés comme les producteurs primaires principaux dans les écosystèmes marins arctiques, les microalgues benthiques (microphytobenthos) et les macroalgues peuvent également représenter une contribution importante à la production primaire totale (Glud et al.

2002, Renaud et al. 2015a). Le microphytobenthos, composé principalement de diatomées pennées (Karsten et al. 2012), peut se développer dans les zones euphotiques en Arctique et dans certaines régions sa production est estimée comme étant comparable à celle du compartiment pélagique (Glud et al. 2009, Woelfel et al. 2010, McTigue et al. 2015). Ces fortes productions pourraient être dues au fait que, se développant à la surface des sédiments, le microphytobenthos utilise des nutriments issus des processus de réminéralisation (Glud et al. 2009), nutriments qui sont un facteur limitant en Arctique. Les macroalgues peuvent également représenter des contributions importantes par rapport à la production primaire totale. Par exemple, dans le fjord du Young Sound (nord-est du Groenland), la contribution des macroalgues a été estimée comme s'élevant à 20% de la production primaire totale (Glud & Rysgaard 2007). Par ailleurs, des études récentes ont montré que ces sources benthiques jouent un rôle important, même si jusque-là négligé (Renaud et al. 2015a), dans les réseaux trophiques côtiers en Arctique (Fredriksen 2003, McMeans et al. 2013, Renaud et al. 2015a, Gaillard 2016).

Un processus-clé : la relation trophique entre producteurs primaires et consommateurs benthiques

Parmi les interactions nombreuses et complexes ayant lieu au sein des écosystèmes marins arctiques, un processus-clé peut être identifié auquel se réfère l'expression « couplage pélagos-benthos ». Cette expression peut indiquer l'ensemble des interactions complexes pouvant avoir lieu entre le compartiment pélagique et benthique (p. ex. cycles biogéochimiques et cycles de reproduction bentho-pélagiques des invertébrés), mais certains auteurs l'utilisent de façon plus spécifique pour désigner uniquement le flux « vertical » de matière organique de la colonne d'eau (producteurs pélagiques) jusqu'aux consommateurs benthiques (Grebmeier & Barry 1991, Wassmann et al. 1996, Richardson & Cedhagen 2001, Piepenburg 2005, Gaillard 2016). Il est admis que les apports en nourriture affectent de nombreux patrons et processus relatifs aux communautés benthiques, par exemple la distribution biogéographique, la diversité, les densités populationnelles et les biomasses (Piepenburg 2005). Ces patrons affectent à leur tour les niveaux trophiques supérieurs (Kedra et al. 2015) : en Arctique, les organismes benthiques représentent la source de nourriture pour les consommateurs

comme les oiseaux (en particulier de la famille des Merginae), les phoques barbus (*Erignathus barbatus*), les morses (*Odobenus rosmarus*) et les baleines grises (*Eschrichtius robustus*). En raison de cette influence sur l'ensemble des réseaux trophiques, le « couplage pélagos-benthos » est considéré comme un processus-clé dans les océans (Wassmann et al. 1996). Dans cette thèse nous avons choisi d'utiliser, pour désigner ce processus-clé, l'expression de « relation trophique entre producteurs primaires et consommateurs benthiques ». Cette expression a l'avantage de préciser que, parmi l'ensemble des interactions complexes pouvant avoir lieu entre le compartiment pélagique et benthique, l'intérêt porte spécifiquement sur des interactions trophiques.

De nombreux facteurs associés à la colonne d'eau influencent la quantité et la qualité de la matière organique, d'origine pélagique ou sympagique, qui sédimente sur le fond de la mer et devient donc disponible pour les consommateurs benthiques : la composition spécifique des algues de glace et du pyhtoplancton, le broutage du zooplancton, l'intensité de la boucle microbienne, la profondeur, la stratification et la turbidité de l'eau (Wassmann 1998, Dunton et al. 2005). Par exemple, les densités faunistiques des communautés benthiques arctiques diminuent généralement avec la profondeur, l'apport de matière organique atteignant le fond étant moins important (Klages et al. 2004, Gradinger et al. 2010). Des grandes biomasses benthiques sont présentes dans certaines régions des plateaux continentaux, comme par exemple dans la mer de Béring et de Chukchi et dans des zones de l'Archipel Canadien et de la mer de Barents, où le « couplage pélagos-benthos » est étroit (Grebmeier & Barry 1991).

Des écosystèmes en changement

L'Océan Arctique est considéré comme une des zones les plus sensibles de la planète aux changements climatiques (IPCC 2013). Une variabilité naturelle caractérise le système climatique de la planète, en réponse aux forçages astronomiques et géologiques agissant à une échelle de temps longue et aux variations internes au système, liées aux interactions entre la circulation océanique et la circulation atmosphérique (par exemple le phénomène El Niño ; Masson-Delmotte 2011, Fig. 4). Les spécialistes considèrent que le réchauffement climatique enregistré dans la seconde

moitié du XXIème siècle – dont les effets sont particulièrement visibles dans les zones arctiques – ne peut pas s'expliquer par cette variabilité naturelle et est à attribuer au surplus d'effet de serre causé par les activités anthropiques (Masson-Delmotte 2011, IPCC 2014). Les prédictions estimées comme les plus probables à l'heure actuelle suggèrent que, avant la moitié du siècle, l'Océan Arctique sera quasiment libre de glace en septembre (IPCC 2014).

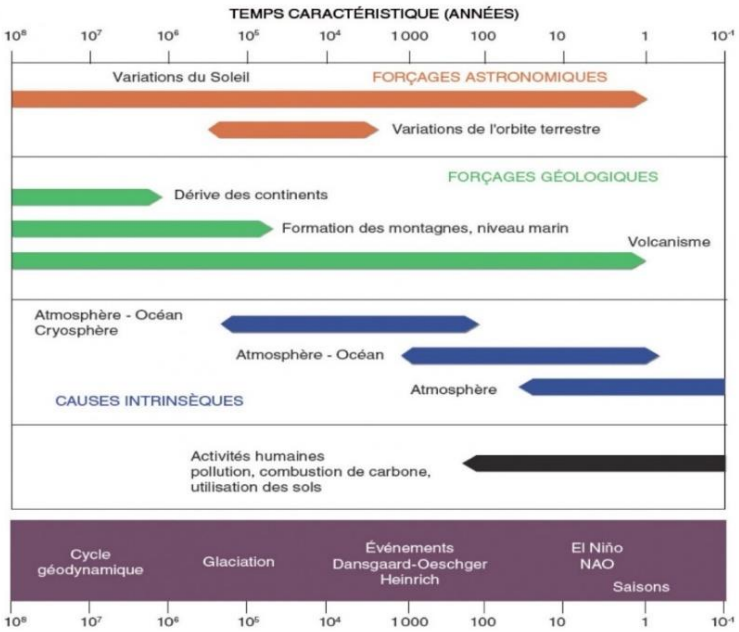

Figure 4. Les facteurs responsables des variations du climat, en fonction de leur temps caractéristique (Source : Edouard Bard).
Figure 4. Factors for climate variations, depending on their characteristic timescale (Source: Edouard Bard).

Les changements climatiques vont premièrement concerner les facteurs abiotiques qui caractérisent les écosystèmes marins arctiques. Entre 1979 et 2012, la surface de la banquise arctique a régressé drastiquement, avec des taux de diminution estimés autour de 11% par décennie pour la banquise pluriannuelle, et autour de 4% par décennie pour la banquise annuelle (IPCC 2013). L'épaisseur de la banquise a également décru (Comiso et al. 2008, IPCC 2013). Le réchauffement combiné à l'augmentation des précipitations est à l'origine de l'augmentation de l'apport des six plus grandes rivières d'Eurasie dans l'Océan Arctique avec un taux de 2.0 ± 0.7 km^3 par an entre 1936 et 1999, qui va très probablement affecter la stratification de l'eau (Peterson et al. 2002,

Wassmann et al. 2011). Les apports des sédiments inorganiques et carbone organique par les rivières pourraient également augmenter, ce genre de changement ayant déjà été documenté dans certaines régions côtières (Spencer et al. 2009, Wassmann et al. 2011).

Les modifications des facteurs abiotiques de l'Océan Arctique peuvent ainsi impacter les dynamiques de production primaire, et par conséquent sur le processus-clé qu'est la relation trophique entre producteurs primaires et les consommateurs benthiques (Piepenburg 2005, Wassmann & Reigstad 2011). S'il est évident que la réduction du substrat de glace va entraîner une diminution de la production primaire sympagique, les conséquences plus générales de ces changements abiotiques sont difficiles à prévoir (Wassmann et al. 2011 ; voir également l'introduction de la thèse de Gaillard 2016 pour une revue de la littérature).

Un scénario proposé suggère que la fonte précoce des glaces favorisera un couplage phytoplancton-zooplancton au détriment d'un couplage algues de glace-benthos, qui est aujourd'hui décrit pour certaines mers épicontinentales arctiques (Carroll & Carroll 2003, Arrigo et al. 2008). Dans ce scénario, la réduction de la glace favorisera le phytoplancton et cela aura pour conséquence des augmentations de l'abondance et de la biomasse du zooplancton. Les organismes arctiques qui se nourrissent sur le zooplancton (p. ex. les oiseaux) auraient plus de nourriture à disposition (Carroll & Carroll 2003). En même temps, la pression de broutage du zooplancton herbivore pourrait altérer les processus de sédimentation de matière organique, réduisant les apport de nourriture au benthos (Carroll & Carroll 2003, Kedra et al. 2015). D'après Kedra et al. (2015), sauf dans les zones à couvert de glace permanent, les changements seraient au détriment de la biomasse de consommateurs benthiques dans les autres écosystèmes arctiques (zone marginales de glace, front polaire et plateaux continentaux ; Fig. 5).

Un scénario différent a été proposé pour un site haut arctique (fjord du Young Sound, nord-est du Groenland), selon lequel le prolongement de la période libre de glace favoriserait la biomasse des consommateurs benthiques (Rysgaard & Glud 2007a). D'après ces prédictions, le réseau trophique pélagique évoluerait d'une dominance de copépodes à une situation où le protozooplancton de plus petite taille jouerait un rôle plus important, comme observé dans les sites sub-arctiques du Groenland : cela se

traduirait dans un plus grand export vertical de matière organique qui pourrait favoriser la biomasse des consommateurs benthiques (Rysgaard & Glud 2007a).

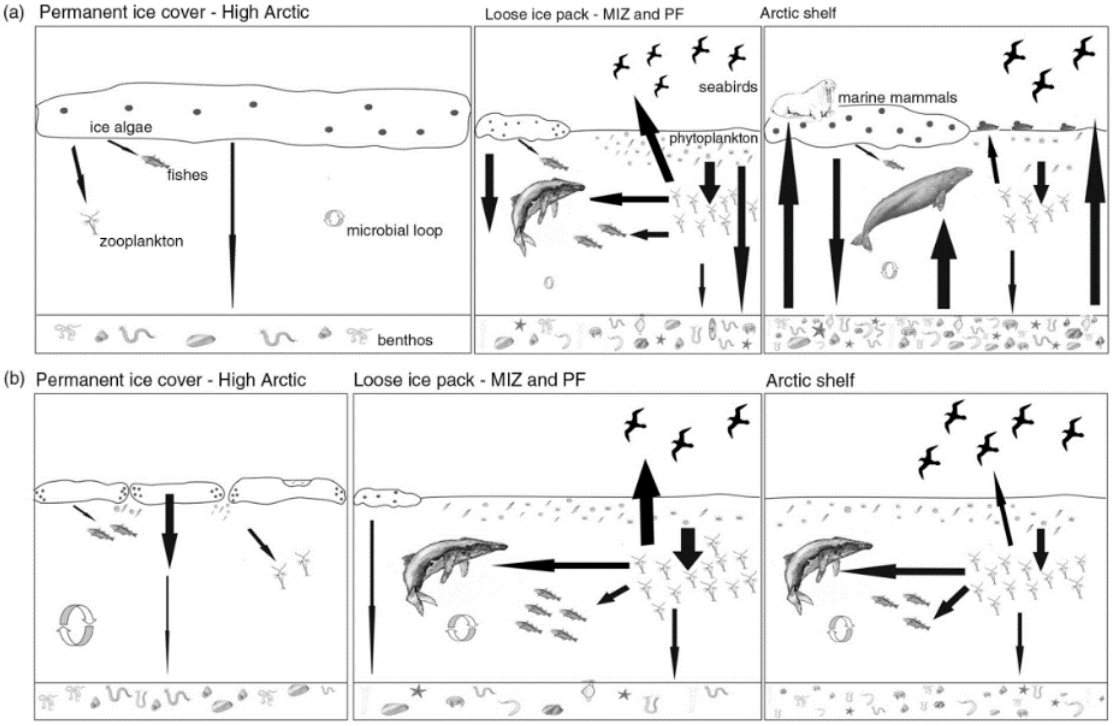

Figure 5. Scénarios des réseaux trophiques actuels (a) et prédits (b) pour différents écosystèmes arctiques : les zones à couvert de glace permanent, les zones marginales de glace (*Marginal Ice Zones*, MIZ) et le front polaire (*Polar Front*, PF), le plateau continental (tiré de Kedra et al. 2015).
Figure 5. Current (a) and predicted (b) food web scenarios for some Arctic ecosystems: permanent ice-covered zones, Marginal Ice Zones (MIZ) and Polar Front (PF), Arctic shelf (from Kedra et al. 2015).

L'évolution de ces interactions complexes, impliquant des facteurs abiotiques et biotiques, est difficile à prévoir. Les processus hydrodynamiques pouvant influencer le flux de matière organique du pélagos au benthos (stabilité de la colonne d'eau, turbulence), pouvant varier à une échelle locale (Wassmann et al. 1996), seraient également à considérer dans ces scénarios. Des auteurs ont également souligné l'importance de prendre en compte des phénomènes éventuels de « désynchronisation » entre les organismes. Un retrait de la glace anticipé dans la saison pourrait causer un décalage temporel entre le pic de production primaire pélagique et le pic du zooplancton (Soreide et al. 2010, Leu et al. 2011, Gaillard 2016). Ce « *mismatch* » entre producteurs primaires et brouteurs herbivores pourrait influencer le flux de matière organique vers

le benthos et donc le transfert de carbone aux niveaux trophiques supérieurs (Kedra et al. 2015).

Dans les zones peu profondes en Arctique, les changements dans les facteurs abiotiques vont également affecter les producteurs primaires benthiques. L'augmentation de température et la diminution du couvert de glace devraient favoriser la croissance des macroalgues sur des périodes plus longues de l'année (Krause-Jensen & Duarte 2014) et il a été observé sur les côtes rocheuses du Svalbard que la biomasse des macroalgues a effectivement triplée de 1988 à 2008 (Weslawski et al. 2010). Le microphytobenthos pourrait être également favorisé par la plus grande disponibilité en lumière engendrée par la diminution du couvert de glace (Glud et al. 2009, Karsten et al. 2012). Cependant, des facteurs comme l'augmentation de la turbidité et des apports en eau douce pourraient contrecarrer localement la hausse attendue de lumière, défavorisant ainsi les producteurs primaires benthiques (Glud et al. 2009, Wassmann & Reigstad 2011, Karsten et al. 2012, Krause-Jensen & Duarte 2014, Gaillard 2016).

Un modèle biologique d'étude prometteur : les bivalves filtreurs

En milieu arctique, l'étude des interactions complexes entre facteurs abiotiques, producteurs primaires et consommateurs benthiques présente plusieurs difficultés. Dans ces régions, les conditions d'accès sont limitées en particulier en hiver et les coûts des campagnes océanographiques sont relativement élevés. Les systèmes d'observation et d'enregistrement sont rares : des séries temporelles sont disponibles seulement pour quelques stations permanentes, comme celle de Kongsfjorden dans l'Archipel du Svalbard), de Nuuk (NERO 2014) et Daneborg (ZERO 2014) au Groenland, de Hausgarten dans le détroit de Fram et de l'Ile Saint-Laurent en Mer de Béring (Wassmann et al. 2011). Les séries temporelles concernant les populations biologiques sont également peu nombreuses : les effets des changements climatiques ont été documentés surtout pour les mammifères marins et les poissons, alors que pour les systèmes benthiques très peu de données sont disponibles (Wassmann et al. 2011).

L'étude des interactions entre facteurs abiotiques, producteurs primaires et consommateurs benthiques en Arctique demanderait, dans l'idéal, plusieurs prérequis.

Premièrement, pour un site étudié, il serait nécessaire d'avoir un suivi de l'environnement abiotique, permettant l'enregistrement de paramètres propres à la colonne d'eau tel que la température et la salinité. Deuxièmement, des méthodes adaptées devraient permettre la caractérisation de la relation trophique entre producteurs primaires et consommateurs benthiques qui, comme expliqué plus haut, représente un processus-clé de l'écosystème marin. Troisièmement, ces informations devraient pouvoir être disponibles à une échelle temporelle « longue » (au minimum sur des décennies), afin de pouvoir étudier les changements éventuels de ces interactions écosystémiques au cours du temps.

Si ce type d'information sur ces interactions écosystémiques ne peut pas être obtenu directement, des « modèles biologiques d'étude » peuvent être utilisés. Plusieurs définitions de modèle biologique d'étude ont été proposées (Gayon 2006) ; avant de revenir sur ces définitions dans la conclusion de cette thèse, nous utiliserons dans un premier abord cette notion dans un sens très général. Nous définissons un modèle biologique d'étude comme un organisme qui peut remplir une fonction d' « intermédiaire » dans la connaissance scientifique, qui peut être utilisé afin d'éclairer un champ d'étude dont l'accès, pour des raisons diverses, est difficile (Bachelard 1979, Gayon 2006).

A partir des années 1940 (mais de façon plus systématique dans les années 1970-1980), plusieurs études ont mis en évidence que les mollusques bivalves sont particulièrement adaptés pour remplir cette fonction d' « intermédiaire » pour comprendre certains aspects des écosystèmes marins (Davenport 1938, Epstein et al. 1953, Rhoads & Lutz 1980, Jones 1983, Richardson 2001, Schone & Gillikin 2013), et cela pour plusieurs raisons.

L'intérêt principal des bivalves en tant que modèle biologique d'étude est que ces organismes benthiques peuvent être utilisés comme « bioarchives » de l'environnement, de la même manière que les arbres pour les milieux terrestres et que les coraux, les algues corallines et les foraminifères pour les milieu marins (Richardson 2001, Wanamaker et al. 2011). En effet, la coquille des bivalves – assemblage complexe de carbonate de calcium ($CaCO_3$) et de matière organique – est sécrétée par l'organisme de façon incrémentale, par ajouts successifs de couches de matériel qui se font avec une certaine

périodicité (Rhoads & Lutz 1980). La structure physique (incréments de croissance visibles dans la coquille) et/ou la composition chimique de ces couches peuvent refléter les conditions dans lesquelles elles ont été formées, ce qui a permis d'acquérir des informations environnementales à partir de l'étude de la coquille des bivalves (Rhoads & Lutz 1980, Richardson 2001, Grocke & Gillikin 2008). L'obtention de ces informations est rendue possible à travers les techniques de la sclérochronologie et de la sclérochimie (Grocke & Gillikin 2008), qui seront détaillées dans la suite de cette introduction. L'étude géochimique des biocarbonates des bivalves s'est révélée particulièrement féconde pour identifier des « proxies » de l'environnement (Freitas et al. 2006, Wanamaker et al. 2011). Ce terme, qu'on traduira en français avec le mot « indicateur », désigne une variable dont la valeur est fonction d'un paramètre environnemental, par exemple la température, la salinité, la concentration en nutriments ou la productivité (Wefer et al. 1999, Gaillard 2016). Plusieurs « proxies » de l'environnement, à la fois abiotiques et biotiques, sont contenus dans la coquille des bivalves. À titre d'exemple, les dynamiques de l'isotopie de l'oxygène dans la coquille ont été montrées comme étant fonction de la température (Goodwin et al. 2003, Schone et al. 2004, Royer et al. 2013), alors que les ratios élémentaires du Barium sur Calcium (Ba/Ca) et du Lithium sur Calcium (Li/Ca) ont été proposés comme indicateurs des producteurs primaires consommés (Elliot et al. 2009, Thébault et al. 2009, Thebault & Chauvaud 2013).

À travers le modèle d'étude des bivalves, ces informations environnementales peuvent être obtenues avec différentes résolutions temporelles : les espèces longévives (par exemple *Arctica islandica*) peuvent représenter des archives avec une résolution annuelle jusqu'à plusieurs centenaires, tandis que les espèces à durée de vie courte (par exemple les Pectinidae) peuvent fournir une résolution saisonnière ou journalière sur quelques années (Grocke & Gillikin 2008).

En outre, par rapport aux autres organismes utilisés comme bioarchives des milieux marins, les bivalves présentent certains avantages. S'agissant d'organismes pour la plupart sédentaires, il est possible de savoir que les informations environnementales que l'on obtient concernent bien les sites où les organismes ont été prélevés. De plus, les bivalves présentent une large distribution géographique et bathymétrique dans les océans actuels, allant des milieux côtiers aux sources hydrothermales (Freitas et al. 2006).

Cela permet l'utilisation de ce modèle dans des sites très contrastés, ce qui présente un avantage par rapport aux coraux, qui ont une distribution latitudinale moins importante (Jones 1983, Grocke & Gillikin 2008). Aussi, les coquilles de bivalves sont relativement communes dans la documentation fossile à partir du Crétacé (Freitas et al. 2006), ce qui fait que ce, si les indicateurs sont calibrés pour les espèces actuelles, il est également possible de reconstruire à partir du modèle biologique d'étude pas seulement l'environnement actuel ou récent, mais également l'environnement passé (Bice et al. 1996, Hendry et al. 2001, Ivany et al. 2004).

Le modèle d'étude des bivalves présente également un avantage si l'on s'intéresse spécifiquement à la relation trophique entre producteurs primaires et consommateurs benthiques. En effet, la grande majorité des bivalves sont filtreurs, se nourrissant de la matière organique en suspension dans l'eau (Gosling 2003). S'agissant de consommateurs primaires, il est possible d'estimer les apports de nourriture issus des producteurs primaire au benthos à travers l'étude de leur régime alimentaire : cela est possible en étudiant les tissus des bivalves par plusieurs méthodes d'analyse utilisées en écologie trophique, notamment les acides gras et les isotopes stables (Lorrain et al. 2002, Cabanellas-Reboredo et al. 2009, Ezgeta-Balic et al. 2012, Gaillard et al. 2015, Nerot et al. 2015).

Ainsi, à la fois à travers l'analyse de la coquille et des tissus, le modèle biologique des bivalves permet l'acquisition d'informations à la fois sur l'environnement abiotique et biotique de ces organismes, et cela à différentes échelles temporelles. En effet, l'analyse de la coquille permet d'étudier une fenêtre temporelle correspondante à la vie de l'individu, pouvant aller selon les espèces de bivalves des années jusqu'à plusieurs siècles (Grocke & Gillikin 2008). En revanche, l'analyse des tissus avec les méthodes de l'écologie trophique permet d'acquérir des informations sur les sources de nourriture assimilées par les bivalves quelques semaines/mois précédents le moment de l'échantillonnage (Ezgeta-Balic et al. 2012).

Pour désigner ces différences dans les échelles temporelles, nous utiliserons dans cette thèse les termes « diachronique » et « synchronique ». Ces termes, initialement issus de la linguistique (de Saussure 1967) et puis appliqués à d'autres domaines, nous paraissent pertinents pour désigner les deux approches complémentaires qui seront

utilisées dans cette thèse sur le modèle d'étude des bivalves : l'analyse de la coquille avec les méthodes de la sclérochronologie et de la sclérochimie (« dia-chronos », à travers le temps) et l'analyse des tissus avec une approche trophique multi-marqueurs (« syn-chronos », avec le temps). Ces méthodes d'étude seront présentées dans les deux prochaines sections de cette introduction.

Méthodes d'étude pour l'approche synchronique : acides gras, isotopes stables, isotopes sur acides gras

Le régime alimentaire des bivalves filtreurs est généralement considéré comme étant composé principalement de phytoplancton (Gosling 2003). Néanmoins, les bivalves filtrent la matière organique disponibles dans l'eau et celle-ci peut contenir du carbone issus de producteurs primaires autres que le phytoplancton, ainsi que des bactéries et du zooplancton (Ezgeta-Balic et al. 2012, Peharda et al. 2012). Différentes méthodes ont été utilisées pour caractériser le régime alimentaire des bivalves, par exemple l'analyse des contenus stomacaux et des pelotes fécales (Lehane & Davenport 2002, 2004). Néanmoins, ces méthodes sous-estiment les sources réellement assimilées par les bivalves et reflètent une activité nutritionnelle très récente (à l'échelle des secondes-heures), alors que l'analyse de traceurs biochimiques comme les acides gras et les isotopes stables peuvent fournir des informations sur les sources réellement assimilées à une échelle de temps plus longue (semaines-mois ; Ezgeta-Balic et al. 2012).

Les acides gras sont les composants lipidiques principaux des organismes vivants, jouant un rôle essentiel dans la structure et le fonctionnement des membranes cellulaires de tous les organismes et peuvent être également utilisés comme réserve énergétique chez certains eucaryotes (Hulbert et al. 2014). Molécules formées par une chaîne carbonée et un groupement carboxyle, les acides gras se distinguent par le nombre de carbones composant la chaîne, le nombre d'insaturations (doubles liaisons entre deux carbones), la position de ces doubles liaisons et la présence de ramifications (Fig. 6). La nomenclature la plus couramment utilisée pour désigner les acides gras est celle X:YωZ (ou X:Yn-Z), où X désigne le nombre de carbones, Y le nombre de doubles

liaisons et Z la position de la première double liaison en comptant à partir du groupement méthyle (donc à l'opposé du groupe carboxyle).

Shorthand nomenclature	Chemical structure
Saturated fatty acids	
14:0	
16:0	
18:0	
Monounsaturated fatty acids	
16:1n-7	
18:1n-9	
Polyunsaturated fatty acids	
18:2n-6	
18:3n-3	
20:5n-3	
22:5n-3	
22:6n-3	

Figure 6. Nomenclature et structure chimique de quelques acides gras les plus courants en nature. L'écriture « X:Yn-Z» est équivalente à celle «X:YωZ ».
Figure 6. Nomenclature and chemical structure of some fatty acids abundant in nature. Writing "X:Yn-Z" is equivalent to "X:YωZ".

La méthode des acides gras biomarqueurs utilisée en écologie trophique repose sur le principe que les acides gras sont transférés de façon conservative des sources ingérées aux consommateurs (Dalsgaard et al. 2003). En effet, les organismes à la base des réseaux trophiques synthétisent eux-mêmes les acides gras à partir de sources non lipidiques, alors que pour les consommateurs il est avantageux d'utiliser des acides gras acquis par l'alimentation sans le modifier plutôt que de le synthétiser *de novo* (Dalsgaard

et al. 2003). En effet, certains consommateurs sont même incapables de synthétiser des acides gras et en particulier les polyinsaturés ω6 et ω3, car ils ne disposent pas des enzymes nécessaires (Δ12-désaturase et Δ15-désaturase). Tel est le cas pour l'espèce humaine, qui doit acquérir ces acides gras importants pour le développement de son régime alimentaire : ces acides gras sont donc dits « essentiels » (Hulbert et al. 2014).

En milieu marin, l'utilisation des acides gras comme biomarqueurs repose également sur l'observation que les organismes à la base des réseaux trophiques (p. ex. les diatomées, les dinoflagellés, les bactéries) se caractérisent par un acide gras ou une combinaison d'acides gras qui leur sont « propres » (Dalsgaard et al. 2003, Kelly & Scheibling 2012). Par exemple, les diatomées présentent un ratio élevé 16:1ω7/16:0, les dinoflagellés sont riches en 22:6ω3 et les bactéries sont caractérisés par des proportions importantes d'acides gras ramifiés (Reuss & Poulsen 2002, Budge et al. 2006, Kelly & Scheibling 2012). Si un acide gras ou une combinaison d'acides gras sont suffisamment « spécifiques » d'une source et si ces biomarqueurs sont présents dans les tissus d'un consommateur, il est possible d'inférer que telle source a été assimilée par tel consommateur. De fait, dans les réseaux trophiques benthiques il y a de nombreuses sources de nourriture potentielles et l'analyse trophique est complexifiée par le fait qu'un même acide gras peut être associé à plusieurs types d'organismes : il est donc nécessaire, pour un milieu étudié, d'échantillonner et analyser la composition en acides gras des sources potentielles de nourriture aussi bien que celle des consommateurs étudiés (Kelly & Scheibling 2012, Gaillard 2016).

Une méthode de l'écologie trophique complémentaire à celle des acides gras biomarqueurs est celle des isotopes stables. Pour un élément donné, par exemple le carbone, plusieurs isotopes stables existent dans la nature : la forme lourde du ^{13}C et la forme légère du ^{12}C. Le rapport entre ces deux formes isotopiques ($\delta^{13}C$) peut être caractéristique de certaines grandes classes de producteurs primaires, qui auront donc une signature isotopique spécifique dans un milieu donné (Hobson et al. 2002). La composition isotopique dans les tissus des consommateurs va « refléter » celle des sources ingérées à quelque différence près : par exemple, lors des réactions métaboliques de l'animal, la forme légère du carbone sera préférentiellement perdue à travers la respiration, résultant dans un enrichissement dans le tissu animal de l'isotope lourd

(McCutchan et al. 2003). Le degré de « fractionnement » isotopique entre la source et le consommateur peut varier selon différents facteurs (qualité du régime, position trophique, omnivorie, tissu analysé chez le consommateur) et représente un sujet de débat majeur en écologie trophique (del Rio et al. 2009, Wessels & Hahn 2010). Cependant, pour le milieu aquatique, le fractionnement isotopique du carbone entre source et consommateur est considéré comme étant réduit, et il est communément estimé comme pouvant varier entre + 0.2‰ et + 1.1 ‰ (France & Peters 1997). L'isotopie de l'azote est également utilisée en écologie trophique afin de déterminer les niveaux trophiques des organismes étudiés, avec des facteurs de fractionnement entre sources et consommateurs estimés comme étant de l'ordre de + 3 ‰ (DeNiro & Epstein 1981).

Une troisième méthode, la plus récente, a été utilisée en écologie trophique afin d'identifier les relations trophiques entre sources et consommateurs : l'étude de la composition isotopique spécifique des acides gras (« Compound-Specific Stable Isotope Analysis »). Si l'étude du $\delta^{13}C$ est appliquée au carbone total d'un tissu (reflétant à la fois la signature des lipides, des sucres et des protéines), il est également possible d'analyser, de façon plus fine, la signature isotopique de certains composés spécifiques comme les acides gras (Bec et al. 2011). Dans ce cas, en comparant la signature isotopique d'un acide gras d'un consommateur et celle de sa source, il est possible d'obtenir des informations qui ne sont pas toujours accessibles par la technique des acides gras marqueurs. Par exemple, dans les écosystèmes marins arctiques, cette méthode s'est révélée intéressante pour trouver un biomarqueur spécifique pour distinguer les diatomées des algues de glace des diatomées phytoplanctoniques (Budge et al. 2008). En effet, les deux producteurs primaires sont riches en 20:5ω3, donc ce marqueur n'est pas suffisamment spécifique pour distinguer les deux sources. En revanche, dans l'étude de Budge et al. (2008) menée en Alaska, la valeur du $\delta^{13}C$ de cet acide gras contrastait fortement entre les algues de glace (-18.3 ± 2.0 ‰) et le phytoplancton (-26.9 ± 0.7 ‰), montrant ainsi le potentiel de la méthode de l'isotopie des acides gras pour retracer les flux de carbone dans les réseaux trophiques arctiques. Par ailleurs, ces techniques récentes d'analyse des composés spécifiques sont très prometteuses pour comprendre des phénomènes encore mal compris en écologie isotopique, comme le fait que les tissus d'un consommateur peuvent présenter des signatures isotopiques différentes ou que les classes de

macromolécules (lipides, acides aminés, etc.) n'ont pas les mêmes mécanismes de fractionnement à cause du phénomène de l' « acheminement isotopique » (« isotopic routing » ; del Rio et al. 2009). En effet, dans plusieurs écosystèmes aquatiques il est apparu que les acides gras – systématiquement appauvris en ^{13}C par rapport aux autres composés – montrent des valeurs du $\delta^{13}C$ plus bas dans les consommateurs que dans les sources, résultant donc dans un fractionnement « à l'inverse » par rapport au carbone « bulk » (Bec et al. 2011, Gladyshev et al. 2012). Cet appauvrissement en ^{13}C dans les acides gras du consommateur par rapport à ceux des sources, résultant de mécanismes biochimiques encore peu élucidés, a été estimé comme étant de l'ordre de -3.17 ‰ (Gladyshev et al. 2014).

Les trois méthodes d'écologie trophique ici présentées, en particulier celles plus classiques des acides gras et des isotopes, ont été appliquées avec succès pour étudier le régime alimentaire des bivalves dans différents écosystèmes, par exemple de *Pecten maximus* (Nerot et al. 2012, Nerot et al. 2015), des moules du genre *Mytilus* (Xu & Yang 2007, Prato et al. 2010, Ezgeta-Balic et al. 2012) et *Perna* (Allan et al. 2010), des huîtres du genre *Ostrea* et *Crassostrea* (Xu & Yang 2007, Ezgeta-Balic et al. 2012) et des bivalves fouisseurs *Bathyarca glacialis* (Gaillard et al. 2015), *Glycymeris nummaria* (Najdek et al. 2016) et *Venus verrucosa* (Perez et al. 2013). Chacune de ces méthodes trophiques présente ses avantages et ses limites, mais leur utilisation combinée dans une approche multi-marqueur permet d'extraire des informations complémentaires dans l'objectif d'acquérir des informations sur les relations trophiques entre consommateurs et les ressources de nourriture.

Méthodes d'étude pour l'approche diachronique : sclérochronologie et sclérochimie

La coquille des bivalves est constituée de deux composantes principales : le carbonate de calcium ($CaCO_3$) et une matrice organique composée essentiellement de protéines (Marin & Luquet 2004). On parle donc, pour désigner ce matériel composite, de « biominéral » ou de « biocarbonates ». La fraction minérale représente 95-99% du poids de la coquille, le reste étant composé de la matrice organique dont le rôle et de renforcer les propriétés de la coquille et de réguler la mise en place des cristaux (Marin

& Luquet 2004). Le carbonate de calcium peut avoir deux formes minéralogiques, la calcite et l'aragonite : certaines espèces ont une coquille seulement en calcite (p. ex. les bivalves du genre *Pecten*), d'autres seulement en aragonite (p. ex. les genres *Astarte* et *Glycymeris*), et certaines avec les deux formes de carbonate (p. ex. le genre *Mytilus*). Le manteau est le tissu qui entoure le corps de l'animal : entre le manteau, la surface interne de la coquille et le périostracum se trouve un fluide, appelé fluide extra-palléal, au sein duquel le processus de biominéralisation de la coquille a lieu (Marin & Luquet 2004, Lazareth 2006 ; Fig. 7).

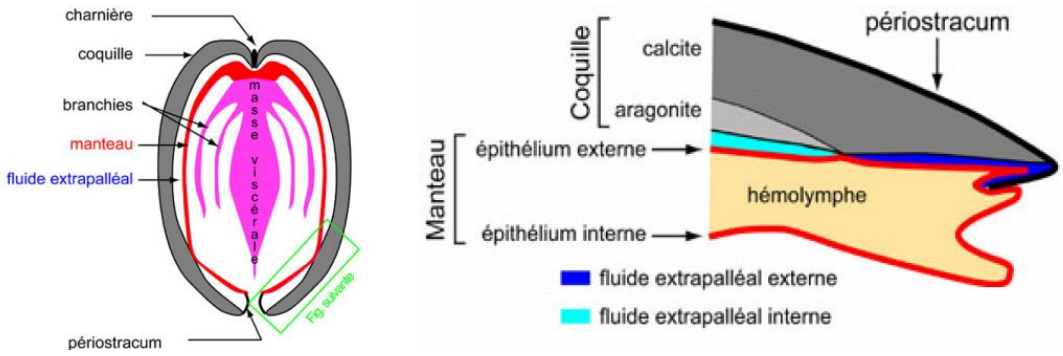

Figure 7. A gauche, coupe schématique d'un bivalve. A droite, schéma du bord ventral d'une moule montrant l'anatomie simplifiée du manteau et la localisation du fluide extra-palléal (Lazareth 2006).
Figure 7. On the left, schematic cut of a bivalve. On the right, schematic representation of the ventral margin of a mussel bivalve, showing the simplified anatomy of the mantle and the localization of extra-pallial fluid (Lazareth 2006).

La sécrétion de la coquille se fait par ajouts successifs de matériel, sur le bord ventral et, dans une moindre mesure, à l'intérieur de la coquille pour ce qui concerne la croissance en épaisseur (Rhoads & Lutz 1980, Lazareth 2006). La biominéralisation de la coquille est rythmée par la physiologie de l'animal (cycles de reproduction) et est également influencée par des paramètres environnementaux, abiotiques (température de l'eau, alternance jour/nuit, cycle des marées, instabilité sédimentaire) et biotiques (apports en nourriture ; Rhoads & Lutz 1980).

La périodicité de ces événements peut se traduire dans l'apparition des stries de croissance visibles à l'extérieur de la coquille ou plus souvent à l'intérieur, pouvant être

observées en réalisant des coupes transversales (Jones 1983). Les stries de croissances sont schématisées dans la Fig. 8 (Lazareth 2006) ; on appelle « incréments de croissance » les intervalles compris entre les stries de croissance. La périodicité dans la formation des stries de croissance est variable selon les espèces, pouvant être annuelle, journalière, ou liée aux rythmes des marées pour les bivalves intertidaux (Rhoads & Lutz 1980, Jones 1983, Richardson 2001).

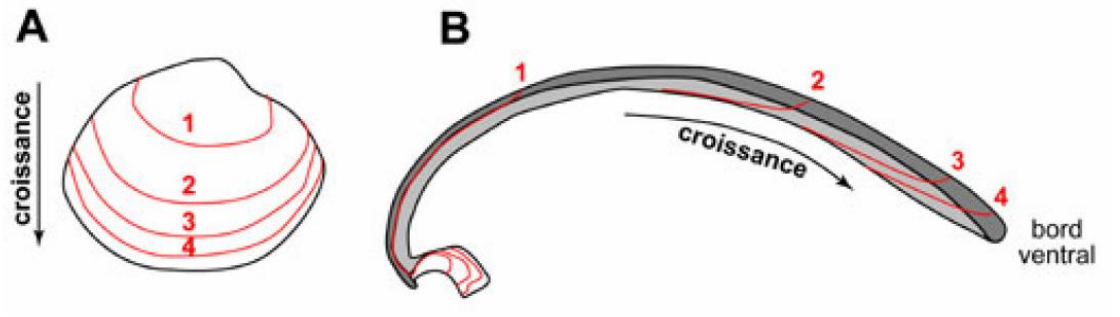

Fig. 8. Schéma représentant la succession des stries de croissance observables chez certains bivalves. A : à la surface ; B : en coupe transversale (Lazareth 2006). Les stries de croissance sont représentées en rouge ; l'espace entre deux stries de croissance est appelé incrément.
Fig. 8. Schematic representation of successive growth lines that can be observed in some bivalve species. A: in the external surface; B: in transversal cut (Lazareth 2006). Growth lines are represented in red ; the space between two growth lines is called growth increment.

L'étude des variations physico-chimiques dans les structures qui se forment périodiquement dans les parties dures des organismes fait l'objet de la sclérochronologie (du grec « sklêros », dur ; Rhoads & Lutz 1980, Oschmann 2009). Plusieurs auteurs différencient la sclérochronologie de la sous-discipline de la sclérochimie, indiquant avec le premier terme l'étude de la structure physique de la coquille (et en particulier l'étude des stries de croissance) et en désignant avec le deuxième, de façon plus précise, l'étude de la structure géochimique de la coquille (Grocke & Gillikin 2008). Cet usage sera adopté dans cette thèse, même si de fait les deux approches sont intimement liées.

Une condition préalable pour utiliser la coquille des bivalves comme bioarchives de l'environnement est la validation de la périodicité de formation de stries. En effet, des stries « évènementielles » - liées par exemple à des perturbations ou à des épisodes de reproduction ne présentant pas une périodicité particulière - peuvent également être visibles dans la coquille et ne pas permettre d'établir une chronologie précise (Lazareth

2006). Plusieurs techniques peuvent être utilisées pour tester la périodicité des stries de croissance, par exemple par des expériences de capture-marquage-recapture en milieu naturel. Le principe de cette expérience consiste à capturer des individus vivants et obtenir un repère sur la coquille à travers une marque mécanique (Sejr et al. 2002) ou par immersion dans la calcéine (Thebault et al. 2006, Ambrose et al. 2012), qui s'incorpore dans la structure de la coquille et peut par la suite être observée par fluorescence permettant de repérer le moment du marquage. Les individus ainsi marqués sont transportés à nouveau *in situ* et récupérés après un certain temps, afin d'observer les stries de croissance qui se forment à partir du moment du marquage. L'approche de validation par capture-marquage-recapture n'étant pas toujours évidente à mettre en place, notamment en milieu polaire, des méthodes plus « indirectes » de validation de la périodicité des stries ont été développées (Richardson 2001, Ambrose et al. 2012). Par exemple, la technique d'analyse du carbone radioactif (ou radiocarbone) repose sur le fait qu'il y a eu une augmentation du ^{14}C dans l'atmosphère et dans l'océan suite aux essais nucléaires atmosphériques dans les années 1950 et 1960 et que cette augmentation peut être détectée dans les squelettes carbonatés des organismes marins (Campana 2001). Cela a permis d'utiliser l'analyse du ^{14}C pour confirmer les estimations d'âge de certains organismes tels que des poissons, des coraux et des bivalves (Weidman & Jones 1993, Campana & Jones 1998, Sherwood & Edinger 2009, Gaillard 2016). Une autre manière indirecte pour tester la périodicité de formation des stries consiste à voir si des variations de la composition chimique de la coquille, reliées à des paramètres environnementaux ayant une périodicité connue, montrent une correspondance avec les stries de croissance observables (Witbaard 1997, Ambrose et al. 2006).

L'application des méthodes de la sclérochronologie et de la sclérochimie aux coquilles de bivalves a permis d'établir des liens entre la biologie de ces organismes et l'environnement. En effet, comme la croissance des invertébrés est influencée par des paramètres environnementaux et premièrement par la température et l'apport en nourriture (Beukema et al. 1985, Brockington & Clarke 2001), un lien entre les variations d'épaisseur des incréments de croissance et l'environnement peut être établi. Pour cela, il est nécessaire de prendre en compte les effets ontogénétiques puisque l'épaisseur des incréments va naturellement réduire avec l'âge : cela est fait avec des moyens

mathématiques, par exemple en calculant un indice de croissance standardisé (« Standardized Growth Index », SGI) qui permet d'éliminer les tendances liées à l'âge (Schone et al. 2002, Schone 2013). A titre d'exemple, l'étude des variations d'épaisseur d'incréments d'un bivalve intertidal (*Chione cortezi*) a permis de reconstruire les température de l'eau du Golfe de Californie (Mexique) avec une résolution journalière (Schone et al. 2002). Par ailleurs, plusieurs études ont mis en évidences des corrélations entre la croissance des bivalves et des indices décrivant des variations « naturelles » du climat. Pour les bivalves arctiques, il a été montré que les anomalies de croissance d'*Arctica islandica* en Mer du Nord et Mer de Norvège étaient positivement corrélée à l'Oscillation Nord Atlantique (« North Atlantic Oscillation », NAO) (« North Atlantic Oscillation », NAO ; Schone et al. 2003), et que les anomalies de croissance de *Serripes groenlandicus* dans l'Archipel du Svalbard étaient positivement corrélée à l'Oscillation de l'Océan Arctique (« Arctic Ocean Oscillation », AOO ; Proshutinsky & Johnson 1997, Carroll et al. 2011a). Pour l'hémisphère austral, il a été également mis en évidence que la croissance des bivalves *Prototacha tacha* au Chili et au Pérou peut être reliée aux phénomènes El Niño (Lazareth et al. 2006).

La composition géochimique de la coquille des bivalves peut également être reliée à l'environnement dans lequel ces organismes ont vécu. De nombreuses études ont porté sur la composition en isotopes stables de l'oxygène (ratio $^{18}O/^{16}O$, exprimé en valeur $\delta^{18}O$) dans les biocarbonates des bivalves, qui est contrôlée à la fois par la température et par la composition isotopique de l'oxygène de l'eau dans laquelle la biominéralisation a lieu (Urey 1947, Epstein et al. 1953, Grossman & Ku 1986). Ces études ont permis de reconstruire la température (Marsh et al. 1999, Elliot et al. 2003, Goodwin et al. 2003, Ivany et al. 2004, Schone et al. 2004, Chauvaud et al. 2005) et la salinité de l'eau (Khim et al. 2003, Mueller-Lupp et al. 2003) dans plusieurs écosystèmes marins. Par ailleurs, l'application de ces méthodes à des spécimens fossiles a également permis la reconstruction des paléotempératures (Bice et al. 1996, Khim et al. 2001).

La coquille des bivalves est principalement constituée de carbonate de calcium ($CaCO_3$) mais d'autres éléments (p. ex. Magnésium, Lithium, Strontium, Barium, Manganèse) sont présents en petites quantités et leur variabilité peut être liée à des facteurs environnementaux (Vihtakari 2014). Dans les trois dernières décennies, le

développement de techniques d'analyses comme la spectrométrie à plasma à couplage inductif (« Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry », LA-ICP-MS) a permis d'étudier ces variations élémentaires avec une résolution fine (Richardson 2001). Pour ces études, ces éléments sont rapportés au composant majoritaire de la coquille qui est le calcium (p. ex. Magnésium sur Calcium, Barium sur Calcium…) : on parle donc de « ratios élémentaires ». Le potentiel des ratios élémentaires comme « proxies » de l'environnement a été mis en évidence dans plusieurs études : les ratios du Barium au Calcium (Ba/Ca) et du Lithium sur Calcium (Li/Ca) ont été proposé comme indicateurs des producteurs primaires assimilés (Elliot et al. 2009, Thébault et al. 2009, Thebault & Chauvaud 2013) ; le Strontium sur Calcium (Sr/Ca) et le Magnésium sur Calcium (Mg/Ca) pourraient, pour certains bivalves, être des indicateurs de la température de l'eau (Dodd 1965, Klein et al. 1996). Néanmoins, les facteurs contrôlent l'incorporation élémentaire sont moins compris que ceux qui gouvernent la composition isotopique (Freitas et al. 2006) et peuvent varier selon l'espèce, l'ontogénie, les concentrations des éléments dans l'eau, la physiologie et la minéralogie de la coquille, compliquant ainsi l'utilisation de ces indicateurs (Richardson 2001, Vihtakari 2014).

Les bivalves du complexe *Astarte borealis*

L'application des outils de la sclérochronologie et de la sclérochimie à des espèces de bivalves longévives est particulièrement intéressante pour les reconstructions environnementales à long terme (Schone et al. 2005). La plupart des mollusques vit moins que 10 ans, mais certaines espèces de bivalves peuvent atteindre 50 ans (Peterson 1986) et le record de longévité est attribué à *Arctica islandica* avec des individus de plus de 500 ans (Schone 2013). Des études récentes ont mis en évidence des longévités importantes pour une autre espèce de bivalve arctique appartenant à la famille des Astartidae : *Astarte borealis*. Torres et al. (2011) indiquent des âges compris entre 20 et 150 ans pour cette espèce dans le détroit de Nares (Archipel canadien), et Gaillard (2016) entre 61 et 103 ans dans la Baie de Baffin.

Appartenant à la famille des Astartidae (d'Orbigny, 1844), *Astarte borealis* est largement distribuée dans l'hémisphère boréal, vivant principalement dans les eaux peu

profondes de l'Océan Arctique mais également dans l'Atlantique et le Pacifique Nord, avec la limite de distribution sud en Mer Baltique (Zettler 2002, Chrpa 2013). Ces bivalves sont connus pour leur polymorphisme et leur variabilité dans la morphologie de la coquille (Chrpa 2013). Petersen (2000) considère *Astarte borealis* comme un complexe d'espèces, à l'intérieur duquel plusieurs espèces peuvent être distinguées : *A. borealis*, *A. jenseni*, *A. nuuki*, *A. sericea* et *A. moerchi*.

Ces bivalves filtreurs vivent enfouis en faible profondeur des sédiments vaseux (Saleuddin 1965) et leur distribution bathymétrique est large, pouvant aller de très faibles profondeurs (8 m) jusqu'à plus que 500 m de fond (Gaillard 2016). La morphologie d'*Astarte borealis* est celle caractéristique des bivalves fouisseurs (Gosling 2003), avec deux muscles adducteurs (antérieur et postérieurs), un pied bien développé, des siphons courts dont la partie qui sort de la coquille est d'environ 2 mm (Saleuddin 1965). La coquille est inéquilatérale et équivalve et recouverte d'un periostracum épais ; la valve droite présente une seule dent cardinale large et la valve gauche deux dents plus petites (Chrpa 2013 ; Fig. 9). A la fois la couche interne et externe de la coquille sont en pure aragonite (Mueller-Lupp et al. 2003). A notre connaissance, la structure minéralogique de la coquille n'a pas été étudiée pour cette espèce en particulier, mais Trutschler and Samtleben (1988) ont décrit, pour *Astarte elliptica*, une structure de type lamellaire croisé interrompue de prismes granulaires plus larges.

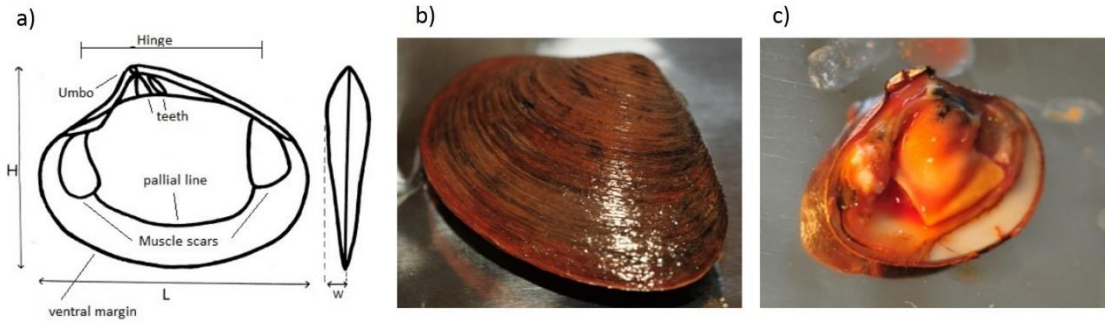

Figure 9. a) Schéma représentant la partie interne d'une valve gauche d'*Astarte* (Chrpa 2013) ; b) Vue externe d'une coquille d'*Astarte moerchi*, espèce appartenant au complexe *Astarte borealis*, échantillonnée dans le fjord du Kongsfjorden, Svalbard (photo Erwan Amice) ; c) Vue interne de la masse viscérale d'*Astarte moerchi* (photo Erwan Amice).

Figure 9. a) Schematic representation of the interior of an *Astarte* left valve (Chrpa 2013) ; b) External view of a shell of *Astarte moerchi*, belonging to *Astarte borealis* complex, sampled in Kongsfjorden, Svalbard (picture Erwan Amice) ; c) Internal view of the visceral mass of *Astarte moerchi* (picture Erwan Amice).

Les éléments disponibles dans la littérature sur la reproduction des bivalves du genre *Astarte* ne sont pas très nombreux : les individus sont dioïques, avec peut-être de l'hermaphroditisme consécutif protandre (sexe initial mâle, Saleuddin 1964) et peuvent avoir des périodes très prolongées pendant lesquelles les gonades sont matures (von Oertzen 1972). Thorson (1936) et Saleuddin (1964) suggèrent que les larves ne seraient pas pélagiques mais qu'il y aurait développement direct : cela pourrait expliquer pourquoi les œufs sont gros et riches en vitellus. Thorson (1936) a étudié *A. borealis* au nord-est du Groenland et considère que la période de ponte a lieu en Octobre/Novembre.

Dans cette thèse, les méthodes de l'écologie trophique et de la sclérochronologie/sclérochimie seront appliquées à l'étude de deux populations appartenant au complexe d'espèces *Astarte borealis*. Ces deux populations ont été analysées avec des outils génétiques et résultent appartenir à la même espèce (Cf. chapitre 1). Par la morphologie de la coquille, les individus de ces populations ont été identifiés comme correspondants à l'espèce « *Astarte moerchi* » décrite par Petersen (2000). Les deux sites d'étude dans lesquels les bivalves ont été échantillonnés seront caractérisés dans la section suivante.

