

Université de Neuchâtel - Faculté des Sciences
Institut de Géologie - Ecole Doctorale en Sciences des Minéraux

Analyses statistiques des signaux d'incréments sur des coquilles lacustres (*Unionidae*) : relations avec les cycles de croissance

Thèse de Doctorat de Séverine Vancolen
en vue de l'obtention du titre de Docteur ès Sciences
sous la direction du Professeur Eric P. Verrecchia

Soutenue devant le jury le 25 avril 2008



Unio crassus, © Klaus Bogon [131]

Candidat : Séverine Vancolen
Directeur de Thèse : Prof. Eric P. Verrecchia - Université de Neuchâtel
Jury de thèse : Dr Laurent Emmanuel - Université Paris VI
Prof. Karl Föllmi - Université de Neuchâtel
Dr Giuseppe Melfi - Université de Neuchâtel

IMPRIMATUR POUR LA THESE

Analyses statistiques des signaux d'incrémentés sur
des coquilles lacustres (*Unionidae*): relations avec
les cycles de croissance

Séverine VANCOLEN

UNIVERSITE DE NEUCHATEL

FACULTE DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,
sur le rapport des membres du jury

MM. E. Verrecchia (directeur de thèse),
K. Föllmi, G. Melfi
et L. Emmanuel (Paris)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 15 mai 2008

Le doyen :
F. Kessler

UNIVERSITE DE NEUCHATEL
FACULTE DES SCIENCES
Secrétariat - décanat de la faculté
Rue Emile-Argand 11 - CP 158
CH-2009 Neuchâtel
Felix Kessler

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier sincèrement Eric Verrecchia sans qui cette thèse n'aurait jamais débuté. Il m'a accueilli au sein de son équipe et m'a aidé tout au long de cette thèse. Les collectes d'échantillons sont pour moi de très bons souvenirs, c'est un de ces moments où le professeur et le doctorant sont au même niveau ... les pieds dans l'eau ! Je remercie par la même occasion Karin Verrecchia pour son aide lors de ces campagnes.

Je tiens aussi à remercier particulièrement le Dr. Laurent Emmanuel, le Prof. Karl Föllmi et le Dr. Giuseppe Melfi pour avoir accepté la lourde responsabilité d'examineur.

Il y a trois personnes sans qui cette thèse n'aurait pas pu aboutir. Il s'agit d'abord de Mr Fiechter, directeur du service de la Faune et de la Flore de Neuchâtel, qui nous a autorisé la collecte des coquilles. Mais il y a aussi Mr Pascal Stücki (Aquabug St Blaise) et le Dr. Heinrich Vicentini (Büro für Fisch und Gewässerökologie, Zürich) qui ont permis l'identification des espèces du Lac de Neuchâtel.

Mes remerciements vont aussi à toutes les personnes qui ont apporté leur aide technique ou théorique et m'ont permis de gagner un temps précieux. Un grand merci donc à André Villard pour ses conseils judicieux, pour toutes ses inventions et surtout pour ses superbes lames minces ! Merci au Prof. Pierre Vandergheynst de l'EPFL auprès de qui j'ai suivi un cours de traitement du signal, qui m'a aidé pour le traitement de mes signaux si particuliers et par l'intermédiaire de qui le Prof. Vesin de l'EPFL m'a fourni l'application Matlab pour analyser les bruits blancs. Je remercie encore le Dr. Dadras pour la formation qu'il m'a accordée au Microscope Electronique à Balayage et pour ses cours de microscopie. Il a eu la patience de m'apprendre à utiliser cet "engin", moi qui n'avait jamais regardé dans un microscope ! Dans le domaine de la microscopie, je remercie Mme Michèle Vlimant et le Prof. Bruno Betschard pour m'avoir permis d'utiliser leurs microscopes optiques. Pour la partie la plus importante de la thèse, les scannings de la surface des coquilles, je n'aurai rien pu faire sans le Dr Ralph Seulin et ses collaborateurs du Laboratoire Le2i, entre autres Pierre Jobard et Benjamin Loriot au Creusot, France. Finalement, je remercie pour leur aide technique Thierry Adatte, pour les analyses XRD, Christina Glunk, Raul Quezada et Laurent Chalumeau pour le broyage, Virginie Matera et Tiffany Monnier pour les analyses ICP-MS, Christophe Dupraz et Pierre Schnegg pour leurs conseils.

J'exprime également toute ma reconnaissante aux Professeurs Yadolah Dodge et Yves Tillé pour leur accueil en Suisse, au sein de l'Institut de Statistique.

Et pour finir, sur un plan plus personnel, je remercie profondément mes amis et ma famille. Merci à André, Lysiane, mes parents, Raphaël et Julien, mes frères, qui m'ont toujours soutenu dans toutes mes activités, sportives, étudiantes, et personnelles. Sans eux, je ne serais pas devenue la personne que je suis maintenant. Merci à ma belle famille les Bouchaud-Delannoy-Grottelli pour leur aide (parfois technique à Palluel) et leur bonne humeur. Un grand merci à mes amis et collègues, Christina, Raul, Soazig, Christelle, Stephanie, Olivier, Elisabeth et Erhard, Haydon et Carla, Nathalie, Joëlle, Giuseppe et Margot, Daniel, Natalia, Sahar, Nicolas et beaucoup d'autres qui se reconnaîtront pour leur amitié. Et je terminerai bien sûr par Eric Bouchaud (non pas Verrecchia!) avec qui je partage tout et qui m'a aidée, accompagnée et soutenue tout au long de ces années de thèse.

Table des matières

Résumé	12
I. Introduction Générale	15
1 Introduction	17
1.1 Problématique	17
1.2 Intérêt de l'étude	17
2 Les mollusques	19
2.1 Généralités	19
2.2 Les bivalves ou lamellibranches	20
2.2.1 Organisation générale des bivalves	20
2.2.2 Anatomie externe des bivalves : la coquille	21
2.2.3 Bref aperçu de l'anatomie interne des bivalves	22
2.2.4 Reproduction des bivalves	24
2.2.5 Classification des bivalves	25
2.2.6 Les moules d'eau douce	25
2.2.6.1 La croissance des moules d'eau douce	26
2.2.6.2 L'habitat des moules d'eau douce	26
2.2.6.3 L'importance pour les écosystèmes et pour les humains	27
2.2.6.4 Des espèces en voie d'extinction	27
2.2.7 <i>Unio tumidus</i>	28
2.2.8 <i>Anodonta anatina</i>	29
2.2.9 <i>Anodonta cygnea</i>	29
3 La coquille, capteur des variations environnementales	31
3.1 Construction de la coquille	31
3.2 Comment l'environnement influence-t-il la croissance d'un bivalve?	32
3.3 Comment la coquille enregistre-t-elle les conditions environnementales?	33
3.3.1 La coquille	33
3.3.2 La composition et la température de l'eau	33
II. Matériels et Méthodes	35
4 Campagnes d'échantillonnages	37

4.1	Première campagne	37
4.2	Deuxième campagne	38
4.3	Troisième campagne	39
4.4	Constitution de la base de données échantillon	39
5	Collecte des données morphométriques	41
5.1	Les mesures morphométriques	41
5.2	L'âge	44
5.3	Le contour des coquilles	44
5.3.1	L'extraction des contours	44
5.3.2	Les landmarks ou points homologues	45
5.3.3	Le logiciel CDFT	46
6	Données chimiques et topographiques sur la coquille	49
6.1	Informations chimiques	49
6.1.1	Composition minérale de la coquille	49
6.1.2	Chimie de la coquille, analyse des éléments en trace	50
6.1.3	Préparation des échantillons pour analyses élémentaires et observations en coupe	51
6.1.3.1	Les coupes	51
6.1.3.2	L'ICP-MS [193]	52
6.2	Comment obtenir une image et un signal topographique ?	52
7	Méthodes statistiques	55
7.1	Les variables aléatoires	55
7.1.1	Définitions	55
7.1.2	Mesures de tendance centrale et de dispersion	55
7.1.2.1	L'espérance mathématique	55
7.1.2.2	La variance et l'écart type	56
7.1.3	Mesures de forme	56
7.1.3.1	Mesure d'asymétrie	56
7.1.3.2	Mesure d'aplatissement	56
7.1.4	Histogramme et densité de probabilités	57
7.1.5	Quelques lois de probabilité	57
7.1.5.1	La loi Normale	57
7.1.5.2	La loi Gamma	57
7.1.5.3	La loi du χ^2	58
7.1.6	Quelques tests d'hypothèses	58
7.1.6.1	Test du χ^2	58
7.1.6.2	Test de Kolmogorov-Smirnov	59
7.2	La corrélation	59
7.2.1	Le coefficient de corrélation	59
7.2.2	Estimation du coefficient de corrélation	60
7.3	L'analyse de régression	60
7.3.1	La régression linéaire simple	60

7.3.2	La régression linéaire multiple	62
7.3.3	Qualité du modèle et valeurs aberrantes	63
7.4	L'analyse en composantes principales	64
7.4.1	Introduction	64
7.4.2	Interprétations géométriques	65
7.4.3	Pour les n individus	65
7.4.4	Pour les p variables	65
7.4.5	Analyse du nuage des individus	66
7.4.5.1	Principe d'ajustement	66
7.4.5.2	Distance entre les individus	67
7.4.5.3	Matrice à diagonaliser	67
7.4.6	Le cercle des corrélations	68
7.5	La morphométrie	69
7.5.1	Le taux de croissance	69
7.5.1.1	L'équation de von Bertalanffy	69
7.5.1.2	Calcul de L_∞ et K	70
7.5.2	La relation longueur-poids	71
7.5.2.1	Croissance allométrique	71
7.5.2.2	Extension	71
7.5.3	Les landmarks	72
8	Méthodes en traitement du signal	73
8.1	Les signaux	73
8.1.1	Les signaux aléatoires	73
8.1.2	Histogramme et densité de probabilité	74
8.1.3	La fonction d'autocorrélation	74
8.1.4	Les bruits blancs	74
8.2	L'analyse de Fourier	74
8.2.1	La transformée de Fourier	74
8.2.2	La transformée de Fourier Discrète (TFD)	75
8.2.3	La transformée de Fourier rapide ("Fast Fourier Transform" FFT)	75
8.2.4	Le spectre de puissance	76
8.3	La transformée cosinus discrète	76
8.4	L'analyse en ondelettes	76
8.4.1	Transformée en ondelettes continue	77
8.4.2	Transformée en ondelettes discrète	77
III.	Résultats et discussion	81
9	Composition de la coquille des unionidés (Lac de Neuchâtel)	83
9.1	Construction de la coquille	83
9.2	Visualisation de la composition interne de la coquille	84
9.3	Analyse par diffraction des rayons X	87
9.4	L'analyse EDX	92

9.5	L'analyse ICP-MS	92
9.6	Conclusion sur la composition de la coquille	94
10	Analyse descriptive des Unionidés du lac de Neuchâtel	95
10.1	Description visuelle des espèces	95
10.2	Description statistique des espèces	96
10.2.1	Âge et taux de croissance de l'espèce <i>Unio tumidus</i>	96
10.2.1.1	Taux de croissance	96
10.2.1.2	L'âge	99
10.2.2	Statistiques descriptives	100
10.2.2.1	Mesures de tendances centrales et de dispersions	101
10.2.2.2	Représentations graphiques des données	102
10.2.3	Bivalves équivalves ?	103
10.2.3.1	Test d'égalité des distributions morphométriques	104
10.2.3.2	Comparaison des mesures morphométriques des valves	104
10.2.3.3	Comparaison des valves en utilisant les données de contours	105
10.2.3.4	Comparaison des valves au niveau des modèles de croissance	106
10.2.4	Etude de la densité de la coquille	107
10.2.5	Conclusion partielle sur la description statistique des espèces	108
10.3	Analyses morphométriques : étude de la croissance de la coquille	109
10.3.1	<i>Unio tumidus</i>	109
10.3.1.1	Analyse de la variation des mesures morphométriques	109
10.3.1.2	Analyse biométrique de la croissance de la coquille	110
10.3.2	<i>Anodonta anatina</i>	112
10.3.2.1	Analyse de la variation des mesures morphométriques	112
10.3.2.2	Analyse biométrique de la croissance de la coquille	112
10.3.3	<i>Anodonta cygnea</i>	113
10.3.3.1	Analyse de la variation des mesures morphométriques	113
10.3.3.2	Analyse biométrique de la croissance de la coquille	114
10.3.4	Conclusion sur l'analyse morphométrique	115
10.4	Sous-spéciation ?	116
10.4.1	Analyse en composantes principales : discrimination des espèces d'Unios	116
10.4.2	Analyses des contours	118
10.4.2.1	Analyse et comparaison de la forme de la coquille des unionidés du Lac de Neuchâtel à l'aide des landmarks	119
10.4.2.2	Analyse et comparaison de la forme de la coquille des unionidés du Lac de Neuchâtel à l'aide de l'analyse harmonique	120
10.4.3	Conclusion sur la sous-spéciation	122
10.5	Discrimination des espèces <i>Anodonta anatina</i> et <i>Anodonta cygnea</i>	122
10.5.1	Analyse en composantes principales des données morphométriques des Anodontes	122
10.5.2	Analyse et comparaison de la forme de la coquille des Anodontes à l'aide de l'analyse harmonique	123
10.5.3	Conclusion sur la discrimination des espèces d'Anodontes	125

11 Données topographiques des coquilles d'Unionidés	127
11.1 Comment extraire au mieux l'information topographique?	127
11.2 Prismes de croissance	128
11.2.1 Taille moyenne des prismes	128
11.2.2 Cyclicités au sein des prismes? Ou bruit blanc?	131
11.2.2.1 Test du bruit blanc	132
11.2.2.2 Loi de distribution des prismes	133
11.2.3 Conclusion sur les prismes de croissance	146
11.3 Comparaison de la taille des prismes pour les valves d'un même individu	146
11.4 Analyse de l'information topographique de la coquille	148
11.4.1 Analyse multiscalaire de la coquille 420D	148
11.4.2 Analyse spectrale des niveaux d'approximation	148
11.4.3 Commentaires et remarques sur l'analyse multiscalaire	150
11.5 Comparaison des signaux enregistrés par les deux valves d'un même individu	152
11.5.1 Etude de la courbure générale de la coquille	152
11.5.2 Comparaison des cycles des deux valves des individus	154
11.6 Comparaison des cycles obtenus sur les différents individus	157
11.7 Conclusion sur l'analyse multivariée	158
IV. Conclusions et Perspectives	159
12 Conclusions	161
12.1 La morphométrie	161
12.2 La chimie	162
12.3 La topographie et la cristallographie	162
12.4 Conclusions générales sur l'étude des Unionidés du Lac de Neuchâtel	162
Annexes	165
A Lexique	167
A.1 Termes spécifiques aux bivalves	167
A.2 Termes statistiques	173
B Collecte des données	181
C Résultats des analyses statistiques	183
D Bibliographie	185
E Poster, Présentation et Publication	195
E.1 Présentation orale : Journée Suisses de Statistiques, 15-17 novembre 2006, Lugano, Suisse.	195
E.2 Article sous presse : Vancolen et Verrecchia, 2007, Geomarine Letter	196

E.3	Poster : <i>1rst International Conference of Sclerochronology</i> , St. Petersburg, Floride, 17-20 juillet 2008	212
-----	---	-----

Résumé

Mots clés : *Unionidae*, Coquille, Incréments de croissance, Environnement lacustre, Analyses statistiques, Traitement du signal, Analyse en ondelettes.

Keywords : *Unionidae*, Shell, Growth increments, Lakeside environment, Statistical analysis, Signal processing, Wavelet analysis.

Résumé : L'objectif de cette étude est d'étudier l'évolution de certaines espèces de mollusques parmi les *Unionidés*, présents dans le Lac de Neuchâtel, Suisse. Cette évolution est appréhendée au travers de la variation des signaux d'incrément de la croissance des coquilles. Pour la construction de leur coquille, les mollusques utilisent le carbonate de calcium dissous dans leur environnement. Sous un microscope, la coquille des bivalves possède de fines striations, résultante de cette biominéralisation, qui peuvent être interprétées comme des incréments de croissance.

La construction de la coquille est influencée par les fluctuations environnementales et peut être vue comme un capteur des variations environnementales. Dans un premier temps, une étude morphométrique de la croissance a été effectuée, permettant de comprendre les changements morphométriques de la coquille au cours de la croissance. Puis une approche morphologique, utilisant l'analyse d'une image 3D scannée, a permis l'extraction d'informations cycliques sur les incréments de croissance de la coquille. Différentes analyses statistiques de traitement du signal, comme l'analyse de Fourier ou l'analyse en ondelettes, ont été utilisées sur des signaux extraits à partir de ces images 3D, dans le but d'observer de la variabilité et de la cyclicité dans les données.

En conclusion, il a été observé une accélération de la croissance au sein de ces espèces durant les dernières années. Et, résultat important, il a été prouvé que chaque individu avait la même capacité d'enregistrement des cycles (endogènes ou environnementaux).

Introduction Générale

Chapitre 1

Introduction

1.1 Problématique

Ce projet de recherche s'insère dans un cadre biostatistique, réunissant géologie environnementale et statistiques. La partie géologique concerne l'étude de mollusques bivalves unio-nidés et plus particulièrement leur évolution dans leur environnement en étudiant les coquilles. L'étude des mollusques s'est longtemps appelée conchyliologie (du latin *conchylium*) car elle se contentait d'étudier les coquillages en décrivant leur squelette externe. Plus tard, H.M. de Blainville (1777-1850) lui donna le nom de malacologie, du mot grec *malakos*, signifiant "mou" inventé par Aristote. La conchyliologie devient alors la partie de la malacologie qui se limite à l'étude des coquilles.

La coquille d'un mollusque enregistre naturellement les conditions environnementales et les différents événements survenus au cours de sa croissance [31], [46], [67], [68], [75], [127]. Cette étude porte sur l'évolution de mollusques présents dans le lac de Neuchâtel (Suisse). Il serait intéressant ensuite de mettre en relation les variables naturelles (qualifiées de déterministes) et la façon dont ces organismes les enregistrent. Comment est-il possible d'étudier la croissance de la coquille d'un mollusque à partir d'un individu ? La coquille peut être considérée comme un tout, définie par son poids, et les paramètres euclidiens de sa morphologie. Sa surface peut aussi être scannée à l'aide d'un laser, l'image obtenue étant alors transformée pour obtenir un signal. C'est à partir de ce signal que s'établit l'étude statistique. Il faudrait alors étudier la corrélation entre les signaux, malgré les perturbations probables liées aux variations des conditions environnementales et de croissance (Fig. 1.1). **Mais l'une des tâches préliminaires, et objectif de ce travail, est de bien circonscrire l'objet "coquille" en tant qu'enregistreur par l'intermédiaire d'une étude quantitative de sa morphologie et de l'expression de sa croissance.**

1.2 Intérêt de l'étude

Un des objectifs de ce travail est de démontrer l'importance d'une approche pluridisciplinaire de l'étude de la croissance des coquilles et des formations organo-minérales. Il semble aujourd'hui nécessaire de regarder les formes naturelles sous des perspectives quantitatives et, quand cela est possible, de les comparer avec des variables de type holistique. Les incréments de croissance devraient contribuer à établir de nouvelles relations entre coquilles et récentes

variations des environnements tempérés en relation avec le réchauffement climatique supposé. Les bivalves sont des organismes extrêmement anciens (observés dès le Cambrien). Ils ont peu évolué depuis, ce qui rend d'autant plus intéressante leur étude dans ce contexte ; en effet elle pourrait ensuite être généralisée aux éléments fossiles, dans une certaine mesure.

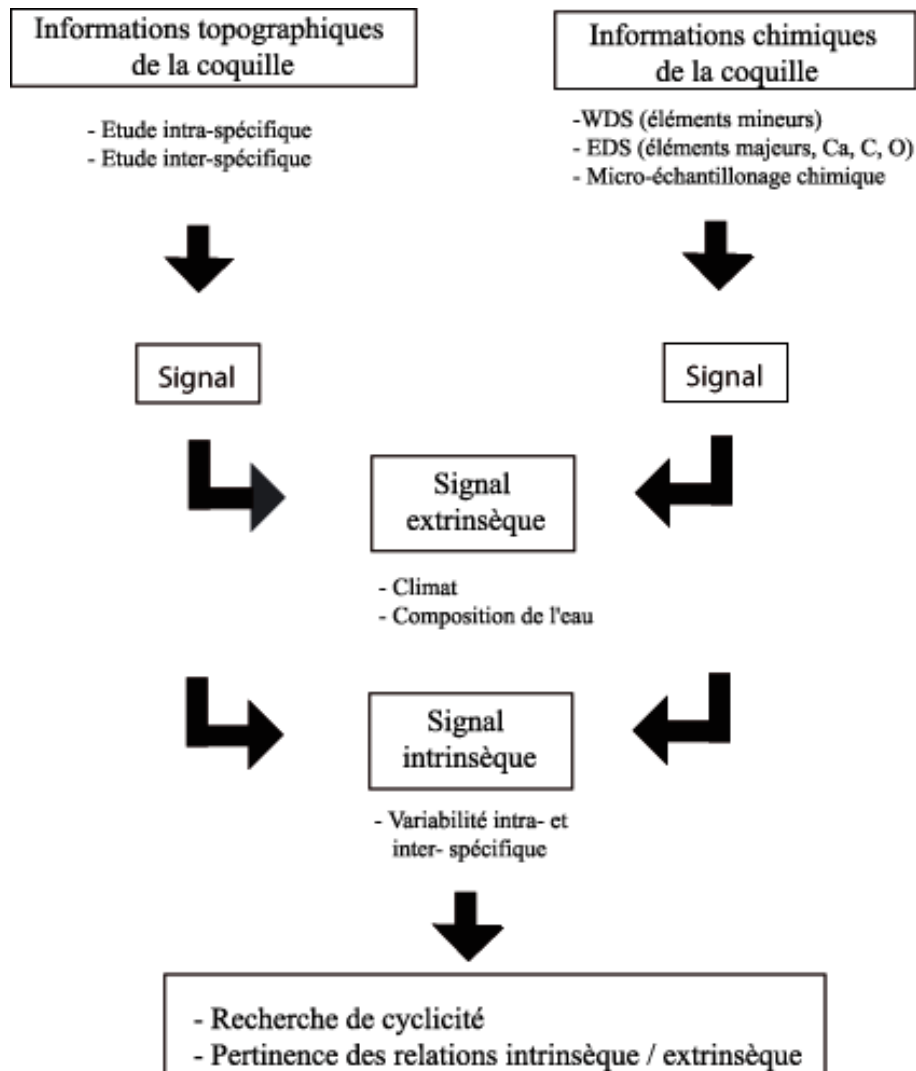


FIG. 1.1 – Organigramme montrant les types d'approches possibles pour l'étude des relations entre signaux et variables environnementales.

Chapitre 2

Les mollusques

2.1 Généralités

Le terme "mollusque" (de mollis : mou) vient du latin *mollusca nux*, qui fait allusion à une noix à coquille molle. C'est à George Cuvier que le nom Mollusque est dû. Ainsi, tous les mollusques ont un corps mou. Cependant, certains mollusques développent des coquilles rigides afin de se protéger. L'embranchement des mollusques contient plus de 130 000 espèces (vivantes et fossiles), ce qui en fait le deuxième embranchement le plus diversifié d'animaux. Les plus anciens fossiles connus remontent à 680 millions d'années.

Sept classes peuvent être distinguées :

- les Monoplacophores,
- les Aplacophores,
- les Polyplacophores,
- les Scaphopodes,
- les Lamellibranches (Bivalves),
- les Gastéropodes,
- et les Céphalopodes.

Parmi ces sept classes, 99% des espèces vivant actuellement appartiennent aux bivalves et aux gastéropodes. Toutes ces classes ont un ancêtre commun mais ont évolué de manière très différente. Ainsi, l'escargot qui rampe sur la terre, l'huitre immobile dans les parcs ostréicoles et le calmar, qui se propulse au moyen d'un véritable système à réaction, sont des mollusques ([73]). Les espèces ont principalement conquis le milieu marin. Elles sont très abondantes sur les côtes et jusqu'à 2000 m de profondeur (plus rarement dans les fosses marines). Seuls deux de ces groupes ont réussi à s'adapter à l'eau douce, les gastéropodes et les lamellibranches, et seuls les gastéropodes ont colonisé le milieu terrestre. Derrière la grande diversité de leurs formes, les mollusques ont des caractéristiques communes. Ils possèdent un pied ventral musculueux, souvent cilié, qui joue un rôle dans la locomotion. Ils ont un manteau qui enveloppe la masse viscérale dorsale et qui sécrète la coquille composée principalement de carbonate de calcium ($CaCO_3$). Malgré une grande diversité apparente, les mollusques constituent en fait un embranchement très homogène, riche de plus de 110000 espèces actuelles, embranchement qui existe depuis le Cambrien ([138], [148]). La classe d'intérêt ici est celle des bivalves, classe à laquelle appartiennent les Unios et les Anodontes, qui seront étudiés par la suite.

Les mollusques déjà présents au début de l'ère Paléozoïque, ont atteint leur apogée au milieu de l'ère Mésozoïque quand les ammonites, céphalopodes pourvus de coquilles, peuplaient tous les océans. Les ammonites étaient partiellement contemporaines des dinosaures, qui, quant à eux, régnaient sur les continents (Ammonites : fin Silurien - fin Crétacé ; Dinosaures : Trias - fin Crétacé). 12000 espèces vivantes de bivalves sont connues, le plus ancien fossile remontant au début du Cambrien, il y a 530 millions d'années [147].

Les coquilles fossiles sont des témoins des variations environnementales des temps passés. En effet, au cours de leur croissance, les mollusques (et tout particulièrement les bivalves), enregistrent de nombreuses données environnementales dans leurs parties minéralisées. De nombreuses études ayant pour but d'extraire des coquilles des informations sur les climats passés ont été menées ces dernières années ([31], [54], [55], [58], [69], [75], [90], [100], [101], [130]).

2.2 Les bivalves ou lamellibranches

Les bivalves sont des mollusques aquatiques à symétrie bilatérale. La plupart des caractéristiques des mollusques s'y retrouvent. Cependant, chez eux, la coquille est composée de deux parties se repliant de chaque côté de l'animal. Ces deux valves s'articulent sur le point le plus dorsal de la coquille par un dispositif appelé charnière, et d'une structure élastique, le ligament. Une autre particularité est que leurs branchies sont formées de lamelles, à l'origine du nom de lamellibranches. Ce sont des animaux sédentaires qui se nourrissent en filtrant l'eau. Très abondants dans le milieu marin, les lamellibranches ont aussi colonisé les eaux douces ([132], [141]).

2.2.1 Organisation générale des bivalves

Les lamellibranches ne possèdent pas de tête, ils sont acéphales. Leur corps est mou et constitué d'une masse viscérale aplatie latéralement, de laquelle se détache le pied. Cet organe musculueux, rarement adapté à la locomotion, a la forme d'un fer de hache. Chez les fouisseurs, les valves s'entrouvent pour laisser passer le pied (Fig. 2.1), qui par des mouvements de balancier va pénétrer le sol, ouvrant la voie au reste de l'animal (Fig. 2.1, [135]). La masse viscérale se trouve enfermée dans la cavité palléale, elle est enveloppée par le manteau qui forme deux lobes symétriques sécrétant chacun une valve de la coquille sur leur face externe, la coquille calcaire dont la face interne est faite de nacre et à laquelle la masse viscérale est soudée sur son pourtour ([134], [138]).

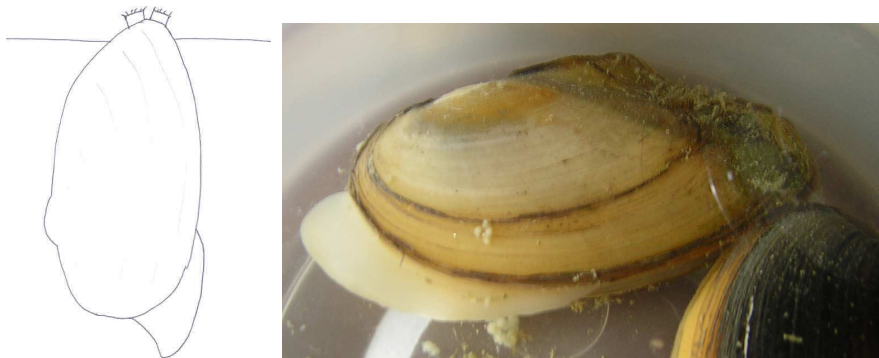


FIG. 2.1 – Le bivalve, un animal fouisseur et *Anodonta anatina* ouverte avec vue sur le pied.

2.2.2 Anatomie externe des bivalves : la coquille

La fonction première de la coquille est la protection de l'animal rendue nécessaire par un mode de vie sédentaire et relativement passif. La coquille est formée de deux valves s'articulant dorsalement par une charnière et attachées ensemble par un ligament élastique. Ces deux valves sont qualifiées de droite et de gauche (Fig. 2.2).

Lorsque l'animal est vivant, le ligament élastique de la charnière fait en sorte que les valves s'ouvrent lorsque les muscles adducteurs sont relâchés. La contraction de ces muscles fait refermer la coquille [139]. En cas de danger ou pour résister à un dessèchement périodique, les valves se referment grâce aux muscles adducteurs reliant les demi-coquilles. Les dents de la charnière (Fig. 2.3) servent de guide pour assurer la fermeture correcte de la coquille; les dents sur la valve gauche s'imbriquent avec celles de la droite comme une clé dans une serrure.

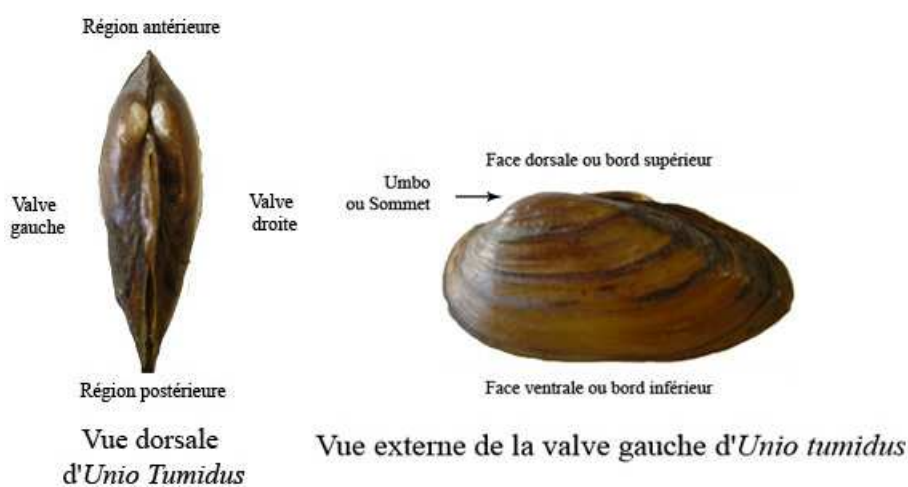


FIG. 2.2 – Mollusque bivalve *Unio tumidus*.

La coquille est sécrétée par la bordure du manteau (Fig. 2.3) situé en-dessous. Elle s'accroît symétriquement de chaque côté d'un plan de symétrie passant entre les deux valves, chez les lamellibranches équivalves (les deux valves seront inégales dans le cas des lamellibranches inéquivalves). La partie gonflée de la coquille située près de la charnière est appelée "umbo", crochet, ou sommet. C'est la partie la plus ancienne de la coquille [143]. Le sommet se trouve normalement dans la partie antérieure de l'animal (Fig. 2.2).

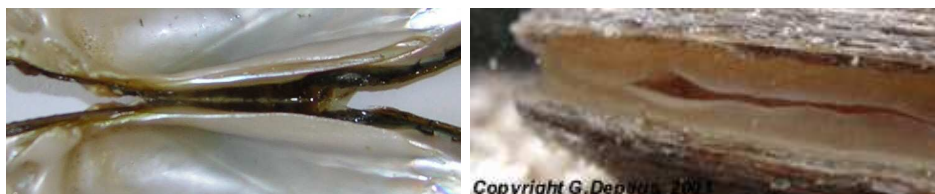


FIG. 2.3 – *Unio tumidus* : dents de la charnière et *Unio tumidus* ouvert avec vue sur le manteau [140].

En examinant la surface de la coquille, une série d'anneaux concentriques est visible. Les anneaux s'étendent vers l'extérieur à partir du sommet (Fig. 2.4). Ce sont des anneaux de croissance, appelés aussi lignes de croissance, et sont formés généralement suivant des rythmes à période variable ([34], [37], [46], [55], [77], [84], [94], [112]). La partie reliant deux lignes de

croissance est appelée incrément de croissance. Chaque incrément représente la croissance de la moule pendant une période donnée (en général un an). À mesure que l'animal croît, le périmètre externe du manteau augmente ainsi que le bord externe de la coquille.

La couche externe de la coquille (le périostracum), pellicule cornée, est sécrétée par le bord libre du manteau et contient, contrairement aux autres couches, des protéines de protection. Entre la couche externe et la couche interne se trouve la couche prismatique (formée de prismes de calcite). L'intérieur de la coquille est lui recouvert d'une fine couche nacrée (formée de lamelles parallèles composées alternativement d'aragonite (ou de calcite) et d'une protéine, la conchyoline ; Fig. 2.5). Il y a des aires plus rugueuses, là où les muscles antérieurs et postérieurs, adducteurs et rétracteurs du pied sont attachés (Fig. 2.5). Près du bord ventral de la coquille existe intérieurement une empreinte linéaire, la ligne palléale, le long de laquelle s'attache le manteau ([132], [134]).

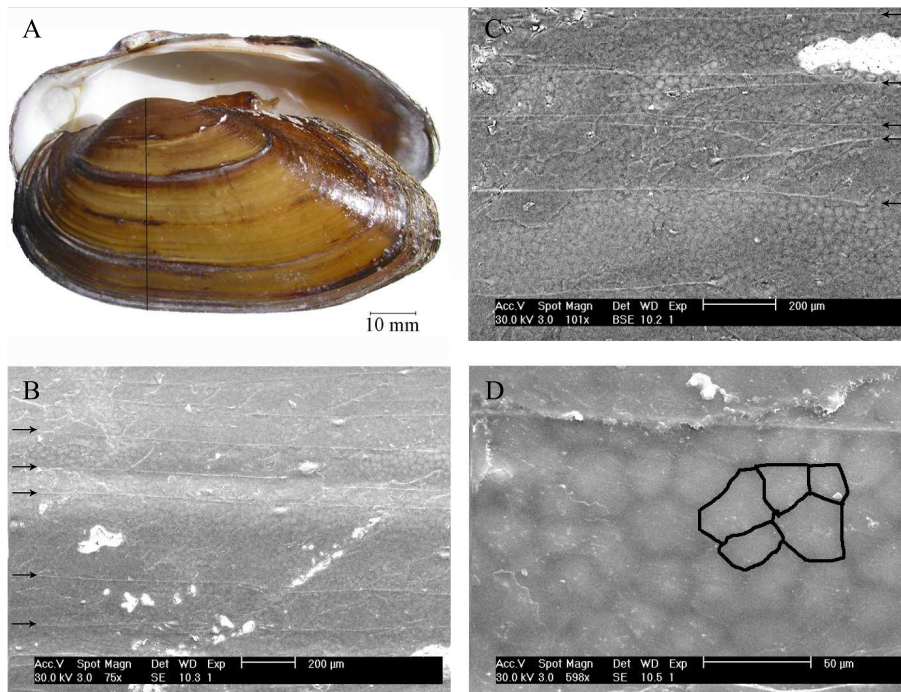


FIG. 2.4 – (A) Vue générale de la surface externe de la coquille d'une moule d'eau douce (*Unio tumidus*). (B) Vue au microscope électronique à balayage (MEB) de la surface. De nombreux anneaux apparaissent, montrant une accumulation de carbonate de calcium. (C) Vue au MEB de la surface. En plus des anneaux de croissance, les prismes commencent à être visibles. (D) Vue au MEB montrant la microtopographie de la coquille, les prismes de croissance apparaissent nettement, avec en surimpression quelques prismes.

2.2.3 Bref aperçu de l'anatomie interne des bivalves

Afin d'assurer leur respiration, près du bord postérieur de la cavité palléale, les bivalves possèdent une paire de siphons (Fig. 2.6), l'un inhalant, aspirant l'eau, le second exhalant, la rejetant. En plus de la respiration, cette circulation de l'eau permet aux branchies (appelées aussi cténidies) de capter les particules alimentaires dont les animaux se nourrissent (Fig. 2.7).

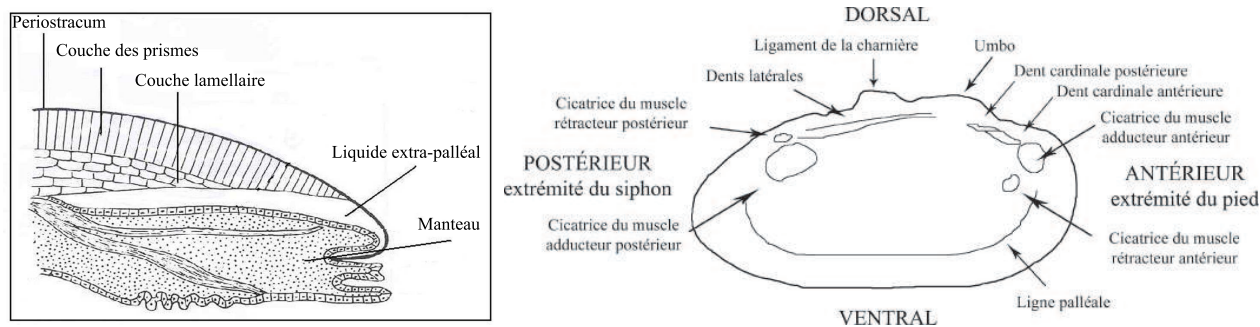


FIG. 2.5 – Organisation interne de la coquille et valve gauche d'un mollusque bivalve.

Les bivalves respirent en échangeant du dioxyde de carbone contre de l'oxygène. Quand l'eau est peu oxygénée, ils ouvrent leur coquille afin d'accroître la quantité d'eau qui traverse leurs branchies, mais par la même occasion, deviennent plus vulnérables aux attaques des prédateurs. Si la concentration d'oxygène diminue encore davantage, le bivalve se referme, ralentit son métabolisme et survit uniquement grâce à l'oxygène qui circule dans la cavité de son manteau.



FIG. 2.6 – *Unio tumidus* et *Anodonta anatina* avec vue sur les siphons.

Le bivalve se nourrit donc par filtration, en d'autres termes, il digère toutes les particules d'aliments présentes dans l'eau qui traversent ses branchies. Il faut du courant pour que l'eau circule dans les branchies; c'est pour cela que la plupart des bivalves préfèrent vivre dans les rivières à fort courant. Les parties molles ne sont que très exceptionnellement fossilisées, elles laissent cependant sur la face interne de la coquille des empreintes variées. C'est le cas des muscles adducteurs des valves, qui assurent la fermeture de la coquille, et des muscles rétracteurs du bord du manteau ou du pied. Le ligament assurant l'ouverture des valves laisse également sur chaque valve une empreinte dont la forme et la position sont caractéristiques (Fig. 2.5; [134], [136], [163]).

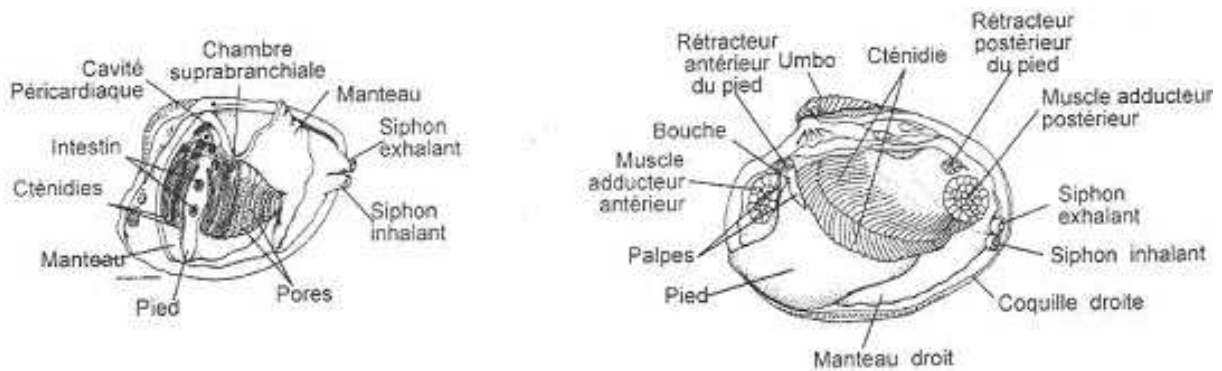


FIG. 2.7 – Anatomie interne d'un mollusque bivalve [132].

2.2.4 Reproduction des bivalves

Le cycle de la vie comporte quatre stades de développement : glochidie, parasite, juvénile et adulte (Fig. 2.8). Les lamellibranches ont en général des sexes séparés (les organes mâles et les organes femelles ne se trouvent pas sur un même individu). Les produits génitaux parvenus à maturité envahissent plus ou moins le manteau et la base des branchies ; la fécondation a lieu dans l'eau. Les oeufs des bivalves sont fécondés quand le bivalve mâle libère ses spermatozoïdes dans l'eau et que la femelle les aspire dans sa coquille. Les oeufs fécondés, aux mois de juillet-août, sont incubés dans le marsupium (poche spéciale des branchies) de la femelle avant de devenir des glochidies (larves ayant la particularité de porter déjà une coquille bivalve) au début de l'automne quand la température commence à chuter [98]. Elles restent dans le marsupium pendant la période hivernale, période durant laquelle elles restent vulnérables aux attaques des bactéries et des protozoaires et sont relâchées au printemps suivant [136].

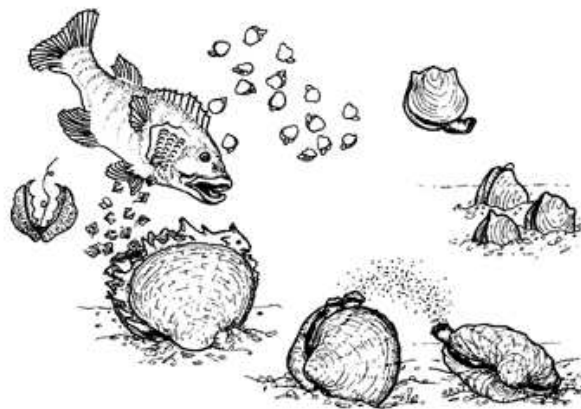


FIG. 2.8 – Cycle de vie des bivalves [151]

A l'approche d'un poisson, la femelle est soumise à un stimulus qui expulse les glochidiums dans l'eau par les siphons [78]. Les glochidies, pourvus de filaments et de dents sur le bord des valves, se fixent à un poisson (souvent sur les branchies) et s'enkystent. Celles qui réussiront à s'attacher aux branchies ou aux nageoires du poisson hôte survivront, à condition bien

entendu que l'espèce de poisson soit compatible. En effet chaque espèce de bivalve nécessite une ou quelques espèces hôtes particulières. A l'issue de ce stade parasite obligatoire, qui dure d'un mois à plus de six mois, des juvéniles autonomes quittent l'hôte et tombent au fond de l'eau. Bien que les femelles rejettent des millions de glochidies, moins de 0,007% d'entre eux parasiteront avec succès un poisson hôte et, de ce nombre, il est estimé que 9 à 18% parviendront à maturité. Compte tenu de la sédentarité des moules d'eau douce, l'utilisation de poissons hôtes joue un rôle de premier plan dans leur dispersion et favorise ainsi un meilleur échange génétique entre les populations. Plusieurs espèces de poissons peuvent servir d'hôte, cependant il est possible que l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus 1758) et le chevaine (*Leuciscus cephalus* Linnaeus 1758) soient des hôtes dans le lac de Neuchâtel pour les individus étudiés ici ([145], [146], [164]).

2.2.5 Classification des bivalves

Il existe plusieurs classifications chez les mollusques. L'une d'elles utilise surtout les caractères des branchies, alors que d'autres utilisent la charnière et les muscles. Quatre grands groupes de lamellibranches sont différenciables (voir annexe A.1 pour les descriptions) :

- les Protobranches,
- les Filibranches,
 - Charnière taxodonte,
 - Anisomyaires,
 - Monomyaires,
- les Eulamellibranches,
 - Schizodontes (il existe deux variétés : *Unio* possède une coquille épaisse et dentée; *Anodonta* possède une coquille mince sans dents),
 - Hétérodontes,
- les Septibranches.

D'autres classifications plus complexes existent, réparties en classe, sous-classe, super-ordre, ordre, superfamille, famille, genre, espèce et parfois même sous-espèce ([45], [142]). Les bivalves étudiés par la suite font partie de la classe des bivalves, sous-classe lamellibranches, super-ordre eulamellibranches, ordre paleohétérodontes, superfamille Unionacea, famille Unionidae (ou Naiades), genre *Unio* et *Anodonta*.

2.2.6 Les moules d'eau douce

La plupart des gens associent les moules au milieu marin; ils ont bien raison car la grande majorité des moules sont des organismes marins. En revanche, peu connaissent l'existence des moules d'eau douce. Les moules d'eau douce appartiennent à l'embranchement des mollusques et à la classe des bivalves. Il existe trois grands groupes morphologiques facilement reconnaissables : les Sphaériidés, les Dreissenidés et les Unionidés. Le dernier groupe comprend les *Margaritifera* et les *Unionidés*. Elles sont appelées communément 'mulettes', les genres les plus courants étant *Unio* (charnière pourvue de dents) et *Anodonta* (charnière sans dents). Les mulettes se différencient des autres groupes par leur grande taille (plus de 20 cm), leur longévité élevée et leur cycle de vie complexe [78].

2.2.6.1 La croissance des moules d'eau douce

Durant les six premières années de vie des moules d'eau douce, la croissance est relativement rapide. Il est très avantageux pour les moules que leur coquille grandisse rapidement, car c'est la seule barrière les protégeant de leur environnement. Après cette période, la croissance de la coquille ralentit et les tissus internes, dont les organes reproducteurs, se développent. Elles atteignent la maturité sexuelle à un âge très variable selon les espèces, généralement après l'âge de six ans. L'espérance de vie est aussi variable et elle se situe de 6 ans à plus de 100 ans (pour *Margaritifera margaritifera*). Des études récentes ([2], [34], [51], [55], [85]) démontrent toutefois que les estimations traditionnelles de l'âge des moules d'eau douce, à l'aide des anneaux de croissance, sont peu fiables et que leur âge a été sous-estimé [78].

Pour de petits organismes, les unionidés vivent longtemps, en moyenne autour de 10 ans. Quelques genres vivent seulement 8 à 9 ans, alors que d'autres peuvent vivre de 10 à 15 ans. Sous de bonnes conditions, de nombreuses espèces peuvent vivre plus de 20 ou 30 ans. Bauer (2001 [6]) suggère que la durée de vie dépend seulement du taux métabolique. Les moules avec un taux métabolique élevé tendent à avoir une faible durée de vie. Les unionidés vivant dans les grandes rivières auront un taux métabolique élevé à cause de l'abondance de nourriture, et auront une vie courte. Les unionidés vivant plus en amont (dans de moins bonnes conditions) auront une longue espérance de vie car ils auront dû s'adapter à une nourriture limitée et auront donc un taux métabolique faible. Ainsi le taux métabolique est le facteur clé affectant la longévité des espèces. Néanmoins, certaines espèces avec des taux métaboliques similaires pourront avoir des durées de vie différentes ([6], [144]).

2.2.6.2 L'habitat des moules d'eau douce

La vie en environnement lacustre impose des contraintes physiologiques auxquelles seuls un petit nombre de bivalves et quelques gastéropodes ont été capables de s'adapter [41]. Le milieu dulçaquicole est très diversifié : aux lacs et aux étangs, milieux fermés à faible renouvellement, s'opposent les cours d'eau où l'écoulement est plus ou moins rapide mais continu. Les lacs eux-mêmes ne sont pas tous semblables. Les oligotrophes sont ceux qui sont pauvres en végétation et en éléments nutritifs mais riches en oxygène. Les eutrophes sont ceux qui, au contraire, sont pauvres en oxygène mais riches en végétation et en éléments nutritifs. Ce sont ces derniers que la plupart des mollusques préfèrent [73].

Les mollusques d'eau douce ont une vaste répartition. A une exception près, ces bivalves sont fouisseurs (Fig. 2.9). Les genres *Anodonta* et *Unio* sont très largement répandus, les Unios préfèrent les fonds sableux et les eaux limpides des ruisseaux et des lacs, alors que les Anodontes vivent plus souvent dans les fonds vaseux et les eaux calmes. La moule d'eau douce est un animal extrêmement lent et la plupart des espèces vivent presque complètement enterrées. Comme pour tous les bivalves, l'alimentation se fait en filtrant dans l'eau de fines particules de matière organique et d'organismes microscopiques (plantes et animaux). La majorité des espèces s'adaptent à une large gamme de substrats, mais elles n'affectionnent guère un lit trop mou ou mouvant à cause de son instabilité. Un lit de sable ou de gravier accueille souvent une population florissante de moules d'eau douce. Elles sont capables d'une forme réduite de locomotion ; il est possible de remarquer parfois des traces de leurs passage par les sillons laissés sur fonds sablonneux. Les individus de la famille des unionidés s'enfouissent partiellement dans le lit des rivières, là où l'eau a une profondeur de 33 à 200 cm. Les cours d'eau moins profonds

présentent des risques pour la moule d'eau douce, qui pourrait devenir la proie des prédateurs ([73], [136]).

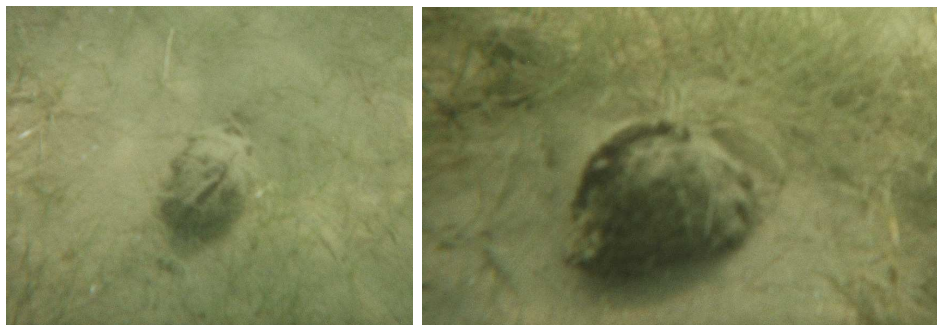


FIG. 2.9 – *Unio tumidus* enfoui dans le sable du Lac de Neuchâtel

2.2.6.3 L'importance pour les écosystèmes et pour les humains

Présentes dans une multitude d'habitats aquatiques en nombre relativement élevé, les moules d'eau douce jouent un rôle important. Elles filtrent un très grand volume d'eau (plus d'1 litre/heure pour un adulte). En filtrant, elles retirent les particules en suspension telles les matières organiques et inorganiques ainsi que le plancton dont elles se nourrissent, ce qui a pour effet d'améliorer la qualité de l'eau. Elles influencent aussi la dynamique des nutriments des écosystèmes dulçaquicoles, en filtrant les nutriments inorganiques qui ensuite, par biodépôt, deviennent assimilables pour les autres animaux et les plantes. Par leur alimentation sélective, les moules d'eau douce permettent de contrôler la densité du phytoplancton. Dans certains cas, il semble que les moules jouent un rôle dans le ralentissement de l'eutrophisation des lacs. Ces effets sont toutefois dépendants de la densité de moules d'eau douce présentes dans le plan d'eau.

La question se pose souvent si les moules d'eau douce sont comestibles ; la réponse est à la fois positive et négative. Elles n'ont pas un goût particulièrement bon, leur chair est coriace et elles ont tendance à prendre le goût de leur habitat . . . la vase assez souvent. En filtrant l'eau, les moules accumulent dans leur chair le mercure, le plomb, et autres polluants. Il est donc fortement déconseillé de les consommer à moins de les trouver dans un milieu sans pollution. Les moules d'eau douce sont aussi utilisées comme bio-indicateurs ([13], [57], [71], [75], [118]). Elles possèdent plusieurs qualités qui en font des organismes de choix pour connaître la santé des écosystèmes aquatiques. Elles ont une grande sensibilité à différents types de pollution et aux changements d'habitat. Elles sont faciles à récolter et elles sont sédentaires (ne peuvent fuir la pollution donc y seront d'autant plus sensibles). De plus, leur grande longévité permet d'étudier les effets à long terme de la pollution sur les écosystèmes aquatiques [78].

2.2.6.4 Des espèces en voie d'extinction

Plusieurs causes ont été identifiées pour expliquer le déclin fulgurant des moules d'eau douce. La dégradation des habitats et la détérioration de la qualité des eaux seraient les causes majeures de leur déclin. La pollution organique semble particulièrement néfaste. L'agriculture intensive, la déforestation, l'activité industrielle, et la pollution organique modifient en effet grandement les propriétés chimiques des eaux. Il est connu que les moules d'eau douce accumulent de grandes

quantités de polluants dans leurs tissus à cause de leur grande longévité et leur filtration sur de très grandes quantités d'eau. Les polluants et les pesticides ne sont en général mortels qu'à fortes doses. Toutefois, des doses plus faibles, combinées à l'effet cumulé des substances, perturbent la croissance, l'efficacité de la filtration, les activités enzymatiques, et le comportement des moules d'eau douce.

Une autre cause majeure de l'extinction des moules serait l'introduction d'espèces concurrentes ou parasitaires. L'invasion de la moule zébrée (*Dreissena polymorpha* Pallas 1771) a provoqué un rapide déclin des populations de moules d'eau douce. Les moules offrent une surface d'attachement idéale pour les moules zébrées puisqu'elles vivent enfouies partiellement dans le substrat. La partie postérieure de la coquille (endroit où se situent les siphons) reste exposée à la colonne d'eau. Les moules zébrées s'y fixent parfois en très grand nombre et agissent comme compétiteurs directs des moules en réduisant la quantité de nourriture disponible ou en obstruant leurs valves. De plus, une moule infestée, supportant une quantité de moules zébrées équivalent au double de son poids, devra dépenser plus d'énergie pour ses activités [78]. Les paragraphes suivants décrivent plus précisément les moules d'eau douce étudiées. Elles sont présentes dans un grand nombre de lacs d'Europe et tout particulièrement dans le Lac de Neuchâtel (Suisse).

2.2.7 *Unio tumidus*

Appelé aussi la **mulette enflée** (Fig. 2.10), l'*Unio tumidus* (Philipsson 1788) a une longueur à la taille adulte qui varie entre 65 et 80 mm (rarement plus de 120 mm), une largeur entre 30 et 45 mm, et un renflement entre 24 et 30 mm. Sa largeur est approximativement la moitié de sa longueur totale. C'est une moule d'eau douce assez allongée, de couleur allant du jaune-vert au brun-olive. Cependant les individus âgés sont souvent brun foncé. Le bord de la charnière n'est pas droit mais bombé sur toute la longueur. Le ratio de la longueur postérieure sur la longueur antérieure varie entre 2.5 et 2.75.

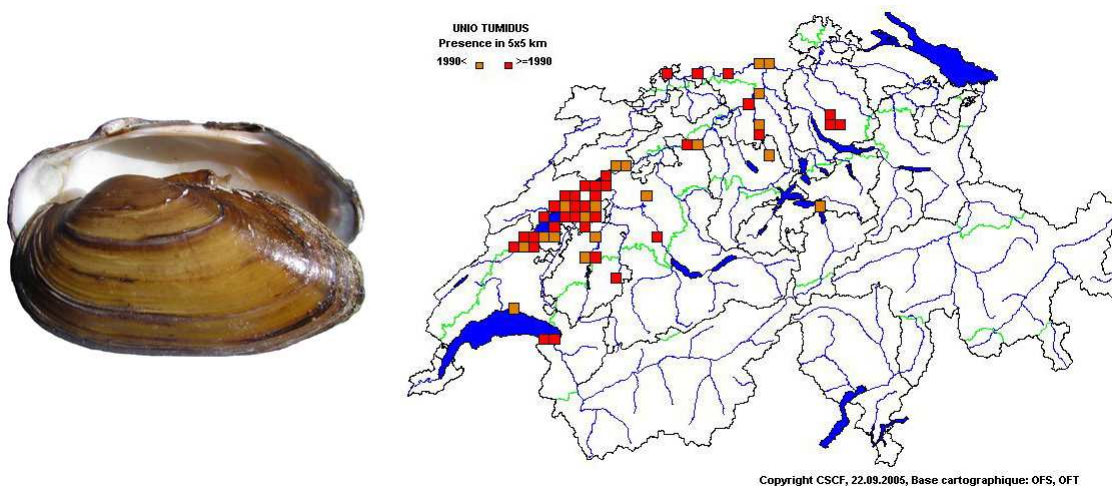


FIG. 2.10 – *Unio tumidus* (Philipsson 1788) et sa répartition en Suisse [152].

L'*Unio tumidus* n'aime pas les eaux à fort courant. Il préfère les eaux calmes des lacs et des fleuves. Il est plus souvent dans des eaux peu profondes pouvant atteindre jusqu'à 9-10 mètres. Sa durée de vie maximale est d'environ 15 ans ([113], [133], [137], [159]).

Dans le lac de Neuchâtel, l'espèce *Unio tumidus* (Philipsson 1788), est bien présente ([113], Fig. 2.10).

2.2.8 *Anodonta anatina*

Appelée aussi **anodonte des canards** (Fig. 2.11), l'*Anodonta anatina* (Linnaeus 1758) a une longueur à la taille adulte qui varie entre 80 et 100 mm, plus rarement jusqu'à 140 mm, une largeur entre 45 et 65 mm, et un renflement entre 20 et 30 mm. Elle a une forme ovale et enflée ressemblant à un oeuf, de couleur jaune-olive avec quelques taches vertes. La courbe dorsale de la coquille est ascendante derrière le crochet, de telle manière que les marges supérieures et inférieures sont divergentes et non parallèles. La marge supérieure passe brutalement jusqu'au bord dorsal, ce qui lui donne une forme trappue. La coquille est de plus en plus épaisse en allant vers la partie inférieure, ceci se voyant le mieux près du bord antérieur. Le crochet comporte une partie rugueuse de 8 à 10 arêtes qui croisent les lignes de croissances. Elle ne possède pas de dent charnière. L'*Anodonta anatina* préfère les eaux courantes calmes des lacs avec des fonds sablonneux et vaseux, moins fréquemment des eaux stagnantes, mais elle supportera l'eutrophisation. Elle est trouvée plutôt à une profondeur de 2-3 m et jusqu'à une profondeur maximale de 20 m, partout en Europe. En fonction des conditions environnementales, elle aura une durée de vie entre 5 et 15 ans, au maximum 20 ans ([113], [133]).