Sites d'étude

Plusieurs écosystèmes marins peuvent être identifiés au sein de l'Océan Arctique et dans ses mers épicontinentales : ces « systèmes » peuvent par exemple être distingués par les facteurs abiotiques présentés au début de cette introduction (conditions de lumière, couvert de glace, salinité, etc.). Le biologiste et océanographe canadien Maxwell John Dunbar a proposé de distinguer les zones marines « arctiques » des zones marines « sub-arctiques », faisant référence à la composition des eaux pour la couche de surface (200-300 m, Dunbar 1953). L'auteur considère « sub-arctiques » les zones où les eaux d'origine polaire et non polaire sont mélangées, et « arctiques » les zones consistant exclusivement d'eaux d'origine polaire (Dunbar 1968, Fig. 10). Tout en reconnaissant que la ligne de démarcation est variable avec les saisons, annuellement ou sur des plus longues périodes, Dunbar considère que cette distinction est utile en raison de sa

pertinence pour l'écologie marine, reflétant une réelle distinction dans la production biologique des deux zones identifiées (Dunbar 1953).

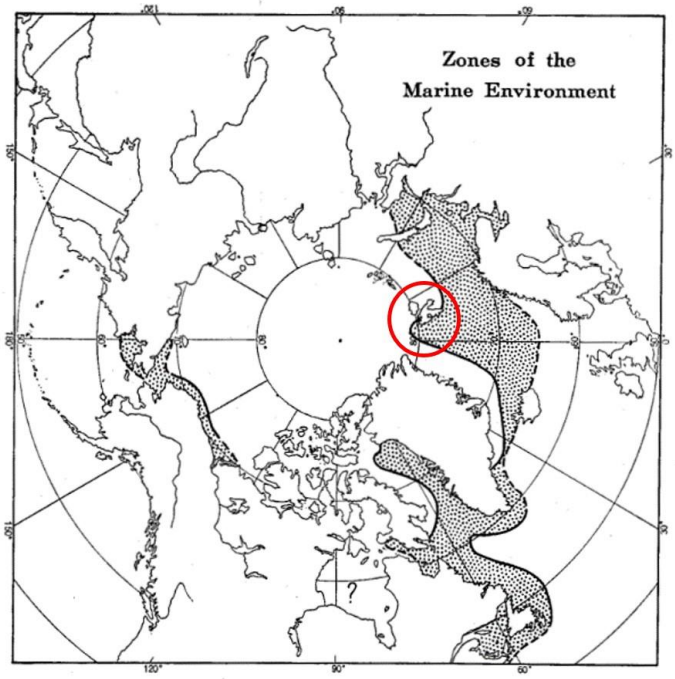

Figure 10. Zones de l'environnement marin selon John Maxwell Dunbar, les zones sub-arctiques sont représentées en pointillé (Dunbar 1953). L'auteur précise que les lignes de démarcation sont approximatives. L'Archipel du Svalbard, dont seulement la côte sud-ouest est considérée comme faisant partie des zones sub-arctiques, a été encerclé en rouge.
Figure 10. Zones of marine environment following John Maxwell Dunbar, sub-arctic zones are stippled (Dunbar 1953). The author specifies that lines of delimitation are approximate. The Svalbard Archipelago, where only the south-west coast is considered as sub-arctic, is encircled in red.

Dunbar repère plusieurs caractéristiques qui peuvent être considérées comme spécifiques des zones sub-arctiques par rapport aux zones arctiques. Une première différence est liée à la température de l'eau : en excluant les 50-100 m de surface qui sont plus variables et affectées par les influences locales, les zones d'eau arctiques restent en dessous de 0°C tout le long de l'année, ce qui n'est pas le cas pour les zones sub-arctiques (Dunbar 1968). Une deuxième différence est liée au couvert de glace, moins important dans les zones sub-arctiques. Si on prend l'exemple de l'Archipel du Svalbard (Fig. 10), la côte ouest va être considérée sub-arctique car l'influence des courants chauds de l'Atlantique réduit la formation de la banquise, alors que dans la côte nord, qui ne subit pas cette influence, la présence du couvert de glace au cours de l'année est bien

plus importante (Hop et al. 2002 ; cf. également Fig. 3). Une troisième différence est liée à la production organique, qui est plus forte dans les zones sub-arctiques. Cela est particulièrement évident si l'on considère que les pêcheries dans les zones sub-arctiques incluent les fortes productions de Terre-Neuve, côte du Labrador, ouest du Groenland et Irlande du Nord (Dunbar 1968). Dunbar (1968) cite également d'autres différences, par exemple le fait que dans les zones sub-arctiques, par rapport aux zones arctiques, la stabilité verticale de l'eau est moins importante et que la variété de la faune et de la flore plus grande.

Les deux sites étudiés dans cette thèse peuvent être considérés respectivement comme un site arctique et un site sub-arctique : le fjord du Young Sound (Nord-Est du Groenland) et le fjord du Kongsfjorden (Ouest de l'Archipel du Svalbard, Fig. 11).

Figure 11. Localisation des sites où deux populations d'*Astarte moerchi* sont étudiées. Le site arctique du Young Sound sera abrégé « YS », et le site sub-arctique du Kongsfjorden sera abrégé « KF ».
Figure 11. Site location where two populations of *Astarte moerchi* are studied. The Arctic site Young Sound will be abbreviated "YS" and the sub-arctic site Kongsfjorden will be abbreviated "KF".

Les fjords peuvent être définis comme des anciennes vallées glaciaires qui ont été envahies par la mer. Ils se caractérisent par des côtés très escarpés et parfois, à leur embouchure, par un « seuil » sous-marin (« sill ») issu des processus d'érosion glaciaire, qui peut limiter le passage des masses d'eau des zones littorales à l'extérieur du fjord. En raison des côtés escarpés, à la fois des habitats peu profonds et profonds sont présents pour les organismes benthiques. En outre, les régimes océanographiques et d'advection sont plus facilement étudiés que dans d'autres zones littorales : cela fait des fjords des

écosystèmes intéressants pour l'étude de processus écologiques en Arctique (Renaud et al. 2015a).

Le Young Sound (74°N, 20°W) est la partie externe d'un fjord qui fait 90 km de long, présente un volume total de 40 km^3 et une profondeur moyenne de 100 m (Bendtsen et al. 2007). Le seuil à l'embouchure a une profondeur maximale de 45 m, réduisant les échanges avec la partie externe et le courant froid du Groenland oriental. L'influence des apports d'eau douce, venant de la neige, de la fonte de la glace et des rivières, est conséquente spécialement en été (Bendtsen et al. 2007). Le fjord du Young Sound est recouvert de glace entre 9 et 10 mois par an. Dans les derniers 50 ans, les périodes libres de glace ont varié entre 63 et 131 jours, avec une tendance à l'augmentation dans la dernière décennie (Glud et al. 2007). Autour de 60 m, les températures de l'eau de fond sont relativement stables autour de -1°C ainsi que la salinité à 32 unités ; à des profondeurs plus faibles (30 m), des variations dans ces deux paramètres sont présentes régulièrement en été (ZERO 2014 ; Fig. 12).

Situé dans la côte ouest de l'Archipel du Svalbard, le Kongsfjorden (79°N, 12°E) est un fjord d'environ 30 km et d'un volume total estimé de 29.4 km^3 (Svendsen et al. 2002). A la différence du Young Sound, Kongsfjorden ne présente pas un seuil marqué à l'embouchure mais est connecté avec le talus continental à travers une fosse sous-marine, Kongsfjordrenna (Svendsen et al. 2002). Ce fjord présente une partie intérieure où la profondeur est inférieure à 100 m, et une partie plus profonde à l'extérieur (Svendsen et al. 2002). Malgré la haute latitude, Kongsfjorden est considéré comme un fjord sub-arctique car, comme expliqué plus haut, la côte Ouest du Svalbard est influencé par les courants chauds de l'Atlantique et en particulier par le courant du Spitsbergen occidental (Hop et al. 2002). Les conditions hydrologiques sont variables selon les saisons, influencées par les apports en eau douce et sédiments des glaciers, qui créent des forts gradients de turbidité, nutriments et salinité le long de l'axe du fjord. En 2002, le couvert de glace était estimé comme étant présent dans le fjord entre 5 et 7 mois par an dans la partie interne du fjord, et seulement 1 mois par an dans le bassin central (Svendsen et al. 2002).

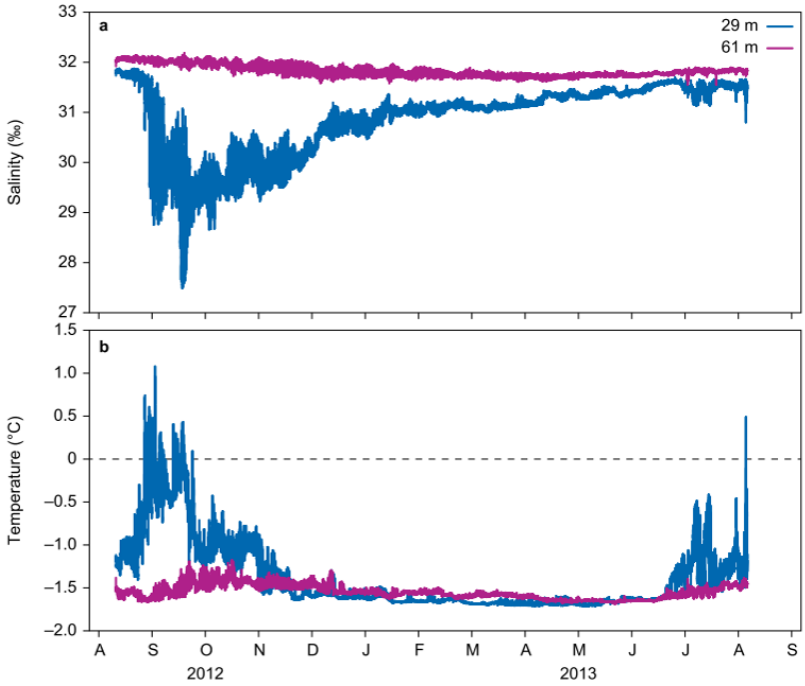

Figure 12. Résultats des mouillages déployés dans le fjord du Young Sound pour l'année 2012-2013 : la salinité et la température ont été enregistrés à deux profondeurs, 29 m et 61 m (ZERO 2014).

Figure 12. Results of hydrographic mooring deployed in Young Sound fjord for 2012-2013: salinity and temperature have been recorded at two depths, 29 m and 61 m (ZERO 2014).

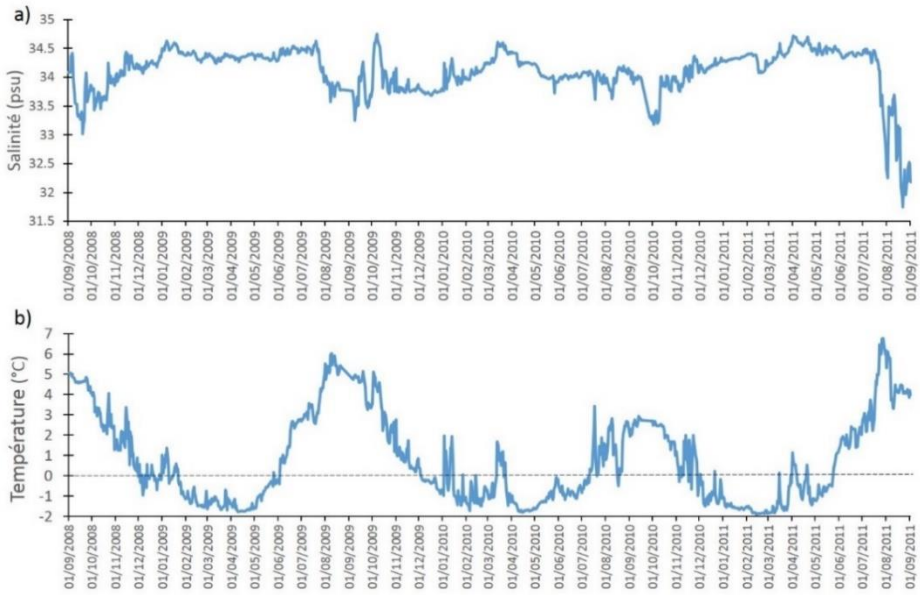

Figure 13. Résultats des mouillages déployés dans le fjord du Kongsfjorden de 2008 à 2011 : la salinité et la température ont été enregistrés autour d'une profondeur moyenne de 26 m (Scottish Association for Marine Science).

Figure 13. Results of hydrographic mooring deployed in Kongsfjorden from 2008 to 2011: salinity and temperature have been recorded at an average depth of 26 m (Scottish Association for Marine Science).

Néanmoins, les conditions de couverture de glace du Kongsfjorden ont changé à partir de 2006, avec une augmentation de l'influence des eaux de l'Atlantique pendant l'hiver (Cottier et al. 2007, Lalande et al. 2016) qui ont causé une augmentation de la température de l'eau dans le fjord. A partir de 2007, la glace pendant l'hiver était très réduite et limitée à l'intérieur du fjord et, pour l'année 2013, la moyenne annuelle de température de l'eau au centre du fjord était de 3°C (Paar et al. 2015).

Objectifs et structure de la thèse

L'objectif général de cette thèse est d'étudier les bivalves *Astarte moerchi* (complexe *borealis*) afin de tester le potentiel de cette espèce en tant que modèle biologique pour les écosystèmes marins arctiques. En particulier, nous nous sommes intéressés aux informations que ce modèle peut apporter sur les interactions complexes, ayant lieu au sein des écosystèmes arctiques, entre facteurs abiotiques, producteurs primaires et consommateurs benthiques. La thèse est divisée en deux parties, « Approche trophique multi-marqueurs » (Partie I) et « Sclérochronologie et sclérochimie » (Partie II). Chaque partie est composée d'un chapitre principal suivi d'un chapitre complémentaire.

Dans la Partie I, une approche trophique multi-marqueurs (approche synchronique) est appliquée aux tissus d'*A. moerchi* dans la population du Young Sound et dans celle du Kongsfjorden. Dans le chapitre 1, sous forme d'article en anglais, les glandes digestives des bivalves *A. moerchi* et les sources potentielles de nourriture ont été étudiées avec l'objectif spécifique de caractériser la relation trophique entre ces consommateurs benthiques et les producteurs primaires des deux sites. Cet article a été accepté avec révisions mineures par la revue *Marine Ecology Progress Series*. En complément de l'étude menée dans le chapitre 1, les glandes digestive et les muscles adducteurs d'*A. moerchi* ont été analysés avec l'objectif de discuter la relation entre la composition en acides gras et les contraintes environnementales auxquelles ces organismes sont confrontés au Young Sound et au Kongsfjorden. Ces résultats seront présentés dans le chapitre 2.

Dans la Partie II, les méthodes de la sclérochronologie et de la sclérochimie (approche diachronique) sont utilisées pour l'analyse de la coquille d'*A. moerchi*. Le chapitre 3

étudie les coquilles de deux populations actuelles dans les deux sites contrastés, avec les objectifs spécifiques de : 1) Tester l'hypothèse selon laquelle la formation des stries de croissance chez *A. moerchi* est annuelle ; 2) Tester les potentiels des ratios élémentaires (en particulier Ba/Ca et Mg/Ca) comme indicateurs de l'environnement abiotique et/ou biotique ; 3) Tester si les différences environnementales dans les deux sites étudiés se traduisent dans des différences observables des patrons de croissance coquillère. Dans le chapitre 4, une étude exploratoire a été menée sur des coquilles fossiles récoltée dans le site du Young Sound, avec l'objectif de tester le potentiel d'*A. moerchi* comme bioarchive pour la paléoenvironnements arctiques.

Dans la partie « Conclusion et perspectives », les résultats obtenus dans la thèse à travers le couplage des deux approches sont synthétisés et des perspectives pour le développement ultérieur de ce modèle biologique sont proposées. Pour conclure, une réflexion épistémologique est amorcée afin de caractériser la notion de « modèle biologique » utilisée en écologie dans le cas des bivalves filtreurs par rapport à la notion d' « organisme modèle » plus courante en biologie expérimentale.

PARTIE I. APPROCHE TROPHIQUE MULTI-MARQUEURS

Introduction générale de la Partie I.

Dans cette partie, les méthodes de l'écologie trophique décrites dans l'introduction sont appliquées à l'analyse des tissus des bivalves *A. moerchi* échantillonnés dans le fjord arctique du Young Sound et dans fjord sub-arctique du Kongsfjorden. Les bivalves et leurs sources de nourriture potentielles (matière organique d'origine pélagique et sympagique, macroalgues, sédiments) ont été échantillonnés à deux saisons de l'année, correspondant dans les deux sites au début et à la fin de la saison productive. L'étude du régime alimentaire des consommateurs nécessite d'un choix concernant les tissus à analyser qui peuvent, au sein du même organisme, avoir des taux de renouvellement du carbone différent (Tieszen et al. 1983, Hobson et al. 1996, Lorrain et al. 2002). Pour les bivalves, dans des études utilisant les méthodes de l'écologie trophique l'ensemble de la masse viscérale a été analysée ; dans d'autres, l'étude des tissus séparés et en particulier de la glande digestive a été privilégiée (Pazos et al. 2003, Ezgeta-Balic et al. 2012, Nerot et al. 2015, Gaillard 2016). La glande digestive des bivalves – organe complexe impliqué dans la sécrétion d'enzymes digestives, l'endocytose et la digestion intracellulaire (Stead et al. 2013) – présente un taux du renouvellement du carbone plus rapide par rapport à d'autres tissus (Lorrain et al. 2002). Reflétant de plus près la composition des sources de nourriture (Birkely et al. 2003), ce tissu a été choisi pour les analyses trophiques présentée dans le chapitre 1. Ce chapitre fait l'objet d'un article accepté avec révisions mineures par la revue *Marine Ecology Progress Series* (« Dietary plasticity in the bivalve *Astarte moerchi* revealed by a multimarker study in two Arctic fjords » ; co-auteurs : Tarik Meziane, Laurent Chauvaud, Joëlle Richard, Mikael Sejr, Julien Thébault, Gesche Winkler et Frédéric Olivier). De façon exploratoire, la composition en acides gras a été également étudiée sur un autre tissu d'*A. moerchi* avec un renouvellement du carbone plus lent : le muscle adducteur. La comparaison des données sur les deux tissus étudiés chez *A. moerchi* a permis la mise en évidence de différences inter-site dans la composition en acides gras, traduisant probablement des spécificités physiologiques des deux populations. Ces résultats sont présentés dans le chapitre 2, où l'influence des contraintes environnementales sur la composition en acides gras d'*A. moerchi* est discutée.

Chapitre 1. Plasticité trophique chez le bivalve *Astarte moerchi* caractérisée par une étude multi-marqueurs dans deux fjords arctiques

Résumé du chapitre 1

Les écosystèmes côtiers arctiques seront très probablement impactés par les changements environnementaux prévus comme le déclin de la glace et l'augmentation des apports d'eau douce et de la turbidité. Ces changements auront un effet sur les dynamiques de production primaire et, par conséquent, sur les consommateurs benthiques. Dans cette étude, la relation trophique entre les producteurs primaires et les consommateurs primaires benthiques est comparée dans deux fjords arctiques présentant des différences de couvert de glace : le Young Sound (Nord-Est du Groenland, fjord arctique) et le Kongsfjorden (Archipel du Svalbard, fjord sub-arctique). Le bivalve filtreur *Astarte borealis*, présentant une large distribution géographique en Arctique, a été choisi pour cette comparaison. Les glandes digestives des bivalves et ses sources de nourriture ont été caractérisées avec trois techniques d'analyse trophique : acides gras, isotopes du carbone et de l'azote et isotopes sur des acides gras individuels. Nos résultats suggèrent que des diatomées d'origine pélagique et/ou microphytobenthique représentent la contribution principale dans le régime alimentaire d'*A. borealis* au Young Sound et constituent une fraction moins importante du régime alimentaire de la population du Kongsfjorden. La contribution des algues de glace (diatomées sympagiques) est clairement exclue dans le fjord sub-arctique et demande d'être ultérieurement étudiée dans le fjord arctique. Le régime alimentaire d'*A. borealis* au Kongsfjorden est plus diversifié avec des apports de détritus macroalgaux et dinoflagellés. Ces résultats, combinés avec la plus grande concentration d'acide gras totaux au Young Sound, démontrent et caractérisent la plasticité trophique de cette espèce de bivalve. A partir de ces résultats, nous discutons les conséquences potentielles des changements climatiques sur les dynamiques des populations d'*A. moerchi* de ces fjords.

Abstract chapter 1

Arctic coastal ecosystems are likely to be strongly affected by predicted environmental changes like sea-ice decline and increase of freshwater input and turbidity. These changes are expected to impact primary production dynamics and consequently benthic consumers. The trophic relationship between primary producers and benthic primary consumers were compared in two Arctic fjords with differences in ice-cover: Young Sound (NE Greenland, a high Arctic fjord) and Kongsfjorden (Svalbard Archipelago, a sub-Arctic fjord). We selected for comparison the filter-feeding bivalves *Astarte moerchi* (belonging to the complex *Astarte borealis*) which has a broad geographical distribution in the Arctic. The bivalve digestive glands and food sources were characterized with fatty acids (FA), isotopes and compound-specific isotopes of individual FAs. Our results suggest that diatoms of pelagic and/or microphytobenthic origin are the main contributors to the *A. moerchi* diet in Young Sound and make up a less important fraction of the diet in the Kongsfjorden population. A contribution by sympagic diatoms is clearly excluded in the sub-Arctic fjord and needs to be further assessed in the Arctic fjord. The *A. moerchi* diet in sub-Arctic Kongsfjorden is more diversified, varies with season and has contributions from dinoflagellates and macroalgal detritus. These results, together with higher concentrations of total FAs in the Young Sound population, demonstrated and characterized the trophic plasticity of this bivalve species. Based on these results, we discuss potential consequences for *A. moerchi* population dynamics in these fjords.

1. Introduction

In Arctic coastal ecosystems, primary production dynamics are expected to be affected by predicted climate change (Weslawski et al. 2010, Krause-Jensen et al. 2012). The main expected changes are related to decline of sea-ice cover and accelerated melt of glacial ice, which will increase freshwater inputs and water column turbidity. In Arctic ecosystems, primary production is highly seasonal and is limited to spring and summer periods due to light availability. The main primary producers in the Arctic are often considered to be sympagic (ice-algae) and pelagic (phytoplankton): ice algae start to grow at the end of the polar night and stop when the sea ice substratum melts, while phytoplankton develops during sea ice melting and ice-free periods (Hegseth 1998, Soreide et al. 2006, Leu et al. 2011, Kedra et al. 2015). However, for shallow water systems, recent evidence show that the contribution of benthic producers as a carbon source should not be neglected, as microphytobenthos and macroalgae can significantly contribute to primary production in ice-free periods (Glud et al. 2002, Renaud et al. 2015a, Attard et al. in revision, Gaillard et al. in revision). The possible effects of environmental changes on the dynamics and relative abundance of primary producers are still under debate. Sea-ice decline will decrease ice-algae production and could also modify the dynamics of stratification and light conditions, with possible cascade effects on other primary producers (Soreide et al. 2013, Kedra et al. 2015). Intensification of freshwater summer inputs could also change water column stratification and increase turbidity, which is expected to alter light conditions for phototrophic organisms. Whatever the local tendency of these impacts, it is clear that changes in primary producers will cascade to benthic primary consumers, which are strongly coupled with pelagic dynamics and dependent on organic matter availability (Sejr et al. 2009, Gaillard et al. 2015). The future of Arctic benthos is a subject of concern, benthic organisms being essential prey items for upper trophic levels, for example for sea ducks, bearded seals, walruses and gray whales (Kedra et al. 2015, Renaud et al. 2015b).

Even though a general description of the diversity and distribution of benthic organisms on Arctic continental shelfs is now available (Piepenburg et al. 2011), their trophic ecology still remain largely unexplored (Legezynska et al. 2014). The study of the diet of benthic macrofauna has proved to be useful to establish carbon flow and more

particularly to study the trophic relationship between primary producers and benthic consumers. In fact, benthic macrofauna can integrate productivity signals over time, thanks to their relatively long life-spans (compared to planktonic organisms) and a relative sedentary way of life (Renaud et al. 2011). Several methods can be used to assess diets in aquatic ecosystem. The use of fatty acids (FA) as trophic markers is a reliable tool to describe aquatic food webs (Graeve et al. 1997, Dalsgaard et al. 2003, Budge et al. 2006, Iverson 2009). This technique is based on the conservative transfer of FA from the ingested sources to the consumers. In a given environment, groups of organisms at the base of the food-web (e. g. diatoms, dinoflagellates, bacteria) can be characterized by a distinct combination of FA markers, making it possible to infer the consumers' diet. For example, the ratio between a specific FA such as 16:1ω7/16:0 is a good indicator of diatoms (Reuss & Poulsen 2002, Dalsgaard et al. 2003). This approach can also be used for higher trophic levels, but has been shown to be a reliable means for describing the primary consumers diet (herbivore zooplankton, filter-feeding organisms). Furthermore, trophic interactions can be quantified by coupling FA techniques with analyses of naturally occurring stable isotopes of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{13}N$) (Post 2002, Fry 2006). More recently, compound specific isotope analysis has been developed to disentangle food webs, using $\delta^{13}C$ values of specific FAs. In the Arctic, this method has been useful for studying carbon inputs from diatoms: Budge et al. (2008) assessed differences in 16:4ω1 and 20:5ω3 values to determine the relative contribution of phytoplankton and sea-ice algae as food sources. One of the major advantage of these three methods compared to stomach content analysis is that they can indicate assimilated food sources in a more integrative way, from weeks to months depending on the studied tissue (Paulet et al. 2006, Ezgeta-Balic et al. 2012).

Within the benthic fauna, filter-feeding bivalves have been used to investigate trophic links between pelagic and benthic dynamics (Carroll et al. 2011a). Filter-feeding bivalves are primary consumers and mostly sessile, thus their diet can be used as an indicator of local primary production dynamics (Ezgeta-Balic et al. 2012). *Astarte borealis* is a boreo-arctic burrowing bivalve of the Astartidae family. Bivalves of *Astarte* genus present high polymorphism and variability in shell morphology and based upon morphological criteria Petersen (2000) consider *A. borealis* as a species complex, within

which several species can be distinguished (*A. borealis*, *A. jenseni*, *A. nuuki*, *A. moerchi* and *A. sericea*). The spatial distribution of the *A. borealis* complex is broad and there are abundant populations located throughout the Arctic Ocean, making it a suitable model study for spatial comparisons (Gusev & Rudinskaya 2014). These bivalves live in soft sediments and are generally found in shallow waters, but can be found at different depths (Zettler 2002) down to the bathyal environment (Gaillard 2016).

In this study, the diet of *A. moerchi* bivalves collected from two different fjords was studied with a multi-marker approach coupling FAs analysis, stable isotopes and compound specific isotope analysis on specific FAs. Two Arctic fjords were chosen for this study: Young Sound in North-East Greenland and Kongsfjorden in the Svalbard Archipelago. The interest of this comparison relies on the fact that the first site is a high Arctic fjord, whereas the second is considered as a sub-Arctic fjord (Dunbar 1968, Hop et al. 2002). Marine sub-Arctic areas are submitted to higher temperatures, less ice-cover and less vertical stability than high Arctic zones. Those factors result in greater productivity in sub-Artic areas (Dunbar 1968). Our hypothesis was that, considering the wide geographical distribution, *A. moerchi* presents a trophic plasticity that allows this bivalve to cope with different environmental conditions. More specifically, we expected their diets to differ between the high Arctic Young Sound and sub-Arctic Kongsfjorden. Our main objective was to characterize and compare *A. moerchi* diet between these two sites, and then discuss potential consequences for their populations in the context of climate change.

2. Material and methods

2.1 Study sites

Samples were collected in two fjords: Young Sound (YS) in northeast Greenland (74°N, 20°W) and Kongsfjorden (KF) on the western coast of the Svalbard Archipelago (79°N, 12°E; Fig. 14). YS is the outer part of a 90 km long sill fjord with a total volume of 40 km^3 and a mean depth of 100m (Bendtsen et al. 2007). The sill at the fjord entrance has a maximum depth of 45 m, reducing exchanges with the open sea and the East Greenland Current system. This fjord system is influenced by freshwater inputs from snow and ice melting, especially during summer (Bendtsen et al. 2007) and is covered by sea ice 9-10 months per year. In the last 50 years, sea ice-free periods varied between 63 and 131 days and their durations have increased over the last decade (Glud et al. 2007). At 30 m depth, bottom water temperature is around -1.5°C but can raise to 1°C in the summer (ZERO 2014).

Kongsfjorden (KF) is a glacial open fjord approximately 30 km long and has an estimated volume of 29.4 km^3 (Svendsen et al. 2002). KF has no marked sill and the outer part connects with the North Atlantic Ocean via a trough, Kongsfjordrenna. It has a well-defined inner fjord area where the depth is less than 100m, and a deeper area in the outer part of the fjord (Svendsen et al. 2002). Despite its high latitude, KF is considered sub-Arctic because it is influenced by warm Atlantic water from the West Spitsbergen Current (Hop et al. 2002). Hydrological conditions are seasonally variable and influenced by glacial input of freshwater and sediments that generate steep gradients of turbidity, nutrients and salinity along the fjord's axis. In 2002, ice cover was estimated to be present 5 to 7 months per year in the inner fjord basin and for only about 1 month per year in the central basin (Hop et al. 2002). However, ice-cover conditions changed after a warming period since 2006, with increasing influx of Atlantic waters during winter (Cottier et al. 2007, Lalande et al. 2016) and a consequent increase of water temperatures in the fjord. Since 2007, sea ice has been restricted to the inner fjord and, in 2013, a mean annual sea water temperature of 3°C was reported in the middle part of KF (Paar et al. 2015).

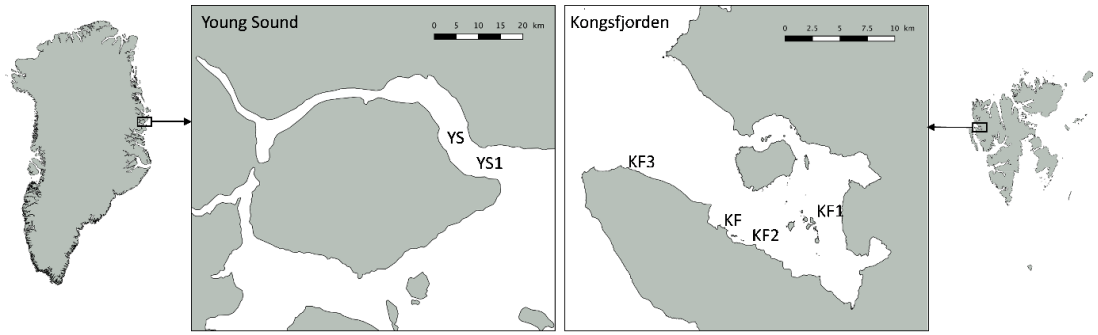

Fig. 14. Locations of sites sampled in Young Sound (NE Greenland) and Kongsfjorden (Svalbard Archipelago). See Table 1 for coordinates and sampling strategy.
Fig. 14. Localisation des sites échantillonnés au Young Sound (Nord-Est du Groenland) et Kongsfjorden (Archipel du Svalbard). Voir Tableau 1 pour les coordonnées et la stratégie d'échantillonnage.

	Early Season	Late Season
Kongsfjorden Svalbard	May 2013	September 2013
Young Sound Greenland	August 2014	October 2014

	Latitude	Longitude	Sampling
Kongsfjorden			
KF	78°55.762'N	11°56.051'E	*A. moerchi* Early Season and Late Season, p-POM Late Season, sediment Late Season
KF1	78°56.292'N	12°19.015'E	i-POM
KF2	78°54.507'N	12°07.204'E	p-POM Early Season, sediment Early Season
KF3	78°58.651'N	11°29.209'E	Macroalgae Early Season and Late Season
Young Sound			
YS	74°18.743'N	20°14.593'W	*A. moerchi* Early Season and Late Season, p-POM Early Season, sediment Early Season, macroalgae Early Season
YS1	74°15.505'N	20°12.423'W	i-POM

Table 1. Sampling site coordinates for Kongsfjorden (KF, Svalbard) and Young Sound (YS, Greenland). i-POM = ice-algae Particulate Organic Matter, p-POM = pelagic Particulate Organic Matter. i-POM was sampled in May 2013 at site KF1 and in June 2014 at site YS1.
Tableau 1. Coordonnées des sites d'étude au Kongsfjorden (KF, Svalbard) et au Young Sound (YS, Groenland). i-POM = matière organique particulaire d'origine sympagique, p-POM = matière organique particulaire d'origine pélagique. Les échantillons i-POM ont été récoltés en mai 2013 dans le site KF1 et en juin 2014 dans le site YS1.

2.2 Field sampling

Bivalves and their potential food sources were sampled at two different seasons: the early or late productive seasons. The early season (ES) corresponds to the bloom period in both sites, which occurs sooner in KF (generally April/May; Hop et al. 2002, Hodal et al. 2012, Hegseth & Tverberg 2013, Lalande et al. 2016) than in YS (generally in July; ZERO 2014). The late season (LS) corresponds to the end of summer, before the

onset of winter conditions. Thus, sampling in KF was done in May and September 2013, and in YS during August and October 2014 (Table 1). Live specimens of *Astarte moerchi* were collected either by scuba diving (~8m depth at KF) or by dredging (~20m depth at YS; Fig. 14; Table 1). Bivalves were dissected to separate digestive glands and adductor muscles from the rest of the tissues. Digestive glands were used for the trophic analysis and muscles for genetic analysis. Dietary sources were sampled at both seasons in KF but only during ES in YS, due to bad weather conditions during LS. The upper 1 cm of sediments were collected either by scuba diving with syringes (KF2 and KF, Fig. 14, Table 1) or using a Kayak corer (YS). Pelagic particulate organic matter (p-POM) samples were obtained from bottom water collected with Niskin bottles. Water samples were then filtered on pre-combusted glass fiber filters (Whatman GF/F, 47mm diameter). To characterize the pelagic phytoplankton, 20 ml samples of seawater were fixed in Lugol solution for identification. Brown algae were sampled either by scuba diving (KF3, Fig. 14, Table 1) or using a hook (YS). *Fucus* sp., *Desmarestia aculeata* and *Saccharina latissima* were sampled only in ES in YS, whereas *Alaria esculenta* and *Desmarestia aculeata* were sampled at both seasons in KF. To characterize particulate organic matter from ice-algae (i-POM), ice-cores were collected in June 2014 (site YS1, Fig. 14, Table 1). The bottom 10 cm were taken from each core, then melted and filtered on 47mm GF/C filters. Sympagic production was characterized with samples of i-POM collected by scuba diving in May 2013, at one site in the inner part of the fjord (site KF1, Fig. 14, Table 1). In each site bivalve samples were collected in 6 to 10 replicates for the trophic analysis, and dietary sources were collected with at least 3 replicates. All samples were frozen at -80°C until analysis, except samples treated with Lugol solution which were stored at 4°C.

2.3 Sample analysis

2.3.1 Species identification

To confirm that the same bivalve species was sampled at both sites, a barcoding analysis of the cytochrome oxidase subunit I (COI) gene of the mitochondrial DNA was done. 5 individuals from YS and 5 individuals from the KF were sequenced. DNA was extracted from the conductor muscle tissue using an E.N.Z.A kit (Omega) specific for

mollusks and according to the manufacturer's protocol. A 652-bp region of the COI gene (mt-DNA) was amplified with primers COIL 1490 and COIH 2198 (Folmer et al. 1994), using the PCR protocol described in Lee (2000). We sequenced the forward and backward branch for each individual, to ensure accuracy of the DNA sequence reads for 603bp. Intraspecific mean divergence, intra-population divergence for each site and inter-population divergence between KF and YS were calculated using uncorrected p-distances (Collins & Cruickshank 2013) using the MEGA6 software (Tamura et al. 2013)

2.3.2 Fatty acid analysis

FA analysis was performed using the method of Bligh and Dyer (1959) and modified as described in Mortillaro et al. (2011). Samples of *A. moerchi* digestive glands and potential food sources were freeze-dried and weighed. After addition of an internal standard (FA 23:0), lipids were extracted by ultrasonification with a mixture of distilled water: $CHCl_3$:MeOH (1:1:2, v:v:v), then concentrated under N_2 flux. Saponification was performed with a mixture of 2 mol NaOH:MeOH (1:2, v:v) at 90°C during 90 minutes, and the reaction was stopped by adding HCl (35%). Samples were incubated with BF_3-MeOH at 90°C during 10 min, in order to obtain FAs as methyl esters (Meziane & Tsuchiya 2002). These were isolated and stored frozen in chloroform, and then concentrated under N_2 flux to transfer in hexane. To separate and quantify the FAs, 1µL aliquots were analyzed by gas chromatography (GC, Varian CP-3800 equipped with flame ionization detector) equipped with a Supelco OMEGAWAX 320 column (30 m × 0.32 mm i.d., 0.25 µm film thickness) and using helium as carrier gas. Each sample type (digestive gland, macroalgae, sediment, p-POM, i-POM) was analyzed by gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS Varian 450GC with Varian 220-MS) to identify peaks. FAs are designated by the nomenclature X:YωZ, where X is the number of carbons, Y the number of double bonds and Z the position of the ultimate double bond from the methyl end. The FA concentrations (expressed in $mg_{FA}/g_{dry\ weight}$ or, for filters, $mg_{FA}/l_{filtered\ water}$) were calculated according to Schomburg (1987):

$$C_{FA} = \frac{A_S}{A_{IS}} \cdot \frac{C_{IS}}{W_S}$$

Where A_S is the peak area of the FA, A_{IS} is the peak area of FA 23:0 (the internal standard), C_{IS} is the concentration of FA 23:0 (mg) and W_S is the dry weight of sample (g) or, for filter samples, the volume of filtered water (l).

2.3.3 Compound specific isotope analysis on individual FAs

All compound specific isotope analyses of methylated FAs were done at the UC Davis Stable Isotope Facility. Methylated FAs were separated first by gas chromatography (Thermo Scientific TRACE Ultra equipped with a BPX70 column, 60 m x 0.25 mm o.d., 0.25 µm film thickness), coupled to an isotope-ratio mass spectrometer (Thermo Fisher Scientific Finnigan DELTA Plus Advantage). Data were corrected to account for the carbon atom added during methylation, following Gladyshev et al. (2012):

$$\delta^{13}C_{FA} = \frac{\delta^{13}C_{FAME} - (1-x)\cdot\delta^{13}C_{MeOH}}{x}$$

Where $\delta^{13}C_{FA}$ is the isotopic value of free FA, $\delta^{13}C_{FAME}$ is the measured isotopic value of methylated FA, x is the number of carbon atoms in the (non-methylated) FA and $\delta^{13}C_{MeOH}$ is the $\delta^{13}C$ value of the methanol used for methylated FA preparation (-38.43‰ in our study). All $\delta^{13}C$ values are reported relative to Vienna PeeDee Belemnite using standard δ notation.

2.3.4 Stable isotopes

Analyses of carbon and nitrogen isotopic ratios was done by the UC Davis Stable Isotope Facility (Department of Plant Sciences, University of California at Davis, Davis, California). All samples were freeze-dried before treatment and analysis. To remove inorganic carbon that could bias $\delta^{13}C$ values, some samples were treated with HCl: both the p-POM and i-POM samples were exposed to HCl vapours for 4 hours (Lorrain et al. 2003) and macroalgae and sediments were treated with successive additions of 1M HCl until they stopped bubbling. Because acid wash can introduce changes in nitrogen values, $\delta^{15}N$ values were obtained from non-acidified samples and $\delta^{13}C$ data were

obtained from acidified macroalgae and sediment samples. Samples were weighed in tin (non-acidified samples) or silver (acidified samples) capsules before analysis. The isotope analysis was performed with an elemental analyzer (PDZ Europa ANCA-GSL elemental analyzer) interfaced with an isotope ratio mass spectrometer (PDZ Europa 20-20). Carbon and nitrogen isotopic ratios were calculated in parts per thousand (‰) relative to international standards, Vienna PeeDee Belemnite for $\delta^{13}C$ and atmospheric nitrogen for $\delta^{15}N$ (Peterson B & Fry 1987).

2.4 Data analysis

Data on the FA composition of *A. moerchi* digestive glands were analyzed using permutational multivariate analyses of variance (PERMANOVA, 9999 permutations) matrix of Bray-Curtis similarities (55 fatty acids identified) using PRIMER 6 (Clarke 1993, Clarke & Gorley 2006) and PERMANOVA+ (Anderson et al. 2008). Multivariate homogeneity of group dispersion was verified before each analysis (PERMDISP, 9999 permutations) and data were transformed when necessary. Two sources of variation were tested: 'Comparative Season' fixed with two levels – early (May/August) and late seasons (September/October) – and 'Site' fixed with two levels YS and KF. The number of replicates varied between 6 and 10.

The FA composition of potential feeding sources were investigated via one factor PERMANOVA analyses (9999 permutations) on untransformed data (PERMDISP, $p>0.05$) based on 21 FAs (macroalgae) to 47 FAs (sediments) with either 2 treatments for i-POM, p-POM and *A. esculenta* (fixed with two levels YS vs KF) or 3 treatments for sediments and *D. aculeata* (fixed with three levels YS, KF during early and late seasons). The number of replicates varied between 3 and 5.

In case of significant PERMANOVA tests, post-hoc tests were carried out. Pairwise multiple comparison tests were used to identify differences among levels of sources of variation. When significant, a SIMPER (SIMilarity PERcentages) procedure (Clarke 1993) was performed on untransformed data to identify which FAs contribute the most to dissimilarities between different levels. FA composition (expressed in percentages) was visualized using non metric multidimensional scaling (n-MDS) ordination based on Bray-Curtis similarities between samples (R Core Team 2014).

Univariate tests were performed when replicates were higher than 4. Nonparametric Wilcoxon or Kruskal Wallis tests were used to compare differences in the 16:1ω7/16:0 ratio, total FA concentrations, selected FA proportions and stable isotope values. When a Kruskal Wallis test was significant, a post-hoc Wilcoxon test was done. For all statistical tests, the significance value was fixed at 0.05.

3. Results

3.1 Species identification

Six haplotypes were found, 2 in YS and 4 in KF. The mean intraspecific divergences of all individuals of *Astarte moerchi* sequenced (n=15) was 3% (p-distance), confirming that one morphospecies was sampled (Robinson et al. 2009). Genetic distance within each population was 1% and 2% at KF and YS respectively and the mean difference between the populations of KF and YS was 4%, suggesting a slightly higher intraspecific genetic heterogeneity between populations than within populations.

3.2 Fatty acids analysis, complemented by taxonomic determination of pelagic sources

3.2.1 Digestive gland of A. moerchi

A total of 55 FAs were identified in the digestive glands and mean percentages (±SD) for each FA are presented in Table S1. The two most abundant FAs were 20:5ω3 (min. average 20.5±2.4%, max. average 25.9±1.2%) and 16:1ω7 (min. average 5.6±0.6%, max. average 24.6±2.2%). FA composition of digestive glands varied significantly between seasons and sites (PERMANOVA, $p < 0.001$) with an interaction between them (PERMANOVA, $p < 0.01$). Each of the four groups had a specific FA composition (pairwise tests, $p < 0.01$). An n-MDS based on a Bray-Curtis similarity matrix using data from digestive glands is shown in Fig. 15. Dissimilarity percentages between FA compositions of each of the four groups were determined with SIMPER analysis (Table 2). Globally, inter-site average dissimilarities for each season (ES or LS) are higher (>21.8%) than between the two seasons for each site (<15.5%). Inter-site dissimilarities are mostly attributable to contrasting proportions of 16:1ω7 whose contributions are higher than 30% for both ES and LS. The percentage of this FA is stable at ~24% in YS and no significant seasonal differences are observed; whereas mean values are lower in KF, especially during LS (5.6±0.6%) compared to the ES (11.4±1.3%; Kruskal Wallis test, $p<0.01$; Pairwise Wilcoxon test, $p>0.05$ for two seasons in YS and $p<0.01$ for other comparisons). Proportions of 22:6ω3 and 18:4ω3 also contribute to inter-site

dissimilarities, with lowest values during both seasons in YS (<3.0% and <1.5% respectively), and the highest values in KF, where those FA reached respectively 9.1±0.8% (LS) and 6.4±1.0% (ES; Table S1). Other FAs contributing to inter-site dissimilarities are 18:1ω9 (highest percentages in KF of ~4%), and 20:5ω3 (highest percentage of 25.9±1.2% during ES in YS). Considering seasonal differences within each site, these were mainly attributable to: i) in YS, a decrease of proportion of 20:5ω3 from ES to LS (25.9±1.2% and 20.5±2.4% respectively); ii) in KF, a decrease of 16:1ω7, 18:4ω3 and 16:4ω1 from ES to LS, as well as an increase of 22:6ω3 (up to 9.1±0.8% in LS, Table S1). In addition, at YS, the FA composition is more variable in LS (mean similarity=90.0%) than in ES (mean similarity=94.7%, Fig. 15).

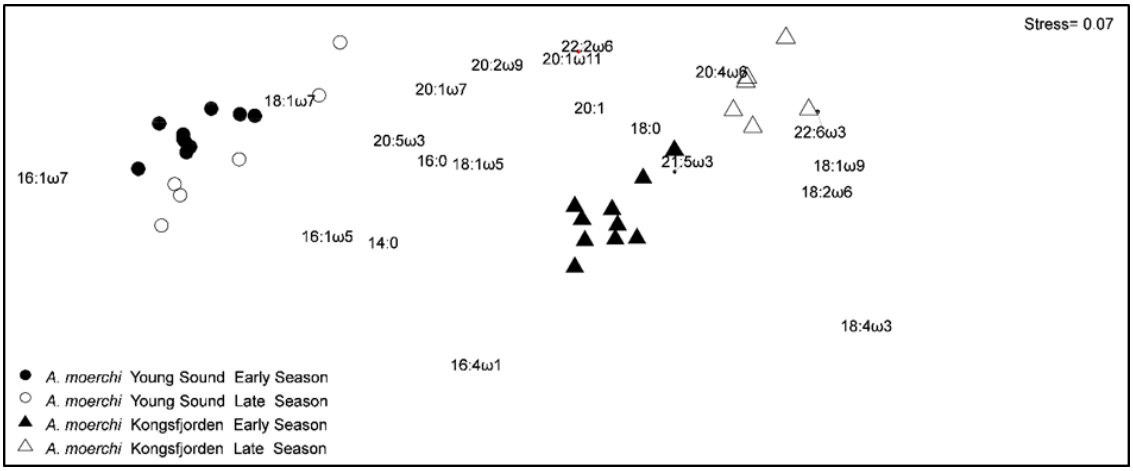

Figure 15. Nonmetric Multidimentional Scaling (n-MDS) ordination based on Bray-Curtis similarity matrix on 55 FAs (%) in *A. moerchi* digestive glands. Only FAs >1% are represented in the plot. Circles indicate Young Sound (YS, Greenland) samples and triangles indicate Kongsfjorden (KF, Svalbard) samples; early season (ES) is represented as filled symbols and late season (LS) is represented as open symbols ($n_{YS\ ES}$ = 10; $n_{YS\ LS}$ = 6; $n_{KF\ ES}$ = 10; $n_{KF\ LS}$ = 6).

Figure 15. Positionnement multidimensionnel non métrique (n-MDS) basé sur la matrice de similarités de Bray Curtis sur 55 acides gras (%) dans les glandes digestives d'*A. moerchi*. Seulement les acides gras > à 1% sont représenté dans le graphe. Les cercles indiquent les échantillons du Young Sound (YS, Groenland) et les triangles indiquent les échantillons de Kongsfjorden (KF, Svalbard) ; le début de la saison productive (ES) est représenté avec des symboles pleins et la fin de la saison productive est représentée avec des symboles ouverts ($n_{YS\ ES}$ = 10; $n_{YS\ LS}$ = 6; $n_{KF\ ES}$ = 10; $n_{KF\ LS}$ = 6).

Inter-site Early Season (ES)

Av. dissimilarity=21.8%

FA	ES YS	ES KF	Contrib%	Cum.%
16:1ω7	24.6	11.4	30.4	30.4
18:4ω3	1.5	6.4	11.4	41.8
20:5ω3	25.9	21.8	9.4	51.2
22:6ω3	2.9	5.9	6.9	58.0
18:1ω9	1.3	3.9	6.0	64.0

Inter-site Late Season (LS)

Av. dissimilarity=26.4%

FA	LS YS	LS KF	Contrib%	Cum.%
16:1ω7	24.2	5.6	35.3	35.3
22:6ω3	2.9	9.1	11.9	47.1
18:4ω3	1.3	4.3	5.7	52.8
18:1ω9	1.9	4.8	5.6	58.4
20:5ω3	20.5	21.9	5.4	63.8

Intra-site Young Sound (YS)

Av. dissimilarity=11.1%

FA	ES YS	LS YS	Contrib%	Cum.%
20:5ω3	25.9	20.5	24.4	24.4
16:1ω7	24.6	24.2	18.1	42.5
16:0	10.4	12.6	10.2	52.7
18:1ω7	6.6	7.0	3.6	56.3
18:1ω5	4.4	5.0	3.4	59.7

Intra-site Kongsfjorden (KF)

Av. dissimilarity=15.5%

FA	ES KF	LS KF	Contrib%	Cum.%
16:1ω7	11.4	5.6	18.7	18.7
22:6ω3	5.9	9.1	10.4	29.1
18:4ω3	6.4	4.3	7.2	36.3
20:5ω3	21.8	21.9	7.1	43.4
16:4ω1	1.7	0.4	4.2	47.6

Table 2. Results of SIMPER test. The 5 fatty acids (FAs) contributing the most to inter-site dissimilarities between Young Sound (YS) and Kongsfjorden (KF) for each season are given in the top tables. The bottom two tables indicate the 5 FAs contributing the most to dissimilarities between seasons (ES and LS) in each site (YS and KF).

Tableau 2. Résultats du test SIMPER. Les 5 acides gras contribuant les plus aux dissimilarités inter-site entre le Young Sound (YS) et le Kongsfjorden (KF) pour chaque saison sont présentés dans les deux tableaux du haut. Les deux tableaux du bas représentent les 5 acides gras contribuant les plus aux dissimilarités entre les deux saisons, le début de la saison productive (« Early Season », ES) et la fin de la saison productive (« Late Season », LS) dans chacun des deux sites (YS et KF).

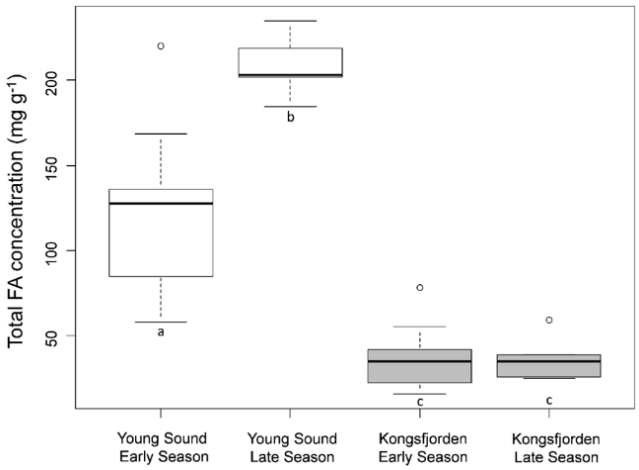

Figure 16. Boxplots of total fatty acid (FA) concentration (mg g^{-1}) in *A.moerchi* digestive glands in Young Sound (YS, Greenland, white bars) and Kongsfjorden (KF, Svalbard, gray bars) for two time periods, early season (ES) and late season (LS) ($n_{YS\ ES} = 10$; $n_{YS\ LS} = 6$; $n_{KF\ ES} = 10$; $n_{KF\ LS} = 6$). Differences are significant (p-value < 0.01, Kruskal-Wallis test) and letters ("a", "b", "c") indicate differences tested by pairwise comparisons using a Wilcoxon test.

Figure 16. Boîtes à moustache sur les concentrations en acides gras (mg g^{-1}) dans les glandes digestives d'*A.moerchi* au Young Sound (YS, Groenland, boîtes blanches) et Kongsfjorden (KF, Svalbard, boîtes grises) pour deux saisons, le début (ES) et la fin (LS) de la saison productive($n_{YS\ ES} = 10$; $n_{YS\ LS} = 6$; $n_{KF\ ES} = 10$; $n_{KF\ LS} = 6$). Les différences sont significatives (p-value < 0.01, Kruskal-Wallis test) et les lettres ("a","b","c") indiquent les differences testées deux à deux par un test de Wilcoxon.