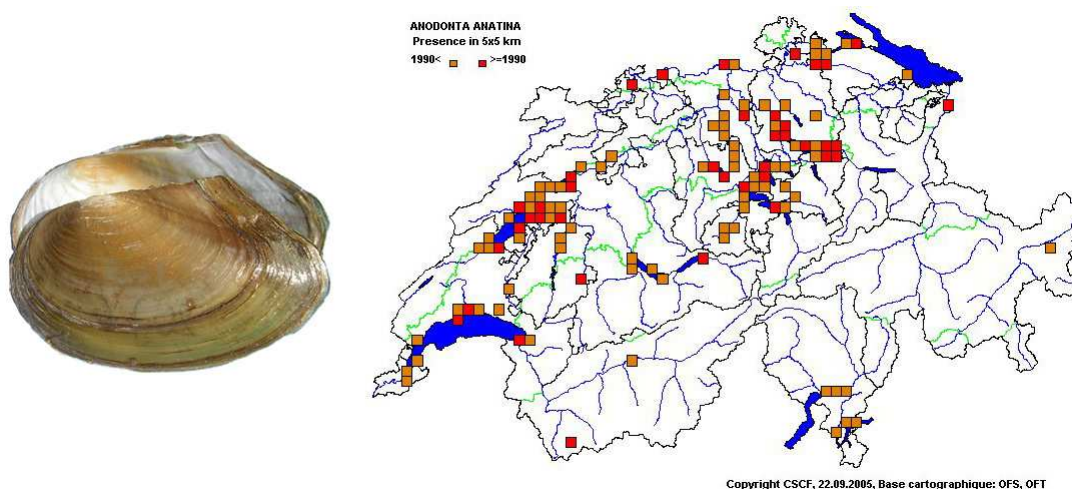


FIG. 2.11 – *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) et sa répartition en Suisse [152].

Dans le lac de Neuchâtel, l'espèce *Anodonta anatina* Linnaeus 1758, est bien présente ([113], Fig. 2.11).

2.2.9 *Anodonta cygnea*

Appelée aussi **anodonte des cygnes** (Fig. 2.12), l'*Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) a une longueur à la taille adulte qui varie entre 95 et 200 mm, une largeur entre 60 et 120 mm et un renflement entre 30 et 60 mm. Elle a une forme en ovale allongée de couleur brunâtre et d'intérieur nacré. C'est le plus grand coquillage d'eau douce. La coquille est mince et de même finesse sur toute la longueur, le bord de la charnière est droit. La coquille possède un côté assez pointu et les bords inférieurs et supérieurs sont presque parallèles.

L'*Anodonta cygnea* préfère les eaux stagnantes des étangs et des lacs riches en nutriments, plus rarement dans les sections calmes d'eau courante (ex : berge de fleuve). Elle est trouvée principalement sur des fonds mous (vase, sable fin, limon), jusqu'à une profondeur de 20 mètres ; elle est présente partout en Europe. Elle supporte l'eutrophisation sauf dans sa phase finale (constitution de vase de pourriture). Espèce fragile, ses effectifs seront réduits si l'eau est remuée, draguée ou polluée. Avec *A. anatina* elle est aussi massivement victime des attaques de rats musqués dans les lacs du nord de la Suisse. Sa durée de vie maximale est de 11 ans ([113], [133], [137], [159]).

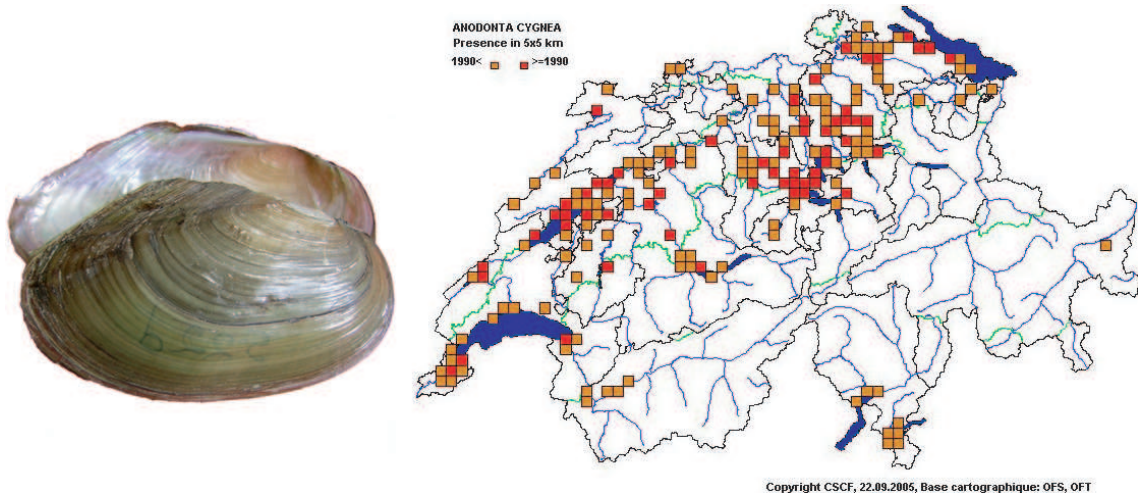


FIG. 2.12 – *Anodonta cygnea* Linnaeus, 1758, et sa répartition en Suisse [152].

Dans le lac de Neuchâtel, l'espèce *Anodonta cygnea* Linnaeus 1758, est bien présente ([113], Fig. 2.12).



FIG. 2.13 – *Anodonta anatina* et *Unio tumidus*.

Chapitre 3

La coquille, capteur des variations environnementales

3.1 Construction de la coquille

Il a déjà été vu précédemment que l'organe qui construit la coquille est le manteau. La grande originalité de l'édification de la coquille réside dans le fait qu'elle se déroule dans un compartiment extérieur aux tissus vivants, le manteau.

Du point de vue chimique, la coquille est faite de deux types de constituants, ou phases : l'une minérale, qui est le carbonate de calcium cristallisé, et l'autre organique, souvent appelé conchyoline. Cette dernière, qui représente moins de 10 % du poids de la coquille, contient surtout des protéines, mais aussi un mélange de glucides et de lipides. Une coquille de bivalve est composée de trois couches superposées (voir Fig. 2.5, section 2.2.2) qui sont, de l'extérieur vers l'intérieur :

- une couche purement organique ou périostracum ;
- une première couche calcifiée d'aspect mat qui est la couche des prismes ou ostracum ;
- une seconde couche également calcifiée mais d'aspect brillant, qui est la couche des lamelles ou hypostracum.

Cette couche interne est séparée du manteau par un espace contenant le liquide extra-palléal. Le périostracum est fait de protéines fibreuses. Il résiste à diverses substances chimiques, et en particulier aux acides faibles. Il protège ainsi les couches minéralisées sous-jacentes. Selon l'espèce et selon la couche de la coquille, le carbonate de calcium, $CaCO_3$, cristallise sous forme de calcite ou d'aragonite. Indépendamment de leur forme minéralogique, c'est l'agencement des cristaux qui détermine l'aspect mat ou brillant des couches de la coquille.

Les spécialistes distinguent six grands types de structures : prismatique, nacrée, foliacée, croisée, sphérulitique, et homogène. Il sera retenu que, dans la structure prismatique, les cristaux sont empilés en colonnes perpendiculaires à la surface de la coquille, et que, dans les autres structures, ils sont disposés en minces feuillets plus ou moins parallèles à cette surface. La matière organique sépare les cristaux et contribue à cimenter l'édifice. Il s'y ajoute parfois des pigments qui sont à l'origine des ornements colorés. La construction de la coquille est une fonction qui se prolonge pendant toute la vie des mollusques puisque leur croissance ne s'arrête que temporairement. Périodiquement, et d'ordinaire une fois par an, ils forment un anneau de croissance dont les limites restent visibles sur le pourtour de la coquille.

Du point de vue de la physiologie, les échanges aboutissant à cette construction se déroulent entre quatre "compartiments" :

- le milieu extérieur ;
- l'ensemble des tissus vivants ;
- le liquide extra-palléal ;
- la coquille.

Deux parois interviennent dans ces échanges. La première isole les tissus vivants du milieu extérieur. Elle est représentée par la surface entre ces mêmes tissus vivants et le liquide extra-palléal : c'est la surface du manteau. Elle laisse pénétrer dans le sang des ions provenant du milieu extérieur (Ca^{2+} et HCO_3^-). La surface du manteau (ou épithélium palléal externe) puise ces ions dans le sang et les transfère dans le liquide extra-palléal. Les tissus vivants participent aussi à l'élaboration du liquide extra-palléal. Le CO_2 (déchet ordinaire du métabolisme) va être réutilisé par le mollusque pour la construction de la coquille.

Le liquide extra-palléal construit la coquille à partir de la matière organique, d'une part, et des ions Ca^{2+} et HCO_3^- qui se combinent en $CaCO_3$, d'autre part. Pour que les cristaux s'organisent, le liquide doit d'abord être sursaturé (le produit de solubilité $[CO_3^{2-}][Ca^{2+}]$ doit être dépassé). La phase organique préalablement sécrétée joue le rôle d'initiateur de la minéralisation, grâce à des sites de nucléation sur lesquels les molécules de $CaCO_3$ forment des agrégats constituant des "noyaux critiques". En augmentant de volume, par addition continue d'éléments minéraux, les noyaux critiques deviennent de petits cristaux. Ces petits cristaux continuent à s'accroître par autoassemblage dans la mesure où le manteau leur fournit les ions Ca^{2+} et HCO_3^- (ou CO_3^{2-}) nécessaires ($Ca^{2+} + CO_3^{2-} \rightarrow CaCO_3$).

Ce sont les substances organiques qui jouent un rôle déterminant dans le contrôle du type de cristallisation, calcite ou aragonite, dans l'orientation des cristaux et dans la limitation de leur taille [60]. La vitesse de croissance est liée à l'environnement et son rôle est prouvé par l'observation ([13], [23], [49], [57], [71], [75], [118]). En effet, selon les saisons et la température, la croissance de la coquille est plus ou moins rapide et parallèlement, la taille et la forme des cristaux de nacre ne sont pas les mêmes [73].

3.2 Comment l'environnement influence-t-il la croissance d'un bivalve ?

Sous le microscope, les coquilles de bivalves ont de fines striations, ou lignes de croissance (Fig. 2.4 section 2.2.2), résultant de la minéralisation. Rosenberg (1975 [95]) a défini un incrément de croissance comme une période de temps entre le début d'une unité de structure et le début de l'unité adjacente suivante. Une ligne de croissance est caractérisée par une accumulation de $CaCO_3$, qui peut être décrite par sa longueur et son épaisseur relative. Les incréments sont utilisés en paléontologie pour reconstituer le taux de croissance annuel d'organismes, actuels ou fossiles. Les incréments de la coquille contiennent les informations relatives à l'évolution de l'environnement dans lequel l'organisme grandit durant sa biominéralisation. L'information incluse dans la microtopographie d'une coquille peut être différente suivant les compositions chimiques. La quantité de $CaCO_3$ dans chaque couche est fréquemment reliée au taux de sécrétion et à l'horloge biologique de l'organisme. Un second type de contrôle peut influencer le taux de précipitation : l'effet des facteurs environnementaux (température, marées,

composition chimique des fluides environnementaux).

En conclusion, deux types d'information sont fournis par la structure de la coquille :

- informations liées aux facteurs internes (comme le taux de croissance et la périodicité liés aux variations environnementales) ;
- informations liées aux facteurs externes (comme la variation des conditions biogéochimiques environnementales).

La recherche pour ces deux types d'informations à l'intérieur des accrétions des coquilles ([24], [46], [75], [101], [125], [130]) d'organismes vivants ou fossiles est critique pour les géologues qui essayent de caractériser les changements survenus à la surface de la terre et l'évolution des organismes à travers le temps.

3.3 Comment la coquille enregistre-t-elle les conditions environnementales ?

3.3.1 La coquille

La coquille des unionidés est composée de différents anneaux colorés qui semblent être dus aux variations environnementales, telles que le contenu de calcium et/ou de matières organiques. Ces facteurs sont reliés principalement aux variations climatiques et saisonnières (température, quantité de pluie, ruissellement dans le bassin versant, développement de la végétation, etc.). Par exemple, les anneaux annuels d'hiver peuvent être réunis en un anneau, épais et noir, dû à une activité ralentie (températures froides) et à une dilution importante du calcium pendant les mois pluvieux. Certaines espèces montrent même un arrêt complet de la croissance durant l'hiver. Il reste difficile de relier les anneaux de croissance à une ligne de temps particulière à cause du manque de précision de l'enregistrement des variations saisonnières.

Comme démontré dans de nombreuses études ([36], [46], [57], [75], [71], [95], [96], [118]), la chimie de la coquille reflète en général la chimie de l'eau environnante. Ces études relèvent l'épuisement de l'oxygène et l'acidification de l'eau, et leurs effets sur le taux de croissance de la coquille. Le taux de croissance reflète aussi les changements d'approvisionnement en nourriture et, indirectement, la température de l'eau ([14], [65], [76]).

Les incréments de croissance annuels ressemblent fortement aux anneaux permettant de compter l'âge des arbres. Ces incréments sont plus facilement observables en coupe verticale, partant du sommet de la coquille jusqu'au bord ventral. L'arrêt hivernal de la croissance est marqué par des lignes d'hiver opaques, séparant les incréments annuels consécutifs. Quand un animal est jeune, le taux de croissance annuel est grand et de larges incréments sont formés. Quand un animal atteint sa maturité sexuelle, la croissance des bords de la coquille décroît plus ou moins abruptement ([18]).

3.3.2 La composition et la température de l'eau

Les hautes températures n'affectent pas seulement l'activité métabolique de l'animal mais elles rendent également possible une saison nourissante plus longue. Quand la nourriture est en abondance, les coquilles montrent une augmentation considérable du taux de croissance, même

chez les individus âgés ([75]). De nombreux facteurs environnementaux covarient, et il est alors difficile de corrélérer le taux de croissance à un seul facteur.

Le nombre de lamelles de micro-croissance au sein des incréments annuels correspond approximativement au nombre de jours durant la saison de croissance. Ceci indique que les microlamelles sont formées de manière diurne comme les lamelles sur les otolites des poissons ([4], [15]). De nombreuses périodes de décroissance et de croissance de l'épaisseur de ces lamelles peuvent être remarquées dans la plupart des incréments. Les lamelles épaisses indiquent une croissance rapide et les lamelles minces, une faible croissance. En effet, les lamelles minces semblent former des crêtes résistantes qui indiquent une croissance très lente ou son arrêt.

Dans certains incréments de croissance annuels, les lamelles de micro-croissance et les crêtes montrent une périodicité distincte, c'est-à-dire que les périodes de croissance rapide sont séparées par des périodes de croissance lente. La correspondance du nombre et de la durée de telles périodes entre coquilles de même âge suggère que la croissance de la coquille est gouvernée par des facteurs environnementaux et non par des rythmes endogènes individuels. En effet d'après la littérature :

- l'accroissement de l'acidification dans les rivières est clairement indiqué par des changements dans le taux de croissance de la coquille. L'acidification est inversement proportionnelle au taux de croissance ([75]) ;
- l'épuisement en oxygène cause une chute considérable du taux de croissance. Les isotopes de l'oxygène et du carbone à l'intérieur d'une coquille peuvent être mesurés avec un spectromètre de masse. Les profils des isotopes stables de l'oxygène des coquilles peuvent alors être utilisés pour distinguer deux types de populations, pour déterminer l'âge et le taux de croissance ([56], [115]) ;
- les unionidés sont très sensibles à la pollution et aux fluctuations de la chimie de l'eau ; ils ne tolèrent qu'une faible salinité ;
- la variation saisonnière de l'isotope ^{18}O à travers la coquille est évident et fournit des informations sur l'environnement aussi bien que sur l'animal lui-même ([46], [56], [57], [118], [126]). Grâce au fait que les saisons peuvent être localisées dans le modèle isotopique, il est possible de comparer le signal de l'isotope ^{18}O de la coquille avec le signal ^{18}O mesuré dans l'eau de la rivière. Le profil de la coquille de l'Unio montre alors des variations saisonnières évidentes, qui sont principalement influencées par la composition et la température de l'eau.

Matériels et Méthodes

Chapitre 4

Campagnes d'échantillonnages

4.1 Première campagne

Les premiers individus collectés ont été trouvés déjà morts sur les bords du Lac de Neuchâtel (coordonnées du centre de surface : 46°55' lat. N, 6°50' E Greenwich, [5], [62]), au lieu-dit La Tène (Fig. 4.1), durant l'année 2004. Ces individus sont très abîmés, parfois avec une seule valve, voir sous forme d'un morceau de coquille. Cette première campagne d'échantillonnage a fourni :

- 149 *Unio tumidus*,
- 9 *Anodonta anatina*.

Les analyses statistiques effectuées sur ce premier échantillon n'étaient pas très significatives du fait du petit nombre d'individus complets et de leur état. De plus, dans l'optique d'une étude fiable, il faudrait pouvoir comparer les individus, chose impossible pour ces individus dont la date de mort n'est pas connue. En effet, elles ont très bien pu vivre dans des périodes différentes. Une autre campagne a donc dû être effectuée.

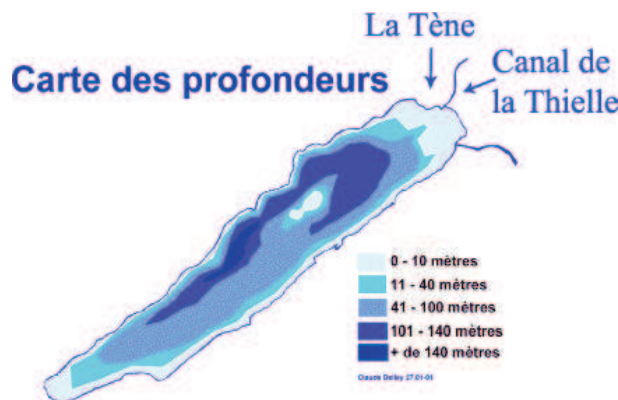


FIG. 4.1 – Carte des profondeurs du lac de Neuchâtel [149].

4.2 Deuxième campagne

Afin d'avoir une taille d'échantillon statistique plus élevée et d'être capable de connaître le temps de vie des individus, une deuxième campagne d'échantillonnage a été effectuée, au lieu-dit La Tène et à l'ouest du canal de la Thielle (Fig. 4.2 ; lat. 47°0'15", long. 7°0'55" [166]). Cette campagne s'est déroulée en deux parties, les 3 et 16 juillet 2005. A l'aide de canoës (Fig. 4.3), les individus ont été collectés à des profondeurs allant de 50 à 300 cm. Ce fut une campagne fructueuse.

- 319 *Unio tumidus* vivants et 7 morts,
- 23 *Anodonta anatina* vivantes et 2 mortes,
- 4 *Anodonta cygnea* vivantes.



FIG. 4.2 – Zone de collecte, la Tène et le Canal de la Thielle [168].

Durant cette campagne, un fait a été remarqué : les *Unio tumidus* sont très largement répandus dans toute cette zone de collecte. En revanche, les *Anodonta* étaient très peu nombreuses et peu d'individus de cette espèce ont pu être récoltés, contrairement aux Unios.

Afin de pouvoir faire de bonnes analyses statistiques sur les *Anodonta*, plus d'individus étaient nécessaires et donc une troisième campagne a été organisée.

4.3 Troisième campagne

La but de la troisième campagne étant de compléter la collection d'*Anodonta*, seule cette espèce a été collectée et les autres rejetées; c'est pourquoi le 17 septembre 2005 une nouvelle expédition a été faite dans la même zone que précédemment : 22 *Anodonta anatina* et 11 *Anodonta cygnea* ont été récoltés. Durant cette campagne, deux *Unio tumidus* juvéniles ont été trouvés et conservés car les individus juvéniles sont les plus difficiles à trouver car peu visibles.



FIG. 4.3 – Campagne d'échantillonnage à l'aide de canoës, Neuchâtel.

L'abondance d'individus observés dans le lac de Neuchâtel est une preuve de la bonne qualité de l'eau du lac, cependant une grande quantité de *Dreissenia polymorpha* a été observée. La quasi-totalité des coquilles pêchées avaient leur partie émergente du sable complètement recouverte de *Dreissenia*.

4.4 Constitution de la base de données échantillon

Au cours de la récolte, les coquilles ont fait l'objet d'une première mesure de paramètres euclidiens (longueur, largeur) au pied à coulisse (Fig. 4.4). Puis les coquilles ont été débarrassées de leurs parties molles, lavées, classées, puis rangées dans des tiroirs de compactus. (Fig. 4.5). En conclusion, une base de données de 548 coquilles a été constituée dont 477 *Unio tumidus*, 56 *Anodonta anatina* et 15 *Anodonta cygnea*. Cette base de données se trouve sur le DVD en Annexe. La quantité d'*Unio tumidus* permet d'être certain de la qualité des méthodes statistiques utilisées par la suite. Cependant le nombre de 15 *Anodonta cygnea* est relativement faible, c'est pour cela que sur certaines analyses les Anodontes sont étudiées ensemble.



FIG. 4.4 – Campagne d'échantillonnage, Neuchâtel.



FIG. 4.5 – Coquilles du Lac de Neuchâtel nettoyées et classées.

Chapitre 5

Collecte des données morphométriques

5.1 Les mesures morphométriques

Les premières mesures effectuées concernent la morphométrie : longueur (*mm*), largeur (*mm*), profondeur (*mm*), épaisseur (*mm*), longueur antérieure (soit la distance du crochet par rapport au bord antérieur, *cm*), poids (*g*) et volume (*cm³*).

- Les trois premières mesures ont été effectuées à l'aide d'un pied à coulisse électronique (Fig. 5.1 ; précision 0.01 mm). Ces mesures sont très précises, les seules erreurs possibles seraient dues à l'état de la coquille, dans le cas de la longueur et de la largeur, et au lieu de cassure de la charnière, pour la profondeur. Remarque : ici la profondeur correspond à la moitié du renflement situé en sections 2.2.9, 2.2.10, 2.2.11 et 2.2.12 car la profondeur des deux valves est mesurée séparément.

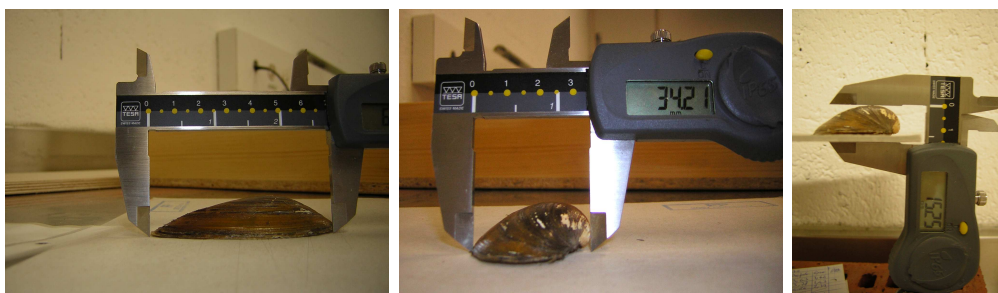


FIG. 5.1 – Mesure des coquilles (longueur, largeur, profondeur).

- L'épaisseur a été mesurée à l'aide du pied à coulisse électronique et sur le côté antérieur de la coquille (Fig. 5.2), cependant cette mesure n'est pas précise. A cause des différences entre les coquilles, il n'est pas évident de toujours effectuer la mesure au même endroit.
- La mesure de la longueur antérieure (Fig. 5.2) est moins précise car effectuée avec une règle mais semble être très utile pour différencier les espèces.
- Une autre mesure a aussi été ajoutée pour les Anodontes : la largeur entre la fin de la marge supérieure et la marge inférieure (Fig. 5.2), effectuée à l'aide du pied à coulisse.
- Le poids a été mesuré très précisément à l'aide d'une balance électronique de type Sartorius Analytic (Fig. 5.3 ; précision 0.0001 g).



FIG. 5.2 – Mesure de l'épaisseur de la coquille, de la distance du crochet par rapport au bord antérieur et mesure de la quantité appelée 2^{ème} largeur.



FIG. 5.3 – Balance électronique utilisée pour la mesure du poids.

- Et finalement, le volume a été la mesure morphométrique la plus difficile à effectuer. L'idée était de plonger la coquille dans un récipient d'eau (éprouvette graduée) et de mesurer le mouvement du ménisque d'eau. Cependant, le problème était que les grosses coquilles ne pouvaient aller que dans des récipients avec une large ouverture et donc la graduation étant moins précise et le mouvement du ménisque imperceptible, il était impossible de mesurer les volumes précisément de cette manière-là.

Une idée alternative était de trouver un récipient dans lequel il serait possible d'introduire de gros individus mais qui posséderait une très petite ouverture afin de mesurer précisément le volume d'eau déplacé. Un picnomètre aurait fait l'affaire mais il était impossible d'introduire les coquilles à l'intérieur. Construire un récipient adapté s'est avéré impossible.

Finalement, la solution est venue de la célèbre loi d'Archimède : "tout corps plongé dans un fluide subit une poussée verticale, dirigée de bas en haut, égale au poids du fluide déplacé". Donc en plongeant une coquille dans un récipient d'eau et en vérifiant que la coquille ne touche pas les parois, la force exercée dans le liquide sera égale au poids de fluide déplacé, c'est-à-dire au volume de l'objet.

Principe [167] : Prendre une balance électronique et poser un récipient contenant de l'eau. Appuyer sur le bouton tare et la balance affichera 0. Attacher l'objet que vous souhaitez mesurer à un fil fin et le plonger dans l'eau jusqu'à ce qu'il soit complètement immergé, mais qu'il ne touche pas les parois du récipient. Sur la figure 5.4, la balance indique 8 grammes dus à la poussée d'Archimède.

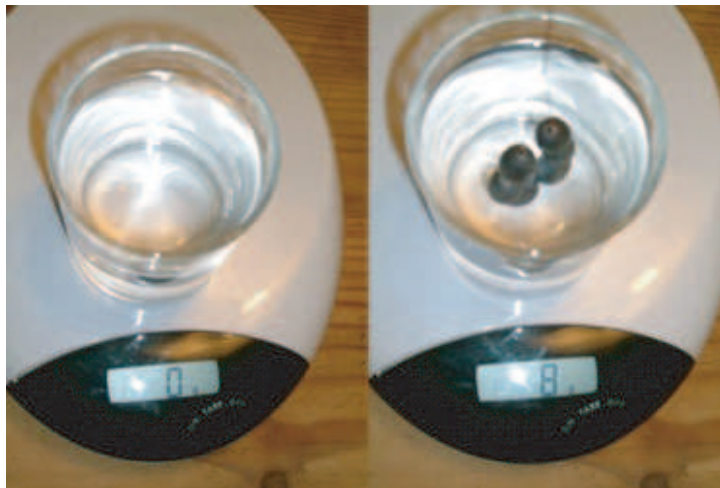


FIG. 5.4 – Mesure du volume d’un objet (plomb) à l’aide de la poussée d’Archimède [167].

Le problème dans ce principe est qu’il est difficile d’accrocher les coquilles à l’aide d’un fil. Il fallait donc trouver le moyen de plonger la coquille dans le récipient, sans qu’elle ne touche les parois. Grâce à André Villard, préparateur à l’Institut de Géologie de l’Université de Neuchâtel, une potence a été mise au point (voir Fig. B.2 en Annexe B) à laquelle une sorte de cuillère est accrochée et sur laquelle il est possible de déposer les coquilles. La hauteur de cette cuillère étant réglable, il était alors possible de plonger la coquille dans le récipient d’eau sans qu’elle ne touche les parois. Le problème qui se posait alors était que la cuillère faussait le volume. En conséquence le procédé suivant a été utilisé (Fig. 5.5) :

- Mettre le récipient sur la balance (balance Sartorius thermocontrol, précision 0.001 g voir Fig. B.1 en Annexe B), la balance ne pouvant monter que jusqu’à un poids de 500 g, il a fallu prendre le récipient le plus petit possible (voir Fig. B.1 en Annexe B).
- Plonger la cuillère à l’intérieur de l’eau jusqu’à la marque (marque positionnée de telle sorte que la cuillère ne touche pas le fond du récipient).
- Mettre la tare à 0.
- Poser la coquille sur la cuillère. Le niveau de l’eau a remonté sur la cuillère ce qui fausse le volume.
- Remettre la cuillère au niveau de la marque pour corriger.
- Attendre que le tout se stabilise et noter le chiffre (en g) affiché par la balance, c’est le volume de la coquille (en cm^3).

Un dernier petit problème s’est encore posé, c’est le fait que l’eau dégaze et que le poids sur la balance ne pouvait pas se stabiliser. Afin de pallier ce problème, de l’éthylène glycol a été utilisé à la place de l’eau. L’éthylène glycol n’a pas la même densité que l’eau, mais les coquilles étant toutes mesurées de la même manière, il est inutile de corriger la différence.

Afin de mesurer l’erreur de mesure de cet appareillage, la plus petite coquille (donc celle sur laquelle l’erreur est la plus grande) a été mesurée 20 fois. La mesure moyenne de cette coquille est de $0.325g$ (cm^3), l’écart type est 0.0044, et le coefficient de variation 1.3%. L’étendue de la mesure est de 0.017, ce qui donne une erreur relative (étendue/moyenne) de 5.2%, ce qui est acceptable. Cela prouve que cet outil de mesure est suffisamment précis pour que les données soient utilisables.

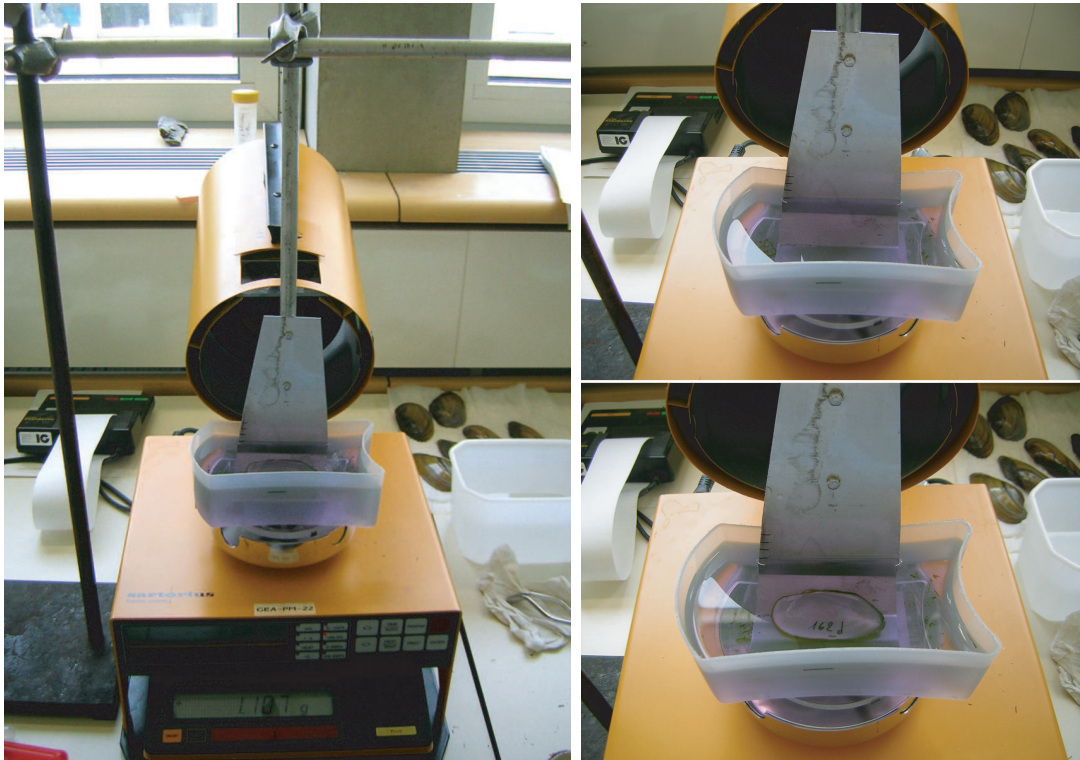


FIG. 5.5 – Balance Sartorius avec le récipient et la potence, la cuillère est plongée dans le liquide. Une fois la coquille posée sur la cuillère, le niveau est réajusté.

5.2 L'âge

Bien que la méthode du calcul de l'âge à l'aide des stries de croissance soit controversée ([12], [24], [34], [37], [55], [63], [106], [128]), cette méthode a tout de même été utilisée pour approximer l'âge des coquilles.

Tout d'abord, le nombre de stries de croissance visibles sur la coquille a été compté. Certaines coquilles étant très sombres, il n'a pas toujours été facile de les repérer. Dans un deuxième temps, quelques coquilles ont été coupées pour être étudiées au microscope électronique (voir ci-après). Ces lames ont été utilisées pour repérer les stries majeures de croissance à l'aide d'une binoculaire.

A l'aide de ces stries et de l'estimation de la croissance par l'équation de von Bertalanffy, il a été possible de déduire l'âge des coquilles à partir de leur taille (voir Section 9.2.1).

5.3 Le contour des coquilles

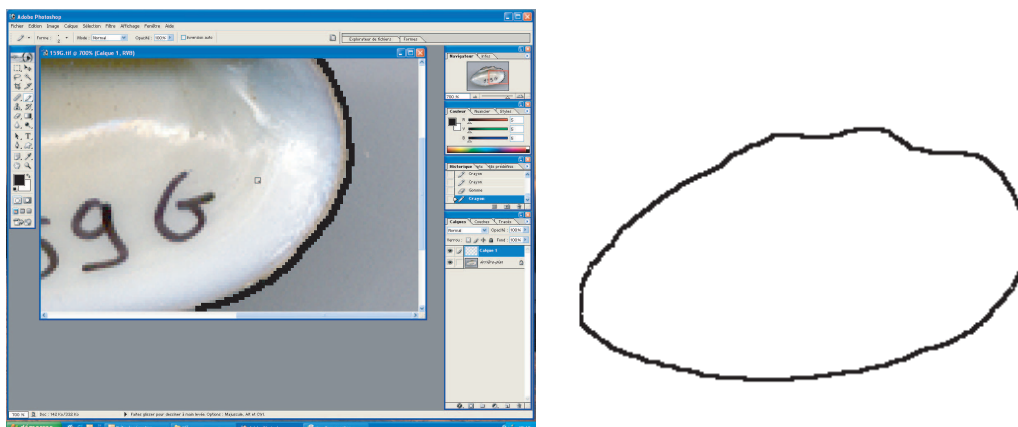
5.3.1 L'extraction des contours

Un deuxième type de données morphologiques a pu être obtenu en numérisant les contours de chaque valve des coquilles récoltées. Les coquilles dont le contour n'était pas trop abîmé ont été scannées vue de l'intérieur à l'aide d'un simple scanner optique HP Précision ScanLTX (Fig. 5.6).



FIG. 5.6 – Coquille scannée.

Ensuite, à l'aide du logiciel Photoshop[®], les contours ont été extraits, tout simplement en le retraçant avec l'outil crayon (Fig. 5.7).

FIG. 5.7 – Extraction des contours à l'aide de Photoshop[®].

5.3.2 Les landmarks ou points homologues

Les landmarks, ou points homologues, sont des points de repère sur le spécimen à étudier, utilisés comme référent pour effectuer des mesures et comparer les spécimens entre eux [11]. Ils sont souvent utilisés dans l'étude des poissons par exemple (voir section 7.5.3, [10], [17]), mais aussi pour l'étude de la morphologie de Brachiopodes ([107]). Dans le cas des coquilles, il n'est pas évident de trouver des points semblables pour tous les individus, mais à l'aide du logiciel TpsDig (téléchargeable sur le site SUNY Stony Brook [187]), des landmarks, choisis avec le plus de pertinence possible, ont été numérisés pour étudier la forme des coquilles. Sur chaque coquille, le point le plus antérieur, le point le plus postérieur, le point le plus ventral et le point le plus haut du crochet, ont été pris comme premiers repères, associés aux inflexions du crochet, à la partie la plus postérieure de la charnière et au point le plus antérieur du bord supérieur de la coquille (Fig. 5.8). Les points homologues choisis correspondent à des points de type 2 et 3 qui selon Bookstein 1991 [11] ne fournissent que peu d'information génétique.

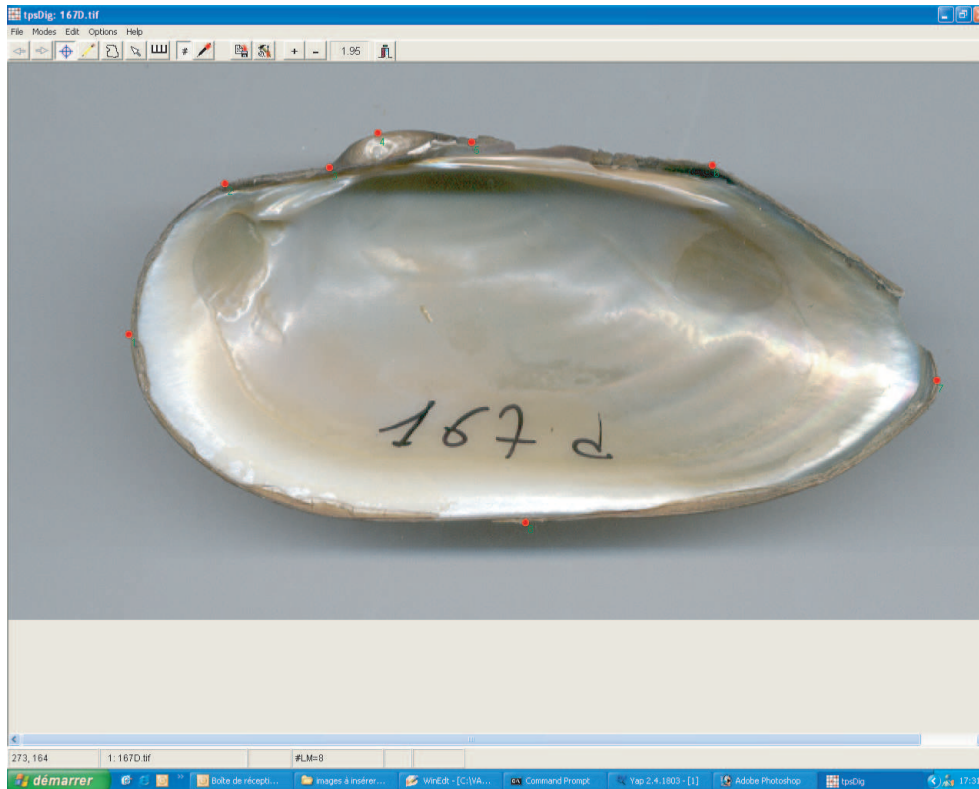


FIG. 5.8 – Logiciel TpsDig, pour digitaliser les landmarks.

5.3.3 Le logiciel CDFT

Etant donné que les coquilles n'ont pas de points homologues génétiquement programmés, il a fallu trouver une autre méthode pour étudier le contour.

Le logiciel CDFT est une application Matlab[®] mise au point par Cyril Dommergues, qui permet d'appliquer à des contours fermés ou ouverts une nouvelle méthode morphométrique utilisant la DCT ("*discrete cosine transform*" ou transformée cosinus discrète). Cette méthode est très utile dans le cas où il n'y a pas de landmarks utilisables ([32], [33]).

Si un contour fermé est considéré comme étant un signal $S(t) = x(t) + iy(t)$ où t se déplace sur le contour, c'est-à-dire $0 \leq t < T$ et T est le périmètre de l'objet, alors ce signal peut être échantillonné (en choisissant N , le nombre d'échantillons, suffisamment grand pour capturer la complexité de la forme). Ensuite la transformée de Fourier discrète du signal échantillonné $S(n)$ est donnée par ($k \in \mathbb{Z}$) :

$$S(k) = \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{n=0}^{N-1} s(n) e^{-i(\frac{2\pi}{N})kn}$$

L'application Matlab[®] CDFT extrait les descripteurs de Fourier des contours en donnant les amplitudes $S(k)$ des harmoniques obtenus par la DCT. Il est possible de choisir le nombre d'échantillons utilisés (c'est-à-dire N) et le nombre d'harmoniques h souhaité (en effet le logiciel ne donnera que les h premières et dernières harmoniques demandées).

Etant donné que l'application CDFT n'accepte que des images en bitmap, il a fallu convertir les contours dans le bon format avant d'utiliser l'application avec un nombre d'échantillons de 500 points et un nombre d'harmoniques de 20. Les données suivantes ont alors été obtenues (en pixels) :

- aire,
- périmètre,
- harmoniques.

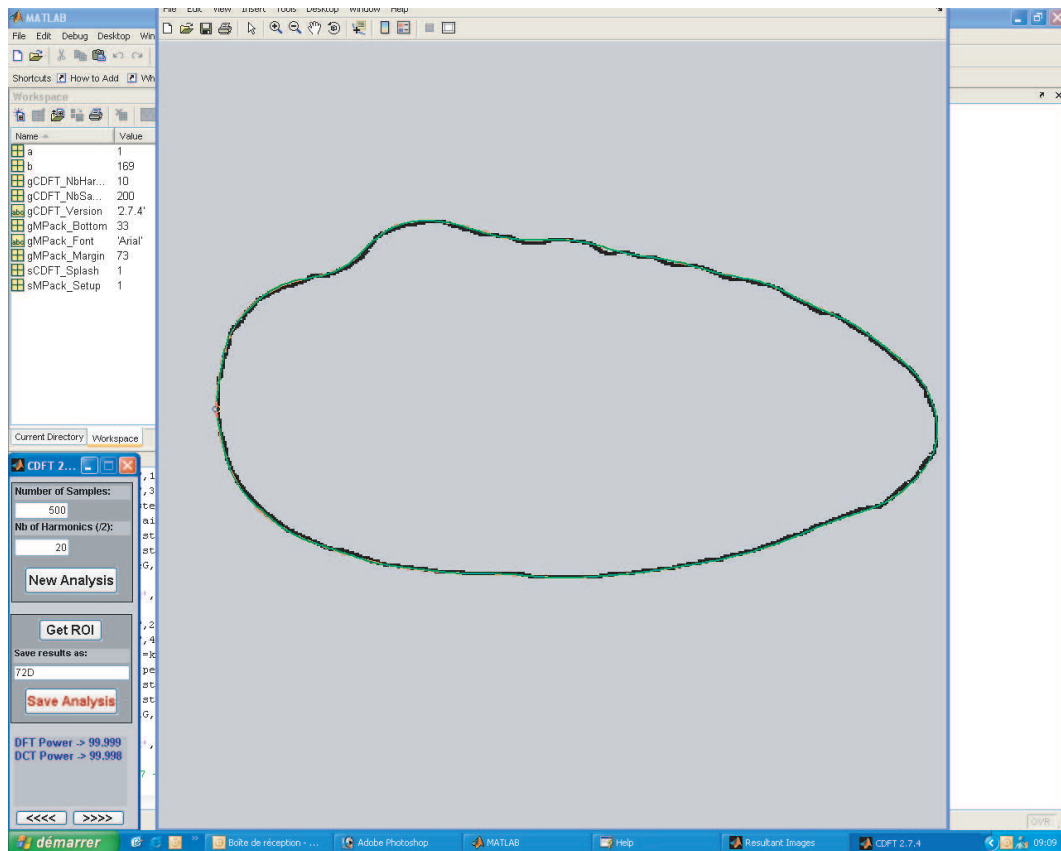


FIG. 5.9 – Logiciel CDFT.

Chapitre 6

Données chimiques et topographiques sur la coquille

6.1 Informations chimiques

L'étude chimique de la coquille semble nécessaire. En effet, la coquille ne peut être vue comme un capteur des variations environnementales sans vérifier qu'elle enregistre les variations chimiques de la composition de l'eau environnante. Les données chimiques extraites de la coquille devraient refléter la chimie de l'eau ([64]). Pour cela, il faudrait comparer les compositions élémentaires ponctuelles tout au long de la croissance avec la chimie effective de l'eau lors de la biominéralisation. Malheureusement, ceci ne sera pas mené dans cette étude qui porte essentiellement sur le traitement des paramètres morphologiques, mais cela constitue indéniablement une poursuite possible des travaux.

6.1.1 Composition minérale de la coquille

L'analyse par diffraction des rayons X (ou analyse XRD pour "*X-Ray Diffraction analysis*") est une méthode permettant de décrire les phases polycristallines d'un matériau solide. Pour analyser l'échantillon, il est nécessaire de le réduire en poudre très fine afin d'avoir un échantillon le plus homogène possible, puis de le presser à l'intérieur d'un porte-échantillon pour obtenir une surface lisse et plane. Un faisceau monochromatique de rayons X est envoyé sur la matière. En fonction du faisceau réfracté obtenu, des conclusions sur les cristaux qui la forment peuvent être tirées. Un spectre, considéré comme l'empreinte digitale du matériau, est obtenue. L'aire sous chaque pic est relié à la fréquence de chaque phase dans l'échantillon.

Cette méthode appliquée à quelques-unes des coquilles, permet d'en déterminer la composition cristalline exacte des trois espèces.

6.1.2 Chimie de la coquille, analyse des éléments en trace

Lors de la biominéralisation, les éléments chimiques contenus dans l'eau sont incorporés à la coquille; une analyse chimique de cette dernière devrait donc permettre de connaître la chimie de l'eau environnante lors de la minéralisation [68]. A l'aide d'un microscope électronique à balayage (disponible à l'Institut de Microtechnologie de l'Université de Neuchâtel [177]) il devrait être possible d'obtenir une analyse chimique en énergie dispersive (EDS) de chaque incrément de croissance et ainsi de reconstruire la variation de la composition de la coquille au cours de la croissance (Fig. 6.1).

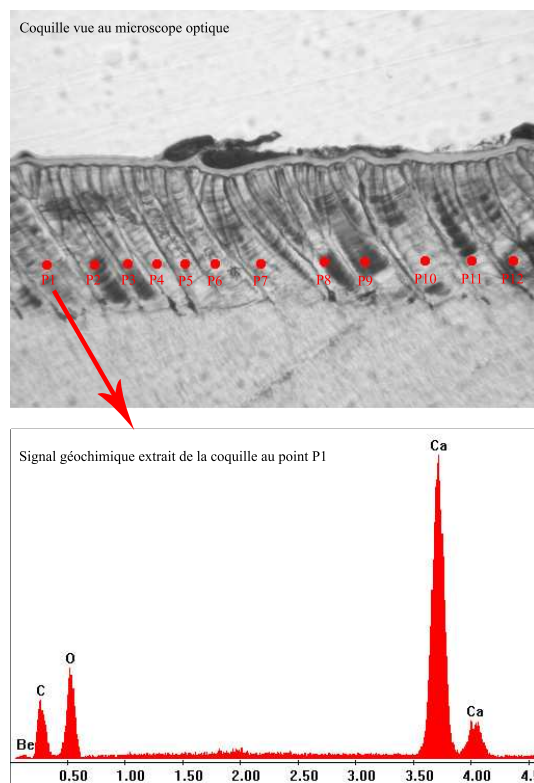


FIG. 6.1 – Spectre géochimique pouvant être extrait de chaque point d'analyse de la coquille.

Le microscope électronique à balayage étant couplé à un détecteur de rayons X à dispersion d'énergie, cela permet de faire des analyses élémentaires. L'impact des électrons ionise les atomes. Pour se désexciter, ils produisent des rayons X. L'analyse de ces rayons permet d'obtenir des informations sur la nature chimique de l'échantillon.

L'énergie des rayons X émis lors de la désexcitation des atomes dépend de leur nature chimique (un spectre de rayons X correspond à un et un seul élément chimique). En analysant le spectre de tous les rayons X obtenus, une analyse élémentaire, c'est-à-dire la détection des atomes présents, est réalisée.

Il est possible de faire des analyses élémentaires ponctuelles (EDS, "Energy Dispersive X-Ray Spectrometry") ou bien des cartes élémentaires ("EDX map").

6.1.3 Préparation des échantillons pour analyses élémentaires et observations en coupe

6.1.3.1 Les coupes

Les coquilles ont été coupées à l'aide d'une scie circulaire (Fig. 6.2) à l'endroit de la charnière en tranches d'environ 5 à 8 mm. Les morceaux ont ensuite été collés sur une feuille de papier cartonné à l'aide de cyanolite et étiquetés (Fig. 6.3).

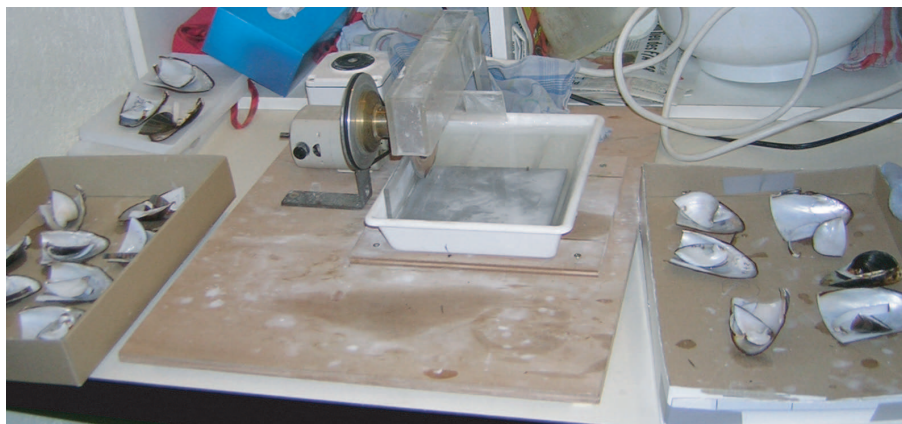


FIG. 6.2 – Scie permettant la coupe des coquilles, en prévision des lames minces.



FIG. 6.3 – Collage des morceaux de coquilles en vue des lames minces.

Puis à l'aide de résine epoxy Struers[®], les assemblages ont été indurés dans des moules en silicone (durée de séchage minimum de 24 heures).

Lorsque la résine a pris, le talon a été retaillé à la dimension voulue, ici 40 à 60 mm, puis rodé à l'aide de poudre de carbure de silice, grain 800, jusqu'à obtention d'une surface parfaitement plane. Le talon a alors été collé à froid sur une plaque de verre, à une température maximum de 50° pour éviter les tensions, à l'aide de colle epoxy Hillkuist[®], et laissée à sécher pendant 24 heures.

Coupées sur une épaisseur de matière d'environ 1 mm, les talons ont ensuite été rodés avec la même méthode que précédemment pour obtenir une surface parfaitement plane.

Pour le polissage, les lames ont été placées sur un porte-objet et polies sur un plateau de polissage MD-PLAN avec du produit DP Lubrifiant rouge ainsi que de la pâte de diamant de micron Struers[®], avec une vitesse de rotation de 70 tours/minutes et de 35 tours/minutes pour la tête, durant 15 minutes. Après un lavage de la machine et un échange de tapis de polissage par un MD-DAC, le polissage a encore duré 5 minutes avec le même produit mais avec un grain de diamant de 1 micron. Les lames étaient ensuite prêtes à l'utilisation (Fig. 6.4).



FIG. 6.4 – Lames minces d'*Unio tumidus*.

6.1.3.2 L'ICP-MS [193]

La méthode ICP-MS est une méthode analytique rapide et précise qui fournit des analyses multi-éléments et isotopiques pour des échantillons mis en solution. Cette technique est capable de déterminer des concentrations de plus de 70 éléments suite à une simple opération. La limite de détection de la plupart des éléments en solution est en dessous du ppb.

L'instrument utilise un plasma d'argon comme source d'ionisation et un spectromètre de masse pour détecter les ions produits. Durant l'analyse, la solution d'échantillon est nébulisée dans un gaz d'argon et passée à-travers une source plasma à couplage inductif. Le plasma est une source d'atomes à la fois excités et ionisés. Les ions positifs présents dans le plasma sont concentrés en bas du spectromètre de masse de quadripôle où ils sont séparés selon la masse, détectés, multipliés et comptés.

6.2 Comment obtenir une image et un signal topographique ?

Une partie de la topographie de la coquille peut être acquise en utilisant un scanner 3D [74], [108], [109], [121]. Ce scanner 3D (VI-910 de Konica-Minolta, [104], [189], [190]) est disponible à l'Université de Bourgogne (Laboratoire Le2i, Le Creusot [176]). Ce scanner est capable de donner la géométrie et la texture d'un objet 3D. A partir d'une série d'images d'observations de la projection d'un plan laser, la profondeur de chaque point analysé est calculée par triangulation. En d'autres termes, une feuille de lumière laser est projetée sur la surface de la coquille; la courbe 3D résultante est observée à travers une caméra calibrée et la position 3D des points de la courbe est enregistrée. La texture est également capturée au travers de filtres rouge, vert et bleu (Fig. 6.5; [104]).



FIG. 6.5 – Dispositif de numérisation de la surface d'une coquille posée sur un support à l'aide du scanner VI-910 de Konica-Minolta. Coquille posée sur son support.

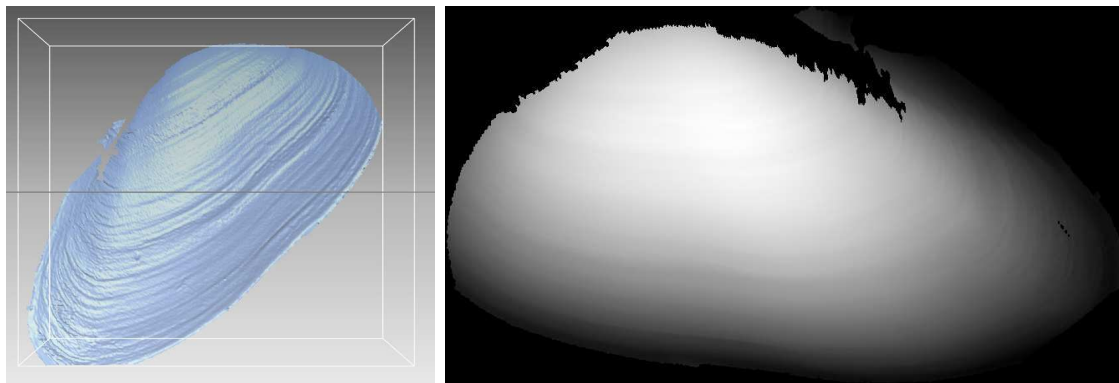


FIG. 6.6 – Image obtenue après numérisation. Transformation en niveaux de gris à l'aide d'une application développée par Pierre Jobard, Dynamic3D [191], Le Creusot, France.

Procédure : l'objet qui doit être mesuré (ici les coquilles) est placé sur un support (Fig. 6.5) et scanné. Le scanner effectue trois passages sur la surface de la coquille et le système enregistre les informations sur la profondeur résultante (Fig. 6.6). Le système a une précision de $100 \mu\text{m}$ sur les axes X , Y et Z , ce qui est suffisant pour enregistrer les incréments de croissance des unionidés (Fig. 6.7; [109]). L'image obtenue est ensuite transformée en image en niveaux de gris à l'aide d'une application mise au point par Pierre Jobard, Dynamic 3D [191], Le Creusot (Fig. 6.6).

Les informations dans "l'image niveaux" sont codées par un niveau de gris et l'image est interprétée comme une pseudo image 3D, avec des coordonnées (x, y, z) relatives à la position des pixels (x, y) et à l'altitude z . Une partie de cette "image niveaux" est ensuite récupérée sous la forme d'une bande de dimensions 128×256 .

Une analyse en ondelettes (voir la partie sur l'analyse en ondelettes section 8.4) peut alors être effectuée sur cette bande à l'aide du programme Labti mis au point par le laboratoire Le2i de l'Université de Bourgogne [61] ainsi que de la "Wavelet Toolbox" de Matlab®. Un signal est finalement obtenu en faisant une coupe horizontale de l'image résultante au niveau d'approximation souhaité (Fig. 6.7).

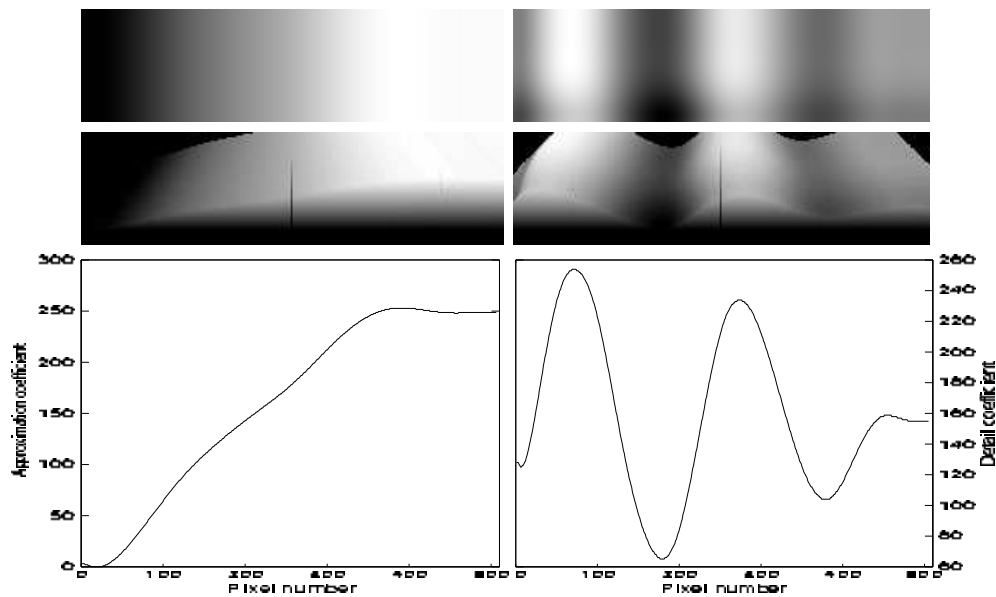


FIG. 6.7 – Exemple de résultats obtenus par les ondelettes et une analyse multirésolution sur une image en niveaux de gris de la surface d’une coquille. A gauche, de haut en bas : image reconstruite en utilisant les coefficients d’approximation au niveau 7. Pseudo projection 3D de l’image montrant la courbure générale de la coquille. Coupe horizontale obtenue par les coefficients d’approximation montrant la courbure générale de la coquille. Les plateaux correspondent aux stades juvéniles, quand la croissance est rapide. A droite, de haut en bas : image reconstruite en utilisant seulement les coefficients de détails au niveau 7. Pseudo projection 3D d’une image montrant que la courbure générale de la surface n’est plus visible, l’analyse aplanit la coquille. Coupe horizontale utilisant les coefficients de détail montrant, semble-t-il, au moins trois anneaux de croissances à ce niveau.