Mean values of the 16:1ω7/16:0 ratio (frequently used as a diatom indicator) in *A. moerchi* digestive glands were significantly higher in YS during ES (2.4±0.2) than in LS (1.9±0.4). At the KF site, the ratio decreases significantly between ES (1.0±0.2) and LS (0.5±0.1, Kruskall-Wallis test, $p<0.01$; Pairwise Wilcoxon test, $p<0.05$). Total FA concentrations varied significantly between the two sites (Wilcoxon test, $p<0.01$). In YS, concentrations were higher during LS (207.7±17.2 mg g^{-1}) than in the ES (123.4±48.3 mg g^{-1}), whereas they were much lower in KF, where no significant seasonal difference was observed and the mean value was 36.5 mg g^{-1} (Kruskal Wallis test, $p<0.01$, Pairwise Wilcoxon test, $p>0.05$ for two seasons in KF and $p<0.01$ for other comparisons, Fig. 16).

3.2.2 Food sources

16:1ω7, 16:0 and 20:5w3 were among the most abundant FAs in sediment samples of both sites (Table S2). FA composition differed significantly between treatments (PERMANOVA, $p<0.001$), without any seasonal effect in KF but with significant differences between ES in YS and LS in KF (pairwise tests, $p<0.05$), mainly due to 16:1ω7 which had on average higher proportions in YS (30.9±8.3%) than in KF during ES (21.8±1.2%) and LS (11.3±3.0%; Table S2). Values of 16:1ω7/16:0 ratio showed the same differences, having an average higher ratio in YS (1.7±0.6) than in KF during ES (1.2±0.2) and LS (0.4±0.2).

i-POM's FA composition differed significantly between sites (PERMANOVA, $p<0.05$). The average proportions of 16:1ω7 in KF were about twice those in YS (52.0±0.3% vs 24.1±3.9%, respectively) and a much higher mean percentage of 18:0 in YS (0.6±0.0 vs 24.8±5.9, Table S3). Saturated FAs were major components of total FAs associated to p-POM samples (> 69%, Table S3). All the FA profiles differed between the three groups (PERMANOVA $p<0.001$; pairwise tests, $p<0.05$). In KF, seasonal variations were mostly attributable to higher values of saturated FAs during LS (16:0, 18:0 and 12:0) and lower mean proportions of 16:1ω7 during ES (0.2±0.2% in LS vs 9.4±3.9% in ES). Results of p-POM FA analyses can be related to data on pelagic microalgal assemblages. Identification and counting of microalgae during ES from site KF2 revealed a dominance of *Phaeocystis* sp. cells (66.2%) and diatoms (33.6%) mainly consisting of *Chaetoceros* sp., with very small percentages of dinoflagellates and cryptophyceae. During LS at site KF,

86.3% of phytoplankton assemblages were composed of nanophytoflagellates, with dinoflagellates (4.5%), *Cryptomonas* sp. (7.8%) and few diatoms (1.4%). In contrast at YS, 100% of identified phytoplankton cells during ES were diatoms, most of them belonging to the genus *Chaetoceros* sp. and *Thalassiosira* sp.

FA compositions of the sampled brown algae species are shown in Table S4. The major FAs in samples of both sites were polyunsaturated of C18 chain (18:2ω6, 18:3ω3 and 18:4ω3) and C20 chain (20:5ω3 and 20:4ω6). Monounsaturated FA 18:1ω9 was also abundant (Table S4). In KF, no seasonal variation of *A. esculenta*'s FA composition was observed (PERMANOVA, $p>0.05$). However, differences were evident for two FAs: 18:4ω3 presented higher mean percentages in ES (27.5±3.7% vs 7.7±1.6%) and 20:4ω6 had higher mean percentages in LS (18.8±2.8% vs 6.7±1.6%). For *D. aculeata* FA composition, PERMANOVA analysis showed significant differences between YS and the ES and LS in KF ($p<0.001$), mainly due to 16:1ω7, 16:0 and 18:4ω3. No seasonal effect was observed in KF (pairwise test, $p>0.05$).

3.3 Compound specific isotope analysis on individual FAs

Isotopic composition of six selected FAs are shown in Fig. 17. For *A. moerchi* digestive glands, on both sites, $\delta^{13}C_{FA}$ values ranged between of -34.2±1.3‰ (18:3ω3 in YS) and -27.5±3.9‰ (18:1ω9 in KF). In KF digestive glands of both seasons were analyzed and, as no seasonal effect was observed, data of ES and LS were pooled. For diet sources, $\delta^{13}C_{FA}$ values ranged between -40.1±6.0‰ for *D. aculeata* (18:2ω6 in YS) and -14.9±0.4‰ for i-POM (18:2ω6 in KF). In KF *A. esculenta* were analyzed at both seasons and, as for digestive glands in KF, no seasonal effect was observed, thus data were pooled. A fractionation factor of 3.17‰ was applied following Gladyshev et al. (2014) and represented by an arrow in Fig. 17. Based on this fractionation value, the potential sources of lipids for *A. moerchi* in KF are p-POM, sediments and both sampled brown macroalgae, whereas i-POM can be excluded because of high values for $\delta^{13}C$. In YS, potential sources of lipids include p-POM, i-POM and, for 18:2ω6, 18:3ω3 and probably 18:1ω9 and 20:5ω3, *S. latissima*. In YS, $\delta^{13}C_{FA}$ values suggest that *D. aculeata* can be excluded as a source of lipids for *A. moerchi* because values are too depleted.

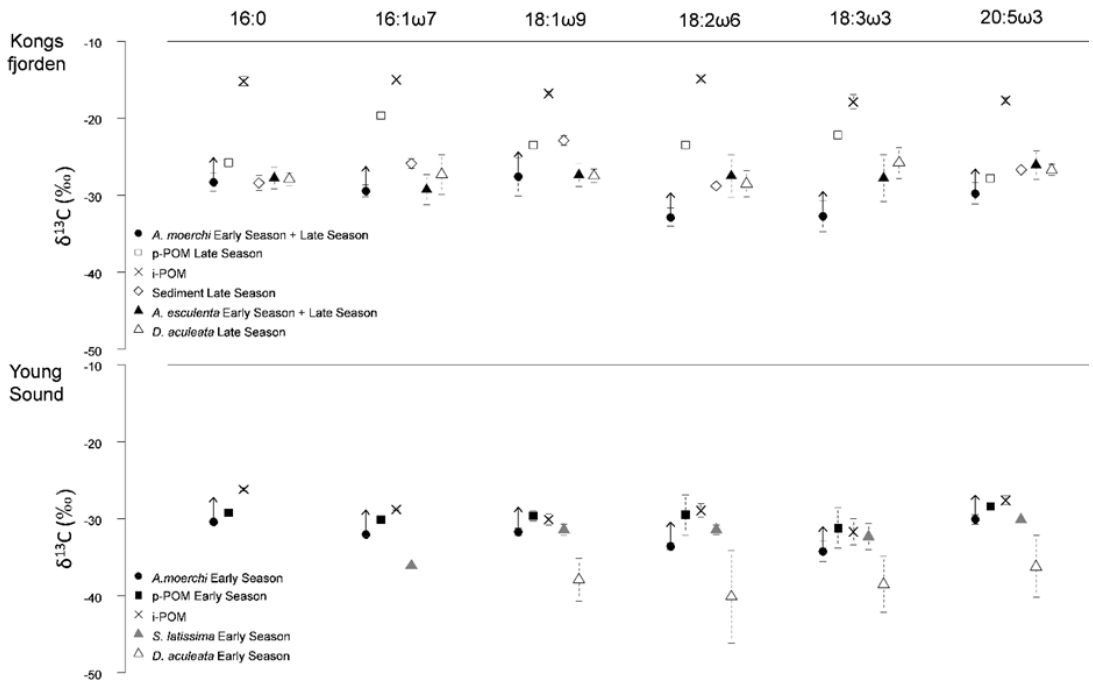

Figure 17. $\delta^{13}C$ values on individual fatty acids (FAs) for Kongsfjorden (KF, Svalbard, top of the figure) and Young Sound (YS, Greenland, bottom of the figure). i-POM= ice-algae Particulate Organic Matter, p-POM = pelagic Particulate Organic Matter. Arrows indicate the fractionation factor of 3.17‰ following Gladyshev et al. (2014). Symbols indicate the mean value and error bars represent the standard deviation. Three replicates were sent for analysis, but some samples were not concentrated enough to be measurable, so replicates vary between 3 and 1.

Figure 17. Valeurs du $\delta^{13}C$ sur des acides gras individuels pour le Kongsfjorden (KF, Svalbard, figure du haut) et Young Sound (YS, Groenland, figure du bas). i-POM = matière organique particulaire d'origine sympagique, p-POM = matière organique particulaire d'origine pélagique. Les flèches indiquent le facteur de fractionnement de 3.17 ‰ d'après Gladyshev et al. (2014). Les symboles indiquent les moyennes et les barres d'erreur les écart-types. Trois réplicats ont été envoyés pour les analyses, mais certains échantillons n'étaient pas suffisamment concentrés pour que les quantités soient détectées, et les réplicats sont donc variables entre 3 et 1.

3.4 Stable isotopes

Values of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ are shown in Figure 18. $\delta^{13}C$ values for *A. moerchi* ranged between a minimum value of -22.4‰ and a maximum value of -21.6‰ in KF, whereas values in YS ranged between -26.0‰ and -23.1‰. Differences between sites were significant and a significant seasonal effect was observed in YS (Wilcoxon test, $p<0.05$) but not in KF (Wilcoxon test, $p>0.05$). For $\delta^{15}N$, values ranged between 3.9‰ and 5.6‰ in KF and between 5.9‰ and 7.6‰ in YS. Differences between sites were significant

(Wilcoxon test, $p<0.001$) and significant seasonal effect was observed in KF (Wilcoxon test, $p<0.05$) but not in YS (Wilcoxon test, $p>0.05$).

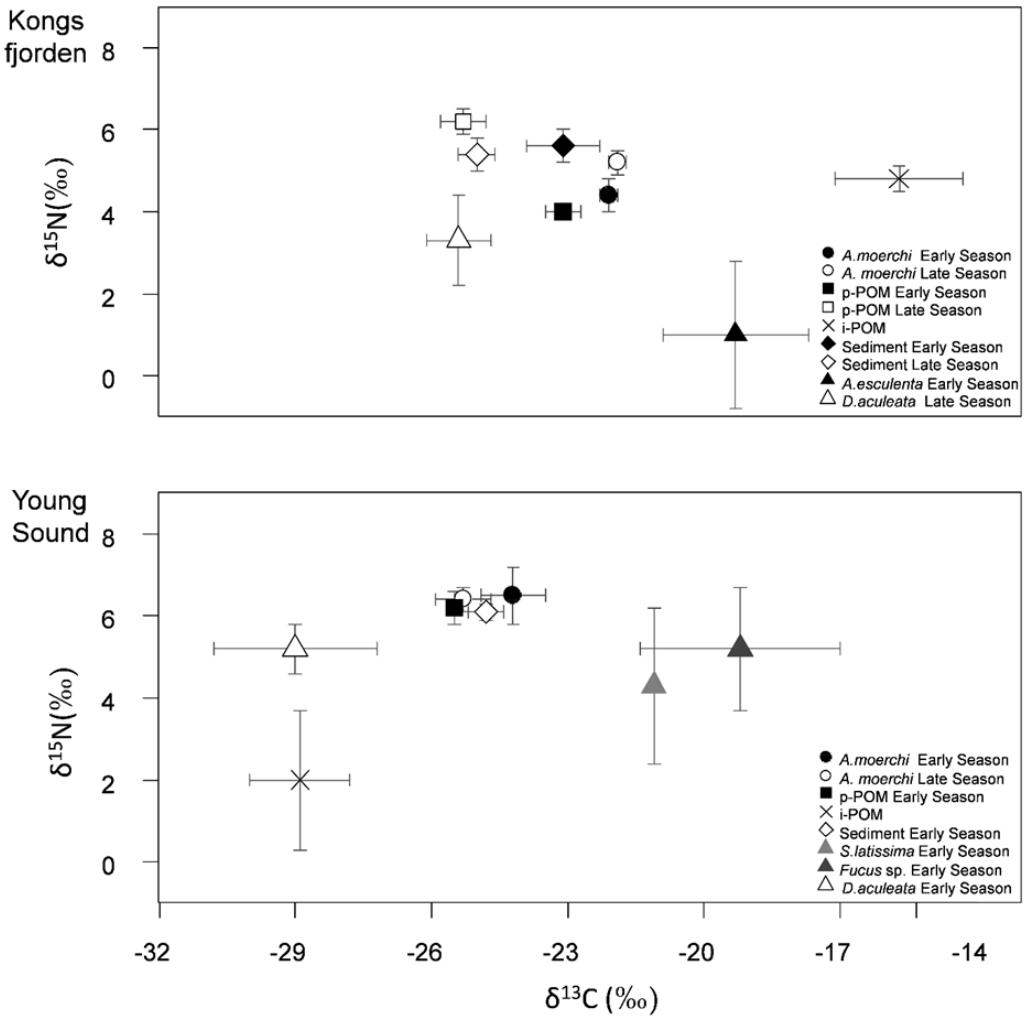

Figure 18. $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values for Kongsfjorden (KF, Svalbard, top of the figure) and Young Sound (YS, Greenland, bottom of the figure). i-POM= ice-algae Particulate Organic Matter, p-POM = pelagic Particulate Organic Matter. Symbols represent the mean value and error bars represent the standard deviation. n=5 for *A. moerchi* digestive glands, and n=3 for sources.

Figure 18. Valeurs du $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ pour Kongsfjorden (KF, Svalbard, figure du haut) et Young Sound (YS, Groenland, figure du bas). i-POM = matière organique particulaire d'origine sympagique, p-POM = matière organique particulaire d'origine pélagique. Les symboles indiquent les moyennes et les barres d'erreur les écart-types. n=5 pour les glandes digestives d'*A. moerchi* et n=3 pour les sources.

For $\delta^{13}C$, in both sites, the p-POM and sediment samples had similar ranges of values at each season: in KF, ~23‰ during ES and ~25‰ during LS; and in YS, ~25‰ during ES. For brown algae, *D. aculeata* isotopic values were more depleted in ^{13}C (mean $\delta^{13}C$ = -29.0±1.8‰ in YS and -25.4±0.7‰ in KF) than the other three species of brown algae (in KF, -19.3±1.6‰ for *A. esculenta*; in YS, -21.1±0.0‰ for *S. latissima* and -19.2±2.2‰ for *Fucus* sp.). For i-POM, mean value in KF was low (-15.7±1.4‰), whereas it reached -29.0±1.1‰ inYS.

For bulk isotopes, consumers have higher $\delta^{13}C$ values than their sources and, for carbon, the hypothetical fractionation factor is estimated to 0.8‰ (France & Peters 1997). Considering this factor, potential sources of carbon for *A. moerchi* in KF are p-POM, sediments and *D. aculeata*, whereas *A. esculenta* and i-POM are less probable sources. In YS, potential sources of carbon are sediments and p-POM and would also include, with more depleted signatures, *D. aculeata* and i-POM. *S. latissima* and *Fucus* sp. are less probable sources of carbon in the bivalves due to their too high values of $\delta^{13}C$.

4. Discussion

4.1 Diatom contribution to *A. moerchi* diet in Young Sound and Kongsfjorden

In the high Arctic Young Sound in NE Greenland, diatoms appear as dominant components of microphytobenthic, pelagic and sympagic compartments. High contributions of 16:1ω7 and 20:5ω3 were found in the total FA composition of *Astarte moerchi* digestive glands. Although 20:5ω3 can also potentially be synthesized *de novo* by bivalves (Monroig et al. 2013), this FA is generally used a diatom marker (Dalsgaard et al. 2003). Concomitantly, large proportions of 16:1ω7 and a value higher than 1 of the 16:1ω7/16:0 ratio are considered to be reliable indicators of a high contribution of diatoms in the environment (sediments, POM) and in invertebrates' tissues (Dalsgaard et al. 2003). In a field study conducted in West Greenland, Reuss and Poulsen (2002) performed on a plankton community FA analysis, species determination and biomass assessments, and showed a good correlation between 16:1ω7/16:0 and biomass percentages of diatoms. In the present study, high contributions of 20:5ω3 and 16:1ω7 measured in *A. moerchi* digestive glands from Young Sound, as well as a ratio of 16:1ω7/16:0 of around 2, suggest that diatoms make up an important part of the diet of this bivalve both in early and late season. However, assessing the relative contributions of each potential source (microphytobenthic, phytoplanktonic and sympagic diatoms) to the diet of *A. moerchi* is difficult with the present dataset.

Focusing on microphytobenthic assemblages, Glud et al. (2002) observed in Young Sound that microalgal mats covered over 23-70% of the seafloor down to 30 m, with a maximum at 20 m depth, and were dominated by diatoms belonging to the *Pinnularia*, *Nitzschia* and *Navicula* genera. They also estimated that, for water depths <30 m, net benthic photosynthesis was almost 7 times higher than gross photosynthetic rates of the pelagic community (Glud et al. 2002). Phytoplanktonic assemblages in Young Sound are also dominated by diatoms (Krawczyk et al. 2015), particularly those of the genus *Chaetoceros*. This dominance was confirmed during the present sampling periods by our taxonomic data. However, $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ bulk signatures for pelagic and benthic sources were both similar to the *A. moerchi* signature, which made it impossible to

distinguish between them. Moreover, p-POM and sediment samples do not only include phytoplankton and microphytobenthos biomasses. Detrital material >0.7 µm is also included in the p-POM, and in sediment samples detritus and meiofauna can contaminate the isotopic signature of living microphytobenthos. Recently, based on field measurements of both concentration of aqueous carbon dioxide and of $\delta^{13}C$ values of dissolved inorganic carbon from bottom waters from the Beaufort and Chukchi Seas, Oxtoby et al. (2015) estimated via a modelling approach the $\delta^{13}C$ signature of an Arctic pennate diatom (*Phaeodactylum tricornutum*) is -23.9±0.4‰. Due to the overlapping of such values with p-POM $\delta^{13}C$ signatures, the authors concluded that the role of microphytobenthos in Arctic food webs was probably underestimated. In Young Sound, with bulk isotopic values of surficial sediments that are similar to those reported by Oxtoby et al. (2015), we suggest that diatoms contributing to *A. moerchi* diet could thus originate either from pelagic phytoplankton or from resuspended cells of benthic pennate diatoms into the benthic boundary layer.

Diatoms also dominate ice-algae in the high Arctic fjord, where the ice cover lasts 9-10 months per year. However, the sympagic production in this site is considered to be lower than in other similar systems (Glud et al. 2007). This could be due to inadequate light conditions below the snow cover and/or freshwater inputs that would inhibit sympagic production (Rysgaard S & MK 2007). We thus expected that this carbon source would have a low importance for benthic consumers. Recently compound stable isotopes on individual FAs have been used in the Arctic to differentiate i-POM and p-POM sources in food web studies (Budge et al. 2008, Wang et al. 2014). However, in contrast to Budge et al. (2008), i-POM and p-POM sources presented similar $\delta^{13}C_{FA}$ signatures here. Unexpectedly, our compound-specific and bulk isotopic results show that the contribution of sea-ice diatoms to *A. moerchi* in Young Sound could not be rejected. Nonetheless, it should be taken into account that bivalve sampling surveys during both seasons in Young Sound have been performed under open water conditions only, thus the isotopic values of bivalve tissues at ice-covered periods are not known. In the Arctic, ice-algae start to grow at the end of the polar night, during which it is difficult to sample (Berge et al. 2015). Sympagic environments are complex dynamic systems and, as isotopic composition can be influenced by several factors like ice porosity and

freshwater intrusions (Thomas et al. 2009), the isotopic values of sea-ice samples is extremely variable at a regional scale. Further research on the dynamic of sympagic assemblages in Young Sound, as well as in other in high Arctic sites, associated with analyses of bivalve tissues during ice-covered periods should be accomplished to determine the contribution of this source to benthic consumers.

In the sub-Arctic Kongsfjorden, FA profiles and 16:1ω7/16:0 values suggest that diatoms' contributions to the *A. moerchi* diet is less relevant than in Young Sound, especially in the late season. For Kongsfjorden, results indicate that the main bivalve food sources are of microphytobenthic and pelagic origin. Woelfel et al. (2010) emphasized that the microphytobenthos in Kongsfjorden is mainly dominated by diatoms and has a production rate in shallow waters comparable to that of pelagic production. In the same fjord, diatoms dominate during spring in the pelagic compartment along with the Prymnesiophyceae *Phaeocystis pouchetii* (Hop et al. 2002, Hodal et al. 2012), consistent with our taxonomic identifications. Our isotopic results show that *A. moerchi* individuals assimilate diatoms from both pelagic and benthic compartments. $\delta^{13}C_{FA}$ values further suggest that some particular FAs as 16:1ω7, assimilated by the bivalve, have a benthic origin. In contrast to the high Arctic Young Sound, the isotopic data from the sub-Arctic Kongsfjorden location clearly excluded any contribution of sympagic production to the diet of *A. moerchi*. This is supported by the fact that the surface of ice-covers has decreased in the past years in West Spitsbergen and particularly in Kongsfjorden (Hop et al. 2002, Gerland & Renner 2007, Paar et al. 2015).

4.2 Differences in food sources and FA storage suggest dietary plasticity of *A. moerchi*

Whereas diatoms at both high and sub-Arctic fjords contribute to *A. moerchi* diets, the Kongsfjorden population exhibits a much more diversified and seasonally variable diet. The seasonal variability in FA composition of *A. moerchi* sampled at Kongsfjorden was due to higher contributions of 22:6ω3 in the digestive glands during the late season. Because 22:6ω3 is often considered as a dinoflagellate marker (Dalsgaard et al. 2003, Kelly & Scheibling 2012), we hypothesize that the autumnal increase of this FA in the

digestive glands reflects increased abundances of pelagic dinoflagellates. This seasonal pattern corresponds to the classical pelagic dynamics in Kongsfjorden characterized during September by a decrease of the phytoplanktonic pelagic biomass and a dominance of heterotrophic dinoflagellates, copepods, ciliates and nauplii in the pelagos (Hop et al. 2002, Bhaskar et al. 2016). We also observed a high abundance of nanophytoflagellates in the water column in September, which could explain the 22:6ω3 increase in the bivalves. Studying FAs of Arctic invertebrates in Spitsbergen, Legezynska et al. (2014) found high amounts of 22:6ω3 in bivalves compared to other taxa and concluded that dinoflagellates are preferentially assimilated over diatoms. The present study does not completely corroborate this general conclusion, because for our studied species we observed seasonal differences in dinoflagellate and diatom contributions, with higher diatom assimilation during the early season.

Inter-site differences in the FA compositions of digestive glands were also attributable, for both seasons, to higher proportions of 18:4ω3 and 18:1ω9 in the sub-Arctic Kongsfjorden. 18:4ω3 can be found in Prymnesiophytes (Soreide et al. 2008) and both 18:4ω3 and 18:1ω9 are often considered macroalgal markers (Dalsgaard et al. 2003, Kelly & Scheibling 2012). Both of these FAs were dominant in the *Pheaophyceae* species we analyzed. In Young Sound, macroalgal assemblages are mainly composed of crustose coralline red algae (not sampled here) and brown foliose species of the genus *Saccharina*, *Fucus* and *Desmarestia*. Krause-Jensen et al. (2007) suggested that microphytobenthos and macroalgae significantly contribute to the global primary production of this area. In Kongsfjorden, macroalgae mostly colonize the tidal zone and the shallow areas up to 20 m depth (Hop et al. 2002) and an increase of kelp biomass in recent years has been recorded (Bartsch et al. 2015). It is now well accepted that a large fraction of macroalgal primary production is released as POM (Buchholz & Wiencke 2015) and can thus be assimilated by filter-feeders (Wessels et al. 2004, Perez et al. 2013). Higher proportions of 18:4ω3, 18:1ω9, 18:2ω6 and 20:4ω6 (all macroalgal biomarkers) in the bivalves of the Svalbard location suggest higher macroalgal contribution to the *A. moerchi* diet in the sub-Artic Kongsfjorden compared to high Arctic Young Sound. This is confirmed by $\delta^{13}C_{FA}$ values which indicate that *A. moerchi* in Kongsfjorden have assimilated FAs from both *A. esculenta* and *D. aculeata*. In Young Sound, $\delta^{13}C_{FA}$ values suggest that only *S.*

latissima, and not *D. aculeata*, could be a source of FAs assimilated by *A. moerchi*. However, considering the bulk isotopic results, interpretation of the macroalgal species contributing to the *A. moerchi* diet is not evident. In fact, $\delta^{13}C$ signatures of *A. esculenta* (in Kongsfjorden) and *S. latissima* (in Young Sound) are too high compared to the digestive glands' signatures, suggesting that they would not be major carbon sources for *A. moerchi*. These discrepancies with compound-specific analysis results are difficult to elucidate, but two facts should be taken into account. First, it has been showed experimentally by Buchholz and Wiencke (2015) that changes in isotopic composition take place when macroalgae decompose in the water column. Thus, the isotopic composition of macroalgal individuals analyzed in this study is possibly not the same for the macroalgal detritus that can be assimilated by a suspension-feeder like *A. moerchi*. Secondly, it should be considered that whereas isotopic analysis of specific FAs provide information about the assimilation of lipid sources, the bulk isotopes reflect global carbon signatures, including carbohydrates and proteins. As pointed out by Gannes et al. (1997) and Kelly and del Rio (2010), the study of animal diets through stable isotopes is complicated by the phenomenon of isotopic routing, in which some biochemical compounds from the diet, with specific isotopic signatures, are differentially routed in animal tissues (Paulet et al. 2006). del Rio et al. (2009) also emphasize the potential of compound-specific analyses for developing a mechanistic understanding of biochemical factors underpinning isotopic signals. Further experimental work on *A. moerchi* with controlled diet and marked sources (Bec et al. 2011) would be useful to understand the small discrepancies between compound-specific and isotopic bulk results observed in this study.

Our study showed higher FA concentrations in the digestive glands of *A. moerchi* in high Arctic Young Sound, particularly during late season, compared to the sub-arctic Kongsfjorden. In bivalves, the digestive gland plays a key role in energy storage for carbohydrates (mainly as glycogen) and lipids (Barber & Blake 1981, Napolitano & Ackman 1992, Gosling 2003). Energy reserves are generally accumulated during summer and are used for gametogenesis during autumn and winter (Gosling 2003). Tissues used for energy storage and timing of their utilization is related to reproduction, and Barber and Blake (1981) report that this can vary, not only between species, but also between

populations of the same species. The observed differences in FA concentrations in the digestive glands in Young Sound and Kongsfjorden may be related to several possible processes. Water temperature and food availability differ in the two fjords and perhaps the observed differences in FA concentrations reflect a local adaptation or acclimatization in both energy storage and reproduction. For example, the longer ice-cover season in Young Sound could force *A. moerchi* to accumulate more lipid reserves in its digestive gland compared to Kongsfjorden. This highlights the need for a better understanding of the reproductive cycle of this species, which is presently poorly understood (von Oertzen 1972), as well as its seasonal physiology. Specifically, it would be relevant to see if other energy storage, namely proteins and carbohydrates, show a similar difference between the two populations, and also whether the different lipid storage strategies are found in tissues other than digestive gland. For example, Stead et al. (2013) used an experimental approach to investigate the influence of food supply on energy storage in the deposit-feeder *Yoldia hyperborea*. Individuals exposed to a diatom-supplemented diet showed larger digestive glands and increased storage of lipids (and glycogen) than in non-supplemented treatments. A similar experimental approach on a filter-feeder like *A. moerchi* could be used to test energy storage responses to food supply.

4.3 Potential effects of climate change

This work focusing on diet characterization of the filter-feeder bivalve *A. moerchi* reveals the likely contribution of benthic food sources in terms of both macroalgal detritus and microphytobenthic diatoms. Indeed, whereas the primary role of pelagic diatoms as food sources of bivalves was emphasized, we also showed the relevance of benthic sources for the *A. moerchi* diet. Recent research has also underscored the relevance of these sources in other Arctic shallow-water systems (Renaud et al. 2015a), and this is supported by estimates indicating that benthic primary production in the Arctic may be more important than previously considered (Glud et al. 2002, Glud et al. 2009, Attard et al. in revision). Microphytobenthos, mainly comprised of pennate diatoms (Karsten et al. 2012), are widespread in the euphotic shallow waters areas of the Arctic. Microphytobenthic production rates are elevated and estimated to be comparable to those of pelagic phythoplankton in these same ecosystems (Glud et al. 2009, Woelfel

et al. 2010, McTigue et al. 2015). These high production rates could be due to the fact that, growing at the sediment surface, microphytobenthos use nutrients released from mineralization processes (Glud et al. 2009), which are a limiting factor in Arctic waters, especially where vertical stability is important. Besides microphytobenthos, an increasing number of other studies are showing the importance of macroalgal contribution for benthic consumers. Using isotopic techniques, Renaud et al. (2015a) showed that some bivalve suspension-feeders (*Ciliatocardium ciliatum*, *Hiatella arctica*, *Chlamys islandica* and *Similipecten groenlandicus*) can incorporate 50% of macroalgal detritus from kelps and rockweeds, as was also found in temperate coastal species (Perez et al. 2013). In Arctic studies, much research has focused on the relative contribution of phytoplankton and ice-algae to show the importance of "pelagic-benthic coupling", usually intended as the export of organic matter of pelagic primary producers to benthic consumers (Renaud et al. 2015a). For shallow-water Arctic systems, this paradigm may be less pertinent and trophic studies should not neglect benthic sources.

Within this context, the potential effects of climate change for an Arctic filter-feeder as *A. moerchi* should be related to consequences of environmental changes on the dynamics of benthic primary producers (and not only, for example, to ice-algae decrease). One of the threats for benthic primary producers in fjords is turbidity increase. Indeed, depth of the euphotic layer and penetrating radiation depend on turbidity, and this influences both production and spatial distribution of photosynthetic organisms (Piwosz et al. 2009, Murray et al. 2015). Macroalgae are expected to increase in the Arctic due to reduced ice-cover (Clarke & Harris 2003, Krause-Jensen et al. 2012, Renaud et al. 2015a), but this gain in light availability could be countered by higher local turbidity conditions. In late summer in Kongsfjorden, huge quantities of mineral particles are released into the fjord together with freshwater (Svendsen et al. 2002, Piwosz et al. 2009). Because glacier melting and river discharge accelerate under climate change (Peterson et al. 2002), such inputs are expected to increase in the future, especially when accompanied by permafrost erosion (Kokelj et al. 2013). Thus, turbidity may affect populations of *A. moerchi*, and other filter-feeders relying on benthic primary producers, reducing trophic resources. The impacts of such changes on Arctic ecosystems are difficult to predict, also because pressures related to climate change can act as tipping

point elements leading to abrupt changes (Duarte et al. 2012) and are extremely variable at a regional scale. The trophic plasticity of *A. moerchi*, allowing its population to cope with spatially diverse environmental and primary production conditions, was demonstrated and characterized in this study. In this perspective, we could ask whether this plasticity could help *A. moerchi* to bear future changes in trophic conditions. This would depend whether feeding and metabolic strategies are considered either as an acclimatization, a phenotypic plasticity which does not alter genetic constitution, or an adaptation implying genetic changes (Gienapp et al. 2008). Additional physiologic and genetic analyses of the two *A. moerchi* populations are needed to answer this question, in the perspective of disentangling microevolutionary responses from plastic responses to climate change (Pigliucci 1996, Gienapp et al. 2008). However, food availability is not the only factor influencing population dynamics. Other ecological factors like recruitment or inter-specific interactions (for example boreal species extending their distribution area) should be taken into account in the perspective of investigating impacts of climate change on Arctic biological communities.

5. Acknowledgments

The authors would like to thank E. Fransen, H. Spanggaard Munch and the staff of the AWIPEV station in Ny-Alesund for their technical support, J. M. Mortillaro and N. Thiney for their help at Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) and B. Beker for performing phytoplankton identification analysis. Funding was provided by: 1) the Fondation TOTAL and the Institut polaire français Paul Emile Victor (IPEV) through the B.B. Polar Project; 2) the Agence Nationale de la Recherche and the IPEV as part of the Effect of Climate on the Arctic Benthos (ECOTAB) project (Ref: ANR-11-PDOC-0018) and to the French National program EC2CO2 DRIL supervised by the CNRS-INSU for the Sclerarctic project. We are grateful to the École Normale Supérieure/MNHN for providing a PhD grant to S. De Cesare. This study is a contribution to the research programs of Arctic Science Partnership and Québec-Océan. This work was performed in the framework of the International Laboratory BeBEST (LIA-INEE/UQAR) funded by the Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (UQAR, Quebec) and the Institut Environnement Ecologie (CNRS, France). J. Coston-Guarini (EBLab) reviewed the manuscript language.

6. Supporting information

	A. moerchi Young Sound Early Season			*A. moerchi* Young Sound Late Season			*A. moerchi* Kongsfjorden Early Season			*A. moerchi* Kongsfjorden Late Season		
	n=10	±	SD	n=6	±	SD	n=10	±	SD	n=6	±	SD
12:0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.1	0.2	±	0.0
14:0	2.8	±	0.3	2.7	±	0.7	3.1	±	0.5	2.0	±	0.4
15:0	0.2	±	0.0	0.3	±	0.0	0.3	±	0.0	0.4	±	0.1
16:0	10.4	±	0.5	12.6	±	1.5	11.0	±	1.2	11.0	±	0.3
17:0	0.2	±	0.0	0.4	±	0.1	0.5	±	0.1	0.8	±	0.1
18:0	1.1	±	0.1	1.7	±	0.5	1.8	±	0.4	2.3	±	0.2
20:0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.2	±	0.1	0.1	±	0.0
Σ SFA	14.8	±	0.7	17.8	±	1.8	17.1	±	1.7	16.7	±	0.6
16:1ω5	1.7	±	0.1	1.9	±	0.4	1.8	±	0.3	1.0	±	0.3
16:1ω7	24.6	±	2.2	24.2	±	4.6	11.4	±	1.3	5.6	±	0.6
16:1ω9	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.2	±	0.2	0.1	±	0.0
17:1ω7	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
17:1ω9	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
18:1ω5	4.4	±	0.4	5.0	±	0.5	5.2	±	0.6	4.9	±	0.5
18:1ω7	6.6	±	0.5	7.0	±	0.8	4.0	±	0.4	5.0	±	0.6
18:1ω9	1.3	±	0.1	1.9	±	0.1	3.9	±	0.8	4.8	±	0.5
18:1ω11	0.3	±	0.1	0.3	±	0.1	0.2	±	0.1	0.3	±	0.1
19:1	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0
20:1	1.1	±	0.2	1.4	±	0.4	1.5	±	0.2	1.9	±	0.3
20:1ω7	2.6	±	0.4	2.7	±	0.8	2.1	±	0.3	2.8	±	0.6
20:1ω9	0.3	±	0.1	0.5	±	0.1	0.5	±	0.1	0.7	±	0.1
20:1ω11	1.2	±	0.2	1.8	±	0.6	1.4	±	0.3	2.4	±	0.6
22:1ω9	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0
22:1ω11	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
Σ MUFA	44.6	±	1.2	47.0	±	2.6	32.6	±	1.4	29.9	±	1.4
16:2ω4	0.7	±	0.1	0.5	±	0.1	0.8	±	0.1	0.3	±	0.1
16:2ω6	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0
16:3ω4	0.4	±	0.1	0.3	±	0.1	0.6	±	0.1	0.2	±	0.1
16:4ω1	0.9	±	0.2	0.7	±	0.3	1.7	±	0.3	0.4	±	0.1
16:4ω3	0.1	±	0.0	0.2	±	0.0	0.3	±	0.0	0.2	±	0.0
18:2ω3	0.4	±	0.2	0.2	±	0.0	0.5	±	0.3	0.2	±	0.0
18:2ω6	0.8	±	0.1	1.1	±	0.1	2.4	±	0.3	2.8	±	0.4
18:3ω3	0.3	±	0.0	0.3	±	0.1	0.8	±	0.1	0.8	±	0.2
18:3ω6	0.3	±	0.0	0.3	±	0.0	0.4	±	0.0	0.5	±	0.1
18:4ω3	1.4	±	0.1	1.3	±	0.2	6.4	±	1.0	4.3	±	1.2
20:2 NMI	0.3	±	0.1	0.3	±	0.1	0.3	±	0.1	0.4	±	0.1
20:2 NMI2	0.4	±	0.1	0.3	±	0.1	0.5	±	0.1	0.7	±	0.1
20:2ω6	0.2	±	0.1	0.3	±	0.1	0.5	±	0.1	0.8	±	0.1
20:2ω9	0.9	±	0.2	0.9	±	0.3	0.7	±	0.2	1.2	±	0.2
20:3ω6	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.3	±	0.1	0.4	±	0.1
20:4ω3	0.3	±	0.0	0.3	±	0.1	0.5	±	0.1	0.5	±	0.1
20:4ω6	1.0	±	0.3	1.1	±	0.4	1.5	±	0.4	2.4	±	0.5
20:5ω3	25.9	±	1.2	20.5	±	2.4	21.8	±	2.0	21.9	±	2.1
21:5ω3	0.6	±	0.1	0.5	±	0.1	1.0	±	0.1	1.0	±	0.1
22:2	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.3	±	0.0
22:2ω6	1.0	±	0.2	1.1	±	0.3	1.0	±	0.2	1.7	±	0.4
22:2ω9	0.5	±	0.2	0.5	±	0.2	0.4	±	0.1	0.8	±	0.2
22:5ω3	0.5	±	0.1	0.4	±	0.1	0.5	±	0.1	1.0	±	0.1
22:5ω6	0.1	±	0.1	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.2	±	0.1
22:6ω3	2.9	±	0.4	2.9	±	0.4	5.9	±	0.9	9.1	±	0.8
Σ PUFA	40.1	±	1.6	34.3	±	3.2	49.1	±	2.8	52.0	±	1.6
15:0iso	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
15:0anteiso	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
16:0iso	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.2	±	0.1	0.3	±	0.0
17:0iso	0.3	±	0.0	0.4	±	0.1	0.6	±	0.1	0.6	±	0.1
17:0anteiso	0.1	±	0.0	0.2	±	0.0	0.2	±	0.1	0.4	±	0.0
18:0iso	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0
Σ BFA	0.6	±	0.1	0.8	±	0.1	1.2	±	0.2	1.4	±	0.2
16:1ω7/16:0	2.4	±	0.2	1.9	±	0.4	1.0	±	0.2	0.5	±	0.1
FA (mg g^{-1})	123.4	±	48.3	207.7	±	17.2	36.6	±	19.0	36.4	±	12.5

Table S1. Fatty acid composition (mean % ± SD), 16:1w7/16:0 ratio and total FA concentration (mg g^{-1}) in *A. moerchi* digestive glands in Young Sound (YS, Greenland) and Kongsfjorden (KF, Svalbard).

Tableau S1. Composition en acides gras (% moyen ± écart-type), valeur du ratio 16:1w7/16:0 et concentrations en acides gras totaux (mg g^{-1}) dans les glandes digestives au Young Sound (YS, Groenland) et Kongsfjorden (KF, Svalbard).

	Sediment YS Early Season			Sediment KF2 Early Season			Sediment KF Late Season		
	n=5	±	SD	n=3	±	SD	n=3	±	SD
12:0	0.4	±	0.4	0.3	±	0.3	2.9	±	0.5
14:0	5.3	±	0.7	4.5	±	0.8	5.3	±	1.1
15:0	1.0	±	0.5	0.9	±	0.1	4.1	±	0.6
16:0	19.7	±	3.3	18.2	±	2.2	27.0	±	5.0
17:0	0.5	±	0.4	0.3	±	0.1	1.1	±	0.3
18:0	3.7	±	2.7	5.3	±	2.1	9.3	±	4.1
20:0	0.4	±	0.3	0.3	±	0.1	0.5	±	0.2
22:0	0.6	±	0.6	0.0	±	0.0	0.3	±	0.3
24:0	0.1	±	0.3	nd	±	nd	nd	±	nd
Σ SFA	31.9	±	6.9	29.8	±	5.4	50.5	±	11.2
14:1ω5	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0
16:1ω5	1.2	±	0.5	0.6	±	0.1	1.1	±	0.3
16:1ω7	30.9	±	8.3	21.8	±	1.2	11.3	±	3.0
16:1ω9	1.3	±	0.6	0.9	±	0.4	1.3	±	0.6
17:1ω9	0.7	±	0.4	0.5	±	0.1	0.7	±	0.2
18:1ω5	0.2	±	0.2	0.3	±	0.0	0.5	±	0.2
18:1ω7	5.3	±	2.3	4.2	±	0.5	4.1	±	1.0
18:1ω9	4.6	±	1.6	4.8	±	1.0	4.1	±	0.8
18:1ω11	0.4	±	0.3	0.3	±	0.1	0.4	±	0.1
20:1ω7	0.4	±	0.2	0.9	±	0.3	0.5	±	0.2
20:1ω9	0.3	±	0.1	0.4	±	0.1	0.3	±	0.2
20:1ω11	0.5	±	0.5	0.7	±	0.4	0.6	±	0.1
22:1ω9	0.0	±	0.1	0.1	±	0.1	0.4	±	0.7
22:1ω11	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	nd	±	nd
Σ MUFA	46.0	±	6.3	35.6	±	0.4	25.2	±	6.3
16:2ω4	0.8	±	0.5	1.6	±	0.2	0.6	±	0.2
16:2ω6	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.2	±	0.1
16:3ω4	0.9	±	0.7	1.9	±	0.2	0.9	±	0.3
16:4ω1	0.9	±	0.7	1.9	±	0.2	0.8	±	0.2
18:2ω6	1.3	±	0.2	1.4	±	0.2	1.2	±	0.4
18:2ω9	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.1
18:3ω3	0.3	±	0.2	0.5	±	0.1	0.5	±	0.4
18:3ω6	0.2	±	0.1	0.4	±	0.2	2.6	±	0.6
18:4ω3	1.1	±	0.5	2.4	±	0.5	1.0	±	0.6
20:2ω9	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
20:4ω3	0.1	±	0.1	0.4	±	0.1	0.2	±	0.1
20:4ω6	1.6	±	0.7	1.6	±	0.6	1.3	±	0.4
20:5ω3	8.5	±	3.2	16.2	±	3.9	6.7	±	2.1
22:2ω6	0.0	±	0.1	nd	±	nd	nd	±	nd
22:2ω9	0.0	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd
22:5ω3	0.2	±	0.2	0.6	±	0.2	0.4	±	0.1
22:5ω6	0.3	±	0.7	0.2	±	0.1	1.1	±	0.5
22:6ω3	1.8	±	1.0	3.3	±	1.0	2.0	±	0.3
Σ PUFA	18.3	±	4.6	32.6	±	6.0	19.5	±	5.3
15:0iso	0.9	±	0.5	0.4	±	0.1	1.0	±	0.1
15:0anteiso	1.9	±	1.4	0.5	±	0.2	1.4	±	0.2
16:0iso	0.3	±	0.2	0.1	±	0.0	0.7	±	0.1
17:0iso	0.3	±	0.2	0.7	±	0.1	0.6	±	0.1
17:0anteiso	0.2	±	0.2	0.2	±	0.0	0.6	±	0.3
18:0iso	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.6	±	0.3
Σ BFA	3.8	±	2.0	2.1	±	0.3	4.9	±	0.8
16:1ω7/16:0	1.7	±	0.6	1.2	±	0.2	0.4	±	0.2
FA (μg g^{-1})	149.4	±	157.1	139.3	±	29.3	77.3	±	21.0

Table S2. Fatty acid composition (mean % ± SD), 16:1w7/16:0 and total FA concentration (μg g^{-1}) in sediment samples in Young Sound (YS, Greenland) and Kongsfjorden (sites KF and KF2, Svalbard).

Tableau S2. Composition en acides gras (% moyen ± écart-type), valeur du ratio 16:1w7/16:0 et concentrations en acides gras totaux (μg g^{-1}) dans les échantillons de sédiment au Young Sound (YS, Groenland) et Kongsfjorden (sites KF et KF2, Svalbard).

	p-POM YS Early Season			p-POM KF2 Early Season			p-POM KF Late Season			i-POM YS1 June			i-POM KF1 May		
	n=4	±	SD	n=5	±	SD	n=3	±	SD	n=4	±	SD	n=3	±	SD
12:0	10.8	±	1.7	2.5	±	3.0	11.5	±	3.6	8.0	±	2.7	0.0	±	0.0
14:0	8.9	±	0.8	6.2	±	0.4	5.8	±	0.6	8.4	±	0.3	7.8	±	0.4
15:0	0.3	±	0.1	0.8	±	0.2	0.5	±	0.1	0.3	±	0.0	0.3	±	0.0
16:0	27.7	±	2.3	23.6	±	5.5	35.9	±	2.1	23.3	±	2.9	22.1	±	0.6
17:0	0.3	±	0.1	0.2	±	0.1	0.5	±	0.2	0.2	±	0.0	0.0	±	0.0
18:0	34.6	±	4.0	35.0	±	5.5	44.0	±	5.1	24.8	±	5.9	0.6	±	0.0
20:0	0.4	±	0.1	0.4	±	0.1	0.4	±	0.2	0.4	±	0.1	0.0	±	0.0
22:0	0.1	±	0.0	0.3	±	0.1	0.0	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd
24:0	0.0	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd
Σ SFA	83.2	±	7.2	69.0	±	11.8	98.6	±	0.7	65.4	±	6.7	31.0	±	0.3
16:1ω5	0.2	±	0.0	0.4	±	0.1	0.0	±	0.0	0.2	±	0.1	0.2	±	0.0
16:1ω7	3.8	±	1.2	9.4	±	3.9	0.2	±	0.2	24.1	±	3.9	52.0	±	0.3
16:1ω9	0.4	±	0.2	0.8	±	0.3	0.0	±	0.1	nd	±	nd	nd	±	nd
17:1ω9	0.1	±	0.0	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
18:1ω5	0.6	±	0.1	1.9	±	0.5	0.1	±	0.1	nd	±	nd	nd	±	nd
18:1ω7	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	0.3	±	0.1	0.3	±	0.0
18:1ω9	1.3	±	0.1	7.6	±	2.6	0.3	±	0.3	3.1	±	2.0	1.2	±	0.1
18:1ω11	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	0.1	±	0.1	0.3	±	0.0
20:1ω7	0.0	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd
20:1ω9	0.7	±	1.0	0.5	±	0.3	0.0	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd
22:1ω11	0.5	±	0.5	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd
24:1ω9	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd	0.0	±	0.0
Σ MUFA	7.7	±	2.7	20.7	±	6.6	0.6	±	0.6	27.9	±	3.9	54.0	±	0.2
16:2ω4	0.2	±	0.0	0.5	±	0.3	0.0	±	0.0	0.3	±	0.2	1.2	±	0.0
16:2ω6	0.0	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0
16:3ω4	0.2	±	0.1	0.3	±	0.3	0.0	±	0.0	0.2	±	0.1	0.3	±	0.0
16:4ω1	1.0	±	0.5	0.7	±	0.8	0.0	±	0.0	0.5	±	0.3	1.0	±	0.0
16:4ω3	0.2	±	0.0	0.2	±	0.1	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
18:2ω3	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
18:2ω6	0.6	±	0.1	1.4	±	0.7	0.0	±	0.0	0.5	±	0.3	0.8	±	0.0
18:2ω9	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	0.0	±	0.0
18:3ω3	0.2	±	0.1	0.4	±	0.2	0.0	±	0.0	0.3	±	0.2	0.5	±	0.0
18:3ω6	0.2	±	0.1	0.2	±	0.1	0.2	±	0.0	0.2	±	0.1	0.5	±	0.0
18:4ω3	0.7	±	0.2	1.2	±	0.6	0.0	±	0.0	0.6	±	0.4	2.2	±	0.0
20:2ω6	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0
20:3ω6	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
20:4ω3	0.1	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd	0.1	±	0.1	0.2	±	0.0
20:4ω6	0.0	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
20:5ω3	3.9	±	3.1	2.7	±	2.7	0.1	±	0.0	3.3	±	1.4	7.2	±	0.0
21:5ω3	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
22:2	0.0	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd
22:5ω3	0.1	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd	0.0	±	0.1	0.1	±	0.0
22:6ω3	0.9	±	0.4	0.8	±	0.5	nd	±	nd	0.4	±	0.4	0.6	±	0.0
Σ PUFA	8.4	±	4.5	8.2	±	5.5	0.3	±	0.1	6.6	±	3.2	14.9	±	0.0
14:0iso	0.1	±	0.0	0.3	±	0.1	0.0	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd
15:0iso	0.2	±	0.0	0.8	±	0.2	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0
15:0anteiso	0.2	±	0.0	0.5	±	0.2	0.1	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd
16:0iso	0.1	±	0.0	0.1	±	0.1	0.1	±	0.2	nd	±	nd	nd	±	nd
17:0iso	0.2	±	0.0	0.4	±	0.1	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0
17:0anteiso	0.0	±	0.0	0.1	±	0.1	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd
Σ BFA	0.7	±	0.2	2.0	±	0.6	0.4	±	0.3	0.2	±	0.0	0.1	±	0.0
Total FAs (µg L^{-1})	67.4	±	21.6	117.2	±	76.2	135.3	±	59.8	0.9	±	0.3	102.7	±	15.4

Table S3. Fatty acid composition (mean % ± SD) and total FA concentration (µg l^{-1}) in p-POM (pelagic Particulate Organic Matter) and i-POM (ice algae Particulate Organic Matter) in Young Sound (sites YS and YS1, Greenland) and Kongsfjorden (sites KF, KF1 and KF2, Svalbard).

Table S3. Composition en acides gras (% moyen ± écart-type), valeur du ratio 16:1w7/16:0 et concentration en acides gras totaux (µg l^{-1}) dans les échantillons de p-POM (matière organique particulaire d'origine pélagique) et d'i-POM (matière organique particulaire d'origine sympagique) au Young Sound (sites YS et YS1, Groenland) et Kongsfjorden (sites KF, KF1 et KF2, Svalbard).

	Fucus sp YS Early Season			*D. aculeata* YS Early Season			*S. latissima* YS Early Season			*A. esculenta* KF3 Early Season			*A.esculenta* KF3 Late Season			*D.aculeata* KF3 Early Season			*D. aculeata* KF3 Late Season		
	n=5	±	SD	n=5	±	SD	n=5	±	SD	n=3	±	SD	n=3	±	SD	n=3	±	SD	n=3	±	SD
12:0	0.5	±	0.3	0.6	±	0.1	0.4	±	0.2	0.0	±	0.0	0.5	±	0.3	0.1	±	0.2	0.2	±	0.1
14:0	8.4	±	1.1	6.6	±	0.3	11.1	±	1.1	4.0	±	0.3	6.4	±	1.5	8.1	±	1.1	7.5	±	0.7
15:0	0.4	±	0.2	0.3	±	0.0	0.4	±	0.1	0.2	±	0.1	0.5	±	0.1	0.2	±	0.0	0.3	±	0.1
16:0	16.8	±	0.8	20.5	±	2.1	21.8	±	3.4	12.3	±	3.2	20.6	±	2.7	15.4	±	1.5	16.3	±	1.9
17:0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.2	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
18:0	1.8	±	0.5	2.4	±	1.2	1.6	±	0.4	0.6	±	0.1	1.6	±	1.1	0.5	±	0.0	0.9	±	0.1
20:0	0.1	±	0.1	0.4	±	0.1	0.6	±	0.1	0.3	±	0.0	0.5	±	0.2	0.2	±	0.0	0.6	±	0.1
Σ SFA	28.2	±	2.1	30.8	±	1.3	36.0	±	4.1	17.5	±	3.3	30.1	±	5.1	24.7	±	2.9	25.8	±	2.7
16:1ω5	0.1	±	0.0	1.2	±	0.5	0.3	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.6	±	0.6	0.6	±	0.1
16:1ω7	2.2	±	1.2	7.9	±	5.5	3.3	±	1.0	0.4	±	0.1	1.5	±	0.4	2.5	±	1.5	1.3	±	0.2
16:1ω9	0.2	±	0.1	0.3	±	0.1	0.3	±	0.1	1.0	±	0.5	1.1	±	0.8	2.0	±	1.0	1.0	±	0.4
17:1ω9	0.1	±	0.2	nd	±	nd	nd	±	nd	0.9	±	0.4	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0
18:1ω5	0.1	±	0.1	0.2	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	0.2	±	0.0	0.2	±	0.1	0.4	±	0.1
18:1ω7	0.6	±	0.3	0.6	±	0.2	0.3	±	0.0	0.1	±	0.1	0.6	±	0.2	0.2	±	0.1	0.7	±	0.2
18:1ω9	13.6	±	2.0	8.1	±	1.7	11.0	±	1.4	7.4	±	0.9	14.2	±	0.1	7.1	±	1.1	8.1	±	1.3
Σ MUFA	16.9	±	2.3	18.3	±	3.7	15.3	±	1.5	10.1	±	0.8	17.7	±	0.7	12.6	±	2.4	12.1	±	1.8
16:2ω4	0.2	±	0.0	0.4	±	0.2	0.3	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.8	±	0.0	0.2	±	0.1
16:2ω6	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	0.1	±	0.2
16:3ω4	0.1	±	0.1	0.2	±	0.2	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	nd	±	nd	1.2	±	0.1	0.0	±	0.0
16:4ω1	0.2	±	0.1	0.3	±	0.2	0.2	±	0.1	0.1	±	0.0	nd	±	nd	1.5	±	0.2	0.1	±	0.0
17:3ω3	0.1	±	0.1	0.2	±	0.0	0.1	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd
18:2ω6	12.1	±	2.5	7.6	±	1.1	8.3	±	1.0	5.2	±	0.9	7.3	±	0.7	6.8	±	0.4	10.8	±	1.3
18:3ω3	7.3	±	0.8	6.7	±	0.8	4.8	±	0.9	11.7	±	2.4	4.5	±	1.3	8.2	±	1.1	9.9	±	1.7
18:3ω6	1.0	±	0.4	0.7	±	0.2	0.7	±	0.2	0.8	±	0.2	0.9	±	0.1	1.2	±	0.1	1.1	±	0.1
18:4ω3	8.9	±	2.1	6.0	±	1.0	7.9	±	3.0	27.5	±	3.7	7.7	±	1.6	13.5	±	2.3	11.6	±	3.1
20:2ω6	0.1	±	0.2	0.1	±	0.0	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.3	±	0.0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
20:3ω6	1.0	±	0.3	0.4	±	0.2	0.3	±	0.1	0.2	±	0.2	0.8	±	0.4	0.3	±	0.0	0.5	±	0.2
20:4ω3	0.6	±	0.2	0.6	±	0.2	0.2	±	0.2	0.5	±	0.2	0.6	±	0.3	0.3	±	0.0	0.5	±	0.0
20:4ω6	11.7	±	1.4	11.0	±	2.7	13.8	±	3.1	6.7	±	1.6	18.8	±	2.8	11.3	±	1.0	11.4	±	1.5
20:5ω3	11.0	±	1.9	15.8	±	1.0	10.7	±	1.7	18.1	±	1.2	10.7	±	2.7	16.2	±	2.3	15.2	±	1.2
22:6ω3	0.0	±	0.1	0.2	±	0.1	0.0	±	0.0	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd	nd	±	nd
Σ PUFA	54.4	±	3.8	50.0	±	3.4	47.4	±	4.7	70.9	±	3.1	51.5	±	4.6	61.4	±	4.7	61.7	±	4.5
15:0iso	0.1	±	0.0	0.2	±	0.0	0.2	±	0.0	0.2	±	0.1	0.5	±	0.1	0.2	±	0.0	0.2	±	0.1
17:0iso	0.5	±	0.1	0.7	±	0.2	1.1	±	0.4	1.3	±	0.5	0.2	±	0.1	1.1	±	0.1	0.2	±	0.0
Σ BFA	0.5	±	0.1	0.8	±	0.2	1.3	±	0.5	1.5	±	0.6	0.6	±	0.3	1.3	±	0.1	0.4	±	0.1
FA (mg g^{-1})	9.2	±	10.5	8.0	±	2.1	7.0	±	2.0	46.7	±	22.1	2.5	±	1.7	17.5	±	5.0	7.3	±	1.8

Table S4. Fatty acid composition (mean % ± SD) and total FA concentration (mg g^{-1}) in *Phaeophyceae* in Young Sound (YS, Greenland) and Kongsfjorden (KF3, Svalbard). Only *Alaria esculenta* and *Desmarestia aculeata* in Kongsfjorden were sampled at two seasons.

Tableau S4. Composition en acides gras (% moyen ± écart-type) et concentration en acides gras totaux (mg g^{-1}) dans des *Phaeophyceae* au Young Sound (YS, Groenland) et Kongsfjorden (KF3, Svalbard). Seulement *Alaria esculenta* et *Desmarestia aculeata* au Kongsfjorden ont été échantillonnées aux deux saisons.

Chapitre 2. Composition en acides gras dans les glandes digestives et les muscles adducteurs du bivalve arctique *Astarte moerchi* : influence des contraintes environnementales

Résumé du chapitre 2

La composition en acides gras dans les tissus des animaux est liée aux deux fonctions principales que ces molécules remplissent chez les eucaryotes : un rôle dans les membranes cellulaires et un rôle de stockage des réserves énergétiques. Pour les organismes arctiques, soumis à la fois à des contraintes des basses températures et d'accès saisonnier à la nourriture, ces molécules jouent donc un rôle particulièrement important. Ces contraintes environnementales ne sont pas les mêmes dans différentes régions de l'Arctique, par exemple dans les zones qu'on considère « sub-arctiques » et dans celles qu'on considère « arctiques » (voir introduction générale de la thèse). Pour les espèces qui ont des répartitions géographiques larges, la comparaison de populations vivant dans des sites contrastés (tempéré/arctique ou sub-arctique/arctique) peut être intéressante dans l'objectif d'éclairer les relations entre la physiologie des organismes et l'environnement. Les bivalves du complexe *Astarte borealis* ont une répartition large (Océan Arctique, Atlantique et Pacifique Nord) et peuvent être utilisés pour ce type de comparaison. La composition en acides gras dans deux populations d'une espèce appartenant au complexe *borealis*, *Astarte moerchi*, a été analysée dans deux sites : le fjord arctique du Young Sound et le fjord sub-arctique du Kongsfjorden. Deux tissus de ce bivalve ont été analysés : la glande digestive (connue chez les bivalves pour sa fonction d'organe de réserves lipidiques) et les muscles adducteurs (composés principalement de protéines). Cette étude exploratoire montre que dans la population d'*A. moerchi* du Young Sound les concentrations en acides gras totaux et en acides gras polyinsaturés sont plus élevés que dans la population du Kongsfjorden, et que ces différences sont plus marquées dans la glande digestive. Nous proposons l'hypothèse que ces différences soient liées aux contraintes environnementales dans les deux sites, en particulier à la température plus basse et à la saison productive plus courte au Young Sound. Cependant, cette hypothèse demanderait d'être testée et plus d'éléments sur la physiologie d'*A. moerchi* (notamment sur sa reproduction) seraient nécessaires pour la corroborer. Des expériences sont proposées visant à éclairer les relations entre la physiologie de ces organismes et leur environnement.

1. Introduction

La composition en acides gras dans les tissus des animaux est liée aux deux fonctions principales que ces molécules remplissent chez les eucaryotes : celle de constituer des composantes essentielles des membranes cellulaires, contribuant à leur fluidité, et celle de servir de stockage des réserves énergétiques (Hulbert et al. 2014). La capacité des organismes aquatiques arctiques d'accumuler des lipides a été montrée dans de nombreuses études (Murzina et al. 2013 et références citées). En effet, la fluidité des membranes et le stockage des réserves énergétiques représentent deux fonctions essentielles chez les animaux par rapport à deux contraintes caractéristiques des milieux arctiques, à savoir les basses températures et l'accès limité à la nourriture (Piepenburg 2005).

Selon les régions de l'Océan Arctique, l'influence de ces deux contraintes environnementales sur les organismes benthiques est variable, étant différente, par exemple, pour les zones considérés comme « arctiques » et celles considérées comme « sub-arctiques » (Dunbar 1968 ; voir introduction générale de cette thèse). En effet, dans les zones arctiques, la température de l'eau est plus froide et pour la plupart de l'année au-dessous de zéro et la saison productive est plus courte, résultant dans des apports de nourriture pour les consommateurs benthiques plus concentrés dans l'année (Dunbar 1968). La comparaison des populations de la même espèce vivant dans des zones contrastés (tempéré/arctique ou sub-arctique/arctique) peut ainsi clarifier les relations entre la physiologie des organismes benthiques et leur environnement.

Les bivalves du complexe *Astarte borealis* ont une répartition large (Océan Arctique, Atlantique et Pacifique Nord), pouvant ainsi être utilisés pour ce type de comparaison. Dans cette étude, la composition en acides gras dans deux populations d'une espèce appartenant au complexe *borealis, Astarte moerchi* (Petersen 2000) a été analysée dans deux sites contrastés : le fjord arctique du Young Sound (Nord-Est du Groenland) et le fjord sub-arctique du Kongsfjorden (Svalbard). Différents tissus au sein du même organisme peuvent avoir des taux de renouvellement du carbone différent. Deux tissus de ce bivalve ont été analysés : la glande digestive (renouvellement plus rapide) et les muscles adducteurs (renouvellement plus lent). La glande digestive des bivalves est un organe complexe, impliqué dans la sécrétion d'enzymes digestives,

l'endocytose et la digestion intracellulaire de la nourriture (Stead et al. 2013) ; ce tissu a également la fonction de stockage des réserves lipidiques (Barber & Blake 1981). Les muscles adducteurs, ayant la fonction principale d'assurer la fermeture des valves (Gosling 2003), ne sont pas connus comme organes de réserves lipidiques mais plutôt protéiques (Barber & Blake 1981). La composition en acides gras a été étudiée dans les deux tissus, en s'intéressant en particulier aux concentrations en acides gras totaux et en acides gras polyinsaturés (PUFA). Les PUFA, grâce à la présence des plusieurs doubles liaisons, permettent la fluidité membranaire grâce à laquelle les organismes ectothermes peuvent réagir à des changements de température : il a été montré, par exemple, que *Mercenaria mercenaria* peut augmenter les niveaux de PUFA dans les branchies quand la température baisse (Parent et al. 2008). Par ailleurs, les PUFA jouent un rôle dans la reproduction, en particulier les PUFA ω3 (20:5ω3 et 22:6ω3) qui sont considérés essentiels pour le développement des embryons et des larves (Leroy et al. 2013). En particulier, le ratio ω3/ω6 est considéré comme un indice de qualité des œufs pour certains invertébrés (Pettersen et al. 2010, Leroy et al. 2013).

Les objectifs de cette étude exploratoire, menée en complément de l'analyse trophique présentée dans le chapitre 1, ont été de :

1) Comparer les concentrations en acides gras totaux et en PUFA dans la glande digestive (connue pour être un organe de réserves lipidiques chez les bivalves) et dans les muscles adducteurs (où les réserves sont principalement protéiques) d'*A. moerchi*.
2) A travers l'analyse de ces deux tissus chez *A. moerchi*, comparer la composition en acides gras dans la population du site arctique du Young Sound et dans celle du site sub-arctique du Kongsfjorden et en particulier : les concentrations en acides gras totaux, les concentrations et les pourcentages relatifs en PUFA et le ratio ω3/ω6.

Pour interpréter les résultats obtenus, des hypothèses sont proposées discutant l'influence des contraintes environnementales sur la composition en acides gras d'*A. moerchi*. Des expériences permettant de tester plus spécifiquement ces hypothèses sont envisagées, dans la perspective d'éclairer les relations entre la physiologie de ces organismes et leur environnement.

2. Matériel et méthodes

Deux populations des bivalves *A. moerchi* (complexe *borealis*) ont été comparées dans deux fjords arctiques et sub-arctiques : le Young Sound au nord-est du Groenland et le Kongsfjorden dans la côte ouest de l'Archipel du Svalbard. La localisation et la description des deux sites d'étude a été fournie dans l'introduction générale et dans le chapitre 1 (Fig. 14, p. 57).

Des individus vivants d'*A. moerchi* ont été prélevés à la drague (autour de 20 m de profondeur, au Young Sound) ou en plongée (autour de 8 m de profondeur, au Kongsfjorden). L'échantillonnage a eu lieu à deux saisons pour chaque site. Comme pour le chapitre 1, le début de la saison productive sera désignée « Early Season » et la fin de la saison productive sera désignée « Late Season » (Tableau 1, p. 57). Les spécimens d'*A. moerchi* ont été disséqués et la glande digestive et les muscles adducteurs ont été séparés, puis conservés à -80°C avant analyses. La réplication est variable d'un minimum de 6 à un maximum de 10 individus. La méthode utilisée pour l'analyse des acides gras est la même que celle détaillée dans le chapitre 1.

Pour l'analyse des données, puisque les conditions d'homogénéité des variances n'étaient pas respectées, des tests non paramétriques de Kruskal Wallis ont été utilisés sur plusieurs variables : la concentration en acides gras totaux, la concentration en PUFA, les pourcentages de PUFA et le ratio ω3/ω6 (facteur : interaction entre type de tissu, site et mois d'échantillonnage). Quand ce test était significatif, des tests *a posteriori* de comparaisons deux à deux (test de Wilcoxon) ont été réalisés. Les tests ont été effectués avec le logiciel R (R Core Team 2014).

3. Résultats

Les concentrations en acides gras totaux et en PUFA obtenues pour les deux tissus (glande digestive et muscle adducteur) sont présentées dans la Fig. 20. Dans la population du Young Sound, la concentration en acides gras totaux dans la glande digestive est de 123.4 ± 48.3 mg g^{-1} au début de la saison productive et est significativement plus élevée (207.7 ± 17.2 mg g^{-1}) à la fin de la saison productive (test a posteriori de Wilcoxon, $p < 0.05$). Au Kongsfjorden, pour le même tissu, les concentrations sont moins élevées (test a posteriori de Wilcoxon, $p < 0.05$) et restent stables aux deux saisons (36.6 ± 19.0 et 36.4 ± 12.5 mg g^{-1} respectivement). Dans les muscles adducteurs, les concentrations moyennes en acides gras totaux au Young Sound sont autour de 20 mg g^{-1} (19.9 ± 7.5 et 22.5 ± 14.5 mg g^{-1} pendant les deux saisons respectivement) et sont supérieures à celles du Kongsfjorden, entre 4.5 ± 2.2 et 6.3 ± 2.1 mg g^{-1} selon la saison (voir Tableau supplémentaire S6 et Fig. 19). Les concentrations de PUFA dans les deux tissus présentent un patron similaire à celui des concentrations totales en acides gras (Fig. 19).

Si l'on regarde les données en pourcentages relatifs (Fig. 20), la somme des PUFA atteint des pourcentages plus élevés au Kongsfjorden qu'au Young Sound (test a posteriori de Wilcoxon, $p < 0.05$) : pour les deux tissus, les PUFA représentent environ la moitié des acides gras totaux (l'autre moitié étant composée d'acides gras saturés, monoinsaturées et de petits pourcentages d'acides gras ramifiés, voir Tableau S1 dans le ch. 1 pour la glande digestive et Tableau S7 à la fin de ce chapitre pour le muscle adducteur). Les valeurs du ratio ω3/ω6, considéré comme un indice de qualité des œufs pour certains invertébrés (Leroy et al. 2013), sont représentés dans la Figure 19. Si ces ratio est stable dans les muscles adducteurs (test a posteriori de Wilcoxon, $p > 0.05$), il présente des variations plus nettes dans la glande digestive, où dans les deux sites le ratio diminue à la fin de la saison productive par rapport à son début (test a posteriori de Wilcoxon, $p < 0.05$).

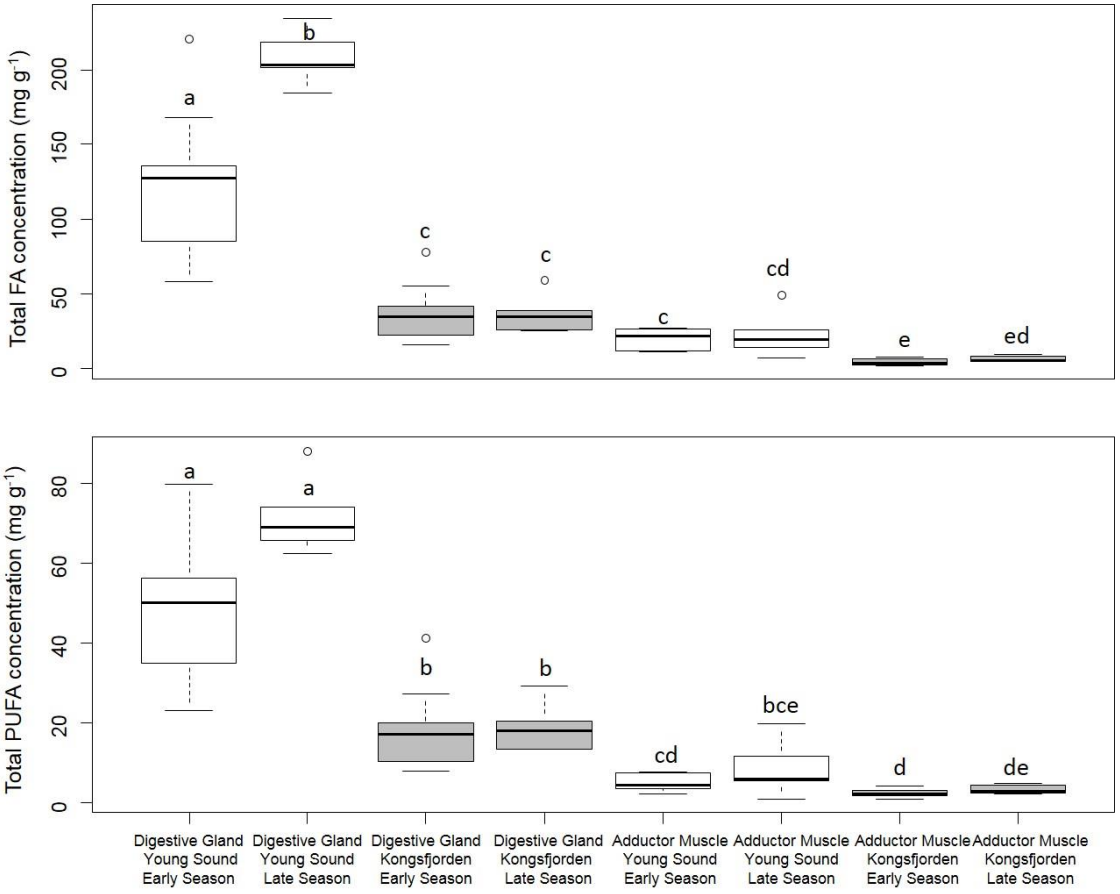

Figure 19. Boxplots sur les concentrations en acides gras (mg g^{-1}), totaux et polyinsaturés (PUFA) dans les glandes digestives et les muscles adducteurs du Young Sound (en blanc) et du Kongsfjorden (en gris) pour deux saisons, le début de la saison productive (« Early Season ») et la fin de la saison productive (« Late Season »). Les différences sont significatives (p-value < 0.01, test de Kruskal-Wallis) et les lettres indiquent les différences testées utilisant un test deux à deux de Wilcoxon.

Figure 19. Boxplots on total fatty acid concentrations (mg g^{-1}) in digestive glands and adductor muscle in Young Sound (white bars) and Kongsfjorden (grey bars) for Early Season and Late Season. Differences are significant (p-value < 0.01, Kruskal-Wallis test) and letters indicate differences tested by pairwise comparisons using a Wilcoxon test.

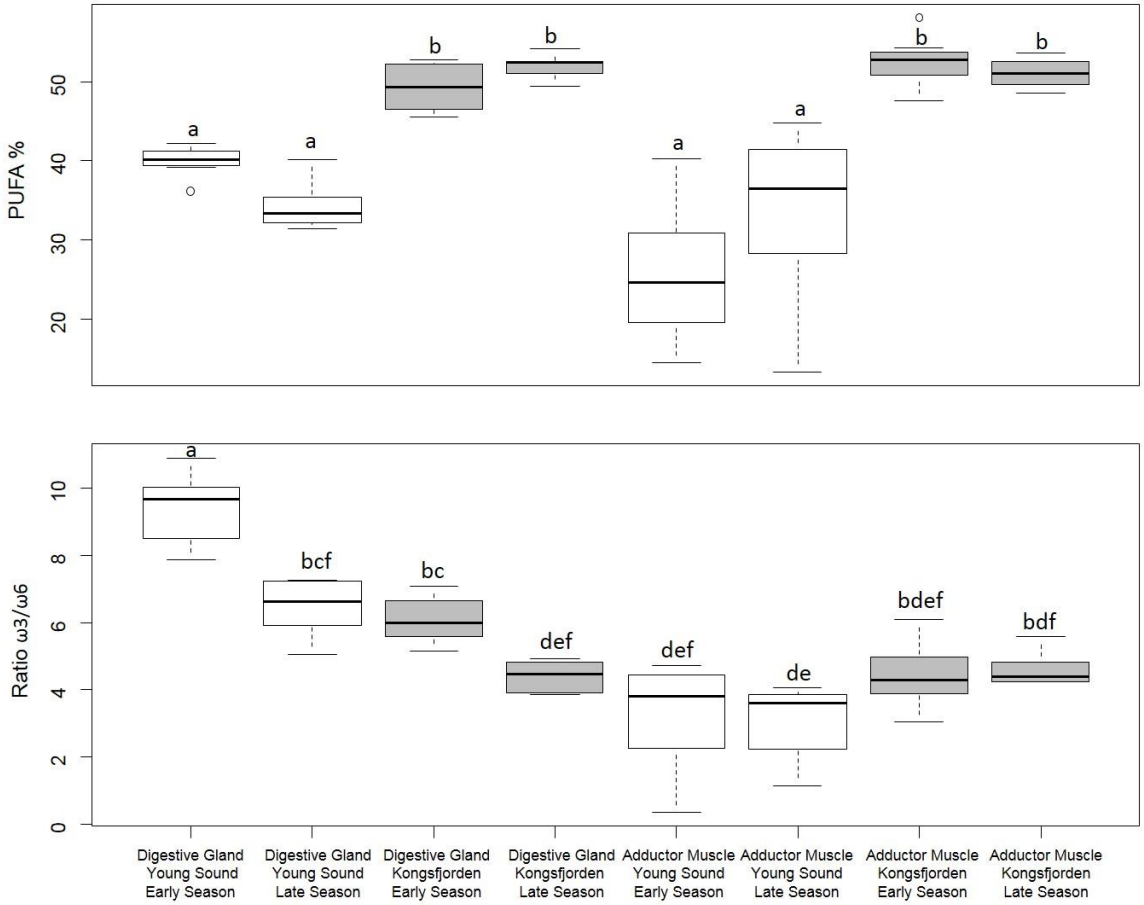

Figure 20. Boxplots sur les pourcentages d'acides gras polyinsaturés (PUFA) et sur le ratio ω3/ω6 dans les glandes digestives et muscles adducteurs du Young Sound (en blanc) et du Kongsfjorden (en gris) pour deux saisons, le début de la saison productive (« Early Season ») et la fin de la saison productive (« Late Season »). Les différences sont significatives (p-value < 0.01, test de Kruskal-Wallis) et les lettres indiquent les différences testées utilisant un test deux à deux de Wilcoxon.

Figure 20. Boxplots on total fatty acid concentrations (mg g^{-1}) in digestive glands and adductor muscle in Young Sound (white bars) and Kongsfjorden (grey bars) for Early Season and Late Season. Differences are significant (p-value < 0.01, Kruskal-Wallis test) and letters indicate differences tested by pairwise comparisons using a Wilcoxon test.

4. Discussion

4.1 Différences inter-site dans les concentrations d'acides gras totaux et des PUFA : reflet des contraintes environnementales ?

Cette étude montre que dans les tissus d'*A. moerchi* au Young Sound les concentrations en acides gras totaux et en PUFA sont plus élevées que dans les tissus de la population du Kongsfjorden : ceci est vrai pour la glande digestive et également, avec des différences moins importantes, pour les muscles adducteurs. À partir de ces résultats, on peut se demander si ces différences dans les concentrations en acides gras pourraient être reliées à des différences de contraintes environnementales. En particulier, une hypothèse pourrait être proposée : les plus grandes concentrations en acides gras totaux et en PUFA chez *A. moerchi* au Young Sound pourraient relever d'une acclimatation de cette population aux contraintes environnementales de ce site. En effet, ces résultats pourraient être reliés à deux facteurs : la température de l'eau et/ou la durée de la saison productive. En effet, la température de l'eau est plus basse au Young Sound qu'au Kongsfjorden, étant généralement variable entre -1.5°C et 0.5°C dans le site arctique et entre -1.5°C et 6°C dans le site sub-arctique (voir introduction générale, Fig. 12 et 13, p. 45). L'accumulation de PUFA peut avoir la fonction, chez ces organismes ectothermes, de maintenir les propriétés physico-chimiques de membranes cellulaires à des basses températures (Lewis 1962, Farkas 1979, Pernet et al. 2006, Crockett 2008). Ce type de réponse aux changements environnementaux est connu comme adaptation homéovisqueuse : il a été montré, par exemple, que *Mercenaria mercenaria* peut augmenter les niveaux de PUFA dans les branchies quand la température baisse (Parent et al. 2008). Toujours sur cette espèce de bivalve, Portilla et al. (2015) ont montré que les PUFA, et en particulier le 20:5ω3 et 22:6ω3, peuvent voir une augmentation à l'approche de la saison hivernale. La saison productive est plus courte au Young Sound qu'au Kongsfjorden. L'accumulation d'acides gras, en particulier des PUFA, pourrait être liée à des réserves énergétiques. La glande digestive est un organe de mise en réserve lipidiques chez les bivalves (Hoskin 1978, Barber & Blake 1981) : ces réserves pourraient être stockées dans ce tissu pendant l'été et ensuite être mobilisées pour d'autres processus. Les muscles adducteurs, en revanche, sont principalement composés des protéines (Barber & Blake 1981) et chez les Astartidae comme *A. moerchi* ne sont

probablement pas des organes de réserves lipidiques. Même si nous ne disposons pas d'éléments suffisants pour le montrer à partir de ces données, nous pouvons avancer l'hypothèse que les différences observées entre les deux populations dans les muscles adducteurs soient plutôt liés à des acides gras membranaires (principalement des phospholipides), alors que les différences dans les glandes digestives pourraient être liées aux acides gras de réserves (principalement des triglycérides).

4.2 Eléments sur la condition physiologique des bivalves

Par rapport à la condition physiologique des bivalves, nous ne disposons pas d'indices de conditions pour les deux populations. En revanche, les pourcentages relatifs des PUFA par rapport aux acides gras saturés et monoinsaturés sont relativement élevés et suggèrent un bon état physiologique pour les deux populations. Le fait que les contributions relatives en PUFA dans les glandes digestives du Kongsfjorden soient plus élevées par rapport au Young Sound pourrait indiquer que les ressources en nourriture sont plus riches en PUFA dans le site sub-arctique. Il est également remarquable que, parmi les acides gras d'*A. moerchi* analysés dans cette étude, il n'y ait que des faibles quantités d'acides gras non maloniques (« non-methylene interrupted », NMI) avec 20 atomes de carbones et 2 doubles liaisons (20:2 NMI). Ces acides gras particuliers, à la différence de la grande majorité des acides gras, présentent plus qu'un seul groupe méthylène entre deux doubles liaisons et sont connus pour pouvoir être biosynthétisés par les bivalves : leur fonction biologique exacte n'est pas connue, mais on suppose qu'ils pourraient jouer un rôle dans les membranes et éventuellement compenser le manque d'autres acides gras polyinsaturés (Klingensmith 1982, Barnathan 2009). Analysant *Mytilus edulis*, Zhukova (1991) a montré que les 20:2 NMI sont biosynthétisés à partir de précurseurs fourni par le régime alimentaire et sont ensuite élongué en 22:2 NMI. Chez les *A. moerchi* étudiés, les faibles concentrations de 20:2 NMI et l'absence de 22:2 NMI dans les deux populations pourrait suggérer que les PUFA acquis par le régime alimentaire sont suffisants pour les besoins physiologiques des bivalves dans les deux sites étudiés.

4.3 Perspectives pour des études ultérieures

Les hypothèses ici avancées mettent en évidence l'intérêt de comparer la physiologie en termes d'acides gras dans deux populations de deux sites arctiques contrastés. Néanmoins, elles demandent d'être confirmées puisque de nombreux éléments concernant la physiologie d'*A. moerchi* ne sont pas disponibles à l'état actuel. Par exemple, la reproduction de cette espèce est mal connue. On sait que pour les bivalves du genre *Astarte* les individus sont dioïques, et qu'ils peuvent avoir des périodes très prolongées pendant lesquelles les gonades sont matures (von Oertzen 1972). Thorson (1936) et Saleuddin (1964) suggèrent que les larves ne seraient pas pélagiques mais qu'il y aurait développement direct : cela pourrait expliquer pourquoi les œufs sont très riches en vitellus. Thorson (1936) a étudié *A. borealis* au nord-est du Groenland et considère que la période de ponte a lieu en Octobre/Novembre. Dans notre étude, il est intéressant de remarquer la dynamique saisonnière du ratio ω3/ω6 dans les deux sites. Ce ratio peut être considéré comme un indice de qualité des œufs chez les poissons et chez certains invertébrés (Leroy et al. 2013 et références citées). Dans la glande digestive d'*A. moerchi*, la valeur de ce ratio diminue à la fin de la saison productive dans les deux sites : cela pourrait indiquer que ces ressources en acides gras sont mobilisées et éventuellement acheminées vers la gonade (Barber & Blake 1981, Birkely et al. 2003).

Les hypothèses avancées à partir de cette étude exploratoire pourraient être testées avec des protocoles expérimentaux adaptés. Il serait par exemple intéressant de réaliser des études en laboratoire sur *A. moerchi* en faisant varier les paramètres de température et en suivant parallèlement la composition en acides gras des tissus, avec une attention particulière aux acides gras membranaires. Dans notre étude nous avons analysé les lipides totaux pour chaque organe puisque la question principale de cette étude était trophique, or la séparation possible entre acides gras neutres et polaires permettrait une distinction plus fine des acides gras de réserves et des acides gras des membranes. Trutschler and Samtleben (1988) ont réussi à maintenir en condition de laboratoire *Astarte elliptica* pendant trois mois ; ce genre d'étude pourrait donc être essayé également pour les *Astarte* du complexe *borealis*. *In situ*, une analyse des mises en réserves d'*A. moerchi* pourrait être réalisée de manière analogue à ce que Barber and

Blake (1981) ont fait pour le pectinidé *Argopecten irradians concentricus*. Dans cette étude, les échantillons de bivalves sont prélevés à différents moments de l'année, le moment de la reproduction est étudié à travers une analyse histologique et des indices de condition des organismes, et les concentrations de différents composants (lipides, protéines, glycogène) sont analysés dans plusieurs tissus. Une combinaison de ces approches pourrait permettre d'acquérir plus d'éléments sur la physiologie d'*A. moerchi* et de tester les hypothèses proposées dans cette étude.

5. Tableaux supplémentaires

	A. moerchi DG concentration Young Sound Early Season			*A. moerchi* DG concentration Young Sound Late Season			*A. moerchi* DG concentration Kongsfjorden Early Season			*A. moerchi* DG concentration Kongsfjorden Late Season		
	n=10	±	SD	n=6	±	SD	n=10	±	SD	n=6	±	SD
12:0	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0
14:0	3.5	±	1.7	5.7	±	1.7	1.1	±	0.6	0.7	±	0.3
15:0	0.3	±	0.1	0.6	±	0.1	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
16:0	12.8	±	5.3	26.3	±	4.3	4.0	±	1.9	4.0	±	1.5
17:0	0.3	±	0.1	0.8	±	0.2	0.2	±	0.1	0.3	±	0.1
18:0	1.3	±	0.5	3.4	±	0.9	0.7	±	0.4	0.8	±	0.3
20:0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0
Σ SFA	18.3	±	7.7	37.1	±	5.4	6.2	±	3.1	6.1	±	2.2
16:1ω5	2.1	±	0.9	3.9	±	0.9	0.6	±	0.3	0.4	±	0.1
16:1ω7	31.0	±	14.6	50.3	±	11.0	4.2	±	2.1	2.1	±	0.9
16:1ω9	0.1	±	0.0	0.2	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0
17:1ω7	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
17:1ω9	0.1	±	0.1	0.2	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
18:1ω5	5.3	±	1.9	10.4	±	1.1	1.8	±	0.8	1.8	±	0.5
18:1ω7	8.1	±	3.0	14.4	±	1.5	1.4	±	0.7	1.8	±	0.7
18:1ω9	1.6	±	0.6	3.9	±	0.4	1.4	±	0.6	1.8	±	0.8
18:1ω11	0.4	±	0.2	0.7	±	0.1	0.1	±	0.1	0.1	±	0.0
19:1	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
20:1	1.4	±	0.5	2.8	±	0.9	0.6	±	0.3	0.7	±	0.3
20:1ω7	3.1	±	1.1	5.5	±	1.7	0.8	±	0.5	1.1	±	0.5
20:1ω9	0.4	±	0.2	1.1	±	0.3	0.2	±	0.1	0.3	±	0.1
20:1ω11	1.5	±	0.5	3.8	±	1.2	0.5	±	0.3	0.9	±	0.5
22:1ω9	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
22:1ω11	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
Σ MUFA	55.4	±	23.1	97.6	±	8.9	11.9	±	5.8	11.0	±	4.3
16:2ω4	0.9	±	0.4	1.1	±	0.3	0.3	±	0.2	0.1	±	0.0
16:2ω6	0.1	±	0.0	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
16:3ω4	0.5	±	0.3	0.5	±	0.2	0.2	±	0.1	0.1	±	0.0
16:4ω1	1.2	±	0.7	1.4	±	0.6	0.6	±	0.4	0.1	±	0.1
16:4ω3	0.2	±	0.1	0.5	±	0.1	0.1	±	0.1	0.1	±	0.0
18:2ω3	0.5	±	0.3	0.4	±	0.1	0.2	±	0.1	0.1	±	0.0
18:2ω6	1.0	±	0.4	2.4	±	0.3	0.9	±	0.4	1.0	±	0.4
18:3ω3	0.3	±	0.1	0.7	±	0.1	0.3	±	0.1	0.3	±	0.2
18:3ω6	0.3	±	0.1	0.6	±	0.1	0.2	±	0.1	0.2	±	0.1
18:4ω3	1.8	±	0.9	2.7	±	0.5	2.4	±	1.4	1.6	±	0.8
20:2 NMI	0.3	±	0.1	0.5	±	0.1	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
20:2 NMI2	0.4	±	0.2	0.7	±	0.2	0.2	±	0.1	0.2	±	0.1
20:2ω6	0.3	±	0.1	0.7	±	0.2	0.2	±	0.1	0.3	±	0.2
20:2ω9	1.0	±	0.3	1.8	±	0.5	0.3	±	0.1	0.4	±	0.2
20:3ω6	0.1	±	0.0	0.2	±	0.1	0.1	±	0.0	0.1	±	0.1
20:4ω3	0.3	±	0.1	0.6	±	0.1	0.2	±	0.1	0.2	±	0.1
20:4ω6	1.1	±	0.3	2.2	±	0.9	0.5	±	0.3	0.9	±	0.3
20:5ω3	31.8	±	11.9	42.6	±	6.3	8.1	±	4.8	7.8	±	1.9
21:5ω3	0.7	±	0.2	1.0	±	0.2	0.4	±	0.2	0.4	±	0.1
22:2	0.1	±	0.0	0.2	±	0.1	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0
22:2ω6	1.1	±	0.3	2.3	±	0.6	0.3	±	0.2	0.6	±	0.3
22:2ω9	0.6	±	0.2	1.1	±	0.4	0.2	±	0.1	0.3	±	0.1
22:5ω3	0.6	±	0.1	0.9	±	0.3	0.2	±	0.1	0.3	±	0.1
22:5ω6	0.1	±	0.1	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0
22:6ω3	3.5	±	1.1	6.0	±	1.0	2.1	±	1.0	3.3	±	1.0
Σ PUFA	49.0	±	17.6	71.3	±	9.2	18.1	±	10.1	18.8	±	5.8
15:0iso	0.1	±	0.0	0.2	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
15:0anteiso	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
16:0iso	0.1	±	0.0	0.3	±	0.1	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
17:0iso	0.4	±	0.1	0.9	±	0.2	0.2	±	0.1	0.2	±	0.1
17:0anteiso	0.1	±	0.0	0.4	±	0.1	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
18:0iso	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
Σ BFA	0.7	±	0.3	1.8	±	0.4	0.4	±	0.2	0.5	±	0.2
Total FA concentration	123.4	±	48.3	207.7	±	17.2	36.6	±	19.0	36.4	±	12.5

Tableau S5. Concentrations en acides gras (mg g^{-1}) dans les glandes digestives d'*A. moerchi* au Young Sound et au Kongsfjorden aux deux saisons échantillonnées. Pour la comparaison avec les données en pourcentages dans les glandes digestives, voir Tableau S1 dans le ch. 1, p. 80.

Table S5. Fatty acid concentrations (mg g^{-1}) in digestive glands of *A. moerchi* in Young Sound and Kongsfjorden at the two sampled seasons. To compare with percentages date, see Table S1, ch. 1, p. 80.

	A. moerchi **AM concentration Young Sound Early Season**			***A. moerchi*** **AM concentration Young Sound Late Season**			***A. moerchi*** **AM concentration Kongsfjorden Early Season**			***A. moerchi*** **AM concentration Kongsfjorden Late Season**		
	n=6	±	SD	n=6	±	SD	n=8	±	SD	n=6	±	SD
12:0	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
14:0	0.3	±	0.2	0.3	±	0.1	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0
15:0	0.2	±	0.2	0.2	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
16:0	4.2	±	2.1	4.2	±	2.4	0.7	±	0.3	1.0	±	0.4
17:0	0.2	±	0.1	0.3	±	0.2	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
18:0	3.2	±	2.9	2.8	±	2.2	0.2	±	0.1	0.3	±	0.1
20:0	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
22:0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
Σ SFA	8.3	±	5.5	7.9	±	4.8	1.0	±	0.5	1.5	±	0.5
16:1ω5	0.2	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
16:1ω7	2.3	±	1.4	1.2	±	0.9	0.1	±	0.0	0.1	±	0.1
16:1ω9	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
17:1ω9	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
18:1ω5	1.0	±	0.4	1.2	±	0.7	0.2	±	0.1	0.4	±	0.1
18:1ω7	1.0	±	0.5	0.8	±	0.6	0.1	±	0.1	0.2	±	0.1
18:1ω9	0.5	±	0.2	0.8	±	0.9	0.2	±	0.1	0.3	±	0.1
18:1ω11	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
19:1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
20:1	0.2	±	0.1	0.3	±	0.2	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
20:1ω7	0.5	±	0.3	0.6	±	0.5	0.1	±	0.1	0.2	±	0.0
20:1ω9	0.1	±	0.0	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
20:1ω11	0.2	±	0.2	0.4	±	0.3	0.1	±	0.1	0.1	±	0.0
Σ MUFA	6.2	±	3.0	5.8	±	3.4	1.0	±	0.5	1.4	±	0.5
16:2ω4	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
16:2ω6	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
16:3ω4	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
18:2ω3	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
18:2ω6	0.1	±	0.1	0.2	±	0.1	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
18:3ω3	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
18:3ω6	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
18:4ω3	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
20:2 NMI	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
20:2 NMI2	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
20:2ω6	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
20:2ω9	0.2	±	0.1	0.4	±	0.2	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
20:3ω6	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
20:4ω3	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
20:4ω6	0.4	±	0.2	0.8	±	0.7	0.3	±	0.1	0.3	±	0.1
20:5ω3	2.3	±	1.4	3.3	±	2.5	0.8	±	0.4	1.1	±	0.4
21:5ω3	0.1	±	0.1	0.2	±	0.2	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
22:2	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
22:2ω6	0.1	±	0.1	0.3	±	0.2	0.1	±	0.1	0.1	±	0.0
22:2ω9	0.1	±	0.0	0.2	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
22:5ω3	0.1	±	0.1	0.4	±	0.4	0.1	±	0.0	0.2	±	0.0
22:5ω6	0.5	±	0.6	0.2	±	0.2	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
22:6ω3	0.5	±	0.3	1.9	±	1.9	0.8	±	0.4	1.1	±	0.4
Σ PUFA	5.0	±	2.3	8.3	±	6.5	2.4	±	1.1	3.2	±	1.1
15:0iso	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
15:0anteiso	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
16:0iso	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
17:0iso	0.2	±	0.1	0.2	±	0.1	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0
17:0anteiso	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
18:0iso	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
Σ BFA	0.5	±	0.4	0.5	±	0.3	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
Total FA concentration	19.9	±	7.5	22.5	±	14.5	4.5	±	2.2	6.3	±	2.1

Tableau S6. Concentrations en acides gras (mg g^{-1}) dans les muscles adducteurs d'*A. moerchi* au Young Sound et au Kongsfjorden aux deux saisons échantillonnées.
Table S6. Fatty acid concentrations (mg g^{-1}) in adductor muscles of *A. moerchi* in Young Sound and Kongsfjorden at the two sampled seasons.

	A. moerchi AM % Young Sound Early Season			*A. moerchi* AM % Young Sound Late Season			*A. moerchi* AM % Kongsfjorden Early Season			*A. moerchi* AM % Kongsfjorden Late Season		
	n=6	±	SD	n=6	±	SD	n=8	±	SD	n=6	±	SD
12:0	0.3	±	0.3	0.7	±	0.7	0.2	±	0.3	0.7	±	0.2
14:0	1.7	±	0.6	1.7	±	1.1	0.7	±	0.2	1.0	±	0.2
15:0	0.9	±	0.6	0.8	±	0.6	0.4	±	0.1	0.6	±	0.1
16:0	20.9	±	4.7	19.7	±	3.9	15.0	±	1.7	15.7	±	1.0
17:0	1.2	±	0.4	1.5	±	0.3	1.5	±	0.2	1.5	±	0.1
18:0	14.9	±	10.2	14.2	±	9.5	5.3	±	0.7	4.8	±	0.5
20:0	0.2	±	0.2	0.3	±	0.3	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0
22:0	0.1	±	0.1	0.2	±	0.2	0.1	±	0.1	0.1	±	0.0
Σ SFA	40.1	±	16.4	38.9	±	16.0	23.1	±	2.1	24.4	±	1.4
16:1ω5	1.0	±	0.3	0.6	±	0.3	0.3	±	0.1	0.3	±	0.1
16:1ω7	11.5	±	4.6	5.9	±	4.6	1.8	±	0.5	1.6	±	0.4
16:1ω9	0.0	±	0.0	0.1	±	0.1	0.0	±	0.1	0.1	±	0.0
17:1ω9	0.3	±	0.3	0.3	±	0.2	0.3	±	0.0	0.3	±	0.0
18:1ω5	5.3	±	1.9	5.2	±	1.7	5.6	±	0.5	5.9	±	0.8
18:1ω7	5.1	±	1.8	3.6	±	1.1	3.1	±	0.4	3.3	±	0.5
18:1ω9	2.8	±	0.7	3.3	±	1.2	4.8	±	0.7	4.5	±	0.2
18:1ω11	0.2	±	0.1	0.2	±	0.2	0.1	±	0.0	0.1	±	0.0
20:1	1.3	±	0.5	1.1	±	0.2	1.6	±	0.3	1.6	±	0.2
20:1ω7	3.0	±	1.2	2.7	±	0.8	2.5	±	0.4	2.6	±	0.4
20:1ω9	0.4	±	0.4	0.4	±	0.1	0.6	±	0.3	0.5	±	0.1
20:1ω11	1.1	±	0.6	1.9	±	0.5	1.5	±	0.4	1.5	±	0.4
Σ MUFA	32.0	±	9.8	25.4	±	7.1	22.1	±	1.4	22.2	±	1.4
16:2ω4	0.2	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
16:2ω6	0.1	±	0.1	0.1	±	0.0	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
16:3ω4	0.0	±	0.0	0.0	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
18:2ω3	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0	0.1	±	0.1
18:2ω6	0.5	±	0.3	0.7	±	0.1	1.2	±	0.2	1.3	±	0.1
18:3ω3	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.2	±	0.1	0.2	±	0.0
18:3ω6	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.1	±	0.0
18:4ω3	0.6	±	0.6	0.4	±	0.3	0.7	±	0.3	0.6	±	0.3
20:2 NMI	0.1	±	0.1	0.1	±	0.0	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1
20:2 NMI2	0.3	±	0.2	0.2	±	0.1	0.3	±	0.0	0.3	±	0.1
20:2ω6	0.1	±	0.1	0.2	±	0.1	0.3	±	0.1	0.3	±	0.1
20:2ω9	1.1	±	0.5	1.7	±	0.7	1.2	±	0.5	1.3	±	0.6
20:3ω6	0.1	±	0.1	0.2	±	0.1	0.5	±	0.2	0.4	±	0.1
20:4ω3	0.2	±	0.1	0.1	±	0.1	0.2	±	0.1	0.2	±	0.0
20:4ω6	2.4	±	1.0	3.4	±	1.1	5.7	±	1.4	4.6	±	1.0
20:5ω3	12.3	±	6.2	13.2	±	5.4	17.5	±	2.2	17.0	±	1.4
21:5ω3	0.4	±	0.4	0.8	±	0.4	1.5	±	0.2	1.4	±	0.0
22:2	0.2	±	0.1	0.2	±	0.1	0.2	±	0.1	0.2	±	0.1
22:2ω6	0.9	±	0.5	1.4	±	0.6	1.4	±	0.5	1.6	±	0.3
22:2ω9	0.6	±	0.3	0.8	±	0.3	0.5	±	0.2	0.5	±	0.1
22:5ω3	0.8	±	0.9	1.5	±	0.6	2.6	±	0.6	2.5	±	0.3
22:5ω6	1.8	±	2.2	1.2	±	1.1	0.3	±	0.1	0.4	±	0.0
22:6ω3	2.7	±	2.1	6.9	±	3.4	18.0	±	2.3	17.8	±	1.9
Σ PUFA	25.7	±	9.5	33.5	±	11.6	52.5	±	3.1	51.1	±	2.0
15:0iso	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0
15:0anteiso	0.1	±	0.1	0.1	±	0.1	0.0	±	0.0	0.0	±	0.0
16:0iso	0.5	±	0.3	0.4	±	0.3	0.5	±	0.2	0.5	±	0.1
17:0iso	0.8	±	0.3	0.7	±	0.2	0.9	±	0.3	0.9	±	0.2
17:0anteiso	0.4	±	0.3	0.5	±	0.2	0.4	±	0.1	0.5	±	0.1
18:0iso	0.3	±	0.3	0.4	±	0.1	0.4	±	0.1	0.3	±	0.1
Σ BFA	2.2	±	1.3	2.3	±	0.8	2.2	±	0.7	2.3	±	0.4

***Tableau S7**. Composition en acides gras (%) dans les muscles adducteurs d'A. moerchi au Young Sound et au Kongsfjorden aux deux saisons échantillonnées.*

Table S7. Fatty acid composition (%) in adductor muscles of *A. moerchi* in Young Sound and Kongsfjorden at the two sampled seasons.

PARTIE II. SCLÉROCHRONOLOGIE ET SCLÉROCHIMIE

Introduction générale de la Partie II

Dans cette partie, les méthodes de la sclérochronologie et de la sclérochimie sont appliquées à l'étude de la coquille des bivalves *A. moerchi*. Si l'analyse des tissus permet d'acquérir des informations sur les sources de nourriture assimilées par les bivalves quelques semaines/mois précédant le moment de l'échantillonnage (approche synchronique), l'analyse la coquille des populations actuelles permet d'étudier une fenêtre temporelle correspondante à la vie de l'individu (approche diachronique). Comme présenté dans l'introduction générale, l'étude de la structure physique (incréments de croissance) et/ou de la composition géochimique de la coquille peuvent refléter les conditions environnementales dans lesquelles les biocarbonates ont été formés, apportant potentiellement des informations sur les variations des paramètres abiotiques et biotiques au cours de la vie des individus. Dans le chapitre 3, deux populations d'*A. moerchi* ont été étudiées dans le fjord arctique du Young Sound et dans le fjord sub-arctique du Kongsfjorden. La structure géochimique de la coquille est étudiée avec la technique d'analyse des ratios élémentaires, avec une attention particulière à deux indicateurs potentiels de l'environnement : le ratio Barium/Calcium (Ba/Ca) et le ratio Magnesium/Calcium (Mg/Ca). Les incréments de croissance ont été également analysés dans les deux populations, à la fois pour comparer les performances de croissance et les anomalies de croissance : les résultats sont discutés en fonction des différences environnementales connues pour les deux sites. L'application des méthodes de la sclérochronologie et de la sclérochimie ne se limite pas aux populations actuelles de bivalves : ces techniques peuvent également être utilisées sur des spécimens de bivalves fossiles pour l'étude des paléoenvironnements. Dans le site arctique du Young Sound, lors de l'échantillonnage de la population actuelle, nous avons eu la possibilité de récolter des spécimens sub-fossiles d'*A. moerchi* datant probablement d'il y a 8.000-9.000 ans. Dans une perspective exploratoire, nous avons choisi d'appliquer à ces spécimens les mêmes analyses des ratios élémentaires utilisées pour les populations actuelles. Les résultats de cette étude, visant à sonder le potentiel de cette espèce pour la paléoécologie, sont présentés dans le chapitre 4.

Chapitre 3. Analyse des ratios élémentaires et de la croissance dans la coquille des bivalves *Astarte moerchi* : comparaison d'un fjord arctique et sub-arctique

Résumé du chapitre 3

La coquille des bivalves – assemblage complexe de carbonate de calcium ($CaCO_3$) et de matière organique – est sécrétée par l'organisme de façon incrémentale, par ajouts successifs de couches de matériel qui se font avec une certaine périodicité. La biominéralisation de la coquille est rythmée par la physiologie de l'animal (reproduction) mais est également influencée par des paramètres environnementaux, abiotiques (température de l'eau, alternance jour/nuit, cycle des marées) et biotiques (apports de nourriture). La périodicité de ces événements peut se traduire dans l'apparition des stries de croissance, dont la formation est variable selon les espèces (annuelle, journalière, ou liée aux rythmes des marées). Chez les bivalves arctiques, les stries de croissance peuvent résulter d'un ralentissement métabolique pendant la saison hivernale : une périodicité annuelle a été confirmée pour certaines espèces (*Hiatella arctica*, *Serripes groenlandicus*, *Arctica islandica*). A travers les méthodes de la sclérochronologie et de la sclérochimie, la structure physique (incréments de croissance) et/ou la composition chimique (isotopie, ratios élémentaires) de ces couches de biocarbonates peut être étudiée pour inférer les conditions environnementales dans lesquelles elles ont été formées. Des études de sclérochronologie et sclérochimie menées sur les bivalves arctiques du complexe *Astarte borealis* ont montré le potentiel de ces organismes comme bioarchives de l'environnement. Ces études se sont focalisées principalement sur la composition en isotopes stables de l'oxygène comme indicateur de la salinité. La présente étude, faisant suite à celle de Gaillard (2016), a visé à explorer ultérieurement le potentiel de bioarchive pour l'espèce *Astarte moerchi* appartenant au complexe *borealis* (Petersen 2000). Ces bivalves sont étudiés dans deux sites présentant des caractéristiques environnementales contrastées : le fjord du Young Sound (nord-est du Groenland, site « arctique ») et le Kongsfjorden (ouest du Svalbard, site « sub-arctique »). Cette étude a permis de : 1) Corroborer l'hypothèse de la formation annuelle des stries de croissance chez cette espèce, avec une méthode de validation complémentaire à celle utilisée par Gaillard (2016) ; 2) Montrer que certains ratios élémentaires, en particulier le Ba/Ca et Mg/Ca, sont des indicateurs potentiels de l'environnement ; 3) Montrer que les conditions environnementales contrastées des deux sites étudiés se traduisent dans des différences des patrons de croissance (performances et anomalies de croissance). Une calibration serait nécessaire pour la validation des indicateurs environnementaux discutés et pourrait être réalisée sur des individus d'*A. moerchi* de 30-40 ans, dans des sites où les mesures de paramètres *in situ* sont disponibles pour une ou deux décennies.