Chapitre 7

Méthodes statistiques

Ce chapitre donne le contexte méthodologique des outils statistiques utilisés tout au long du mémoire.

7.1 Les variables aléatoires

7.1.1 Définitions

Une variable est une caractéristique mesurable à laquelle il est possible d'attribuer plusieurs valeurs différentes. En particulier, une variable dont la valeur est déterminée en fonction du résultat d'une expérience aléatoire est appelée variable aléatoire. Une expérience est une opération conduite sous des conditions contrôlées dans le but de découvrir un effet ou tester une loi connue. Si l'expérience peut engendrer plusieurs résultats possibles (bien qu'elle soit répétée dans des conditions identiques) alors elle est dite aléatoire. L'analyse est fondée sur des observations qui ne sont pas uniquement affectées par les conditions contrôlées mais aussi par des conditions incontrôlées et des erreurs de mesure. La modélisation de l'expérience aléatoire consiste à associer à chaque événement un nombre compris entre 0 et 1 appelé sa probabilité [30], [199].

7.1.2 Mesures de tendance centrale et de dispersion

7.1.2.1 L'espérance mathématique

L'espérance mathématique d'une variable aléatoire est la moyenne pondérée des valeurs que la variable aléatoire peut prendre, les poids étant les probabilités avec lesquelles ces valeurs peuvent être prises.

Soit X une variable aléatoire, alors l'espérance mathématique est donnée par :

$$\mu = E[X] = \int_D x f(x) dx$$

où D est l'intervalle dans lequel X prend ses valeurs et $f(x)$ la fonction de densité de X . f étant inconnue, l'espérance mathématique d'un échantillon sera estimé par la moyenne :

$$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{n}$$

où les x_i sont les valeurs prises par la variable aléatoire dans l'échantillon et n le nombre d'observations.

La moyenne est une mesure de tendance centrale qui permet de caractériser le centre de la distribution. Il en existe d'autres comme la médiane ou le mode [30].

7.1.2.2 La variance et l'écart type

La variance est une mesure de dispersion de la distribution d'une variable aléatoire. C'est la moyenne des carrés des écarts à la moyenne :

$$\sigma^2 = \int f(x)(x - E[x])^2 dx$$

La variance d'un ensemble d'observations exprime la distance moyenne des observations par rapport à la moyenne de la distribution. Elle est estimée à l'aide de l'échantillon par :

$$s^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2$$

Il existe d'autres mesures de dispersion comme l'empan, l'écart moyen, ou l'intervalle interquartile.

La racine carrée de la variance est appelé écart-type $s = \sqrt{s^2}$. Il exprime la même caractéristique que la variance mais est plus facilement interprétable car il tient compte de l'unité de mesure [29], [30].

7.1.3 Mesures de forme

7.1.3.1 Mesure d'asymétrie

La mesure d'asymétrie, ou "skewness", est une fonction permettant de calculer l'asymétrie de la distribution d'un ensemble de données. Si sa valeur est négative alors la distribution est plus étalée à gauche, et si elle est positive alors la distribution est étalée à droite. La mesure d'asymétrie de la loi normale est de 0, ce qui signifie que cette fonction va permettre de mesurer l'asymétrie en comparaison à la loi normale. Elle est calculée comme la moyenne du cube des écarts à la moyenne divisée par le cube de l'écart type [29].

$$\beta_1 = \frac{E(x - \mu)^3}{\sigma^3}$$

7.1.3.2 Mesure d'aplatissement

Le coefficient de kurtose mesure l'aplatissement d'une distribution. Lorsqu'il est supérieur à 3 cela signifie que la distribution est pointue ou courbe leptokurtique; plus il sera faible, plus cela impliquera une distribution écrasée ou en courbe platikurtique. La valeur pour la loi normale est 3, ce qui rend possible de comparer la distribution d'un ensemble de données avec la loi normale. Il est calculé comme la moyenne des écarts à la moyenne à la puissance 4 divisée par l'écart type à la puissance 4 [29].

$$\beta_2 = \frac{E(x - \mu)^4}{\sigma^4}$$

7.1.4 Histogramme et densité de probabilités

L'histogramme est une représentation visuelle de la densité des données (Fig. 7.1). Il est formé sur des données groupées et montre les effectifs à l'intérieur de chaque groupe. Grâce à celui-ci la loi suivie par un ensemble de données peut être visualisée. Cependant il n'est pas facile de conclure à l'oeil nu. Il faut alors utiliser un test pour pouvoir tirer des conclusions (cours de Statistique Appliquée du Professeur Gilles Ducharme, Maitrise de Mathématiques, Montpellier II).

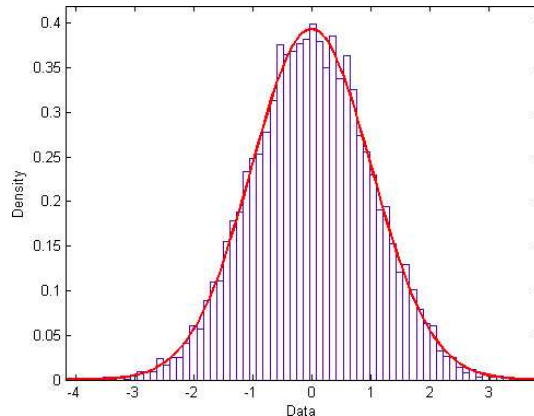


FIG. 7.1 – Histogramme d'une distribution et sa fonction de densité.

7.1.5 Quelques lois de probabilité

7.1.5.1 La loi Normale

La loi Laplace-Gauss ou loi Normale est une loi de probabilité qui intervient dans l'étude de phénomènes quantitatifs aléatoires continus soumis à de multiples causes (aucune d'entre elles n'étant prépondérante), agissant additivement et indépendamment l'une de l'autre, et dont la répartition des valeurs s'étale autour de leur moyenne [200].

La loi Normale est caractéristique des grandeurs qui se répartissent autour d'une valeur moyenne avec des probabilités qui diminuent de manière symétrique au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la moyenne. C'est donc une courbe en forme de cloche (Fig. 7.2). La loi normale se caractérise par la moyenne et l'écart type de la distribution. Elle se formule de la manière suivante :

$$f(x) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-\mu}{\sigma}\right)^2}$$

où μ est la moyenne et σ est l'écart type [201].

7.1.5.2 La loi Gamma

Une variable aléatoire qui suit une loi Gamma de paramètres a et b aura une fonction de densité (Fig. 7.2) donnée par :

$$f(x) = \frac{b^a}{\Gamma(a)} x^{a-1} \exp(-bx)$$

où x , a , et b sont strictement positifs, et la fonction Γ , appelée fonction Gamma, vaut $\Gamma(a) = \int_0^\infty t^{a-1} \exp(-t) dt = (a-1)!$

La forme de sa densité ressemble beaucoup à une loi Normale qui serait tronquée en 0 et asymétrique vers la droite. D'ailleurs, lorsque a tend vers l'infini, la loi Gamma tend vers une loi Normale [202].

7.1.5.3 La loi du χ^2

Une variable aléatoire qui suit une loi du χ^2 à ν degrés de liberté a une fonction de densité (Fig. 7.2) donnée par :

$$f(x) = \frac{x^{\frac{n}{2}-1} \exp\left(-\frac{x}{2}\right)}{2^{\frac{n}{2}} \Gamma\left(\frac{n}{2}\right)}$$

où x est positif et Γ est la fonction Gamma vue ci-dessus. C'est une particularité de la loi Gamma pour $a = \frac{n}{2}$ et $b = \frac{1}{2}$.

Cette loi est utilisée dans de nombreux tests d'hypothèses [30].

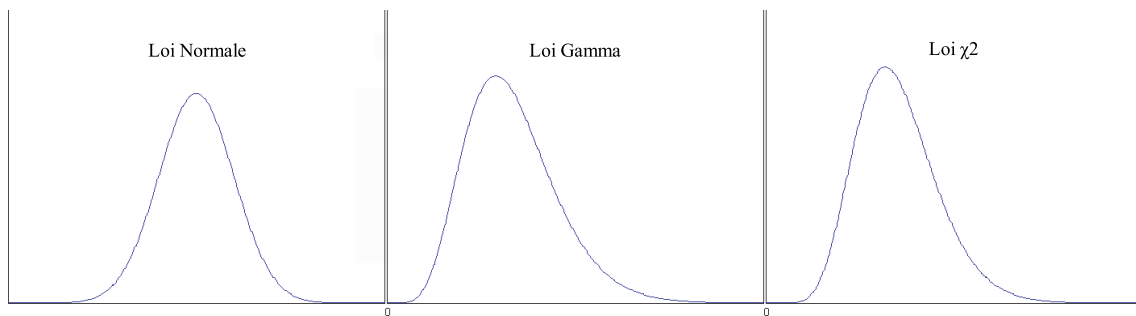


FIG. 7.2 – Densité des lois Normale, Gamma et χ^2 .

7.1.6 Quelques tests d'hypothèses

Un test d'hypothèse est une procédure permettant d'aboutir, en fonction de certaines règles de décision, au non-rejet d'une hypothèse de départ, appelée hypothèse nulle H_0 ou au rejet de l'hypothèse nulle en faveur de l'hypothèse alternative H_1 . Par exemple, on peut tester l'égalité de la moyenne de deux échantillons, ou bien tester si deux variables aléatoires sont indépendantes, ou encore si deux populations suivent la même loi de probabilité [30]. Afin d'effectuer le test, une fonction appelée aussi statistique du test, est calculée en tenant compte de l'information que l'on souhaite mesurer. Si la valeur de la statistique est supérieure au quantile de la distribution théorique sous H_0 , alors l'hypothèse testée devra être rejetée.

Une autre manière de conclure sur un test est de calculer sa "p-value". C'est la probabilité que la statistique du test soit plus petite que le quantile de la loi H_0 . Si la p-value est grande, cela signifie que la probabilité que H_0 soit vraie est grande et inversement. Donc si la p-value est plus grande que le seuil 0.05 alors on accepte H_0 , si par contre elle est inférieure, c'est H_1 qui sera acceptée.

7.1.6.1 Test du χ^2

Le test du χ^2 va permettre de comparer un histogramme avec l'histogramme théorique de la loi supposée. Pour cela il va comparer les effectifs dans chacun des k intervalles de l'histogramme.

Il va tester l'hypothèse $H_0 : F = F_0$ où F_0 est la fonction de répartition de la loi présumée; contre l'hypothèse $H_1 : F \neq F_0$.

La statistique du test s'écrit :

$$X^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(n_i - e_i)^2}{e_i}$$

où n_i est le nombre d'observations dans la classe i et e_i les fréquences estimées pour chaque classe. Sous H_0 la statistique X^2 suit une loi χ^2 à $(k-1)$ -le nombre de paramètres estimés de la loi degré de libertés. Donc H_0 sera rejeté lorsque le quantile de la loi χ^2 sera dépassé.

7.1.6.2 Test de Kolmogorov-Smirnov

Le test de Kolmogorov-Smirnov va tester si la fonction de répartition de deux échantillons est la même. Cela revient à déterminer si les deux échantillons proviennent bien de la même loi inconnue. Il va donc tester $H_0 : F(x) = G(x)$ pour tout x , où F et G sont les fonctions de répartition théoriques des deux échantillons, contre $H_1 : F(x) \neq G(x)$ pour au moins un x . La statistique du test T est définie comme la plus grande distance verticale entre les deux fonctions de répartition empiriques F_1 et G_1 trouvées à l'aide des échantillons :

$$T = \sup_x |F_1(x) - G_1(x)|$$

H_0 est rejetée lorsque la statistique T a dépassé la valeur seuil de la table de Smirnov.

Dans le cas où l'on veut tester la fonction de répartition inconnue d'un échantillon contre une fonction de répartition connue spécifique F_0 , alors le principe sera le même en remplaçant G et G_1 par F_0 [30].

7.2 La corrélation

7.2.1 Le coefficient de corrélation

La corrélation définit un indice permettant de mesurer le degré de liaison ou l'intensité de la relation entre deux variables [28]. C'est une fonction de deux variables qui satisfait les propriétés suivantes :

- la corrélation est positive lorsque la relation entre les variables est positive, c'est-à-dire lorsque les individus ayant des valeurs élevées pour l'une des variables ont également, en moyenne, des valeurs élevées pour l'autre variable et vice-versa;
- la corrélation est négative lorsque la relation entre les variables est négative, c'est-à-dire les valeurs positives de l'une des variables correspondent aux valeurs négatives de l'autre.

Le coefficient de corrélation de X et Y est défini par :

$$\rho_{XY} = \frac{cov(X, Y)}{\sqrt{var(X)var(Y)}}$$

où $cov(X, Y)$ est la covariance entre X et Y , définie comme :

$$\begin{aligned} cov(X, Y) &= E[(X - E(X))(Y - E(Y))] \\ &= E(XY) - E(X)E(Y) \end{aligned}$$

Si les variables sont indépendantes $cov(X, Y) = 0$ et donc $\rho_{XY} = 0$.

Le coefficient de corrélation satisfait :

- si $\rho_{XY} = 1$ alors dans un graphe à deux dimensions les points (x_i, y_i) sont parfaitement alignés sur une droite d'équation $Y = \beta_0 + \beta_1 X$ de pente positive, c'est-à-dire $\beta_1 > 0$;
- si $\rho_{XY} = -1$ alors dans un graphe à deux dimensions les points (x_i, y_i) sont parfaitement alignés sur une droite d'équation $Y = \beta_0 + \beta_1 X$ de pente négative, c'est-à-dire $\beta_1 < 0$;
- le coefficient de corrélation est indépendant des unités dans lesquelles les variables sont exprimées. Si $Z = a + bX$ avec $b > 0$ alors $\rho_{ZY} = \rho_{XY}$;
- Le coefficient de corrélation est indépendant de l'ordre dans lequel les deux variables sont exprimées, c'est-à-dire $\rho_{XY} = \rho_{YX}$;
- $\rho_{XY} = 0$ ne signifie pas que X et Y sont indépendantes, mais que leur relation n'est pas linéaire d'où :

$$\rho_{XY} = 0 \not\Rightarrow X \text{ et } Y \text{ sont indépendants};$$

en revanche

$$X \text{ et } Y \text{ sont indépendants} \Rightarrow \rho_{XY} = 0;$$

- si X et Y suivent une loi Normale alors il y a équivalence :

$$X \text{ et } Y \text{ sont indépendants} \Leftrightarrow \rho_{XY} = 0$$

7.2.2 Estimation du coefficient de corrélation

A partir d'un échantillon de taille n , $(x_1, y_1), (x_2, y_2), \dots, (x_n, y_n)$ provenant de la distribution conjointe de deux variables X et Y , on estime le coefficient de corrélation ρ_{XY} par r_{XY} défini par :

$$r_{XY} = \frac{\sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum (x_i - \bar{x})^2} \sqrt{\sum (y_i - \bar{y})^2}}$$

Il a les mêmes propriétés que ρ_{XY} en particulier :

$$-1 \leq r_{XY} \leq 1$$

7.3 L'analyse de régression

Ce qui suit est une introduction à la régression linéaire et est tiré du livre Dodge (1999a [28]) et du cours du Diplôme Postgrade en Statistique [178] du Professeur Ali Hadi [173].

7.3.1 La régression linéaire simple

L'analyse de régression peut être simplement définie comme la recherche de la relation entre deux variables X et Y , elle a un vaste domaine d'application parce que la plupart des sciences s'en servent et parce que beaucoup de méthodes statistiques ont un lien avec elle.

Supposons un échantillon $(x_1, y_1), (x_2, y_2), \dots, (x_n, y_n)$ de taille n de deux variables X et Y et que nous cherchions à étudier la relation qui les lie (exemple : la taille et le poids d'un groupe de n personnes); x_i et y_i sont respectivement les valeurs de la variable X et de la variable Y pour l'individu i ($i = 1, \dots, n$). La méthode la plus simple pour observer la relation entre X et Y est de représenter ces points (x_i, y_i) dans un graphe à deux dimensions (X en abscisse et Y

en ordonnée). A partir de cela il est possible d'observer quel genre de relation il existe entre X et Y . La relation :

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \varepsilon_i$$

va donc considérer une variable ε qui représente en quelque sorte le comportement individuel pour chaque individu $i = 1, \dots, n$ où les ε_i ne sont ni observables, ni calculables si l'on ne connaît pas les paramètres β_0 et β_1 . Dans ce cas il s'agit de modèle linéaire stochastique ou de modèle de régression linéaire.

La droite définie par cette équation est appelée la droite de régression, elle exprime la valeur de Y en fonction des différentes valeurs de X . Ainsi les rôles de X et de Y sont très différents, un modèle de ce type explique Y en fonction de X , c'est pourquoi on appelle X la **variable indépendante** ou **explicative** et Y la **variable dépendante** ou **expliquée**. La régression n'est pas un concept symétrique entre X et Y , contrairement à la corrélation. Dans un modèle de régression, on considère généralement les x_i comme des valeurs fixées et les y_i comme des valeurs aléatoires, la composante aléatoire d'un y_i étant le ε_i correspondant.

La droite de régression est inconnue et le problème de la régression consiste à estimer les paramètres β_0 et β_1 à partir de notre échantillon (x_i, y_i) . Afin d'estimer au mieux ces paramètres, on va déterminer la droite qui approche le mieux les données ; les paramètres de cette droite $\hat{\beta}_0$ et $\hat{\beta}_1$ sont des estimations de β_0 et β_1 . L'estimation de la droite de régression est donc :

$$\hat{y}(x) = \hat{\beta}_0 + \hat{\beta}_1 x$$

Les \hat{y}_i sont appelés valeurs estimées par le modèle, elles permettent d'estimer les quantités inobservables :

$$\varepsilon_i = y_i - \beta_0 - \beta_1 x_i$$

par des quantités observables :

$$\begin{aligned} e_i &= y_i - \hat{\beta}_0 - \hat{\beta}_1 x_i \\ &= y_i - \hat{y}_i \end{aligned}$$

Ces quantités e_i sont appelés **résidus** du modèle. La plupart des méthodes d'estimation consistent à estimer la droite de régression par une droite qui minimise ces résidus ; la plus utilisée est la méthode des moindres carrés.

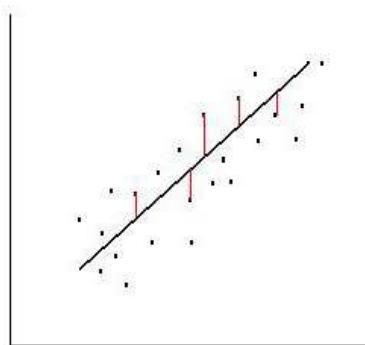


FIG. 7.3 –

La méthode des moindres carrés consiste à définir les estimateurs qui minimisent la somme des carrés des résidus. Il s'agit donc de choisir les estimateurs $\hat{\beta}_0$ et $\hat{\beta}_1$ de β_0 et β_1 tels que la

quantité $\sum_{i=1}^n e_i^2$ soit minimale. C'est-à-dire que les estimateurs $\hat{\beta}_0$ et $\hat{\beta}_1$ sont les coordonnées du minimum de la fonction :

$$f(\beta_0, \beta_1) = \sum (y_i - \beta_0 - \beta_1 x_i)^2$$

Ils correspondent aux valeurs qui annulent les dérivées partielles, ce sont donc les solutions du système d'équations :

$$\begin{cases} \sum (y_i - \hat{\beta}_0 - \hat{\beta}_1 x_i) = 0 \\ \sum x_i (y_i - \hat{\beta}_0 - \hat{\beta}_1 x_i) = 0 \end{cases}$$

c'est-à-dire de :

$$\begin{cases} \sum y_i = n\hat{\beta}_0 - \hat{\beta}_1 \sum x_i \\ \sum x_i y_i = \hat{\beta}_0 \sum x_i - \hat{\beta}_1 \sum x_i^2 \end{cases}$$

Ces équations sont appelées équations normales et en notant $\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n}$ et $\bar{y} = \frac{\sum y_i}{n}$ on obtient finalement :

$$\begin{cases} \hat{\beta}_1 = \frac{\sum x_i y_i - n\bar{x}\bar{y}}{\sum x_i^2 - n\bar{x}^2} \\ \hat{\beta}_0 = \bar{y} - \hat{\beta}_1 \bar{x} \end{cases}$$

Lorsque l'on utilise la méthode des moindres carrés, on va tout d'abord calculer $\hat{\beta}_1$ puis $\hat{\beta}_0$ et ainsi obtenir une estimation de la droite de régression appelée la droite des moindres carrés. Les erreurs seront alors estimées par les résidus : $e_i = y_i - \hat{y}_i$.

7.3.2 La régression linéaire multiple

La régression linéaire simple peut être généralisée au cas où la variable expliquée ne dépend plus d'une variable explicative mais de plusieurs, il s'agit alors de régression multiple. Tous les détails de la régression multiple ne seront pas explicités ici mais ceux-ci peuvent être trouvés dans Dodge (1999a [28]); en particulier les méthodes de sélection de variables et de choix de modèle. Il s'agit donc du cas où n observations et une réponse Y , et p variables explicatives X_1, X_2, \dots, X_p sont disponibles. Le modèle de régression linéaire s'écrit alors sous la forme :

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \beta_2 x_{i2} + \dots + \beta_p x_{ip} + \varepsilon_i \quad i = 1, \dots, n$$

ou bien :

$$Y = X\beta + \varepsilon$$

$$\text{où } \beta = \begin{pmatrix} \beta_0 \\ \beta_1 \\ \vdots \\ \beta_p \end{pmatrix} \quad \varepsilon = \begin{pmatrix} \varepsilon_1 \\ \varepsilon_2 \\ \vdots \\ \varepsilon_n \end{pmatrix} \quad X = \begin{pmatrix} 1 & x_{11} & x_{12} & \dots & x_{1p} \\ 1 & x_{21} & x_{22} & \dots & x_{2p} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots \\ 1 & x_{n1} & x_{n2} & \dots & x_{np} \end{pmatrix}$$

Notons e l'estimateur de ε , c'est-à-dire le vecteur des résidus. La méthode des moindres carrés va consister ici à trouver le β qui minimise :

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^n e_i^2 &= e^T e \\ &= (Y - X\beta)^T (Y - X\beta) \end{aligned}$$

Les équations normales se réécrivent donc $(XX^T)\beta = X^TY$ et on trouve comme estimateur :

$$\hat{\beta} = (X^TX)^{-1}X^TY$$

Cette solution sera unique si X est de plein rang, c'est-à-dire s'il n'y a pas de colinéarité entre les variables explicatives.

7.3.3 Qualité du modèle et valeurs aberrantes

Un certain nombre de tests pour étudier l'utilité du modèle (t-test, F test), de graphiques pour analyser la qualité du modèle et les éventuelles valeurs aberrantes, peuvent ensuite être utilisés. Par exemple pour la qualité du modèle :

- sachant que $e = Y - \hat{Y} = Y - PY = (I - P)Y$ est orthogonal à chaque variable prédictive, ce qui signifie que si on fait le graphique des résidus contre chacune des variables explicatives, celui-ci devra être aléatoire ;
- les e et les \hat{Y} sont orthogonaux, donc en faisant le graphe des résidus contre les valeurs prédites, on devrait voir apparaître une bande horizontale sur laquelle on ne distinguera aucune forme ;
- comme les résidus, les résidus studentisés sont indépendants. En faisant alors le graphique des résidus studentisés contre le numéro de l'observation, un graphe aléatoire est obtenu ;
- si les erreurs ε_i sont normalement distribuées alors sur le graphe des résidus contre les quantiles de la loi normale ("Q-Q plot"), les points devraient être alors alignés sur une droite.

En ce qui concerne la détection de valeurs aberrantes :

- soit $P = X(X^TX)^{-1}X^T$, tel que :

$$\begin{aligned}\hat{Y} &= X\hat{\beta} \\ &= X(X^TX)^{-1}X^TY \\ &= PY\end{aligned}$$

P est alors appelée matrice de projection, car elle projette Y sur l'espace des X . Alors si l'on réécrit \hat{y}_i sous la forme

$$\begin{aligned}\hat{y}_i &= \sum_{j=1}^n p_{ij}y_j \\ &= p_{ii}y_i + \sum_{j \neq i} p_{ij}y_j\end{aligned}$$

alors p_{ii} peut être interprété comme la quantité d'influence que chaque y_i a pour déterminer \hat{y}_i . Les observations avec de grandes valeurs de p_{ii} seront appelées des points leviers :

- si $p_{ii} = 1$, \hat{y}_i est déterminée par y_i seulement ;
- si $p_{ii} = 0$, alors y_i n'a aucune influence sur \hat{y}_i .

Donc p_{ii} doit être le plus petit possible pour que \hat{y}_i soit déterminé par toutes les observations et pas seulement par y_i ;

- soit $r_i = \frac{e_i}{\hat{\sigma}\sqrt{1-p_{ii}}}$, les résidus studentisés internes et $r_i^* = r_i \sqrt{\frac{n-k-1}{n-k-r_i^2}}$, les résidus studentisés externes. Une valeur anormalement grande de r_i peut être considérée comme suspecte, les $r_i > t_{0.025;n-k}$ et les $r_i^* > t_{0.025;n-k-1}$ seront qualifiées d'"outliers" ;
- l'inéquation $p_{ii} + \frac{e_i^2}{e^T e} \leq 1, \forall i$, permet de conclure que plus les p_{ii} sont grands plus les résidus sont petits, c'est-à-dire que ces points attirent la droite vers eux et donc posent problème ;
- de nombreuses mesures ont été proposées pour détecter les "outliers" (Chatterjee et Hadi 1988 [19]), comme :

- la distance de Cook, $C_i = \frac{1}{k} \frac{p_{ii}}{1-p_{ii}} r_i^2$,
- le DFFITS, $DFFITs_i = |r_i^*| \sqrt{\frac{p_{ii}}{1-p_{ii}}}$.
- les grandes valeurs de ces deux mesures indiqueront que la i ème observation est très influente sur \hat{y}_i , cette observation sera un "outlier" (grandes valeurs de r_i^2) et/ou un point levier (grandes valeurs de p_{ii});
- une autre manière de voir si une observation est influente, est de comparer $\hat{\beta}$ et $\hat{\beta}_{(i)}$ où $\hat{\beta}_{(i)}$ est l'estimation de β sans l'observation i . Si $\hat{\beta}_{(i)}$ et $\hat{\beta}$ sont très différents cela signifie que l'observation est plus influente que les autres;
- le graphique appelé "Potential-Residuals" (Hadi 1992 [48]) qui fait le graphe d'une fonction des résidus contre une fonction des p_{ii} :

$$\frac{k}{1-p_{ii}} \frac{d_i^2}{(1-d_i)^2} \text{ contre } \frac{p_{ii}}{1-p_{ii}}$$

où $d_i = \frac{e_i}{\sqrt{e^T e}}$, permettra de détecter dans la partie supérieure les points leviers et dans la partie droite les "outliers", car les points leviers ont de grandes valeurs de p_{ii} et les "outliers" de grandes valeurs des résidus.

Il est difficile de détecter avec certitude les points leviers (ou "high-leverage points") et les "outliers". Le programme BACON ([9]) aide à résoudre ce problème. C'est un programme robuste de détection des points anormaux. L'idée générale du programme BACON (Blocked Adaptative Computationally-Efficient Outlier Nominator) est de :

1. Choisir un ensemble de points parmi les données, dans lequel il est certain de ne pas y avoir de valeurs aberrantes.
2. A l'aide d'une distance bien choisie, étudier la distance des points restants par rapport à ce premier nuage de points.
3. Créer un nouvel ensemble de points à partir du premier et des nouveaux points jugés "pas trop éloignés".
4. Appliquer le point 2. à ce nouvel ensemble et ainsi de suite.
5. Lorsque le nuage ne grandit plus, c'est que tous les points considérés comme "normaux" ont été rassemblés; les points restants sont les "outliers".

Lorsque le programme BACON a détecté ces points aberrants, il faut ensuite les étudier pour voir s'il faut les garder dans la régression ou pas.

7.4 L'analyse en composantes principales

7.4.1 Introduction

L'Analyse en Composantes Principales (ACP) a pour but d'étudier un tableau X , de dimension $n \times p$, de mesures dans lequel figurent p colonnes de variables à valeurs continues et dont les n lignes représentent des individus (un tel tableau sera appelé tableau individu/caractères) et de révéler les corrélations existantes entre les variables. L'ACP va représenter les proximités entre variables et les différences entre individus.

Si le nombre de variables p est supérieur à 3, il est impossible de visualiser le nuage de points donnée par le tableau individu/caractères. L'un des objectifs de l'ACP est de représenter

géométriquement dans un espace à faible dimension les informations contenues dans le tableau individu/caractères à grande dimension. En d'autres termes, k nouvelles variables sont recherchées, combinaison des p variables initiales, faisant perdre le moins d'information possible ($k < p$). Ces k variables seront appelées composantes principales et les axes leur correspondant, les axes principaux. Les variables initiales contenues dans le tableau de données sont en général corrélées, un des objectifs sera de trouver de nouvelles variables non corrélées, ce qui signifie que les k composantes principales devront être non corrélées, c'est-à-dire orthogonales. Finalement les deux composantes principales les plus significatives seront choisies pour représenter le nuage de point dans un espace à deux dimensions.

Le problème ici sera donc de trouver un espace dans lequel projeter le nuage de points tout en minimisant les pertes. Ceci signifie que les composantes choisies vont devoir représenter le mieux possible la variance des données initiales.

Ce qui suit est tiré du cours du Professeur Ludovic Lebart du Diplôme Postgrade en Statistique [192].

7.4.2 Interprétations géométriques

Il s'agit ici du cas où les données sont sous la forme d'un tableau (X) de mesures dont les colonnes représentent des variables continues et dont les lignes représentent les individus sur lesquels ces variables sont mesurées.

Soit $X = (x_{ij})$ où i représente les individus et j les variables, il serait intéressant d'avoir une idée de la structure des p variables, ainsi que des similitudes éventuelles du comportement entre les groupes d'individus.

Les représentations géométriques entre les lignes et les colonnes du tableau individu/caractères, permettent de visualiser les proximités entre les individus et les variables (Fig. 7.4).

7.4.3 Pour les n individus

Dans \mathfrak{R}^p , les $n(n-1)$ distances attachées aux couples de points qui représentent des individus ont une interprétation directe pour l'utilisateur :

$$d^2(i, i') = \sum_{j=1}^p (x_{ij} - x_{i'j})^2$$

Il s'agit de la distance euclidienne classique. Deux points sont très voisins si leurs p coordonnées sont très proches. Les deux individus concernés sont alors caractérisés par des valeurs presque égales pour chaque variable.

7.4.4 Pour les p variables

Si les valeurs prises par deux variables particulières sont très voisines pour tous les individus, ces variables seront représentées par deux points très proches dans \mathfrak{R}^n . Cela peut vouloir dire que ces variables mesurent une même chose ou encore qu'elles sont liées par une relation particulière. Par contre, il est ici difficile de déterminer une mesure, en effet comment calculer la distance entre deux variables exprimées dans deux unités différentes ?

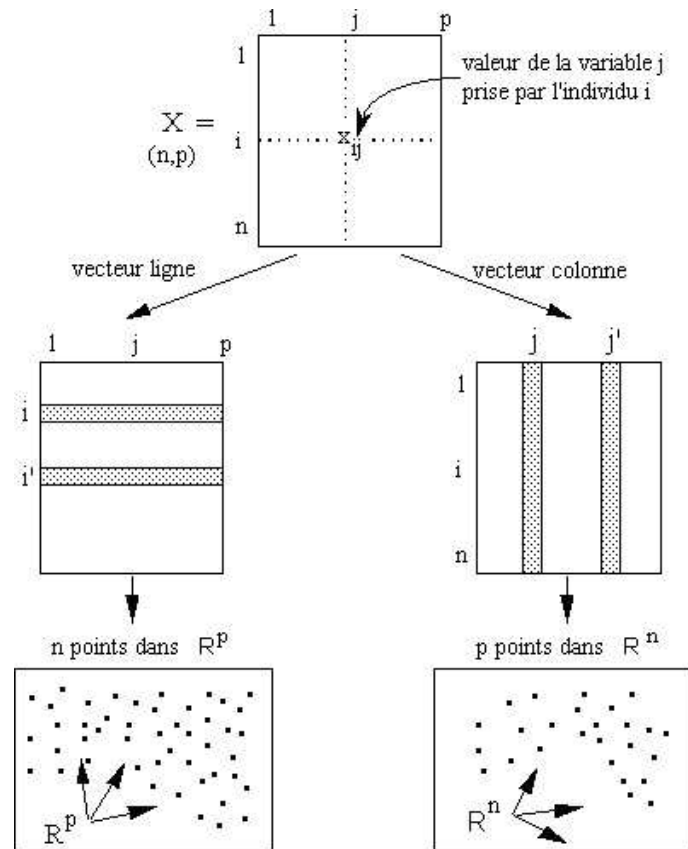


FIG. 7.4 – Principe de représentation géométrique.

De plus, comment interpréter un éloignement dans \mathfrak{R}^p ? Est ce que deux individus proches dans \mathfrak{R}^p auront systématiquement les mêmes valeurs pour chacune des variables? L'analyse en composantes principales permet de donner des éléments de réponses à ces questions.

7.4.5 Analyse du nuage des individus

Dans l'espace des variables, il faut ajuster le nuage des n points par un sous-espace à une, puis deux dimensions, de façon à obtenir sur un graphique une représentation la plus fidèle possible des proximités existant entre les n individus, vis à vis des p variables.

7.4.5.1 Principe d'ajustement

Il faut rendre maximum la somme des carrés des distances entre tous les couples d'individus projetés

$$\max_{(H)} \left\{ \sum_{i=1}^n \sum_{i'=1}^n d_H^2(i, i') \right\}$$

Ceci signifie que la droite d'ajustement H_1 ne doit pas forcément passer par l'origine.

Si h_i et $h_{i'}$ désignent les valeurs des projections des deux points-individus i et i' sur H_1 alors on a la relation :

$$\begin{aligned}\sum_{i,i'}^n d^2(i,i') &= \sum_{i,i'}^n (h_i - h_{i'})^2 = n \sum_{i,i'}^n h_i^2 + n \sum_{i,i'}^n h_{i'}^2 - 2 \sum_i^n h_i \sum_{i'}^n h_{i'} \\ &= 2n^2 \left(\frac{1}{n} \sum_i^n h_i^2 - \bar{h}^2 \right) = 2n \sum_i^n (h_i - \bar{h})^2\end{aligned}$$

où \bar{h} désigne la moyenne des projections des n individus et correspond à la projection sur H_1 du centre de gravité G du nuage, $G = (\dots, \bar{x}_j, \dots) = (\dots, \frac{1}{n} \sum_i^n x_{ij}, \dots)$. Par conséquent :

$$\sum_{i,i'}^n d^2(i,i') = 2n \sum_i^n d^2(i,G)$$

Rendre maximum la somme des carrés des distances entre les couples d'individus revient à maximiser la somme des carrés des distances entre les points et le centre de gravité du nuage G . Si l'origine est prise en G , la quantité à maximiser sera la somme des distances à l'origine, ce qui correspond au problème d'une analyse générale dans \mathfrak{R}^p . Le sous-espace cherché résulte de l'analyse générale du tableau transformé Y , de terme général :

$$y_{ij} = x_{ij} - \bar{x}_j$$

7.4.5.2 Distance entre les individus

Il peut exister des valeurs de j pour lesquelles les variables correspondantes sont d'échelle très diverse. La distance entre deux points doit être indépendante des unités sur les variables. Alors le tableau Y des données centrées réduites de terme général sera

$$y_{ij} = \frac{x_{ij} - \bar{x}_j}{s_j \sqrt{n}}$$

afin que toutes les variables soient comparables et aient la même dispersion $s^2(y_{ij}) = 1$.

7.4.5.3 Matrice à diagonaliser

En résumé, l'analyse du nuage de points dans \mathfrak{R}^p a amené à faire une translation de l'origine au centre de gravité de ce nuage et à changer les échelles sur les différents axes. Donc la somme des carrés des distances recherchée au début de cette analyse n'est autre que $Y^T Y$, c'est-à-dire que l'analyse du tableau des données centrées réduites Y conduit à maximiser la matrice $C = Y^T Y$ dont le terme général $c_{jj'}$ s'écrit :

$$c_{jj'} = \sum_i^n x_{ij} x_{ij'}$$

c'est-à-dire

$$c_{jj'} = \frac{1}{n} \sum_i^n \frac{(x_{ij} - \bar{x}_j)(x_{ij'} - \bar{x}_{j'})}{s_j s_{j'}} = \text{cor}(j, j')$$

Donc, la matrice C n'est autre que la matrice de corrélation, et qu'il faut maximiser.

Or le meilleur sous-espace à k dimensions est engendré par les k premiers vecteurs propres de la matrice C et correspond aux k plus grandes valeurs propres $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_k$. La matrice C doit donc être diagonalisée afin d'en extraire ses valeurs propres et ses vecteurs propres.

En conclusion, les vecteurs propres de la matrice de corrélation C des données centrées réduites seront les vecteurs qui engendrent le meilleur sous-espace dans lequel projeter notre nuage de points. Ce qui signifie que la projection de l'ensemble des vecteurs unitaires de l'ensemble \mathfrak{R}^p dans le nouvel ensemble est l'ensemble des vecteurs propres V . Et les valeurs propres seront proportionnelles à la variance associée à chaque axe.

Dès lors il va falloir recalculer les coordonnées H des points de notre nuage dans le nouvel espace. Pour cela la formule suivante est utilisée :

$$H = YV$$

et le pourcentage de variance expliquée par l'axe q , c'est-à-dire par le $q^{\text{ième}}$ vecteur propre est donnée par :

$$\frac{\lambda_q}{\sum_{i=1}^k \lambda_i}$$

En général les deux premiers axes (qui à eux deux expriment la majorité de la variance du nuage de points initial) sont choisis pour représenter le nuage projeté.

7.4.6 Le cercle des corrélations

Lorsque l'ACP a été effectuée, le nuage de points est projeté sur le sous-espace défini par les deux premiers axes principaux, dès lors il est possible de visualiser le nuage de points. Cependant les axes représentés sur ce graphique ne sont pas facilement interprétables car ils sont des combinaisons linéaires des variables initiales. Une méthode pour visualiser l'effet d'une variable à l'intérieur des nouvelles composantes est de tracer le cercle des corrélations. Ce graphique représentera les corrélations entre les variables initiales et les deux premiers axes principaux et sera calculé par :

$$R = \sqrt{\lambda}V$$

Plus un point est proche du cercle, plus son poids est important dans la construction de l'axe. Par exemple, une variable située sur le cercle au niveau du point rouge sur la Fig. 7.5 sera une variable très fortement corrélée positivement avec le premier axe, et très peu corrélée avec le deuxième, ce qui signifie que l'étalement du nuage de point dans la direction du premier axe est dû à cette variable. Dans ce cas, si cette variable est la variable longueur de la coquille alors plus on se déplace vers la droite dans le nuage de points, plus on va vers les grandes coquilles. Une variable située au niveau du point vert sur le cercle des corrélations, sera corrélée avec le deuxième axe et non avec le premier. Si dans ce cas, cette variable est le poids, alors plus on se déplace vers le haut dans le nuage de points, plus on va vers les coquilles les plus lourdes.

Ce cercle des corrélations est donc très important lorsque l'on souhaite étudier les résultats fournis par l'ACP, et plus particulièrement pour expliquer les différences entre d'éventuels groupes.

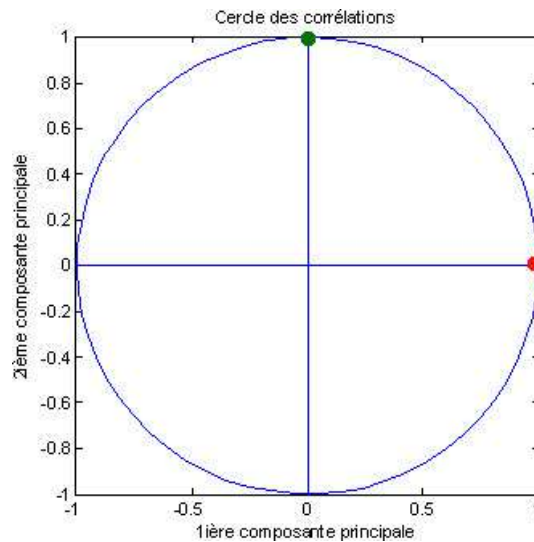


FIG. 7.5 – Cercle des corrélations.

7.5 La morphométrie

7.5.1 Le taux de croissance

L'équation de croissance de Karl Ludwig von Bertalanffy (biologiste autrichien, 1901-1972), est une formule mathématique permettant d'exprimer la croissance des poissons ([4], [53], [99], [129]) mais qui peut aussi s'appliquer aux mollusques ([2], [7], [102]). L'intérêt majeur d'une telle formule est d'obtenir le taux de croissance d'une population, c'est-à-dire l'augmentation de la taille en fonction du temps ([2], [52], [82], [90], [121]).

7.5.1.1 L'équation de von Bertalanffy

Si l'on suppose que le taux de croissance d'un organisme diminue avec l'âge, alors en faisant le graphe de la vitesse de croissance $\frac{dl}{dt}$ contre la longueur l , une droite décroissante est obtenue. Lorsque cette droite coupera l'axe des X alors la vitesse de croissance sera nulle c'est-à-dire que la longueur maximale L_∞ est atteinte. Cette équation linéaire s'écrit $y = ax + b$ où $y = \frac{dl}{dt}$ et $x = l$. La vitesse de croissance diminuant avec l'âge, a sera négatif.

En $y = 0$ on a $b = -ax$ or on sait qu'en $x = L_\infty$ on a $y = 0$ donc $b = -aL_\infty$. Si l'on note $a = -K$ ($K > 0$) alors K est le taux de croissance et on obtient l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dl}{dt} = K(L_\infty - l)$$

Grâce à cette équation différentielle, il est facile de se ramener à la formule de croissance de von Bertalanffy (1938 [122]). Alors :

$$\begin{aligned} \frac{dl}{dt} &= K(L_\infty - l) \\ \frac{dl}{L_\infty - l} &= K dt \end{aligned}$$

Or $\int \frac{1}{x} dx = \ln(x)$ donc la formule suivante est obtenue :

$$-\ln(L_\infty - l) = Kt + cte$$

en multipliant par -1 et en prenant l'exponentielle :

$$L_\infty - l = cte.e^{-Kt}$$

En $t = t_0$, l'âge où $l = 0$ alors $cte = L_\infty e^{Kt_0}$ d'où $l = L_\infty - L_\infty e^{Kt_0} e^{-Kt}$ et donc

$$l_t = L_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]$$

7.5.1.2 Calcul de L_∞ et K

Le graphe de Ford-Walford ([38], [123]) est le tracé de la taille au temps $t+1$ contre la taille au temps t . Il permet de calculer L_∞ et K ([34], [52], [121]). En écrivant la formule sous forme récursive alors :

$$\begin{aligned} l_{t+1} &= L_\infty (1 - e^{-K(t+1-t_0)}) \\ &= L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)} e^{-K}) \\ l_{t+1} - l_t &= L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)} e^{-K}) - L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)}) \\ &= L_\infty - L_\infty e^{-K(t-t_0)} e^{-K} - L_\infty + L_\infty e^{-K(t-t_0)} \\ &= L_\infty e^{-K(t-t_0)} (1 - e^{-K}) \\ l_{t+1} &= L_\infty e^{-K(t-t_0)} (1 - e^{-K}) + l_t \\ \text{or } l_t &= L_\infty - L_\infty e^{-K(t-t_0)} \text{ donc } L_\infty e^{-K(t-t_0)} = L_\infty - l_t \\ l_{t+1} &= (L_\infty - l_t) (1 - e^{-K}) + l_t \\ &= L_\infty (1 - e^{-K}) - l_t (1 - e^{-K}) + l_t \\ &= L_\infty (1 - e^{-K}) - l_t + e^{-K} l_t + l_t \\ &= L_\infty (1 - e^{-K}) + e^{-K} l_t \end{aligned}$$

Comme L_∞ et K sont constants alors en notant $a = L_\infty(1 - e^{-K})$ et $b = e^{-K}$ on obtient la droite $l_{t+1} = a + bl_t$. Cette droite coupera la 1^{ère} bissectrice en $l_t = l_{t+1}$ c'est-à-dire en L_∞ , donc

$$L_\infty = a + bL_\infty$$

$$L_\infty(1 - b) = a$$

$$L_\infty = \frac{a}{1 - b}$$

et

$$K = -\ln(b)$$

Donc en estimant les paramètres de la droite de régression $l_{t+1} = a + bl_t$, on pourra facilement calculer les paramètres de l'équation de von Bertalanffy L_∞ et K ([93]).

7.5.2 La relation longueur-poids

L'utilisation de la régression (Partie III, Section 7.2) est aussi très répandue dans l'étude des poissons (et d'autres animaux) pour estimer la relation longueur-poids ([40], [44], [59], [72], [79], [80], [83], [92], [103], [114], [129]). L'égalité la plus utilisée pour ajuster la forme de la relation est

$$W = aL^b$$

qui peut se réécrire sous la forme logarithmique [50] suivante :

$$\ln(W) = \ln(a) + b.\ln(L)$$

7.5.2.1 Croissance allométrique

La plupart des animaux grandissent en accroissant leur volume tout en gardant leurs proportions. Théoriquement, un animal qui double son poids multipliera sa longueur par seulement 1.26 (car $1.26^3 = 2$). Une telle croissance, dans laquelle les formes sont conservées parce que toutes les composantes grandissent au même taux, est appelée croissance isométrique.

Mais pour la plupart des organismes, la croissance n'est pas toujours uniforme, il y a des périodes où la croissance est plus rapide, en général durant les premières années de vie. De plus toutes les parties du corps ne grandissent pas toujours de la même manière. Dans ce cas on parlera de croissance allométrique.

Si il y a deux distances linéaires x et y avec des taux de croissances de $\frac{dx}{dt}$ et $\frac{dy}{dt}$ et que y s'accroît plus vite que x alors :

$$\frac{dy/dt}{y} = b \frac{dx/dt}{x}$$

où $b > 1$. Cela donne :

$$\frac{1}{y} dy = b \frac{1}{x} dx$$

en intégrant des deux cotés on obtient :

$$\ln(y) = b.\ln(x) + cte$$

en prenant l'exponentielle :

$$y = cte.x^b$$

Dans le cas de la relation longueur-volume (ou longueur-poids), on sait que la formule de conservation de la forme est $V = L^3$. Donc, dans ce cas, une relation d'isométrie sera observée si l'on a $b = 3$. Si $b < 3$ on parlera d'allométrie négative, et si $b > 3$ on parlera d'allométrie positive ([42], [43], [50]).

7.5.2.2 Extension

De manière équivalente, ce modèle peut être utilisé pour étudier les relations longueur-largeur, longueur-profondeur, longueur-épaisseur et longueur-longueur antérieur ([7], [40], [42], [43], [53], [97], [99], [105]). Cependant dans ce cas, une conservation des proportions équivalra à $b = 1$.

7.5.3 Les landmarks

Les landmarks, ou points homologues, sont des points qui sont supposés être homologues, au point de vue phylogénique, d'un individu à l'autre. De bons landmarks seront situés dans des coins, des angles, ou des structures très petites qui peuvent être considérées comme des points. Le logiciel tpsDig de James F. Rohlf (téléchargeable sur le site Stony Brook [187]) a été conçu spécialement pour calculer les coordonnées 2D à partir d'une image de l'individu à étudier. Les fichiers obtenus peuvent ensuite directement être utilisés dans le logiciel PAST (PAleontological STatistics), logiciel gratuit conçu pour l'étude de données morphométriques ([188]).

A partir de ces landmarks, la taille d'un individu peut être considérée comme la somme des distances au carré de tous les landmarks par rapport au centre, c'est-à-dire :

$$CS(\text{centroid size}) = \sqrt{\sum_i (\bar{x} - x_i)^2 + (\bar{y} - y_i)^2}$$

Lors de la digitalisation des points, les individus ne sont pas toujours positionnés dans la même orientation ou position. De plus les tailles des individus ne sont pas les mêmes, ce qui pose un problème pour comparer les points. L'ajustement procruste ou superimposition est une méthode qui translate, ajuste, et tourne toutes les formes afin de minimiser la distance entre les landmarks correspondants. Cet ajustement permet donc de pouvoir étudier les formes en enlevant les problèmes de rotation et de taille.

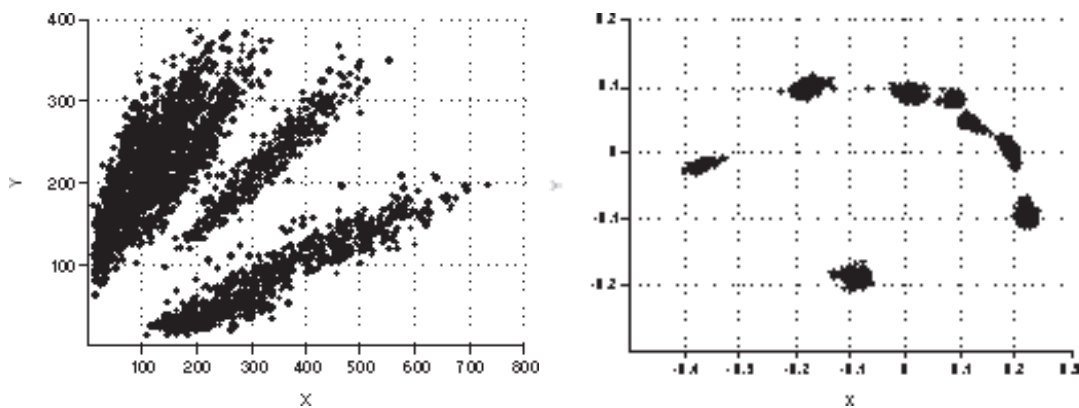


FIG. 7.6 – Graphe des landmarks avant traitement et graphe des landmarks après l'ajustement procrustes.

Après avoir appliqué l'ajustement procruste, il est possible d'étudier les formes en utilisant l'analyse en composantes principales, ou bien l'analyse par classification hiérarchique ([50], [117], [116]).

Chapitre 8

Méthodes en traitement du signal

8.1 Les signaux

Un signal est une série temporelle à valeur réelle indicée par des entiers. Il est caractérisé par :

- sa tendance;
- ses fréquences (phénomène qui se répète à intervalle fixe);
- son autocorrélation (ce qui se passe au temps t dépend de ce qui s'est passé au temps $t - \Delta t$);
- ses évènements, à savoir :
 - la transition,
 - l'appartition d'un sous-signal,
 - la disparition d'un sous-signal.

Il faut toujours savoir d'où vient le signal étudié pour l'analyser correctement.

Analyser un signal à partir de son graphe uniquement est loin de permettre d'accéder à toutes les informations qu'il contient. Il est nécessaire de le transformer, c'est-à-dire d'en donner une autre représentation, qui fasse apparaître plus clairement telle ou telle caractéristique. La transformée de Fourier, la DCT, et l'analyse en ondelettes sont de telles transformations. Plus loin, on trouvera quelques rappels rapides sur ces méthodes ([26], [185], [194], [195]) et dont une partie est tirée du cours de master "*Advanced Signal Processing*" du Professeur Vanderghenst de L'EPFL.

8.1.1 Les signaux aléatoires

Un signal aléatoire est un signal qui varie aléatoirement en fonction du temps, en particulier sa valeur à un instant t ne peut pas être prédite. En pratique, tous les signaux ne sont pas parfaitement prévisibles. Ceci amène à étudier les caractéristiques principales des signaux aléatoires et les bases de probabilités nécessaires à cette étude. Les notions les plus importantes dans l'étude d'un signal sont : la moyenne, la fonction d'autocorrélation, la densité spectrale (transformée de Fourier de sa fonction d'autocorrélation) et les bruits blancs ([196]).

8.1.2 Histogramme et densité de probabilité

La densité de probabilité représente la statistique des amplitudes du signal à un instant donné. L'histogramme des valeurs prises par le signal permettra ensuite d'estimer sa densité de probabilité, à l'aide de lois connues ([198]).

8.1.3 La fonction d'autocorrélation

La fonction d'autocorrélation d'un signal $f(t)$ mesure la corrélation entre les valeurs $f(t_1)$ et $f(t_2)$ du signal à deux temps donnés. C'est la corrélation croisée d'un signal par lui-même. L'autocorrélation permet de détecter des régularités, des profils répétés dans un signal, comme un signal périodique perturbé par beaucoup de bruit. Si la différence entre t_1 et t_2 est notée τ alors la fonction d'autocorrélation est donnée par :

$$R_f(\tau) = E[f(t)f(t + \tau)]$$

Une de ses propriétés est qu'elle est symétrique et atteindra son pic à l'origine ([185]).

8.1.4 Les bruits blancs

Un signal dont les variables aléatoires qui le composent sont indépendantes les unes des autres et suivent la même loi, est appelé bruit blanc. C'est un signal très riche fréquentiellement, ce qui signifie que sa densité spectrale sera constante. Toutes les fréquences sont présentes sur toute la longueur du signal. La caractéristique essentielle de ce signal est qu'il ne possède une corrélation significative qu'en $\tau = 0$. C'est un signal dit sans mémoire. Sa fonction d'autocorrélation aura donc la forme d'une impulsion de Dirac à l'origine ([196], [197]).

8.2 L'analyse de Fourier

8.2.1 La transformée de Fourier

C'est une transformation qui permet de passer d'une représentation à une autre. La décomposition en série de Fourier d'un signal permet de représenter celui-ci comme une somme infinie de sinus et de cosinus de fréquences différentes :

$$f(t) = \frac{a_0}{2} + \sum_{n=1}^{\infty} a_n \cos(nt) + \sum_{n=1}^{\infty} b_n \sin(nt)$$

Le problème est que cette décomposition en série de Fourier ne s'applique qu'à des signaux périodiques. La transformation de Fourier est une généralisation aux signaux non périodiques et permet de leur associer un spectre en fréquences.

La transformée de Fourier de f est la fonction

$$\hat{f}(\nu) = \int_{-\infty}^{\infty} f(t)e^{-i\nu t} dt \quad \nu = \text{fréquence}$$

La fonction \hat{f} peut être vue comme le spectre en fréquence de la fonction f . Sa fonction inverse est donnée par :

$$f(t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \hat{f}(\nu) e^{i\nu t} d\nu$$

L'intérêt de cette décomposition est de pouvoir analyser les signaux dans le domaine fréquentiel et donc de pouvoir détecter le contenu fréquentiel d'un signal.

Le problème qui se pose maintenant est, qu'en pratique, les signaux étudiés ne sont jamais continus mais discrets.

8.2.2 La transformée de Fourier Discrète (TFD)

S'il n'y a que N points pour décrire un signal, c'est-à-dire dans le cas d'un signal discret, il va falloir utiliser un équivalent discret de la transformée de Fourier. Sa formule s'écrit comme suit pour un signal f de N échantillons :

$$\hat{f}(\nu) = \sum_{n=0}^{N-1} f(n) e^{-2i\pi k \frac{n}{N}}$$

$\hat{f}(\nu)$ reflète l'importance de la fréquence $\nu = \frac{k}{N}$ à l'intérieur du signal, ce qui correspond à la période $\frac{N}{k}$. Sa fonction inverse est :

$$f(n) = \frac{1}{N} \sum_{\nu=0}^{N-1} \hat{f}(\nu) e^{2i\pi n \frac{\nu}{N}}$$

Le problème ici reste le nombre de calculs N^2 qu'il faut effectuer. C'est là que la transformée de Fourier rapide intervient, elle permettra de le réduire à seulement $N \log_{10}(N)$ calculs.

8.2.3 La transformée de Fourier rapide ("Fast Fourier Transform" FFT)

C'est un algorithme permettant de calculer la transformée de Fourier discrète avec un coût de calcul plus faible, $N \log_{10}(N)$ au lieu de N^2 .

L'algorithme consiste à décomposer la transformation afin de rendre le temps de calcul raisonnable. L'algorithme le plus utilisé est celui de Cooley-Tukey dont le principe est de décomposer une TFD de taille N en une somme de N_1 TFD de taille N_2 . Chacune de ces N_1 TFD peut être décomposée selon le même principe, et ceci de manière récursive. Pour pouvoir utiliser l'algorithme de calcul rapide de Cooley-Tukey, il faut que N soit une puissance de 2, juste supérieure à la taille du signal.

En partant de l'écriture $\hat{f} = \sum_{n=0}^{N-1} f(n) e^{-2i\pi k \frac{n}{N}}$ et en séparant les indices pairs et impairs et par de simples changements de variables, une somme de TFD est obtenue de taille $m = \frac{N}{2}$. Comme m est un multiple de 2, cette méthode peut être réitérée jusqu'à obtenir une expression plus simple. Certaines étapes du calcul étant redondantes, cela diminue considérablement le nombre de calculs.

8.2.4 Le spectre de puissance

Le spectre de puissance donne pour toute valeur de la fréquence ν la puissance transportée par cette fréquence, il est donné par

$$F(\nu) = \|\hat{f}(\nu)\|^2$$

où $\|\cdot\|$ est la norme complexe. Le terme “puissance” se rapporte à une énergie moyenne transportée par unité de temps. Sur un échantillon discret de taille N , le spectre donne les fréquences les plus saillantes du signal, comprises entre $\frac{1}{N}$ (période N) et $\frac{1}{2}$ (période 2). Le spectre de Fourier fournit une valeur approchée (avec une précision de l'ordre de $\frac{1}{N}$) de la fréquence principale et des fréquences secondaires du signal. Le spectre de puissance est souvent présenté avec en abscisse la fréquence et en ordonnée la valeur de la puissance.