1. Introduction

La coquille des bivalves – assemblage complexe de carbonate de calcium ($CaCO_3$) et de matière organique – est sécrétée par l'organisme de façon incrémentale, par ajouts successifs de couches de matériel qui se font avec une certaine périodicité (Rhoads & Lutz 1980). La périodicité de ces événements peut se traduire dans l'apparition des stries de croissance visibles à l'extérieur de la coquille ou plus souvent à l'intérieur (Jones 1983), l'intervalle compris entre les stries de croissance étant appelé « incrément de croissance » (voir Fig. 8 dans l'introduction générale). La biominéralisation de la coquille est rythmée par la physiologie de l'animal (p. ex. cycles de reproduction) mais est également influencée par des paramètres environnementaux, abiotiques (température de l'eau, alternance jour/nuit, cycle des marées) et biotiques (apports en nourriture). La périodicité dans la formation des stries de croissance est variable selon les espèces, pouvant être annuelle, journalière, ou liée aux rythmes des marées pour les bivalves intertidaux (Rhoads & Lutz 1980, Richardson et al. 1981, Lazareth 2006, Thebault et al. 2006). Chez les bivalves arctiques, les stries de croissance résultent d'un ralentissement métabolique pendant la saison hivernale, marquée par des baisses de température et d'apports en nourriture (Richardson 2001, Carroll et al. 2011a). Différentes méthodes de validation permettent de vérifier la périodicité avec laquelle les stries sont formées (voir introduction générale) ; pour certains bivalves arctiques celles-ci ont permis de montrer qu'il s'agit d'une périodicité annuelle, comme par exemple pour *Hiatella arctica* (Sejr et al. 2002), *Serripes groenlandicus* (Ambrose et al. 2012) et *Arctica islandica* (Witbaard 1997).

A travers les méthodes de la sclérochronologie et de la sclérochimie, la structure physique (incréments de croissance visibles dans la coquille) et/ou la composition chimique de ces couches de biocarbonates peut être étudiée pour inférer les conditions environnementales dans lesquelles elles ont été formées (Rhoads & Lutz 1980, Richardson 2001, Grocke & Gillikin 2008). La composition isotopique en oxygène des biocarbonates (ratio $^{18}O/^{16}O$, exprimé en valeur $\delta^{18}O$) est contrôlée à la fois par la température et par la composition isotopique de l'oxygène de l'eau dans laquelle la biominéralisation a lieu (Urey 1947, Epstein et al. 1953, Grossman & Ku 1986). A partir de ce principe, l'étude de la composition isotopique de l'oxygène de la coquille des

bivalves a permis de reconstruire la température (Marsh et al. 1999, Elliot et al. 2003, Goodwin et al. 2003, Ivany et al. 2004, Schone et al. 2004, Chauvaud et al. 2005, Royer et al. 2013) et la salinité de l'eau (Khim et al. 2003, Mueller-Lupp et al. 2003, Dettman et al. 2004, Simstich et al. 2005) dans plusieurs écosystèmes marins. Plus récemment, le développement de techniques d'analyses comme la spectrométrie à plasma à couplage inductif (« Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry », LA-ICP-MS) a permis d'étudier avec une résolution fine les variations dans les éléments présents en petites quantités dans les biocarbonates (p. ex. Magnésium, Lithium, Strontium, Barium, Manganèse). Le potentiel des ratios élémentaires comme indicateurs de l'environnement a été mis en évidence dans plusieurs études : les ratios du Barium au Calcium (Ba/Ca) et du Lithium sur Calcium (Li/Ca) ont été proposé comme indicateurs des producteurs primaires assimilés (Elliot et al. 2009, Thébault et al. 2009, Thebault & Chauvaud 2013) ; le Strontium sur Calcium (Sr/Ca) et le Magnésium sur Calcium (Mg/Ca) pourraient, pour certains bivalves, être des indicateurs de la température de l'eau (Dodd 1965, Klein et al. 1996). Néanmoins, les facteurs contrôlent l'incorporation élémentaire sont moins compris que ceux qui gouvernent la composition isotopique (Freitas et al. 2006).

Puisque la croissance des invertébrés est influencée par des paramètres environnementaux et premièrement par la température et l'apport en nourriture (Beukema et al. 1985, Brockington & Clarke 2001), un lien entre les variations d'épaisseur des incréments de croissance et l'environnement peut être établi. Par exemple, les taux de croissance coquillère peuvent différer dans des populations de la même espèce vivant dans des sites où les contraintes environnementales ne sont pas les mêmes. En effet, Sejr et al. (2009) ont comparé les performances de croissance de cinq populations du bivalve *Clinocardium ciliatum* selon un gradient climatique au Groenland. Selon les définitions de Dunbar (1953), deux sites étudiés par ces auteurs peuvent être qualifiés « arctiques » (Qaanaaq à la pointe nord-ouest et Young Sound au nord-est du Groenland) et deux autres sites « sub-arctiques » (Nuuk et la Baie de Disko, dans la côte ouest du Groenland, les deux situés au-dessous du 70° latitude nord ; voir dans l'introduction générale Fig. 10, p. 40). Les sites étudiés se distinguent par la température de l'eau et l'influence du couvert de glace, donc par la durée de la saison productive libre de glace. Les résultats

montrent que les populations de bivalves des sites « sub-arctiques » ont des performances de croissance plus élevées que les populations des sites « arctiques » : les auteurs concluent que ces différences de croissance sont liées à la disponibilité en nourriture (influencée par la durée de couvert de glace), même s'ils n'excluent pas un effet de la température de l'eau (Sejr et al. 2009).

Un lien entre les variations d'épaisseur des incréments de croissance chez les bivalves et les influences environnementales peut également être établi en s'intéressant aux « anomalies de croissance ». Une fois pris en compte les effets ontogéniques (liés au fait que la croissance diminuée avec l'âge) avec des moyens mathématiques, il est possible d'étudier les variations inter-annuelles dans la croissance coquillère au sein d'une population. Cela peut se faire, par exemple, en étudiant l'indice de croissance standardisé (« Standardized Growth Index », SGI). Cet indice permet de représenter si, pour une année de vie du bivalve, la croissance coquillère est plus ou moins forte (« anomalie ») par rapport à ce qui serait attendu par un modèle théorique, par exemple le modèle de croissance de Von Bertalanffy (Schone et al. 2002, Schone 2013). Il a été montré que les variations inter-annuelles au cours de la croissance de certains bivalves, représentées par le SGI, peuvent être corrélées à des indices décrivant des variations naturelles du climat. Pour les bivalves arctiques, il a été montré que les anomalies de croissance d'*Arctica islandica* en Mer du Nord et Mer de Norvège étaient positivement corrélée à l'Oscillation Nord Atlantique (« North Atlantic Oscillation », NAO) (« North Atlantic Oscillation », NAO ; Schone et al. 2003), et que les anomalies de croissance de *Serripes groenlandicus* dans l'Archipel du Svalbard étaient positivement corrélée à l'Oscillation de l'Océan Arctique (« Arctic Ocean Oscillation », AOO ; Proshutinsky & Johnson 1997, Carroll et al. 2011a).

Des études de sclérochronologie et sclérochimie menées sur les bivalves du genre *Astarte* appartenant au complexe d'espèces *borealis* (Petersen 2000), ont montré le potentiel de ces organismes comme bioarchives des environnements arctiques. Ces études se sont focalisées principalement sur la composition en isotopes stables de l'oxygène utilisées pour reconstruire les conditions hydrographiques et en particulier l'effet de dessalures, en mer de Laptev (Mueller-Lupp et al. 2003, Muller-Lupp & Bauch 2005), en mer de Kara (Simstich et al. 2005), dans le détroit de Béring (Khim et al. 2001)

et dans un fjord de l'est du Groenland (Israelson et al. 1994). Gaillard (2016) a étudié le ratio élémentaire du Ba/Ca dans les coquilles d'*Astarte moerchi* (Petersen 2000) dans la Baie de Baffin montrant l'intérêt potentiel de cet indicateur environnemental (Vihtakari 2014), et a également testé, pour la première fois, la périodicité de formation des stries de croissance chez ces bivalves.

Dans cette étude, les bivalves *Astarte moerchi* du complexe *Astarte borealis* (Petersen 2000) sont étudiés avec les méthodes de la sclérochronologie et de la sclérochimie dans deux sites présentant des caractéristiques environnementales contrastées : le fjord du Young Sound dans le nord-est du Groenland, site « arctique » où l'eau est libre de la glace seulement une centaine de jours par an, et le Kongsfjorden dans l'archipel du Svalbard, considéré comme un fjord « sub-arctique » en raison de l'influence des courants chauds de l'Atlantique. Les objectifs spécifiques de l'étude ont été de :

1) Tester l'hypothèse de la formation annuelle des stries chez cette espèce, avec une méthode complémentaire à celle utilisée par Gaillard (2016) ;
2) Tester le potentiel des ratios élémentaires comme indicateurs de l'environnement, et en particulier du Ba/Ca et du Mg/Ca ;
3) Tester si les différences environnementales qui caractérisent les deux sites (« arctique » et « sub-arctique ») se traduisent dans des différences observables dans les patrons de croissance coquillère (performances et anomalies de croissance).

2. Matériel et méthodes

Cette section est divisée en trois parties : dans la section 2.1 les sites d'étude et l'échantillonnage sont résumés, la section 2.2 détaille les techniques de préparation des échantillons, à la fois pour la sclérochronologie et la sclérochimie, et la section 2.3 concerne les analyses de données.

2.1. Sites d'étude et échantillonnage

Les échantillons ont été récoltés dans deux fjords : le Young Sound dans le nord-est du Groenland (74°N, 20°W) et Kongsfjorden dans la côte ouest de l'Archipel du Svalbard (79°N, 12°E ; Fig. 14, p. 57, sites KF et YS). Les caractéristiques générales de ces deux fjords, considérés respectivement comme arctique et sub-arctique, ont été détaillées dans l'introduction générale et dans le chapitre 1 de la thèse (p. 56-57). Les détails concernant l'échantillonnage ont été présentés dans le chapitre 1 (p. 57) et seront seulement résumés ici. L'échantillonnage a eu lieu en août et octobre 2014 au Young Sound et en mai et septembre 2013 à Kongsfjorden. Des spécimens adultes d'*A. moerchi* ont été collectés à la drague au Young Sound (à environ 20 m de profondeur) et en plongée à Kongsfjorden (à environ 8 m de profondeur). Les tissus des bivalves ont été enlevés et les coquilles ont été nettoyées à l'eau distillée et laissées à sécher avant les analyses. 30 valves droites des spécimens du Kongsfjorden et 50 valves droites de ceux du Young Sound ont été préparées pour les analyses sclérochronologiques. 4 échantillons pour chaque site ont été utilisés pour les analyses de sclérochimie et il a été choisi de présenter les résultats pour les 2 réplicats où les stries de croissance étaient plus facilement lisibles dans la couche externe.

2.2 Préparation des échantillons

2.2.1 Enrobage dans la résine et coupe

Les coquilles ont été préparées afin d'optimiser la visualisation des stries internes de croissance et réaliser les analyses chimiques. La valve droite des spécimens d'*A. moerchi* a été incluse dans de la résine polyester (Escil, Sody 33) afin de minimiser les risques de cassures lors de la coupe à la tronçonneuse de précision. Selon les

disponibilités des plateformes de sclérochronologie, les coupes ont été réalisées soit avec une tronçonneuse Struers Secotom-50 équipée avec une lame en pointe diamanté de 0.8 mm (vitesse de rotation : 800 tr min^{-1}, vitesse d'avancement du plateau : 250 µm s^{-1} ; plateforme de l'Université du Québec à Rimouski, UQAR/ISMER) soit avec une tronçonneuse Secotom-10 équipée avec une lame en pointe diamantée de 0.6 mm (vitesse de rotation : 300 tr min^{-1}, vitesse d'avancement du plateau : 100 µm s^{-1} ; plateforme de l'Institut Universitaire Européen des Sciences de la Mer à Brest).

La coupe a été faite selon l'axe de croissance maximal de la coquille, comme illustré dans la Fig. 21. Après une première coupe du bloc de résine en deux parties, des coupes ultérieures ont été réalisées pour obtenir des sections fines de coquille, nécessaires pour la technique des lames minces (une de deux techniques utilisées pour visualiser les stries internes, voir plus bas) et pour les lames pour les analyses chimiques. Pour cela, après la première coupe, le bloc a été décalée vers la gauche afin d'obtenir des sections de coquille ayant une épaisseur d'environ 1 mm (Fig. 21).

Figure 21. A gauche, valve droite d'une coquille d'*A. moerchi* incluse dans un bloc de résine en polyester : l'axe de longueur maximal correspondant à l'axe de coupe est marqué sur le bloc. A droite, phase finale de la coupe visant à obtenir une section fine de coquille d'une épaisseur d'environ 1 mm.

Figure 21. At the left of the figure, right valve of *A. moerchi* shell embedded in polyester resin, with the mark of maximum length axis corresponding to cut axis. At the right of the figure, end of the cut procedure to obtain a thin shell section around 1 mm thick.

2.2.2 Préparation pour la visualisation des stries internes de croissance

Deux techniques ont été utilisées pour visualiser les stries de croissance : la techniques des lames minces et celle des empreintes par feuille d'acétate (« acetate peel »).

2.2.2.1 Technique des lames minces

Les sections fines de coquille obtenues après la coupe (Fig. 21) ont été fixées avec de la colle araldite (Escil, Araldite 2020) sur des lames de microscope. Après séchage, ces échantillons ont été poncés manuellement pour réduire leur épaisseur, afin que les stries de croissance soient visibles en observant l'échantillon au microscope optique par transparence. Pour cela, des disques de ponçage de différents grains ont été utilisés (disques abrasifs Escil, taille de grain 800, 1200 et 2400), réduisant l'épaisseur de la section à environ 300-500 µm. En rajoutant régulièrement de l'eau MilliQ, la lame a été déplacée sur les surfaces de ponçage suivant des tracés en forme de « 8 », afin d'homogénéiser le ponçage. Les échantillons ont été ensuite polis manuellement sur des disques en feutrine avec de la suspension diamantée (Strueurs, DiaPro Dur 3µm), nettoyés avec un bain aux ultrasons pendant 10 minutes dans de l'eau MilliQ puis séchés à l'air libre.

2.2.2.2 Empreinte par feuille d'acétate (« acetate peel »)

Une autre technique, celle des « acetate peels », a été développée en sclérochronologie pour mieux visualiser les stries de croissance (Richardson et al. 1979). Cette technique consiste à obtenir, à partir d'une surface gravée, la reproduction détaillée de cette surface sur une feuille d'acétate. Après avoir coupé le bloc à la tronçonneuse selon l'axe de longueur maximale, la surface des coquilles sur une moitié du bloc en résine est poncée et polie de la même manière que pour les autres préparations sur lame. La composition chimique de la coquille formée pendant l'hiver et l'été n'étant pas la même selon les proportions de carbonate de calcium et du constituant organique dans la coquille, une attaque acide (acide chlorhydrique à 0.1 M pendant 2 minutes) permet de dissoudre différentiellement ces parties, faisant ainsi ressortir en relief les stries de croissance. Ensuite, les blocs placés avec la surface de la

coquille vers le haut sont recouverts d'une solution d'étyle acétate (99.8%) et une feuille d'acétate est aussitôt collée sur cette surface (Fig. 22). Après une pose d'environ 1h, la feuille d'acétate est délicatement décollée du bloc et placée entre lame et lamelle pour observation au microscope.

Figure 22. Technique des « peels d'acétate ». Après avoir été recouvert la surface des coquilles d'éthyl acétate, une pellicule de feuille d'acétate est placée pour reproduire sur le peel les stries de croissance de la coquille.
Figure 22. Acetate peel technique. After covering the surface of the shell section of ethyl acetate, an acetate sheet is placed on the surface in order to reproduce on the peel the growth lines of the shell.

2.2.3 Acquisition et traitement d'image

Des images des préparations pour la visualisation des stries de croissance (sur lame et sur peel) ont été prises soit avec un microscope optique (Keyence VH-Z100R, logiciel VHX Digital Microscope multiscan, grossissement x100 ; plateforme de l'Université du Québec à Rimouski, UQAR/ISMER) soit avec un stéréomicroscope (Zeiss AxioCam MRc5, logiciel AxioVision, grossissement x40 ; plateforme de l'Institut Universitaire Européen des Sciences de la Mer à Brest). Les images ont été traitées avec le logiciel GIMP (GIMP Team 2014) pour une meilleure visualisation des stries de croissance et les mesures ont ensuite été réalisées avec le logiciel ImageJ (Abramoff et al. 2004).

2.2.4 Préparation des lames pour l'analyse chimique

Les préparations pour obtenir des sections de coquille pour les analyses chimiques ont été réalisées de la même manière que les lames minces pour la visualisation des stries, avec la seule différence que l'épaisseur obtenue à la fin du ponçage est d'environ 700 ou 800 µm.

2.3 Analyses

2.3.1 Analyse des données : dents cardinale et couche externe

Les stries internes de croissance sont visibles dans la coquille à la fois dans la dent cardinale et dans la couche externe. Afin de comparer les incréments obtenus sur ces deux parties de la coquille, les incréments de croissance ont été mesurés dans les deux parties dans le même individu (pour 3 individus par site). La longueur totale de la dent cardinale et la longueur totale de la coquille ont été mesurées sur les images afin d'obtenir un ratio entre ces deux longueurs (pour 10 individus par site).

2.3.2 Analyse des données : performances de croissance

Utilisant les images obtenues par la technique des « acetate peels », les incréments de croissance dans la dent cardinale ont été mesurés sur 5 individus par site, choisis en fonction de la meilleure lisibilité des incréments de croissance à partir du début de la vie des individus. Parmi les modèles testés, le meilleur ajustement de la croissance coquillère a été obtenu avec le modèle général de Von Bertalanffy, dont la formule est :

$$L(p)_t = L(p)_\infty \times (1 - e^{-k(t-t_0)})^D$$

Où t = âge (années) ; $L(p)_t$ = longueur prédite à l'âge t (mm) ; $L(p)_\infty$ = taille maximale asymptotique prédite (mm) ; k = constante de croissance (année^{-1}) ; D = paramètre qui détermine si la courbe est plus ou moins sigmoïde et t_0 = âge théorique auquel la croissance est égale à 0. Les incréments de croissance pour chaque population ont été modélisés par la méthode itérative des moindres carrés non linéaires (Brey 2001).

Les paramètres k et $L(p)_\infty$ ont été d'abord obtenus pour les deux populations. Ces paramètres de la population ont ensuite été utilisés, pour chaque site, comme paramètres de départ pour les individus. À partir des paramètres individuels ainsi obtenus, un indice de performance de croissance (ϕ') a été calculé selon la formule (Dang et al. 2010, Carroll et al. 2011a) :

$$\phi' = \log(K) + 2\log(L_\infty)$$

2.3.3 Analyse des données : anomalies de croissance (SGI)

Utilisant les images obtenues par la technique des « acetate peels », les incréments de croissance dans la dent cardinale ont été mesurés sur 10 individus par site, choisis en fonction de la meilleure lisibilité des incréments de croissance. Les incréments de croissance pour chaque individu ont été modélisés en utilisant le modèle général de Von Bertalanffy (Brey 2001). Pour supprimer les tendances ontogéniques, un indice de croissance (« Growth Index », GI) a été calculé en divisant les incréments observés par les incréments prédits par le modèle de Von Bertalanffy :

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

Où GI_t = indice de croissance individuel à l'année t ; L_{t+1} = longueur mesurée (mm) au temps t+1 (années) ; Lt = longueur mesurée (mm) au temps t ; $L(p)_{t+1}$ = longueur prédite au temps t+1 (mm) et $L(p)_t$ = longueur prédite au temps t (mm).

L'indice de croissance standardise (« Standardized Growth Index », SGI) pour chaque année et chaque individu est calculé selon la formule :

$$\mathrm{SGI}_t = \frac{\mathrm{GI}_t - \bar{X}_{\mathrm{GI}_t}}{S_{\mathrm{GI}_t}}$$

Où $\bar{X}_{GI_t}$ = moyenne des tous les indices de croissance calculés pour un individu et S_{GI_t} = écart type pour ces mêmes indices.

Le SGI moyen pour chaque année est calculé en moyennant sur les 10 individus pour chaque site. Pour une année donnée, un SGI positif indique une croissance supérieure que celle attendue et un SGI négatif indique une croissance inférieure à celle

attendue, suggérant une influence (positive ou négative) des paramètres environnementaux sur la croissance coquillère.

2.3.4 Analyse chimique : ratios élémentaires

Les profils en éléments trace ont été obtenus par analyse en spectrométrie à plasma à couplage inductif (Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry, LA-ICP-MS) à la plateforme de l'Université du Québec à Rimouski, UQAR/ISMER. L'ablation laser a été réalisée sur la couche externe des sections de coquille selon un tracé parallèle au bord de la coquille. Les signaux ont été analysés pour plusieurs éléments : ^{7}Li, ^{11}B, ^{24}Mg, ^{42}Ca, ^{43}Ca, ^{55}Mn, ^{57}Fe, ^{88}Sr, ^{95}Mo, ^{137}Ba, ^{138}Ba, ^{202}Hg, ^{208}Pb, et ^{238}U ; le ^{43}Ca a été utilisé pour normaliser les autres éléments. Parmi ces éléments, nous avons choisi de présenter les résultats seulement pour le ^{138}Ba, ^{24}Mg et ^{88}Sr. En effet, les ratios Ba/Ca et Mg/Ca dans les coquilles des bivalves sont parmi les indicateurs les plus prometteurs de l'environnement et, dans notre étude, les signaux pour ces ratios dans les coquilles d'*A. moerchi* ont révélés des dynamiques nettes. Le Sr/Ca est un autre indicateur potentiel de l'environnement : bien que dans nos résultats le bruit de fond ne permette pas de dégager des dynamiques claires, nous avons choisi de le présenter également. La vitesse d'avancement du laser a été fixée à 20 µm s^{-1} et, pour des raisons techniques, les paramètres de réglage ont légèrement différé dans deux lots d'analyses : pour les échantillons du Young Sound, la sortie du laser a été réglée à 100% et le diamètre du spot à 65 µm ; pour les échantillons du Kongsfjorden, la sortie du laser a été réglée à 50% et le diamètre du spot à 40 µm. Les données obtenues en coups sont corrigées par les blancs et rapportées au ^{43}Ca. Trois standards ont été mesurés avant chaque analyse, afin d'avoir une calibration pour convertir le signal obtenu d'une valeur en coups des concentrations d'éléments. Ces concentrations sont ensuite converties en ratios molaires en assumant un pourcentage de $CaCO_3$ à 100%. Pour recaler les signaux dans le temps, sachant que le dernier point de la marge ventrale représente la période d'échantillonnage estivale (en 2013, par exemple) nous avons considéré que la première strie de croissance visible en remontant vers la dent cardinale correspondait au 01/01/2013, la suivante au 01/01/2012, et ainsi de suite. De cette manière, les dates correspondantes aux points analysés par LA-ICP-MS ont été estimées à travers une régression linéaire.

2.3.5 Analyses statistiques

Des coefficients de corrélation de Pearson ont été calculés pour étudier les corrélations entre les incréments dans la dent cardinale et dans la couche externe sur le même individu. Après avoir vérifié la normalité des données avec le test de Shapiro, les ratios entre la longueur totale de la dent cardinale et la longueur totale de la coquille ont été comparés avec un test paramétrique de Welch (facteur site). Ce même test a été utilisé pour comparer les indices ϕ' des individus de deux populations (facteur site). Pour les ratios élémentaires, la moyenne mobile du signal a été représentée pour une meilleure visualisation des pics avec le logiciel R pour l'analyse statistique (R Core Team 2014). Pour tester la qualité du SGI, le coefficient α de Cronbach (Bland & Altman 1997) est considéré pertinent et a été calculé selon la formule :

$$\propto = \frac{k}{k-1}\left(1 - \frac{\sum s_i^2}{s_T^2}\right)$$

Où k est le nombre d'items, s_i^2 est la variance du $i^{ème}$ item et s_T^2 est la variance du score total. Des valeurs supérieures à 0.6 sont considérées comme fiables (Carroll et al. 2011b). Des coefficients de corrélation de Pearson ont été calculés pour estimer les corrélations entre les SGI et les indices climatiques (R Core Team 2014).

3. Résultats

3.1 Lecture des stries de croissance

Des stries de croissance sont visibles chez *A. moerchi* à la fois dans la couche externe de la coquille et dans la dent cardinale. La technique d'empreinte par feuille d'acétate s'est avérée efficace notamment pour visualiser les stries dans la dent cardinale. Le pointage des stries pour cette partie est illustré dans la Fig. 23, un incrément de croissance étant l'ensemble d'une bande sombre et d'une bande claire.

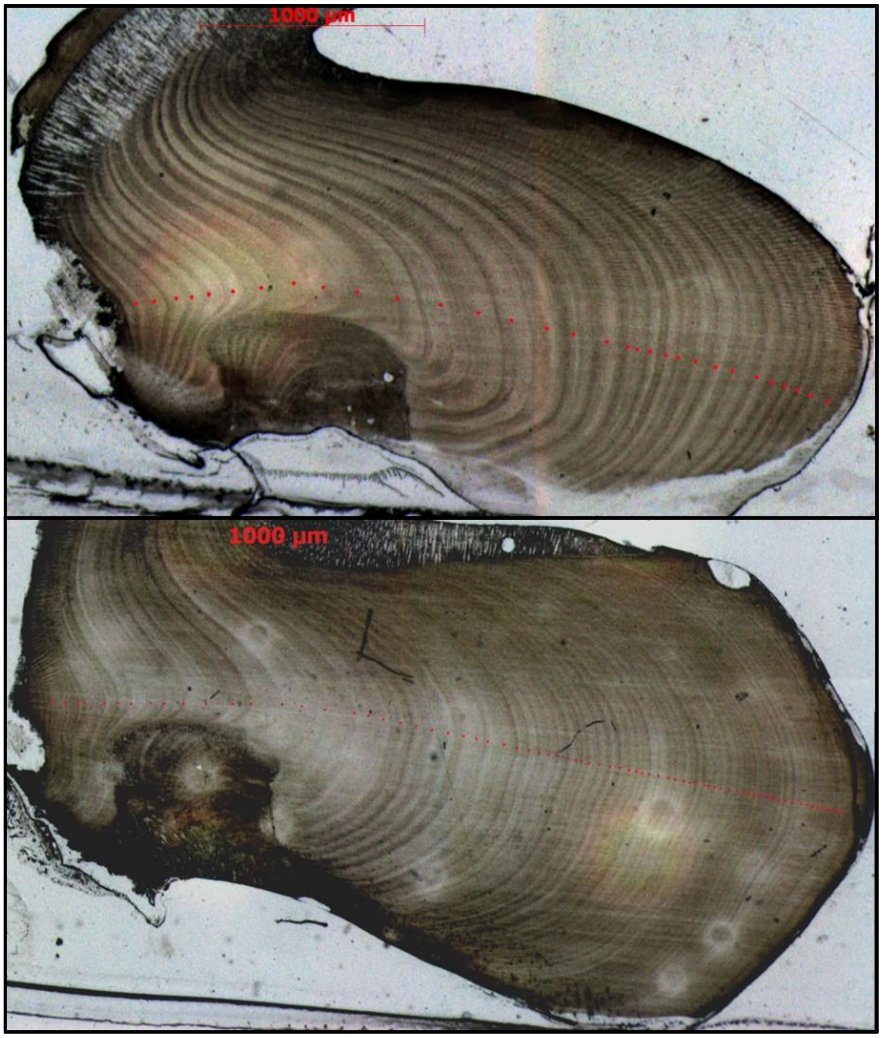

Figure 23. Empreinte par feuille d'acétate et comptage des stries sur la dent cardinale d'un spécimen du Young Sound (haut) et du Kongsfjorden (bas).
Figure 23. Acetate peel and growth lines counting on the hinge of a specimen from Young Sound (top) and Kongsfjorden (bottom).

L'érosion de la dent cardinale étant plus fréquente pour les coquilles du Young Sound, il est impossible pour ces individus d'obtenir des informations sur le début de leur vie, comme illustré dans la Fig. 24. Ainsi, sur 50 échantillons du Young Sound préparés, seuls 5 possèdent une dynamique complète de croissance incluant les premières années de vie. Par contraste, les individus du Kongsfjorden sont très peu érodés. Dans la couche externe, la lecture par la technique des lames minces a été privilégiée. Le comptage des stries de croissance est réalisé en considérant les marques visibles dans la zone proche de la couche interne (Fig. 25). Ces marques sont bien visibles dans la partie centrale de la coquille, mais moins dans le début de la vie des individus et souvent difficiles à repérer dans la partie finale.

Figure 24. Dent cardinale d'une coquille du Young Sound. Le problème d'érosion empêche de voir les stries pour le début de la vie de l'individu.
Figure 24. Hinge of a shell from Young Sound. The erosion problem makes impossible to see growth lines at the beginning of the life of the individual.

3.2 Corrélation dent cardinale-couche externe

La comparaison des incréments obtenus dans la dent cardinale et dans la couche externe montre qu'un plus grand nombre de stries est toujours compté sur la couche externe, la différence pouvant aller de 2 à 18 stries comptées de plus. Ces différences, ainsi que le coéfficient de corrélation de Pearson entre les incréments des deux parties pour chaque individu, sont représentées dans le Tableau 10. Les ratios entre la longueur totale de la dent cardinale et la longueur totale de la coquille ne présentent pas de différences significatives entre les deux sites (0.16±0.01 pour le Young Sound, 0.17±0.01 pour le Kongsfjorden, test de Welch, p-value > 0.05).

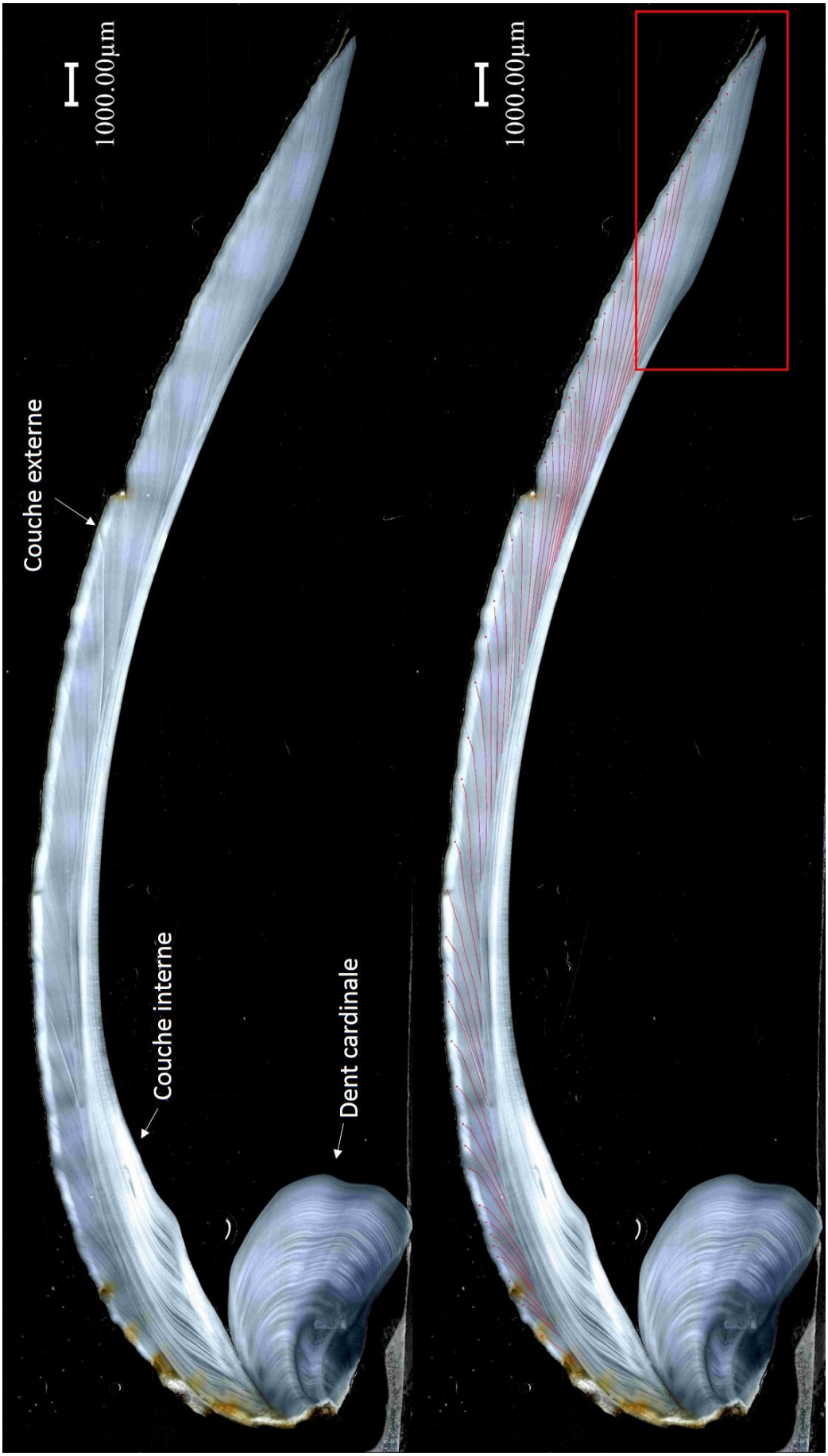

Figure 25 (Légende page suivante)
Figure 25 (Legend next page)

Figure 25. Page précédente. Image obtenue sur lame mince pour un spécimen du Kongsfjorden. En haut, l'image obtenue avec légendes pour la dent cardinale, la couche interne de la coquille et la couche externe où les stries sont comptées. En bas, le même spécimen avec le comptage des stries. Celles-ci ont été comptées à partir des marques visibles du côté de la couche interne, qui ont été prolongées vers le périostracum. Suivant ce critère la lecture des stries est relativement aisé, exception faite pour la partie finale de la coquille (rectangle rouge) où les stries sont très proches et les marques du côté de la couche interne sont moins lisibles. Dans cette partie qui présente plus d'incertitudes de lecture sur les individus âgés, la lecture a été orientée par les marques plus sombres visibles dans la zone proche du periostracum.
Figure 25. Previous page. Image obtained on thin shell section for a specimen of Kongsfjorden. At the top, the image obtained with legends for the hinge, inner shell layer and outer shell layer, where growth lines were counted. At the bottom, the same specimen with growth lines counting. Growth lines were counted following the visible marks next to the inner shell layer, extending the line toward the periostracum. Following this criterion detecting growth lines is relatively easy, excepting for the final part of the shell (red rectangle) were growth lines are crowd together and marks near the inner shell layer are less detectable. In this part presenting more uncertainties, detection of growth lines has been oriented by darker marks visible near the periostracum.

	r de Pearson	Équation de corrélation	Différence stries comptées de plus dans la couche externe que dans la dent cardinale
Kongsfjorden			
KF09	0.993	y = 0.2x + 194.5	15
KF25	0.998	y = 0.1x + 160.0	15
KF05	0.983	y = 0.1x + 510.0	2
Young Sound			
YS20	0.999	y = 0.1x + 96.8	15
YS39	0.988	y = 0.2x - 19.3	4
YS18	0.977	y = 0.2x + 368.2	18

Tableau 10. Corrélation et différences dans les stries comptées entre les croissances cumulées obtenues sur la couche externe et sur la dent cardinale pour 6 individus.
Table 10. Correlation and differences in counted growth lines between cumulated growths in the outer layer and in the hinge for 6 individuals.

3.3 Performances de croissance

La mesure des incréments sur les dents cardinales (5 individus par site) a permis d'obtenir les courbes de croissance pour chaque population, qui sont présentés dans la Fig. 26. Les paramètres obtenus en modélisant la croissance des deux populations avec le modèle général de Von Bertalanffy sont réprésentés dans le Tableau 11.

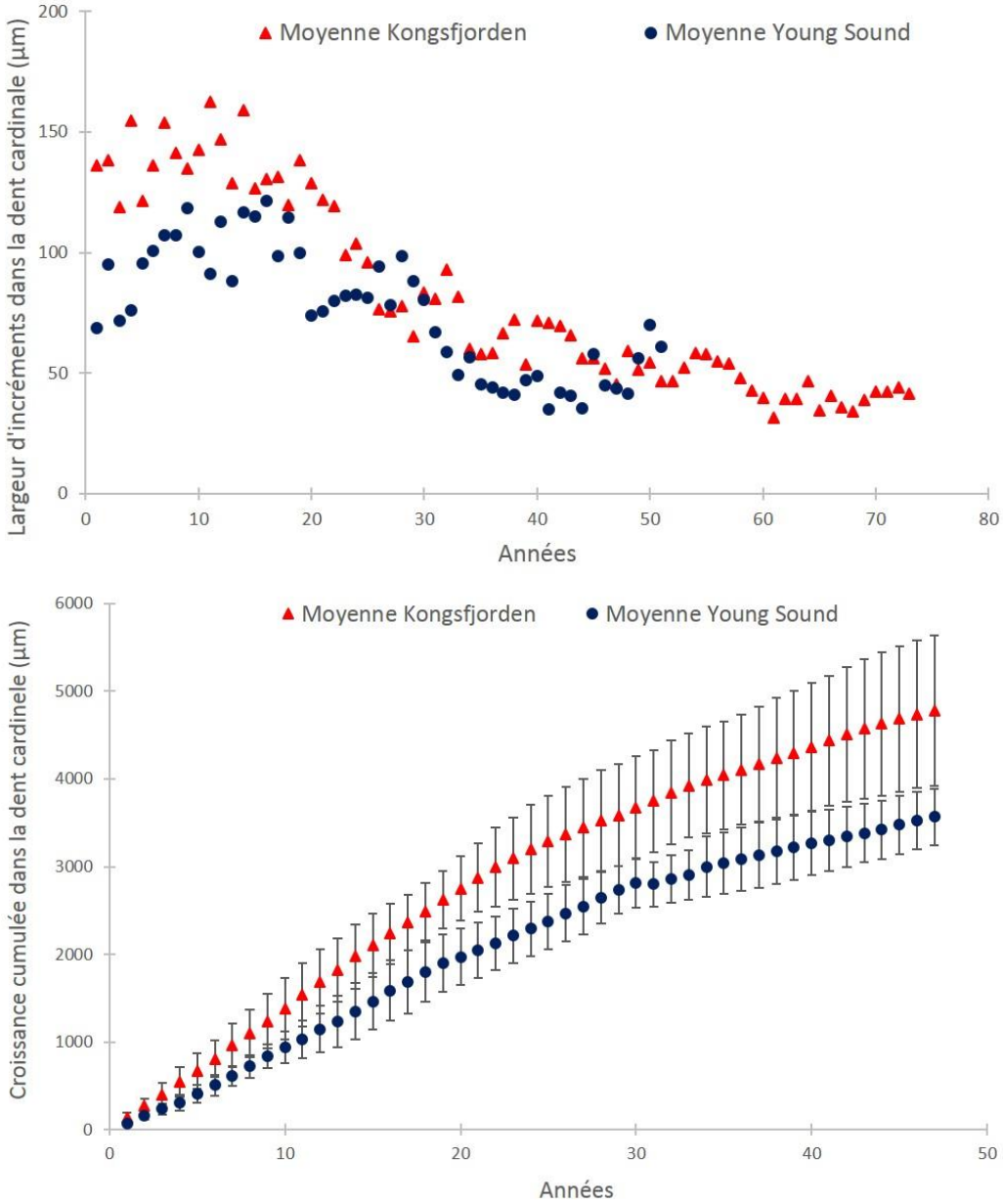

Figure 26. En haut, incréments de croissance moyens obtenus à partir de l'analyse des dents cardinales pour les deux populations (les écarts types ne sont pas montrés pour la lisibilité du graphique). En bas, courbes de croissance cumulée à partir de l'analyse des dents cardinales pour les deux populations. Dans ce deuxième graphique, les données pour les années après 48 ne sont pas représentées car le nombre de réplicats diminue.
Figure 26. At the top, average growth increments obtained from the hinge for the two populations (standard deviations are not shown in the graph). At the bottom, cumulated growths obtained from the hinge for the two populations (average and standard deviation). For the second graph, data for years after 48 are not represented because the decreasing number of replicates.

	$L(p)_\infty$	k	t_0	D	Somme des carrés	R^2
Young Sound	3.833	0.076	-43.102	80.251	12.940	0.949
Kongsfjorden	5.443	0.065	-51.877	78.649	98.001	0.886

Tableau 11. Paramètres obtenus pour les deux populations en modélisant les courbes de croissance avec le modèle général de Von Bertalanffy.
Table 11. Parameters obtained modeling growth curves with generalized Von Bertalanffy model.

Ces paramètres obtenus pour les deux populations ont été utilisés, pour chacun des 5 individus analysés par site, comme paramètres de départ pour modéliser les incréments selon le modèle généralisé de Von Bertalanffy. Les paramètres individuels ainsi obtenus ont servi à calculer des indices de performance de croissance ϕ'. Le ϕ' moyen pour la population du Young Sound est de 0.06 ± 0.09 et pour celle de Kongsfjorden 0.28 ± 0.17. La valeur de ces indices a été comparée et présente des différences significatives selon les sites (test de Welch, p-value < 0.05).

3.4 SGI

Les résultats concernant l'indice de croissance standardisé (SGI) entre 1950 et 2014 sont représentés pour les deux populations dans la Fig. 27 (A et B). L'alpha de Cronbach est de 0.84 pour la population du Young Sound et de 0.89 pour la population du Kongsfjorden. Pour *A. moerchi* au Young Sound, la dynamique du SGI suggère des anomalies de croissance positives pour deux périodes : environ entre 1965 et 1975 et entre 2005 et 2015. Pour les spécimens du Kongsfjorden, des anomalies de croissance positives sont observables entre 1950 et 1955 et, avec une tendance plus nette, de 2000 à 2015. Trois indices climatiques pour la période entre 1950 et 2014 sont également représentés dans la Fig. 27 (C, D et E) : l'Oscillation Nord-Atlantique (« North Atlantic Oscillation », NAO), l'Oscillation Arctique (« Arctic Oscillation », AO) et l'Oscillation de l'Océan Arctique (« Arctic Ocean Oscillation AOO). Les corrélations obtenues entre les SGI de chaque site et ces trois indices sont représentées dans le Tableau 12.

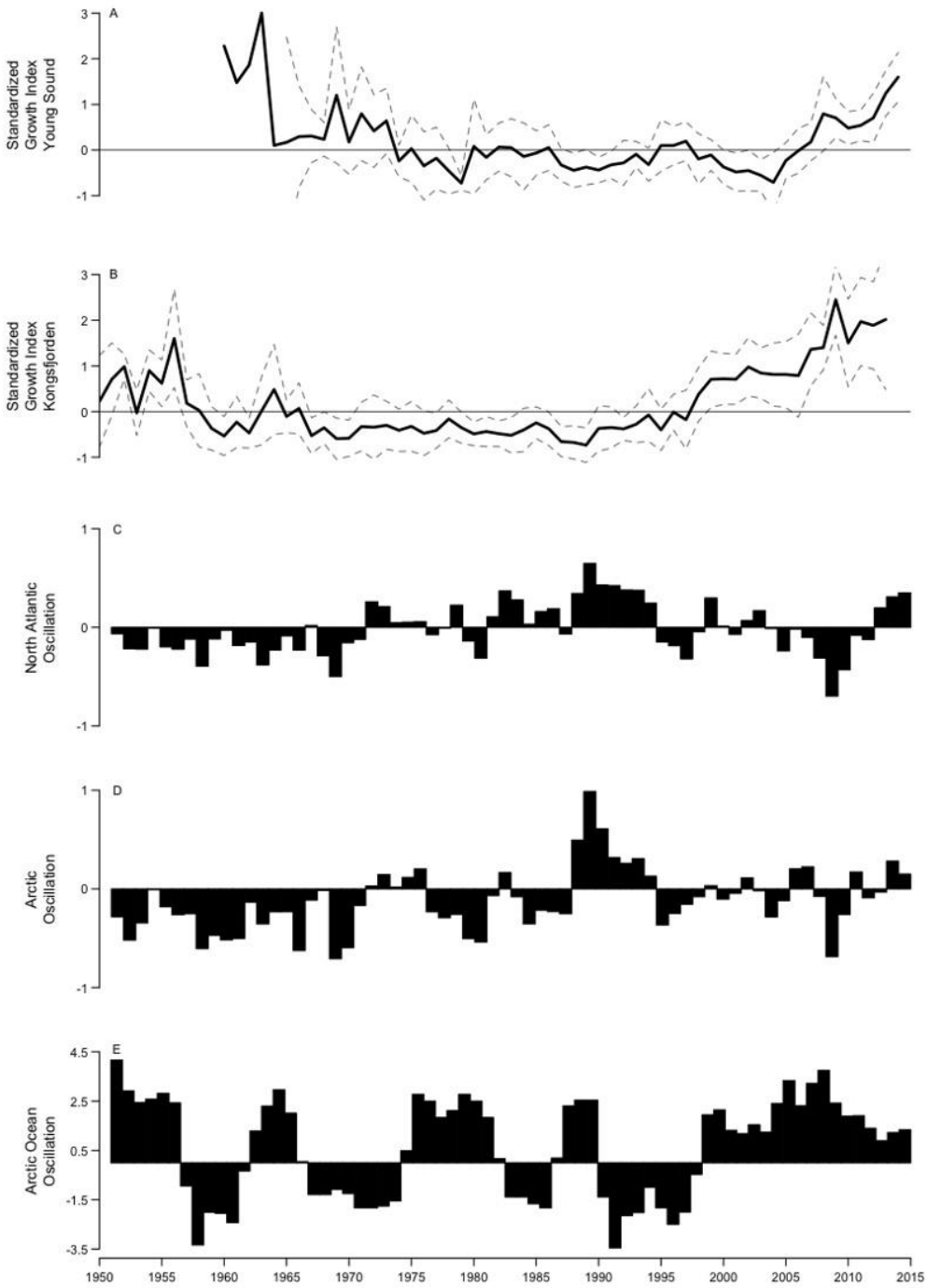

Figure 27. Série temporelle entre 1950 et 2014 pour (A) indice de croissance standardisé (SGI) calculé pour la population du Young Sound (moyenne et intervalle de confiance) ; (B) indice de croissance standardisé (SGI) calculé pour la population du Young Sound (moyenne et intervalle de confiance) ; (C) Indice de l'Oscillation Nord-Atlantique (NAO) ; (D) Indice de l'Oscillation Arctique (AO) ; (E) Indice de l'Oscillation de l'Océan Arctique (AOO).

Figure 27. Temporal series between 1950 and 2014 for (A) Standardized Growth Index (SGI) calculated for Young Sound population (average and confidence interval); (B) Standardized Growth Index (SGI) calculated for Kongsfjorden population (average and confidence interval); (C) Index of North Atlantic Oscillation (NAO) ; (D) Index of Arctic Oscillation (AO) ; Index of Arctic Ocean Oscillation (AOO).

	SGI Young Sound		SGI Kongsfjorden	
North Atlantic Oscillation (NAO)	**r = - 0.33**	*	r = - 0.22	
Arctic Oscillation (AO)	**r = - 0.29**	*	r = -0.02	
Arctic Ocean Oscillation (AOO)	r = 0.06		**r = 0.26**	*

Tableau 12. Coefficient de corrélation de Pearson entre l'indice de croissance standardisé (SGI) pour chaque site et les trois indices climatiques (NAO, AO, AOO). Les corrélations significatives (p-value < 0.05) sont représentées en gras et marquées par un astérisque.
Table 12. Pearson correlation coefficients between standardized growth index (SGI) for each site and NAO, AO and AOO. Significant correlations are given in bold and marked by an asterisk.

3.5 Ratios élémentaires

Deux échantillons du Kongsfjorden analysées pour les ratios élémentaires, KF9 et KF10, couvrent une période de croissance entre 1955 et 2013 (Fig. 28 et 29). Pour les deux échantillons du Young Sound, les périodes de croissance s'étalent respectivement de 1946 à 2014 (YS20, Fig. 30) et de 1985 à 2014 (YS39, Fig. 31). Pour les deux sites, la dynamique du Ba/Ca se caractérise par une ligne de base et des pics abrupts, pouvant aller jusqu'à 37 µmol mol^{-1} pour les spécimens du Young Sound et jusqu'à 101 µmol mol^{-1} pour les spécimens du Kongsfjorden. Pour les coquilles où les stries de croissance étaient mieux lisibles (KF9, YS20, YS39) et particulièrement dans les parties centrales de la coquille, les stries de croissance correspondent à des concentrations basses de Ba/Ca (base des pics). Les pics de Ba/Ca sont moins fréquents au Young Sound : par exemple, dans la coquille YS39, le signal reste proche de la ligne de base environ de 1991 à 2012. Les signaux du Mg/Ca présentent une dynamique cyclique régulière dans les échantillons du Young Sound, alors que cette cyclicité est moins nette dans celles du Kongsfjorden. Pour le Young Sound, dans les parties où les stries de croissance étaient mieux lisibles, celles-ci correspondent à une baisse du signal Mg/Ca. Pour les trois individus plus âgés (KF9, KF10 et YS20), une tendance à l'augmentation des signaux de Mg/Ca et Sr/Ca est observable. Pour les deux sites, les signaux su Sr/Ca ne présentent pas de dynamique régulière.

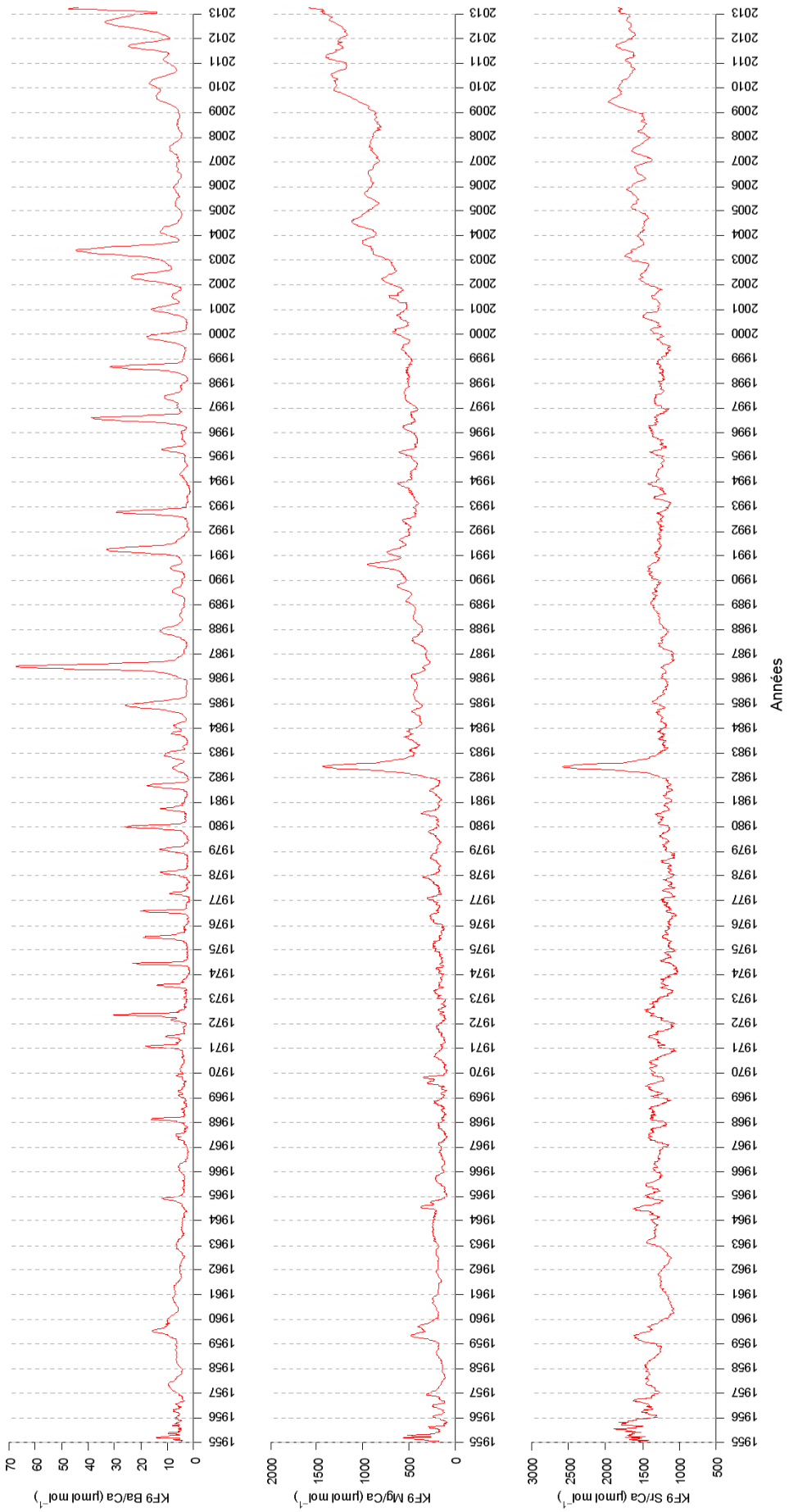

Figure 28. Profils en Ba/Ca, Mg/Ca et Sr/Ca pour une coquille du Kongsfjorden (KF9)
Figure 28. Profiles of Ba/Ca, Mg/Ca and Sr/Ca for a shell from Kongsfjorden (KF9)

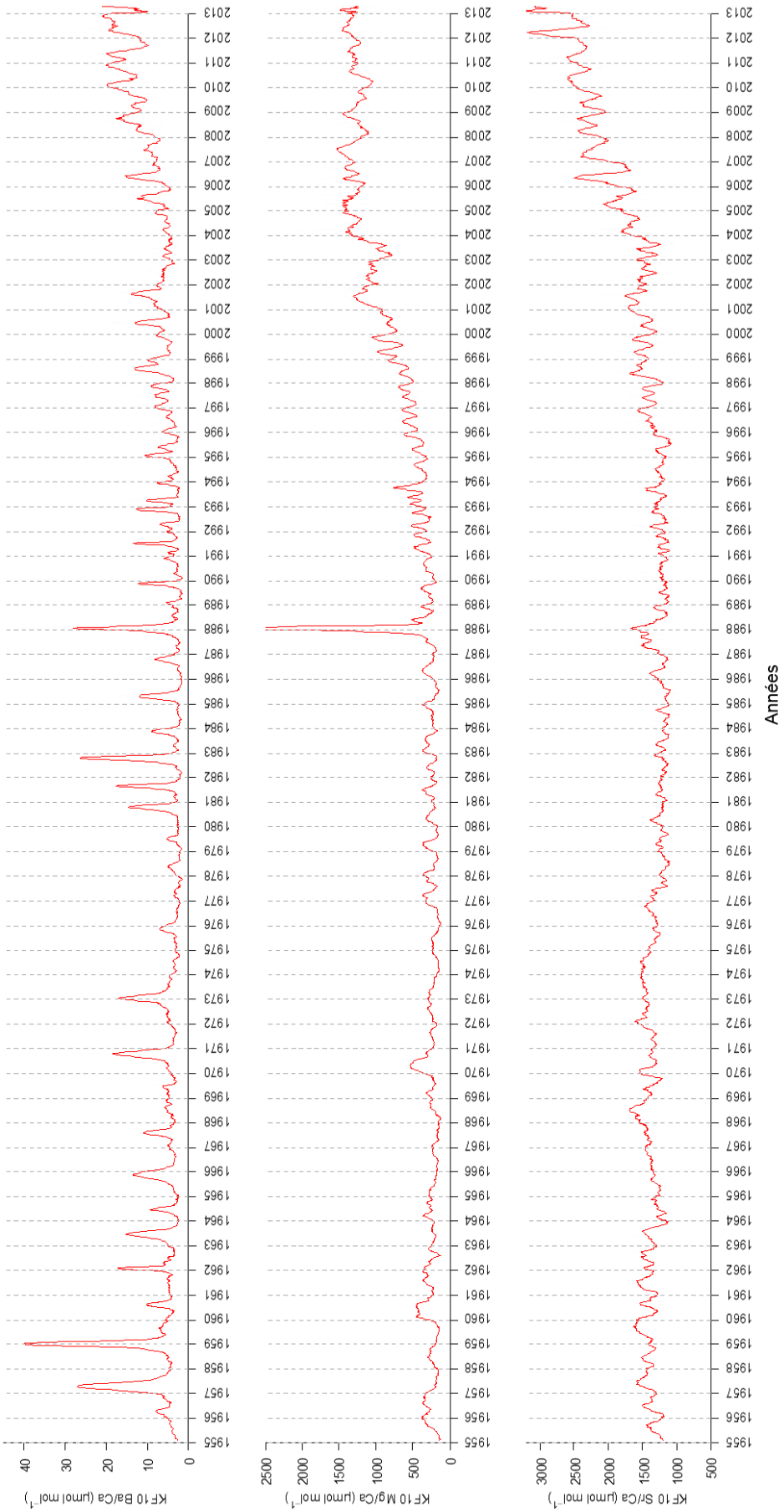

Figure 29. Profils en Ba/Ca, Mg/Ca et Sr/Ca pour une coquille du Kongsfjorden (KF10)
Figure 29. Profiles of Ba/Ca, Mg/Ca and Sr/Ca for a shell from Kongsfjorden (KF10)

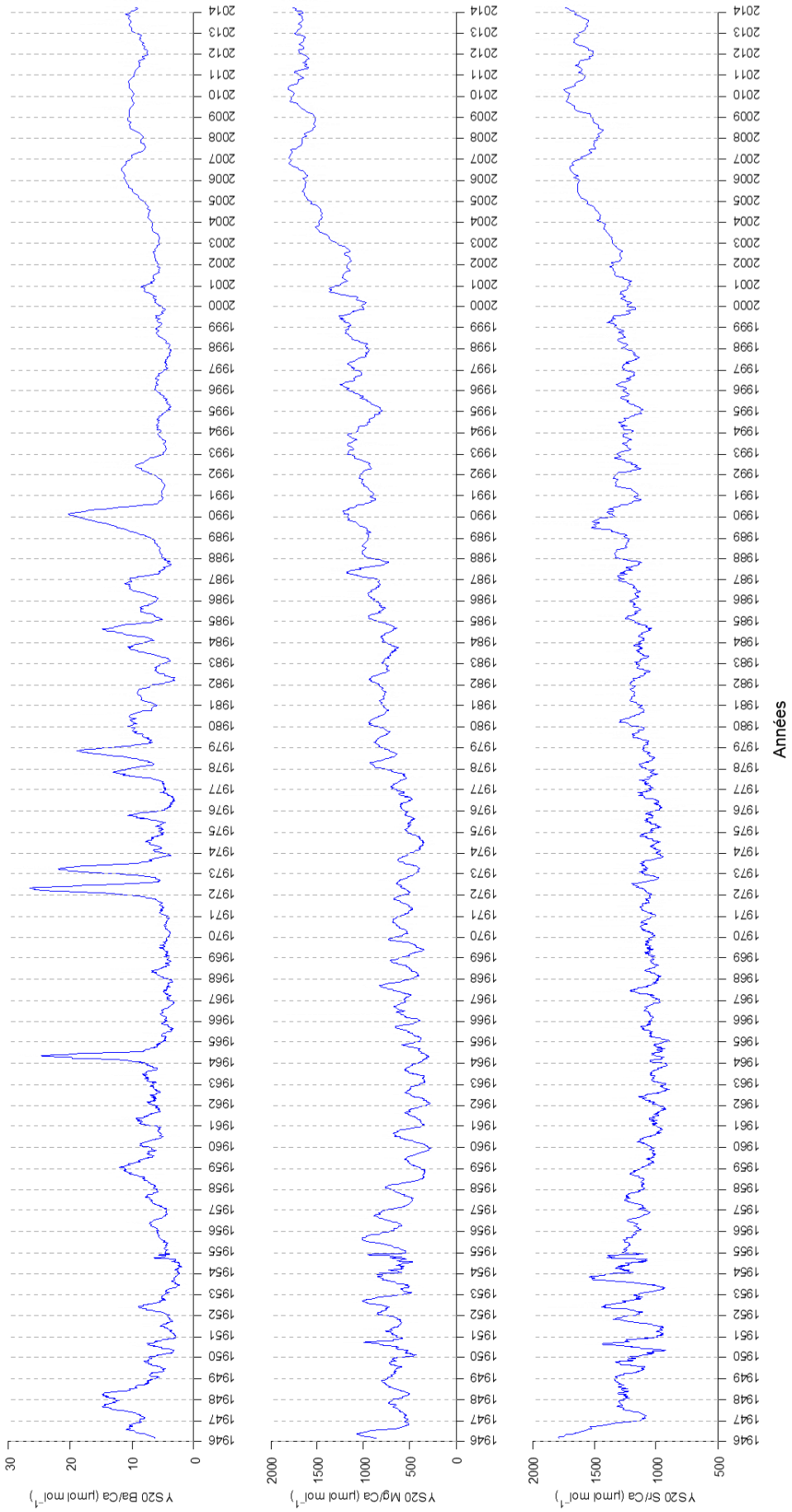

Figure 30. Profils en Ba/Ca, Mg/Ca et Sr/Ca pour une coquille du Young Sound (YS20)
Figure 30. Profiles of Ba/Ca, Mg/Ca and Sr/Ca for a shell from Young Sound (YS20)

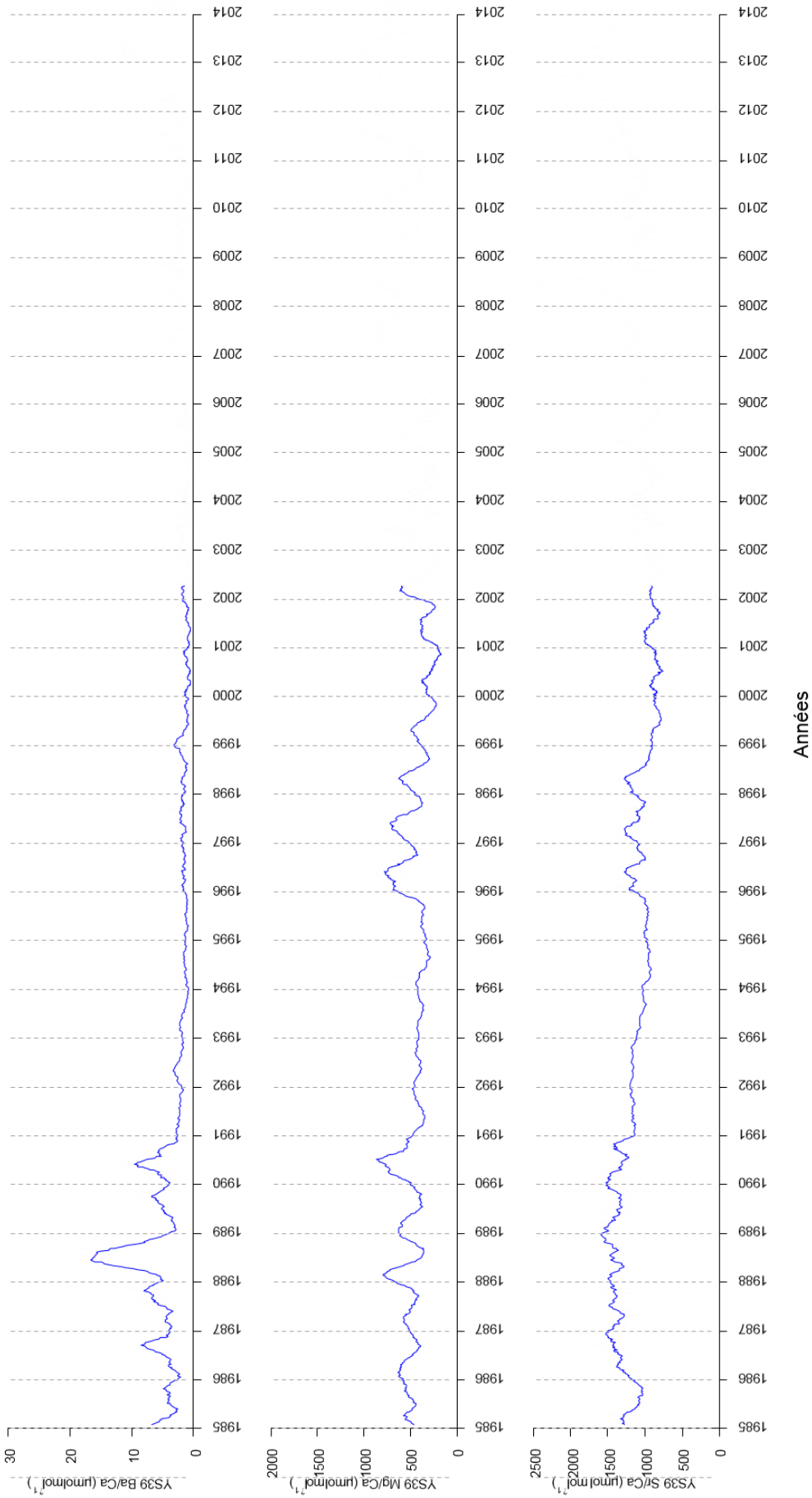

Figure 31. Profils en Ba/Ca, Mg/Ca et Sr/Ca pour une coquille du Young Sound (YS39)
Figure 31. Profiles of Ba/Ca, Mg/Ca and Sr/Ca for a shell from Young Sound (YS39)

4. Discussion

4.1 Lecture des stries

La lecture des stries représente la condition préalable pour reconstruire correctement l'âge des bivalves, analyser les incréments de croissance et recaler les analyses chimiques dans le temps. Cette lecture est dépendante de la technique utilisée pour l'analyse sclérochronologique sur l'espèce de bivalve en question. Dans notre étude, l'observation des stries internes sur des feuilles acétates et des lames minces révèle des âges très supérieurs aux valeurs maximales de 8 ans reportées pour *Astarte borealis* par Selin (2007). Cet auteur semble avoir estimé les âges des bivalves en prenant en compte également les stries externes, qui sont moins fiables que les stries internes (Jones 1983). Considérant que les stries internes de croissance observées sont annuelles, nos estimations révèlent pour *A. moerchi* des âges compris entre 31 et 71 ans. Torres et al. (2011) indiquent des âges compris entre 20 et 150 ans pour cette espèce dans le détroit de Nares (Archipel canadien), et Gaillard (2016) indiquent des âges compris entre 61 et 103 ans dans la Baie de Baffin. Dans les deux cas, les auteurs ont utilisé les stries internes pour réaliser les comptages. Torres et al. (2011) signalent également que, en raison des effets ontogéniques, les stries de croissance chez les individus les plus âgés sont très serrées du côté de la marge ventrale, ayant pour conséquence une lecture ardue et une augmentation des erreurs de comptage dans cette portion de la coquille. Toutefois, même en prenant en compte des erreurs de comptage de ±10 ans, les âges d'*A. moerchi* sont largement supérieurs à ceux qui ont été reportés par Selin (2007). Pour le lot d'individus analysés dans notre étude, cette marge qui correspond à partie récente de la coquille est difficile à lire. En outre, l'érosion des coquilles au Young Sound empêche d'acquérir des mesures pour les premières années de vie des bivalves, réduisant significativement le nombre de réplicats. Selon Petersen (2000), ce problème de biocorrosion est un problème spécifique des *Astarte*. Une hypothèse pour expliquer le fait que la population du Young Sound est plus affectée par l'érosion que celle du Kongsfjorden est que ce problème pourrait être associé à la présence de parasites microperforants qui attaqueraient la partie la plus ancienne de la coquille : ce genre de phénomène a été reporté pour les huîtres perlières par (Mao Che et al. 1996). Ces

différences entre les deux populations pourraient également être dues aux conditions abiotiques. En effet, le pH est un des facteurs qui peut influencer la dissolution du $CaCO_3$ (Golubic & Schneider 1979) et des valeurs de pH plus bas au Young Sound par rapport à ceux du Kongsfjorden pourraient rendre la population d'*A. moerchi* dans le site arctique plus sensibles à l'érosion. Cependant, ces hypothèses pour expliquer les différents niveaux d'érosion dans les deux sites demanderaient être testées.

Malgré ces problèmes, qu'il est nécessaire de prendre en compte lorsqu'on développe un modèle biologique d'étude et qu'on adapte pour cela les outils méthodologiques, nos résultats ont permis de corroborer l'hypothèse de l'annualité des stries pour cette espèce, tester le potentiel du Ba/Ca et Mg/Ca comme indicateurs de l'environnement et tester si les différences environnementales entre les deux sites étudiés (arctique et sub-arctique) se traduisent dans des différences dans les patrons de croissance de deux populations.

4.2 Corroboration de l'hypothèse de la formation annuelle des stries par les dynamiques du ratio élémentaire Ba/Ca

L'hypothèse selon laquelle les incréments de croissance chez les bivalves du genre *Astarte* se forment avec une périodicité annuelle a été supposée par plusieurs auteurs (Weber et al. 2001, Torres et al. 2011). Une des seules études dans laquelle une tentative de valider cette hypothèse a été essayée est celle de Trutschler and Samtleben (1988), qui ont mené une expérience sur *A. elliptica*. Dans cette étude, des bivalves prélevés dans la Baie de Kiel ont été gardés dans des aquariums pendant 3 mois et la croissance de leur coquille a été mesurée au cours de l'expérience. Les résultats suggèrent une croissance lente chez cette espèce (pouvant aller entre 0.6 et 1.4 mm par an), ce qui amène les auteurs à conclure qu'il est très probable que les stries de croissance aient un rythme de formation annuel chez *A. elliptica*, qu'ils estiment pouvoir atteindre l'âge d'environ 20 ans (Trutschler & Samtleben 1988).

Pour étudier la périodicité des stries de croissance chez les bivalves, des expériences de capture-marquage-recapture en milieu naturel représentent une des méthodes les plus fiables. Le principe de cette expérience consiste à capturer des individus vivants et obtenir un repère sur la coquille à travers une marque mécanique

(Sejr et al. 2002) ou par immersion dans la calcéine (Ambrose et al. 2012), qui s'incorpore dans la structure de la coquille et peut par la suite être observée par fluorescence permettant de repérer le moment du marquage. Les individus ainsi marqués sont transportés à nouveau *in situ* et récupérés après 1 ou 2 ans, afin d'observer les stries de croissance qui se forment à partir du moment du marquage. Cette approche a permis de valider que la formation des stries a une périodicité annuelle chez *Hiatella arctica* (Sejr et al. 2002) et chez *Serripes groenlandicus* et *Clinocardium ciliatum* (Ambrose et al. 2012).

Néanmoins, l'approche de validation par capture-marquage-recapture n'est pas toujours évidente à mettre en place puisqu'elle requière des dispositifs expérimentaux adaptés, un temps d'expérience long et une facilité d'accès aux sites, facteurs qui posent des contraintes fortes pour mener ces études dans des zones arctiques. Ainsi, des méthodes plus « indirectes » de validation de la périodicité des stries ont été développées (Richardson 2001, Ambrose et al. 2012), par exemple la technique d'analyse du carbone radioactif (ou radiocarbone). Celle-ci repose sur le fait qu'il y a eu une augmentation du ^{14}C dans l'atmosphère et dans l'océan suite aux essais nucléaires atmosphériques dans les années 1950 et 1960 et que cette augmentation peut être détectée dans les squelettes carbonatés des organismes marins (Campana 2001). Cela a permis d'utiliser l'analyse du ^{14}C pour confirmer les estimations d'âge de certains organismes tels que des poissons, des coraux et des bivalves (Weidman & Jones 1993, Campana & Jones 1998, Sherwood & Edinger 2009). Une autre manière indirecte pour tester la périodicité de formation des stries consiste à voir si des variations de la composition chimique de la coquille montrent une correspondance avec les stries de croissance observables. De cette manière, Witbaard (1997) a montré sur *Arctica islandica* que les variations cycliques du $\delta^{18}O$ dans les biocarbonates, dépendantes de la température et $\delta^{18}O$ de l'eau, correspondent aux stries de croissance observées dans la coquille. Les bivalves étudiés ont été prélevés en Mer du Nord, donc dans une zone géographique caractérisée par des cycles annuels dans la température ainsi que dans la production primaire (Witbaard 1997). Cela amène à penser que, comme les variations cycliques du $\delta^{18}O$ peuvent être considérées annuelles, les stries de croissance qui y correspondent doivent être déposées annuellement. De façon analogue, Ambrose et al. (2006) ont étudié les dynamiques du ratio élémentaire du Sr/Ca sur *Serripes groenlandicus*,

observant que les valeurs minimales de ce ratio correspondent aux stries de croissance. Le Sr/Ca peut varier avec la température de l'eau et les bivalves ont été étudiés dans le site arctique du Rijpfjord, où des variations annuelles de ce paramètre sont importantes (Ambrose et al. 2006). Par conséquent, la correspondance systématique entre baisses de Sr/Ca dans le biocarbonates et stries de croissance amène les auteurs à conclure que les stries sont formées avec une périodicité annuelle (résultat qui a été ensuite confirmé par capture-marquage-recapture par Ambrose et al. 2012).

Une contribution majeure de notre étude est de corroborer, grâce aux résultats sur les dynamiques du ratio élémentaire Ba/Ca, l'hypothèse de l'annualité de formation des stries chez *A. moerchi*. En effet, une dynamique régulière est particulièrement claire pour le Ba/Ca dans les deux sites étudiés. Dans de nombreuses espèces de bivalves, qu'il s'agisse de moules comme *Mytilus edulis* (Gillikin et al. 2006), de bivalves fouisseurs comme *Mercenaria mercenaria* (Stecher et al. 1996) ou des Pectinidae comme *Pecten maximus* (Barats et al. 2009), les profils de Ba/Ca dans la coquille présentent des caractéristiques similaires : une ligne de base relativement stable interrompue par des pics abrupts. Tel est le cas également pour *A. moerchi* dans les deux sites étudiés. Nos résultats montrent que, quand les stries sont facilement identifiables, il y a une coïncidence entre les stries de croissances observées sur la coquille et une diminution dans la concentration de Ba/Ca (bases des pics). Les relations entre ratios élémentaires dans les biocarbonates des bivalves et les paramètres environnementaux, qui justifient l'utilisation de ces ratios comme « proxies » (indicateurs), ne sont pas établies de façon générale pour les bivalves (Freitas et al. 2006, Vihtakari 2014). En particulier, en raison du contrôle métabolique de la déposition de la coquille, la composition élémentaire peut refléter des effets biologiques (« *vital effets* », effets vitaux) plutôt que présenter une relation systématique avec des paramètres environnementaux (Vithakari 2014 ; voir introduction générale et section suivante de la discussion). Néanmoins, en réalisant une synthèse de la littérature, Vihtakari (2014) a mis en évidence que le Ba/Ca représente l'un des indicateurs de l'environnement les plus prometteurs, car l'incorporation élémentaire du Barium ne semble pas être influencée par des effets biologiques. Les concentrations de Ba/Ca dans les biocarbonates des bivalves ont été reliées à la production primaire (Stecher et al. 1996, Elliot et al. 2009, Thébault et al. 2009) et à l'influence des apports

fluviaux, qui peut augmenter la concentration de Barium dissout dans l'eau de mer (Lazareth et al. 2003, Thébault et al. 2009, Vihtakari 2014). Une cause exacte des pics de Ba/Ca dans les biocarbonates d'*A. moerchi* n'a pas pu être établie dans notre étude ; les deux hypothèses de l'influence de la production primaire et des apports fluviaux seront discutées dans le détail plus bas (voir section suivante). Néanmoins, en considérant les connaissances disponibles pour d'autres bivalves (Gillikin et al. 2006, Gillikin et al. 2008, Goodwin et al. 2013), nous considérons très probable que ces pics soient liés à un paramètre environnemental et non pas à des effets biologiques. Ce paramètre présenterait des variations suffisamment fortes pour que cela puisse se traduire dans des changements de concentrations dans les biocarbonates d'*A. moerchi*. Or, les fluctuations environnementales plus importantes dans les deux sites arctiques étudiés présentent une périodicité annuelle, étant liées aux conditions de lumière et au couvert de glace, aux apports d'eau douce et aux dynamiques de production primaire (Hop et al. 2002, Rysgaard & Glud 2007b). Suivant ce raisonnement, nous pouvons considérer que ce paramètre environnemental qui influence les variations du Ba/Ca dans les biocarbonates varie avec une périodicité annuelle. Comme les bases des pics du Ba/Ca et les stries de croissance coïncident, nous sommes amenés à considérer comme très probable qu'*A. moerchi* dépose les stries de croissance avec une périodicité annuelle.

Même si cette façon de tester l'hypothèse du dépôt annuel pourrait être vue comme « indirecte » (Ambrose et al. 2012), il est important de considérer que nos conclusions vont dans le même sens que celles tirées par Gaillard (2016) avec la technique de validation par radiocarbone. Etudiant *A. moerchi* dans la Baie de Baffin, (Gaillard 2016) a réalisé une analyse ^{14}C en prélevant des parties de la coquille qui sont présumées avoir été formées avant les essais nucléaires (période pré-bombe, années 1930-1940), durant la période où les concentrations en ^{14}C sont maximales suite aux essais nucléaires (1960-1970) et durant la période post-bombe (1980-2000), caractérisée par une diminution progressive du ^{14}C. Les résultats obtenus sur ces coquilles d'*A. moerchi* ont été comparés avec des valeurs de C_{14} de références connues pour les otolithes de poissons (Fig. 32 ; Scourse et al. 2012).

Les valeurs de $\Delta^{14}C$ observés sont d'amplitude réduite et décalés dans les temps par rapport aux références, mais cela pourrait être dû au fait que, s'agissant des bivalves

récoltés à 600 m de fond, le signal de la bombe a pris du temps à transiter de la surface au fond (Weidman & Jones 1993, Gaillard 2016). Globalement, une augmentation est enregistrée dans la période étant estimé comme post-bombe par rapport à la période pré-bombe, ce qui amène à conclure que ces résultats vont dans le sens d'une formation annuelle des stries. Ainsi, les résultats de cette double approche de validation, à la fois avec les dynamiques des ratios élémentaires (cette étude) et avec la technique du carbone radioactif (Gaillard 2016), corroborent l'hypothèse du dépôt annuel des stries de croissance chez *A. moerchi*.

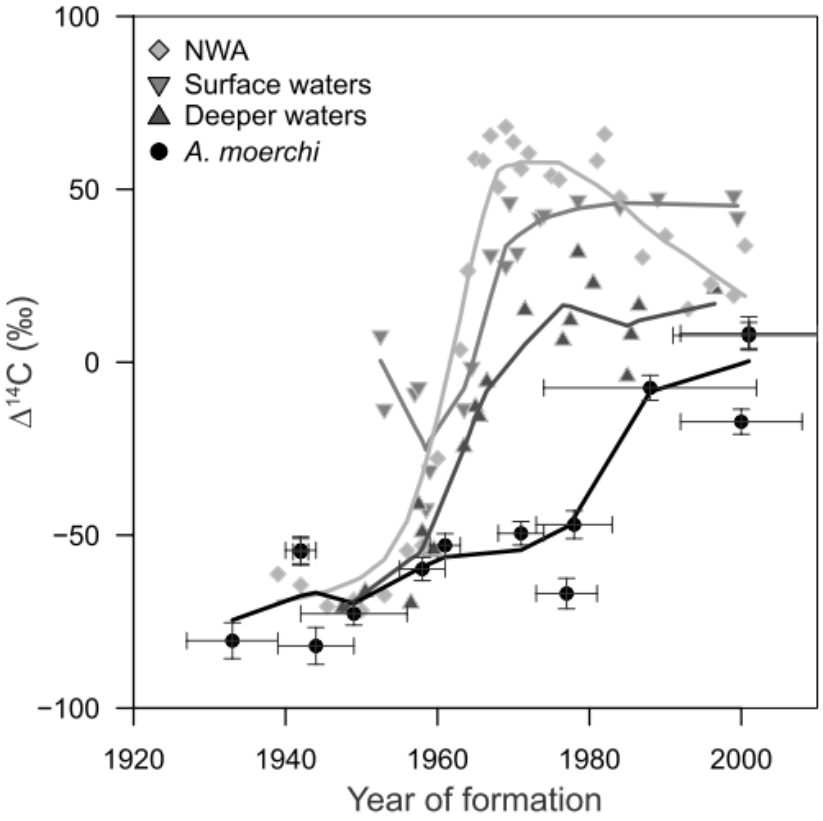

Figure 32. Résultats de l'analyse ^{14}C réalisée par Gaillard (2016) sur *Astarte moerchi* dans la Baie de Baffin.
Figure 32. Results of ^{14}C analysis by Gaillard (2016) on *Astarte moerchi* in Baffin Bay.

4.3 Potentiel des ratios Ba/Ca et Mg/Ca comme indicateurs de l'environnement

La comparaison inter-site des dynamiques du Ba/Ca et Mg/Ca dans les biocarbonates d'*A. moerchi* suggère que ces ratios élémentaires pourraient être utilisés

comme indicateurs de l'environnement arctique, même si la « validation » de ces indicateurs à travers une calibration est encore à réaliser.

Comme discuté dans la section précédente, le Ba/Ca est considéré un des ratios élémentaires les plus prometteurs comme indicateur de l'environnement, puisqu'il ne semble pas être lié à des effets « vitaux » chez les bivalves (Vihtakari 2014). Stecher et al. (1996) ont suggéré en premiers un lien entre Ba/Ca et la production primaire, proposant l'hypothèse que les pics de ce ratio élémentaire chez *Mercenaria mercenaria* et *Spisula solidissima* seraient liés à l'ingestion par les bivalves de cristaux de barite. La formation de barite ($BaSO_4$) dans l'environnement serait liée à des efflorescences phytoplanctoniques et plus en particulier à des agglomérats de diatomées en décomposition : ce microenvironnement riche en matière organique et en silice favoriserait la formation de ces cristaux (Stecher et al. 1996). Selon ces auteurs, la barite ainsi formée pourrait sédimenter dans la colonne d'eau et atteindre le benthos, où les cristaux pourrait être filtrés par les bivalves avec le détritus organique, ensuite métabolisés et acheminés à travers l'hémolymphe au fluide extra-palléal, où la formation de biocarbonate de la coquille a lieu (Stecher et al. 1996, Gillikin et al. 2006). En outre de l'hypothèse d'ingestion de cristaux de barites, d'autres mécanismes ont été proposés pour expliquer pourquoi les efflorescences phytoplanctoniques seraient liées à une augmentation de Barium disponible pour les bivalves : de grandes quantités de Barium pourraient être absorbées dans les oxyhydroxides de fer associées avec les frustules de diatomées ingérées par les bivalves (Thébault et al. 2009), ou bien les substances extra-polymériques sécrétées lors de ces « blooms » phytoplanctoniques pourraient être riches en Barium (Barats et al. 2009, Thébault et al. 2009). Si plusieurs études suggèrent qu'il y un lien causal entre « blooms » phytoplanctoniques et pics de Ba/Ca dans les biocarbonates des bivalves, la plupart des auteurs précisent que cette relation est complexe et demande encore d'être clarifiée (Lazareth et al. 2003, Gillikin et al. 2006, Gillikin et al. 2008, Barats et al. 2009, Thébault et al. 2009).

Dans le cadre de notre étude, les pics de Ba/Ca dans les biocarbonates d'*A. moerchi* au Kongsdjorden sont plus réguliers et peuvent atteindre des concentrations plus élevées qu'au Young Sound. S'agissant de la même espèce et supposant des mécanismes physiologiques de biominéralisation très similaires pour les deux populations, ces

différences dans les dynamiques des pics de Ba/Ca devraient s'expliquer par un facteur environnemental qui serait plus régulier et plus « intense » au Kongsfjorden qu'au Young Sound. Quel pourrait être ce facteur environnemental ? Un lien avec la production primaire serait-il possible ? Dans le chapitre 1, nous avons caractérisé le régime alimentaire des deux populations d'*A. moerchi* avec une approche multi-marqueurs. Cette étude nous a amené à conclure que le régime alimentaire de la population du Young Sound est quasi-exclusivement composé de diatomées pendant la période libre de glace. En revanche, si des diatomées contribuent aussi au régime alimentaire d'*A. moerchi* au Kongsfjorden, d'autres sources de nourriture sont aussi importantes (dinoflagellés, détritus macroalgaux). Selon les hypothèses supposant un lien entre diatomées et pics de Ba/Ca dans les biocarbonates de bivalves (Stecher et al. 1996, Thébault et al. 2009), des pics plus réguliers et plus intenses au Young Sound seraient attendus, alors que la comparaison inter-site nous montre le phénomène inverse. Pour expliquer nos données à partir de ces hypothèses, nous pouvons envisager qu'il y ait une influence des efflorescences de diatomées sur le Ba/Ca dans les biocarbonates mais que les pics de Ba/Ca se formeraient seulement à partir d'une certaine quantité « seuil » de diatomées ingérées par les bivalves. Par exemple, la production primaire au Kongsfjorden étant globalement plus élevée qu'au Young Sound (Hop et al. 2002, Rysgaard & Glud 2007b), les quantités de diatomées ingérées par *A. moerchi* au Kongsfjorden pourraient être quasiment tous les ans suffisantes pour engendrer des pics de Ba/Ca dans les biocarbonates d'*A. moerchi*, alors qu'elles le seraient moins souvent au Young Sound. Cela expliquerait pourquoi, pour la population du Groenland, les pics de Ba/Ca sont absents pendant plusieurs années et sont globalement moins intenses que pour la population du Svalbard.

Des études expérimentales avec différents conditions de nourriture pourraient permettre d'éclairer les relations entre régime alimentaire et les dynamiques de Ba/Ca dans les biocarbonates chez *A. moerchi*, de façon analogue à ce qui a été fait par Gillikin et al. (2006) pour *Mytilus edulis*. Les auteurs ont mesuré les concentrations en Barium dans les coquilles, les tissus et l'hémolymphes des moules soumises à deux traitements incluant : des niveaux croissants de Barium dissous dans l'eau (allant environ de 0 à 440 nmol l^{-1}) et des régimes alimentaires contenant niveaux variés de

Barium (allant environ de 3 à 14 nmol g^{-1} de poids sec). Le traitement « régime alimentaire » a consisté dans cette étude à fournir comme nourriture l'algue unicellulaire *Chlamidomonas reinhardii* ayant poussé dans un medium plus ou moins riche en Barium (Gillikin et al. 2006). Nous suggérons que différentes sortes de nourriture devraient être utilisées dans ce genre d'expérience, puisque des études en culture suggèrent des niveaux de Barium variables selon les groupes d'organismes, étant par exemple plus élevé chez les dinoflagellés que chez les diatomées (Fisher et al. 1991).

Des facteurs environnementaux autres que les efflorescences phytoplanctoniques pourraient être responsables de l'augmentation de Barium dans l'eau qui se refléterait dans les dynamiques du Ba/Ca chez *A. moerchi*. En particulier, la géochimie du Barium dans les environnements côtiers est reliée aux apports des rivières qui, avec la matière organique en suspension, peuvent également causer une augmentation du Barium dissous dans l'eau (Thébault et al. 2009). Dans nos deux sites étudiés, les apports des rivières sont importants et ont lieu chaque été, ce qui pourrait faire envisager un lien possible entre ce facteur environnemental et les pics de Ba/Ca enregistrés chez *A. moerchi*. Néanmoins, ces pics réguliers ont été également observés chez *A. moerchi* étudiés par Gaillard (2016) à 600 m de profondeur dans la Baie de Baffin, dans un environnement où la salinité et la température sont stables. Si on suppose que les pics de Ba/Ca ont la même cause chez cette espèce dans ces environnements différents, il parait difficile d'expliquer les pics de Ba/Ca par les apports de rivières, et l'hypothèse d'une relation avec la production primaire semble plus probable.

Les dynamiques inter-site du Mg/Ca dans les biocarbonates d'*A. moerchi* méritent également d'être discutées. Le Mg/Ca a été proposé comme proxy de la température (Dodd 1965, Klein et al. 1996) et de salinité (Vihtakari 2014), mais les mécanismes de contrôle biologique dans le fluide extra-palléal des bivalves compliquent l'incorporation de cet élément, qui pourrait donc refléter des effets biologiques plutôt qu'être lié à des paramètres de l'environnement (Vihtakari 2014). Chez *A. moerchi*, nous avons observé une dynamique cyclique plus nette au Young Sound, avec les baisses de Mg/Ca correspondantes, dans les parties plus lisibles des coquilles, aux stries de croissance. Les données des mouillages pour l'année 2012-2013 au Young Sound indiquent, pour une profondeur d'environ 30 m, que la salinité est autour de 31 ppm pendant l'année, avec

des diminutions saisonnières nettes en été qui peuvent faire baisser la salinité de l'eau jusqu'à 28 ppm (Fig. 12 dans l'introduction générale, p. 45). Les données des mouillages pour Kongsfjorden entre 2008 et 2011 (autour de 26 m, Fig. 13 dans l'introduction générale, p. 45) montrent que la salinité est autour de 34 ppm et les périodes de dessalures ne sont pas régulières dans l'année, pouvant baisser la salinité de l'eau jusqu'à un minimum de 32 ppm. Il serait donc possible d'avancer l'hypothèse que la dynamique cyclique de Mg/Ca dans les biocarbonates d'*A. moerchi* au Young Sound soit liée aux baisses de salinité d'environ 3 unités, qui ont lieu régulièrement à cette profondeur dans ce site (Mikael Sejr, communication personnelle).

Le Sr/Ca a été proposé, pour certains bivalves, comme indicateur de la température de l'eau (Dodd 1965). Chez *A. moerchi*, les signaux obtenus pour cet élément présentent un bruit de fond important et une dynamique claire n'est pas observable dans les deux sites, où ces bivalves sont pourtant soumis à des variations saisonnières dans la température de l'eau (voir Fig. 12 et 13 dans l'introduction générale). A partir de ces données, il semblerait donc difficile d'utiliser le ratio élémentaire du Sr/Ca comme indicateur environnemental. Il est possible par ailleurs de remarquer que, dans les individus âgés, une tendance à l'augmentation du Mg/Ca et du Sr/Ca est observée. Cette tendance ontogénique a été également remarquée pour d'autres bivalves, par exemple chez *Arctica islandica*, et pourrait être due à des changements dans le métabolisme des bivalves ou à une capacité réduite de sélection élémentaire due au vieillissement des cellules (Schone et al. 2011).

Les données obtenues sur *A. moerchi* et la comparaison inter-site suggèrent l'intérêt du Ba/Ca comme indicateur potentiel de la production primaire et la possibilité d'étudier le Mg/Ca comme indicateur de la salinité. Néanmoins, une calibration de ces indicateurs avec des données environnementales mesurées est nécessaire pour confirmer ces interprétations. Dans cette étude, on espérait réaliser la calibration sur la partie finale des coquilles, en comparant avec les données de mouillages des deux sites sur la dernière décennie. Cependant, cela n'a pas été possible à cause de : a) la difficulté de lire les dernière parties de la coquille chez *A. moerchi*, remarquée également par Torres et al. (2011) ; b) le problème du « time-averaging » : quand les bivalves sont plus âgés et les stries sont plus serrées, la résolution technique du LA-ICP-MS diminue et les signaux

sont donc « moyennés ». Le problème du « time-averaging » est cité également par Richardson (2001) pour *Pinna nobilis* : les auteurs concluent que seulement les premiers 4-5 ans de vie peuvent être utilisés pour estimer via l'isotopie de l'oxygène la température de l'eau. En revanche, notre étude suggère qu'une calibration serait possible en analysant des individus d'*A. moerchi* ayant un âge de 30-40 ans dans des sites où des suivis environnementaux sont disponibles pour une ou deux décennies.

4.4 Patrons de croissance : des résultats contrastés entre les deux fjords

La présente étude a permis de mettre en évidence que les performances de croissance coquillère (exprimés dans l'indice ϕ') sont meilleures dans la population d'*A. moerchi* du Kongsfjorden que dans celle du Young Sound. Les différences dans l'indice de performance de croissance ne résultent pas du paramètre qui exprime la constante de croissance (k), mais plutôt de la taille maximale atteinte dans chaque population ($L(p)_\infty$), qui est supérieure au Kongsfjorden par rapport au Young Sound. Ces résultats obtenus sur la croissance des deux populations d'*A. moerchi* vont dans le même sens que Sejr et al. (2009), qui ont étudié les performances de croissance de la coquille sur *Clinocardium ciliatum* selon un gradient climatique au Groenland allant des zones sub-arctiques aux régions du haut arctique. Les auteurs ont étudié ces bivalves dans deux sites au sud-ouest du Groenland (Baie de Disko et Nuuk), où la durée de la saison productive libre du couvert de glace est respectivement de 186 et 290 jours par an, et dans deux sites hauts arctiques (Qaanaq et Young Sound), où la saison libre du couvert de glace est de 85 et 90 jours par an. Les performances de croissance de *Clinocardium ciliatum* résultent meilleures dans les deux sites sub-arctiques étudiés. De façon similaire, Blicher et al. (2007) ont étudié la croissance de l'oursin *Strongylocentrotus droebachiensis* (brouteur omnivore) selon un gradient sud-nord au Groenland. Les performances de croissance sont plus élevées dans les populations étudiées au sud du Groenland (Nuuk, Sisimiut et Aasiaat) que dans celles nord du Groenland (Young Sound et Qaanaaq). Les résultats obtenus par Sejr et al. (2009) et Blicher et al. (2007) et par la présente étude suggèrent donc que, pour ces trois organismes benthiques, les performances de croissances seraient meilleures dans les sites sub-arctiques que dans les sites arctiques. Pour confirmer la

généralité de ces résultats, d'autres comparaisons de populations de la même espèce benthique entre sites arctiques et sub-arctiques devraient être réalisées. En ce qui concerne *A. moerchi*, il pourrait être pertinent d'analyser la croissance d'autres populations à l'échelle locale du Young Sound. En particulier, dans un site à l'intérieur du fjord (Pass Hytten), une population d'*A. moerchi* est connue pour atteindre des plus grandes tailles de la coquille par rapport à celle du site étudié ici (Daneborg) : il serait intéressant de comparer les performances de croissance de cette population avec celles obtenues dans cette étude.

Les différences de croissance observées dans cette étude sont très probablement le résultat d'un ensemble de facteurs environnementaux, à la fois abiotiques et biotiques, qui sont difficiles à démêler. Les facteurs principaux qui pourraient être responsables de cette différence sont la température et l'apport en nourriture. La température est un facteur connu pour influencer la croissance des bivalves (Dekker & Beukema 1999, Witbaard et al. 1999). Pour le pectinidé *Adamussium colbecki*, par exemple, Heilmayer et al. (2005) ont montré des taux de croissance plus élevés pour des juvéniles à 3°C que pour des juvéniles à 0°C, ce qui implique que même des légers changements en température peuvent affecter le taux de croissance. Au Young Sound, la température de l'eau dans le site où les bivalves ont été prélevés est d'environ -1.5°C, avec des augmentations pendant l'été pouvant atteindre 0.5°C (voir Fig. 13 dans l'introduction générale). Dans le site échantillonné au Kongsfjorden, la température présente des variations saisonnières plus importantes, pouvant varier entre -1°C et 7°C (voir Fig. 12 dans l'introduction générale). Il serait donc possible que les différences de taux de croissance observées soient dues à la température plus élevée dans le site sub-arctique étudié.

Avec la température, l'apport en nourriture un autre facteur principal pouvant influencer la croissance chez les bivalves. En réfléchissant de manière générale sur la faune marine de l'Antarctique, Clarke (1988) a proposé que l'apport en nourriture représente un facteur plus déterminant que la température pour expliquer la croissance lente des organismes dans ces milieux. En Arctique, l'apport en nourriture au benthos peut être relié à la production primaire pélagique, qui à son tour est corrélée négativement avec le couvert de glace. Par exemple, étudiant *Arctica islandica* dans la

Mer du Nord, Witbaard (1997) a conclu que les taux de croissance de ce bivalve sont mieux corrélés, plus qu'à la température de l'eau, à la production primaire, qui serait liée à un apport plus important de nourriture au benthos. Dans le cas de la présente étude, la production primaire estimée pour les deux sites est très différente, en relation avec la période libre de glace. Au Young Sound, la production annuelle phytoplanktonique est estimée à seulement 10 g C m^{-2} (Rysgaard et al. 1999). Les estimations de production primaire pélagique au Kongsfjorden sont de 35-50 g C m^{-2} y^{-1} (Rysgaard et al. 1999, Hop et al. 2002), même si une variabilité temporelle importante a été observée. Dans le chapitre 1 de cette thèse, il a été mis en évidence que l'environnement trophique d'*A. moerchi* n'est pas le même, avec une importance majeure des diatomées au Young Sound et des sources plus diversifiées au Kongsfjorden. Toutefois, il est difficile d'inférer de ces données une quantification des apports en nourriture reçus dans l'année. En revanche, le fait que le site du Young Sound soit considéré comme moins productif que le site du Kongsfjorden amène à penser que les différences dans les taux de croissance pourraient être dues, en plus qu'à la température, à l'apport de nourriture plus prolongé pour *A. moerchi* dans le site sub-arctique par rapport au site arctique. Une étude en conditions expérimentales, comme celle réalisée par Witbaard (1997) sur *Arctica islandica*, pourrait permettre de comprendre le rôle spécifique joué par la température et l'apport en nourriture sur la croissance coquillère d'*A. moerchi*.

D'autres facteurs qui pourraient être envisagés pour expliquer la différence observée dans la croissance incluent la bathymétrie et la présence des parasites (Sejr et al. 2009). Pour expliquer les différences dans les taux de croissance, Sejr et al. (2009) prennent en compte le facteur de la bathymétrie considérant que les consommateurs benthiques reçoivent plus de nourriture dans des zones peu profondes que dans des zones profondes, où la quantité et la qualité de la matière organique qui atteignent le benthos sont supposées être moindres (Gaillard et al. 2015). Toutefois, les bivalves au Kongsfjorden ont été récoltés à une profondeur moyenne de 8 m et ceux du Young Sound entre 15 m et 25 m, et cette différence ne semble pas suffisamment importante pour justifier des taux de sédimentation de matière organique radicalement différents. La présence de parasites pourrait aussi influencer la croissance des bivalves. Le

problème de l'érosion rencontré dans les analyses sclérochronologiques nous a amené à avancer l'hypothèse que la population du Young Sound serait davantage affectée par des parasites microperforants : une étude sur les huîtres perlières a mis en évidence ce phénomène chez l'huître *Pinctada margaritifera* (Mao Che et al. 1996). Toutefois, cette hypothèse reste à confirmer, et par ailleurs on peut se demander si cette érosion pourrait avoir des conséquences importantes sur *A. moerchi* au point d'affecter sa croissance. Pour conclure, la température de l'eau et l'apport en nourriture semblent être les facteurs les plus probables pour expliquer les différences de croissance observées dans cette étude.

Cette étude a également mis en évidence que les anomalies de croissance mesurées dans la dent cardinale d'*A. moerchi*, représentées par l'indice de croissance standardisé (SGI), peuvent être significativement correlées avec des indices représentant des variations naturelles du climat. Les conditions océanographiques dans les écosystèmes marins sont influencées par des conditions atmosphériques régionales, qui peuvent être exprimées dans des indices comme l'Oscillation Nord-Atlantique (NAO), l'Oscillation Arctique (AO) et l'Oscillation de l'Océan Arctique (AOO, Proshutinsky & Johnson 1997, Carroll et al. 2011a) : ces indices traduisent des oscillations cycliques entre différentes phases à l'échelle décennale. Ces oscillations peuvent influencer les conditions environnementales locales et cette influence climatique peut être observée sur les communautés benthiques (Carroll et al. 2011a). L'indice AOO a été proposé par Proshutinsky and Johnson (1997) pour mesurer l'intensité et le sens de la circulation des vents dans l'Océan Arctique. Dans l'Archipel du Svalbard, l'oscillation traduite par l'indice AOO semble être un régulateur majeur des processus écosystémiques : Carroll et al. (2011a) ont montré une corrélation positive entre cet indice et les anomalies de croissance (SGI) dans la coquille des bivalves *Serripes groenlandicus* dans de nombreux sites atour de l'Archipel. Dans notre étude, une corrélation positive entre le SGI dans les coquilles d'*A. moerchi* et l'AOO a été également observée dans le site du Kongsfjorden, confirmant que l'oscillation traduite par l'AOO a une influence sur les communautés benthiques au Svalbard. Par contraste, cet indice n'est pas significativement corrélé avec le SGI d'*A. moerchi* au Young Sound. En revanche, la significativité des corrélations négatives avec le NAO et l'AO pourrait traduire une influence de ces oscillations atmosphériques sur l'écosystème du fjord arctique du Young Sound. Par ailleurs, des

anomalies de croissance positives ont été observées dans les populations de deux sites dans la partie récente de la coquille, à partir d'environ 2005 pour le Young Sound et d'environ 2000 au Kongsfjorden, où la tendance à l'augmentation de la valeur du SGI est plus nette. Ces anomalies de croissance positives pourraient traduire des plus grands apports en nourriture dans la période récente. Tenant compte du fait que le couvert de glace a diminué dans les deux sites dans les dernières années (avec une baisse particulièrement nette au Kongsfjorden), il est possible d'envisager que ce phénomène cause une augmentation de la durée de la saison productive et donc potentiellement des plus grands apports en nourriture aux organismes benthiques. Ce lien potentiel entre diminution du couvert de glace et anomalies de croissance dans la coquille des bivalves dans la période récente est particulièrement intéressant à explorer, surtout dans le contexte des changements climatiques en Arctique. Cependant, pour soutenir et tester cette hypothèse, il serait nécessaire de : a) utiliser plus d'individus pour obtenir des SGI (seulement 10 individus par site ont pu être utilisés dans cette étude) ; b) obtenir des SGI sur d'autres espèces de bivalves filtreurs dans les mêmes sites, et vérifier si des anomalies de croissance positives dans les années récentes sont également observées.

5. Conclusions

Les études réalisées en sclérochronologie et sclérochimie sur les bivalves du complexe *A. borealis* se sont focalisées principalement sur la composition en isotopes stables de l'oxygène comme indicateur de la salinité. Cette étude, faisant suite à celle de Gaillard (2016), a visé à explorer le potentiel de bioarchive pour l'espèce *A. moerchi* appartenant au complexe *borealis* (Petersen 2000). En étudiant deux populations de cette espèce dans un fjord arctique et un fjord sub-arctique, cette étude a permis de :

1) Corroborer l'hypothèse de la formation annuelle des stries de croissance chez cette espèce, avec une méthode de validation complémentaire à celle utilisée par Gaillard (2016) ;
2) Discuter le potentiel de certains ratios élémentaires, en particulier le Ba/Ca et Mg/Ca, comme indicateurs de l'environnement. Une calibration serait nécessaire pour la validation de ces indicateurs et pourrait être réalisée sur des individus

d'*A. moerchi* de 30-40 ans, dans des sites où les mesures de paramètres *in situ* sont disponibles pour une ou deux décennies ;

3) Montrer que les conditions environnementales contrastées des deux sites étudiés se traduisent dans des différences des patrons de croissance (performances de croissance et anomalies de croissance.

Chapitre 4. Potentiel des bivalves fossiles d'*Astarte moerchi* pour la paléoécologie

Résumé du chapitre 4

L'application des analyses sclérochimiques aux coquilles fossiles de bivalves a permis de retracer des dynamiques environnementales passées comme la paléotempérature et la paléosalinité. En particulier, l'analyse des ratios élémentaires a été appliquée à certaines espèces fossiles pour tester leur potentiel de bioarchives, par exemple sur les palourdes *Protothaca staminea* de l'Holocène, le bénitier *Tridacna gigas* du Miocène et les huîtres *Sokolowia buhsii* de l'Eocène. Les bivalves du genre *Astarte* sont communs dans les faunes du Pacifique Nord, de l'Océan Arctique et de l'Atlantique Nord, à la fois pour les individus actuels et pour les fossiles du Néogène. Les bivalves du complexe *Astarte borealis* ont une répartition large dans l'Océan Arctique et plusieurs études ont montré le potentiel de cette espèce comme bioarchive de dynamiques environnementales en utilisant l'isotopie de l'oxygène pour inférer des dynamiques de température et salinité. En revanche, à notre connaissance, des analyses géochimiques des ratios élémentaires n'ont jamais été réalisées à ce jour. Dans ce chapitre, la composition élémentaire des coquilles fossiles des bivalves *A. moerchi* appartenant au complexe *A. borealis* a été étudiée, dans l'objectif de tester le potentiel de cette espèce pour la reconstruction des paléoenvironnements arctiques. L'analyse a été réalisée sur des spécimens fossiles d'*A. moerchi* de l'Holocène récoltés dans le site arctique du Young Sound (nord-est du Groenland), rattachées à des gisements datant d'il y a environ 8000-9000 ans. Cette étude a permis de montrer que l'analyse des ratios élémentaires par laser à couplage inductif (LA-ICP-MS) peut être appliquée à des spécimens fossiles d'*A. moerchi.* En considérant que les dynamiques élémentaires dans les biocarbonates d'*A. moerchi* puissent être liées à des facteurs environnementaux (hypothèse des « blooms » phytoplanctoniques pour les pics de Ba/Ca et des baisses de salinité pour la dynamique cyclique du Mg/Ca), l'ensemble de ces résultats suggèrent que les conditions environnementales dans lesquelles ces bivalves vivaient il y a environ 8000-9000 ans sont similaires à celles d'aujourd'hui au Young Sound. Suite à la calibration de ces indicateurs sur les spécimens actuels, cette technique pourra être appliquée aux spécimens fossiles dans l'objectif de reconstruire des dynamiques environnementales. En particulier, la possibilité de reconstruire les interactions biotiques entre producteurs primaires et consommateurs benthiques, qui pourraient être révélées par les dynamiques de Ba/Ca dans les biocarbonates, nous semble particulièrement féconde pour les études paléoécologiques.