Remarque : le spectre de puissance d'un bruit blanc sera caractérisé par le fait qu'aucune fréquence particulière ne ressort par rapport à une autre.

8.3 La transformée cosinus discrète

La TFD a parfois des problèmes de convergences (effet de Gibbs). Après le passage du filtre passe-bas, des oscillations apparaissent au niveau des discontinuités. Cela réduit la vitesse de convergence de la TFD et réduit son efficacité. La transformée cosinus discrète (DCT, “*Discrete Cosinus Transform*”) permet de résoudre ce problème.

La DCT d'un signal échantillonné (de taille N) est implémentée en appliquant la TFD sur le signal ($2N$ périodique) transformé par des réflexions et des translations (Fig.8.1). Si $x(n)$ est un signal, les règles de translation et réflexion vont le transformer en un signal $y(n)$ tel que :

$$y\left(m + \frac{1}{2}\right) = \begin{cases} s(m) & 0 \leq m \leq N - 1 \\ s(-m - 1) & -N \leq m < 0 \end{cases}$$

Du fait de la symétrie du signal obtenu, les termes sinus de la TFD s'annulent et ne restent donc que les termes cosinus, d'où le nom de transformée cosinus discrète. En pratique la DCT est donnée par :

$$s(n) = \sum_{k=0}^{N-1} c(k)s(k) \cos\left(\frac{(2n+1)k\pi}{2N}\right) \quad k \in \mathbb{Z}$$

La DCT a été utilisée par Dommergues et al. [32] pour mettre au point un logiciel appelé CDFT (voir section 5.3.3), permettant l'analyse de contours ouverts. Ce logiciel sera utilisé plus loin pour l'étude des contours des coquilles.

8.4 L'analyse en ondelettes

L'analyse en ondelettes sert à analyser des signaux non périodiques, où les fréquences varient dans le temps. La transformée en ondelettes est une méthode alternative à la transformée de Fourier afin de localiser en temps et en échelle les différentes fréquences présentes dans un signal.

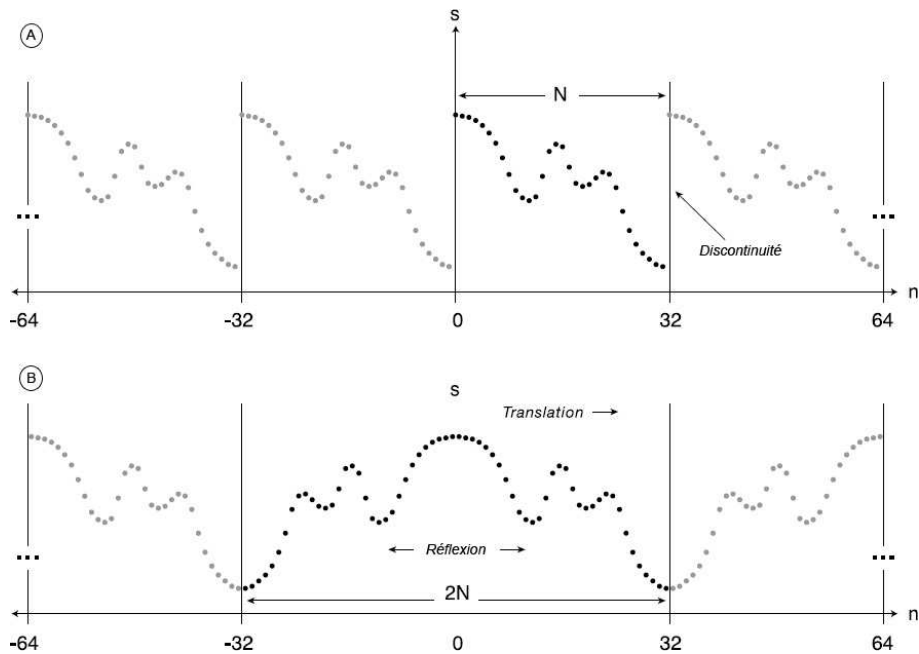


FIG. 8.1 – Comparaison entre la TFD (A) et la DCT (B). La TFD introduit des discontinuités périodiques, générant un effet de Gibbs. La DCT va résoudre le problème en utilisant des translations et des réflexions. Figure tirée de Dommergues et al. [32].

8.4.1 Transformée en ondelettes continue

La transformée en ondelettes continue est la corrélation entre une ondelette (appelée ondelette-mère $\Psi(t)$) à différentes échelles et le signal afin de mesurer les ressemblances. La transformée en ondelettes continue est réalisée en changeant l'échelle de la fenêtre d'analyse et en la déplaçant dans le temps; multiplié avec le signal et intégré sur tout t . Une ondelette est une fonction $\Psi(t)$, intégrable et oscillante d'intégrale nulle $\int \Psi(t)dt = 0$. L'analyse en ondelettes lui associe une famille de copies d'elle-même, traduites et dilatées :

$$\Psi_{(b,a)}(t) = \frac{1}{a} \Psi\left(\frac{t-b}{a}\right)$$

où a représente le facteur de dilatation et b le facteur de translation.

Tout signal s'écrit alors comme une superposition des ondelettes traduites et dilatées :

$$f(t) = K \int T(b, a) \Psi_{(b,a)}(t) \frac{da}{a} db$$

K est une constante dépendante de l'ondelette-mère, les nombres $T(b, a)$ sont la transformée continue en ondelette du signal $f(t)$.

8.4.2 Transformée en ondelettes discrète

En pratique, pour appliquer la transformée en ondelettes sur ordinateur, on effectuera la transformée en ondelettes discrète. Dans celle-ci, des filtres de fréquences différentes sont utilisés

pour analyser à différentes échelles le signal. Le signal est passé à travers une série de filtres passe-haut pour les hautes fréquences et passe-bas pour les basses fréquences. La résolution du signal, qui est la mesure de la quantité d'information dans le signal, est changée grâce à des opérations de filtrage. De plus, l'échelle est changée en sous-échantillonnant ou sur-échantillonnant le signal, c'est-à-dire en ajoutant ou en enlevant des parties du signal.

Si $g(n)$ est le filtre passe-haut et $h(n)$ est le filtre passe-bas, alors les opérations de filtrage donnent les décompositions suivantes du signal :

$$y_{haut}(k) = \sum_n x(n)g(-n + 2k)$$

$$y_{bas}(k) = \sum_n x(n)h(-n + 2k)$$

où k est le niveau de décomposition, x le signal échantillonné et n le temps discret. Ceci signifie qu'un signal est décomposé de la manière suivante :

$$x(n) = \sum_k (y_{haut}g(-n + 2k)) + (y_{bas}(k)h(-n + 2k))$$

On remarque que le fait de sous-échantillonner par un facteur 2 transformera la longueur du signal en une puissance de 2. C'est la longueur du signal qui va permettre de connaître le nombre de niveaux N de décompositions possibles. Un signal de taille $1024 = 2^{10}$ sera décomposé en 10 niveaux d'approximation.

Il est ainsi possible de décomposer un signal en plusieurs niveaux d'approximation. Comme on peut le visualiser sur la Fig. 8.2, à chaque niveau et à chaque échelle, le signal est décomposé en une partie de détail (filtre passe-haut) et une partie d'approximation (filtre passe-bas). Reconstruire un signal en ne gardant qu'une partie du détail ou de l'approximation à chaque niveau de décomposition, permettra de sélectionner uniquement l'information dont on a besoin à l'intérieur de ce signal. L'analyse en ondelettes est aussi utilisée pour l'étude d'images. Pour plus de détails sur l'analyse en ondelettes, voir les références [1], [47], [81], [109], [111],[121] et [174].

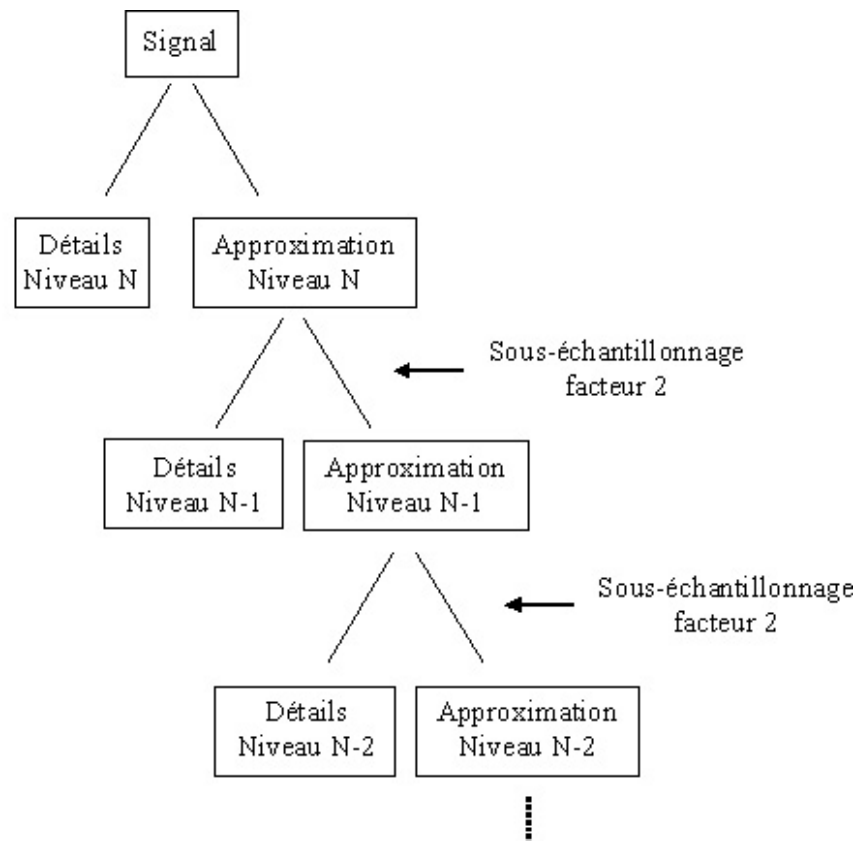


FIG. 8.2 – Schéma du principe de fonctionnement de l'analyse en ondelettes discrète.

Résultats et discussion

Chapitre 9

Composition de la coquille des unionidés (Lac de Neuchâtel)

9.1 Construction de la coquille

La formation de la coquille est un processus qui reste encore incompris. Les mollusques trouvent le calcaire dans l'eau environnante. Le carbonate de calcium précipite sous différentes formes cristallines selon les mollusques : calcite, aragonite ou les deux à la fois ([16], [169]). La coquille, fabriquée à partir de carbonate de calcium, mais aussi à partir d'autres constituants (comme le carbonate de magnésium), mais en faible quantité, est construite grâce aux cellules du manteau, qui transforment le carbonate de calcium et le cristallisent en prismes de calcite ou en lamelles d'aragonite. La coquille est fabriquée par emprisonnement de ces cristaux dans une matière organique, la conchyoline, qui est un polysaccharide proche de la chitine. En résumé et comme déjà vu en section 2.2.2, la coquille est constituée de trois couches sécrétées par le manteau ([170], [171]).

Les deux principaux types de cristaux de carbonate de calcium (calcite et aragonite) sont utilisés dans la construction de la coquille. Le calcium étant moins abondant en eau douce qu'en eau salée, les mollusques d'eau douce ont une coquille mince et fragile qui peut être partiellement régénérée si elle est abimée ([170]). Cependant il existe un troisième polymorphe du carbonate de calcium, appelé vatérite. C'est la plus instable des phases du CaCO_3 , par opposition à la calcite qui en est la forme la plus stable. Il semblerait que la vatérite soit parfois utilisée pour réparer la coquille lorsque celle-ci a été endommagée ([167]).

9.2 Visualisation de la composition interne de la coquille

La coquille d'un bivalve est composée du périostracum, de la couche prismatique et de la couche lamellaire. La surface de la coquille vue au microscope électronique à balayage (MEB) montre les anneaux de croissance (Fig. 9.1). La microstructure de la coquille montre aussi les prismes de croissance (Fig. 9.1), et ceci d'autant plus aisément si le périostracum est abimé (Fig. 9.1).

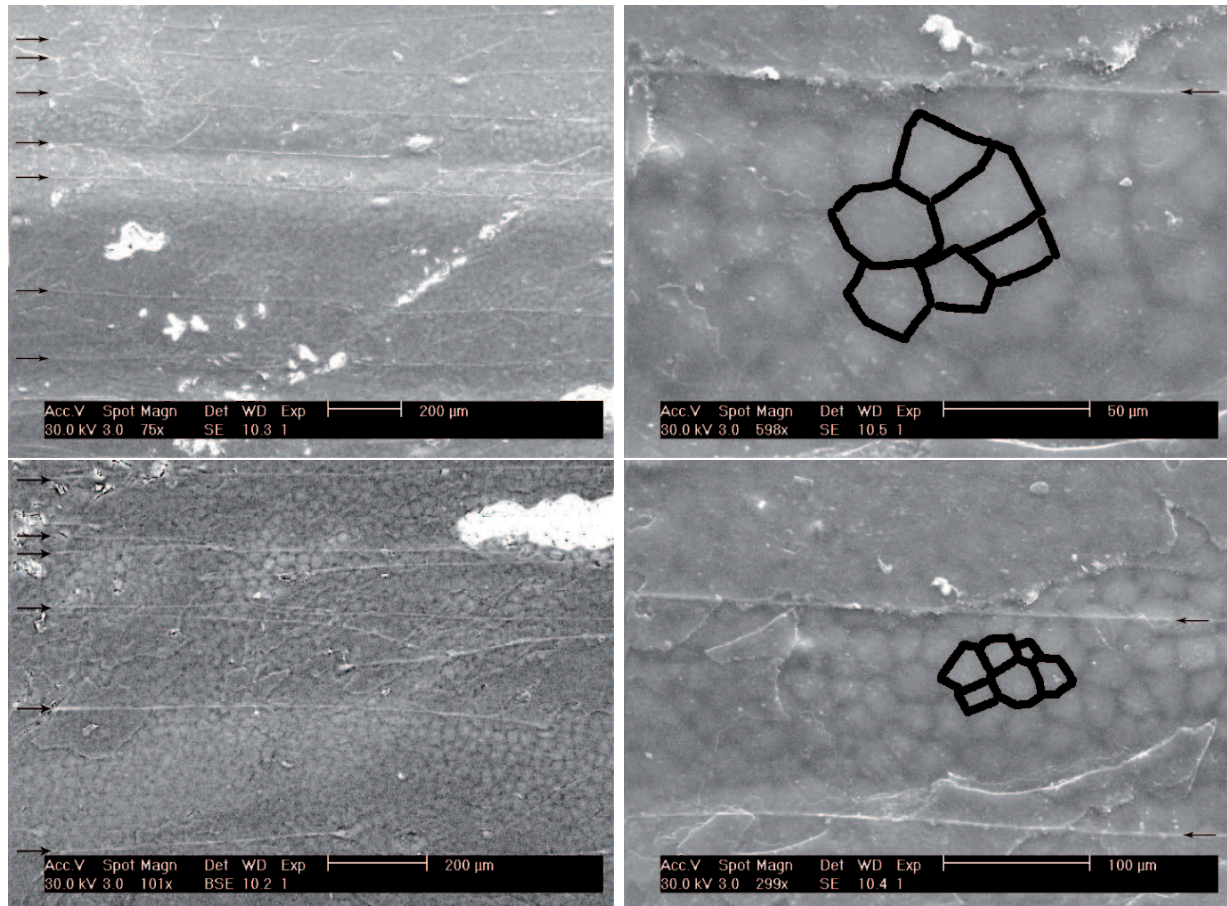


FIG. 9.1 – Surface de la coquille et organisation des prismes à divers niveaux de grossissement, une flèche figure un anneau de croissance.

La couche prismatique (Fig. 9.2) semble s'épaissir au fur et à mesure de la croissance. De plus, il semble y avoir sur certains prismes des anneaux qui font penser à des anneaux de croissance (Fig. 9.3). C'est presque le cas, car lors de leur formation, les prismes croissent verticalement de haut en bas (Fig. 9.3, [21], [35]). Sur l'image Fig. 9.5, il semble que la couche lamellaire soit constituée d'une superposition de couches de $CaCO_3$ de taille variable. De plus, les arrêts de croissance sont visibles sur la couche lamellaire (Fig. 9.7).

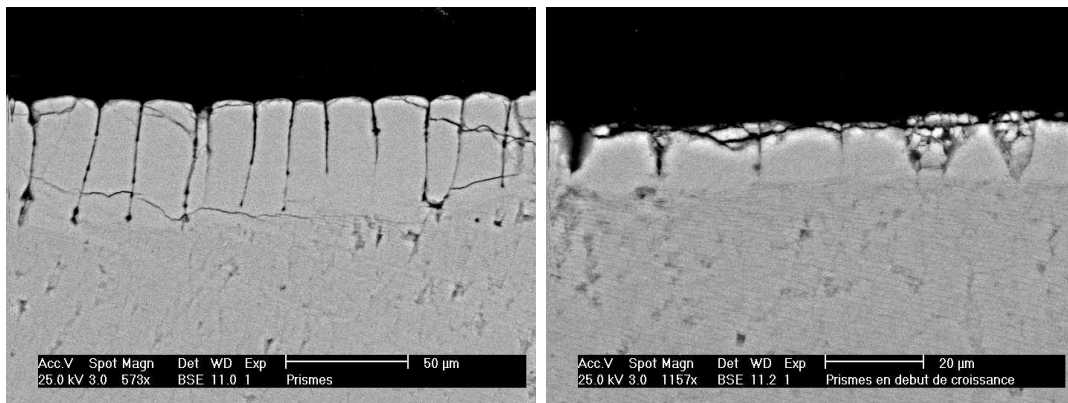


FIG. 9.2 – Couche prismatique et couche lamellaire.

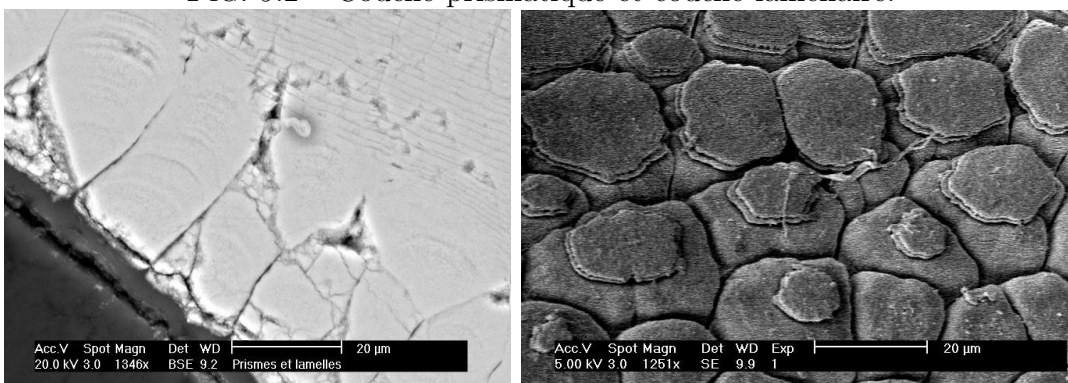


FIG. 9.3 – Couche lamellaire et couche prismatique. Prismes vus au niveau d'une arête.

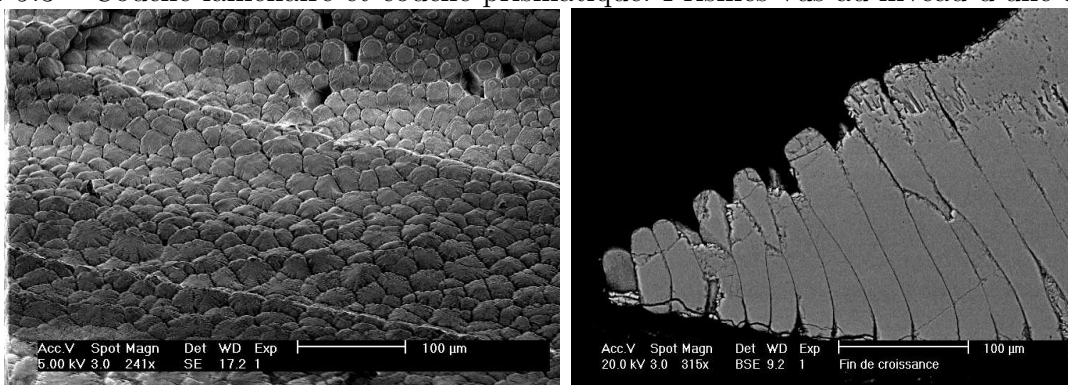


FIG. 9.4 – Stries de croissance (journalière ?). Partie ventrale de la coquille, fin de la croissance.

Sur les Fig. 9.4 et 9.8, la partie ventrale de la coquille, c'est-à-dire celle qui correspond à la fin de la croissance, n'est composée que de prismes, la couche lamellaire s'arrêtant quelques centaines de micromètres avant.

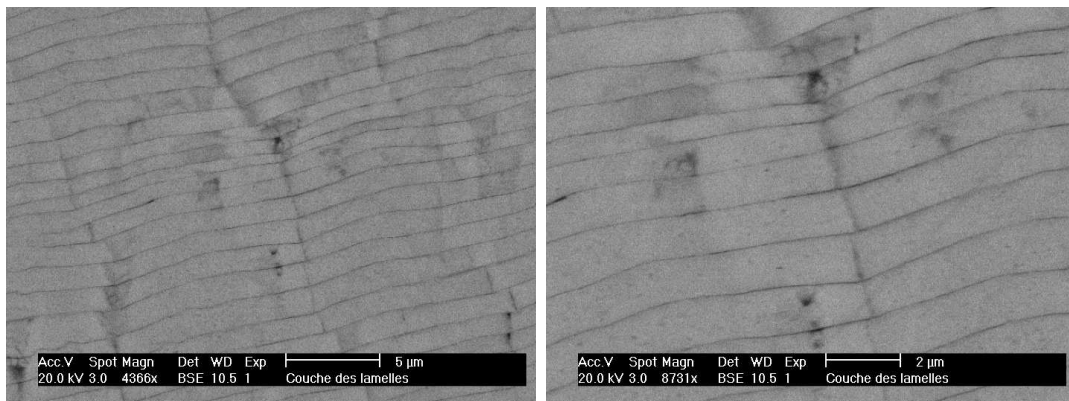


FIG. 9.5 – Images de la couche lamellaire vue au MEB.

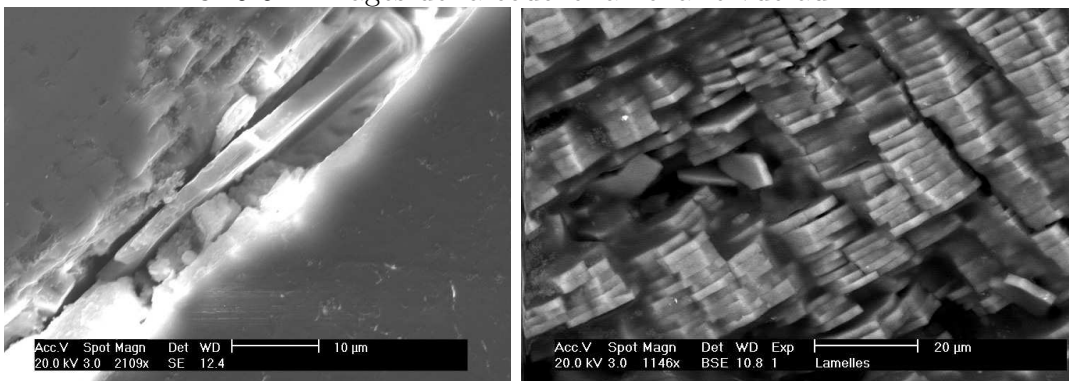


FIG. 9.6 – Lamelles vues au MEB.

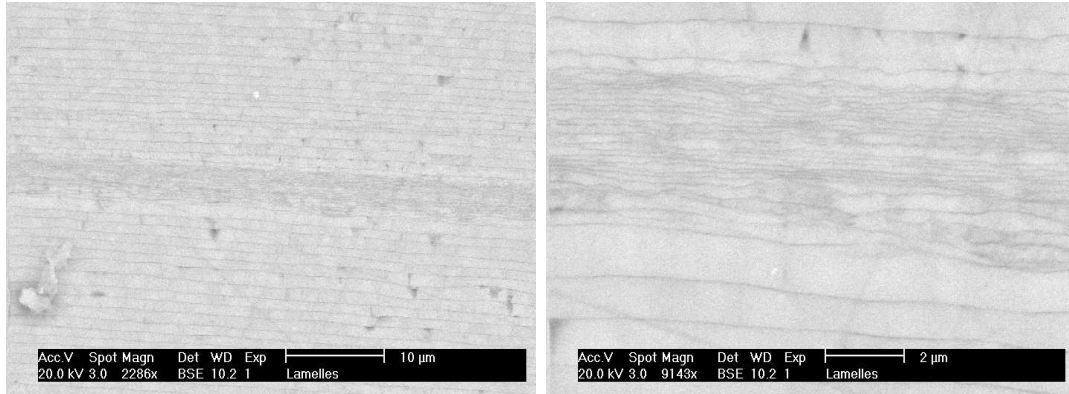


FIG. 9.7 – Arrêt visible au sein de la couche lamellaire.

Le but de ce travail n'est pas d'étudier le processus de construction de la coquille en tant que tel. Pour plus de détails sur ce point, nous renvoyons aux références [20] et [21]. Néanmoins, il est nécessaire de bien identifier la structure de la coquille pour mesurer ou non la pertinence des variations environnementales sur des paramètres tels que les stries de croissance ou les prismes.

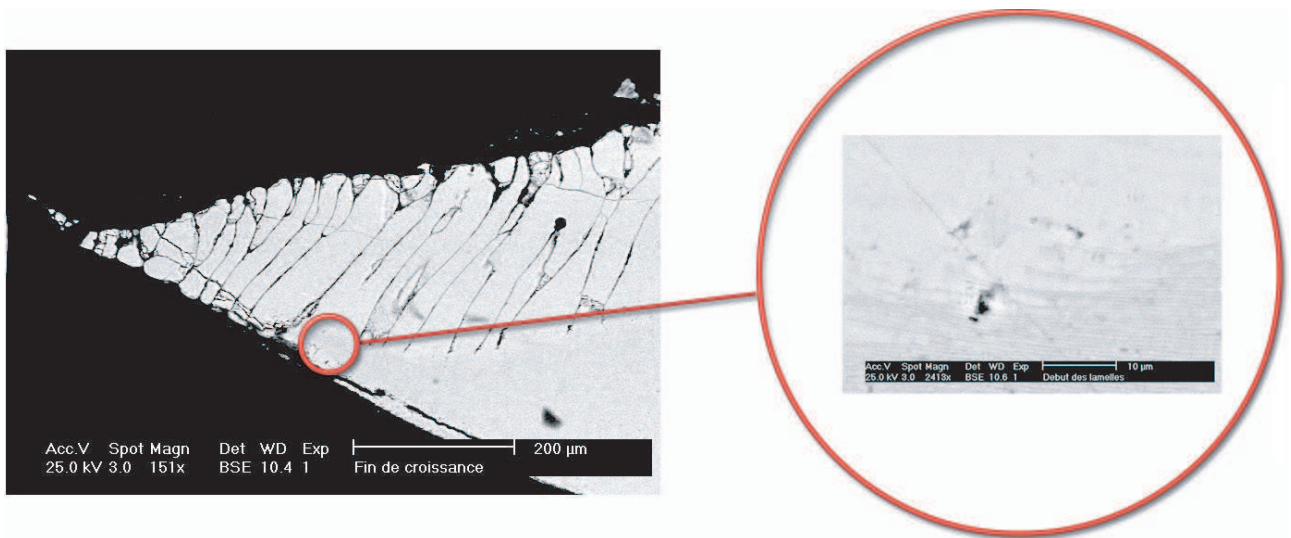
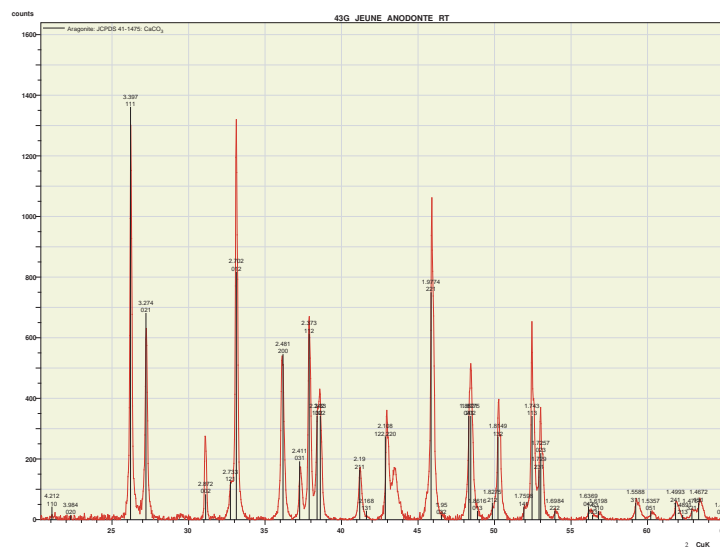


FIG. 9.8 – Fin de la croissance, fin de la couche lamellaire.

9.3 Analyse par diffraction des rayons X

FIG. 9.9 – Analyse XRD de la coquille 43, *Anodonta anatina* juvenile.

Dans la base de données, dix coquilles ont été choisies de façon à avoir des individus juvéniles, séniles, et d'âge moyen pour chacune des espèces. Ces coquilles ont été broyées jusqu'à l'obtention d'une poudre très fine et ont subi une analyse XRD. Les diagrammes de diffraction obtenus donnent une signature de phases cristallines au sein d'un mélange (Fig. 9.9 à 9.18). On y trouve la présence dominante d'aragonite, mais aussi de calcite et de vatérite, la plupart du temps sous forme de traces, c'est-à-dire que les trois formes de carbonate de calcium sont présentes.

La vaterite étant un composé instable, il n'y a qu'un pic très faible et légèrement décalé, ce qui signifierait qu'elle est en cours de transformation, pour devenir ensuite de l'aragonite, le composé principal de la coquille. En revanche, la calcite est la forme la plus stable du carbonate de calcium, et n'est présente que dans une seule coquille, la 46 qui est une coquille trouvée morte au fond de l'eau. L'aragonite se serait-elle modifiée en calcite lors du séjour prolongé dans l'eau? Wardlaw et al. (1978 [124]) ont étudié la transformation de l'aragonite en calcite au sein de gastéropodes comme une conséquence du changement de concentration en strontium. Les cristaux de remplacement de calcite semblent se former sur une fracture préexistante. Il serait intéressant d'étudier plus en détail ce phénomène, mais ce n'est pas ici l'objectif de ce travail.

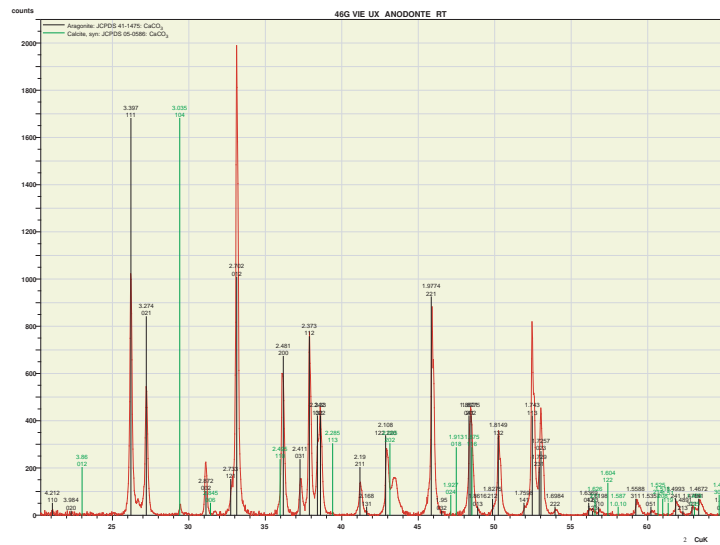


FIG. 9.10 – Analyse XRD de la coquille 46. *Anodonta anatina* sénile.

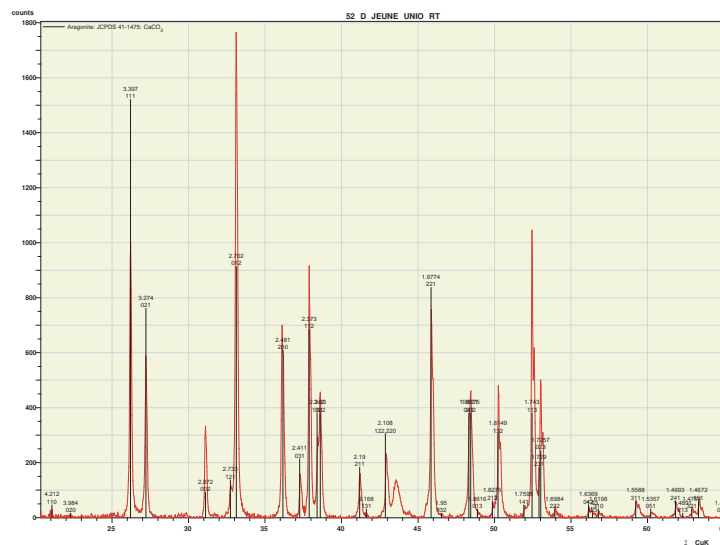


FIG. 9.11 – Analyse XRD de la coquille 52. *Unio tumidus*.

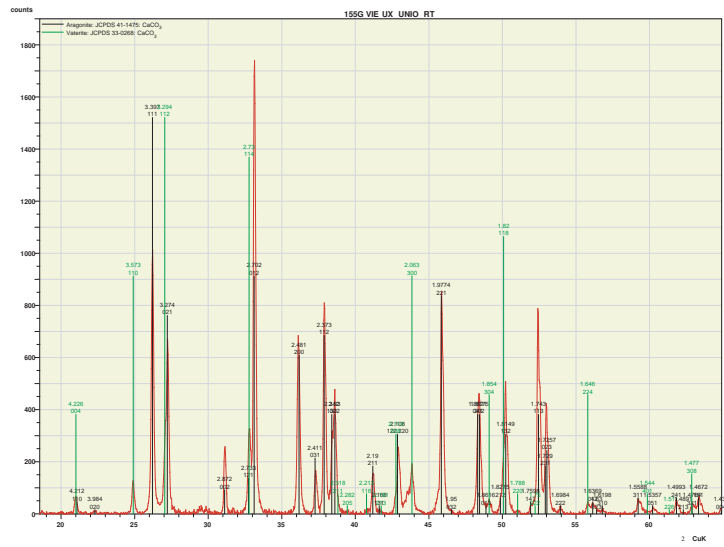


FIG. 9.12 – Analyse XRD de la coquille 155. *Uni tumidus* sénile.

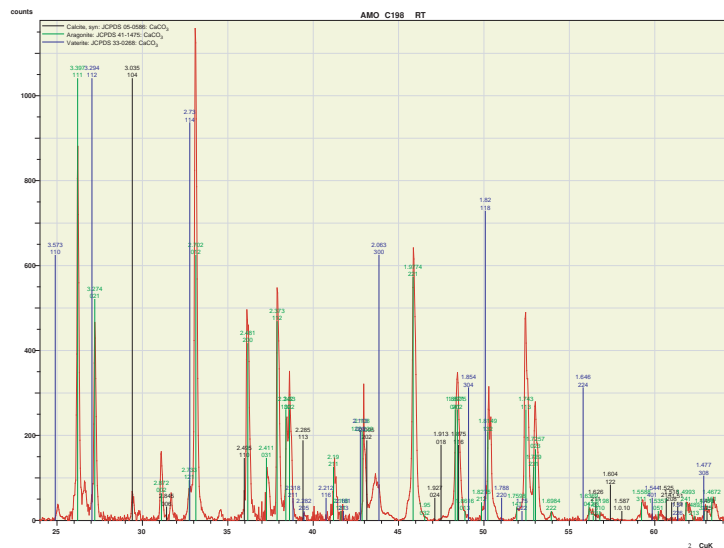


FIG. 9.13 – Analyse XRD de la coquille 198. *Anodonta cygnea*.

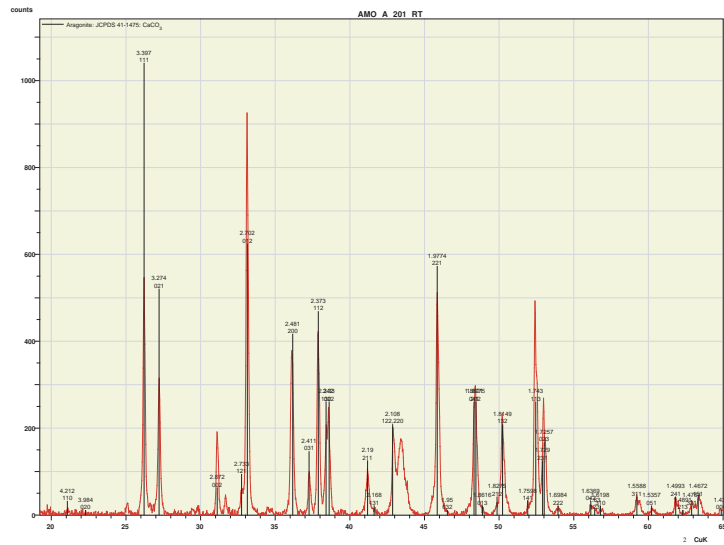


FIG. 9.14 – Analyse XRD de la coquille 201. *Anodonta anatina*.

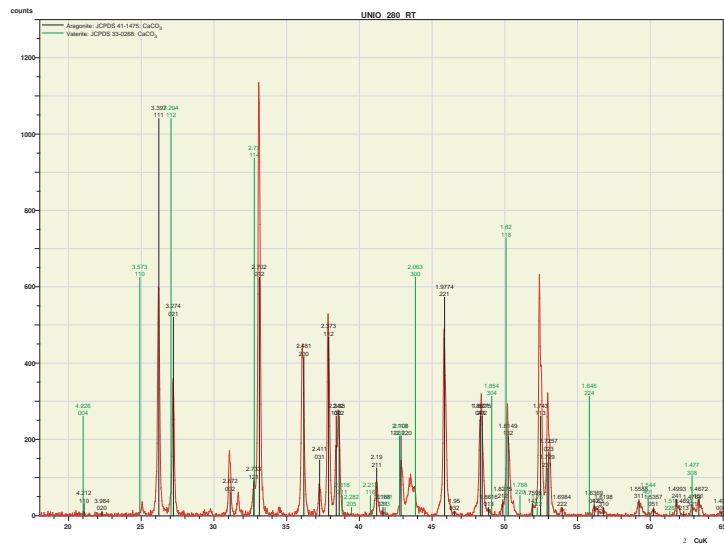


FIG. 9.15 – Analyse XRD de la coquille 280. *Unio tumidus*.

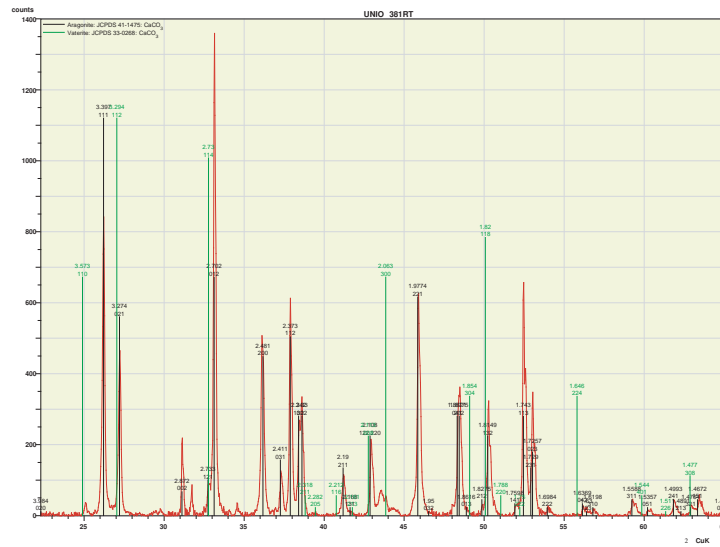


FIG. 9.16 – Analyse XRD de la coquille 381. *Unio tumidus* juvénile.

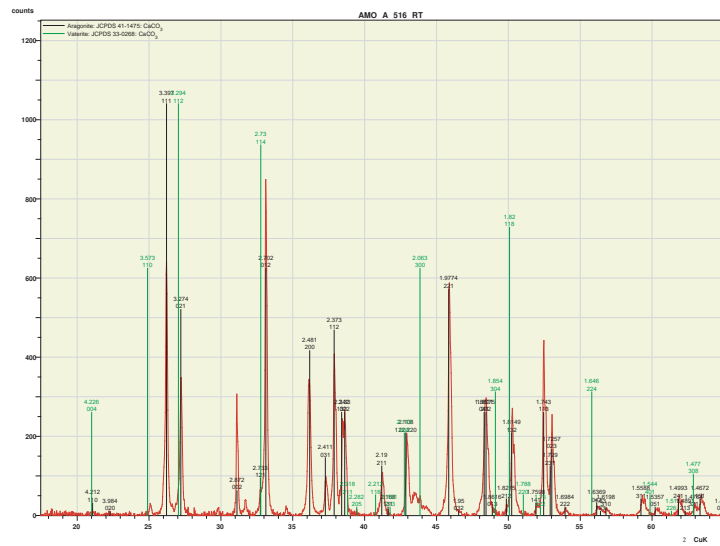


FIG. 9.17 – Analyse XRD de la coquille 516. *Anodonta anatina* juvénile.

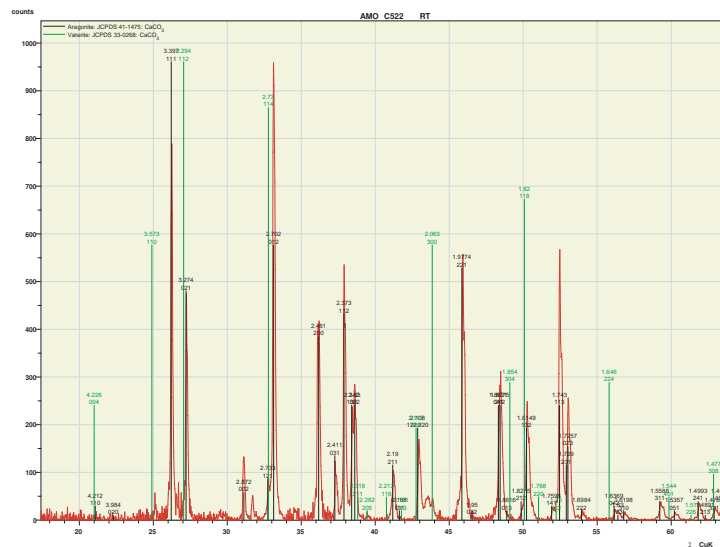


FIG. 9.18 – Analyse XRD de la coquille 522. *Anodonta cygnea* juvénile.

9.4 L'analyse EDX

A partir des lames minces de coquilles (voir chapitre 6 section 6.1.2.2), une analyse de la composition chimique a été effectuée (voir chapitre 6 section 6.1.2), sur plusieurs parties. Les spectres chimiques obtenus n'ont révélé que la présence de calcium, carbone et oxygène. Aucun élément en trace n'est apparu. Cela peut signifier deux choses, soit le seuil de détection de l'EDX est trop élevé, les éléments-trace présents dans la coquille n'étant pas détectables, soit l'eau du lac de Neuchâtel ne contient pas d'éléments en trace et les bivalves n'incorporent aucune matière dans leur coquille.

Du fait de ces résultats, il ne va pas être possible de construire une cartographie de la chimie de la coquille. Il ne sera donc pas possible non plus de faire une comparaison avec la chimie de l'eau environnante dans le contexte particulier des éléments en trace et des méthodes à notre disposition.

9.5 L'analyse ICP-MS

Bien qu'à l'analyse EDX aucun élément en trace n'ait été détecté dans la composition de la coquille, des analyses ICP-MS ont été faites afin de voir s'il n'y aurait pas tout de même une infime proportion d'éléments à l'intérieur de la coquille. Les résultats des analyses effectuées sur des individus de chaque espèce (juvénile ou d'âge moyen voire sénile) sont donnés dans le tableau 9.1.

ppb	381 Unio J	280 Unio M	522 Ano Cy J	198 Ano Cy M	516 Ano A J	201 Ano A M
Na	2768227	2267408	2491076	2183667	2482339	2262748
Mg	20245	20124	53654	60459	20487	57250
Al	53287	15618	48980	46986	34598	57200
K	24359	15437	52360	37998	67015	49141
Ca	392072419	398146592	396312798	389255099	399446402	399290702
Ti	342741	332416	330777	337494	345233	337747
Mn	73006	274306	242956	111179	194579	291898
Fe	213992	324421	372779	421242	232346	283602
Co	836	873	930	957	1035	890
Ni	16062	17528	19032	21375	20349	23419
Cu	7390	4126	5667	4062	4992	4592
Zn	6739	8382	3225	9042	3736	4636
Sr	494909	487100	554750	748106	540924	527790
Ba	28156	66865	34951	55054	41847	77201
Pb	3613	4087	1039	434	3943	3131

TAB. 9.1 – Résultats de l'ICPMS. Unio : *Unio tumidus* ; Ano Cy : *Anodonta cygnea* ; Ano A : *Anodonta anatina* ; J : juvénile ; M : âge moyen.

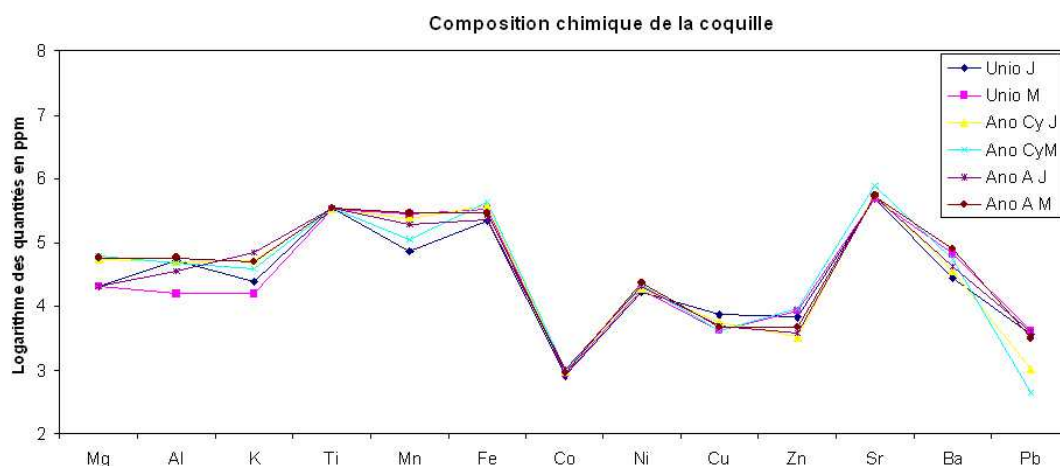


FIG. 9.19 – Résultats de l'analyse ICP-MS visible sur un graphique en données logarithmiques pour les éléments en trace.

Quelques éléments ont été intégrés lors de la construction de la coquille. Mg, Al, K, Ti, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Sr, Ba et Pb sont présents dans la coquille, alors que tous les autres éléments n'ont pas été détectés ou en quantité trop faible pour être mentionnés (à l'exception de Ca et Na, avec Ca de loin le plus abondant). Parmi ces éléments en trace, le titane (Ti), le manganèse (Mn), le fer (Fe) et le strontium (Sr) sont les plus abondants. La plupart des éléments en trace ont des ordres de grandeur identiques pour chacune des coquilles étudiées (Fig. 9.19).

Cela signifierait qu'elles ont le même mode de construction, et donc le même mode d'incorporation, des éléments au sein de la structure de la coquille. Mais plus encore, cela montre que pour des coquilles d'âges différents (donc ayant grandi dans des contextes différents) les éléments en trace ne montrent pas de différence d'incorporation en moyenne. Dans ce cas précis, les éléments en trace ne sont pas des variables chimiques élémentaires discriminantes pour des reconstructions paléoenvironnementales.

9.6 Conclusion sur la composition de la coquille

La coquille d'un bivalve est construite à l'aide des éléments de calcaire dissous dans l'eau environnante. Les cristaux qui la composent sont ordonnés selon différentes structures : sous la forme de lamelles, comme les tuiles d'un toit pour assurer la solidité, ou sous forme de prismes perpendiculaires à la surface, pour une protection supplémentaire au périostracum. Les analyses XRD ont montré que les cristaux de $CaCO_3$ précipités à l'intérieur du manteau sont principalement de l'aragonite. Mais des traces de calcite ont été trouvées, qui seraient probablement dues à un long séjour de la coquille morte au fond de l'eau. De plus des traces de vatérite détectées seraient plutôt le témoin de réparations de la coquille. Les résultats de l'analyse ICP-MS sur quelques coquilles broyées montrent, qu'en plus du calcium (Ca) en abondance (99%), d'autres éléments sont intégrés lors de la construction (Na, Mg, Al, K, Ti, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Sr, Ba et Pb). Ces éléments en traces ont des ordres de grandeur identiques au sein des coquilles, quelque soit leur âge et quelque soit l'espèce. Cependant un étude plus approfondie de la composition chimique pourrait être faite à l'aide d'une microsonde de type WDS pour vérifier si localement des différences pourraient apparaître.

Chapitre 10

Analyse descriptive des Unionidés du lac de Neuchâtel

10.1 Description visuelle des espèces

Tout d'abord une description visuelle des coquilles semble nécessaire avant toute analyse statistique plus poussée ([159]). Les espèces sont les suivantes :

- *Unio tumidus* : la coquille est élancée, c'est-à-dire de forme ovoïde et pointue relativement étirée, avec le bord inférieur arrondi de façon régulière. L'épaisseur est moyenne et elle possède une dent cardinale fine sur chaque valve (ou deux très rapprochées) de forme triangulaire et dentelée. La couleur va du vert-olive au brun clair. Son renflement est important dans la partie antérieure ;
- *Anodonta cygnea* : sa forme est un ovale allongé et la coquille est extrêmement fine. Elle n'a pas de dent et ses lignes de croissances sont presque parallèles au bord ventral. Sa couleur est brune ;
- *Anodonta anatina* : elle a une forme ovale avec un décrochement sur le dessus, elle n'a pas de dent, la coquille est très fine mais s'épaissit en allant vers le bord antérieur. Sa couleur va de brun à olive. Les lignes de croissance forment une ellipse autour du crochet.

Les premières observations morphométriques visuelles montrent des différences morphologiques à l'intérieur de l'espèce *Unio tumidus*. En faisant une recherche sur les espèces du Lac de Neuchâtel, il a été remarqué qu'il y avait théoriquement quatre espèces dans le lac : *Unio tumidus*, *Unio crassus*, *Anodonta anatina*, et *Anodonta cygnea* ([113], [150]). Dès lors une incertitude est apparue : existe-il deux espèces d'Unios dans la collection ? Les spécialistes, Pascal Stucki (biologiste, Aquabug, Saint-Blaise, Suisse) et le Dr. Heinrich Vicentini (Büro für Fisch- und Gewässerökologie, Zurich, Suisse) ont apporté leur aide. Il en est ressorti qu'une seule espèce d'Unio est présente dans la base de données, mais la différence observée serait due à un phénomène que les biologistes ont remarqué ces dernières années partout en Europe, c'est-à-dire une forte augmentation de la croissance. De ce fait, des individus d'âges différents se retrouvent avec la même taille, mais l'un ayant grandi beaucoup plus vite que l'autre, il aura une coquille beaucoup moins épaisse. Ce phénomène sera explicité un peu plus loin grâce à une analyse en composantes principales.

10.2 Description statistique des espèces

10.2.1 Âge et taux de croissance de l'espèce *Unio tumidus*

Avant de procéder à toute analyse statistique, il est nécessaire de se pencher sur la mesure de l'âge des coquilles. En effet, il paraît évident que la mesure visuelle de l'âge des coquilles sous-estime l'âge réel, les dernières stries étant tellement proches qu'il est impossible de les compter. 39 coquilles ont été choisies et coupées afin d'en faire des lames minces (voir section 6.1.2.2). A partir d'une binoculaire, les lames ont été photographiées morceau par morceau, puis recollées afin d'obtenir une image permettant de visualiser les arrêts de croissance (Fig. 10.1).



FIG. 10.1 – Image reconstituée après photographie à la binoculaire.

Les arrêts de croissance étant parfaitement visibles sur les plus vieilles coquilles, la taille des incréments a pu être mesurée et le taux de croissance de von Bertalanffy a pu être obtenu (Fig. 10.2).

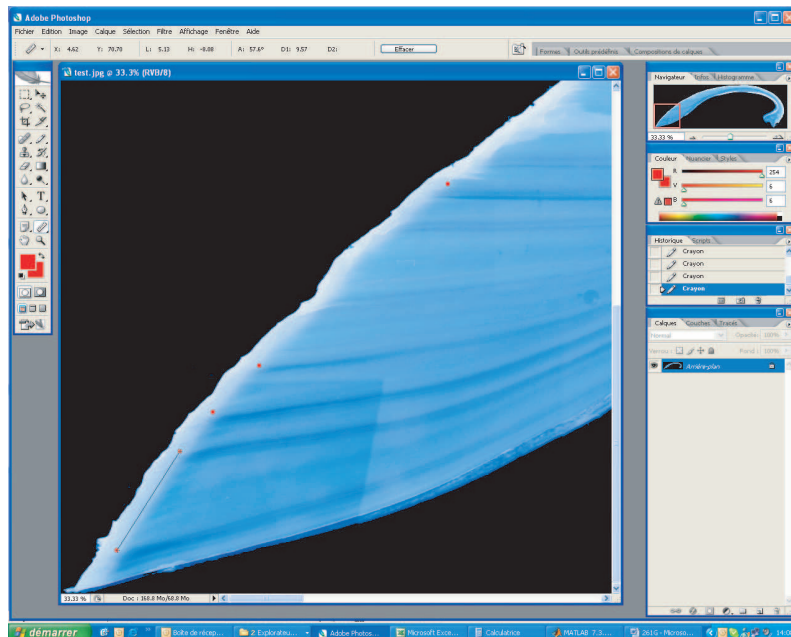


FIG. 10.2 – Mesure des incréments de croissance à l'aide de Photoshop®.

En ce qui concerne les Anodontes, il n'a pas été possible de faire des lames minces, à cause de la fragilité de cette espèce. Cependant, les stries de croissance étant plus visibles pour ces espèces, il a été supposé que l'âge calculé à l'oeil nu serait suffisamment fiable.

10.2.1.1 Taux de croissance

Les 39 coquilles étudiées ont permis d'obtenir une estimation du modèle de croissance donnant la courbure en fonction de l'âge. Les résultats obtenus sont dans le tableau 10.1.

Individu	Age	Modèle
314D	5 ans	$L(t) = 50.4122 * (1 - e^{-0.67*x})$
314G	5 ans	$L(t) = 52.9921 * (1 - e^{-0.5221*x})$
322D	7 ans	$L(t) = 60.586 * (1 - e^{-0.5001*x})$
173D	8 ans	$L(t) = 59.6802 * (1 - e^{-0.3822*x})$
173G	8 ans	$L(t) = 62.2252 * (1 - e^{-0.4073*x})$
261D	9 ans	$L(t) = 59.1315 * (1 - e^{-0.4342*x})$
261G	9 ans	$L(t) = 55.95 * (1 - e^{-0.3523*x})$
305D	9 ans	$L(t) = 60.1174 * (1 - e^{-0.3960*x})$
305G	9 ans	$L(t) = 59.3061 * (1 - e^{-0.3607*x})$
286D	10 ans	$L(t) = 61.6277 * (1 - e^{-0.2594*x})$
178D	11 ans	$L(t) = 60.1377 * (1 - e^{-0.3420*x})$
227D	11 ans	$L(t) = 60 * (1 - e^{-0.4122*x})$
227G	11 ans	$L(t) = 58 * (1 - e^{-0.4537*x})$
240D	11 ans	$L(t) = 56.7841 * (1 - e^{-0.2699*x})$
241D	11 ans	$L(t) = 55.7348 * (1 - e^{-0.3654*x})$
266D	11 ans	$L(t) = 57.7256 * (1 - e^{-0.5413*x})$
326D	11 ans	$L(t) = 56.8132 * (1 - e^{-0.4951*x})$
344D	11 ans	$L(t) = 56.6724 * (1 - e^{-0.1513*x})$
344G	11 ans	$L(t) = 56.1641 * (1 - e^{-0.1539*x})$
179D	12 ans	$L(t) = 55.7003 * (1 - e^{-0.3242*x})$
179G	12 ans	$L(t) = 57.6535 * (1 - e^{-0.3021*x})$
228D	12 ans	$L(t) = 60.2723 * (1 - e^{-0.2739*x})$
236D	12 ans	$L(t) = 50.4996 * (1 - e^{-0.2723*x})$
236G	12 ans	$L(t) = 52.7329 * (1 - e^{-0.2868*x})$
242D	12 ans	$L(t) = 44.9230 * (1 - e^{-0.3333*x})$
242G	12 ans	$L(t) = 45.8429 * (1 - e^{-0.3202*x})$
248D	12 ans	$L(t) = 55.9747 * (1 - e^{-0.4818*x})$
264D	12 ans	$L(t) = 56.4915 * (1 - e^{-0.5855*x})$
271D	12 ans	$L(t) = 59.093 * (1 - e^{-0.3563*x})$
272D	12 ans	$L(t) = 56.6093 * (1 - e^{-0.6023*x})$
277D	12 ans	$L(t) = 58.8746 * (1 - e^{-0.492*x})$
290D	12 ans	$L(t) = 61.5408 * (1 - e^{-0.03918*x})$
295D	12 ans	$L(t) = 57.7121 * (1 - e^{-0.2759*x})$
303D	12 ans	$L(t) = 57.3465 * (1 - e^{-0.4579*x})$
250D	13 ans	$L(t) = 63.9628 * (1 - e^{-0.2739*x})$
294D	13 ans	$L(t) = 54.6416 * (1 - e^{-0.4599*x})$
294G	13 ans	$L(t) = 55.6076 * (1 - e^{-0.4475*x})$
190D	14 ans	$L(t) = 65.2972 * (1 - e^{-0.2605*x})$
230D	14 ans	$L(t) = 61.6328 * (1 - e^{-0.2315*x})$
258D	14 ans	$L(t) = 54.3116 * (1 - e^{-0.2114*x})$
258G	14 ans	$L(t) = 56.4443 * (1 - e^{-0.2077*x})$
268D	14 ans	$L(t) = 65.4594 * (1 - e^{-0.4457*x})$
306D	14 ans	$L(t) = 55.0341 * (1 - e^{-0.3264*x})$
306G	14 ans	$L(t) = 58.5929 * (1 - e^{-0.3464*x})$
276D	15 ans	$L(t) = 52.6442 * (1 - e^{-0.4045*x})$
302D	16 ans	$L(t) = 54.6038 * (1 - e^{-0.2731*x})$
302G	16 ans	$L(t) = 57.0095 * (1 - e^{-0.2498*x})$
263D	17 ans	$L(t) = 57.4570 * (1 - e^{-0.2179*x})$
263G	17 ans	$L(t) = 55.9918 * (1 - e^{-0.2154*x})$
284D	17 ans	$L(t) = 60.8216 * (1 - e^{-0.3668*x})$
292D	18 ans	$L(t) = 60.9481 * (1 - e^{-0.2314*x})$
279D	22 ans	$L(t) = 65.5992 * (1 - e^{-0.02832*x})$
280D	28 ans	$L(t) = 70.3502 * (1 - e^{-0.1657*x})$

TAB. 10.1 – Estimation des taux de croissance.