1. Introduction

L'analyse géochimique des coquilles des bivalves, en raison de la croissance qui se fait par dépôt successif de biocarbonates, permet l'utilisation de ces organismes comme bioarchives des environnements actuels et fossiles. L'application des analyses géochimiques aux coquilles de bivalves permet d'acquérir des informations à différentes échelles temporelles. Etudiant les bivalves actuels, les dynamiques environnementales récentes peuvent être reconstruite avec des résolutions temporelles variables selon la longévité du modèle biologique, allant des espèces à durée de vie courte et forte croissance comme *Pecten maximus* (maximum 12 ans, Chauvaud et al. 2005) des espèces à durée de vie plus longue comme *Tridacna gigas* (maximum 100 ans, Elliot et al. 2009), jusqu'à *Arctica islandica*, bivalve à très faible croissance qui peut atteindre l'âge de 500 ans (Schone et al. 2005, Schone et al. 2011). Aussi, en récoltant des échantillons de coquilles d'individus morts dont la date de prélèvement est connue, il est possible de couvrir une période plus longue même si l'on travaille sur des espèces à durée de vie relativement courte comme *Serripes groenlandicus* (30 ans, Carroll et al. 2009). En outre, avec des techniques de « crossdating » développées pour la dendrochronologie il est possible de comparer des patrons de croissance entre les spécimens, ce qui peut permettre d'assigner une datation pour les individus dont la date de mort est inconnue et étendre ainsi les chronologies jusqu'à plusieurs siècles (Schone et al. 2005, Black 2009, Wanamaker et al. 2011). Les coquilles dans les collections des musées ou celles dans des sites archéologiques (amas coquillers) peuvent également apporter des informations sur les conditions environnementales à l'échelle de l'histoire et de la préhistoire humaine (Carell et al. 1987, Klunder et al. 2008). Enfin, les coquilles de bivalves fossiles, relativement bien conservées dans la documentation fossile à partir du Crétacée (Freitas et al. 2006), peuvent être utilisées comme archives de paramètres environnementaux passés (Jones & Allmon 1995, Bice et al. 1996, Hendry et al. 2001, Ivany et al. 2004, Kim et al. 2016).

L'application des analyses sclérochimiques aux coquilles fossiles de bivalves a permis de retracer des dynamiques environnementales passées comme la paléotempérature (Khim et al. 2001), la paléosalinité (Ingram et al. 1996) ou des

phénomènes d'upwelling (Jones & Allmon 1995). En particulier, l'analyse des ratios élémentaires a été appliquée à certaines espèces fossiles pour tester leur potentiel de bioarchives : les palourdes *Protothaca staminea* de l'Holocène en Californie (Takesue & Van Geen 2004), le bénitier *Tridacna gigas* du Miocène en Indonesie (Batenburg et al. 2011) et les huîtres *Sokolowia buhsii* de l'Eocène en Asie centrale (Bougeois et al. 2014).

Les bivalves du genre *Astarte* sont communs dans les faunes du Pacifique Nord, de l'Océan Arctique et de l'Atlantique Nord, à la fois pour les individus actuels et pour les fossiles du Néogène (Marincovich et al. 2002). L'individu d'*Astarte* le plus ancien remonte au Jurassique et le genre est devenu cosmopolite au début du Crétacé (Marincovich et al. 2002). Les bivalves du complexe *Astarte borealis* ont une répartition large dans l'Océan Arctique (Gusev & Rudinskaya 2014) et plusieurs études ont montré le potentiel de cette espèce comme bioarchive de dynamiques environnementales (Mueller-Lupp et al. 2003, Torres et al. 2011, Gaillard 2016). Dans un site à l'est du Groenland, Israelson et al. (1994) ont étudié la composition en oxygène sur des spécimens fossiles du Quaternaire et sur des spécimens de populations actuelles (dans leur article ils parlent de « *Tridonta borealis* », qui correspond à une nomenclature anciennement utilisée pour *Astarte borealis*) : les auteurs concluent que ce genre d'étude permet d'inférer la température et la salinité et donc reconstruire les patrons de circulation océanique passés. Par ailleurs, l'analyse isotopique de l'oxygène des fossiles d'*Astarte borealis* (datant d'il y a environ 123500 ans) a permis à Khim et al. (2001) de reconstruire les paléotempératures dans le détroit de Béring dans la dernière période interglaciaire.

Si des études isotopiques ont été menées sur cette espèce, à notre connaissance des analyses géochimiques des ratios élémentaires n'ont jamais été réalisées à ce jour. Dans ce chapitre, la composition élémentaire des coquilles fossiles des bivalves *A. moerchi* appartenant au complexe *A. borealis* (Petersen 2000) a été étudiée, dans l'objectif général de tester le potentiel de cette espèce pour la reconstruction des paléoenvironnements arctiques. Des fossiles d'*A. moerchi* de l'Holocène récoltés dans le site arctique du Young Sound (nord-est du Groenland) seraient rattachées à des gisements datant d'il y a environ 8000-9000 ans (Svend Funder, communication

personnelle). Dans ce contexte, les objectifs spécifiques de cette étude exploratoire ont été de :

1) Tester si l'analyse des ratios élémentaires par laser à couplage inductif (LA-ICP-MS) peut être appliquée à des spécimens fossiles d'*A. moerchi*, et si la lecture des stries sur la couche externe rend possible le recalage temporel ;

2) Comparer les dynamiques des ratios élémentaires dans les coquilles fossiles (notamment Ba/Ca, Mg/Ca et Sr/Ca) à celles obtenues dans les spécimens d'*A. moerchi* actuels (chapitre 3), et discuter ainsi le potentiel de ce bivalve pour retracer des paléoenvironnements en Arctique.

2. Matériel et méthodes

Nous avons prélevé les coquilles fossiles d'*A. moerchi* dans le fjord du Young Sound, nord-est du Groenland, en bordure de la rivière Zackenberg, à environ 20 m au-dessus du niveau de la mer (74°27.93'N 20°37.21'W), sur un site préalablement connu des collègues danois (Mikael Sejr, communication personnelle). Sur les 15 spécimens échantillonnés, nous avons sélectionné les valves les mieux conservées, qui ont été nettoyées à l'eau distillée puis séchées à l'air libre avant les préparations pour la sclérochronologie et la sclérochimie.

Les méthodes utilisées sont identiques à celles détaillées dans le chapitre 3 de cette thèse sur la plateforme de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR/ISMER). Pour résumer, après enrobage dans la résine, la coupe à la tronçonneuse de précision a été réalisée selon l'axe de croissance maximale. Pour les préparations de sclérochronologie, les deux techniques des lames minces et des empreintes sur feuille d'acétate (chapitre 3) ont été essayées. Les images ont été obtenues avec un microscope optique (Keyence VH-Z100R, logiciel VHX Digital Microscope multiscan, grossissement x100). Les images ont été traitées (modification du contraste et de la luminosité, correction des niveaux) pour optimiser la lecture des stries de croissance avec le logiciel GIMP (GIMP Team 2014). Les largeurs d'incréments ont été mesurés avec le logiciel ImageJ (Abramoff et al. 2004).

Pour l'analyse sclérochimique, nous avons préparé des sections plus épaisses de coquilles (environ 1 mm), comme décrit dans le chapitre précédent. Les profils en éléments trace ont été obtenus sur 4 coquilles fossiles par analyse de spectrométrie à plasma à couplage inductif (« Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry », LA-ICP-MS) ; les résultats sont montrés pour les 2 échantillons où les stries étaient les mieux lisibles dans la couche externe. L'ablation est réalisée sur la couche externe des sections de coquille selon un tracé parallèle au bord de la coquille. La vitesse d'avancement du laser est de 20 μm s^{-1} ; la sortie du laser a été réglée à 100% et le diamètre du spot à 65 μm. Les signaux ont été analysés pour plusieurs éléments : ^{7}Li, ^{11}B, ^{24}Mg, ^{42}Ca, ^{43}Ca, ^{55}Mn, ^{57}Fe, ^{88}Sr, ^{95}Mo, ^{137}Ba, ^{138}Ba, ^{202}Hg, ^{208}Pb, et ^{238}U ; le ^{43}Ca a été utilisé pour normaliser les autres éléments. Comme pour les bivalves actuels (ch. 3), nous

avons choisi de présenter les résultats seulement pour le ^{138}Ba, ^{24}Mg et ^{88}Sr. Trois standards ont été mesurés avant chaque analyse, afin d'avoir une calibration pour convertir le signal obtenu d'une valeur en coups à des concentrations d'éléments. Ces concentrations sont ensuite converties en ratios molaires en assumant un pourcentage de $CaCO_3$ à 100%. Les stries de croissance visibles ont été comptées et le recalage temporel a été réalisé avec la même méthode décrite dans le chapitre 3. Pour une meilleure visualisation des pics, la moyenne mobile a été représentée avec le logiciel R pour l'analyse statistique (R Core Team 2014).

3. Résultats

Malgré divers niveaux d'érosion dans les 15 individus fossiles échantillonnés, il est possible de lire les stries sur la couche externe dans les images obtenues sur lames minces des spécimens d'*A. moerchi*, comme illustré dans la Fig. 33. 37 et 91 stries de croissances ont été comptées pour le spécimen FO62 et FO68 respectivement. En comparaison des individus d'*A. moerchi* des populations actuelles (chapitre 3), les stries sont aussi bien lisibles et la partie récente de la coquille pose les mêmes difficultés dues au resserrement des stries.

Les signaux du Ba/Ca (Fig. 34 et 35) présentent des dynamiques similaires à celles observées pour les individus actuels d'*A. moerchi* : la ligne de base est relativement stable (en particulier pour l'individu FO62) avec des pics abrupts, pouvant aller jusqu'à 68 μmol mol^{-1}. Dans les parties où les stries de croissance sont bien lisibles, les bases des pics correspondent aux stries de croissance. Comme observé pour les spécimens des populations actuelles, au cours de la vie d'un individu il peut y avoir des périodes où la ligne de base du Ba/Ca ne présente pas des pics.

Les valeurs du Mg/Ca (Fig. 34 et 35) présentent une dynamique cyclique, les baisses de concentrations correspondant relativement bien aux stries de croissance. Pour la coquille FO68, la gamme des valeurs du signal Mg/Ca s'échelonnent d'un minimum de 103 μmol mol^{-1} à un maximum de 2389 μmol mol^{-1}, alors que pour le spécimen FO62 elles fluctuent entre un minimum de 187 à un maximum de 4003 μmol mol-1. Dans le spécimen plus ancien (F068), nous observons une augmentation des concentrations de Mg/Ca très similaire à celle des spécimens d'*A. moerchi* actuels étudiés dans le chapitre 3.

Les signaux du Sr/Ca (Fig. 34 et 35) ne présentent pas de dynamique cyclique nette, même si les baisses de concentrations correspondent parfois aux stries de croissance. Les valeurs du signal pour le spécimen FO68 varient entre un minimum de 805 μmol mol^{-1} à un maximum de 3850 μmol mol^{-1}, et pour le spécimen FO62 entre un minimum de 1184 à un maximum de 2543 μmol mol^{-}1. Dans la coquille FO68, la ligne de base est moins stable et le signal est plus variable par rapport à FO62.

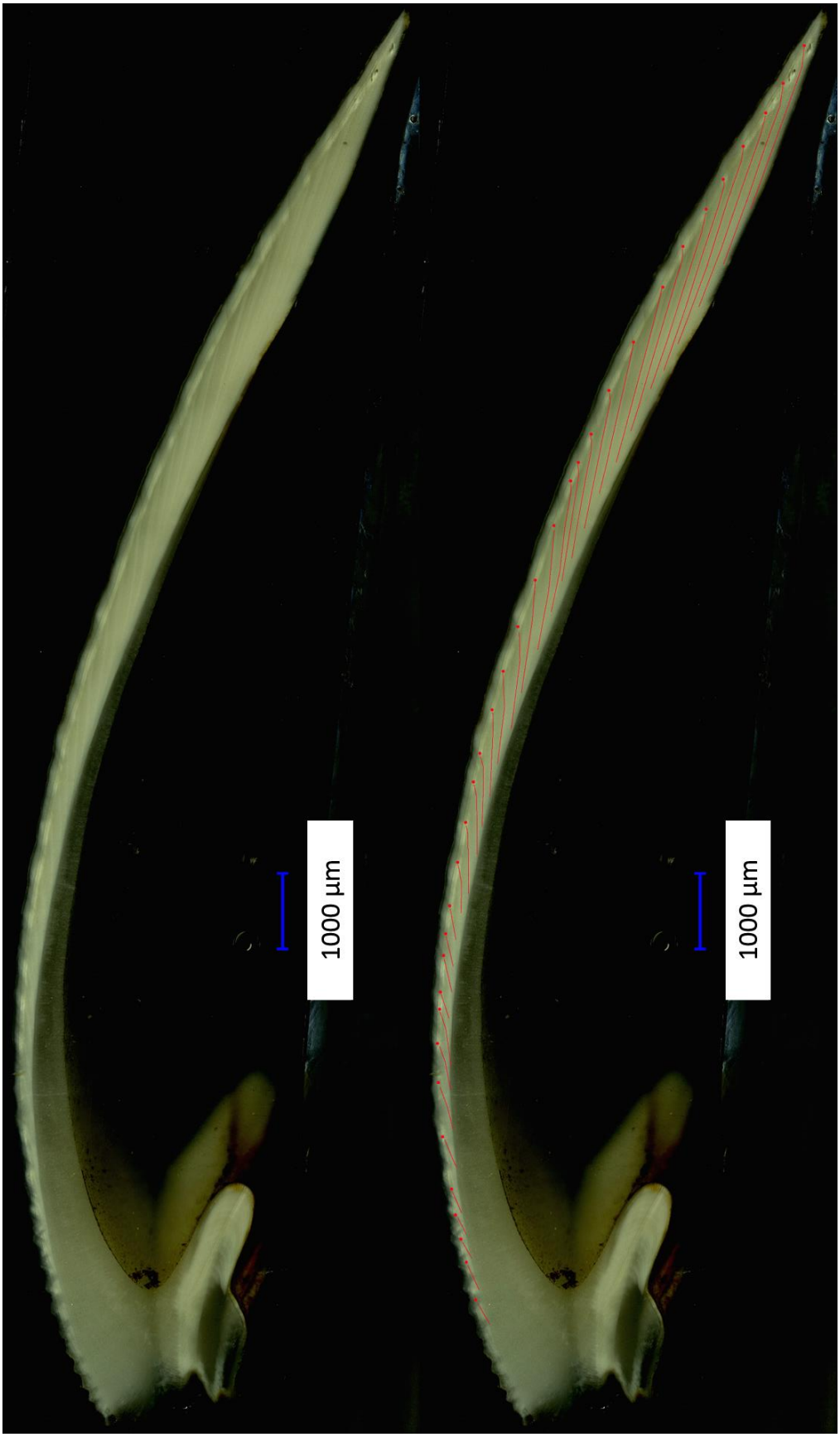

Figure 33. Image obtenue sur lame mince pour un spécimen d'*A. moerchi* fossile (FO62). En haut, l'image obtenue au microscope ; en bas, la même image avec le comptage des stries. L'image a été prise après l'ablation laser, dont on peut voir le tracé parallèle au bord de la coquille.
Figure 33. Image obtained on thin shell section for an *A. moerchi* fossil specimen (FO62). At the top, the image obtained with microscope; at the bottom, the same image with growth lines counting. The image has been taken after laser ablation, the mark is parallel to shell border.

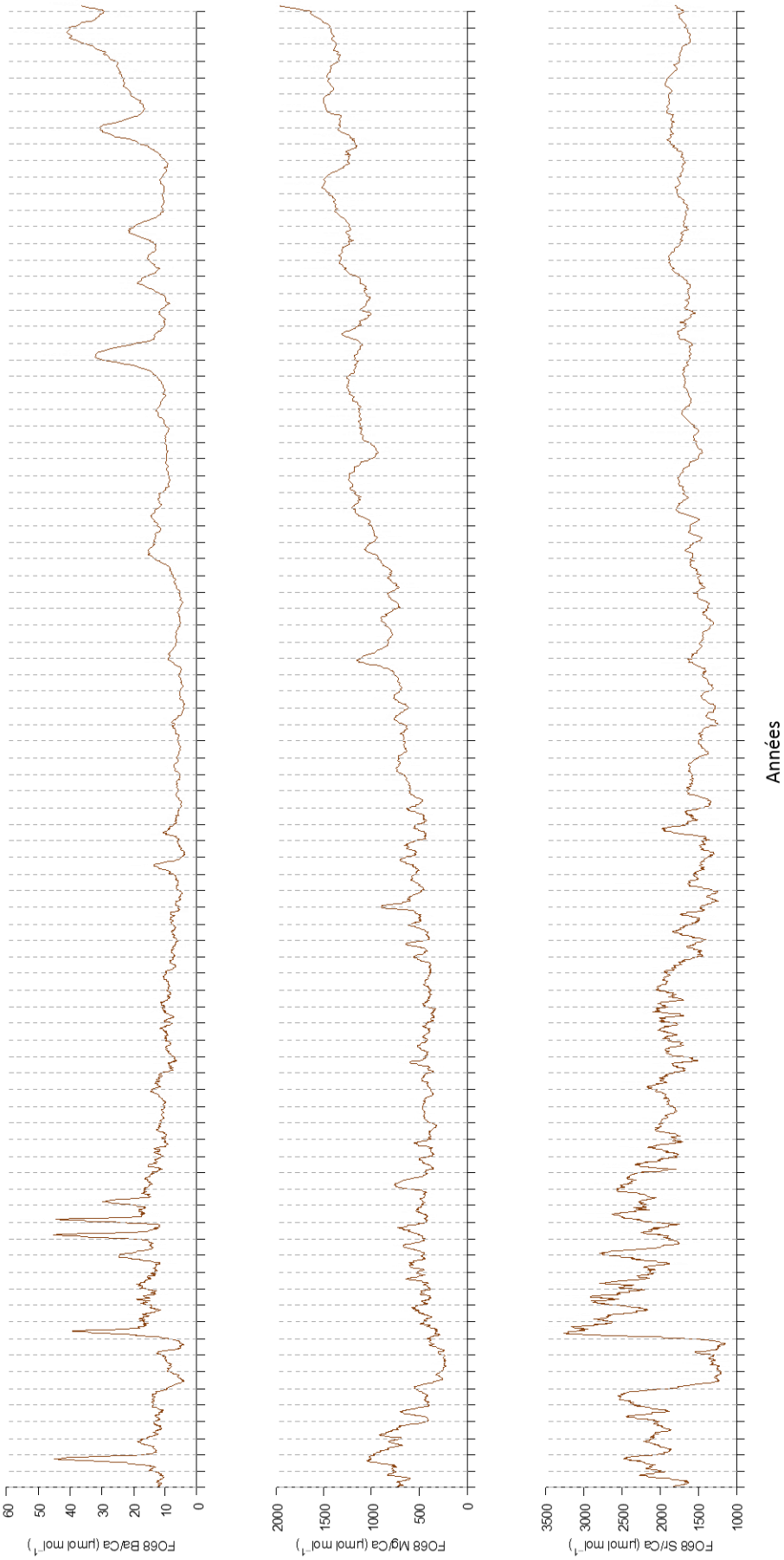

Figure 34. Profils en Ba/Ca, Mg/Ca et Sr/Ca pour une coquille d'*A. moerchi* fossile du Young Sound (FO68)
Figure 34. Profiles of Ba/Ca, Mg/Ca and Sr/Ca for a fossil shell of *A. moerchi* from Young Sound (FO68)

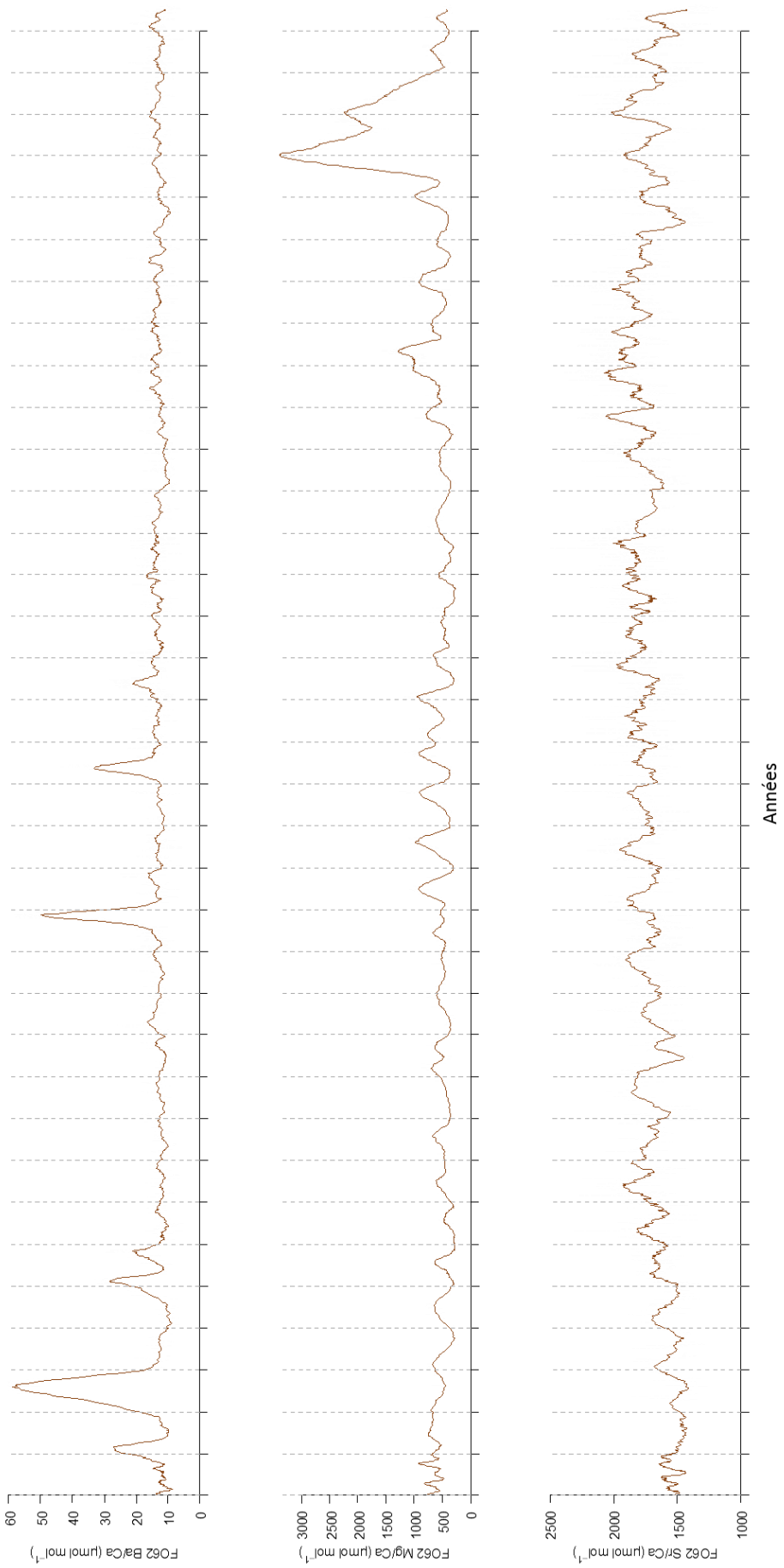

Figure 35. Profils en Ba/Ca, Mg/Ca et Sr/Ca pour une coquille d'*A. moerchi* fossile du Young Sound (FO62)
Figure 35. Profiles of Ba/Ca, Mg/Ca and Sr/Ca for a fossil shell of *A. moerchi* from Young Sound (FO62)

4. Discussion

Les résultats obtenus dans cette étude montrent qu'à la fois la lecture des stries de croissance et l'analyses des ratios élémentaires sont possibles sur ces spécimens fossiles d'*A. moerchi*. En comparant les signaux obtenus sur ces coquilles et ceux obtenus pour les spécimens des populations actuelles du Young Sound (chapitre 3), il est possible de remarquer que les profils en Ba/Ca, Mg/Ca et Sr/Ca sont similaires. En effet, pour les trois ratios élémentaires, les signaux se situent dans la même gamme des valeurs pour les spécimens actuels et fossiles. Les coquilles en aragonite comme celle d'*A. moerchi* peuvent facilement s'altérer pendant la diagénèse, qui pourrait par exemple causer des augmentations des concentrations de Sr/Ca dans les coquilles fossiles par rapport aux actuelles (Marcano et al. 2015). Néanmoins, cela ne semble pas être le cas dans nos spécimens. Les dynamiques observées pour le Ba/Ca sont les mêmes que celles observées dans nombreuses espèces de bivalves actuels (Stecher et al. 1996, Gillikin et al. 2006, Barats et al. 2009, Thébault et al. 2009, Gaillard 2016) : une ligne de base relativement stable interrompue par des pics abrupts. Ayant corroborée l'hypothèse de la formation annuelle des stries de croissance (chapitre 3), il est possible de remarquer que pour les deux spécimens FO62 et FO68 ces pics de Ba/Ca ne sont pas présents avec une périodicité régulière. Dans le chapitre 3 nous avons avancé l'hypothèse que ces pics de Ba/Ca dans les biocarbonates des spécimens actuels d'*A. moerchi* seraient reliés aux efflorescences phytoplanctoniques : si cette hypothèse devait être confirmée par la calibration, ces genre d'étude pourrait permettre de faire des inférences sur les régimes de production primaire passés. Les signaux du Mg/Ca ont montrés de dynamiques cycliques : ce genre de patron a été également observé dans les biocarbonates d'autres bivalves (Toland et al. 2000, Hendry et al. 2001). La correspondance des baisses de Mg/Ca avec les stries de croissance suggère que l'incorporation de cet élément pourrait être liée à des évènements ayant une périodicité annuelle au Young Sound, à la fois aujourd'hui et il y a 8000-9000 ans. Nous avons proposé dans le chapitre 3, en appuyant le raisonnement sur la comparaison inter-site entre les populations actuelles du Kongsfjorden et du Young Sound, que les dynamiques du Mg/Ca dans les biocarbonates d'*A. moerchi* puissent être liées à des baisses de salinité en été : cette hypothèse reste néanmoins à tester à travers

une calibration. Le signal obtenu pour l'individu plus âgé FO68 (91 ans) suggère qu'une augmentation dans l'incorporation de cet élément soit liée à des effets ontogéniques, comme remarqué pour les individus actuels aussi chez d'autres bivalves (Schone et al. 2011). Les signaux du Sr/Ca, comme pour les spécimens actuels d'*A. moerchi*, présentent des dynamiques moins nettes que pour le Ba/Ca et le Mg/Ca, et sont ainsi difficiles à interpréter à partir des connaissances disponibles à ce jour.

En considérant que les dynamiques élémentaires dans les biocarbonates d'*A. moerchi* puissent être liées à des facteurs environnementaux (hypothèse des « blooms » phytoplanctoniques pour les pics de Ba/Ca et des baisses de salinité pour la dynamique cyclique du Mg/Ca), l'ensemble de ces résultats suggèrent que les conditions environnementales dans lesquelles ces bivalves vivaient il y a environ 8000-9000 ans sont similaires à celles d'aujourd'hui au Young Sound. L'Océan Arctique a connu plusieurs phases de glaciations et déglaciations qui ont affecté fortement les assemblages benthiques (Piepenburg 2005). Dans la région Arctique l' « Optimum Climatique de l'Holocène » (« Holocene Climate Optimum »), estimé autour d'il y a 10500-8200 ans, a été la période la plus chaude de l'Holocène interglaciaire : cette période est associée avec des hausses de température estimées de 1-3° par rapport aux température actuelles (Beierlein et al. 2015). Des coquilles fossiles d'*Arctica islandica* récoltées en proximité du Dicksonfjord dans l'Archipel du Svalbard ont permis à Beierlein et al. (2015) de montrer le potentiel de ces bivalves comme bioarchives du paléoclimat, en particulier pour l'étude de cette période de l' « Optimum Climatique de l'Holocène ». Cette période est particulièrement intéressante puisqu'elle pourrait présenter des conditions environnementales proches à celles qui sont prévues en Arctique pour les siècles à venir. Sur des coquilles fossiles d'*Astarte borealis*, l'analyse isotopique de l'oxygène a déjà servi pour reconstruire des patrons de circulation océanique passés (Israelson et al. 1994) et de reconstruire des paléotempératures (Khim et al. 2001). Dans le cas de notre étude, la datation des *A. moerchi* analysés est trop approximative, à ce jour, pour essayer des interprétions sur les environnements passés. Néanmoins, nos résultats ont montré que l'analyse des ratios élémentaires par laser à couplage inductif (LA-ICP-MS) peut être appliquée à des spécimens fossiles d'*A. moerchi*. Suite à la calibration des indicateurs (Ba/Ca, Mg/Ca) sur les spécimens actuels, cette technique pourra être appliquée aux

spécimens fossiles dans l'objectif de reconstruire des dynamiques environnementales. En particulier, la possibilité de reconstruire les interactions biotiques entre producteurs primaires et consommateurs benthiques, qui pourraient être révélées par les dynamiques de Ba/Ca dans les biocarbonates, nous semble particulièrement féconde pour les études paléoécologiques.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Résumé de la partie « Conclusion et perspectives »

Les résultats obtenus à travers le couplage entre les deux approches, synchronique (partie I) et diachronique (partie II), sont synthétisés et discutés de manière plus globale. Ces méthodes d'analyses apportent des résultats complémentaires, qui peuvent être intégrés dans le but de comprendre des processus écologiques liés aux organismes benthiques arctiques. Les raisons principales pour lesquelles les bivalves *Astarte* du complexe *borealis* représentent des modèles d'étude intéressants sont détaillées : la longévité, l'étendue de sa distribution géographique et bathymétrique, le potentiel pour la paléoécologie. Des perspectives pour l'utilisation ultérieure de ce modèle en écologie sont discutées, en particulier la nécessité de calibrer les indicateurs sur cette espèce et la possibilité d'étudier ces bivalves dans des fjords et dans d'autres écosystèmes marins arctiques. Pour conclure, une réflexion épistémologique sera amorcée sur la spécificité du modèle biologique d'étude des bivalves filtreurs. En opposition à une notion plus classique d' « organisme modèle » utilisée en biologie expérimentale, nous proposons que les bivalves filtreurs (ainsi que les arbres, les coraux et les algues corallines) appartiennent à une catégorie de modèles biologiques qu'on pourrait qualifier « *in situ* » et qui semble être spécifique à la discipline écologique.

Synthèse des résultats obtenus avec le couplage des deux approches

Les résultats principaux de la thèse, obtenus à travers le couplage de l'approche synchronique sur les tissus (partie I) et diachronique sur la coquille (partie II), peuvent être ainsi synthétisés :

1) À travers l'approche synchronique, il a été montré que les producteurs primaires benthiques (microphytobenthos et détritus macroalgal) contribuent au régime alimentaire d'*A. moerchi* dans les deux sites contrastés étudiés. Des résultats obtenus dans la littérature récente vont dans le même sens, mettant en évidence l'importance du microphytobenthos et des macroalgues comme sources de carbone pour les consommateurs benthiques dans les sites côtiers arctiques (Glud et al. 2002, McMeans et al. 2013, Renaud et al. 2015a, Gaillard 2016). Cela suggère que les scénarios actuels proposés pour l'évolution de ces écosystèmes, qui se focalisent sur les changements des dynamiques algues de glace/phytoplancton (Carroll & Carroll 2003, Kedra et al. 2015), sont limitées. Pour les milieux peu profonds (très étendus en Arctique au regard de la superficie des plateaux continentaux), les changements qui peuvent affecter les producteurs primaires benthiques, notamment l'augmentation de la turbidité et des apports d'eau douce, devraient être pris en compte dans ces scénarios (Karsten et al. 2012, Krause-Jensen & Duarte 2014, Gaillard 2016). Dans cette thèse, nous avons préféré l'expression plus précise « relation trophique entre producteurs primaires et consommateurs benthiques » à celle plus couramment utilisée (et plus concise) de « couplage pélagos-benthos ». Ce choix se montre d'autant plus pertinent que, dans les milieux peu profonds, les producteurs primaires qui représentent la source de nourriture pour les consommateurs benthiques ne sont pas forcément issus du « pélagos » mais peuvent également être benthiques. Cette matière organique d'origine benthique peut être rendue disponible pour les consommateurs à travers des phénomènes de remise en suspension ou d'advection horizontale (Grebmeier & Barry 1991).

2) L'étude sclérochronologique et sclérochimique de la coquille d'*A. moerchi* a permis de tester une condition préliminaire nécessaire pour l'utilisation de ce bivalve comme modèle biologique d'étude : la périodicité de formation des stries de croissance. Les études précédentes menées sur *Astarte* s'appuyaient sur l'hypothèse non testée de la formation annuelle des stries. Nos résultats s'ajoutent aux analyses de radiocarbone réalisées par Gaillard (2016) dans la confirmation de l'hypothèse de la formation annuelle des stries, montrant ainsi la longévité d'*A. moerchi* et l'intérêt de ce modèle biologique d'étude.
3) L'analyse géochimique menée sur la coquille d'*A. moerchi* dans cette thèse, vient s'ajouter à des études sclérochimiques menées sur le complexe *borealis* qui ont montré l'intérêt de ce bivalve pour les reconstructions environnementales (Mueller-Lupp et al. 2003, Muller-Lupp & Bauch 2005, Simstich et al. 2005, Torres et al. 2011, Gaillard 2016). Ces études se sont focalisées principalement sur la composition en isotopes stables de l'oxygène utilisées pour reconstruire les conditions hydrographiques et en particulier l'effet de dessalures, en mer de Laptev (Mueller-Lupp et al. 2003, Muller-Lupp & Bauch 2005), en mer de Kara (Simstich et al. 2005), dans le détroit de Béring (Khim et al. 2001) et dans un fjord de l'est du Groenland (Israelson et al. 1994). Gaillard (2016) a étudié le ratio élémentaire du Ba/Ca dans les coquilles d'*A. moerchi* dans la Baie de Baffin montrant l'intérêt potentiel de cet indicateur environnemental, considéré pour les bivalves comme l'un de plus prometteurs (Vihtakari 2014). Pour *A. moerchi,* il a été proposé dans cette thèse que les pics de Ba/Ca puissent être liés aux producteurs primaires ingérés. Il a été également suggéré que le ratio élémentaire Mg/Ca puisse être utilisé comme indicateur de la salinité. Néanmoins, une calibration est nécessaire pour tester ces indicateurs et pourrait être réalisée pour des individus jeunes (30-40 ans) dans des sites où l'on dispose de suivis de différents paramètres *in situ* (température, salinité, chlorophylle et turbidité), idéalement sur une ou deux décennies.
4) L'étude des incréments de croissance d'*A. moerchi* avec les outils de la sclérochronologie s'est révélée féconde pour acquérir des informations sur

l'environnement. Les performances de croissance pour les deux populations ont montré que, probablement en lien avec la température ou l'apport en nourriture, la population du fjord sub-arctique du Kongsfjorden se caractérise par une plus forte croissance coquillère par rapport à la population du fjord arctique du Young Sound. Par ailleurs, les anomalies de croissance (représentées dans le SGI, l'indice de croissance standardisé) peuvent présenter, selon les sites, des corrélations avec des oscillations climatiques ayant lieu à une échelle plus large (NAO, AO, AOO). Les anomalies de croissance positives observées dans la partie récente de la coquille, et en particulier au Kongsfjorden, pourraient traduire un changement dans la quantité ou la qualité des apports en nourriture, qu'on peut envisager comme étant reliés à la diminution du couvert de glace. Cependant, pour soutenir et tester cette hypothèse, il serait nécessaire d'obtenir des SGI pour plus d'individus d'*A. moerchi* et, idéalement, sur d'autres espèces de bivalves filtreurs dans les mêmes sites.

5) Suite à la calibration des indicateurs géochimiques (Ba/Ca, Mg/Ca) sur les organismes actuels, les coquilles fossiles d'*A. moerchi* pourront être utilisés pour acquérir des informations sur les paléoenvironnements.

L'application au modèle d'étude des bivalves filtreurs des approches synchronique et diachronique, telle qu'elles ont été présentée ici, est relativement peu courante dans la littérature. Cette thèse, ainsi que celle de Gaillard (2016), visent à montrer que la combinaison de ces approches à ce modèle biologique est heuristique dans le domaine de l'écologie marine, en particulier pour les écosystèmes arctiques. Par exemple, dans le chapitre 3, le raisonnement s'est appuyé sur les éléments acquis par l'approche synchronique dans la partie I, en réfléchissant sur la consommation d'*A. moerchi* en diatomées pour proposer des hypothèses pour l'interprétation des pics de Ba/Ca dans la coquille. Carroll et al. (2014) ont également couplé des méthodes de l'écologie trophique (composition isotopique en carbone et azote dans les tissus) et la sclérochronologie dans une étude sur le bivalve arctique *Ciliatocardium ciliatum*. Comparant différentes populations de cette espèce sur un gradient spatial autour du Front Polaire en Mer de Barents, ces auteurs ont mis en relation les taux de croissance et

les sources de nourriture des bivalves avec les conditions environnementales différentes sur ce gradient.

Avec Carroll et al. (2014), nous considérons que ces méthodes d'analyses apportent des résultats complémentaires, qui peuvent être intégrés afin d'étudier des processus écologiques liés aux organismes benthiques arctiques et dans la perspective plus générale de comprendre l'évolution de ces écosystèmes, confrontés à des changements climatiques accélérés. Dans cette thèse, l'approche trophique multi-marqueurs a permis de mettre en évidence la plasticité trophique d'*A. moerchi.* Cette plasticité laisse supposer que ces bivalves pourraient tolérer des changements de régime alimentaire dans leur environnement : cette hypothèse pourrait être confirmée avec une approche expérimentale, par exemple en testant différentes conditions de nourriture sur des individus issus des deux populations. L'approche diachronique sur la coquille a permis de mettre en évidence que les performances de croissance sont meilleures chez la population d'*A. moerchi* au Kongsfjorden que dans celle du Young Sound. Ces différences de croissance, constatées également entre populations benthiques de la même espèce dans des sites sub-arctiques et arctiques (Blicher et al. 2007, Sejr et al. 2009), sont probablement liées à la température de l'eau et aux apports de nourriture. En effet, ces deux facteurs semblent être plus favorables à la croissance des bivalves dans les sites sub-arctiques. À partir de cela, et raisonnant à partir de l'hypothèse d'un lien entre anomalies de croissance positives et diminution du couvert de glace, il est possible d'envisager qu'un changement de conditions lié au réchauffement pourrait, à l'avenir, être favorable à la croissance d'*A. moerchi* dans les sites arctiques. Cependant, inférer à partir de là des conséquences sur des dynamiques populationnelles est extrêmement difficile, tenant compte des interactions multiples et complexes qui rentrent en jeu dans un écosystème. En particulier, notre raisonnement s'est appuyé principalement sur les changements dans les conditions trophiques, mais la disponibilité en nourriture n'est pas le seul facteur qui règle les dynamiques de population : d'autres facteurs écologiques comme le recrutement ou des interactions inter-spécifiques devraient être pris en compte dans la perspective de comprendre les impacts des changements climatiques sur les communautés biotiques en Arctique.

Développement du modèle et perspectives

Cette étude a contribué à montrer que, pour plusieurs raisons, *A. moerchi* représente un modèle biologique pertinent pour l'étude des écosystèmes marins arctiques. Une des raisons principales réside dans sa longévité : ayant corroboré l'hypothèse de la formation annuelle des stries de croissance (Gaillard 2016 et cette étude), nous pouvons considérer comme valable l'estimation de Torres et al. (2011) qui indique, pour des bivalves du complexe *borealis* dans le détroit de Nares, que des individus peuvent atteindre l'âge de 150 ans. Ce modèle est donc particulièrement pertinent pour une approche diachronique visant à des reconstructions environnementales à long terme. Une deuxième raison réside dans la l'étendue de la distribution géographique (Arctique, Atlantique Nord et Pacifique Nord) et bathymétrique de ces bivalves, pouvant aller des faibles profondeurs comme les populations étudiées dans cette thèse au plus que 500 m de profondeur de la population étudiée par Gaillard (2016) en Baie de Baffin. En calibrant ce modèle, il est donc potentiellement possible d'obtenir des informations environnementales sur des écosystèmes marins contrastés. Aussi convient-il de souligner un troisième aspect intéressant de ce modèle : son potentiel pour la paléoécologie. En effet, la calibration du modèle sur les populations actuelles pourrait permettre de reconstruire des dynamiques environnementales passées à partir des coquilles fossiles d'*Astarte,* communs dans les faunes du Néogène (Marincovich et al. 2002). Aucun modèle d'étude n'étant parfait, l'acquisition d'informations sur des processus écologiques à travers cette espèce de bivalves peut présenter également des inconvénients, et notamment : la difficulté taxinomique dans l'identification des espèces au sein du complexe *borealis*, qui nécessite des études génétiques ou morphologiques (Chrpa 2013) ; la question de l'érosion de la coquille qui semble être spécifique aux *Astarte* et qui peut empêcher l'acquisition des informations pour le début de vie des individus ; la difficultés de lecture des stries dans la coquille pour les individus les plus âgés.

Des études par approche expérimentale pourraient permettre d'approfondir les connaissances sur la biologie de ces bivalves, notamment sur des aspects encore mal connus comme sa physiologie ou sa reproduction. Une étude sur *Astarte elliptica*

(Trutschler & Samtleben 1988) a montré que ces bivalves peuvent être maintenus en conditions expérimentales pendant trois mois : il ne serait donc pas impossible que cela puisse être réalisable pour les *Astarte* du complexe *borealis*. Des expériences pourraient être conçues afin de tester sur ces bivalves des hypothèses spécifiques, par exemple sur les réponses physiologiques de ces organismes à la température ou aux apports de nourriture. Ce genre d'expérience en condition contrôlées pourrait permettre d'éclairer les interprétations des résultats obtenus par l'étude des populations naturelles.

Dans cette thèse, seulement deux populations d'*A. moerchi* ont été comparées dans deux fjords contrastés et spatialement lointains : une prise en compte d'une échelle spatiale incluant plus de fjords en Arctique serait souhaitable. Par exemple, il serait possible de comprendre si les patrons biologiques que nous avons identifiés pour la population « sub-arctique » du Kongsfjorden sont les mêmes pour *A. moerchi* dans d'autres fjords de l'Archipel du Svalbard, à la fois sub-arctiques (côte ouest de l'Archipel) ou arctiques (côte nord de l'Archipel). Comme suggéré par Gaillard (2016), l'étude des bivalves du complexe *borealis* dans différents écosystèmes est une des applications les plus intéressantes de ce modèle pour la compréhension des processus écologiques en Arctique et en particulier la relation trophique entre producteurs primaires et consommateurs benthiques. En plus que dans les fjords, il serait possible d'étudier des populations d'*A. moerchi* dans d'autres écosystèmes arctiques comme par exemple les plateaux continentaux, les fronts polaires et les polynies.

Concernant l'approche synchronique « multi-marqueurs » telle qu'elle a été présentée dans cette thèse, il serait pertinent d'explorer d'autres techniques d'analyse permettant de mieux estimer la contribution des algues de glace comme sources pour les consommateurs benthiques. En effet, si la méthode de l'isotopie sur acides gras peut dans certains écosystèmes s'avérer efficace pour distinguer les producteurs pélagiques et sympagiques (Budge et al. 2008), dans d'autres cas la signature d'acides gras comme le 20:5ω3 n'est pas suffisamment spécifique aux algues de glace pour permettre une utilisation inéquivoque de ce biomarqueur. Dans notre étude, par exemple, ce biomarqueur a permis de distinguer les deux sources dans le site du Kongsfjorden mais pas dans le site du Young Sound. D'autres techniques d'analyse seraient donc à envisager afin d'identifier des marqueurs spécifiques aux algues de glaces, comme par

exemple le marqueur lipidique IP_{25} (« ice proxy », avec 25 atomes de carbone) ou la méthode H-print reposant sur l'utilisation de sept isomères de lipides isoprénoïdes fortement ramifiés (Brown & Belt 2012, Brown et al. 2014 ; voir également Gaillard (2016) pour une discussion de ces marqueurs).

Les bivalves filtreurs : des modèles biologiques « *in situ* »

Nous avons fait référence dans l'introduction à une notion très générale de modèle biologique d'étude, en entendant par là un organisme qui aurait une fonction d' « intermédiaire » pour un champ de connaissance dont l'accès nous est difficile (Bachelard 1979). Il peut être pertinent, en amenant plus loin la réflexion sur cette notion, de situer la manière dont les bivalves filtreurs sont utilisés comme modèles d'étude en écologie par rapport à l'utilisation qu'on fait, plus en général, des « organismes modèle » dans la discipline biologique.

La notion courante d' « organisme modèle » en biologie fait référence à un organisme que l'on maîtrise en conditions expérimentales. Gayon (2006) identifie dans l'aspect technique une des deux dimensions essentielles à cette notion : il s'agit d'organismes de laboratoire standardisés, tout particulièrement du point de vue de la constitution génétique. Néanmoins, une dimension épistémique est également essentielle à cette notion : un organisme modèle est un organisme « qui offre des perspectives de connaissance biologique qui vont au-delà de lui-même » (Gayon 2006). Par exemple, le poisson zèbre ou *Coenorhabditis elegans* sont de bons organismes modèles pour l'étude du développement, *Arabidopsis thaliana* est un bon modèle pour l'étude de la résistance des plantes au froid et à la sécheresse et *Escherichia coli* est un modèle pour le métabolisme bactérien (Gayon 2006). Il s'agit là d'exemples d' « organismes modèle » à la fois dans la dimension technique (maîtrise en expérimental, avec des niveaux différents de standardisation génétique) et épistémique (contribution de ces organismes pour la connaissance biologique « au-delà » d'eux-mêmes).

Il est donc possible de se demander si et en quelle manière cette notion s'applique aux bivalves filtreurs comme modèles en écologie. Une première remarque est assez

évidente : la dimension technique de la notion peut facilement être exclue, puisque ces organismes ne sont pas forcément maîtrisés en expérimental, ne sont aucunement *modelés* (façonnés, standardisés ; Gayon 2006). Certes il serait possible (et même souhaitable, comme suggéré plus haut) de faire des expériences en conditions contrôlés pour mieux comprendre la physiologie de ces organismes, mais la maîtrise expérimentale n'est certainement pas la raison pour laquelle ces bivalves sont choisis comme modèles d'étude. La réflexion sur l'aspect épistémique de la notion est plus délicate : les bivalves filtreurs nous offrent en effet des perspectives de connaissance « au-delà d'eux-mêmes », mais d'une façon assez spécifique. Comme dans le cas d'autres « bioarchives » – les arbres en milieu terrestre, les coraux et les algues corallines en milieu marin – on s'intéresse aux bivalves filtreurs dans l'objectif de comprendre quelque chose « au-delà d'eux-mêmes », en particulier d'acquérir des connaissances sur l'environnement (abiotique ou biotique) dans lequel ils ont vécu. Dans le cas de cette thèse, ils ont été utilisés pour éclairer (au sens d'obtenir des informations, faire des inférences ou soulever des hypothèses) des processus écologiques au sein des écosystèmes marins arctiques. L'interprétation des informations contenues dans ces bioarchives passe par la calibration des indicateurs ou « proxies », c'est-à-dire des variables dont la valeur est fonction des paramètres environnementaux. Dans cette thèse, cela a émergé dans la discussion des analyses des ratios élémentaires dans la coquille d'*A. moerchi.* En effet, pour utiliser un ratio élémentaire comme indicateur, il faut d'abord exclure que les « effets vitaux » (ex. ontogénèse, cycles de reproduction ; Vihtakari 2014) n'interviennent pas à confondre les informations environnementales. En utilisant une métaphore, il faut s'assurer que l'organisme ne nous « parle » pas plus de lui-même que d'autre chose (son environnement). Il faut également prendre en compte, lorsqu'on travaille sur différentes espèces, que les bivalves pourraient ne pas nous « parler » de l'environnement tous de la même manière : l'incorporation des éléments dans la coquille pourrait être spécifique pour une espèce donnée, donc raisonner par analogie à partir d'autres espèces de bivalves pourrait soulever des difficultés (Freitas et al. 2006).

Il nous semble que les bivalves filtreurs offrent des perspectives de connaissance de façon différente par rapport aux « organismes modèle » plus classiques en biologie expérimentale. Pour expliquer pourquoi, il peut être utile de prendre l'exemple de

Drosophila melanogaster. Etudiant cet organisme au début du XXème siècle, Thomas Morgan et collaborateurs découvrirent le phénomène du *crossing over* et construisirent à partir de là un modèle théorique pour l'interpréter : à partir de là, le modèle a été *généralisé* et appliqué à des organismes autres que la drosophile (Gayon 2006). La démarche épistémique consiste donc à étudier un organisme appartenant à un groupe taxinomique restreint, découvrir des propriétés biologiques sur cet organisme et ensuite généraliser ces connaissances à d'autres taxons. Dans le cas des bivalves, la démarche épistémique ne nous semble pas être la même, puisque le but de généralisation des connaissances à d'autres taxons à partir du modèle est absent. Il s'agit plutôt de comprendre, à travers un organisme, des processus relevant de l'environnement, abiotique ou biotique, dans lequel il a vécu. Pour l'étude du climat, les bioarchives (coraux, arbres, bivalves) sont particulièrement pertinents pour les informations concernant les paramètres abiotiques qu'ils permettent de reconstruire, par exemple la température (Masson-Delmotte 2011). Pour l'écologie, les interactions abiotiques et biotiques sont également intéressantes (dans notre cas, par exemple, la relation trophique entre producteurs primaires et consommateurs benthiques).

Pour conclure, puisque la dimension technique de la notion est absente et la dimension épistémique présente des spécificités, il ne nous semble pas correct d'utiliser pour le cas des bivalves filtreurs l'expression d'« organisme modèle » tel qu'elle est utilisée en biologie expérimentale. En revanche, les bivalves sont bien des modèles biologiques d'étude pour l'écologie, au sens général où il s'agit d'organismes qui peuvent remplir une fonction d' « intérmediaire » pour des champs qui nous sont difficilement accessibles et qui nous offrent des perspectives de connaissance « au-delà d'eux-mêmes ». Pour distinguer les modèles dans la recherche biologique et médicale, on parle de modèles *in vitro*, *ex vivo* (cultures cellulaires) ou *in vivo* (organismes vivants, les « organismes modèle » au sens classique). Pour prendre en compte la manière spécifique dans laquelle les bivalves (ainsi que les coraux, les algues corallines ou les arbres) remplissent une fonction de modèle en écologie, il pourrait être pertinent d'utiliser l'expression de « modèles biologiques *in situ* ». Cette catégorie particulière de modèles joue un rôle important en écologie, notamment pour l'étude de milieux difficiles d'accès. En Arctique, le modèle des bivalves filtreurs offre la possibilité

d'étudier des processus écologiques dans une perspective diachronique, représentant un outil essentiel pour connaître ces écosystèmes confrontés à des changements d'origine anthropique accélérés.

RÉFÉRENCES

Abramoff M, Magalhaes P, Ram S (2004) Image Processing with ImageJ. Biophotonics International 11:36-42

Allan EL, Ambrose ST, Richoux NB, Froneman PW (2010) Determining spatial changes in the diet of nearshore suspension-feeders along the South African coastline: Stable isotope and fatty acid signatures. Estuarine Coastal and Shelf Science 87:463-471

Ambrose WG, Carroll ML, Greenacre M, Thorrold SR, McMahon KW (2006) Variation in *Serripes groenlandicus* (Bivalvia) growth in a Norwegian high-Arctic fjord: evidence for local- and large-scale climatic forcing. Global Change Biology 12:1595-1607

Ambrose WG, Renaud PE, Locke WL, Cottier FR, Berge J, Carroll ML, Levin B, Ryan S (2012) Growth line deposition and variability in growth of two circumpolar bivalves (*Serripes groenlandicus* and *Clinocardium ciliatum*). Polar Biology 35:345-354

Anderson M, Gorley R, Clarke K (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth.

Arrigo KR, Perovich DK, Pickart RS, Brown ZW, van Dijken GL, Lowry KE, Mills MM, Palmer MA, Balch WM, Bahr F, Bates NR, Benitez-Nelson C, Bowler B, Brownlee E, Ehn JK, Frey KE, Garley R, Laney SR, Lubelczyk L, Mathis J, Matsuoka A, Mitchell BG, Moore GWK, Ortega-Retuerta E, Pal S, Polashenski CM, Reynolds RA, Schieber B, Sosik HM, Stephens M, Swift JH (2012) Massive Phytoplankton Blooms Under Arctic Sea Ice. Science 336:1408-1408

Arrigo KR, van Dijken G, Pabi S (2008) Impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production. Geophysical Research Letters 35

Attard K, Hancke K, Sejr M, Glud R (in revision) Benthic primary production and mineralization in a High Arctic fjord: in situ assessments by aquatic eddy covariance. Marine Ecology Progress Series

Bachelard S (1979) Quelques aspects des notions de modèle et de justification des modèles. Dans : Delattre P, Theillier M (eds) Elaboration et justification des modèles : applications en biologie. Maloine, Paris

Barats A, Amouroux D, Chauvaud L, Pecheyran C, Lorrain A, Thebault J, Church TM, Donard OFX (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 6:157-170

Barber B, Blake N (1981) Energy storage and utilization in relation to gametogenesis in *Argopecten irradians concentricus* (Say) Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 52:121-134

Barnathan G (2009) Non-methylene-interrupted fatty acids from marine invertebrates: Occurrence, characterization and biological properties. Biochimie 91:671-678

Bartsch I, Paar M, Fredriksen S, Wiencke C (2015) Changes in kelp forest biomass and depth distribution at Kongsfjorden (Spitsbergen) between 1996/98 and 2012-2014 reflect Arctic warming. European Journal of Phycology 50:105-105

Batenburg SJ, Reichart GJ, Jilbert T, Janse M, Wesselingh FP, Renema W (2011) Interannual climate variability in the Miocene: High resolution trace element and

stable isotope ratios in giant clams. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 306:75-81

Bec A, Perga M-E, Koussoroplis A, Bardoux G, Desvilettes C, Bourdier G, Mariotti A (2011) Assessing the reliability of fatty acid-specific stable isotope analysis for trophic studies. Methods in Ecology and Evolution 2:651-659

Beierlein L, Salvigsen O, Schone BR, Mackensen A, Brey T (2015) The seasonal water temperature cycle in the Arctic Dicksonfjord (Svalbard) during the Holocene Climate Optimum derived from subfossil *Arctica islandica* shells. Holocene 25:1197-1207

Bendtsen J, Gustafsson K, Rysgaard S, Vang T (2007) Physical conditions, dynamics and model simulations during the ice-free period of the Young Sound/Tyrolerfjord system. Dans : Rysgaard S, Glud RN (eds) Carbon cycling in Arctic marine ecosystems: Case study Young Sound. Meddelelser om Grønland Bioscience 58

Berge J, Renaud PE, Darnis G, Cottier F, Last K, Gabrielsen TM, Johnsen G, Seuthe L, Weslawski JM, Leu E, Moline M, Nahrgang J, Søreide JE, Varpe Ø, Lønne OJ, Daase M, Falk-Petersen S (2015) In the dark: A review of ecosystem processes during the Arctic polar night. Progress in Oceanography 139:258-271

Beukema JJ, Knol E, Cadee GC (1985) Effects of temperature on the length of the annual growing-season in the tellinid bivalve *Macoma balthica* living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 90:129-144

Bhaskar JT, Tripathy SC, Sabu P, Laluraj CM, Rajan S (2016) Variation of phytoplankton assemblages of Kongsfjorden in early autumn 2012: a microscopic and pigment ratio-based assessment. Environmental Monitoring and Assessment 188

Bice KL, Arthur MA, Marincovich L (1996) Late Paleocene Arctic Ocean shallow-marine temperatures from mollusc stable isotopes. Paleoceanography 11:241-249

Birkely SR, Grahl-Nielsen O, Gulliksen B (2003) Temporal variations and anatomical distributions of fatty acids in the bivalve *Mya truncata*, L. 1758, from Isfjorden, Spitsbergen. Polar Biology 26:83-92

Black BA (2009) Climate-driven synchrony across tree, bivalve, and rockfish growth-increment chronologies of the northeast Pacific. Marine Ecology Progress Series 378:37-46

Bland J, Altman D (1997) Cronbach's alpha. British Medical Journal 314:572

Blicher ME, Rysgaard S, Sejr MK (2007) Growth and production of sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in a high-Arctic fjord, and growth along a climatic gradient (64 to 77 degrees N). Marine Ecology Progress Series 346:314-314

Bligh E, Dyer W (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. Canadian Journal of Biochemistry and Physiology 37:911-917

Bougeois L, de Rafelis M, Reichart GJ, de Nooijer LJ, Nicollin F, Dupont-Nivet G (2014) A high resolution study of trace elements and stable isotopes in oyster shells to estimate Central Asian Middle Eocene seasonality. Chem Geol 363:200-212

Brey T (2001) Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook. http://www.thomas-brey.de/science/virtualhandbook.

Brockington S, Clarke A (2001) The relative influence of temperature and food on the metabolism of a marine invertebrate. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 258:87-99

Brown TA, Belt ST (2012) Identification of the sea ice diatom biomarker IP25 in Arctic benthic macrofauna: direct evidence for a sea ice diatom diet in Arctic heterotrophs. Polar Biology 35:131-137

Brown TA, Yurkowski DJ, Ferguson SH, Alexander C, Belt ST (2014) H-Print: a new chemical fingerprinting approach for distinguishing primary production sources in Arctic ecosystems. Environmental Chemistry Letters 12:387-392

Buchholz C, Wiencke C (2015) Working on a baseline for the Kongsfjorden food web: production and properties of macroalgal particulate organic matter (POM). Polar Biology

Budge SM, Iverson SJ, Koopman HN (2006) Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: A primer on analysis and interpretation. Marine Mammal Science 22:759-801

Budge SM, Wooller MJ, Springer AM, Iverson SJ, McRoy CP, Divoky GJ (2008) Tracing carbon flow in an arctic marine food web using fatty acid-stable isotope analysis. Oecologia 157:117-129

Cabanellas-Reboredo M, Deudero S, Blanco A (2009) Stable-isotope signatures (delta c-13 and delta n-15) of different tissues of *Pinna nobilis* Linnaeus, 1758 (Bivalvia): Isotopic variations among tissues and between seasons. Journal of Molluscan Studies 75:343-349

Campana SE (2001) Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. Journal of Fish Biology 59:197-242

Campana SE, Jones CM (1998) Radiocarbon from nuclear testing applied to age validation of black drum, *Pogonias cromis*. Fishery Bulletin 96:185-192

Canobbio E (2007) Atlas des pôles. Autrement, Paris

Carell B, Forberg S, Grundelius E, Henrikson L, Johnels A, Lindh U, Mutvei H, Olsson M, Svardstrom K, Westermark T (1987) Can mussel shells reveal environmental history? Ambio 16:2-10

Carroll ML, Ambrose WG, Levin BS, Locke WL, Henkes GA, Hop H, Renaud PE (2011a) Pan-Svalbard growth rate variability and environmental regulation in the Arctic bivalve *Serripes groenlandicus*. Journal of Marine Systems 88:239-251

Carroll ML, Ambrose WG, Levin BS, Ryan SK, Ratner AR, Henkes GA, Greenacre MJ (2011b) Climatic regulation of *Clinocardium ciliatum* (Bivalvia) growth in the northwestern Barents Sea. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 302:10-20

Carroll ML, Ambrose WG, Locke V WL, Ryan SK, Johnson BJ (2014) Bivalve growth rate and isotopic variability across the Barents Sea Polar Front. Journal of Marine Systems 130:167-180

Carroll ML, Carroll J (2003) The Arctic seas. Dans : Black KD, Shimmield GB (eds) Biogeochemistry of Marine Systems. Blackwell Publishing Ltd

Carroll ML, Johnson BJ, Henkes GA, McMahon KW, Voronkov A, Ambrose WG, Denisenko SG (2009) Bivalves as indicators of environmental variation and potential anthropogenic impacts in the southern Barents Sea. Marine Pollution Bulletin 59:193-206

Chauvaud L, Lorrain A, Dunbar RB, Paulet YM, Thouzeau G, Jean F, Guarini JM, Mucciarone D (2005) Shell of the Great Scallop *Pecten maximus* as a high-

frequency archive of paleoenvironmental changes. Geochemistry Geophysics Geosystems 6
Chrpa ME (2013) Morphology of *Astarte borealis* (mollusca: Bivalvia) of Camden Bay, Northern Alaska Florida Atlantic University
Clarke A (1988) Seasonality in the Antarctic marine environment. Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology 90:461-473
Clarke A, Harris CM (2003) Polar marine ecosystems: major threats and future change. Environmental Conservation 30:1-25
Clarke K, Gorley R (2006) PRIMER v6: user manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth
Clarke KR (1993) Nonparametric multivariate analyses of changes in community structure. Australian Journal of Ecology 18:117-143
Collins RA, Cruickshank RH (2013) The seven deadly sins of DNA barcoding. Molecular Ecology Resources 13:969-975
Comiso JC, Parkinson CL, Gersten R, Stock L (2008) Accelerated decline in the Arctic Sea ice cover. Geophysical Research Letters 35
Cottier FR, Nilsen F, Inall ME, Gerland S, Tverberg V, Svendsen H (2007) Wintertime warming of an Arctic shelf in response to large-scale atmospheric circulation. Geophysical Research Letters 34
Crockett EL (2008) The cold but not hard fats in ectotherms: consequences of lipid restructuring on susceptibility of biological membranes to peroxidation, a review. Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology 178:795-809
Dalsgaard J, St John M, Kattner G, Muller-Navarra D, Hagen W (2003) Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. Advances in Marine Biology, Vol 46 46:225-340
Dang C, de Montaudouin X, Gam M, Paroissin C, Bru N, Caill-Milly N (2010) The Manila clam population in Arcachon Bay (SW France): Can it be kept sustainable? Journal of Sea Research 63:108-118
Davenport CB (1938) Growth lines in fossil pectens as indicators of past climates. Journal of Paleontology 12:514-515
De Saussure F (1967) Cours de linguistique générale. Grande Bibliothèque Payot, Paris
Dekker R, Beukema JJ (1999) Relations of summer and winter temperatures with dynamics and growth of two bivalves, *Tellina tenuis* and *Abra tenuis*, on the northern edge of their intertidal distribution. Journal of Sea Research 42:207-220
del Rio CM, Wolf N, Carleton SA, Gannes LZ (2009) Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. Biological Reviews 84:91-111
DeNiro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochimica Et Cosmochimica Acta 45:341-351
Dettman DL, Flessa KW, Roopnarine PD, Schone BR, Goodwin DH (2004) The use of oxygen isotope variation in shells of estuarine mollusks as a quantitative record of seasonal and annual Colorado River discharge. Geochimica Et Cosmochimica Acta 68:1253-1263
Dodd JR (1965) Environmental control of strontium and magnesium in *Mytilus*. Geochimica Et Cosmochimica Acta 29
Duarte CM, Agusti S, Wassmann P, Arrieta JM, Alcaraz M, Coello A, Marba N, Hendriks IE, Holding J, Garcia-Zarandona I, Kritzberg E, Vaque D (2012) Tipping elements in the Arctic marine ecosystem. Ambio 41:44-55

Dunbar MJ (1953) Arctic and Subarctic Marine Ecology: Immediate Problems Arctic 6:75-90

Dunbar MJ (1968) Ecological Development in Polar Regions. A study in evolution. Prentice-Hall, Inc.

Dunton KH, Goodall JL, Schonberg SV, Grebmeier JM, Maidment DR (2005) Multi-decadal synthesis of benthic-pelagic coupling in the western arctic: Role of cross-shelf advective processes. Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography 52:3462-3477

Elliot M, deMenocal PB, Linsley BK, Howe SS (2003) Environmental controls on the stable isotopic composition of *Mercenaria mercenaria*: Potential application to paleoenvironmental studies. Geochemistry Geophysics Geosystems 4

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. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 280:132-142

Epstein S, Buchsbaum R, Lowenstam HA, Urey HC (1953) Revised carbonate-water isotopic temperature scale. Geological Society of America Bulletin 64:1315-1325

Ezgeta-Balic D, Najdek M, Peharda M, Blazina M (2012) Seasonal fatty acid profile analysis to trace origin of food sources of four commercially important bivalves. Aquaculture 334:89-100

Farkas T (1979) Adaptation of fatty-acid compositions to temperature - Study on planktonic crustaceans. Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology 64:71-76

Fisher NS, Guillard RRL, Bankston DC (1991) The accumulation of Barium by marine-phytoplankton grown in culture. Journal of Marine Research 49:339-354

Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse Metazoan invertebrates. Molecular marine biology and biotechnology 3:294-299

France RL, Peters RH (1997) Ecosystem differences in the trophic enrichment of C-13 in aquatic food webs. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54:1255-1258

Fredriksen S (2003) Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope (delta C-13 and delta N-15) analysis. Marine Ecology Progress Series 260:71-81

Freitas PS, Clarke LJ, Kennedy H, Richardson CA, 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*. Geochimica Et Cosmochimica Acta 70:5119-5133

Frenot Y (2007) Régions polaires : quels enjeux ? Le Pommier, Paris

Fry B (2006) Stable Isotope Ecology. Springer

Gaillard B (2016) Use of filter-feeding bivalves to monitor pelagic-benthic coupling in Arctic. Université du Québec à Rimouski,

Gaillard B, Meziane T, Tremblay R, Archambault P, Blicher M, Chauvaud L, Rysgaard S, Olivier F (in revision) Trophic resources of the bivalve *Astarte elliptica* in a subarctic fjord: a multi-biomarkers approach. Marine Ecology Progress Series

Gaillard B, Meziane T, Tremblay R, Archambault P, Layton KKS, Martel AL, Olivier F (2015) Dietary tracers in *Bathyarca glacialis* from contrasting trophic regions in the Canadian Arctic. Marine Ecology Progress Series 536:175-186

Gannes L, O'Brien D, Martínez del Rio C (1997) Stable Isotopes in Animal Ecology: Assumptions, Caveats, and a Call for More Laboratory Experiments. Ecology 78:1271-1276

Gayon J (2006) Les organismes modèles en biologie et en médecine. Dans : Gachelin G (ed) Les organismes modèles dans la recherche médicale. Presses Universitaires de France

Gerland S, Renner AHH (2007) Sea-ice mass-balance monitoring in an Arctic fjord. Dans : Sharp M (ed) Annals of Glaciology, Vol 46, 2007, Book 46

Gienapp P, Teplitsky C, Alho JS, Mills JA, Merila J (2008) Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. Molecular Ecology 17:167-178

Gillikin DP, Dehairs F, Lorrain A, Steenmans D, Baeyens W, Andre L (2006) Barium uptake into the shells of the common mussel (*Mytilus edulis*) and the potential for estuarine paleo-chemistry reconstruction. Geochimica Et Cosmochimica Acta 70:395-407

Gillikin DP, Lorrain A, Paulet YM, Andre L, Dehairs F (2008) Synchronous barium peaks in high-resolution profiles of calcite and aragonite marine bivalve shells. Geo-Marine Letters 28:351-358

GIMP Team (2014) GNU Image Manipulation Program 2.8.10, http://gimp.org.

Gladyshev MI, Sushchik NN, Kalachova GS, Makhutova ON (2012) Stable Isotope Composition of Fatty Acids in Organisms of Different Trophic Levels in the Yenisei River. PloS One 7

Gladyshev MI, Sushchik NN, Makhutova ON, Kalachova GS (2014) Trophic fractionation of isotope composition of polyunsaturated fatty acids in the trophic chain of a river ecosystem. Doklady Biochemistry and Biophysics 454:4-5

Glud R, Rysgaard S, Kühl M, Hansen J (2007) The sea ice in Young Sound: Implications for carbon cycling. Dans : Rysgaard S, Glud R (eds) Carbon cycling in Arctic marine ecosystems: Case study Young Sound. Meddelelser om Grønland Bioscience 58

Glud RN, Kuhl M, Wenzhofer F, Rysgaard S (2002) Benthic diatoms of a high Arctic fjord (Young Sound, NE Greenland): importance for ecosystem primary production. Marine Ecology Progress Series 238:15-29

Glud RN, Rysgaard S (2007) The annual organic carbon budget of Young Sound, NE Greenland. Dans : Glud RN, Rysgaard S (eds) Carbon cycling in Arctic marine ecosystems: Case study Young Sound. Meddelelser om Grønland Bioscience 58

Glud RN, Woelfel J, Karsten U, Kuhl M, Rysgaard S (2009) Benthic microalgal production in the Arctic: applied methods and status of the current database. Botanica Marina 52:559-571

Golubic S, Schneider J (1979) Carbonate dissolution. Dans : Trudinger P, Swaine D (eds) Biogeochemical cycling of mineral-forming elements. Elsevier, Amsterdam

Goodwin DH, Gillikin DP, Roopnarine PD (2013) Preliminary evaluation of potential stable isotope and trace element productivity proxies in the oyster *Crassostrea gigas*. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 373:88-97

Goodwin DH, Schone BR, Dettman DL (2003) Resolution and fidelity of oxygen isotopes as paleotemperature proxies in bivalve mollusk shells: Models and observations. Palaios 18:110-125

Gosling E (2003) Bivalve molluscs. Biology, Ecology and Culture. Fishing News Books, Blackwell Publishing

Gosselin M, Levasseur M, Wheeler PA, Horner RA, Booth BC (1997) New measurements of phytoplankton and ice algal production in the Arctic Ocean. Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography 44:1623

Gradinger RR, Bluhm BA, Hopcroft RR, Gebruk AV, Kosobokova K, Sirenko B, Weslawski JM (2010) Marine Life in the Arctic. Dans : McIntyre AD (ed) Life in the World's Oceans. Blackwell Publishing Ltd

Graeve M, Kattner G, Piepenburg D (1997) Lipids in Arctic benthos: Does the fatty acid and alcohol composition reflect feeding and trophic interactions? Polar Biology 18:53-61

Grebmeier JM, Barry JP (1991) The influence of oceanographic processes on pelagic-benthic coupling in polar regions: A benthic perspective. Journal of Marine Systems 2:495-518

Grebmeier JM, Overland JE, Moore SE, Farley EV, Carmack EC, Cooper LW, Frey KE, Helle JH, McLaughlin FA, McNutt SL (2006) A major ecosystem shift in the northern Bering Sea. Science 311:1461-1464

Grocke DR, Gillikin DP (2008) Advances in mollusc sclerochronology and sclerochemistry: tools for understanding climate and environment. Geo-Marine Letters 28:265-268

Grossman EL, Ku TL (1986) Oxygen and carbon isotope fractionation in biogenic aragonite - temperature effects. Chem Geol 59:59-74

Gusev AA, Rudinskaya LV (2014) Shell form, growth, and production of *Astarte borealis* (Schumacher, 1817) (Astartidae, Bivalvia) in the southeastern Baltic Sea. Oceanology 54:458-464

Hegseth EN (1998) Primary production of the northern Barents Sea. Polar Research 17:113-123

Hegseth EN, Tverberg V (2013) Effect of Atlantic water inflow on timing of the phytoplankton spring bloom in a high Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). Journal of Marine Systems 113:94-105

Heilmayer O, Honnen C, Jacob U, Chiantore M, Cattaneo-Vietti R, Brey T (2005) Temperature effects on summer growth rates in the Antarctic scallop, *Adamussium colbecki*. Polar Biology 28:523-527

Hendry JP, Perkins WT, Bane T (2001) Short-term environmental change in a Jurassic lagoon deduced from geochemical trends in aragonite bivalve shells. Geological Society of America Bulletin 113:790-798

Hobson KA, Fisk A, Karnovsky N, Holst M, Gagnon JM, Fortier M (2002) A stable isotope (delta C-13, delta N-15) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants. Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography 49:5131-5150

Hobson KA, Schell DM, Renouf D, Noseworthy E (1996) Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: Implications for dietary reconstructions involving marine mammals. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53:528-533

Hodal H, Falk-Petersen S, Hop H, Kristiansen S, Reigstad M (2012) Spring bloom dynamics in Kongsfjorden, Svalbard: nutrients, phytoplankton, protozoans and primary production. Polar Biology 35:191-203

Hop H, Pearson T, Hegseth EN, Kovacs KM, Wiencke C, Kwasniewski S, Eiane K, Mehlum F, Gulliksen B, Wlodarska-Kowalczuk M, Lydersen C, Weslawski JM, Cochrane S, Gabrielsen GW, Leakey RJG, Lonne OJ, Zajaczkowski M, Falk-Petersen S, Kendall M, Wangberg SA, Bischof K, Voronkov AY, Kovaltchouk NA, Wiktor J, Poltermann M, di Prisco G, Papucci C, Gerland S (2002) The marine ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. Polar Research 21:167-208

Hoskin GP (1978) Alterations in Lipid Metabolism of Molluscs Due to Dietary Changes. Dans : Bulla LAJ, Cheng TC (eds) Invertebrate Models for Biochemical Research, Book 4. Springer

Hulbert AJ, Kelly MA, Abbott SK (2014) Polyunsaturated fats, membrane lipids and animal longevity. Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology 184:149-166

Ingram BL, Ingle JC, Conrad ME (1996) Stable isotope record of late Holocene salinity and river discharge in San Francisco Bay, California. Earth and Planetary Science Letters 141:237-247

IPCC (2013) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Dans : Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (eds), New York

IPCC (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Dans : Core Writing Team, Pachauri RK, A. ML (eds), Geneva, Switzerland

Israelson C, Buchardt B, Funder S, Hubberten HW (1994) Oxygen and carbon-isotope composition of Quaternary bivalve shells as a water mass indicator: Last interglacial and Holocene, East Greenland. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 111:119-134

Ivany LC, Wilkinson BH, Lohmann KC, Johnson ER, McElroy BJ, Cohen GJ (2004) Intra-annual isotopic variation in Venericardia bivalves: Implications for early eocene temperature, seasonality, and salinity on the US Gulf Coast. Journal of Sedimentary Research 74:7-19

Iverson S (2009) Tracing Aquatic Food Webs Using Fatty Acids: From Qualitative Indicators to Quantitative Determination. Dans : Arts M, Brett M, Kainz M (eds) Lipids in Aquatic Ecosystems. Springer

Jones DS (1983) Sclerochronology - Reading the record of the Molluscan shell. American Scientist 71:384-391

Jones DS, Allmon WD (1995) Records of upwelling, seasonality and growth in stable-isotope profiles of Pliocene Mollusk shells from Florida. Lethaia 28:61-74

Karsten U, Schlie C, Wolfel J, Becker B (2012) Benthic diatoms in Arctic Seas - Ecological Functions and Adaptations. Polarforschung 81:77-84

Kedra M, Moritz C, Choy ES, David C, Degen R, Duerksen S, Ellingsen I, Gorska B, Grebmeier JM, Kirievskaya D, van Oevelen D, Piwosz K, Samuelsen A, Weslawski JM (2015) Status and trends in the structure of Arctic benthic food webs. Polar Research 34

Kelly JR, Scheibling RE (2012) Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. Marine Ecology Progress Series 446:1-22

Kelly LJ, del Rio CM (2010) The fate of carbon in growing fish: an experimental study of isotopic routing. Physiological and biochemical zoology 83:473-480

Khim BK, Krantz DE, Brigham-Grette J (2001) Stable isotope profiles of Last Interglacial (Pelukian Transgression) mollusks and paleoclimate implications in the Bering Strait Region. Quaternary Science Reviews 20:463-483

Khim BK, Krantz DE, Cooper LW, Grebmeier JM (2003) Seasonal discharge of estuarine freshwater to the western Chukchi Sea shelf identified in stable isotope profiles of mollusk shells. Journal of Geophysical Research-Oceans 108

Kim JS, Woo KS, Hong W (2016) High resolution geochemical investigation of the bivalve shells (*Glycymeris* sp.) from shell mounds in Jeju Island, Korea: Late Holocene paleoclimatic implications related to East Asian Monsoon climate. Quaternary International 392:3-12

Klages M, Boetius A, Christensen JP, Deubel H, Piepenburg D, Schewe I, Soltwedel T (2004) The Benthos of Arctic Seas and its Role for the Organic Carbon Cycle at the Seafloor. Dans : Stein R, Macdonald RW (eds) The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean. Springer

Klein RT, Lohmann KC, Thayer CW (1996) Bivalve skeletons record sea-surface temperature and delta O-18 via Mg/Ca and O-18/O-16 ratios. Geology 24:415-418

Klingensmith JS (1982) Distribution of methylene and nonmethylene-interrupted dienoic fatty-acids in polar lipids and triacylglycerols of selected tissues of the hardshell clam (*Mercenaria mercenaria*). Lipids 17:976-981

Klunder MH, Hippler D, Witbaard R, Frei D (2008) Laser ablation analysis of bivalve shells - archives of environmental information. Geol Surv Den Greenl Bull:89-92

Kokelj SV, Lacelle D, Lantz TC, Tunnicliffe J, Malone L, Clark ID, Chin KS (2013) Thawing of massive ground ice in mega slumps drives increases in stream sediment and solute flux across a range of watershed scales. Journal of Geophysical Research-Earth Surface 118:681-692

Krause-Jensen D, Duarte CM (2014) Expansion of vegetated coastal ecosystems in the future Arctic. Frontiers in Marine Science 1

Krause-Jensen D, Kühl M, Christensen P, Borum J (2007) Benthic primary production in Young Sound, Northeast Greenland. Dans : Rysgaard S, RN G (eds) Carbon cycling in Arctic marine ecosystems: Case study Young Sound. Meddelelser om Grønland Bioscience 58

Krause-Jensen D, Marba N, Olesen B, Sejr MK, Christensen PB, Rodrigues J, Renaud PE, Balsby TJS, Rysgaard S (2012) Seasonal sea ice cover as principal driver of spatial and temporal variation in depth extension and annual production of kelp in Greenland. Global Change Biology 18:2981-2994

Krawczyk D, Arendt K, Juul-Pedersen T, Sejr M, Blicher M, Jakobsen H (2015) Spatial and temporal distribution of planctonic protists in the East Greenland fjord and offshore waters. Marine Ecology Progress Series 538:99-116

Lalande C, Moriceau B, Leynaert A, Morata N (2016) Spatial and temporal variability in export fluxes of biogenic matter in Kongsfjorden. Polar Biology:1-14

Lazareth CE (2006) La coquille des mollusques : mémoire de l'environnement. http://www.futura-sciences.com/magazines/nature/infos/dossiers/d/zoologie-coquille-mollusques-memoire-environnement-662/

Lazareth CE, Lasne G, Ortlieb L (2006) Growth anomalies in *Protothaca thaca* (Mollusca, Veneridae) shells as markers of ENSO conditions. Climate Research 30:263-269

Lazareth CE, Vander Putten E, Andre L, Dehairs F (2003) High-resolution trace element profiles in shells of the mangrove bivalve *Isognomon ephippium*: a record of environmental spatio-temporal variations? Estuarine Coastal and Shelf Science 57:1103-1114

Lee CE (2000) Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate "populations". Evolution 54:2014-2027

Legendre L, Ackley SF, Dieckmann GS, Gulliksen B, Horner R, Hoshiai T, Melnikov IA, Reeburgh WS, Spindler M, Sullivan CW (1992) Ecology of sea ice biota .2. Global significance. Polar Biology 12:429-444

Legezynska J, Kedra M, Walkusz W (2014) Identifying trophic relationships within the high Arctic benthic community: how much can fatty acids tell? Marine Biology 161:821-836

Lehane C, Davenport J (2002) Ingestion of mesozooplankton by three species of bivalve, *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* and *Aequipecten opercularis*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 82:615-619

Lehane C, Davenport J (2004) Ingestion of bivalve larvae by *Mytilus edulis*: experimental and field demonstrations of larviphagy in farmed blue mussels. Marine Biology 145:101-107

Leroy F, Meziane T, Riera P, Comtet T (2013) Seasonal Variations in Maternal Provisioning of Crepidula fornicata (Gastropoda): Fatty Acid Composition of Females, Embryos and Larvae. PloS one 8

Leu E, Soreide JE, Hessen DO, Falk-Petersen S, Berge J (2011) Consequences of changing sea-ice cover for primary and secondary producers in the European Arctic shelf seas: Timing, quantity, and quality. Progress in Oceanography 90:18-32

Lewis RW (1962) Temperature and pressure effects on fatty acids of some marine ectotherms. Comparative Biochemistry and Physiology 6

Lorrain A, Paulet YM, Chauvaud L, Savoye N, Donval A, Saout C (2002) Differential delta C-13 and delta N-15 signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 275:47-61

Lorrain A, Savoye N, Chauvaud L, Paulet YM, Naulet N (2003) Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. Analytica Chimica Acta 491:125-133

Mao Che L, Le Campion-Alsumard T, Boury-Esnault N, Payri C, Golubic S, Bézac C (1996) Biodegradation of shells of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera* var *cumingii*, by microborers and sponges of French Polynesia. Marine Biology 126:509-519

Marcano MC, Frank TD, Mukasa SB, Lohmann KC, Taviani M (2015) Diagenetic incorporation of Sr into aragonitic bivalve shells: implications for chronostratigraphic and palaeoenvironmental interpretations. Depositional Record 1:38-52

Marin F, Luquet G (2004) Molluscan shell proteins. Comptes Rendus Palevol 3:469-492

Marincovich L, Barinov KB, Oleinik AE (2002) The *Astarte* (Bivalvia : Astartidae) that document the earliest opening of Bering Strait. Journal of Paleontology 76:239-245

Marsh R, Petrie B, Weidman CR, Dickson RR, Loder JW, Hannah CG, Frank K, Drinkwater K (1999) The 1882 tilefish kill - a cold event in shelf waters off the north-eastern United States? Fisheries Oceanography 8:39-49

Masson-Delmotte V (2011) Climat : le vrai et le faux. Le Pommier, Paris

McCutchan JH, Lewis WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. Oikos 102:378-390

McMeans BC, Rooney N, Arts MT, Fisk AT (2013) Food web structure of a coastal Arctic marine ecosystem and implications for stability. Marine Ecology Progress Series 482

McTigue ND, Bucolo P, Liu ZF, Dunton KH (2015) Pelagic-benthic coupling, food webs, and organic matter degradation in the Chukchi Sea: Insights from sedimentary pigments and stable carbon isotopes. Limnology and Oceanography 60:429-445

Meziane T, Tsuchiya M (2002) Organic matter in a subtropical mangrove-estuary subjected to wastewater discharge: Origin and utilisation by two macrozoobenthic species. Journal of Sea Research 47:1-11

Monroig O, Tocher DR, Navarro JC (2013) Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in marine invertebrates: recent advances in molecular mechanisms. Marine drugs 11:3998-4018

Mortillaro JM, Abril G, Moreira-Turcq P, Sobrinho RL, Perez M, Meziane T (2011) Fatty acid and stable isotope (delta C-13, delta N-15) signatures of particulate organic matter in the lower Amazon River: Seasonal contrasts and connectivity between floodplain lakes and the mainstem. Organic Geochemistry 42:1159-1168

Mueller-Lupp T, Erlenkeuser H, Bauch HA (2003) Seasonal and interannual variability of Siberian river discharge in the Laptev Sea inferred from stable isotopes in modern bivalves. Boreas 32:292-303

Muller-Lupp T, Bauch H (2005) Linkage of Arctic atmospheric circulation and Siberian shelf hydrography: A proxy validation using delta(18)O records of bivalve shells. Glob Planet Change 48:175-186

Mundy CJ, Gosselin M, Gratton Y, Brown K, Galindo V, Campbell K, Levasseur M, Barber D, Papakyriakou T, Belanger S (2014) Role of environmental factors on phytoplankton bloom initiation under landfast sea ice in Resolute Passage, Canada. Marine Ecology Progress Series 497

Murray C, Markager S, Stedmon CA, Juul-Pedersen T, Sejr MK, Bruhn A (2015) The influence of glacial melt water on bio-optical properties in two contrasting Greenlandic fjords. Estuarine Coastal and Shelf Science 163:72-83

Murzina SA, Nefedova ZA, Falk-Petersen S, Hop H, Ryokolainen TR, Ottesen CAM, Ripatti PO, Berge J, Nemova NN (2013) Lipids in the daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinus maculatus*) in Svalbard waters. Polar Biology 36:1619-1631

Najdek M, Ezgeta-Balic D, Blazina M, Crncevic M, Peharda M (2016) Potential food sources of *Glycymeris nummaria* (Mollusca: Bivalvia) during the annual cycle indicated by fatty acid analysis. Scientia Marina 80:123-129

Napolitano GE, Ackman RG (1992) Anatomical distributions and temporal variations of lipid classes in sea scallops *Placopecten magellanicus* (Gmelin) from Georges Bank

(Nova-Scotia). Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology 103:645-650

NERO (2014) Nuuk Ecological Research Operations 7th Annual Report, 2013, Aarhus University, DCE – Danish Centre for Environment and Energy. Dans : Jensen L, Christensen T (eds)

Nerot C, Lorrain A, Grall J, Gillikin DP, Munaron JM, Le Bris H, Paulet YM (2012) Stable isotope variations in benthic filter feeders across a large depth gradient on the continental shelf. Estuarine Coastal and Shelf Science 96:228-235

Nerot C, Meziane T, Schaal G, Grall J, Lorrain A, Paulet YM, Kraffe E (2015) Spatial changes in fatty acids signatures of the great scallop *Pecten maximus* across the Bay of Biscay continental shelf. Continental Shelf Research 109:1-9

Oschmann W (2009) Sclerochronology: editorial. International Journal of Earth Sciences 98:1-2

Oxtoby LE, Mathis JT, Juranek LW, Wooller MJ (2015) Estimating stable carbon isotope values of microphytobenthos in the Arctic for application to food web studies. Polar Biology 39:473-483

Paar M, Voronkov A, Hop H, Brey T, Bartsch I, Schwanitz M, Wiencke C, Lebreton B, Asmus R, Asmus H (2015) Temporal shift in biomass and production of macrozoobenthos in the macroalgal belt at Hansneset, Kongsfjorden, after 15 years. Polar Biology

Parent GJ, Pernet F, Tremblay R, Sevigny JM, Ouellette M (2008) Remodeling of membrane lipids in gills of adult hard clam *Mercenaria mercenaria* during declining temperature. Aquatic Biology 3:101-109

Paulet Y-M, Lorrain A, Richard J, Pouvreau S (2006) Experimental shift in diet δ13C: A potential tool for ecophysiological studies in marine bivalves. Organic Geochemistry 37:1359-1370

Pazos AJ, Sanchez JL, Roman G, Perez-Paralle ML, Abad M (2003) Seasonal changes in lipid classes and fatty acid composition in the digestive gland of *Pecten maximus*. Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology 134:367-380

Peharda M, Ezgeta-Balic D, Davenport J, Bojanic N, Vidjak O, Nincevic-Gladan Z (2012) Differential ingestion of zooplankton by four species of bivalves (Mollusca) in the Mali Ston Bay, Croatia. Marine Biology 159:881-895

Perez V, Olivier F, Tremblay R, Neumeier U, Thebault J, Chauvaud L, Meziane T (2013) Trophic resources of the bivalve, *Venus verrucosa*, in the Chausey archipelago (Normandy, France) determined by stable isotopes and fatty acids. Aquatic Living Resources 26:229-239

Pernet F, Tremblay R, Gionet C, Landry T (2006) Lipid remodeling in wild and selectively bred hard clams at low temperatures in relation to genetic and physiological parameters. Journal of Experimental Biology 209:4663-4675

Petersen GH (2000) Studies on some Arctic and Baltic *Astarte* species (Bivalvia, Mollusca). Meddelelser om Gronland, Bioscience 52. Copenhagen, The Danish Polar Center

Peterson B, Fry B (1987) Stable Isotopes in Ecosystem Studies. Annual Review of Ecology and Systematics 18:293-320

Peterson BJ, Holmes RM, McClelland JW, Vorosmarty CJ, Lammers RB, Shiklomanov AI, Shiklomanov IA, Rahmstorf S (2002) Increasing river discharge to the Arctic Ocean. Science 298:2171-2173

Peterson CH (1986) Quantitative allometry of gamete production by *Mercenaria mercenaria* into old-age. Marine Ecology Progress Series 29:93-97

Pettersen AK, Turchini GM, Jahangard S, Ingram BA, Sherman CDH (2010) Effects of different dietary microalgae on survival, growth, settlement and fatty acid composition of blue mussel (*Mytilus galloprovincialis*) larvae. Aquaculture 309:115-124

Piepenburg D (2005) Recent research on Arctic benthos: common notions need to be revised. Polar Biology 28:733-755

Piepenburg D, Archambault P, Ambrose W, Blanchard A, Bluhm B, Carroll M, Conlan K, Cusson M, Feder H, Grebmeie rJ, Jewett S, Lévesque M, Petryashev V, Sejr M, Sirenko B, Włodarska-Kowalczuk M (2011) Towards a pan-Arctic inventory of the species diversity of the macro- and megabenthic fauna of the Arctic shelf seas. Marine Biodiversity 41:51-70

Pigliucci M (1996) How organisms respond to environmental changes: From phenotypes to molecules (and vice versa). Trends in Ecology & Evolution 11:168-173

Piwosz K, Walkusz W, Hapter R, Wieczorek P, Hop H, Wiktor J (2009) Comparison of productivity and phytoplankton in a warm (Kongsfjorden) and a cold (Hornsund) Spitsbergen fjord in mid-summer 2002. Polar Biology 32:549-559

Portilla SE, Branco BF, Tanacredi JT (2015) Preliminary investigation into the effects of two dietary fatty acids, 20:5n-3 and 22:6n-3, on mortality of juvenile *Mercenaria mercenaria* during the approach to winter. Aquaculture International 23:1357-1376

Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. Ecology 83:703-718

Prato E, Danieli A, Maffia M, Biandolino F (2010) Lipid and fatty acid compositions of *Mytilus galloprovincialis* cultured in the Mar Grande of Taranto (Southern Italy): feeding strategies and trophic relationships. Zoological Studies 49:211-219

Proshutinsky AY, Johnson MA (1997) Two circulation regimes of the wind driven Arctic Ocean. Journal of Geophysical Research-Oceans 102:12493-12514

R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Available from http://www.Rproject.org/.

Renaud P, Løkken T, Jørgensen L, Berge J, Johnson B (2015a) Macroalgal detritus and food-web subsidies along an Arctic fjord depth-gradient. Frontiers in Marine Science 2:1-15

Renaud PE, Sejr MK, Bluhm BA, Sirenko B, Ellingsen IH (2015b) The future of Arctic benthos: Expansion, invasion, and biodiversity. Progress in Oceanography 139:244-257

Renaud PE, Tessmann M, Evenset A, Christensen GN (2011) Benthic food-web structure of an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). Marine Biology Research 7:13-26

Reuss N, Poulsen LK (2002) Evaluation of fatty acids as biomarkers for a natural plankton community. A field study of a spring bloom and a post-bloom period off West Greenland. Marine Biology 141:423-434

Rhoads D, Lutz R (1980) Skeletal growth of aquatic organisms. Plenum Press, New York

Richardson C (2001) Molluscs as archives of environmental change. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 39:103-164

Richardson CA, Crisp DJ, Runham NW (1979) Tidally deposited growth bands in the shell of the common cockle, *Cerastoderma edule*. Malacologia 18:277-290

Richardson CA, Crisp DJ, Runham NW (1981) Factors influencing shell deposition during a tidal cycle in the inter-tidal bivalve *Cerastoderma edule*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 61:465-476

Richardson K, Cedhagen T (2001) Quantifying Pelagic-Benthic coupling in the North Sea: Are we asking the right questions? Dans : Kroncke I, Turkay M, Sundermann J (eds) Burning Issues of North Sea Ecology, Book 31

Royer C, Thebault J, Chauvaud L, Olivier F (2013) Structural analysis and paleoenvironmental potential of dog cockle shells (*Glycymeris glycymeris*) in Brittany, northwest France. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 373:123-132

Rysgaard S, MK S (2007) Vertical flux of particulate organic matter in a High Arctic fjord: Relative importance of terrestrial and marine sources. Dans : Rysgaard S, RN G (eds) Carbon cycling in Arctic marine ecosystems: Case study Young Sound. Meddelelser om Grønland Bioscience 58

Rysgaard S, Glud RN (2007a) Carbon cycling and climate change: Predictions for a High Arctic marine ecosystem (Young Sound, NE Greenland). Carbon cycling in Arctic marine ecosystems: Case study Young Sound. Meddelelser om Grønland Bioscience 58

Rysgaard S, Glud RN (eds) (2007b) Carbon cycling in Arctic marine ecosystems: Case study Young Sound. Meddelelser om Grønland Bioscience 58

Rysgaard S, Nielsen TG, Hansen BW (1999) Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland. Marine Ecology Progress Series 179:13-25

Sakshaug E (2004) Primary and Secondary Production in the Arctic Seas. The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean. Springer, Berlin

Saleuddin A (1964) The gonads and reproductive cycle of *Astarte sulcata* (Da Costa) and sexuality in *A. elliptica* (Brown). Proceedings of the Malacological Society of London 86:141-147

Saleuddin A (1965) The mode of life and functional anatomy of *Astarte* spp. (Eulamellibranchia). Journal of Molluscan Studies 36:229-257

Schomburg G (1987) Gas chromatographie Grundlagen - Praxis - Kapillartechnik 2nd ed. Wiley, VCH.

Schone BR (2013) *Arctica islandica* (Bivalvia): A unique paleoenvironmental archive of the northern North Atlantic Ocean. Glob Planet Change 111:199-225

Schone BR, Castro ADF, Fiebig J, Houk SD, Oschmann W, Kroncke I (2004) Sea surface water temperatures over the period 1884-1983 reconstructed from oxygen isotope ratios of a bivalve mollusk shell (*Arctica islandica*, southern North Sea). Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 212:215-232

Schone BR, Fiebig J, Pfeiffer M, Gless R, Hickson J, Johnson ALA, Dreyer W, Oschmann W (2005) Climate records from a bivalved Methuselah (*Arctica islandica*, Mollusca; Iceland). Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 228:130-148

Schone BR, Gillikin DP (2013) Unraveling environmental histories from skeletal diaries - Advances in sclerochronology. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 373:1-5

Schone BR, Lega J, Flessa KW, Goodwin DH, Dettman DL (2002) Reconstructing daily temperatures from growth rates of the intertidal bivalve mollusk *Chione cortezi* (northern Gulf of California, Mexico). Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 184:131-146

Schone BR, Oschmann W, Rossler J, Castro ADF, Houk SD, Kroncke I, Dreyer W, Janssen R, Rumohr H, Dunca E (2003) North Atlantic Oscillation dynamics recorded in shells of a long-lived bivalve mollusk. Geology 31:1037-1040

Schone BR, Zhang ZJ, Radermacher P, Thebault J, Jacob DE, Nunn EV, Maurer AF (2011) Sr/Ca and Mg/Ca ratios of ontogenetically old, long-lived bivalve shells (*Arctica islandica*) and their function as paleotemperature proxies. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 302:52-64

Scourse JD, Wanamaker AD, Weidman C, Heinemeier J, Reimer PJ, Butler PG, Witbaard R, Richardson CA (2012) The marine radiocarbon bomb pulse across the temperate North Atlantic: a compilation of delta c-14 time histories from *Arctica Islandica* growth increments. Radiocarbon 54:165-186

Sejr MK, Blicher ME, Rysgaard S (2009) Sea ice cover affects inter-annual and geographic variation in growth of the Arctic cockle *Clinocardium ciliatum* (Bivalvia) in Greenland. Marine Ecology Progress Series 389:149-158

Sejr MK, Jensen KT, Rysgaard S (2002) Annual growth bands in the bivalve *Hiatella arctica* validated by a mark-recapture study in NE Greenland. Polar Biology 25:794-796

Selin NI (2007) Shell form, growth and life span of *Astarte arctica* and *A. borealis* (Mollusca : Bivalvia) from the subtidal zone of northeastern Sakhalin. Russian Journal of Marine Biology 33:232-237

Sherwood OA, Edinger EN (2009) Ages and growth rates of some deep-sea gorgonian and antipatharian corals of Newfoundland and Labrador. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 66:142-152

Simstich J, Harms I, Karcher MJ, Erlenkeuser H, Stanovoy V, Kodina L, Bauch D, Spielhagen RF (2005) Recent freshening in the Kara Sea (Siberia) recorded by stable isotopes in Arctic bivalve shells. Journal of Geophysical Research-Oceans 110

Soreide JE, Carroll ML, Hop H, Ambrose WG, Hegseth EN, Falk-Petersen S (2013) Sympagic-pelagic-benthic coupling in Arctic and Atlantic waters around Svalbard revealed by stable isotopic and fatty acid tracers. Marine Biology Research 9:831-850

Soreide JE, Falk-Petersen S, Hegseth EN, Hop H, Carroll ML, Hobson KA, Blachowiak-Samolyk K (2008) Seasonal feeding strategies of Calanus in the high-Arctic Svalbard region. Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography 55:2225-2244

Soreide JE, Hop H, Carroll ML, Falk-Petersen S, Hegseth EN (2006) Seasonal food web structures and sympagic-pelagic coupling in the European Arctic revealed by stable isotopes and a two-source food web model. Progress in Oceanography 71:59-87

Soreide JE, Leu E, Berge J, Graeve M, Falk-Petersen S (2010) Timing of blooms, algal food quality and *Calanus glacialis* reproduction and growth in a changing Arctic. Global Change Biology 16:3154-3163

Spencer RGM, Aiken GR, Butler KD, Dornblaser MM, Striegl RG, Hernes PJ (2009) Utilizing chromophoric dissolved organic matter measurements to derive export and reactivity of dissolved organic carbon exported to the Arctic Ocean: A case study of the Yukon River, Alaska. Geophysical Research Letters 36

Stead RA, Richoux NB, Pereda SV, Thompson RJ (2013) Influence of an intermittent food supply on energy storage by the subpolar deposit feeder *Yoldia hyperborea* (Bivalvia: Nuculanidae). Polar Biology 36:1333-1345

Stecher HA, Krantz DE, Lord CJ, Luther GW, Bock KW (1996) Profiles of strontium and barium in *Mercenaria mercenaria* and *Spisula solidissima* shells. Geochimica Et Cosmochimica Acta 60:3445-3456

Svendsen H, Beszczynska-Moller A, Hagen JO, Lefauconnier B, Tverberg V, Gerland S, Orbaek JB, Bischof K, Papucci C, Zajaczkowski M, Azzolini R, Bruland O, Wiencke C, Winther JG, Dallmann W (2002) The physical environment of Kongsfjorden-Krossfjorden, an Arctic fjord system in Svalbard. Polar Research 21:133-166

Takesue RK, 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. Geochimica Et Cosmochimica Acta 68:3845-3861

Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S (2013) MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. Molecular Biology and Evolution 30:2725-2729

Tansley AG (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16:284-307

Thebault J, Chauvaud L (2013) Li/Ca enrichments in great scallop shells (*Pecten maximus*) and their relationship with phytoplankton blooms. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 373:108-122

Thebault J, Chauvaud L, Clavier J, Fichez R, Morize E (2006) Evidence of a 2-day periodicity of striae formation in the tropical scallop *Comptopallium radula* using calcein marking. Marine Biology 149:257-267

Thébault J, Chauvaud L, L'Helguen S, Clavier J, Barats A, Jacquet S, Pécheyran C, Amourou (2009) Barium and molybdenum records in bivalve shells: geochemical proxies for phytoplankton dynamics in coastal environments? Limnology and Oceanography 54:1002-1014

Thomas D, Fogg G, Convey P, Fritsen C, Gili J, Gradinger R, Laybourn-Parry J, Reid K, DWH W (2008) The Biology of Polar Regions. Oxford University Press, New York

Thomas D, Papadimitriou S, Michel C (2009) Biogeochemistry of Sea Ice. Dans : Thomas D, Dieckmann G (eds) Sea Ice. Wiley, Hoboken

Thorson G (1936) The larval development, growth and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates. Meddelelser om Grønland 100

Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl KG, Slade NA (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues. Implications for delta c13 analysis of diet. Oecologia 57:32-37

Toland H, Perkins B, Pearce N, Keenan F, Leng MJ (2000) A study of sclerochronology by laser ablation ICP-MS. Journal of Analytical Atomic Spectrometry 15:1143-1148

Torres ME, Zima D, Falkner KK, Macdonald RW, O'Brien M, Schone BR, Siferd T (2011) Hydrographic Changes in Nares Strait (Canadian Arctic Archipelago) in Recent Decades Based on delta O-18 Profiles of Bivalve Shells. Arctic 64:45-58

Trutschler K, Samtleben C (1988) Shell growth of *Astarte elliptica* (Bivalvia) from Kiel bay (Western Baltic sea). Marine Ecology Progress Series 42:155-162

Urey HC (1947) The thermodynamic properties of isotopic substances. Journal of the Chemical Society:562-581

Vihtakari M (2014) Bivalves as indicators of environmental perturbations related to climate and ocean acidification. Faculty of Biosciences, Fisheries and Economics, UiT The Arctic University of Norway

von Oertzen J (1972) Cycles and rates of reproduction of six Baltic Sea bivalves of different zoogeographical origin Marine Biology 14:143-149

Wanamaker AD, Hetzinger S, Halfar J (2011) Reconstructing mid- to high-latitude marine climate and ocean variability using bivalves, coralline algae, and marine sediment cores from the Northern Hemisphere. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 302:1-9

Wang SW, Budge SM, Gradinger RR, Iken K, Wooller MJ (2014) Fatty acid and stable isotope characteristics of sea ice and pelagic particulate organic matter in the Bering Sea: tools for estimating sea ice algal contribution to Arctic food web production. Oecologia 174:699-712

Wassmann P (1998) Retention versus export food chains: processes controlling sinking loss from marine pelagic systems. Hydrobiologia 363:29-57

Wassmann P, Andreassen I, Reigstad M, Slagstad D (1996) Pelagic-benthic coupling in the Nordic Seas: The role of episodic events. Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I 17:447-471

Wassmann P, Duarte CM, Agusti S, Sejr MK (2011) Footprints of climate change in the Arctic marine ecosystem. Global Change Biology 17:1235-1249

Wassmann P, Reigstad M (2011) Future Arctic Ocean Seasonal Ice Zones and Implications for Pelagic-Benthic Coupling. Oceanography 24:220-231

Weber A, Witbaard R, Van Steenpaal S (2001) Patterns of growth and undetectable growth lines of *Astarte sulcata* (Bivalvia) in the Faroe-Shetland Channel. Dans : Kroncke I, Turkay M, Sundermann J (eds) Burning Issues of North Sea Ecology, Book 31

Wefer G, Berger WH, Buma J, Fischer G (1999) Clues to ocean history: a brief overview of proxies. Dans : Fischer G, Wefer G (eds) Use of proxies in paleoceanography: examples from the South Atlantic. Springer Verlag, Berlin

Weidman CR, Jones GA (1993) A shell-derived time history of bomb c-14 on Georges Bank and its Labrador Sea implications. Journal of Geophysical Research-Oceans 98:14577-14588

Weslawski JM, Wiktor JJ, Kotwicki l (2010) Increase in biodiversity in the arctic rocky littoral, Sorkappland, Svalbard, after 20 years of climate warming. Marine Biodiversity 40:123-130

Wessels FJ, Hahn DA (2010) Carbon 13 discrimination during lipid biosynthesis varies with dietary concentration of stable isotopes: implications for stable isotope analyses. Functional Ecology 24:1017-1022

Wessels H, Hagen W, Wiencke C, Karsten U (2004) Trophic interactions between macroalgae and herbivores from Kongsfjorden (Svalbard) Dans : Wiencke C (ed) The coastal ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard Synopsis of biological research performed at the Koldewey Station in the years 1991-2003. Ber. Polarforsch. Meeresforsch. 492

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. Rijksuniversiteit Groningen

Witbaard R, Duineveld GCA, de Wilde P (1999) Geographical differences in growth rates of *Arctica islandica* (Mollusca : Bivalvia) from the North Sea and adjacent waters. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 79:907-915

Woelfel J, Schumann R, Peine F, Flohr A, Kruss A, Tegowski J, Blondel P, Wiencke C, Karsten U (2010) Microphytobenthos of Arctic Kongsfjorden (Svalbard, Norway): biomass and potential primary production along the shore line. Polar Biology 33:1239-1253

Xu Q, Yang HS (2007) Food sources of three bivalves living in two habitats of Jiaozhou Bay (Qingdao, China): Indicated by lipid biomarkers and stable isotope analysis. Journal of Shellfish Research 26:561-567

ZERO (2014) Zackenberg Ecological Research Operations 19th Annual Report, 2013. Dans : Jensen LM, Christensen TR, Schmidt NM (eds). Aarhus University, DCE – Danish Centre for Environment and Energy

Zettler ML (2002) Ecological and morphological features of the bivalve *Astarte borealis* (Schumacher, 1817) in the Baltic Sea near its geographical range. Journal of Shellfish Research 21:33-40

Zhukova NV (1991) The pathway of the biosynthesis of non-methylene-interrupted dienoic fatty-acids in mollusks. Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology 100:801-804