La moyenne de ces courbes de croissance (Fig. 10.3), donne le modèle suivant :

$$L(t) = 58.2502(1 - e^{-0.3645 \times t})$$

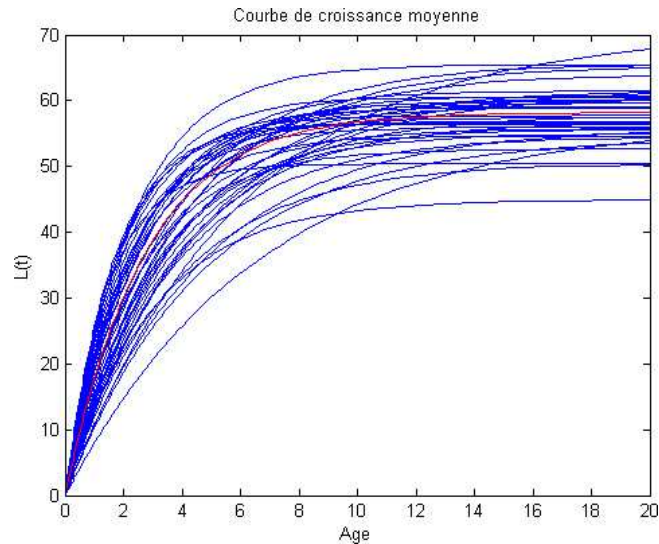


FIG. 10.3 – Courbes de croissance des valves droites des individus mesurés en bleu et courbe moyenne en rouge.

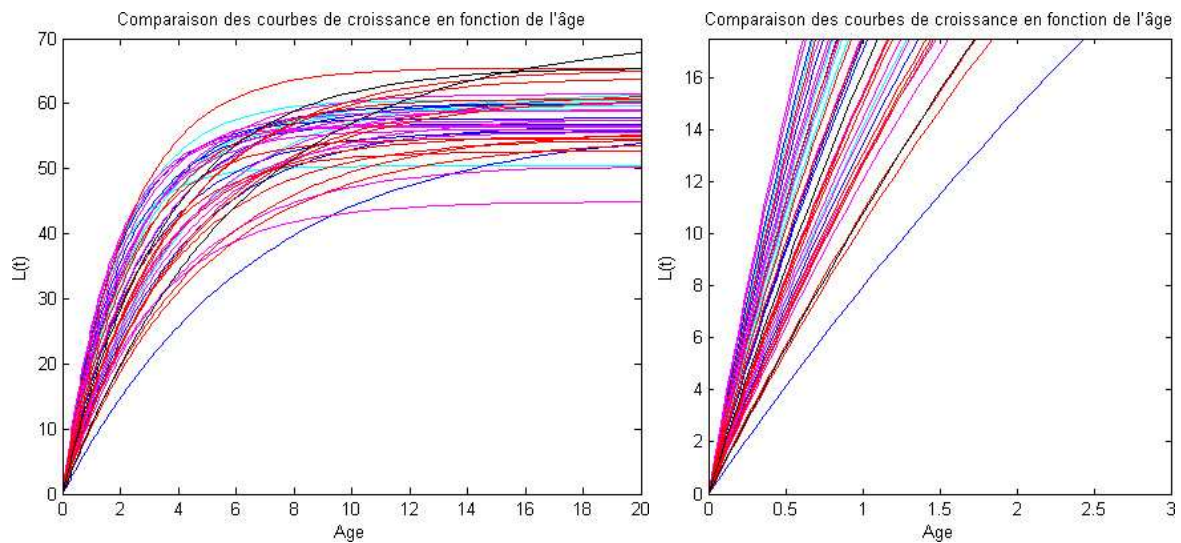


FIG. 10.4 – Courbes de croissance classées en fonction de l'âge (bleu clair jusqu'à 10 ans, bleu pour 11, magenta pour 12 ans, rouge pour 13 à 20 ans et noir pour les plus de 20 ans. Zoom sur le début des courbes de croissance.

Une étude de ces courbes de croissance (Fig. 10.4) montre aussi que les individus les plus jeunes ont tendance à croître plus rapidement que les anciens. Ceci fait penser à une accélération de la croissance chez les *Unio tumidus* durant ces dernières années.

Au début de la croissance (Fig. 10.4), les courbes les plus claires (bleu ciel, bleu, et magenta) semblent être légèrement au-dessus, ce qui signifierait une croissance plus rapide dans

les premières années de vie. Or ceci correspond aux coquilles les plus jeunes parmi lesquelles la croissance suivant von Bertalanffy a été mesurée. En revanche, les coquilles les plus vieilles (en noir) ont une limite d'âge estimée beaucoup plus élevée (Fig. 10.4). Ceci paraît logique car les coquilles grandissant plus vite atteindront plus vite leur taille limite. Inversement celles grandissant lentement atteindront plus lentement cette taille limite et pourront éventuellement devenir plus âgées.

10.2.1.2 L'âge

Il a été rappelé plus haut que, grâce à l'âge, il est possible d'obtenir la courbure. Avec la fonction inverse, il est possible, à partir de la courbure, de calculer l'âge de toutes les coquilles. Cependant la courbure ne fait pas partie des données disponibles, il va donc falloir l'estimer. Parmi les coquilles coupées (Fig. 10.6), 30 d'entre elles ont été utilisées pour calculer leur courbure. Celle-ci a été calculée directement sur les images reconstituées (Fig. 10.1) grâce à l'outil mesure de Photoshop®. L'idée était de trouver un modèle estimant la courbure en fonction de la largeur et de la profondeur, car ces mesures sont corrélées avec la courbure (corrélation courbure-largeur= 0.9897 et corrélation courbure-profondeur=0.9697). De plus, ces mesures ont été effectuées précisément pour toutes les coquilles.

Le résultat de la régression (Fig. 10.5) donne le modèle suivant avec $R^2 = 0.9809$:

$$\text{courbure} = 3.4009 + 0.9165 \times \text{largeur} + 0.6321 \times \text{profondeur}$$

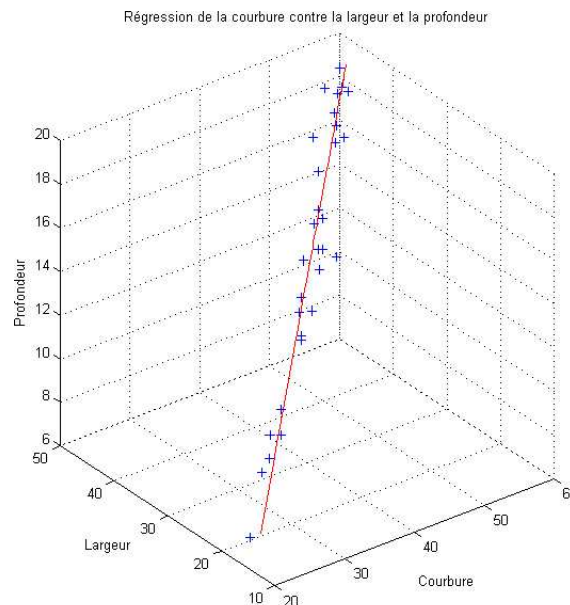


FIG. 10.5 – Régression de la courbure contre la largeur et la profondeur.

Désormais, il est possible de calculer la courbure de chaque coquille, et avec cette courbure de calculer précisément l'âge de chaque individu grâce au modèle suivant :

$$\text{age} = -\frac{\ln\left(1 - \frac{\text{courbure}}{58.2502}\right)}{0.3645}$$

Pour les individus ayant une courbure plus grande que 58.2502, ce calcul est impossible. Le seul moyen de calculer leur âge sera de comparer avec les individus les plus âgés dont le nombre de stries a été compté. En comparant visuellement les formes, l'âge d'une coquille mesurée est attribué à une des coquilles dont il est impossible de calculer l'âge.



FIG. 10.6 – Quelques coquilles coupées.

10.2.2 Statistiques descriptives

Maintenant que l'âge des coquilles a été obtenu, il est possible d'étudier plus précisément les coquilles des espèces *Unio tumidus*, *Anodonta anatina* et *Anodonta cygnea* afin de mieux connaître leurs caractéristiques.

Remarque : avant de procéder aux analyses statistiques, il est nécessaire de trier les données en enlevant de la base les coquilles trop abîmées.

10.2.2.1 Mesures de tendances centrales et de dispersions

Le coefficient de variation (écart-type divisé par la moyenne) est utile pour comparer la dispersion de deux distributions qui n'ont pas la même échelle. Lorsque le coefficient de variation est supérieur à 15%, cela signifie que la moyenne ne reflète pas les données, les données sont trop étalées. Dans le cas de la population étudiée, il y a beaucoup de différence d'âge, il est donc tout à fait normal que ces coefficients soient supérieurs à 15%. Il faut donc interpréter ces résultats avec prudence.

	Moyenne	Ecart-type	Coefficient de variation
Poids	9.2037	6.4308	69.9%
Longueur	68.0762	16.4593	24.18%
Largeur	33.5443	7.7649	23.15%
Volume	3.5356	2.4615	69.62%
Profondeur	12.9334	2.6921	20.81%
Épaisseur	1.8318	0.8363	45.65%
Longueur antérieure	19.1713	4.931	25.72%
Aire	68856.1	31794.2	46.17%
Périmètre	1019.8	248.62	24.38%
Courbure	43.1436	10.6072	24.59%

TAB. 10.2 – Mesures de tendance centrale et de dispersion pour *Unio tumidus*

	Moyenne	Ecart type	Coefficient de variation
Poids	5.0338	2.7023	53.68%
Longueur	79.9254	11.5202	14.41%
Largeur	42.2446	5.8871	13.94%
Volume	1.9716	1.0477	53.14%
Profondeur	12.8131	2.0380	15.91%
Épaisseur	0.5756	0.1930	33.54%
Longueur antérieure	18.6563	3.0928	16.58%
2 ^{ème} largeur	46.7783	5.6143	12%
Aire	106160	28472	26.82%
Périmètre	1235.3	169.27	13.70%

TAB. 10.3 – Mesures de tendance centrale et de dispersion pour *Anodonta anatina*

	Moyenne	Ecart type	Coefficient de variation
Poids	4.3804	1.9114	43.64%
Longueur	86.0933	11.4843	13.34%
Largeur	43.6820	5.0794	11.63%
Volume	1.7305	0.7562	43.70%
Profondeur	13.0040	2.2714	17.47%
Épaisseur	0.4133	0.1301	31.47%
Longueur antérieure	20.3000	3.9946	19.68%
2 ^{ème} largeur	48.7967	4.9980	10.24%
Aire	120020	28384	23.65%
Périmètre	1315.9	162.4901	12.35%

TAB. 10.4 – Mesures de tendance centrale et de dispersion pour *Anodonta cygnea*

D'après les tableaux 10.2, 10.3 et 10.4, il est à remarquer que les deux espèces sont vraiment très différentes morphologiquement. Les Anodontes sont plus grandes (longueur, largeur, aire,

périmètre), mais varient moins que les Unios (ceci est sûrement dû au fait qu'il n'y a que peu d'individus Anodontes jeunes). En revanche, les coquilles sont beaucoup plus fines (volume, épaisseur, poids). Pour comparer visuellement ces mesures, la représentation boxplot (Fig. 10.7) est utile. Les espèces d'Anodontes ont des mesures assez similaires, il semblerait tout de même que les *Anodonta cygnea* soient plus grandes, mais avec un échantillon de 15 *Anodonta cygnea* et de 48 *Anodonta anatina*, il est très hasardeux de faire des conclusions.

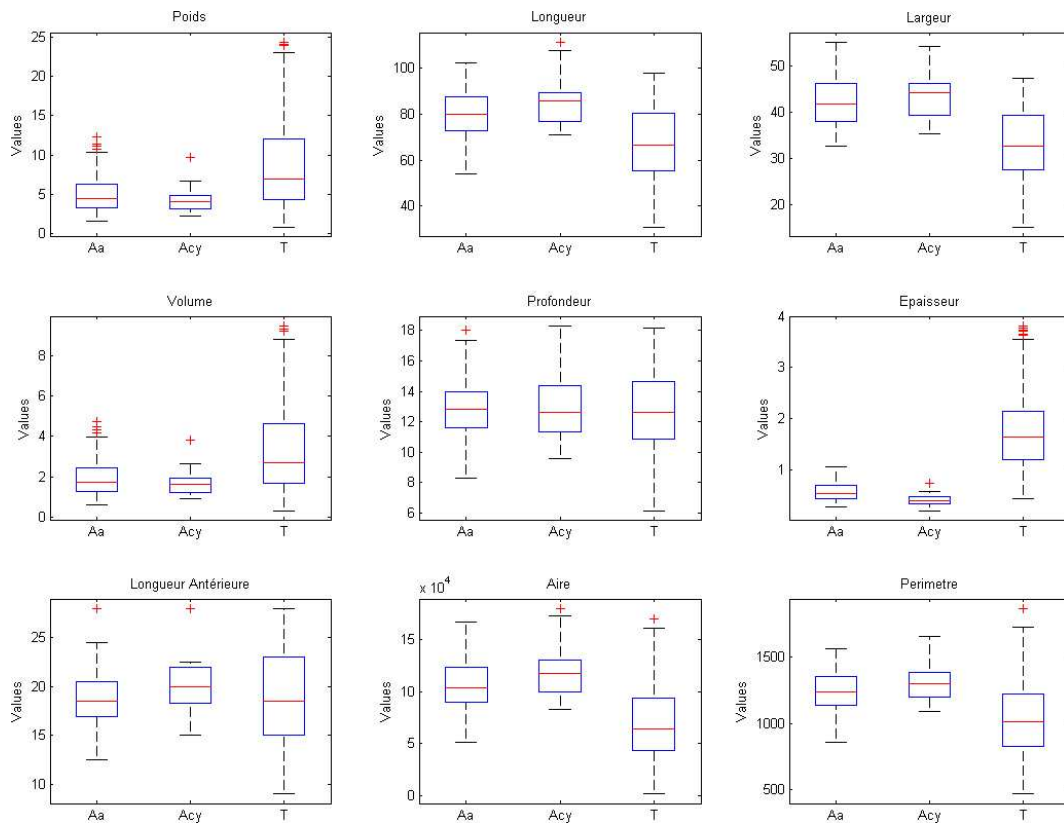


FIG. 10.7 – Représentation boxplot des données. Aa : *Anodonta anatina*; Acy : *Anodonta cygnea*; T : *Unio tumidus*.

Il est aussi possible de remarquer que le volume et le poids ont des coefficients de variation très élevés, ceci s'expliquant par le fait que ces quantités ont des relations cubiques avec la longueur. En revanche, la mesure de l'épaisseur ne devrait pas avoir cette tendance, et pourtant, elle possède un coefficient de variation plus élevé que la longueur ou la largeur. Ceci s'explique sans doute par le fait que cette mesure n'est pas très précise, à cause de la difficulté d'acquisition. En effet, il était difficile de trouver un endroit sur la coquille qui puisse refléter de façon homogène l'épaisseur de celle-ci.

10.2.2.2 Représentations graphiques des données

Il est possible de voir sur le graphique Fig. 10.8 que la répartition des tailles de la base de données est proche d'une loi Normale. Ceci signifie que plus d'individus de taille moyenne ont été récoltés que d'individus de petite ou de grande taille. L'échantillonnage n'est donc pas considéré comme biaisé. En revanche, les histogrammes de répartition des âges (Fig. 10.9) représentent un échantillon proche d'une loi du χ^2 . Il y a donc dissymétrie dans l'échantillon :

il y a plus d'individus jeunes que d'individus vieux. Ceci paraît tout à fait normal, étant donné que les individus jeunes sont les plus nombreux au sein d'une population. Evidemment, dans les deux cas, les histogrammes d'*Anodonta anatina* et *Anodonta cygnea* ne contiennent que peu de données, donc ne sont pas très représentatifs.

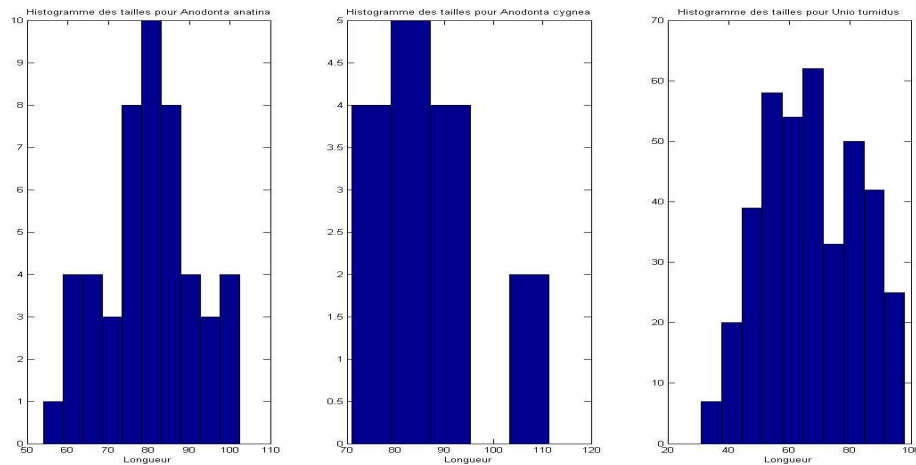


FIG. 10.8 – Histogrammes de la répartition des tailles.

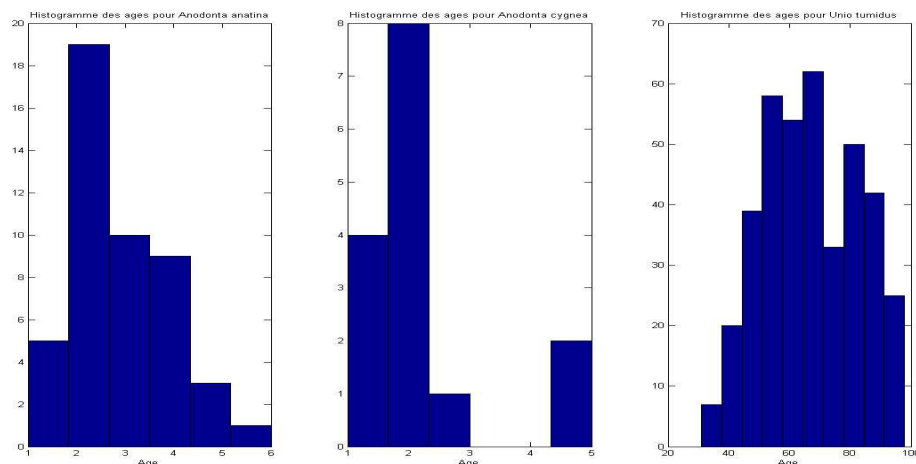


FIG. 10.9 – Histogrammes de la répartition des âges.

10.2.3 Bivalves équivalves ?

Il est communément admis que les valves droites et gauches des bivalves équivalves sont parfaitement symétriques. Cependant, même si cela paraît évident à l'oeil nu, il semble judicieux de le vérifier afin de pouvoir ensuite utiliser indifféremment les valves droite ou gauche pour les analyses. A l'intérieur des valves droite et gauche des espèces Unios, le nombre de lamelles postérieures de la charnière n'est pas le même. De plus le nombre de dents diffère aussi, cela peut potentiellement entraîner une différence de poids et de volume entre les deux valves. En revanche, les espèces *Anodonta* ne possèdent pas de dents, le problème ne devrait donc pas se poser. Il reste alors nécessaire d'étudier les Unios et les Anodontes séparément.

Tout d'abord, il a fallu trier la base de données afin de supprimer les coquilles trop abîmées et celles dont il n'y avait qu'une seule valve. Finalement, 336 *Unio tumidus* et 54 *Anodonta anatina* ou *cygnea* ont été sélectionnés.

10.2.3.1 Test d'égalité des distributions morphométriques

Une première approche pour vérifier si deux mesures sont identiques est d'évaluer si leur distribution est bien égale. Pour cela, le test de Kolmogorov-Smirnov peut être utilisé, il repose sur le principe suivant :

H_0 : Egalité des distributions contre H_1 : Distributions différentes.

	Statistique du test	p-value	Résultat
Poids	0.0208	1	Accepte H_0
Longueur	0.0179	1	Accepte H_0
Largeur	0.0417	0.9273	Accepte H_0
Volume	0.0149	1	Accepte H_0
Profondeur	0.0417	0.9273	Accepte H_0
Epaisseur	0.0625	0.5150	Accepte H_0
Crochet	0.0238	1	Accepte H_0
Aire	0.0268	0.9997	Accepte H_0
Périmètre	0.0179	1	Accepte H_0
Courbure	0.0260	0.9994	Accepte H_0

TAB. 10.5 – Test d'égalité des distributions morphométriques pour *Unio tumidus*

	Statistique du test	p-value	Résultat
Poids	0.0556	1	Accepte H_0
Longueur	0.0556	1	Accepte H_0
Largeur	0.1111	0.8734	Accepte H_0
Volume	0.0741	0.9976	Accepte H_0
Profondeur	0.0926	0.9675	Accepte H_0
Epaisseur	0.0741	0.9976	Accepte H_0
Crochet	0.0926	0.9675	Accepte H_0
2 ^{ème} largeur	0.0926	0.9675	Accepte H_0
Aire	0.0556	1	Accepte H_0
Périmètre	0.0370	1	Accepte H_0

TAB. 10.6 – Test d'égalité des distributions morphométriques pour les Anodontes

A la vue des résultats des tableaux 10.5 et 10.6, il peut être constaté que les distributions de chacune des mesures morphométriques sont bien égales.

10.2.3.2 Comparaison des mesures morphométriques des valves

Un simple test d'égalité des distributions n'est pas suffisant pour être certain de l'égalité des mesures morphométriques des valves droites et gauches des bivalves. La régression linéaire va alors être utilisée. En effet, sous l'hypothèse d'égalité parfaite des mesures, il devrait être obtenu le modèle $Y = X$ avec $Y =$ mesure de la valve gauche et $X =$ mesure de la valve droite, pour toutes les mesures effectuées. Le modèle de régression suivant va donc être testé :

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + e$$

et dans le cas d'égalité des mesures il faudrait obtenir $\beta_0 = 0$ et $\beta_1 = 1$.

Remarque : dans cette partie, le but de la régression n'étant pas de prédire mais juste de vérifier que le coefficient de la régression est 1, il est donc inutile de faire une recherche de valeurs aberrantes et de vérifier la qualité du modèle.

	Modèle avec constante							Modèle sans constante	
	β_0	β_1	MSE	IC β_0	IC β_1	R^2_{adj}	r	β_1	IC β_1
Poids	0.0496	0.9976	0.0891	[-0.0062;0.1054]	[0.9928;1.0025]	0.9979	0.999	1.0011	[0.9983;1.0039]
Long	0.1914	0.9972	0.4224	[-0.1049;0.4877]	[0.9931;1.0014]	0.9985	0.9992	0.9999	[0.9989;1.0008]
Larg	-0.0103	0.9899	0.2189	[-0.2308;0.2103]	[0.9836;0.9963]	0.9965	0.9983	0.9897	[0.9882; 0.9911]
Volume	0.0218	0.9985	0.029	[-0.0102;0.0537]	[0.9913;1.0058]	0.9954	0.9977	1.0026	[0.9984;1.0067]
Prof	0.2362	0.9902	0.1929	[0.0096;0.4628]	[0.9731;1.0072]	0.975	0.9875	1.0075	[1.004;1.0111]
Epaiss	0.0316	0.9494	0.0384	[-0.0189;0.0821]	[0.9247;0.974]	0.9448	0.9721	0.9634	[0.9531;0.9737]
Crochet	0.0934	0.9972	1.3681	[-0.4058;0.5925]	[0.9725;1.0219]	0.9497	0.9746	1.0017	[0.9955;1.0079]
Aire	339.56	0.9941	2605354	[-84.12;763.24]	[0.9886;0.9994]	0.9974	0.9987	0.998	[0.9958;1.0002]
Péri	4.9302	0.995	150.81	[-0.757; 10.617]	[0.9896;1.0004]	0.9975	0.9987	0.9995	[0.9983;1.0008]
Courb	0.2699	0.9904	0.5436	[-0.0908;0.6307]	[0.9822;0.9986]	0.9933	0.9966	0.9964	[0.9947;0.9981]

TAB. 10.7 – Régression des données morphométriques de la valve droite et la valve gauche pour *Unio tumidus*.

	Modèle avec constante							Modèle sans constante	
	β_0	β_1	MSE	IC β_0	IC β_1	R^2	r	β_1	IC β_1
Poids	0.0367	0.9895	0.0129	[-0.0322;0.1058]	[0.9764;1.0026]	0.9977	0.9989	0.9957	[0.9898;1.0016]
Long	0.1811	0.9978	0.5223	[-1.2032;1.5655]	[0.9809;1.0146]	0.9962	0.9982	0.9999	[0.9976;1.0023]
Larg	-0.0779	0.9893	0.3455	[-1.3527;1.1971]	[0.9596;1.0191]	0.9882	0.9942	0.9875	[0.9838;0.9912]
Volume	0.0213	0.9883	0.0034	[-0.0146;0.0572]	[0.9709;1.0057]	0.996	0.9980	0.9975	[0.9897;1.0053]
Prof	0.6547	0.9575	0.3844	[-0.3677;1.6772]	[0.8787;1.0364]	0.9179	0.9589	1.0073	[0.9942;1.0205]
Epaiss	0.0624	0.8823	0.007	[-0.0039;0.1288]	[0.7641;1.0005]	0.8082	0.9010	0.9867	[0.9452;1.0283]
Crochet	0.2027	1.0131	0.8466	[-1.2268;1.6321]	[0.9395;1.0868]	0.9349	0.9675	1.0234	[1.0106;1.0363]
2 ^e larg	1.4916	0.9698	0.4486	[-0.1568;3.1399]	[0.9351;1.0044]	0.9834	0.9918	1.001	[0.997;1.0049]
Aire	-1309.7	1.01	1514585	[-2658.46;39.14]	[0.9981;1.022]	0.9981	0.9991	0.9988	[0.9957;1.0018]
Péri	-0.6456	0.9996	78.271	[-18.806;17.515]	[0.9853;1.014]	0.9973	0.9991	0.9991	[0.9972;1.001]

TAB. 10.8 – Régression des données morphométriques de la valve droite et la valve gauche pour les Anodontes.

Au vu des résultats des régressions (tableaux 10.7 et 10.8), les coefficients de corrélation entre les X et les Y sont très forts et il en est de même pour les R^2 , ceci démontrant une forte tendance linéaire. De plus, tous les coefficients sont très proches de la valeur 1 et les constantes peuvent être supprimées, confirmant l'hypothèse d'égalité parfaite entre les valves. Sur les graphiques Fig. C.1 à Fig. C.20 en Annexe C.1, il peut être noté que si la droite d'équation $y = x$ est tracée sur les nuages de points, la droite ajuste parfaitement les données.

10.2.3.3 Comparaison des valves en utilisant les données de contours

Les contours de chacune des valves des individus ont été étudiés à l'aide de la transformée cosinus discrète (ou DCT), ce qui a permis d'obtenir les descripteurs de Fourier des contours. L'idée ici est aussi d'utiliser la régression pour montrer que les contours des valves droite et gauche sont bien identiques. Les coefficients de Fourier de la valve droite d'un individu vont être régressés contre les coefficients de Fourier de la valve gauche du même individu, et ceci pour chaque coquille dont les valves droite et gauche sont en bon état. Avec les différents coefficients de régression obtenus, il est possible d'en déduire un coefficient de régression moyen, ainsi qu'un intervalle de confiance et un coefficient de détermination moyen. Les résultats obtenus sont donnés dans le tableau 10.9.

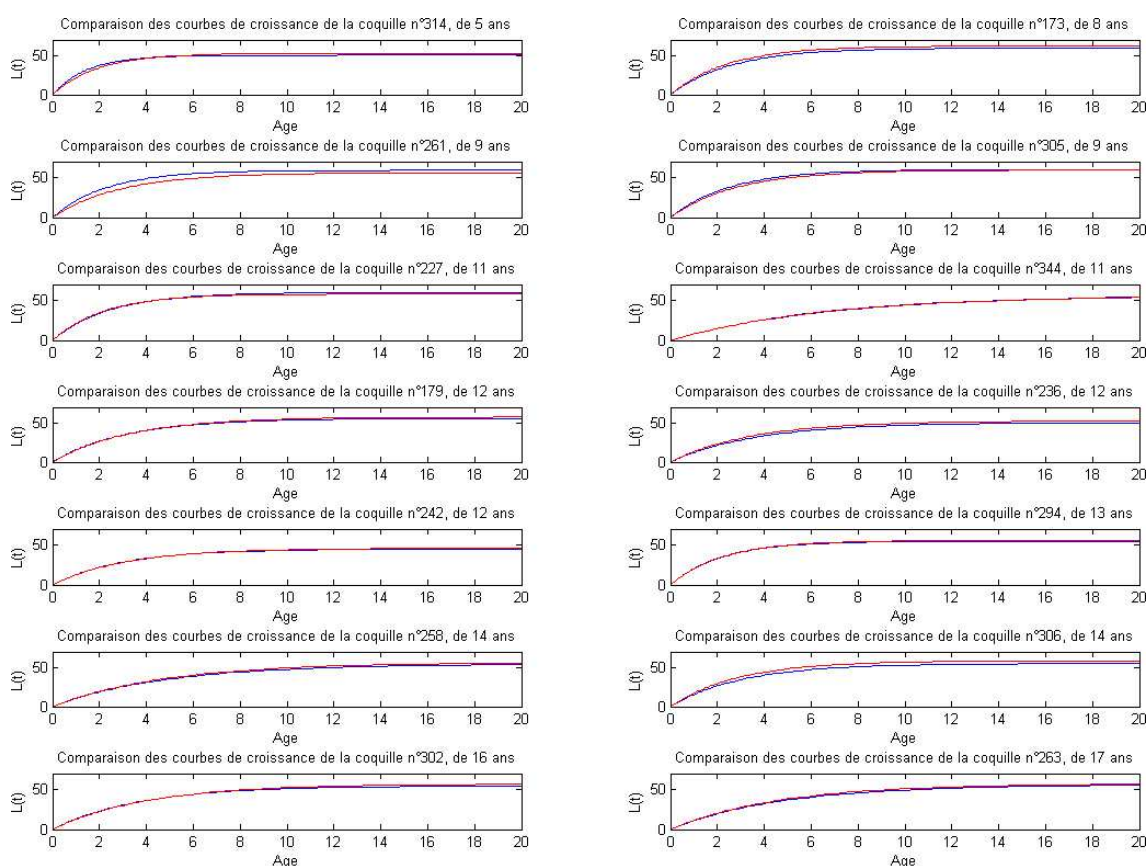
Ces résultats montrent bien l'égalité entre les valeurs de la valve droite et celles de la valve gauche. En effet, un coefficient de régression moyen de 0.9991 pour les Unionidés, et de 0.9988 pour les Anodontes ont été trouvés, avec des intervalles de confiance (calculés comme $\bar{x} \pm 2\sigma$) contenant bien la valeur 1, et un R^2 moyen de 0.9995 pour les unionidés et de 0.9998 pour les Anodontes. Cela signifie que l'hypothèse que les contours des valves droite et gauche sont identiques, peut être acceptée.

	Nombre d'individus	Moyenne	Ecart-type	Intervalle	R^2 moyen
<i>Unio tumidus</i>	357	0.9991	0.0064	[0.9863 ; 1.0119]	0.9995
Anodontes	57	0.9988	0.0053	[0.9882 ; 1.0094]	0.9998

TAB. 10.9 – Comparaison des contours de la valve droite et la valve gauche pour *Unio tumidus*.

10.2.3.4 Comparaison des valves au niveau des modèles de croissance

Pour différentes coquilles sur lesquelles le modèle de von Bertalanffy a été calculé, la valve droite et la valve gauche ont été étudiées simultanément. Ainsi il est possible de comparer les modèles obtenus. Sachant que seulement 14 individus ont été mesurés, la seule comparaison possible est visuelle (Fig. 10.10). Il y est notable que les modèles sont identiques, voire confondus.

FIG. 10.10 – Comparaison des modèles de croissance valves droite (bleu) - valve gauche (rouge) pour 14 individus *Unio tumidus*.

10.2.4 Etude de la densité de la coquille

La densité est un nombre sans unité qui permet de mesurer le caractère plus ou moins pesant d'un matériau ([172]). Une des questions qui peut être posée sur la croissance de la coquille des bivalves est l'utilisation des mêmes matériaux de construction tout au long de la croissance. En effet, nous avons vu précédemment, que l'analyse XRD donne des résultats à phases variées. Mais les matériaux moyens sont-ils pour autant différents ? Si c'est le cas, une différence significative entre volume et poids devrait apparaître.

Le volume est égal au poids multiplié par la densité. Si la densité est la même tout au long de la croissance, alors le poids régressé contre le volume devrait donner un nuage de points alignés sur une droite avec une constante nulle.

Les résultats de la régression du poids contre le volume pour *Unio tumidus* donne un R^2 de 0.9992, ce qui est excellent. Cela prouve déjà que la régression a un sens. De plus, en regardant le graphe de la régression (Fig. 10.11), les points s'alignent parfaitement sur la droite de coefficient 0.3834 ; cela signifie qu'il n'y a pas de changement de densité au cours de la croissance.

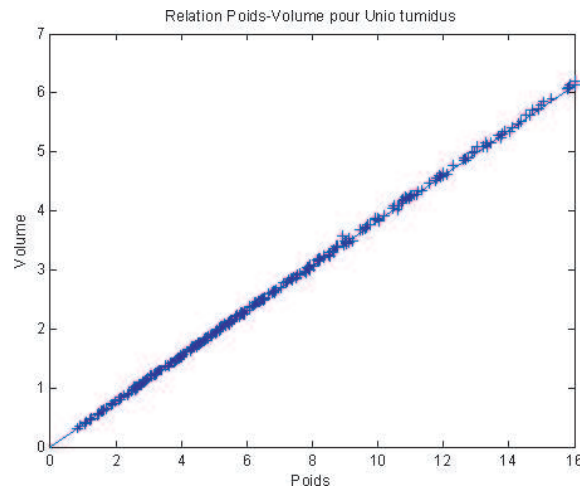
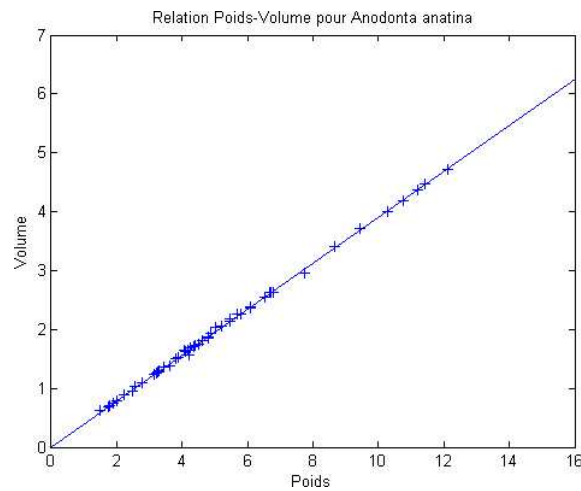
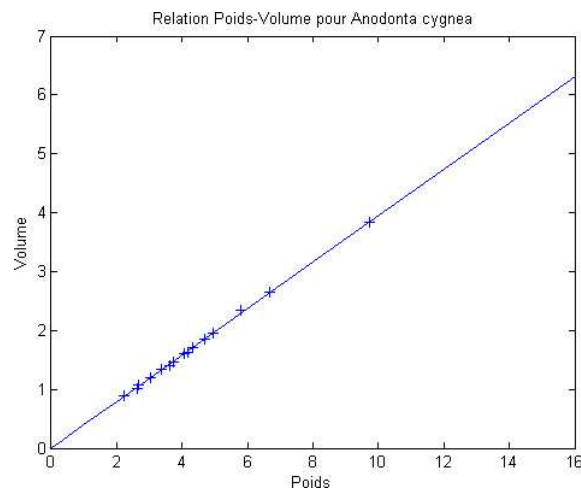


FIG. 10.11 – Etude de la densité pour *Unio tumidus*.

Les mêmes types de résultats sont observés pour *Anodonta anatina*, un R^2 de 0.9994, et un coefficient de 0.3907. La même conclusion peut être formulée : pas de changement de densité au cours de la croissance (Fig. 10.12). De plus, l'ordre de grandeur est le même, très légèrement supérieur pour *Anodonta anatina*.

Les mêmes résultats sont encore obtenus pour *Anodonta cygnea*, un R^2 de 0.9994, et un coefficient de 0.3951 : pas de changement de densité au cours de la croissance Fig. (10.13). L'ordre de grandeur est le même.

FIG. 10.12 – Etude de la densité pour *Anodonta anatina*.FIG. 10.13 – Etude de la densité pour *Anodonta cygnea*.

10.2.5 Conclusion partielle sur la description statistique des espèces

Cette première description des espèces a permis de mettre en évidence un modèle de croissance de von Bertalanffy moyen, qui a ensuite été utilisé pour le calcul de l'âge des coquilles, âge difficile à obtenir visuellement. Durant cette étude, il a été mis en évidence que les coquilles plus jeunes semblaient avoir un modèle de croissance différent des coquilles plus âgées. En effet, les coquilles les plus récentes semblent avoir une croissance plus forte les premières années. Ceci serait une preuve d'accélération de la croissance chez l'espèce *Unio tumidus* durant les dernières années.

Dans un deuxième temps, la description statistique des espèces a permis de montrer que sur un certain nombre de critères morphométriques, ainsi que sur la forme générale de la coquille (contours), et sur la croissance, les coquilles des espèces *Unio tumidus*, *Anodonta anatina* et *Anodonta cygnea* sont bien équivalentes. Ceci permet désormais l'utilisation de la valve droite ou de la valve gauche indifféremment pour le reste de l'étude. En particulier pour l'analyse morphométrique qui suit, si une valve est abîmée, la deuxième valve peut être utilisée, ce qui augmente la taille des échantillons utilisés.

10.3 Analyses morphométriques : étude de la croissance de la coquille

Une fois l'égalité des mesures morphométriques des valves droite et gauche établie, valve droite ou valve gauche des individus collectés pourront être utilisées indifféremment pour la suite de l'analyse morphométrique. Une étude biométrique de la croissance des Unionidés du Lac de Neuchâtel va désormais être faite, afin de mettre en évidence l'évolution de la forme de la coquille au cours de la croissance.

La forme générale de la coquille des mollusques se modifie au cours de la croissance. La manière dont subviennent ces changements va être étudiée en utilisant les outils conventionnels utilisés dans le domaine de la morphométrie ([40], [66], [79], [92]).

Plusieurs mesures des dimensions de la coquille des bivalves sont à disposition : longueur (L), largeur (l), poids (W), volume (V), profondeur ou 1/2 renflement (R), épaisseur (E), longueur antérieure ou distance du crochet (U), aire (A), périmètre (P) et 2^{ième} largeur (l2). La mesure de référence sera la longueur et il sera possible de voir comment évoluent les autres mesures au cours de la croissance.

La modèle le plus fréquemment utilisé en analyse morphométrique est le modèle suivant :

$$Y = a.X^b$$

où X sera la longueur et Y une des autres mesures (l, W, V, R, E, U, A, P ou $l2$).

En utilisant une transformation logarithmique des données, l'équation peut être ramenée à un simple problème de régression :

$$\ln(Y) = \ln(a) + b.\ln(X)$$

10.3.1 *Unio tumidus*

10.3.1.1 Analyse de la variation des mesures morphométriques

La variabilité dans les mesures relatives, c'est-à-dire dans les rapports des mesures à la longueur, a été étudiée afin de détecter des tendances linéaires dans les relations entre les mesures et la variable longueur.

	Moyenne	Ecart-type	CV(%)
$\frac{l}{L}$	0.4942	0.0218	4.41%
$\frac{R}{L}$	0.1918	0.0160	8.33%
$\frac{E}{L}$	0.0265	0.0089	33.70%
$\frac{U}{L}$	0.2820	0.0295	10.46%
$\frac{W}{L}$	0.1229	0.0624	50.77%
$\frac{V}{L}$	0.0473	0.0238	50.33%
$\frac{A}{L}$	962.8482	218.5012	22.69%
$\frac{P}{L}$	14.8767	0.2361	1.59%

TAB. 10.10 – Variation des mesures morphométriques pour *Unio tumidus*.

Bien que certains rapports aient un faible coefficient de variation (Tableau 10.10), c'est-à-dire qu'il semble y avoir une relation linéaire, il paraît plus judicieux de conserver le modèle logarithmique afin de stabiliser les variances ([92]). En revanche, il paraît évident que le poids

et le volume n'ont pas une relation linéaire, elle serait plutôt de type polynômiale cubique. Cela sera vérifié par la suite. De même, pour l'aire, la relation devrait être quadratique. Par contre, l'épaisseur de la coquille a une plus forte variation, il faudra voir quelle peut en être la cause.

10.3.1.2 Analyse biométrique de la croissance de la coquille

Les résultats des différentes analyses de régression effectuées pour comparer l'évolution des mesures en fonction de la longueur sont présentés dans le tableau 10.11.

X	Y	r	a ou $\log(a)^*$	b	R^2	IC pour b	F-test p-value
$\log(L)$	$\log(l)$	0.9853	-0.483*	0.9469	0.9707	[0.9305;0.9632]	0
L	$\frac{l}{L}$	-0.3106	0.5223	-0.0004	0.0965	[-0.0005;-0.0002]	0
$\log(L)$	$\log(R)$	0.9483	-0.8808*	0.8154	0.899	[0.7882;0.8426]	0
L	$\frac{R}{L}$	-0.5616	0.229	-0.0005	0.0965	[-0.0006;-0.0005]	0
$\log(L)$	$\log(E)$	0.6881	-4.7349*	1.2499	0.4721	[1.1188;1.3812]	0
L	$\frac{E}{L}$	0.1896	0.0195	0.0001	0.0359	[0.00004; 0.00016]	0.0002
$\log(L)$	$\log(U)$	0.9214	-1.2097*	0.9853	0.8487	[0.9439;1.0266]	0
L	$\frac{U}{L}$	-0.0433	0.2873	-0.00008	0.0019	[-0.0002;0.0001]	0.393
$\log(L)$	$\log(W)$	0.9285	-9.5018*	2.7362	0.8618	[2.6273;2.8452]	0
L	$\frac{W}{L}$	0.7985	-0.0834	0.003	0.6377	[0.0028;0.0033]	0
$\log(L)$	$\log(V)$	0.9271	-10.3553*	2.7125	0.8592	[2.6033;2.8217]	0
L	$\frac{V}{L}$	0.7967	-0.0312	0.0012	0.6348	[0.0011;0.0012]	0
$\log(L)$	$\log(A)$	0.9966	2.9581*	1.9268	0.9932	[1.9109;1.9427]	0
L	$\frac{A}{L}$	0.9851	71.7419	13.0719	0.9704	[12.8446;13.2993]	0
$\log(L)$	$\log(P)$	0.9982	2.7969*	0.9768	0.9965	[0.971;0.9826]	0
L	$\frac{P}{L}$	-0.3682	15.2365	-0.0053	0.1355	[-0.0066;-0.004]	0

TAB. 10.11 – Régression de l'évolution des mesures morphométriques par rapport à la longueur pour *Unio tumidus*.

Tout d'abord, il peut être remarqué qu'il y a une très forte corrélation entre tous les $\log(\text{variables})$ et la $\log(\text{longueur})$, ce qui confirme que l'étude de la variation de ces variables en fonction de la longueur a un sens. De plus, les F-test confirment que le coefficient b n'est pas nul.

Les régressions $\log(Y) = \log(a) + b \cdot \log(L)$ ont toutes un R^2 très élevé, sauf dans le cas de l'épaisseur qui sera étudiée séparément. Cela confirme que les régressions sont de bonne qualité et ont un sens.

Les variables largeur l , profondeur R , épaisseur E , longueur antérieure U et périmètre P ont toutes une relation linéaire avec la longueur car les R^2 de la relation $L - \frac{Y}{L}$ sont faibles et les coefficients de corrélations sont aussi très faibles. Ceci signifie, par exemple, que la largeur relative ne varie pas en fonction de la longueur. Par contre, dans le cas du poids W , du volume V et de l'aire A , les R^2 de la relation $L - \frac{Y}{L}$ et les coefficients de corrélation sont plus élevés, ce qui signifie des relations non linéaires. En particulier, le poids et le volume ont une relation cubique avec la longueur alors que l'aire a une relation quadratique avec celle-ci. Les relations sont aussi visibles sur les graphes Fig. C.21, C.33, C.43, C.44, C.54, C.64, C.74 et C.84 en Annexe C.2.1.

Dans chacune des régressions, une analyse des outliers a été effectuée et, dans chacun des cas, les graphiques en Annexes C.2.1 et le programme BACON enseignent qu'il n'y a ni outliers, ni points leviers. De plus les graphiques en Annexes C.2.1 montrent que le modèle est de

bonne qualité. Seules les régressions de l'aire et du périmètre semblent montrer des points aberrants. Cependant, leur suppression n'améliore pas la qualité du modèle, ces points ont donc été conservés.

Enfin les résultats sont visibles dans le tableau 10.12 et les graphiques en Annexes C. Les conclusions allométriques semblent affirmer que plus la coquille grandit, plus elle devient élancée, moins bombée, plus épaisse, moins massive, moins volumineuse et moins étendue. Cependant la longueur antérieure garde les mêmes proportions tout au long de la croissance, ce qui, avec l'allométrie négative de la largeur, accentue la dissymétrie de la coquille.

Y	Modèle obtenu	Allométrie
l	$y = e^{-0.483} x^{0.9468}$	Allométrie négative
R	$y = e^{-0.8808} x^{0.8154}$	Allométrie négative
E	$y = e^{-4.7349} x^{1.2499}$	Allométrie positive
U	$y = e^{-1.2097} x^{0.9853}$	Isométrie
W	$y = e^{-9.5018} x^{2.7302}$	Allométrie négative
V	$y = e^{-10.3553} x^{2.7125}$	Allométrie négative
A	$y = e^{2.9581} x^{1.9268}$	Allométrie négative
P	$y = e^{2.7969} x^{0.9708}$	Allométrie négative

TAB. 10.12 – Conclusions sur l'allométrie pour *Unio tumidus*

Pour revenir sur le cas de l'épaisseur, le nuage de la Fig. C.43 en Annexes C.2.1.3 semble très dispersé, les corrélations et les R^2 semblent indiquer un modèle de mauvaise qualité. L'explication réside dans le fait que cette mesure n'a pas pu être effectuée de façon précise. Ceci avait d'ailleurs déjà été observé en remarquant que l'épaisseur avait un coefficient de variation plus élevé que les autres mesures ayant une tendance linéaire.

Remarque : dans le cas du poids, sur le graphe Fig. C.54 en Annexe C.2.1.5, il semble qu'il y ait deux nuages de points, c'est-à-dire deux tendances différentes. Ceci est peut être dû au changement de la vitesse de croissance observée chez les mollusques ces dernières années, et ceci se fait ressentir directement sur la masse de l'objet ; en effet des coquilles qui grandissent plus vite seront moins épaisses que de coquilles qui auront grandi plus lentement mais qui sont plus âgées. Ce phénomène sera vu dans une étude en ACP plus loin.

Une comparaison peut être faite avec les résultats obtenus par Arter (1989 [3]) qui a trouvé un coefficient de 3.18 pour l'espèce *Unio tumidus* du Lac Hallwil (Aargau, Suisse). Il a lui aussi observé une différence de coefficient entre deux types de coquilles qu'il a distingués comme provenant de différentes périodes de temps. Il a en particulier obtenu une différence significative de coefficient pour ses deux groupes et en a conclu que les conditions de vie des *Unio tumidus* du Lac Hallwil ont changé à travers les âges. Une différence a aussi été observée ici entre les individus les plus âgés et les plus jeunes, induisant une différence significative de croissance. De plus, le coefficient obtenu dans la base de données est 2.7362, c'est-à-dire nettement inférieur à celui trouvé par Arter(1989[3]). Cela signifie clairement que l'accroissement en poids par rapport à la longueur a réduit durant ces vingt dernières années. Cela est parfaitement compatible avec une accélération de la croissance.

10.3.2 *Anodonta anatina*

10.3.2.1 Analyse de la variation des mesures morphométriques

Comme pour les *Unio tumidus*, des tendances linéaires sont observées (Tableau 10.13) mais le modèle logarithmique est conservé pour l'étude des variations de la morphologie des *Anodonta anatina* durant leur croissance.

	Moyenne	Ecart-type	CV(%)
$\frac{L}{L}$	0.5345	0.0376	7.04%
$\frac{R}{L}$	0.1617	0.0134	8.27%
$\frac{E}{L}$	0.0072	0.0019	26.87%
$\frac{U}{L}$	0.2305	0.0258	11.18%
$\frac{W}{L}$	0.0607	0.0238	39.17%
$\frac{V}{L}$	0.0238	0.0092	38.76%
$\frac{A}{L}$	1297.9	162.3328	12.51%
$\frac{P}{L}$	15.4708	0.2707	1.75%
$\frac{l_2}{L}$	0.5899	0.0351	5.94%

TAB. 10.13 – Variation des mesures morphométriques pour *Anodonta anatina*.

10.3.2.2 Analyse biométrique de la croissance de la coquille

<i>Anodonta anatina</i>							
X	Y	r	a ou $\log(a)^*$	b	R^2	IC pour b	F-test p-value
$\log(L)$	$\log(l)$	0.8772	0.0409*	0.8468	0.7649	[0.7152;0.9784]	0
L	$\frac{l}{L}$	-0.3004	0.6155	-0.001	0.0903	[0.0019; -0.0001]	0.03
$\log(L)$	$\log(R)$	0.8597	-1.6703*	0.9646	0.7391	[0.8018;1.1274]	0
L	$\frac{R}{L}$	-0.0470	0.1662	-0.0001	0.0022	[-0.0004;0.0003]	0.7406
$\log(L)$	$\log(E)$	0.6128	-6.7522*	1.4084	0.3630	[0.8925;1.9243]	0
L	$\frac{E}{L}$	0.2457	0.0038	0.00004	0.8906	[0.000005;0.0001]	0
$\log(L)$	$\log(U)$	0.7353	-1.1723*	0.9308	0.5315	[0.6872;1.1745]	0
L	$\frac{U}{L}$	-0.0703	0.2435	-0.0002	0.0049	[-0.0008;0.0005]	0.6205
$\log(L)$	$\log(W)$	0.9292	-12.9351*	3.3018	0.8607	[2.9288;3.6748]	0
L	$\frac{W}{L}$	0.8479	-0.0839	0.0018	0.7190	[0.0015;0.0021]	0
$\log(L)$	$\log(V)$	0.9255	-13.6522*	3.2521	0.8537	[2.8741;3.6302]	0
L	$\frac{V}{L}$	0.8431	-0.032	0.0007	0.7108	[0.0006;0.0008]	0.6205
$\log(L)$	$\log(A)$	0.9886	3.6104*	1.8132	0.9769	[1.7304;1.896]	0
L	$\frac{A}{L}$	0.9437	221.2959	13.5362	0.8906	[12.1116;14.9608]	0
$\log(L)$	$\log(P)$	0.9947	3.0448*	0.9299	0.9894	[0.901;0.9589]	0
L	$\frac{P}{L}$	-0.5673	16.5501	-0.0136	0.3219	[-0.0195;-0.0077]	0
$\log(L)$	$\log(l_2)$	0.9171	0.5147*	0.7611	0.8379	[0.6672;0.8551]	0
L	$\frac{l_2}{L}$	-0.5855	0.7371	-0.0018	0.3428	[-0.0026;-0.0011]	0

TAB. 10.14 – Régression de l'évolution des mesures morphométriques par rapport à la longueur pour *Anodonta anatina*.

Tout d'abord, il peut être remarqué qu'il y a une très forte corrélation entre tous les $\log(\text{variables})$ et la $\log(\text{longueur})$, ce qui confirme que l'étude de la variation de ces variables en fonction de

la longueur a un sens. De plus, les F-test confirment que le coefficient b n'est pas nul (Tableau 10.14).

Les régressions $\log(Y) = \log(a) + b.\log(L)$ ont toutes un R^2 très élevé, sauf dans le cas de l'épaisseur qui sera étudiée séparément. Cela confirme que les régressions sont de bonne qualité et ont un sens.

Comme pour *Unio tumidus*, les variables largeur l , profondeur R , épaisseur E , longueur antérieure U , périmètre P et 2^{ième} largeur $l2$ ont toutes une relation linéaire avec la longueur car les R^2 de la relation $L - \frac{Y}{L}$ sont faibles et les coefficients de corrélations sont aussi très faibles. Et dans le cas du poids W , du volume V et de l'aire A , les R^2 de la relation $L - \frac{Y}{L}$ et les coefficients de corrélation sont plus élevés, ce qui signifie des relations non linéaires. Les relations sont aussi visibles sur les graphes Fig. C.94, C.104, C.114, C.115, C.126, C.136, C.146, C.156 et C.166 en Annexe C.2.2.

Dans chacune des régressions, une analyse des outliers a été effectuée et, dans chacun des cas, les graphiques en Annexes C.2.2 et le programme BACON enseignent qu'il n'y a ni outliers, ni points leviers. De plus, les graphiques en Annexe C.2.2 montrent que le modèle est de bonne qualité. Seule la régression de la longueur antérieure semble montrer des points aberrants. Leur suppression améliorant la qualité du modèle, ils ont été enlevés.

Finalement les résultats sont visibles dans le tableau 10.15 et les graphiques en Annexe C.2.2. Les conclusions allométriques semblent dire que plus la coquille grandit, plus elle devient élancée, proportionnellement bombée, fine, massive et volumineuse mais moins étendue. Vu que la longueur antérieure garde les mêmes proportions tout au long de la croissance, avec l'allométrie négative de la largeur, cela accentue la dissymétrie de la coquille. Et finalement, la pointe qui monte au dessus du crochet deviendra de moins en moins "pointue".

Y	Modèle obtenu	Allométrie
l	$y = e^{-0.0409}x^{0.8468}$	Allométrie négative
R	$y = e^{-1.6703}x^{0.9646}$	Isométrie
E	$y = e^{-6.7522}x^{1.4084}$	Isométrie
U	$y = e^{-1.266}x^{0.9564}$	Isométrie
W	$y = e^{-12.9351}x^{3.3018}$	Isométrie
V	$y = e^{-13.6522}x^{3.2521}$	Isométrie
A	$y = e^{3.6104}x^{1.8132}$	Allométrie négative
P	$y = e^{3.0448}x^{0.9299}$	Allométrie négative
$l2$	$y = e^{0.5147}x^{0.7611}$	Allométrie négative

TAB. 10.15 – Conclusions sur l'allométrie pour *Anodonta anatina*.

L'épaisseur va ici aussi poser un problème, le nuage de la Fig. C.114 en Annexe C.2.2.3 semble très dispersé ; les corrélations et les R^2 semblent indiquer un modèle de mauvaise qualité.

10.3.3 *Anodonta cygnea*

10.3.3.1 Analyse de la variation des mesures morphométriques

Comme pour *Unio tumidus* et *Anodonta anatina*, des tendances linéaires sont détectées (Tableau 10.16) mais le modèle logarithmique est gardé pour l'étude des variations de la morphologie.

	Moyenne	Ecart-type	CV(%)
$\frac{l}{L}$	0.5085	0.0184	3.62%
$\frac{R}{L}$	0.1505	0.0094	6.25%
$\frac{E}{L}$	0.0048	0.0010	21.68%
$\frac{U}{L}$	0.2343	0.0196	8.37%
$\frac{W}{L}$	0.0493	0.0142	28.78%
$\frac{V}{L}$	0.0195	0.0056	28.93%
$\frac{A}{L}$	1371.7	131.7233	9.6%
$\frac{P}{L}$	15.3021	0.2708	1.77%
$\frac{l2}{L}$	0.5690	0.0242	4.25%

TAB. 10.16 – Variation des mesures morphométriques pour *Anodonta cygnea*.

10.3.3.2 Analyse biométrique de la croissance de la coquille

X	Y	r	a ou $\log(a)^*$	b	R^2	IC pour b	F-test p-value
$\log(L)$	$\log(l)$	0.9607	-0.0936*	0.8688	0.9170	[0.7184;1.0193]	0
L	$\frac{l}{L}$	-0.4887	0.5759	-0.0008	0.2388	[-0.0016;0.0001]	0.0645
$\log(L)$	$\log(R)$	0.9478	-2.9925*	1.2466	0.8905	[0.9953;1.4979]	0
L	$\frac{R}{L}$	0.4981	0.1154	0.0004	0.2481	[0.000018;0.0008]	0.0588
$\log(L)$	$\log(E)$	0.6184	-7.5597*	1.4911	0.3349	[0.3557;2.6265]	0.0636
L	$\frac{E}{L}$	0.3806	0.0018	0.000034	0.1449	[0.00002;0.00008]	0.16
$\log(L)$	$\log(U)$	0.9389	-3.3175*	1.4189	0.8724	[1.1072; 1.7305]	0
L	$\frac{U}{L}$	0.6173	0.1436	0.0011	0.3810	[0.00002;0.0019]	0.0588
$\log(L)$	$\log(W)$	0.9649	-11.4778*	2.8962	0.9257	[2.4239;3.3685]	0
L	$\frac{W}{L}$	0.9069	-0.0472	0.0011	0.8225	[0.0008;0.0014]	0
$\log(L)$	$\log(V)$	0.9636	-12.4201*	2.8992	0.9230	[2.4171;3.3812]	0
L	$\frac{V}{L}$	0.9036	-0.0187	0.00044	0.8164	[0.00002;0.0006]	0
$\log(L)$	$\log(A)$	0.9867	4.1214*	1.6966	0.9737	[1.5294;1.8637]	0
L	$\frac{A}{L}$	0.9175	465.6545	10.5238	0.8418	[7.7907;13.257]	0
$\log(L)$	$\log(P)$	0.9919	3.0351*	0.9309	0.9826	[0.8595;1.0024]	0
L	$\frac{P}{L}$	-0.5195	16.3567	-0.0122	0.2698	[-0.0243;-0.0002]	0.0472
$\log(L)$	$\log(l2)$	0.9584	0.5370*	0.7523	0.9124	[0.6181;0.8865]	0
L	$\frac{l2}{L}$	-0.7439	0.7038	-0.0016	0.5533	[-0.0024;0.0001]	0.0015

TAB. 10.17 – Régressions des mesures morphométriques par rapport à la longueur pour *Anodonta cygnea*.

Tout d'abord, il peut être remarqué qu'il y a une très forte corrélation entre tous les $\log(\text{variables})$ et la $\log(\text{longueur})$, ce qui confirme que l'étude de la variation de ces variables en fonction de la longueur a un sens. De plus, les F-test confirment que le coefficient b n'est pas nul (Tableau 10.17).

Les régressions $\log(Y) = \log(a) + b\log(L)$ ont toutes un R^2 très élevé, sauf dans le cas de l'épaisseur qui sera étudiée séparément. Cela confirme que les régressions sont de bonne qualité et ont un sens.

Comme pour *Unio tumidus* et *Anodonta anatina*, les variables largeur l , profondeur R , épaisseur E , longueur antérieure U , périmètre P et 2^{ième} largeur $l2$ ont toutes une relation linéaire avec

la longueur car les R^2 de la relation $L - \frac{Y}{L}$ sont faibles et les coefficients de corrélation sont aussi très faibles. Et dans le cas du poids W , du volume V et de l'aire A , les R^2 de la relation $L - \frac{Y}{L}$ et les coefficients de corrélation sont plus élevés, ce qui signifie des relations non linéaires. Les relations sont aussi visibles sur les graphes Fig. C.176, C.186, C.196, C.197, C.207, C.217, C.227, C.237 et C.247 en Annexe C.2.3.

Dans chacune des régressions, une analyse des outliers a été effectuée et, dans chacun des cas, les graphiques en Annexe C.2.3 et le programme BACON enseignent qu'il n'y a ni outliers, ni points leviers. De plus les graphiques en Annexe C.2.3 montrent que le modèle est de bonne qualité.

Finalement les résultats sont visibles dans le tableau 10.18 et les graphiques en Annexe C.2.3. Les conclusions allométriques semblent dire que les proportions globales (longueur, largeur) restent les mêmes. C'est une première différence par rapport à *Anodonta anatina*. Par contre la coquille reste proportionnellement bombée, fine, massive et volumineuse. Mais la longueur antérieure devient de plus en plus grande, ce qui va donner une impression d'allongement, à cause du fait que la largeur est isométrique. Et finalement, la pointe qui monte au dessus du crochet (qui était proéminente chez *Anodonta anatina*, mais moins chez *Anodonta cygnea*) deviendra de moins en moins "pointue".

Y	Modèle obtenu	Allométrie
l	$y = e^{-0.0936} x^{0.8688}$	Isométrie
R	$y = e^{-2.9925} x^{1.2466}$	Isométrie
E	$y = e^{-7.5597} x^{1.4911}$	Isométrie
U	$y = e^{-3.3175} x^{1.4189}$	Allométrie positive
W	$y = e^{-11.4778} x^{2.8962}$	Isométrie
V	$y = e^{-12.4201} x^{2.8992}$	Isométrie
A	$y = e^{4.1214} x^{1.6966}$	Allométrie négative
P	$y = e^{3.0351} x^{0.9309}$	Isométrie
$l2$	$y = e^{0.537} x^{0.7523}$	Allométrie négative

TAB. 10.18 – Conclusions sur l'allométrie pour *Anodonta cygnea*

Tout comme les autres espèces, l'épaisseur pose problème ; le nuage de la Fig. C.196 en Annexe C.2.3.3 semble très dispersé. Les corrélations et les R^2 semblent indiquer un modèle de mauvaise qualité.

Ici aussi une comparaison peut être faite avec les observations de Arter (1989 [3]) qui a obtenu un coefficient de 2.70. Ceci ne diffère que très peu de nos observations, mais sachant qu'il n'y a que peu d'individus dans la base de données, il n'est pas évident de se fier aux résultats.

10.3.4 Conclusion sur l'analyse morphométrique

L'intérêt de cette analyse était de connaître l'évolution de la forme générale des coquilles au long de la croissance afin de faire une étude la plus complète possible des espèces étudiées. Le modèle classique choisi $Y = a.Xb$ a permis de mettre en évidence les modifications suivantes :

- pour *Unio tumidus* : au fur et à mesure de la croissance, la coquille devient plus élancée, moins bombée, plus épaisse, moins massive, moins volumineuse et moins étendue. La longueur antérieure garde les mêmes proportions, ce qui accentue la dissymétrie. Elle

paraît de plus en plus allongée. De plus, une comparaison avec les résultats d'Arter (1989 [3], Lac Hallwil, Argovie, Suisse) concernant le poids, a permis d'observer un accroissement en poids plus faible ces dernières années. Ceci, associé aux constatations sur les modèles de croissance de von Bertalanffy, permet de suggérer une accélération de la croissance chez l'espèce *Unio tumidus* ;

- pour *Anodonta anatina* : au fur et à mesure de la croissance, la coquille devient de plus en plus élancée. Elle reste proportionnellement bombée, fine, massive et volumineuse, mais moins étendue. Sachant que la longueur antérieure garde les mêmes proportions et que la largeur a une allométrie négative, cela accentue la dissymétrie de la coquille. Elle paraît de plus en plus élancée. Finalement, la pointe au dessus du crochet deviendra moins saillante. Or cette pointe était un moyen de différencier *Anodonta anatina* d'*Anodonta cygnea*, ce qui rendra plus difficile leur distinction chez les coquilles âgées ;
- pour *Anodonta cygnea* : la coquille garde globalement les mêmes proportions (longueur, largeur). Elle reste proportionnellement bombée, fine, massive et volumineuse. Sachant que la longueur antérieure augmente, cela donne une impression d'allongement. Avec l'isométrie de la largeur, elle paraîtra plus étendue qu'*Anodonta anatina*. La pointe au dessus du crochet deviendra moins saillante. Une comparaison avec Arter [3] a aussi été faite. Bien que les résultats soient très semblables, mais reposant seulement sur 15 individus et sur le fait que les coquilles de cette espèce sont très fines, il est bien plus difficile d'observer d'éventuels changements en poids.

10.4 Sous-spéciation ?

Il a été remarqué dans l'espèce *Unio tumidus* qu'il semblait y avoir une sous-spéciation. En effet, une différence importante d'épaisseur de coquille apparaît sur des coquilles ayant la même taille. Une première hypothèse était qu'il s'agissait de deux espèces différentes. Le livre Fauna Helvetica 2 [113] signale deux espèces d'Unios et deux d'Anodontes dans le Lac de Neuchâtel. Mais Pascal Stucki (Aquabug, Saint-Blaise, Suisse) et le Dr. Heinrich Vicentini (Büro für Fisch- und Gewässerökologie, Zurich, Suisse) ont confirmé qu'il n'y avait que trois espèces et non quatre (deux espèces d'Anodontes et une d'Unio) dans la base de données. Alors, d'où vient cette différence ? A leur avis, il s'agit d'une différence de croissance. En effet, il a été observé partout en Europe une augmentation du taux de croissance, et il a été brièvement remarqué aussi lors des calculs du taux de croissance section 9.2.1.1. Par conséquent, des coquilles peuvent avoir la même taille mais ne pas avoir le même âge du fait que les plus jeunes grandissent plus vite. Mais le corollaire est une coquille plus fine car ces dernières s'épaississent avec l'âge.

Afin d'essayer de visualiser cet effet sur les données, une analyse en composantes principales (ACP) est utilisée pour confirmer l'analyse des spécialistes et non d'un effet de sous-spéciation. En effet, les coquilles ayant été récoltées dans la même zone de collecte, il ne peut pas s'agir d'une sous-spéciation, qui intervient plutôt lorsque deux populations sont isolées l'une de l'autre.

10.4.1 Analyse en composantes principales : discrimination des espèces d'Unios

Une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée à l'aide des données morphométriques, c'est-à-dire longueur, largeur, profondeur, épaisseur, longueur antérieure, poids,

volume, aire, périmètre et courbure. Ces différentes mesures sont corrélées entre elles. Pour les décorréler, l'information contenue dans le tableau de données sera concentrée sur deux composantes principales.

Dix variables, donc au maximum dix composantes, peuvent être obtenues. Néanmoins, ne seront retenues que celles qui comportent le plus de variance expliquée. Les résultats de l'ACP sont dans le tableau 10.19. La première composante principale exprime à elle seule une grande partie de la dispersion du nuage de points (Fig. 10.14).

Composante	Valeur propre	Pourcentage variance	Pourcentages cumulés
1	2.9797	88.7870	88.7870
2	0.9129	8.3338	97.1208
3	0.3341	1.1160	98.2368
4	0.2514	0.6320	98.8688
5	0.2256	0.5089	99.3777
6	0.1823	0.3323	99.7100
7	0.1490	0.2220	99.9320
8	0.0719	0.0516	99.9836
9	0.0328	0.0108	99.9944
10	0.0238	0.0056	100.0000

TAB. 10.19 – Résultat de l'ACP pour la discrimination des espèces d'Unios.

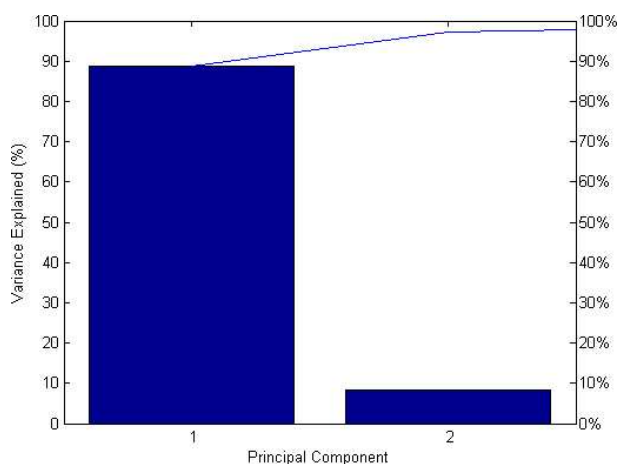


FIG. 10.14 – Variance expliquée par les deux premières composantes de l'ACP.

En regardant désormais la projection du nuage de points sur les deux premières composantes (Fig. 10.15), et en y distinguant trois groupes en fonction de l'âge (âge inférieur à 4 ans en bleu, âge entre 4 et 10 ans en rouge et âge supérieur ou égal à 11 ans en vert), il est constaté que les deux groupes bleu et rouge sont séparés, c'est-à-dire qu'il y a une différence morphométrique significative entre les deux groupes d'âge.

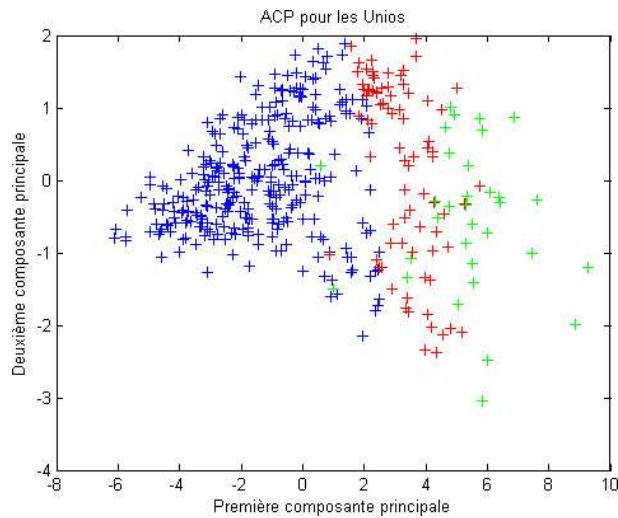


FIG. 10.15 – Analyse en composantes principales pour l'espèce *Unio tumidus* par distinction d'âge.

Finalement le cercle des corrélations montre la corrélation entre les variables initiales et les deux composantes sélectionnées (Fig. 10.16) ; il y est visible que presque toutes les variables sont corrélées positivement avec la première composante. Ceci signifie que dans le nuage de points de la Fig. 10.15, les coquilles les plus massives, les plus étendues et les plus bombées seront dans la partie droite du graphe, ce qui correspond tout à fait aux coquilles les plus âgées (en vert, âge supérieur à 10 ans).

En conclusion, il y a effectivement une différence significative dans la population, mais cette différence semble être principalement due à l'âge.

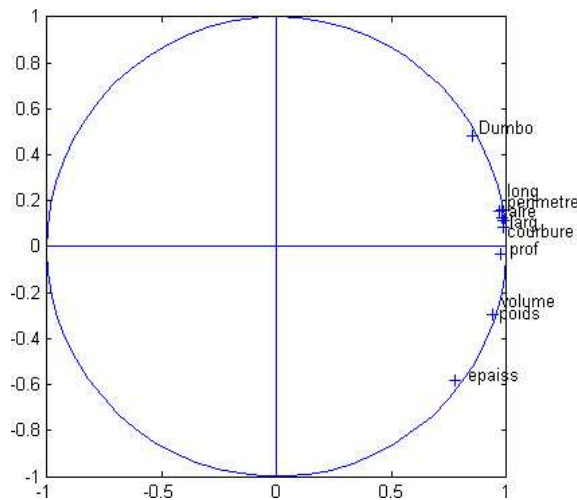


FIG. 10.16 – Cercle des corrélations de l'ACP.

10.4.2 Analyses des contours

Il y a donc effectivement une différence significative à l'intérieur de la population d'*Unio tumidus*, mais comment être sûr que cela n'est pas dû à une différence d'espèce ou de sous-espèce ? Pour confronter une telle hypothèse, une étude de la forme des coquilles en utilisant les contours semble être une méthode pertinente.

10.4.2.1 Analyse et comparaison de la forme de la coquille des unionidés du Lac de Neuchâtel à l'aide des landmarks

La forme des coquilles va être comparée en utilisant la méthode des landmarks. Les données correspondent à huit points repérés sur chacune des coquilles (voir la section 5.3.2 de la partie collecte des données) et l'objectif est de les comparer.

Tout d'abord, il faut transformer les données pour enlever les effets de tailles. Pour cela l'ajustement Procrustes ([11]) a été utilisé. Après avoir rendu les données utilisables (Fig. 10.17), il a été alors possible d'étudier la forme des coquilles en utilisant l'ACP.

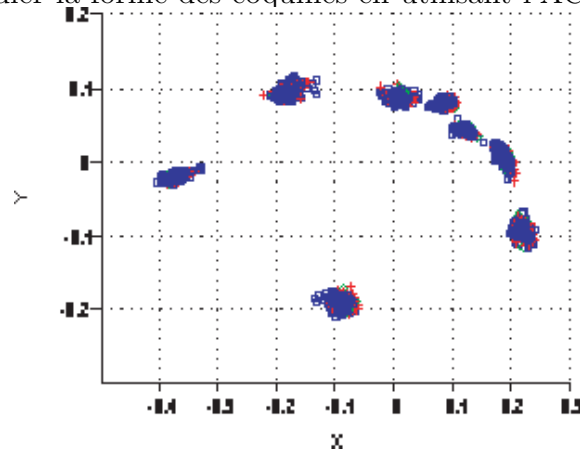


FIG. 10.17 – Graphe des landmarks des *Unio tumidus*.

Comme précédemment, un code de couleur a été utilisé afin de distinguer trois groupes d'âges : en bleu, âge inférieur à 4 ans, en rouge de 4 à 10 ans, et en vert supérieur ou égal à 11 ans. Le logiciel PAST permet de calculer directement les résultats de l'ACP et de faire le graphe du nuage de points en fonction des deux premières composantes (Fig. 10.18), sur lequel il est possible d'ajouter les ellipses de confiance à 95%. Chaque point homologue est repéré par son abscisse X et son ordonnée Y , ce qui fait 16 variables pour l'ACP (Tableau 10.20).

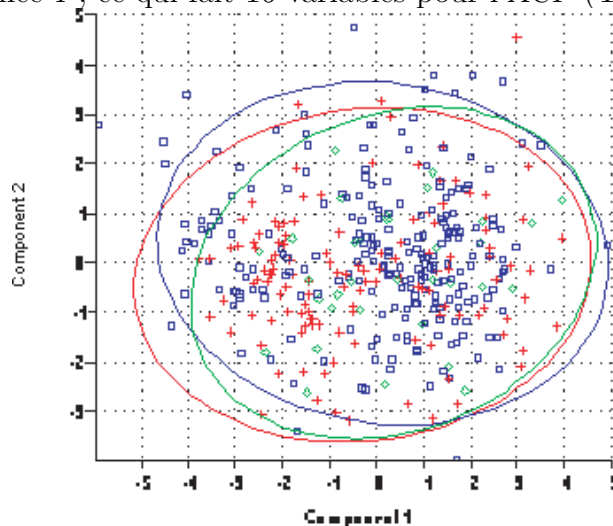


FIG. 10.18 – ACP à partir des points homologues pour *Unio tumidus*.

Le graphique Fig. 10.18 montre que les groupes d'âges n'ont pas de différences significatives car les ellipses de confiance se superposent presque totalement. Ceci signifierait que la forme des

Composante	Valeur propre	% Variance
1	3.74509	34.22
2	1.93358	17.668
3	1.4984	13.691
4	1.03239	9.4332
5	0.79269	7.243
6	0.64506	5.8941
7	0.547326	5.0011
8	0.360251	3.2917
9	0.157755	1.4414
10	0.106917	0.97693
11	0.069566	0.63564
12	0.0459513	0.41987
13	0.00924437	0.084468
14	5.63211E-12	5.1462E-11
15	1.70368E-12	1.5567E-11
16	-2.75511E-12	-2.5174E-11

TAB. 10.20 – Résultats de l’ACP pour la comparaison des formes de la coquille des Unios à l’aide des landmarks.

coquilles est identique quelque soit la classe d’âge. Cependant il est difficile de conclure à partir de cette analyse car, comme il a déjà été remarqué, les points homologues choisis restent de pertinence réduite. En effet, ce sont, selon Bookstein 1991 [11], des points homologues de type 2 et 3 qui ne véhiculent que très peu d’information génétiquement reliée à un morphotype.

10.4.2.2 Analyse et comparaison de la forme de la coquille des unionidés du Lac de Neuchâtel à l’aide de l’analyse harmonique

Afin de pouvoir conclure sur la forme des coquilles, une étude de contour plus complète va être opérée. En effet le logiciel CDFT ([32]) est une alternative aux landmarks dans le cas où il n’y a pas de points homologues génétiquement significatifs.

Après avoir étudié les contours des coquilles à l’aide du logiciel CDFT, les valeurs des 40 harmoniques correspondant à la décomposition en coefficients de Fourier du contour de chaque individu sont obtenues, ainsi que l’aire et le périmètre des coquilles.

10.4.2.2.1 ACP sur les harmoniques

Afin de mesurer d’éventuelles différences de contours entre les *Unio tumidus*, une ACP est effectuée sur ces harmoniques ([32]). Tout d’abord pour éviter un effet de taille, il a fallu standardiser les harmoniques en les divisant par la valeur de la racine carrée de l’aire de chaque coquille. Les résultats de l’ACP sont donnés Fig. 10.19 et Fig. 10.20, dans lesquelles les classes d’âges sont données comme dans l’ACP précédente.

Il est parfaitement visible sur la Fig. 10.19 que les différentes classes d’âges se succèdent de façon continue. Ceci signifie qu’il n’y a bien ici qu’une seule population, ayant la même forme globale, avec quelques légères variations subsistant en fonction de l’âge.

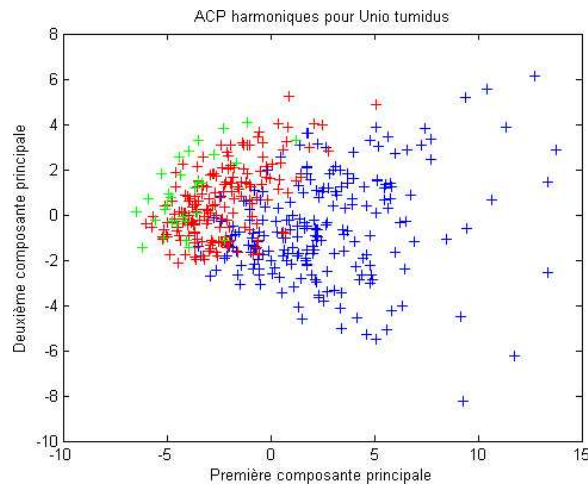
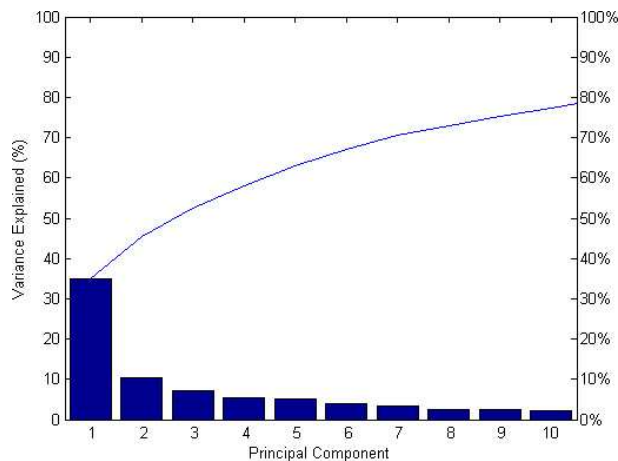
FIG. 10.19 – ACP pour l'analyse des contours d'*Unio tumidus*.

FIG. 10.20 – Variance expliquée par les 10 premières composantes.

10.4.2.2.2 Comparaison des harmoniques de contours

L'idée ici est aussi d'utiliser la régression pour montrer que les contours des valves de tous les Unionidés sont bien identiques. Les coefficients de Fourier d'une valve (droite ou gauche) de chaque individu ont été régressés les uns contre les autres. Avec les différents coefficients de régression obtenus, il est possible d'en déduire un coefficient de régression moyen, ainsi qu'un intervalle de confiance et un coefficient de détermination moyen. Les résultats obtenus sont dans le tableau 10.21

	Nombre d'individus	Moyenne	Ecart-type	Intervalle	R^2 moyen
<i>Unio tumidus</i>	85590	1.0192	0.3527	[0.3138 ; 1.7246]	0.9992

TAB. 10.21 – Comparaison des harmoniques de contours pour *Unio tumidus*

Ces résultats montrent bien qu'il y a égalité entre les descripteurs de Fourier de tous les individus unionidés, en effet un coefficient de régression moyen de 1.0192 a été trouvé avec un intervalle de confiance contenant bien la valeur 1 et un R^2 moyen de 0.9992. Cela signifie que l'hypothèse

que les contours des valves de tous les individus sont bien identiques peut être acceptée, ce qui tend à suggérer une même forme globale.

10.4.3 Conclusion sur la sous-spéciation

Désormais la preuve que les formes globales des coquilles sont les mêmes a été apportée, les seules variations étant dues à l'âge. Il s'agit bien d'une seule espèce et il n'y a pas lieu de croire qu'il y a une sous-espèce. La seule hypothèse restante pour expliquer la différence observée reste la différence de vitesse de croissance. Celle-ci est confirmée par le fait que des classes d'âges peuvent être distinguées dans les ACP. De plus, dans les résultats des courbes de croissance de von Bertalanffy, une augmentation de la croissance ces dernières années est visible. Tout ceci ajouté à la comparaison avec les résultats de Arter [3] qui montre aussi que les coquilles deviennent moins massives, prouve de manière formelle l'accélération de la croissance.

10.5 Discrimination des espèces *Anodonta anatina* et *Anodonta cygnea*

10.5.1 Analyse en composantes principales des données morphométriques des Anodontes

Une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée sur les espèces d'Anodontes à l'aide des mêmes données morphométriques que pour *Unio tumidus* en y ajoutant la mesure appelée 2^{ième} largeur. Un total de 10 variables est donc obtenu. Ces variables étant corrélées, l'ACP va fournir 10 nouvelles variables (les composantes principales), non corrélées. Les premières fournissant le plus d'information (Fig. 10.23), ce sont celles-là qui seront utilisées.

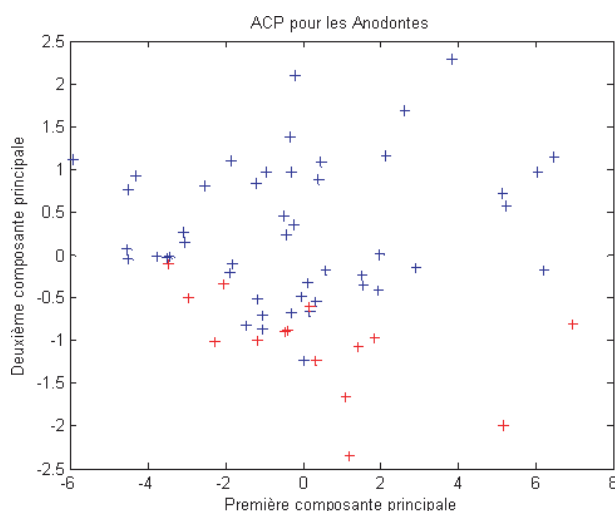


FIG. 10.21 – Nuage de points en fonction des composantes 1 et 2, les *Anodonta anatina* sont en bleu et les *Anodonta cygnea* en rouge.

Sur la Fig. 10.21 il est visible qu'il y a une différence entre les deux groupes. Le nombre d'individus de chaque espèce étant faible, il est difficile d'obtenir un résultat plus net.

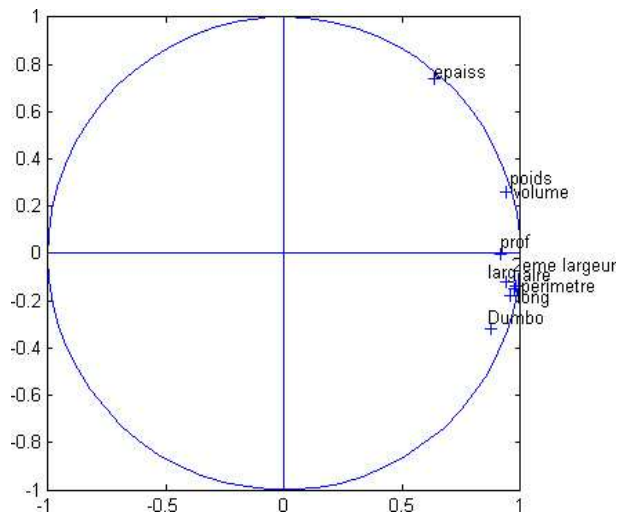


FIG. 10.22 – Cercle des corrélations des différentes variables morphométriques avec les deux premières composantes principales.

Sur le cercle des corrélations (Fig. 10.22), la deuxième composante, celle qui sépare les groupes, est portée par l'information de l'épaisseur. Ceci est assez évident car les *Anodonta anatina* ont une coquille qui s'épaissit en allant vers le bord antérieur. En revanche, ce qui est surprenant c'est que les marges supérieures (ce qui correspond à la mesure 2^{ème} largeur) ne semblent pas être significatives. Cela doit être dû à la faible quantité d'*Anodonta cygnea* collectées. La variance expliquée par les axes est donnée en Fig. 10.23.

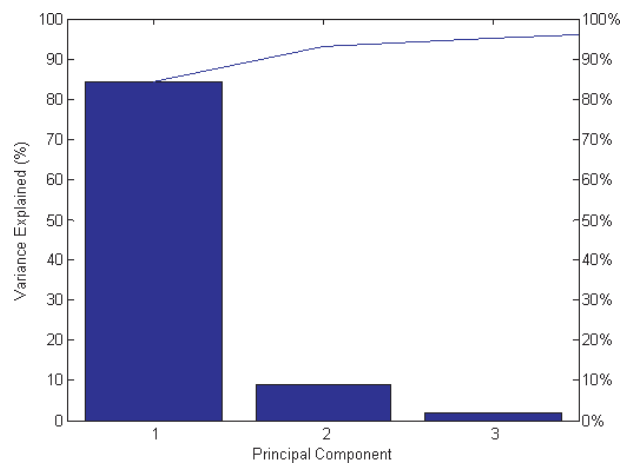


FIG. 10.23 – Pourcentage de variance expliquée par les composantes principales.

10.5.2 Analyse et comparaison de la forme de la coquille des Anodontes à l'aide de l'analyse harmonique

Après avoir étudié les contours des coquilles d'Anodontes à l'aide du logiciel CDFT, les valeurs des 20 harmoniques correspondant à la décomposition en coefficients de Fourier du contour de chaque individu sont obtenus, ainsi que l'aire et le périmètre des coquilles.

Afin de visualiser les différences de contours entre les *Anodonta anatina* et les *Anodonta cygnea*, une ACP sur ces harmoniques ([32], [119], [120]) est effectuée. Tout d'abord, pour éviter un effet de taille, il a fallu réduire les harmoniques en les divisant par la valeur de la racine carrée de l'aire de chaque coquille. Les résultats de l'ACP sont donnés Fig. 10.24 et Fig. 10.25, dans lesquelles les *Anodonta anatina* figurent en bleu et les *Anodonta cygnea* en rouge.

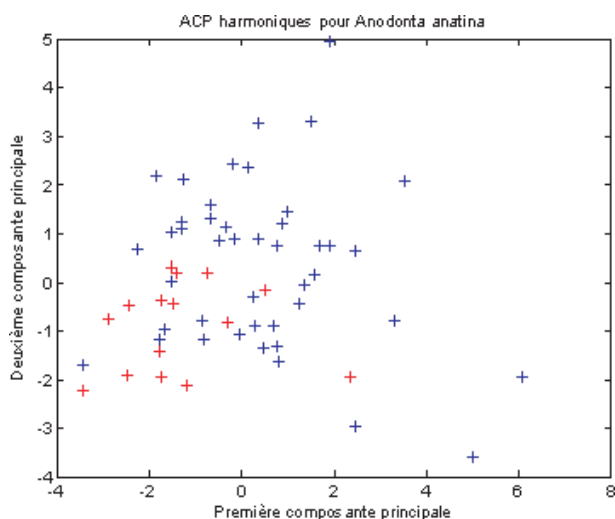


FIG. 10.24 – ACP pour l'analyse des contours d'*Unio tumidus*.

Sur la Fig. 10.24 les contours séparent très mal les deux groupes, ce qui semble logique car les deux espèces ont une forme globale similaire pour un oeil non averti. Il est déjà très difficile pour un spécialiste de différencier les espèces sans regarder les stries de croissance. De plus, il n'y a que très peu d'*Anodonta cygnea* dans la base de données, ce qui fausse les résultats. La quantité de variance expliquée par les axes est donnée en Fig. 10.25.

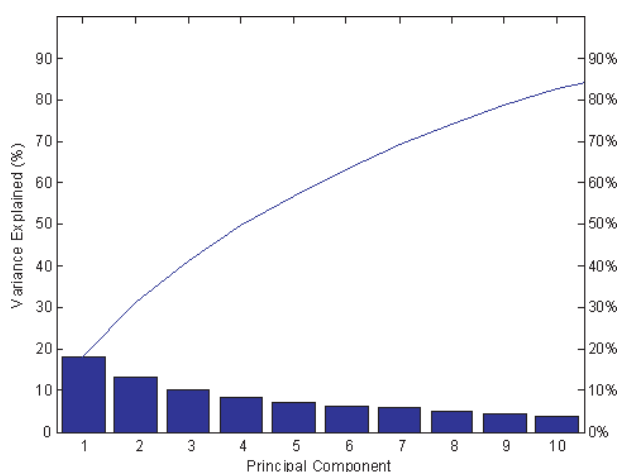


FIG. 10.25 – Variances expliquées par les 10 premières composantes.

10.5.3 Conclusion sur la discrimination des espèces d'Anodontes

Les espèces d'Anodontes, *Anodonta anatina* et *Anodonta cygnea*, étudiées ici sont très semblables et difficiles à distinguer visuellement. Il semblerait d'après l'ACP que l'épaisseur de la coquille soit une possibilité de distinction entre les deux espèces. Cependant, il faudrait avoir des individus morts pour les comparer. L'analyse des contours a prouvé que ces espèces sont très difficilement distinguables à l'oeil nu. Mais la forme des stries de croissance est une aide, les stries d'*Anodonta anatina* sont arrondies alors que celles d'*Anodonta cygnea* ont une zone parallèle au bord ventral. De plus, pour les individus jeunes, la pointe saillante au dessus du crochet permet de distinguer les deux espèces : elle est plus prononcée chez *Anodonta anatina*. Mais les analyses morphométriques ont montré que ce n'est plus un critère fiable pour les individus âgés.

Chapitre 11

Données topographiques des coquilles d'Unionidés

11.1 Comment extraire au mieux l'information topographique ?

Durant la biominéralisation de leur coquille, les mollusques bivalves d'eau douce enregistrent aussi les variations environnementales à des échelles différentes comme les mollusques marins. Cependant l'environnement d'eau douce ne fournit pas les mêmes conditions que l'océan et il est souvent difficile de relier les incréments de croissance de la coquille avec des conditions environnementales périodiques ou régulières. Dans ce cas, il semble que la meilleure méthode pour la déconvolution des signaux environnementaux (pour rendre l'image utilisable), soit l'analyse multiscale, c'est-à-dire l'analyse en ondelette (Fig. 11.1, [27], [39], [108], [109], [110], [121]).

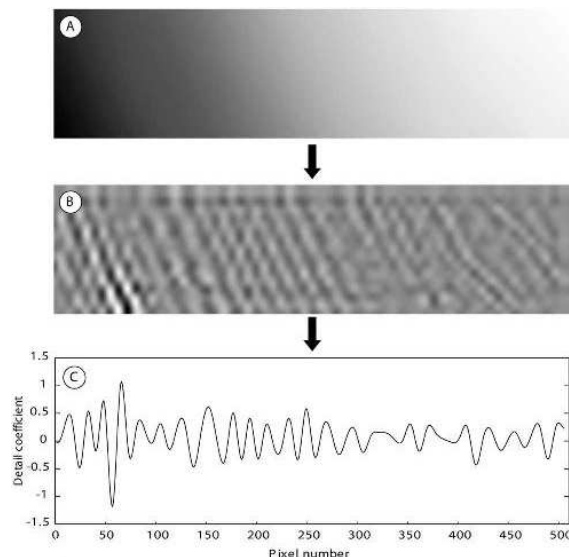


FIG. 11.1 – (A) Image en niveau de gris de la surface de la coquille. (B) Reconstruction de niveau 4 à partir de l'analyse multiscale (à l'aide d'ondelettes) : l'image a été étudiée à sept niveaux de résolution différents, chacun d'entre eux étant caractérisé par des coefficients de détail et d'approximation. (C) A partir de l'image filtrée, une ligne de niveaux de gris peut être échantillonnée pour montrer la variation de coefficients de détail au niveau 4.

11.2 Prismes de croissance

A l'aide du microscope électronique à balayage, il est possible de visualiser l'organisation interne de la coquille (voir précédemment). En particulier, il est possible de visualiser la couche lamellaire et la couche prismatique et de mesurer la taille de chacun des prismes (Fig. 11.2).

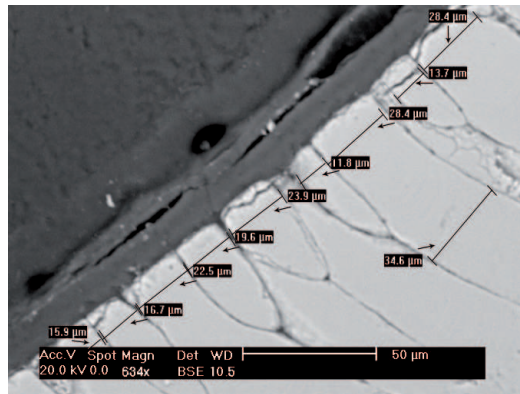


FIG. 11.2 – Mesure des prismes à l'aide du microscope électronique à balayage.

Sur la Fig. 11.2, il y a deux possibilités pour mesurer la taille des prismes, au niveau externe ou au niveau interne. Certains prismes semblent se séparer deux par deux et il est parfois difficile de savoir lesquels mesurer. D'après Checa (2000 [20]) et Checa et Rodriguez-Navarro (2001 [21]), durant leur croissance, les prismes s'étendent latéralement et de haut en bas, ce qui crée une compétition entre les prismes (Fig. 11.3). Les prismes grandissant plus vite prendront la place des plus petits. Cela crée les subdivisions visibles sur la Fig. 11.2. La partie la plus ancienne des prismes est donc celle située sur le dessus, et leur taille est acquise très tôt durant la formation. Pour pouvoir relier cette mesure à l'étude de la surface externe, il a été choisi de mesurer la taille des prismes sur leur face externe, ce qui a permis d'obtenir une courbe de croissance des prismes (Fig. 11.4). Seules quelques coquilles ont pu être mesurées de cette manière, étant donné le temps nécessaire à un tel travail. Pour la même raison, il n'a pas été possible de mesurer les prismes sur toute la surface des coquilles, mais il a été possible de remonter sur quelques années de croissance (entre 954 et 1343 prismes).

11.2.1 Taille moyenne des prismes

A première vue, la taille des prismes semble varier autour de sa moyenne tout au long de la croissance (Fig. 11.4). Les résultats de statistiques descriptives pour la mesure des prismes se trouvent dans le tableau 11.1.

Individu	Moyenne	Variance	Minimum	Maximum	Individu	Moyenne	Variance	Minimum	Maximum
227D	18.6058	7.4555	3.64	50.10	361D	19.4925	6.7179	3.81	57.30
261D	24.6144	9.6084	5.75	79.50	416D	16.9999	6.4256	3.65	41.40
261G	25.1358	9.8888	4.51	87.10	418D	20.5754	8.2228	4.16	67.00
314D	19.0268	7.0980	4.08	56.40	418G	20.4860	6.9268	5.37	60.10
344D	16.0921	5.6422	3.70	36.20	492D	16.0405	5.8264	3.59	37.50
344G	13.9341	5.1659	2.66	36.10	492G	16.1551	5.9088	3.08	44.00

TAB. 11.1 – Mesures de tendances centrales et de dispersion des prismes de croissance.

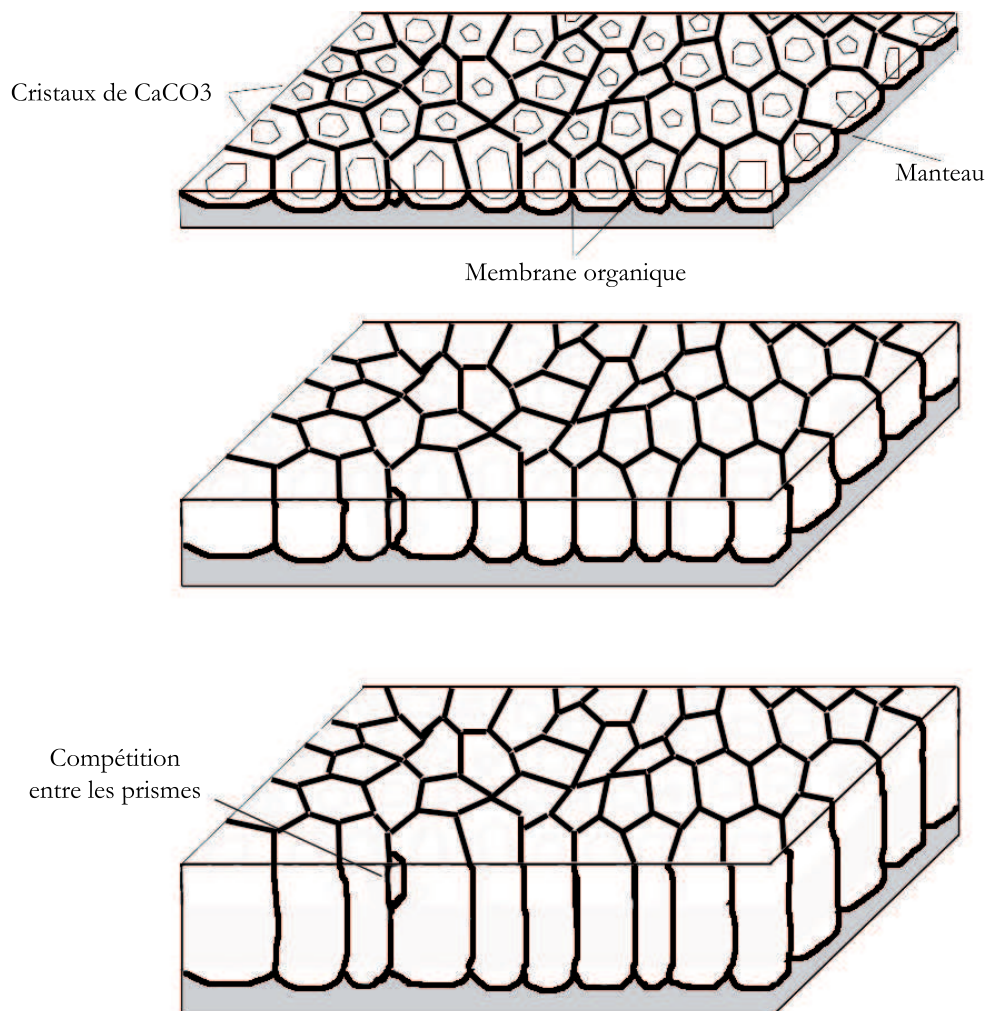


FIG. 11.3 – Schéma montrant la compétition entre les prismes durant la croissance, comme expliqué par Checa (2000 [20]) et Checa et Rodriguez-Navarro (2001 [21]).

Il y a une différence de $10\mu m$ entre les moyennes, mais les variances ont un même ordre de grandeur. En effet si l'on regarde les boxplots de la Fig. 11.5, les moyennes et variances des tailles de prismes sur les coquilles étudiées semblent varier de la même manière. Même si certains maxima sont deux ou trois fois plus importants que les autres, ils représentent des outliers.

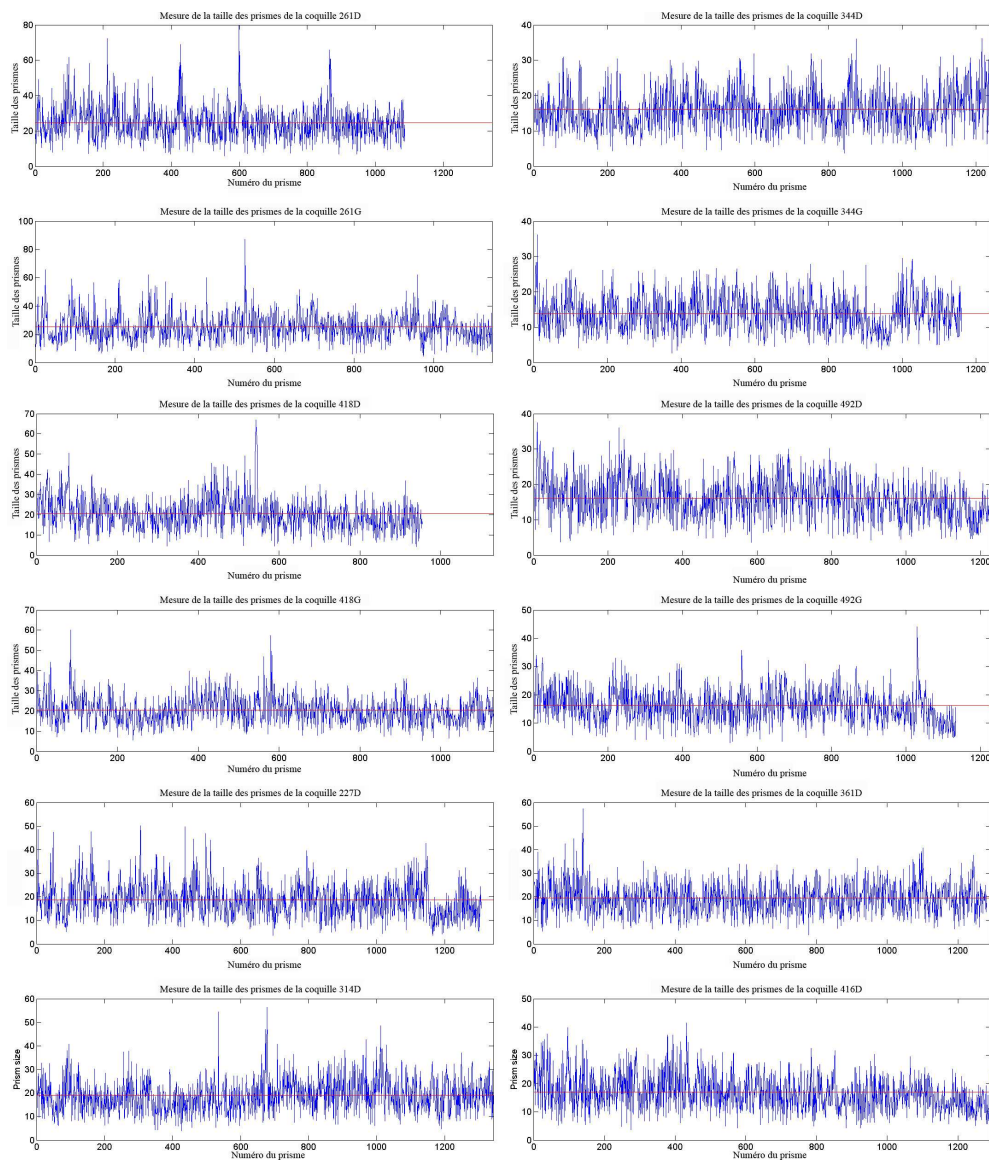


FIG. 11.4 – Courbes obtenues après mesure des prismes. La ligne rouge représente la valeur moyenne.

Cette constance dans la taille des prismes tout au long de la croissance est aussi montrée par la Fig. 11.6 où l'on voit qu'il n'y a aucune relation entre la taille des prismes, l'âge et la longueur de la coquille. Un coefficient de corrélation de 0.56 entre la taille des prismes et la longueur de la coquille appuie aussi cette conclusion.

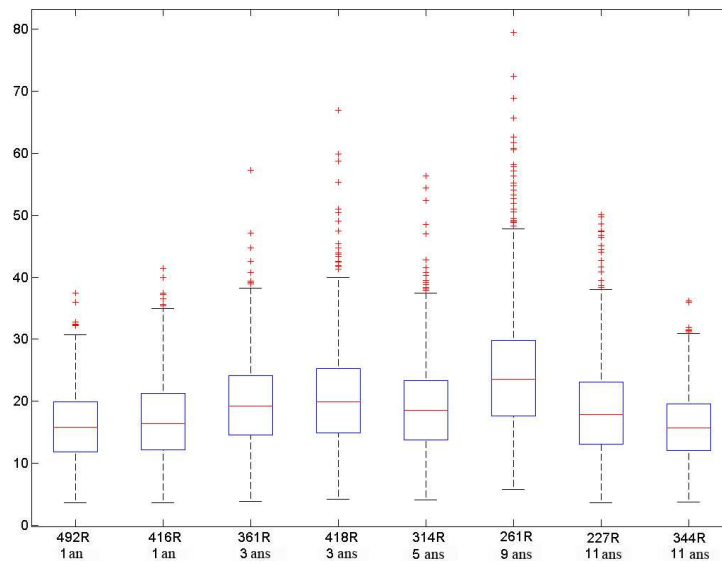


FIG. 11.5 – Boxplots représentant la distribution des tailles de prismes pour les coquilles étudiées.

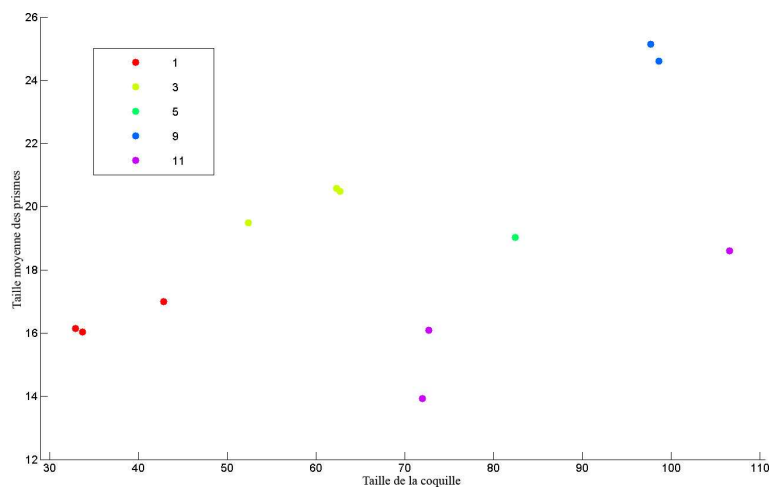


FIG. 11.6 – Graphe de la taille moyenne des prismes contre la longueur de la coquille, en fonction de l'âge (en couleur).

11.2.2 Cyclicités au sein des prismes ? Ou bruit blanc ?

Une première idée pour l'étude de ces signaux (Fig. 11.4) serait d'essayer d'en extraire des cycles, que la coquille aurait enregistrés au long de la croissance, comme elle peut le faire sur sa surface avec les arrêts de croissance. Cependant, à la vue des signaux, par exemple celui de la coquille 227D, les valeurs semblent rester autour d'une valeur moyenne, et ne pas avoir de tendance particulière. Une des conséquences du fait que ces prismes sont formés aléatoirement serait que le nombre de prismes formé par jour est variable. De plus, d'après le Prof. Elena Dunca (discussion informelle lors de la *1rst International Conference of Sclerochronology*) les prismes seraient formés de manière totalement aléatoire, et n'aurait pas de lien avec ce qu'il se passe sur la surface de la coquille. Le nombre de prismes par jour ne serait pas fixe, mais lié au hasard. Les prismes grandissant verticalement de haut en bas ([35]), ils ne sont pas formés simultanément avec la surface. D'ailleurs, il est noté dans l'ouvrage de Rhoads et Lutz (1980

[84]) que les prismes des coquilles sont en général verticaux, afin d'accroître la protection de la coquille et de réduire la dissolution en cas d'attaque de la surface. Des noyaux prismatiques sont emprisonnés au sein de la matière organique, et ceux-ci continuent de grandir bien après leur formation. Ceci signifie que les lignes de croissance visibles sur la surface n'ont pas de lien avec les prismes à l'intérieur de la coquille. Le fait d'observer des prismes de taille différente, et des prismes qui semblent s'être coupés en deux, serait dû à la compétition entre prismes lors de leur croissance pour occuper la place qui leur est disponible ([20], [21], [22] et [84]). Si les prismes de croissance ne reflètent pas les arrêts de croissance, en revanche, ces arrêts sont visibles au sein de la couche lamellaire ([87]) comme sur la Fig. 9.7, mais sont assez difficiles à distinguer.

Le fait que la formation des prismes soit aléatoire amène donc à conclure qu'il n'y a pas de cyclicité dans leur taille et donc que les signaux obtenus doivent être des bruits blancs. Si ce n'est pas le cas alors cela signifie qu'il y a de la cyclicité dans les prismes et donc que leur formation n'est pas aléatoire. Grâce à l'aide du Professeur Vandergheynst et au test implémenté sur Matlab® du Professeur Vesin de l'EPFL de Lausanne, Suisse, chacun des signaux a été testé pour vérifier s'il s'agit d'un bruit blanc ou non. L'autocorrélation dans un bruit blanc étant nulle, si la forme de la fonction d'autocorrélation des signaux a la forme d'une fonction Dirac alors ce sera une première indication. De plus, si le test du Professeur Vesin donne un résultat inférieur à 0.05 alors la conclusion est que le signal constitue un bruit blanc. Si la conclusion est que les signaux sont bien des bruits blancs, alors cela signifiera que la taille des prismes est une variable aléatoire, et à la vue de la forme des signaux, varie autour de sa moyenne. Il faudra ensuite trouver la loi de distribution suivie par cette variable aléatoire.

11.2.2.1 Test du bruit blanc

Les résultats du test du bruit blanc sont donnés dans le tableau 11.2, et les graphes des fonctions d'autocorrélation en Fig. 11.7.

Résultats du test					
Coquille	Résultat	Conclusion	Coquille	Résultat	Conclusion
227D	0.0597	Non Bruit Blanc	361D	0.0187	Bruit Blanc
261D	0.0221	Bruit Blanc	416D	0.1479	Non Bruit Blanc
261G	0.0271	Bruit Blanc	418D	0.1238	Non Bruit Blanc
314D	0.0522	Non Bruit Blanc	418G	0.0531	Non Bruit Blanc
344D	0.0371	Bruit Blanc	492D	0.0669	Non Bruit Blanc
344G	0.0293	Bruit Blanc	492G	0.0371	Bruit Blanc

TAB. 11.2 – Résultat du test du bruit blanc sur la cyclicité des prismes de croissance.

Les résultats du test donnent certains signaux comme n'étant pas des bruits blancs ; cependant les valeurs obtenues sont assez proches de 0.05 et, de plus, les fonctions d'autocorrélation ont toute la forme d'un Dirac. Par exemple pour la coquille 492, la valve droite obtient un test négatif alors que la valve gauche obtient un test positif. La conclusion à la vue des fonctions de corrélation sera bien un bruit blanc. Pour la coquille 418, la valve droite semble avoir une cyclicité dans la fonction d'autocorrélation et le test donne 0.1238. Il semblerait qu'il y ait un effet, mais 0.1238 n'est pas si loin de 0.05 et les résultats de la valve gauche donnent bien un bruit blanc autant au niveau de l'autocorrélation que du test. Il en est déduit alors qu'ici aussi, il s'agit d'un bruit blanc.

En conclusion, les signaux des huit coquilles étudiées sont bien des bruits blancs. Ceci signifie que la taille des prismes est une variable aléatoire. Etant prouvé dans de nombreux articles que les lignes visibles sur la surface correspondent à des cycles précis, la conclusion est que la taille des prismes n'est pas du tout lié à la construction de la surface de la coquille. La répartition de leur taille reste donc un processus aléatoire sans lien apparent avec les incréments.

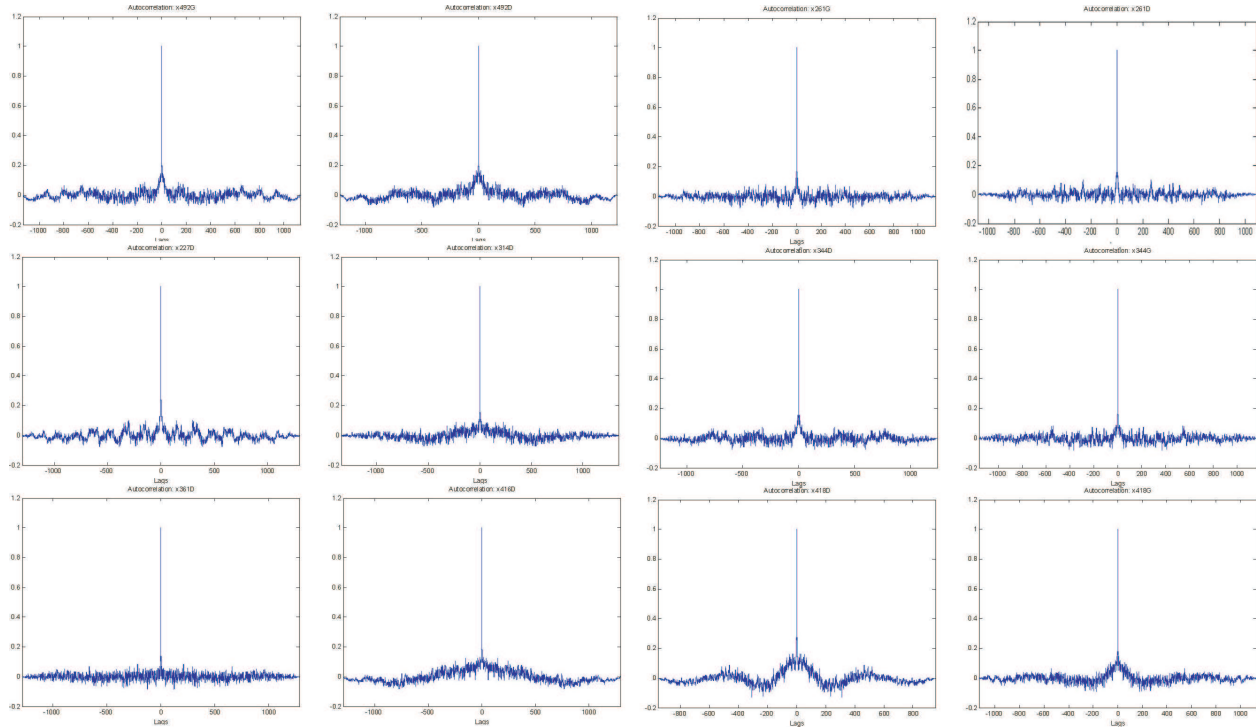


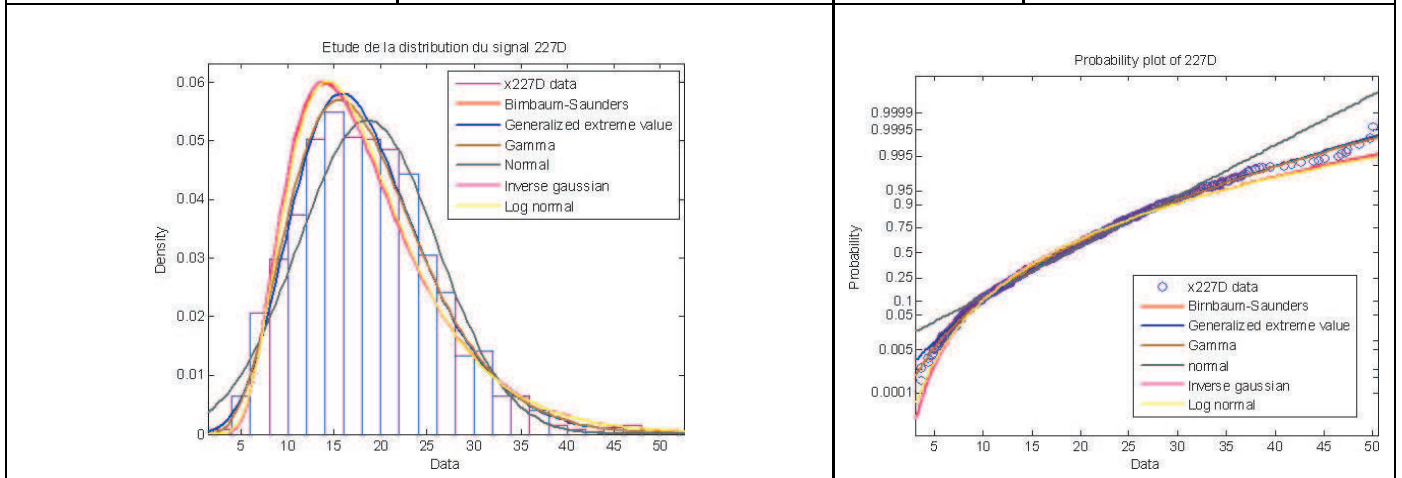
FIG. 11.7 – Fonctions d'autocorrélation des signaux étudiés.

11.2.2.2 Loi de distribution des prismes

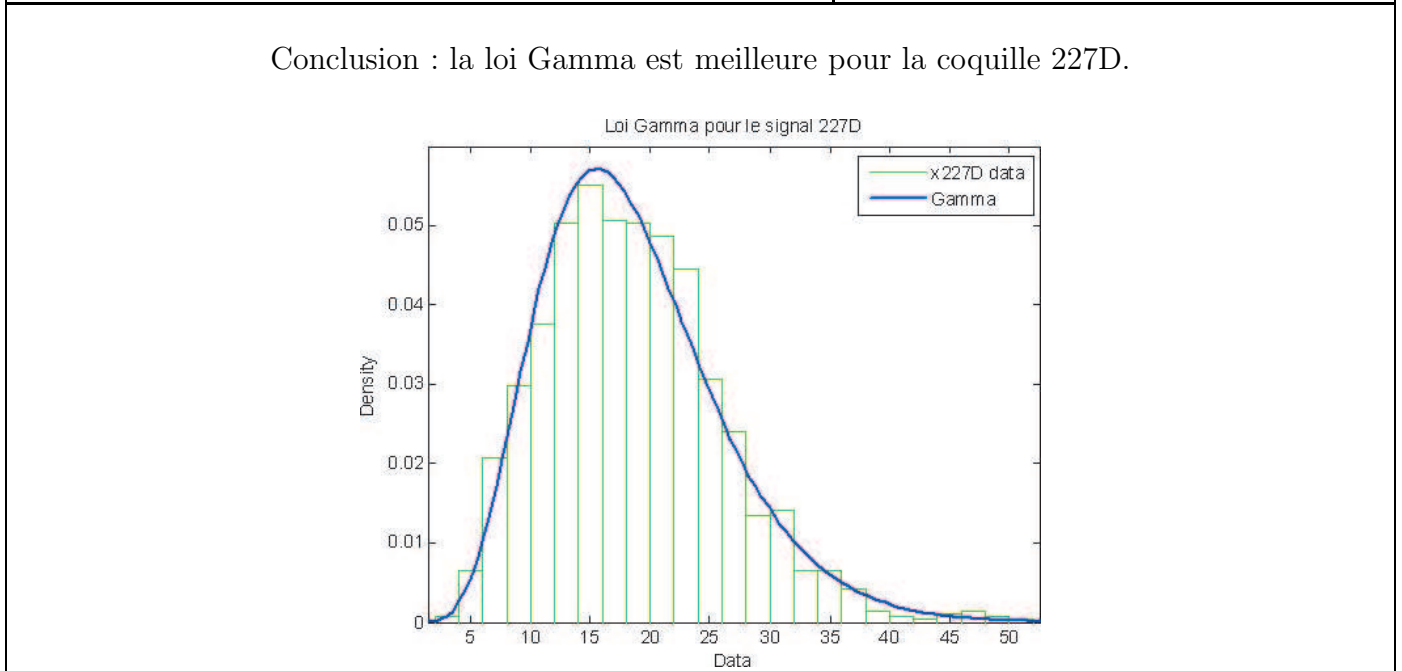
Maintenant qu'il est vérifié que les prismes suivent une loi aléatoire, il va falloir trouver quelle est celle qui semble la plus appropriée pour décrire leur distribution. Afin de pouvoir tester quelle loi peut convenir le mieux, un ajustement des histogrammes de densité des tailles de prismes est effectué pour chacune des coquilles étudiées. Pour cela certaines lois de probabilités sont choisies, pouvant a priori convenir, et des test du χ^2 ont été appliqués afin de vérifier si l'histogramme suit bien cette loi. La *toolbox* "dfittool" de Matlab[®] permet d'estimer les paramètres de différentes lois testées et de vérifier graphiquement l'ajustement. De plus, elle permet de faire les "*probability plot*" pour chaque loi, et donc de vérifier l'ajustement de façon plus précise qu'avec l'histogramme. Les lois choisies sont les lois de Birnbaum-Saunders, Gamma, *Generalized Extreme Value*, *Inverse Gaussian*, Lognormale et Normale. Si la loi Normale s'avère être la plus appropriée, cela signifiera qu'il s'agit de bruits blancs gaussiens.

Pour la plupart des signaux, c'est la loi Gamma qui donne les meilleurs résultats, sauf dans le cas de la coquille 492D où c'est une loi Normale (Table 11.3 à 11.14). Le fait de trouver une loi Gamma peut sembler inattendu, une loi Normale ayant été plus conforme à la vue de la forme des signaux. Cependant le fait d'avoir exclusivement des valeurs strictement positives explique pourquoi il n'est pas possible de trouver une loi Normale. Mais la loi Gamma tendant vers une loi Normale, il semble finalement tout à fait logique d'obtenir ce type de résultat.

Loi	Paramètres estimés	p-value	Résultat du test
Birnbaum-Saunders	17.0019 et 0.433462	pas de test	Visuel
Generalized extreme value	-0.071652 ; 6.34189 et 15.3619	0.1511	Positif
Gamma	6.10888 et 3.0457	0.1170	Positif
Inverse Gaussian	18.6058 et 94.5827	pas de test	Visuel
Lognormal	2.8394 et 0.423517	1.1060e-008	Négatif
Normale	18.6058 et 7.4555	7.9830e-009	Négatif

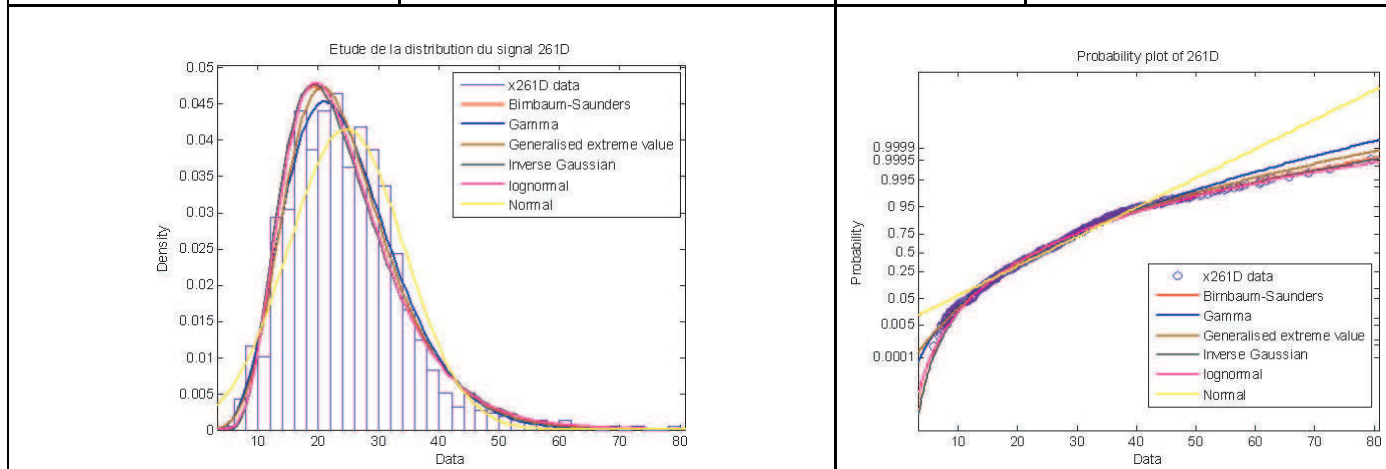


Conclusion : la loi Gamma est meilleure pour la coquille 227D.

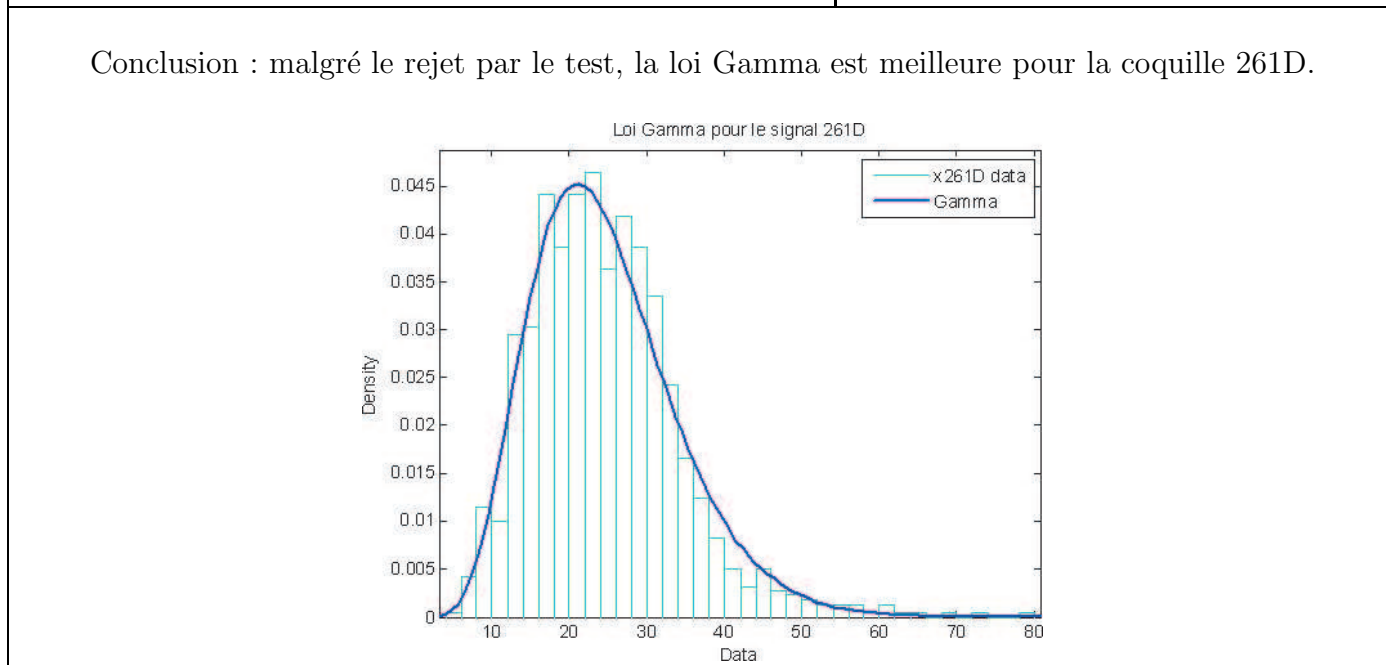


TAB. 11.3 – Etude de la loi des prismes de la coquille 227D.

Loi	Paramètres estimés	p-value	Résultat du test
Birnbaum-Saunders	22.7712 et 0.401913	pas de test	Visuel
Generalized extreme value	-0.0305421 ; 7.78191 et 20.381	0.0047	Négatif
Gamma	6.86236 et 3.58688	0.0034	Négatif
Inverse Gaussian	24.6144 et 146.464	pas de test	Visuel
Lognormal	3.12871 et 0.393497	1.3156e-004	Négatif
Normale	24.6144 et 9.6084	4.2388e-010	Négatif

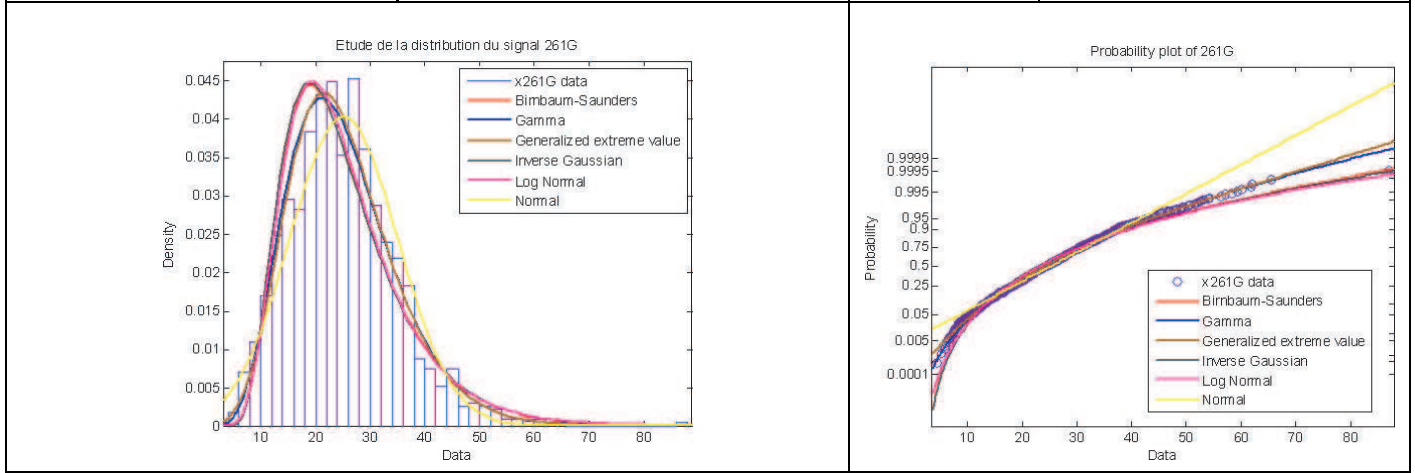


Conclusion : malgré le rejet par le test, la loi Gamma est meilleure pour la coquille 261D.

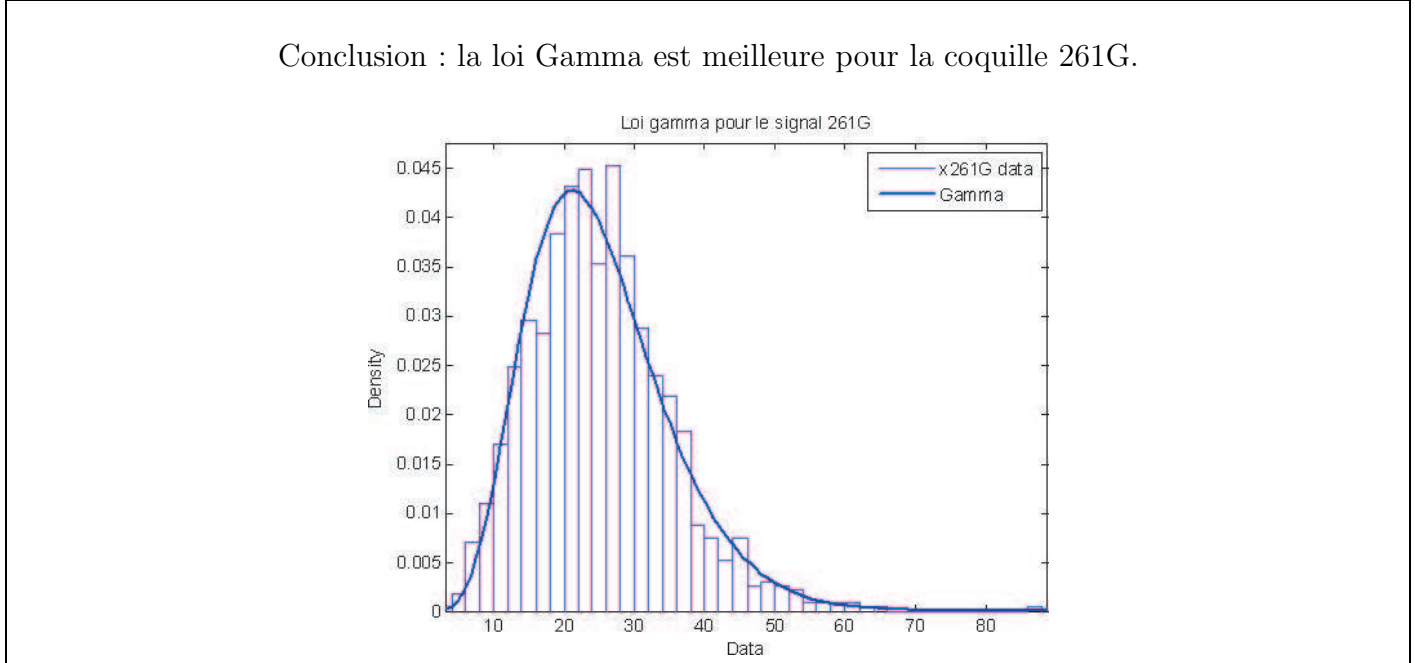


TAB. 11.4 – Etude de la loi des prismes de la coquille 261D.

Loi	Paramètres estimés	p-value	Résultat du test
Birnbaum-Saunders	23.0067 et 0.429155	pas de test	Visuel
Generalized extreme value	-0.0729011 ; 8.47657 et 20.8518	0.1371	Positif
Gamma	6.30996 et 3.9835	0.0645	Positif
Inverse Gaussian	25.1358 et 130.471	pas de test	Visuel
Lognormal	3.14296 et 0.418411	Impossible	Visuel
Normale	25.1358 et 9.88879	9.2581e-006	Négatif

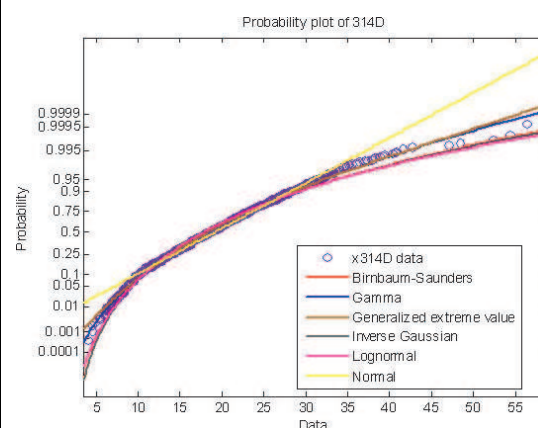
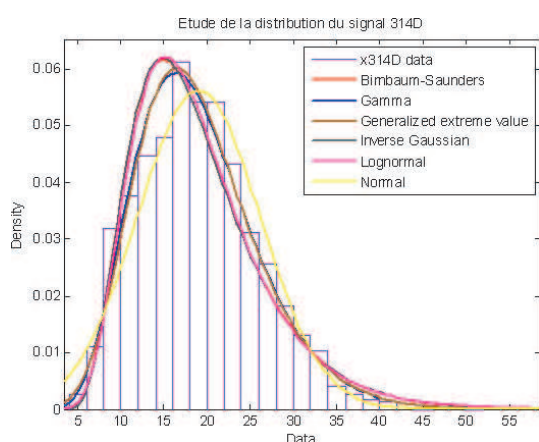


Conclusion : la loi Gamma est meilleure pour la coquille 261G.

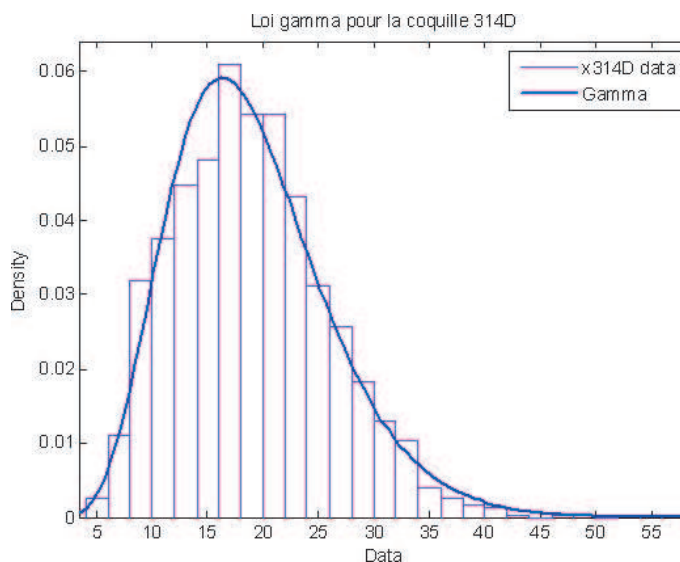


TAB. 11.5 – Etude de la loi des prismes de la coquille 261G.

Loi	Paramètres estimés	p-value	Résultat du test
Birnbaum-Saunders	17.6155 et 0.399648	pas de test	Visuel
Generalized extreme value	-0.0809473 ; 6.12917 et 15.9549	0.1521	Positif
Gamma	7.06 et 2.69501	0.1647	Positif
Inverse Gaussian	19.0268 et 114.553	pas de test	Visuel
Lognormal	2.87336 et 0.391846	3.9583e-008	Négatif
Normale	19.0268 et 7.09798	3.9127e-005	Négatif

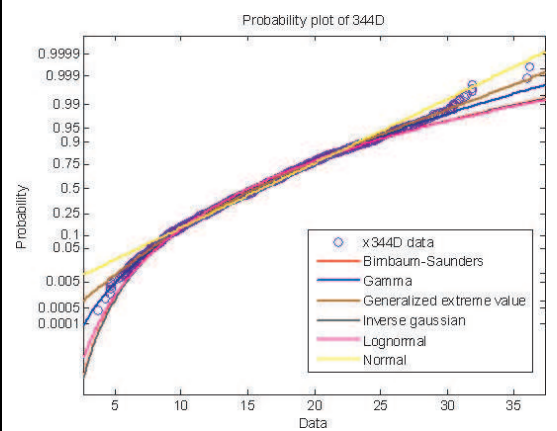
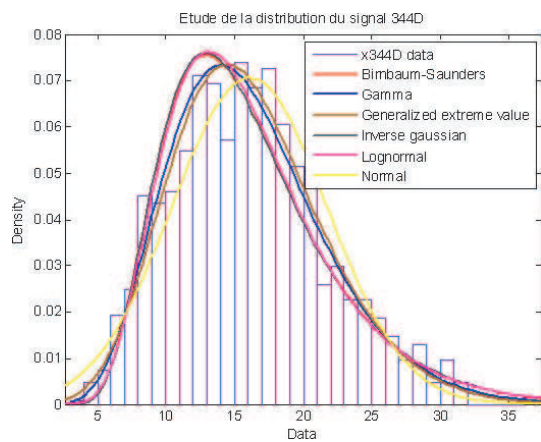


Conclusion : la loi Gamma est meilleure pour la coquille 314D.

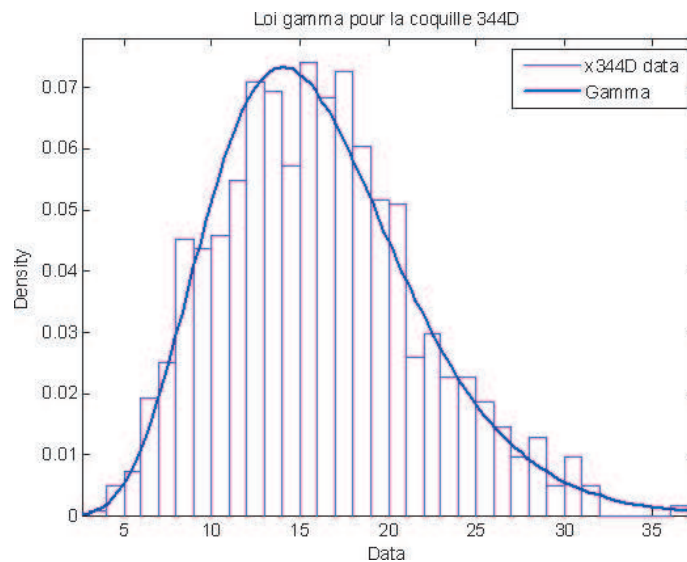


TAB. 11.6 – Etude de la loi des prismes de la coquille 314D.

Loi	Paramètres estimés	p-value	Résultat du test
Birnbaum-Saunders	15.0135 et 0.378501	pas de test	Visuel
Generalized extreme value	-0.132261 ; 5.04885 et 13.7483	0.2094	Positif
Gamma	7.82939 et 2.05534	0.1276	Positif
Inverse Gaussian	16.0921 et 108.441	pas de test	Visuel
Lognormal	2.71311 et 0.371962	1.2480e-006	Négatif
Normale	16.0921 et 5.64221	1.5293e-009	Négatif

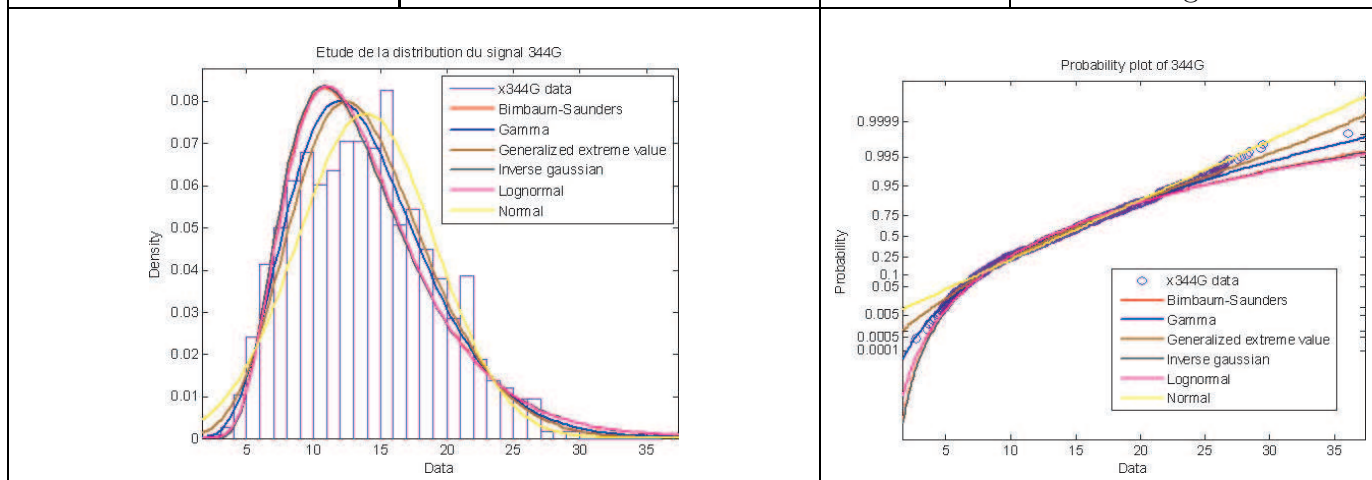


Conclusion : la loi Gamma est meilleure pour la coquille 344D.

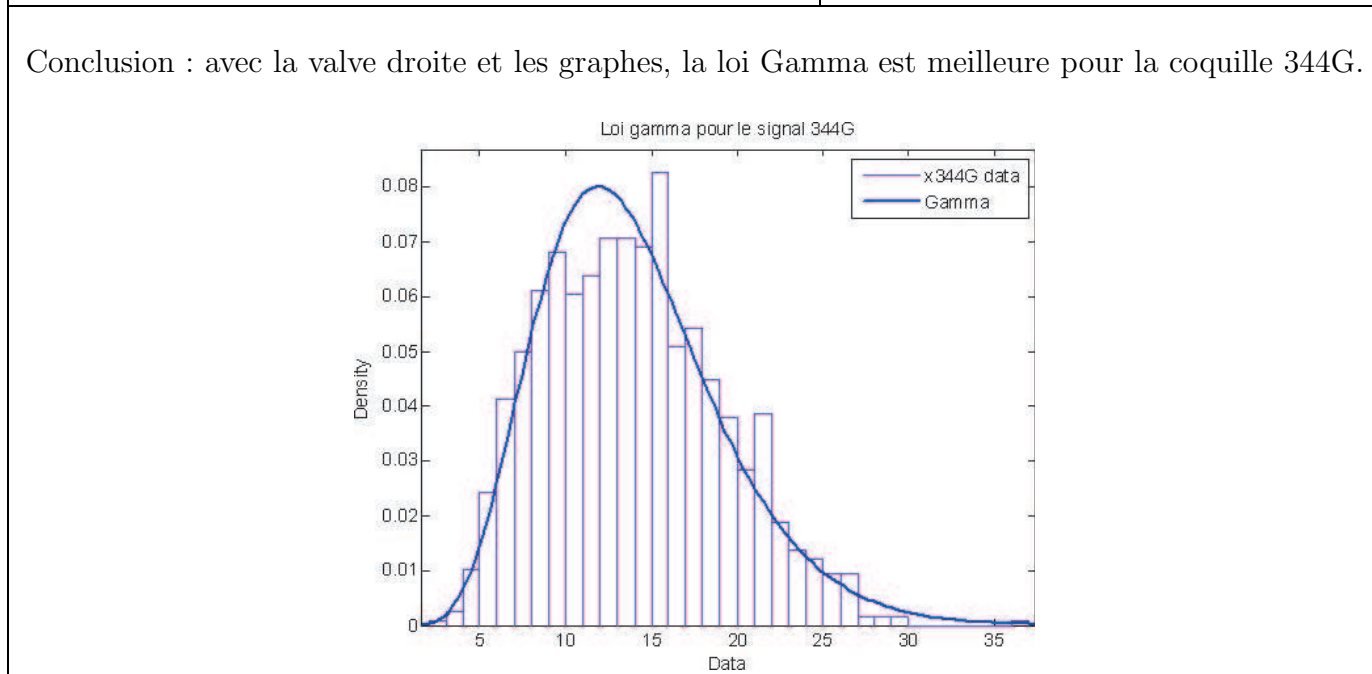


TAB. 11.7 – Etude de la loi des prismes de la coquille 344D.

Loi	Paramètres estimés	p-value	Résultat du test
Birnbaum-Saunders	12.8674 et 0.406441	pas de test	Visuel
Generalized extreme value	-0.135282 ; 4.64346 et 11.784	0.0232	Négatif
Gamma	6.88936 et 2.02256	0.0027	Négatif
Inverse Gaussian	13.9341 et 81.0047	pas de test	Visuel
Lognormal	2.56001 et 0.39888	7.6685e-010	Négatif
Normale	13.9341 et 5.16593	1.1929e-007	Négatif

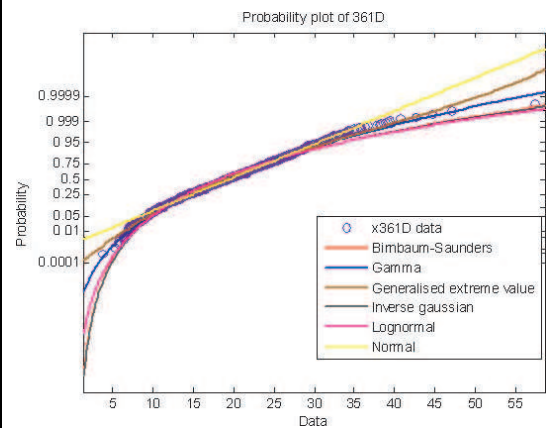
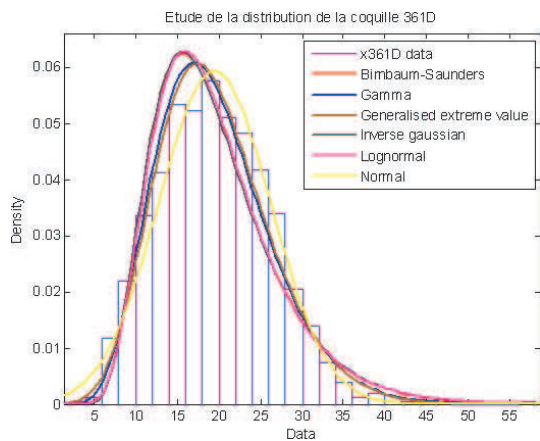


Conclusion : avec la valve droite et les graphes, la loi Gamma est meilleure pour la coquille 344G.

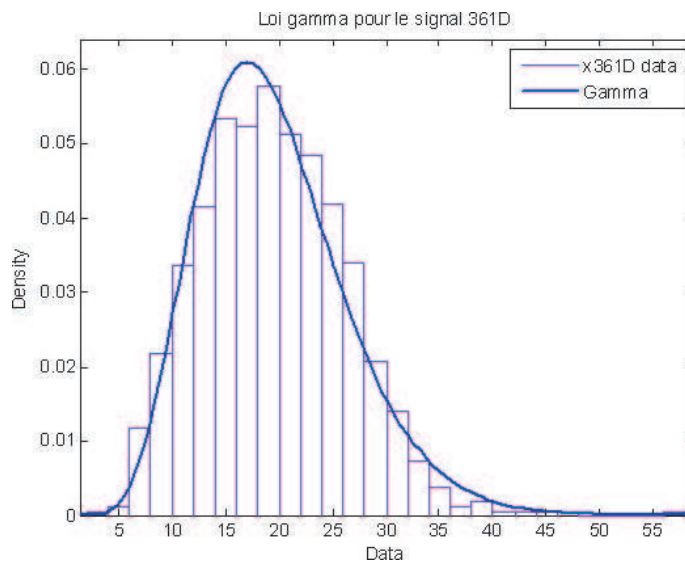


TAB. 11.8 – Etude de la loi des prismes de la coquille 344G.

Loi	Paramètres estimés	p-value	Résultat du test
Birnbaum-Saunders	18.1888 et 0.377956	pas de test	Visuel
Generalized extreme value	-0.120065 ; 6.10112 et 16.6461	0.0567	Positif
Gamma	7.94661 et 2.45293	0.0039	Négatif
Inverse Gaussian	19.4925 et 131.749	pas de test	Visuel
Lognormal	2.90579 et 0.371244	2.6643e-011	Négatif
Normale	19.4925 et 6.71793	0.0040	Négatif

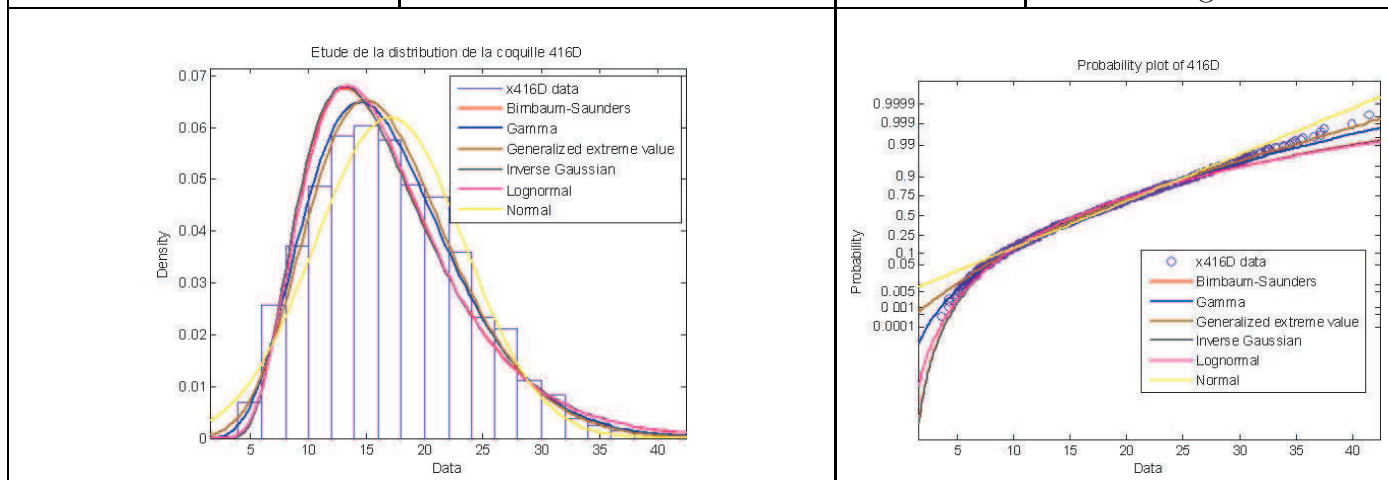


Conclusion : ici le test donnerait la GEV comme meilleure loi de distribution, mais les graphes de la Gamma et de la GEV sont confondus et le "probability plot" de la Gamma est meilleur. Donc la loi Gamma est considérée meilleure pour la coquille 361D.

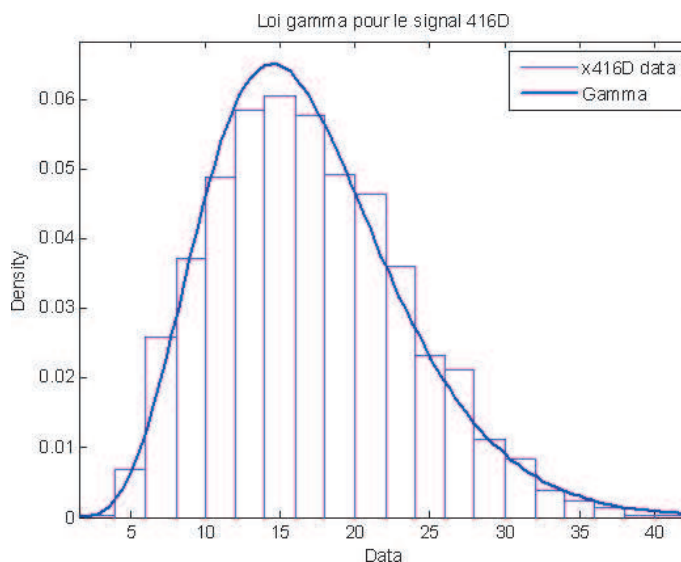


TAB. 11.9 – Etude de la loi des prismes de la coquille 361D.

Loi	Paramètres estimés	p-value	Résultat du test
Birnbaum-Saunders	15.6716 et 0.410991	pas de test	Visuel
Generalized extreme value	-0.113761 ; 5.66138 et 14.2813	0.5378	Positif
Gamma	6.72367 et 2.52837	0.2093	Positif
Inverse Gaussian	16.9999 et 96.5649	pas de test	Visuel
Lognormal	2.75701 et 0.403017	4.5094e-008	Négatif
Normale	16.9999 et 6.42559	2.0088e-008	Négatif

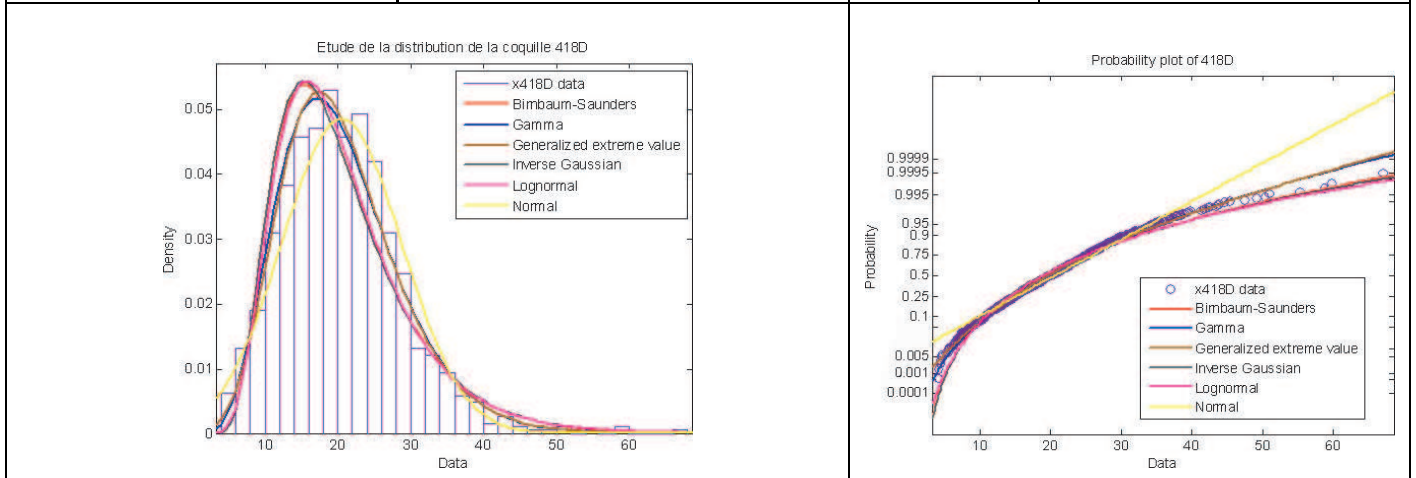


Conclusion : la loi Gamma est meilleure pour la coquille 416D.

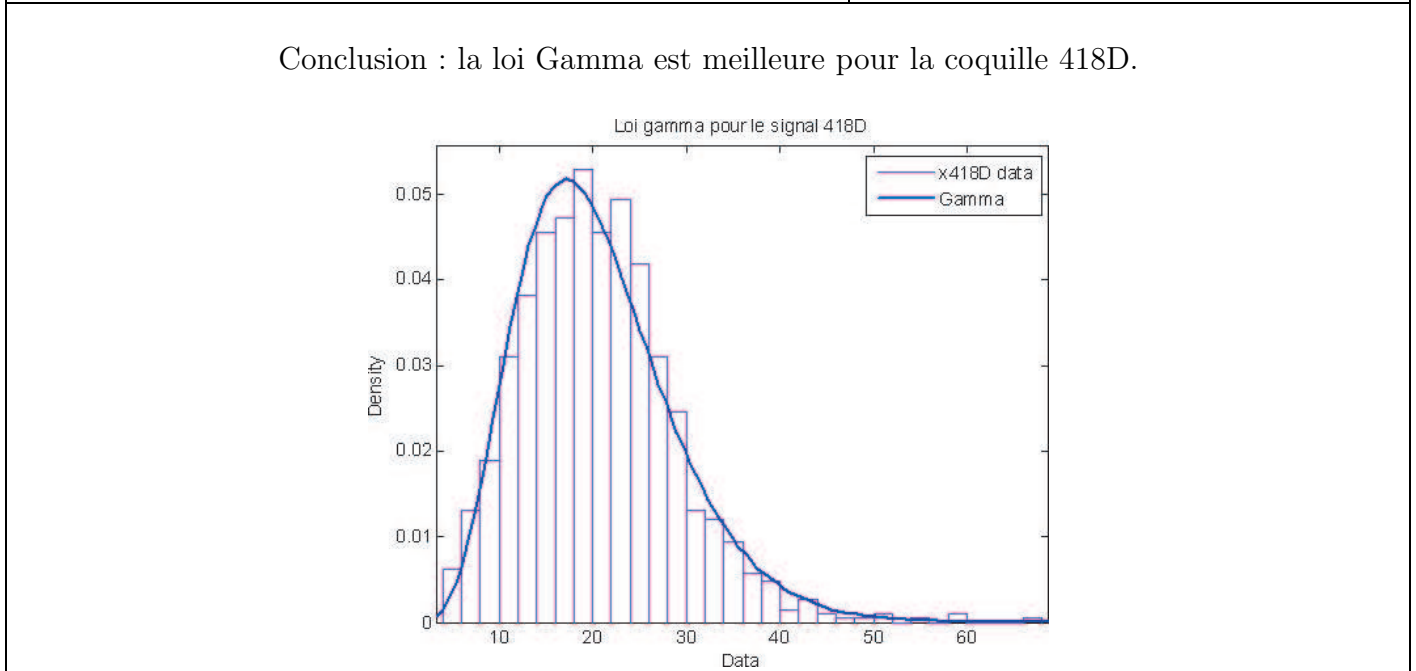


TAB. 11.10 – Etude de la loi des prismes de la coquille 416D.

Loi	Paramètres estimés	p-value	Résultat du test
Birnbaum-Saunders	18.7843 et 0.435553	pas de test	Visuel
Generalized extreme value	-0.0661575 ; 6.98976 et 17.0105	0.3190	Positif
Gamma	6.15891 et 3.34076	0.2803	Positif
Inverse Gaussian	20.5754 et 103.549	pas de test	Visuel
Lognormal	2.94072 et 0.423995	1.0998e-004	Négatif
Normale	20.5754 et 8.22277	6.0524e-004	Négatif

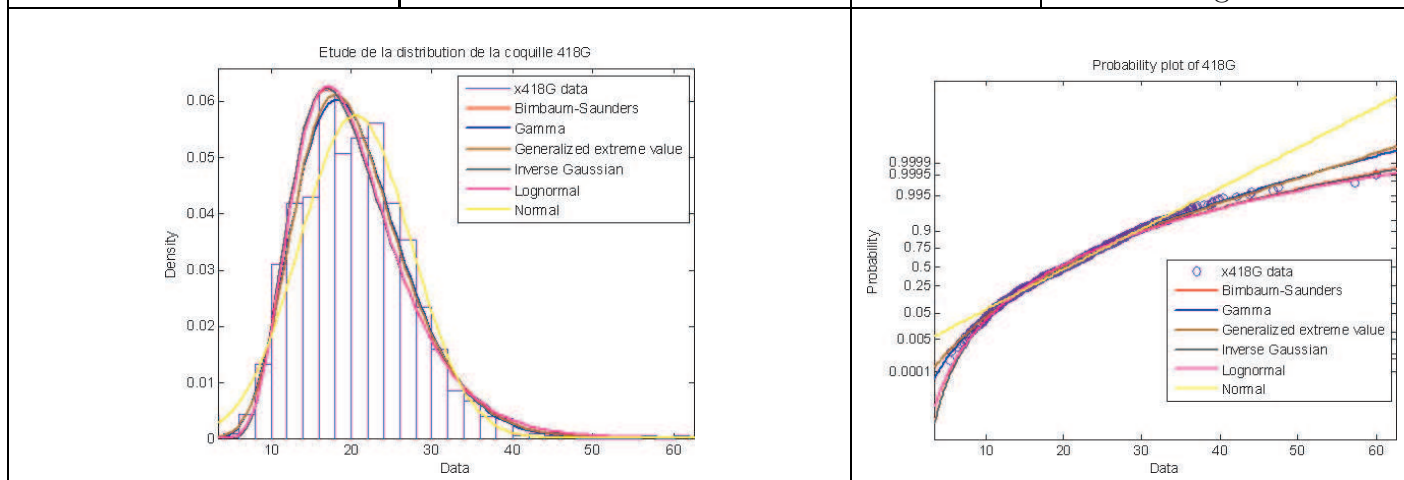


Conclusion : la loi Gamma est meilleure pour la coquille 418D.

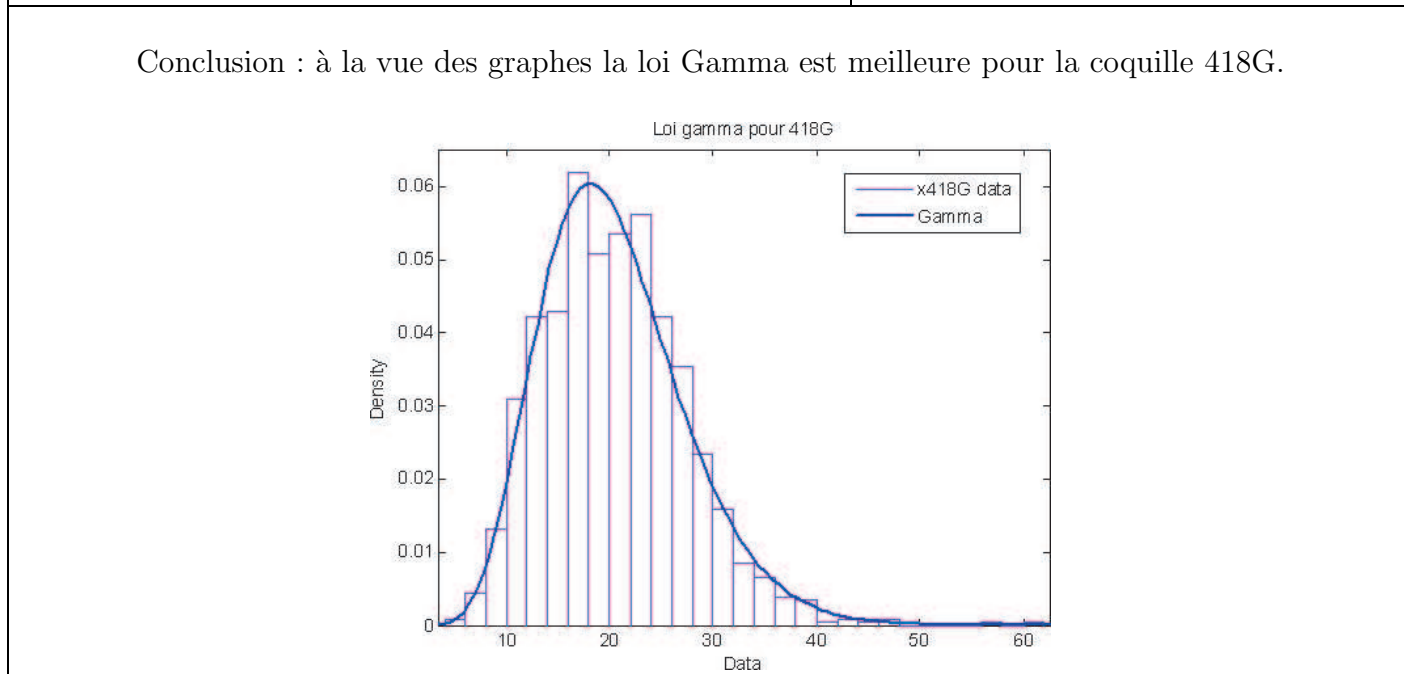


TAB. 11.11 – Etude de la loi des prismes de la coquille 418D.

Loi	Paramètres estimés	p-value	Résultat du test
Birnbaum-Saunders	19.2718 et 0.354657	pas de test	Visuel
Generalized extreme value	-0.0826044 ; 6.01611 et 17.4901	0.0107	Négatif
Gamma	8.71507 et 2.35065	0.0361	Négatif
Inverse Gaussian	20.486 et 157.904	pas de test	Visuel
Lognormal	2.96128 et 0.349287	6.8836e-007	Négatif
Normale	20.486 et 6.92677	7.7530e-006	Négatif

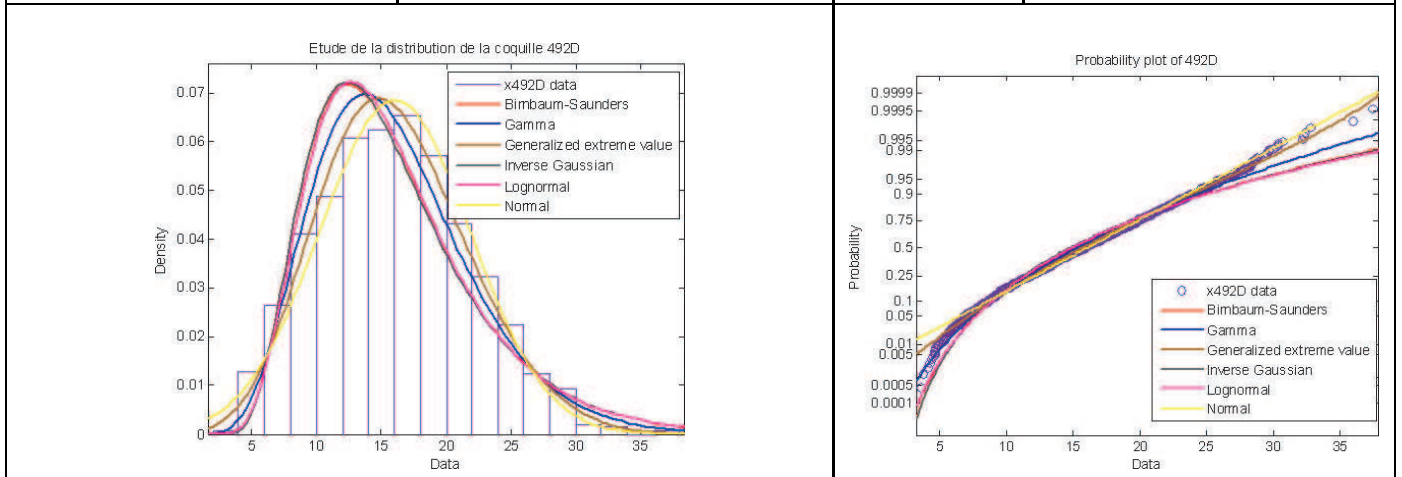


Conclusion : à la vue des graphes la loi Gamma est meilleure pour la coquille 418G.

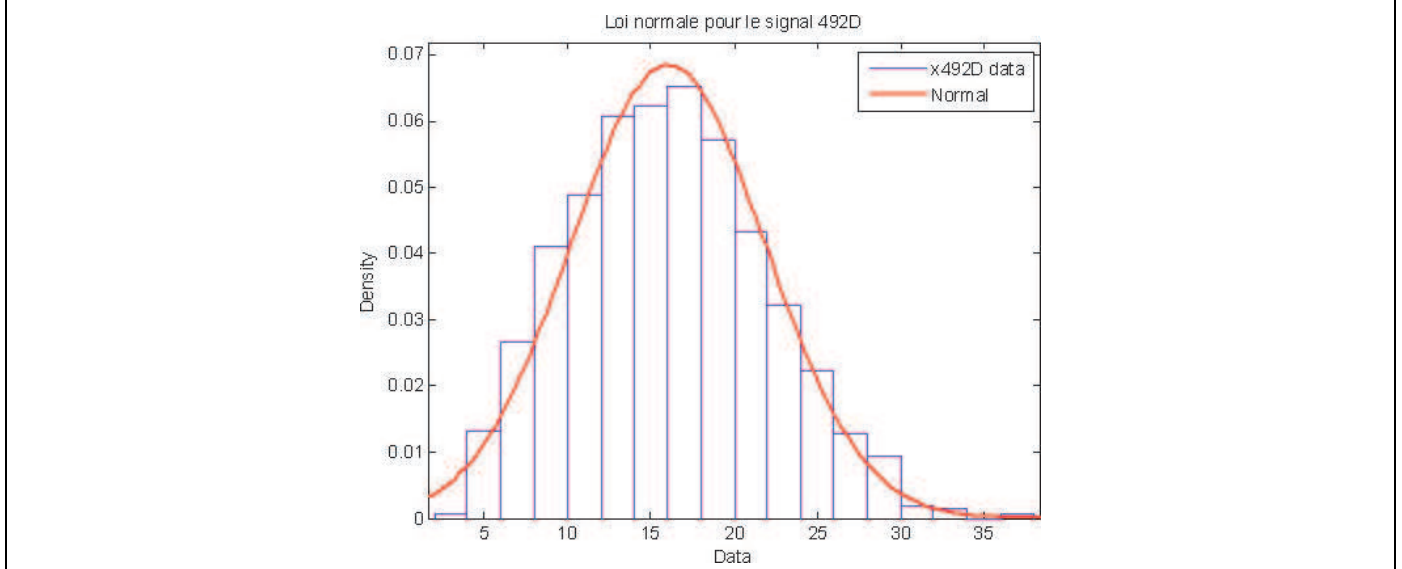


TAB. 11.12 – Etude de la loi des prismes de la coquille 418G.

Loi	Paramètres estimés	p-value	Résultat du test
Birnbaum-Saunders	14.7876 et 0.410605	pas de test	Visuel
Generalized extreme value	-0.180973 ; 5.43893 et 13.7212	2.1524e-222	Négatif
Gamma	6.92009 et 2.31796	1.1007e-005	Négatif
Inverse Gaussian	16.0405 et 91.2936	pas de test	Visuel
Lognormal	2.70113 et 0.402126	7.3055e-018	Négatif
Normale	16.0405 et 5.8264	0.0885	Positif

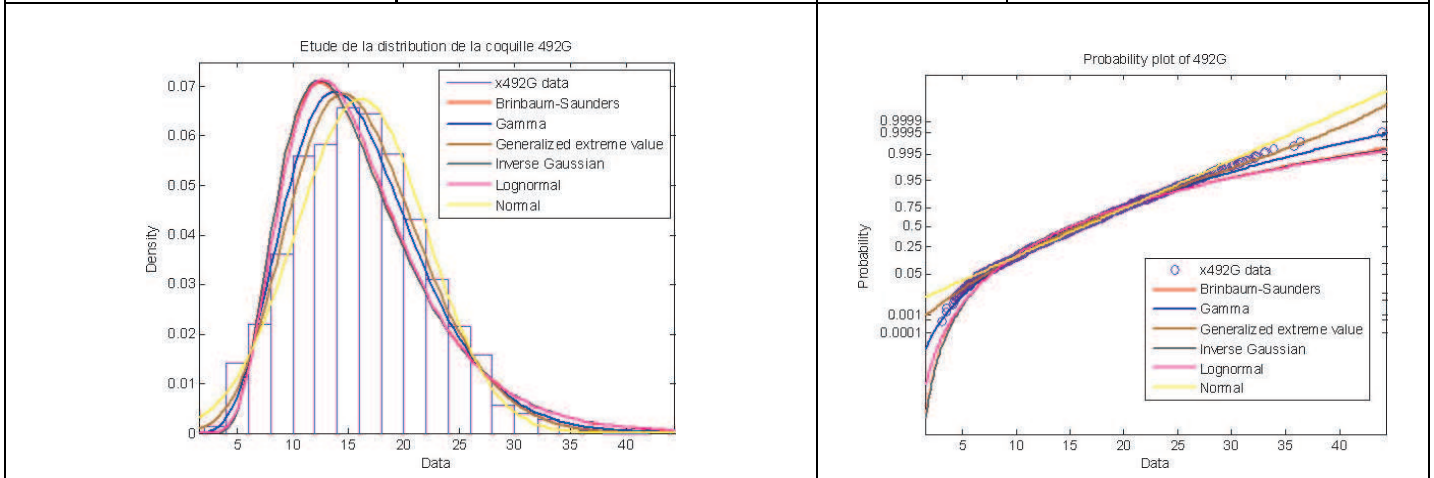


Conclusion : l'histogramme et les tests donnent des résultats s'approchant de la loi Normale et le "probability plot" d'une loi Gamma. Donc la loi Normale est la meilleure pour la coquille 492D.

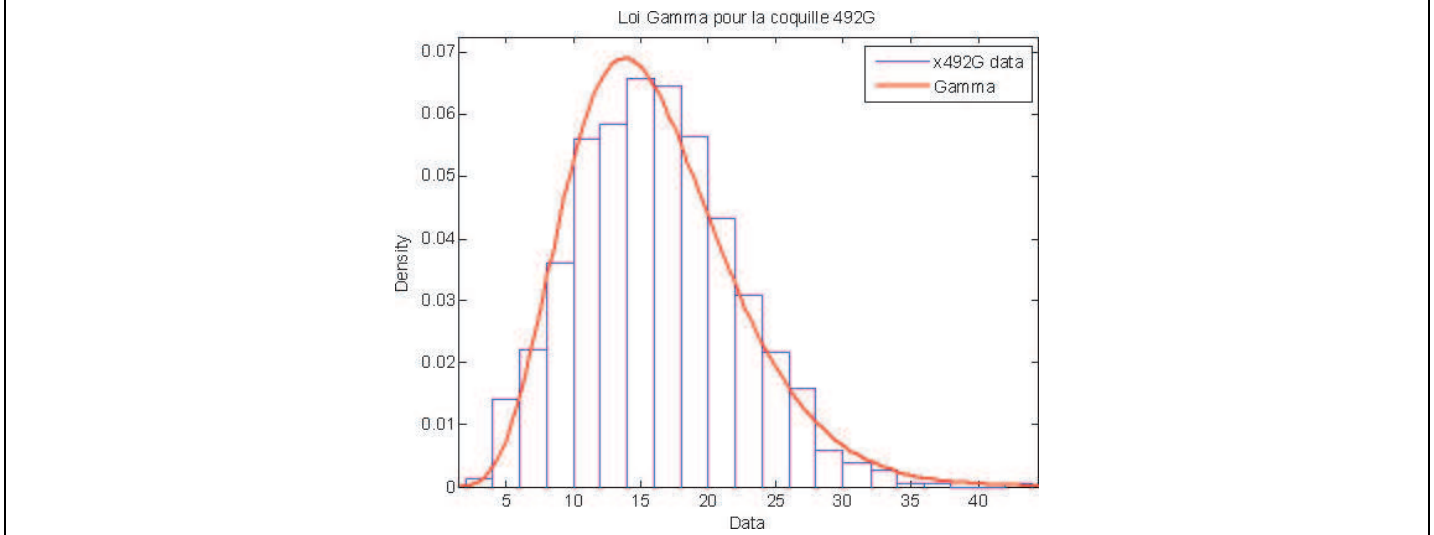


TAB. 11.13 – Etude de la loi des prismes de la coquille 492D.

Loi	Paramètres estimés	p-value	Résultat du test
Birnbaum-Saunders	14.8693 et 0.414684	pas de test	Visuel
Generalized extreme value	-0.14428 ; 5.42392 et 13.7156	0.3364	Positif
Gamma	6.86083 et 2.35468	8.4361e-004	Négatif
Inverse Gaussian	16.1551 et 90.0728	pas de test	Visuel
Lognormal	2.70759 et 0.404903	2.5094e-013	Négatif
Normale	16.1551 et 5.90885	0.0412	Négatif



Conclusion : les tests donnent une GEV comme meilleure loi de distribution mais le "probability plot" donne une loi Gamma. La distribution Gamma ajuste aussi bien les données sur l'histogramme que la loi GEV. Donc la loi Gamma est considérée la meilleure pour la coquille 492G.



TAB. 11.14 – Etude de la loi des prismes de la coquille 492G.

11.2.3 Conclusion sur les prismes de croissance

Après visualisation au microscope électronique à balayage, les prismes de croissance visibles à la surface de la coquille sembleraient suivre une certaine régularité. Une étude de la taille des prismes a alors été faite pour vérifier si les prismes étaient liés aux stries de la surface. En effet, celles-ci ne sont pas toujours très visibles, cela pourrait être une méthode alternative à l'étude des stries de croissance.

Les prismes des valves droites et gauches de quatre coquilles et les prismes de la valve droite de cinq autres ont été mesurés (entre 954 et 1343, soit un total de 14301 prismes). Le test permettant de vérifier si les signaux sont des bruits blancs a démontré que les signaux obtenus à l'aide de la largeur des prismes sont bien des bruits blancs. Les résultats de ces tests, associés aux spectres d'autocorrélation, permettent de conclure que ces signaux sont bien des bruits blancs. Cela signifie qu'il n'y a aucune cyclicité au sein des prismes, ils sont construits de manière aléatoire, suivant une loi Gamma.

A l'intérieur de chaque incrément de croissance, le nombre de prismes va varier de manière aléatoire. Les prismes ne reflètent en aucun cas les lignes de croissance présentes à la surface de la coquille et ne reflètent donc pas non plus les variations environnementales. Cela prouve donc qu'il ne faut pas utiliser la couche prismatique comme enregistreur des variations environnementales, par exemple pour des études chimiques de la coquille.

11.3 Comparaison de la taille des prismes pour les valves d'un même individu

Des tests statistiques (t test et test de Kolmogorov-Smirnov) ont été utilisés pour comparer les résultats des coquilles dont les deux valves étaient présentes.

- Pour l'individu 261, les tests disent que les moyennes sont différentes mais la distribution est la même. Pourtant la différence entre les moyennes est inférieure à $1\mu m$, leur égalité devrait tout de même être acceptée.
- Pour l'individu 344, les tests disent que les distributions et les moyennes sont différentes.
- Pour l'individu 418, les tests donnent des moyennes et des distributions identiques.
- Pour l'individu 492, il y a aussi les mêmes moyennes et la même distribution.

Donc il y a une variabilité entre les enregistrements de la valve droite et ceux de la valve gauche, mais en moyenne, elles suivent les mêmes tendances.

De plus en superposant les histogrammes des valves droite et gauche pour chacun des individus étudiés, ceux-ci restent très similaires (Fig. 11.8).

Enfin, afin de vérifier si les deux valves d'un même individu suivent la même distribution, il est possible de comparer les quantiles (Fig. 11.9). Les lois semblent être les mêmes. Ceci est confirmé dans la section précédente, seule la 492D suivait une loi différente de la loi de la 492G, les autres coquilles (261, 344 et 418) avaient toutes bien une loi Gamma décrivant la distribution des prismes dans les deux valves.

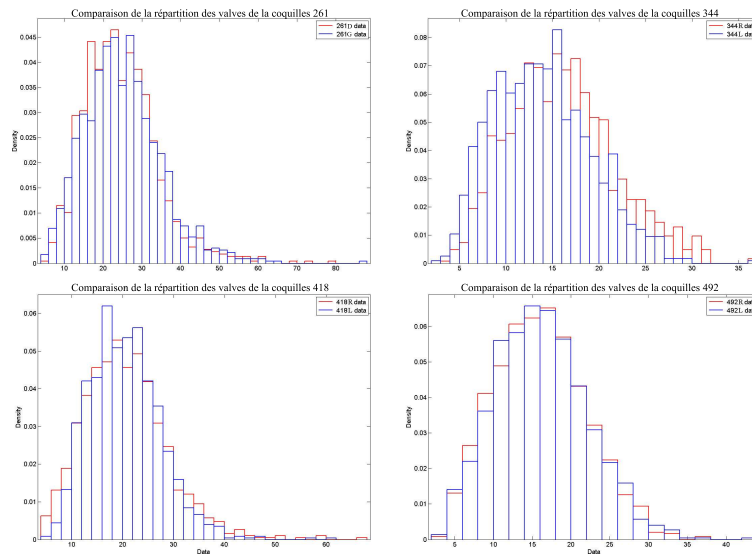


FIG. 11.8 – Comparaison des histogrammes des tailles de prismes pour les valves droite et gauche.

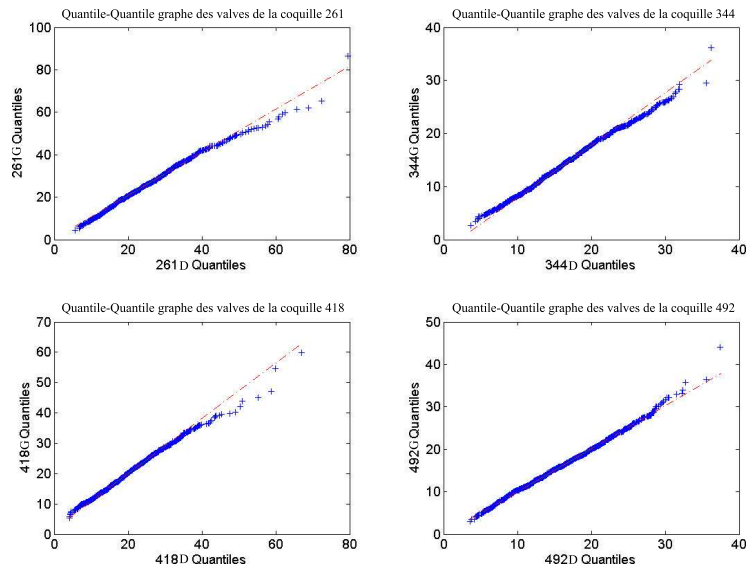


FIG. 11.9 – Comparaison des quantiles des distributions des prismes des valves droite et gauche.

11.4 Analyse de l'information topographique de la coquille

La coquille 420D a été scannée à l'aide d'un scanner 3D et l'image obtenue a été transformée en niveaux de gris afin de la rendre utilisable dans le logiciel Labti (Fig. 11.10).

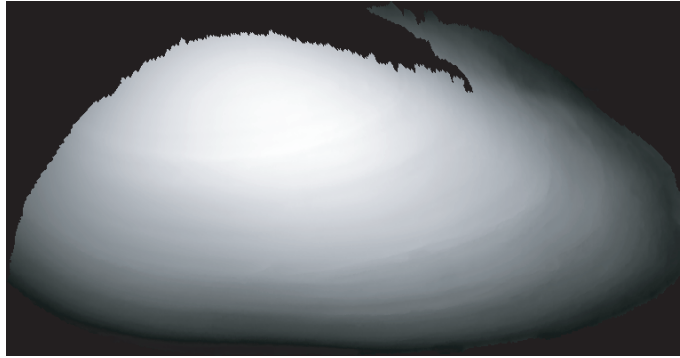


FIG. 11.10 – Image en niveaux de gris de la surface de la coquille 420D.

11.4.1 Analyse multiscalaire de la coquille 420D

La partie la plus utilisable pour étudier les stries de croissance part du crochet et va vers la partie ventrale perpendiculairement aux stries. L'image a donc été retaillée afin de la mettre aux dimensions voulues par le logiciel Labti et afin de conserver le plus d'information possible. Après avoir effectué une analyse en ondelettes à six niveaux, chaque niveau de détail a pu être analysé afin d'en extraire les éventuels cycles. Pour effectuer cette analyse, un signal a été pris sur chaque reconstruction en prenant une coupe horizontale de l'image résultante pour chaque niveau d'approximation (Fig. 11.11).

11.4.2 Analyse spectrale des niveaux d'approximation

Afin de vérifier que les signaux étaient bien utiles et non pas seulement du bruit, le test du bruit blanc utilisé sur les prismes a été appliqué à chacun des niveaux (Tableau 11.15). Seul le signal de niveau 1 ne comportait que du bruit, ce qui paraît tout à fait logique quant à la nature même de l'analyse en ondelettes. Les niveaux les plus hauts donnent les informations majeures et les plus faibles donnent les détails. Au dernier niveau il ne reste en général que le bruit.

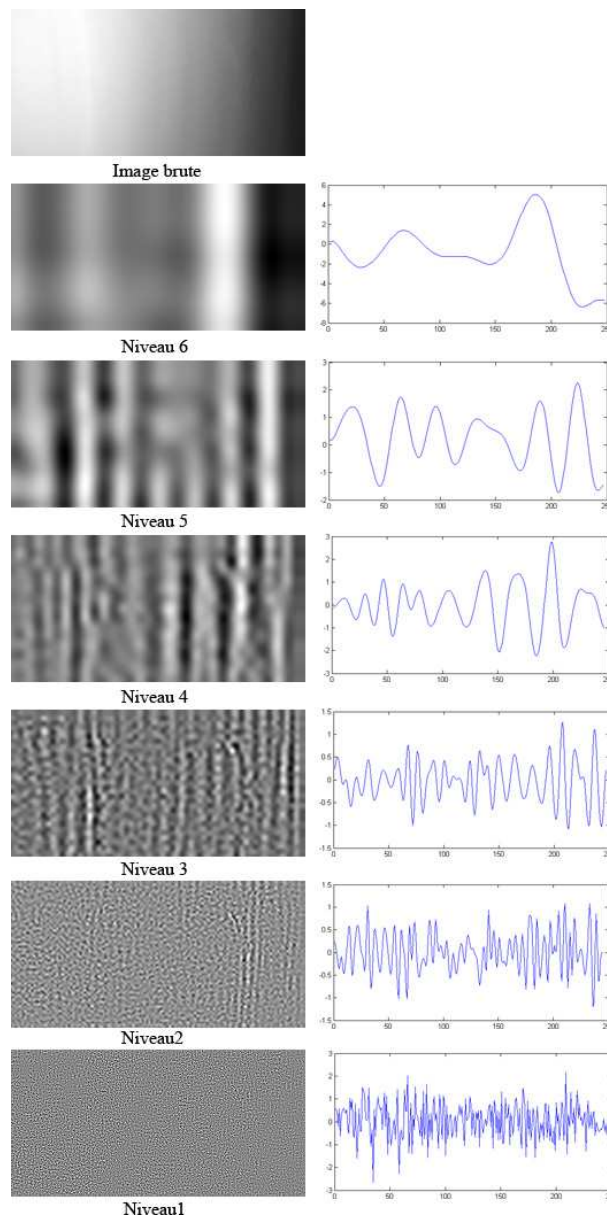


FIG. 11.11 – Analyse multiscalaire de la coquille 420D.

Niveau	Résultat	Conclusion
Niveau 6	0.5182	Non Bruit Blanc
Niveau 5	0.5163	Non Bruit Blanc
Niveau 4	0.3959	Non Bruit Blanc
Niveau 3	0.2561	Non Bruit Blanc
Niveau 2	0.1025	Non Bruit Blanc
Niveau 1	0.0285	Bruit Blanc

TAB. 11.15 – Résultats du test du bruit blanc sur les différents niveaux de l'analyse spectrale de la coquille 420D.

Chacun des signaux a ensuite été analysé à l'aide d'une simple analyse de Fourier (Fig. 11.12) afin d'en extraire les fréquences (les fréquences sont calculées comme suit : soit n un nombre entre 1 et 128, $f = \frac{n}{256}$ car la longueur de l'image est 256 [121]). A chaque niveau d'approximation, les périodes principales ont été extraites afin de détecter les cycles inscrits dans la coquille (Tableau 11.16).

11.4.3 Commentaires et remarques sur l'analyse multiscalaire

Un certain nombre de cycles (en pixels) sont obtenus. Le problème est que l'échelle sur l'image n'est pas la même tout au long de la croissance. Il est donc impossible de relier un pixel à un temps donné. La méthode d'analyse en ondelettes de la surface numérisée pourrait donner des résultats intéressants car des cycles sont obtenus et les signaux ne sont pas des bruits blancs. Cependant, il faudrait avoir des individus avec une croissance annuelle identique

Niveau	Fréquence	Période
Niveau 6	1	256
	2	128
	3	85.3333
	4	64
Niveau 5	4	64
	5	51.2000
	6	42.6667
	8	32
Niveau 4	8	32
	9	28.4444
Niveau 3	17	15.0588
	18	14.2222
	19	13.4737
	22	11.6364
	24	10.6667
	26	9.8462
	27	9.4815
	32	8
Niveau 2	31	8.2581
	33	7.7576
	37	6.9189
	39	6.5641
	42	6.0952
	53	4.8302

TAB. 11.16 – Résultat de l'analyse spectrale de la coquille 420D

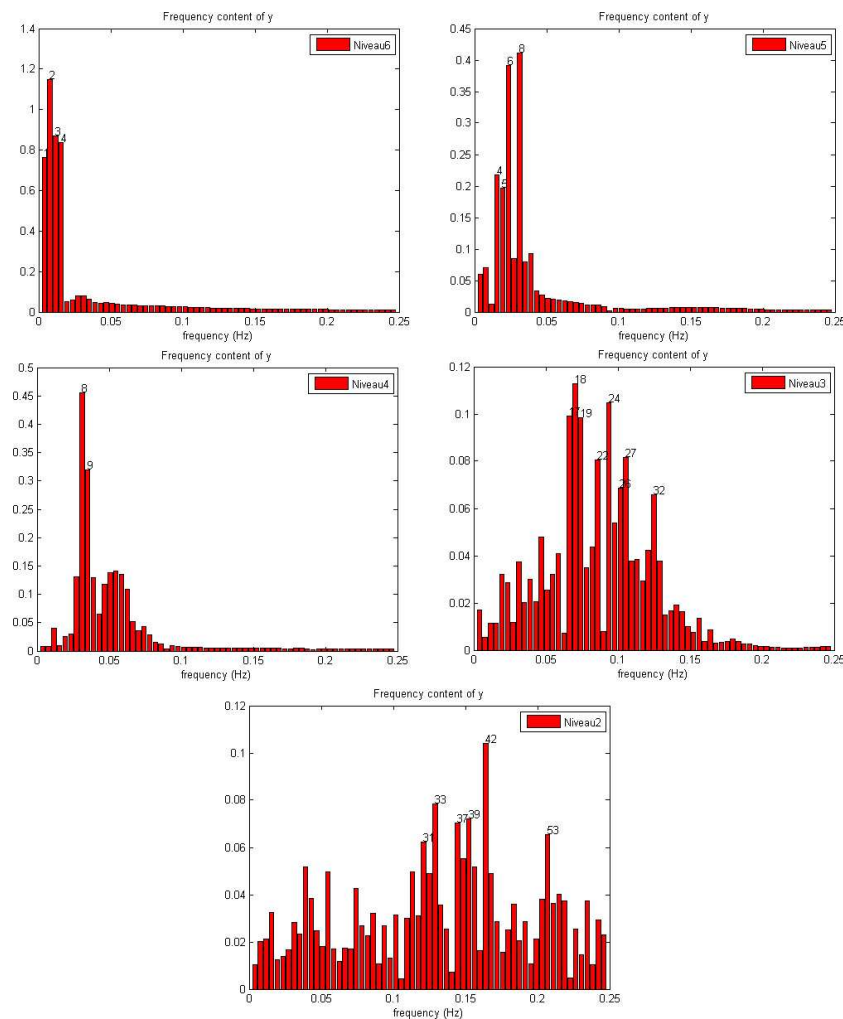


FIG. 11.12 – Analyse spectrale de la coquille 420D.

sur une grande période de temps. Il serait alors possible de calibrer les images et d'identifier les cycles. Cela signifie que dans les articles de Toubin et al. (1999 [109]) et Verrecchia (2004 [121]), les conclusions ne peuvent être considérées comme totalement valides, même si la zone scannée était de taille réduite et centrée sur la coquille. En effet, ils ont utilisé la fonction de von Bertalanffy pour estimer le taux de croissance moyen et ont ensuite pris ce taux moyen pour calibrer les images. Or, comme on peut le voir sur les différentes images (Fig. 9.1), la croissance entre deux stries peut énormément varier et donc le taux de croissance moyen sur-estime ou sous-estime beaucoup le taux à un endroit précis et l'image ne peut être calibrée.

Un autre problème s'ajoute au fait que les images ne peuvent être calibrées, c'est qu'il n'est pas certain que les plus petites stries visibles sur la surface de la coquille soient journalières. En effet, Richardson et al. (1980a et b, [89] [90]) ont montré que la lumière n'avait pas d'effet sur la croissance, donc comment être sûr que les stries soient journalières ? De plus, Richardson et al. (1980a [89]) et Lonne et Gray (1988 [70]) ont aussi démontré que les stries des coquilles intertidales correspondent aux horaires de marées alors que pour les coquilles subtidales, ont le nombre de stries est variable. Ceci complique d'autant plus la chose. La période de temps

entre deux stries n'est pas connue. Cela signifie premièrement que les coquilles lacustres ne sont pas nécessairement un choix pertinent d'espèce pour de telles analyses. De plus Richardson et al. (1980c [91]) ont eux aussi émis un doute sur la validité des bandes de croissance de bivalves fossiles pour déterminer les conditions chrono-climatiques des temps passés. Finalement Richardson (1990 [87]) a aussi montré que les marées, et donc le temps d'immersion, ont un effet plus important sur les coquilles que les saisons. En effet, il a remarqué un changement dans la croissance en été, qui était en fait dû à une plus faible immersion. Dans d'autres articles, Richardson (1987 [86], 1990 [87], 1996 [88]) parle plus particulièrement des bivalves qui ne subissent pas la marée, et il en conclut que les rythmes endogènes de l'animal prennent le dessus sur les rythmes exogènes. Il remarque que la périodicité et le dépôt des bandes de croissance sont liés à la structure cristalline. Au bout d'un certain nombre de cristaux, les bandes sont nécessaires pour assurer la solidité et la structure de la coquille. Ceci est curieux, car dans l'étude des prismes de croissance il a été remarqué qu'il n'y avait aucun lien entre les prismes et les stries de croissance, car il n'y avait aucune cyclicité au sein des prismes. Mais il est vrai que c'est la taille des prismes qui a été étudiée. Celle-ci n'est pas liée à la surface et donc non liée aux variations environnementales. Une étude du nombre de prismes par bande de croissance pourrait confirmer ou infirmer les affirmations de Richardson (1996 [88]). Cependant, les méthodes à disposition, MEB et binoculaire, ne permettent pas de voir les arrêts de croissance et les prismes simultanément. Il n'est donc pas possible de compter le nombre de prismes entre deux lignes de croissance. Cela pourrait être une poursuite possible des travaux. La recherche de lignes temps à l'aide de marquage et de la cathodoluminescence semble être une excellente alternative ([63], [64]).

Mais alors, quelle espèce choisir? La plupart des espèces ont une croissance rapide dans les premières années de vie et une croissance lente par la suite. Ceci signifie que les images ne pourront jamais être calibrées sur l'ensemble de la coquille, à moins de ne se concentrer que sur les dernières années de vie où le taux de croissance serait approximativement le même. Mais pour cela il faudrait avoir des individus avec un âge maximal extrêmement élevé, comme par exemple le *Geoduck*. Afin de pouvoir cibler au mieux les parties de croissance stable, il faudrait disposer d'un scanner avec une excellente résolution. L'acquisition de donnée reste donc un défi majeur.

11.5 Comparaison des signaux enregistrés par les deux valves d'un même individu

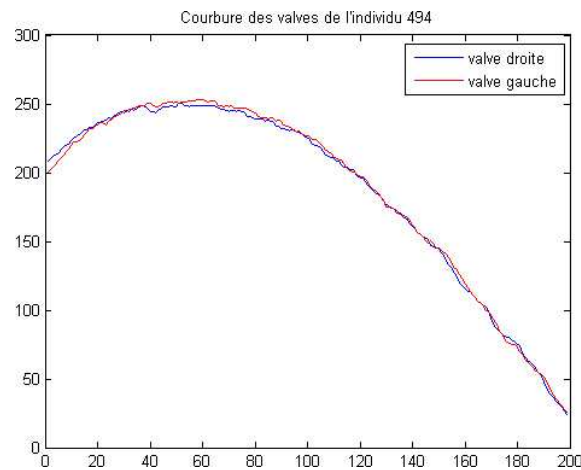
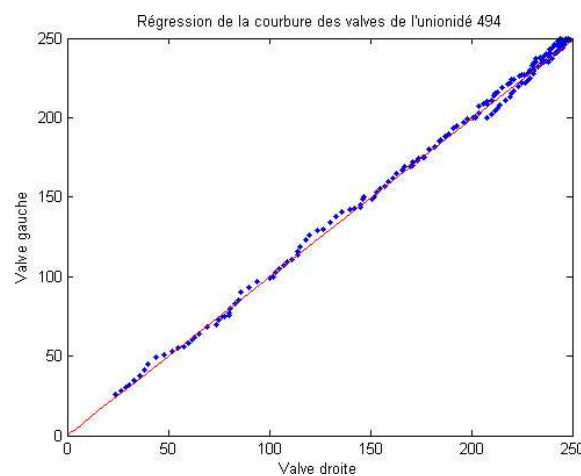
Il reste néanmoins une question : est ce que les deux valves enregistrent bien les mêmes choses? C'est la question à laquelle cette partie essaie de répondre.

11.5.1 Etude de la courbure générale de la coquille

Il est possible de montrer que la courbure générale des valves droite et gauche de la coquille sont bien identiques. Pour cela, la régression a encore été utilisée sur chaque individu dont les scans de la surface étaient de bonne qualité. En effet, en régressant la hauteur de chaque point de la valve droite contre la hauteur de chaque point de la valve gauche (Fig. 11.13), il est possible de montrer que ces valeurs sont identiques Fig. 11.14. Les résultats obtenus sont dans le tableau 11.17.

	Nombre d'individus	Moyenne	Ecart-type	Intervalle	R^2 moyen
<i>Unio tumidus</i>	164	1.0212	0.1111	[0.7990 ; 1.2434]	0.987
Anodontes	39	1.0252	0.1722	[0.6808 ; 1.3696]	0.952

TAB. 11.17 – Etude de la courbure générale de la coquille.

FIG. 11.13 – Courbure générale de la valve droite et de la valve gauche de l'*Unio tumidus* n°494.FIG. 11.14 – Régression de la courbure générale de la valve droite contre celle de la valve gauche de l'*Unio tumidus* n°494.

Ces résultats montrent bien qu'il y a égalité entre les valeurs de la valve droite et celles de la valve gauche ; en effet le coefficient de régression moyen est de 1.0212 pour les Unionidés, et de 1.0252 pour les Anodontes. De plus les intervalles de confiance, calculés comme $\bar{x} \pm 2\sigma$ contiennent bien la valeur 1 et le R^2 moyen des régressions est de 0.987 pour les Unionidés et de 0.952 pour les Anodontes. L'hypothèse que les courbures des valves droites et gauches sont identiques peut être acceptée. Avec les analyses précédentes, il est désormais possible de conclure définitivement sur l'égalité morphométrique parfaite des valves droite et gauche.

11.5.2 Comparaison des cycles des deux valves des individus

Dans cette partie, il va être vérifié que les différents niveaux d'approximation de la surface de la coquille ont bien enregistré les mêmes cyclicités. Même s'il n'est pas possible de calibrer en terme de temps ces cyclicités, il est tout à fait possible de comparer les valves droite et gauche sur l'existence ou non de ces cycles.

Les espèces d'Anodontes ont été étudiées ensemble, mais séparément de l'espèce *Unio tumidus*. Pour chacune des coquilles, dont un scan complet de la coquille a été possible, une analyse multiscalaire a été faite à six niveaux d'approximations.

Tout d'abord, chacun des niveaux d'approximation obtenus après l'analyse en ondelettes a été testé comme un bruit blanc. Les résultats sont dans les tableaux 11.18 et 11.19. On peut remarquer que les niveaux 6, 5, 4 et 3 sont toujours significatifs, c'est-à-dire qu'ils ne sont jamais des bruits blancs. Le niveau 2 est à 92.3% ou 92.4% toujours significatif. En revanche, c'est l'inverse pour le niveau 1 qui est presque toujours un bruit blanc. Ceci signifie que par la suite, les cyclicités des niveaux 2 à 6 ont été étudiées, mais celles du niveau 1 abandonnées.

	Niveau 6	Niveau 5	Niveau 4	Niveau 3	Niveau 2	Niveau 1
Moyenne	0.61	0.5	0.35	0.22	0.1	0.02
Ecart Type	0.09	0.12	0.09	0.08	0.04	0.001
Pourcentage tests > 0.05	100	100	100	100	92.3	2.6

TAB. 11.18 – Résultats du test du bruit blanc sur chacun des niveaux d'approximation dans les analyses multiscalaires effectuées sur 39 Anodontes, $n = 79$ valves.

	Niveau 6	Niveau 5	Niveau 4	Niveau 3	Niveau 2	Niveau 1
Moyenne	0.59	0.5	0.35	0.24	0.1	0.02
Ecart Type	0.11	0.11	0.09	0.07	0.04	0.01
Pourcentage tests > 0.05	100	100	100	100	92.4	3.05

TAB. 11.19 – Résultats du test du bruit blanc sur chacun des niveaux d'approximation dans les analyses multiscalaires effectuées sur 164 *Unio tumidus*, $n = 328$ valves.

A la vue des résultats du test, les cyclicités des niveaux significatifs ont été étudiées de la même manière que montré précédemment pour la coquille 420D, et seul le cycle principal de chaque niveau a été retenu. Les cycles obtenus pour les valves droite et gauche ont été soustraits afin d'évaluer leur différence. Les histogrammes Fig. 11.15 et Fig. 11.16 montrent la répartition de ces différences. On peut remarquer que chacune de ces distributions est centrée autour de zéro. Ceci montre bien qu'en moyenne les valves droite et gauche ne montrent aucune différence d'enregistrement des cycles.

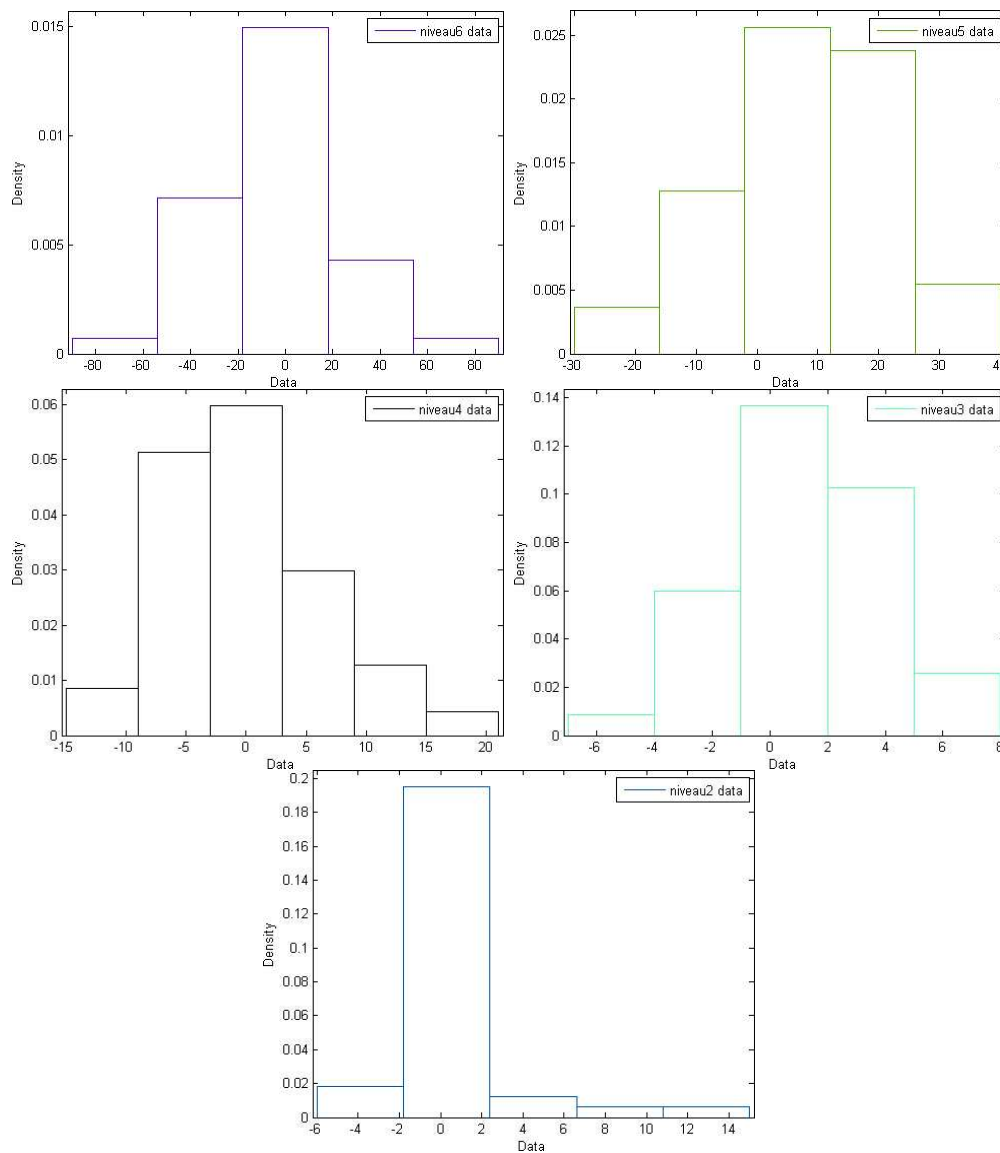


FIG. 11.15 – Distributions des différences entre les cycles de la valve droite et de la valve gauche des Anodonte.

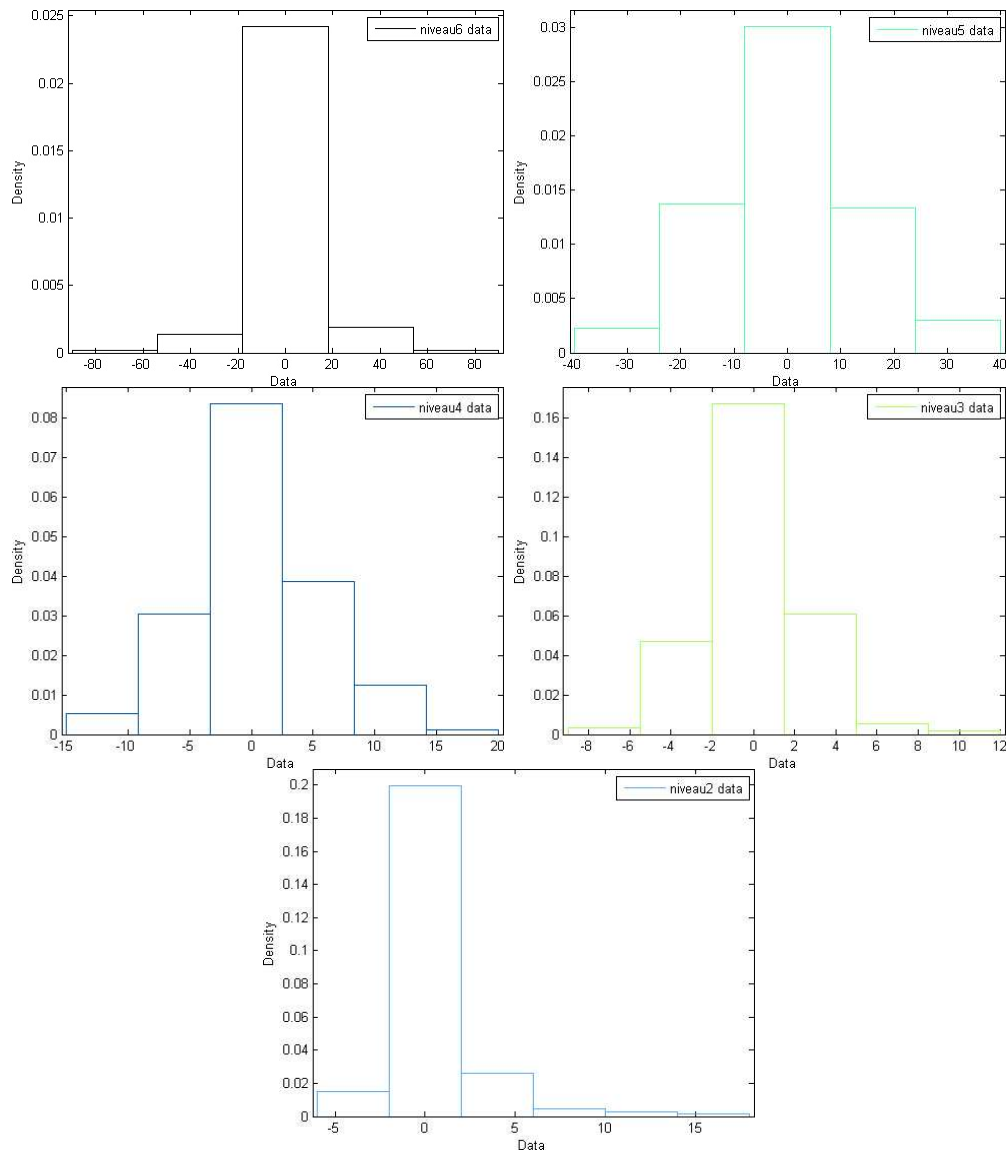


FIG. 11.16 – Distributions des différences entre les cycles de la valve droite et de la valve gauche pour *Unio tumidus*.

11.6 Comparaison des cycles obtenus sur les différents individus

Pour conclure cette étude, les signaux enregistrés par les différents individus de l'espèce *Unio tumidus* ont été comparés afin de voir si des individus ayant vécu dans une même zone à une même période enregistrent bien les mêmes choses. Pour cela une simple ACP sur les variables "fréquences" a été effectuée pour vérifier s'il existait une différence significative entre les enregistrements des différents niveaux des valves droites. De plus les différences dues à l'âge ont été étudiées (Fig. 11.17 et Fig. C.257 en Annexe C.3). Les Anodontes en assez bon état pour être scannées ayant un âge maximum de 5 ans ne sont pas assez représentatives pour qu'une telle analyse ait un sens. Donc seuls les *Unio tumidus* ont été étudiés.

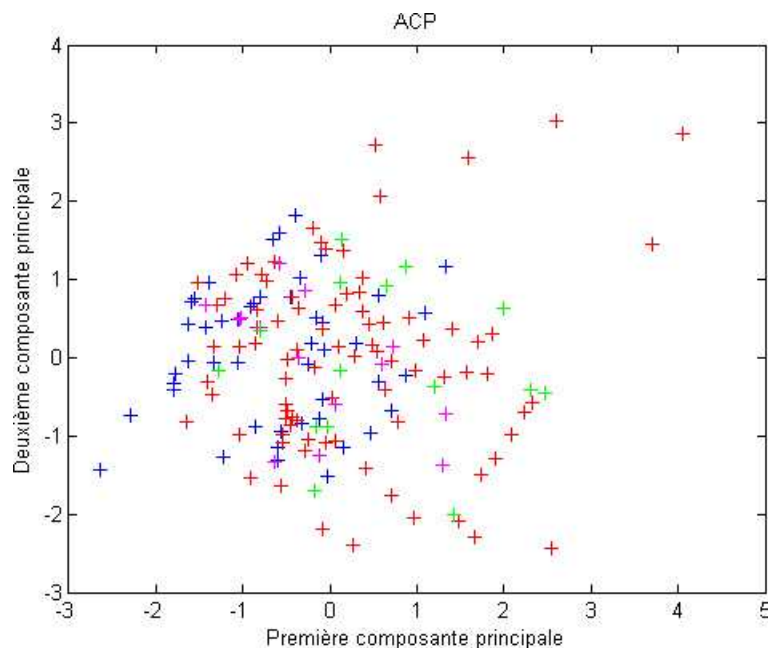


FIG. 11.17 – Analyse en composantes principales des niveaux d'approximation pour l'espèce *Unio tumidus*, en vue de la comparaison des signaux enregistrés.

Sur la Fig. 11.17, les couleurs superposées au nuage d'individus correspondent à des classes d'âge. La couleur bleu correspond aux individus de moins de 3 ans, la couleur rouge correspond aux individus de 3 à 5 ans, la couleur magenta aux individus de 6 à 10 ans et la couleur verte à ceux de plus de 10 ans. On peut remarquer que les différentes classes d'âges se superposent et qu'il ne semble pas y avoir de différence significative entre les différents individus. Seuls quelques individus semblent à l'écart, mais font partie d'une classe d'âge complètement mélangée avec les autres. Il peut donc être conclu qu'il n'y a pas de différence d'enregistrement des cycles au sein d'une même population. Les coquilles enregistreraient donc bien de manière identique soit les conditions environnementales soit les cycles induits par des rythmes endogènes aux espèces.

11.7 Conclusion sur l'analyse multivariée

Il a clairement été démontré que les coquilles enregistrent bien des cyclicités, cependant il est impossible de calibrer les images, et donc impossible d'exprimer en temps les cycles obtenus. De plus, les stries visibles sur la surface de la coquille sont-elles journalières? Richardson et al. (1980a et b) ont montré que la lumière n'avait pas d'effet sur la croissance. Richardson et al. (1980a) et Lonne et Gray (1988) ont montré que les coquilles " intertidales " reflétaient les cycles des marées alors que les " subtidales " avaient un nombre de stries variable. Chez les individus ne subissant pas la marée, ce sont les rythmes endogènes qui prédominent. Richardson (1996) explique aussi que la périodicité et le dépôt des bandes de croissance dépend de la structure cristalline. Au bout d'un certain nombre de cristaux construits, une ligne de croissance est nécessaire pour assurer la solidité de l'édifice coquillier. En conclusion, les cycles obtenus ne peuvent pas être calibrés et ne reflètent probablement pas des cycles environnementaux. Il faudrait une autre espèce, subissant la marée, afin de pouvoir calibrer les images.

Conclusions et Perspectives

Chapitre 12

Conclusions

12.1 La morphométrie

Dans un premier temps il a été vérifié que les bivalves étaient bien équivalves, chose qui peut paraître évidente mais dont la démonstration était pourtant nécessaire pour la suite des études. En effet, certaines valves des individus étant abimées et donc inutilisables, il était nécessaire de pouvoir utiliser indifféremment la valve droite ou gauche afin d'accroître la taille d'échantillon et donc la qualité des analyses.

Dans un deuxième temps, la morphométrie générale des Unionidés du Lac de Neuchâtel a été étudiée. Les différences morphologiques entre les espèces ont été mises en évidence. Les *Unio tumidus* deviennent de plus en plus élancés au fur et à mesure de la croissance. Ils sont aussi plus massifs et leur coquille plus volumineuse. En revanche, elle sera de moins en moins bombée au cours de la croissance. Au cours du vieillissement, les *Anodonta anatina* seront de moins en moins élancées ce qui les rendra de plus en plus trapues. Par contre, la plupart des mesures restent proportionnelles comme l'épaisseur et le poids. Finalement la proéminence sur le côté postérieur de la coquille va devenir de moins en moins visible, ce qui les rend plus difficiles à distinguer des *Anodonta cygnea*. Concernant *Anodonta cygnea*, la plupart de ses mesures restent proportionnelles c'est-à-dire qu'elle conserve la même forme globale tout au long de la croissance, hormis la longueur antérieure qui devient de plus en plus grande, ce qui lui donne une forme plus allongée par rapport à *Anodonta anatina* qui semblera plus trapue.

L'espèce *Unio tumidus* a été plus particulièrement étudiée. Une conclusion inattendue a été obtenue. Il y a une réelle accélération de la croissance au sein de l'espèce. Ceci est une chose particulièrement importante car elle semblerait montrer concrètement l'effet du réchauffement climatique sur ces espèces durant les dernières décennies.

Enfin dans un dernier temps, ce sont les Anodontes qui ont été étudiées afin de donner des clés morphologiques pour les distinguer. Les *Anodonta anatina* semblent être plus épaisses et les *Anodonta cygnea* plus allongées.

12.2 La chimie

L'étude chimique ne faisait pas partie des objectifs du travail en tant que telle. Cependant, il est apparu de toute évidence que le principal composant de la coquille des espèces étudiées reste le carbonate de calcium. De plus, il a été remarqué que certains éléments lourds étaient capturés dans la coquille lors de la construction. Il serait par conséquent intéressant de poursuivre cette étude car les moules d'eau douce sont des filtrants naturels qui témoignent efficacement de la qualité d'un plan d'eau.

12.3 La topographie et la cristallographie

Il a été remarqué que la coquille est formée principalement d'aragonite, mais que de la calcite et de la vaterite peuvent aussi être trouvées lors de l'analyse XRD. Ceci serait peut-être dû aux phases de "réparations" de la coquille. Il serait intéressant d'étudier plus profondément ce phénomène.

Durant l'étude des prismes de croissance, il a été démontré que leur taille était aléatoire et que leur distribution suivait une loi Gamma centrée autour d'une certaine moyenne. Ceci signifie que la taille des prismes ne suit pas de cycles et donc ne subit pas les influences de l'environnement. En revanche, Richardson (1996 [88]) a remarqué que les lignes de croissance des bivalves qui ne subissent pas de marée ne sont pas toujours dues à l'influence de l'environnement et que les rythmes endogènes de l'animal s'expriment davantage. Il explique aussi que certaines stries sont aussi nécessaires à la structure de la coquille. Au bout d'une certaine taille, les bandes de croissance nécessitent un arrêt pour assurer la solidité de la coquille. Ce phénomène pourrait facilement être confirmé si le nombre de prismes par incrément était connu, grâce à l'analyse en ondelettes et l'analyse de Fourier. Mais ce paramètre reste difficile à appréhender.

Finalement l'étude des cyclicités au sein de la coquille a posé un réel problème. Bien qu'il ait été clairement prouvé que les coquilles enregistrent des cycles significatifs à différents niveaux de précision, il n'a pas été possible de calibrer ces cycles et de les exprimer en termes de temps. Pourtant un résultat majeur a été obtenu. Tous les individus de la collecte semblent avoir globalement enregistré les mêmes cyclicités. De plus, chacune des valves des individus a enregistré les mêmes cycles. Ceci prouve donc que les bivalves dulçaquicoles enregistrent des cyclicités (environnementales?) et plus particulièrement, enregistrent les mêmes cyclicités s'ils grandissent dans les mêmes conditions. Néanmoins se pose réellement la question de savoir si cet enregistrement ubiquiste ne répond pas à une contrainte endogène et non exogène, c'est-à-dire liée à la variation des paramètres environnementaux.

12.4 Conclusions générales sur l'étude des Unionidés du Lac de Neuchâtel

Il semble naturel aujourd'hui d'utiliser des méthodes quantitatives quand cela est possible pour étudier l'effet de l'environnement sur des organismes vivants, et ce afin d'observer les éventuels impacts des changements climatiques sur leur évolution. Ce travail montre l'importance de la pluridisciplinarité dans l'étude de la croissance des coquilles et plus généralement des

organismes organo-minéraux. Comme les incréments de croissance des coquilles sont conventionnellement considérés comme de bons capteurs des variations environnementales, ce type de travail pourrait être utilisé afin d'étudier le réchauffement global de la planète en étudiant les variations climatiques de la Terre enregistrées dans les fossiles d'individus bivalves déjà présents sur Terre depuis des millions d'années (en effet ces organismes sont parmi les plus basiques des organismes supérieurs actuels et n'ont que peu évolué). Une utilisation possible serait aussi d'observer l'effet El Nino comme le fait Lazareth ([165]). Dans cette thèse, une première remarque importante a été faite : la croissance des Unionidés du Lac de Neuchâtel a connu une accélération significative ces dernières années. Cela confirme un impact possible des changements climatiques de notre planète sur des animaux présents partout en domaine continental (en particulier l'impact dû au réchauffement climatique).

Néanmoins la stratégie choisie pour étudier l'influence de l'environnement sur les espèces d'Unionidés du Lac de Neuchâtel est surtout portée sur la morphologie et reste donc incomplète. Certains résultats indiquent pourtant que c'est la bonne voie à suivre. Sans doute faudrait-il une espèce plus adaptée à ce type de défi. En effet, il a été clairement montré qu'il y avait des cyclicités au sein des coquilles, mais les particularités des espèces choisies ne permettent pas de mener à son terme une telle étude. Sur des espèces ayant un âge moyen plus élevé, une croissance plus régulière, et avec un scanner plus précis, il serait sans doute possible de calibrer les images et donc de trouver des résultats concrets en terme de temps. Les poursuites possibles de ce travail pourraient par conséquent se porter sur :

- la répartition des populations dans le lac de Neuchâtel avec analyse des différences morphométriques et d'enregistrement en fonction de la position dans le lac ;
- une étude des différences d'enregistrement pour des individus dans d'autres lacs (par exemple le Lac Bonaparte aux USA a le même type d'organismes avec des conditions différentes de façade est de continent, bien qu'à la même latitude) ;
- ou bien, plus important, transposer les méthodes développées ici sur des individus marins, mais sur lesquels l'effet de la marée vient s'ajouter [8].

Pour terminer, l'abondance de coquilles dans le lac de Neuchâtel, indique une bonne qualité de l'eau ; mais attention, la prolifération de Dreissinia pourrait mettre en péril ces espèces. Alors ces filtres naturels ne pourraient plus aider à garantir la bonne qualité de l'eau.

Annexes

Annexe A

Lexique

A.1 Termes spécifiques aux bivalves

Acéphale : sans tête.

Anneaux de croissance : anneaux visibles sur le pourtour de la coquille des bivalves, résultant de l'arrêt hivernal de la croissance.

Antérieur : situé à l'avant de la coquille, partie la plus proche de l'umbo. Par définition, la partie la plus proche de la bouche est dite antérieure et celle proche de l'anus, postérieure. Généralement, la partie antérieure correspond au sens de propagation du mollusque.

Aragonite : variante cristalline de carbonate de calcium CaCO_3 , découverte en Aragon en 1775.

Bivalve : mollusque dont la coquille est constituée de deux valves jointes par une charnière, un ligament corné, et un ou deux muscles (synonyme : Lamelibranche, Pélécyopode).

Branchie : organe respiratoire typiquement formé de deux lames branchiales aplaties suspendues à un axe dorsal, simples ou se repliant sur elles-mêmes, constituant alors chacune deux feuillets. Chaque feuillet est composé de nombreux filaments ciliés parallèles, réunis les uns aux autres par des jonctions plus ou moins complexes. Quatre types principaux de branchies sont connues : protobranche, filibranche, eulamelibranche, septibranche.

Byssus : faisceau de filaments sécrété par le pied et par lequel un bivalve peut se fixer.

Calcite : minéral dimorphe de l'aragonite composé de carbonate de calcium cristallisant dans le système quadratique.

Cavité palléale : cavité créée entre le manteau et le corps des mollusques lorsque le manteau, une extension de la paroi du corps, sécrète une coquille.

Cavité péricardique : espace qui entoure le coeur.

Chambre suprabranchiale : chambre allongée située à la base de chaque hémibranchie.

Charnière : zone dorsale servant à l'articulation de la coquille. Ensemble des dents cardinales et latérales.

Cilié : bordé de cils.

Commisure : ligne de jonction des deux valves.

Conchyoline : matière organique de la coquille des mollusques.

Coquille : enveloppe dure, calcaire, constituant le squelette externe de la plupart des mollusques (synonyme : test).

Couche lamellaire : la couche lamellaire, ou interne, ou nacrée, est formée de lamelles parallèles composées alternativement d'aragonite et de conchyoline.

Couche prismatique : la couche prismatique ou moyenne (qui est la couche externe chez les fossiles) est formée de prismes de calcite.

Crochet : zone de départ de la croissance d'une valve.

Cténidie : terme désignant les branchies des mollusques, qui ont souvent des fonctions supplémentaires à celle de la respiration.

Dent : saillie de la charnière d'une valve, venant s'emboîter dans une fossette de l'autre valve.

Dent cardinale : dent de la charnière située à proximité du crochet.

Dent latérale : dent de la charnière située en arrière des dents cardinales et plus ou moins éloignée du crochet.

Dépositivore : se nourrissant de particules déposées sur le substrat.

Dorsal : chez les bivalves, le bord dorsal est celui où se trouve le sommet de la charnière.

Dulcicole : se dit des espèces animales et végétales qui vivent exclusivement ou principalement en eau douce, par opposition aux espèces marines.

Edentule : dépourvu de dents.

Endogène : qualifie un phénomène ou une substance qui prend naissance à l'intérieur d'un corps, qui est dû à une cause interne, par opposition à exogène.

Empreinte musculaire : trace correspondant à la zone de fixation d'un muscle à l'intérieur de la coquille.

Equilatérale : se dit d'une valve dont la croissance est symétrique de part et d'autre du crochet.

Equivalve : se dit d'une coquille dont les deux valves sont symétriques l'une par rapport à l'autre.

Eulamellibranches : de eu- = vrai, lamell- = lamelle et -branch = branchies. Les branchies de ces bivalves forment de véritables lamelles repliées en deux feuillets et reliées par des tissus. Les coques, les praires, les palourdes, les tellines, les benitiers, les couteaux en font partis. C'est en eau douce que les mulettes sont trouvées.

Eutrophe : se dit des eaux riches en matières nutritives. Un lac eutrophe est un lac relativement peu profond, aux bords plats et recouverts d'une large ceinture de végétation aquatique, aux fonds couverts d'une vase riche en matières organiques et facilement putrescible.

Eutrophisation : enrichissement de l'eau, qu'elle soit douce ou saline, par des nutriments, en particulier par des composés d'azote et de phosphore, qui accélèrent la croissance d'algues et des formes plus développées de la vie végétale.

Exogène : désigne ce qui vient de l'extérieur, ce qui a son origine en dehors de l'objet, de l'organisme, de l'ensemble ou du système étudié, par opposition à endogène.

Filibranche : de fil- = filament et -branch = branchies. Leurs filaments branchiaux sont reliés entre eux par des fils raides. Des formes très variables sont présentes dans ce groupe. L'intérieur de la coquille est généralement recouverte d'une couche de nacre. Ce sont les huitres, moules, coquilles saint-jacques, ils vivent fixés et ils peuvent nager en claquant leurs valves.

Glochidies : au stade larvaire, les moules d'eau douce indigènes sont appelées des glochidies. Celles-ci sont libérées par la moule femelle et s'accrochent aux branchies ou aux nageoires des poissons, où elles se développent jusqu'à ce qu'elles puissent survivre par leurs propres moyens.

Glochidium : traduction anglaise de Glochidies.

Hémibranchie : branchie avec une seule série des filaments. Moitié d'une branchie normale.

Hépatopancréas : glande digestive chez les mollusques.

Hôte : espèce de poisson sélectionnée par les glochidies pour s'attacher, il leur fournit protection et nourriture durant les début de la croissance. Il permet aussi la dispersion des glochidies.

Incréments : un incrément est une bande de croissance visible sur le pourtour de la coquille. Il est formé annuellement.

Inéquilatérale : Se dit d'une valve dont la croissance est dissymétrique de part et d'autre du crochet.

Inéquivalve : se dit d'une coquille dont les deux valves sont dissymétriques l'une par rapport à l'autre.

Juveniles : animaux d'âge moindre que l'âge de la reproduction, et se distinguant des adultes par des caractères externes.

Lamelles postérieures : synonyme de dents latérales.

Lamellibranche : synonyme de Bivalve, qui a des branchies composée de lamelles.

Ligament : structure dorsale cornée réunissant les deux valves d'une coquille et tendant à les maintenir en position ouverte.

Lignes de croissances : lignes formées annuellement lors de l'arrêt hivernal de croissance et séparant les incréments de croissance (voir anneaux de croissance).

Ligne palléale : empreinte laissée sur la face interne de la coquille par les muscles marginaux de lobes du manteau.

Manteau : repli tégumentaire du corps, constitué de deux lobes latéraux ; sécrète par sa face interne la coquille à laquelle il adhère étroitement au niveau de la ligne palléale.

Marsupium : poche incubatrice des glochiceries située dans les branchies.

Masse viscérale : c'est l'ensemble de l'appareil digestif.

Microphage : qui se nourrit d'aliments de taille inférieure au diamètre buccal (algues microscopiques, animaux unicellulaires, petit zooplancton, particules organiques ou minérales)

Mollusque : animal au corps mou non segmenté, souvent pourvu d'une coquille calcaire.

Moule d'eau douce : nom donné aux bivalves vivant en eau douce.

Mucus : substance fluide ou légèrement solide, de consistance visqueuse, d'aspect translucide, sécrétée par les glandes muqueuses et par les cellules caliciformes ou cellules glandulaires.

Muscle Adducteur : muscle réunissant les deux valves d'une coquille et tendant à les maintenir fermées par contraction, contre l'action d'ouverture due au ligament.

Muscle Rétracteur : muscle utilisé pour rétracter le pied.

Nacre : la nacre est un dépôt calcaire lisse produit par le bivalve. Elle recouvre l'intérieur de

sa coquille pour ne pas se blesser.

Nymphe : étroite plate-forme ou ride s'étendant chez certaines formes en arrière du crochet le long du bord dorsal de chaque valve et servant à l'insertion du ligament externe.

Oligotrophe : qualificatif se rapportant à une masse d'eau pauvre en matières nutritives et contenant de nombreuses espèces d'organismes aquatiques, chacune d'elles étant représentée en nombre relativement faible.

Otolite : le mot *otolite* ou *otolithe* signifie "pierre d'oreille". C'est une pierre calcifiée qui permet au poisson qui en possède de se situer dans son milieu. Il est souvent employé pour déterminer l'âge du poisson.

Palléal : qui se rapporte au manteau.

Palpe : appendice sensoriel ou nutritif.

Pédieux : qui se rapporte au pied.

Péριοstracum : couche de substance protéique (conchyoline) recouvrant extérieurement la coquille.

Pied : organe musculueux extensible et mobile, servant à la locomotion ou permettant la fixation au substrat par l'intermédiaire de filaments byssus élastiques.

Plateau cardinal : extension interne de la marge dorsale de la coquille supportant les dents et fossettes de la charnière, et développée à chaque valve dans un plan sensiblement parallèle au plan de jonction des valves.

Polymorphe : qui peut prendre plusieurs formes.

Pore : canal traversant la coquille et permettant au liquide cavitaire de circuler vers des organes extérieurs.

Postérieur : situé à l'arrière de la coquille, voir antérieur.

Protobranchie : de proto- = premier et -branch = branchies. Ce sont les bivalves les plus primitifs, les branchies qui sont de simples filaments, n'interviennent pas dans la nutrition. Les nucules font parti de ce groupe.

Radula : organe caractéristique des mollusques, situé dans la cavité bucale, servant à la nutrition en agissant à la façon d'une râpe et constitué d'une languette cartilagineuse garnie de rangées de dents différenciées, parfois très nombreuses et spécifiques à chaque espèce.

Sculpture (marquage de croissance) : éléments en relief se développant à la surface externe

de la coquille des bivalves ; il s'y superpose des marques concentriques de croissance qui correspondent à diverses positions de la périphérie de la coquille au cours de la croissance.

Septibranche : de sept(um)- = cloison et -branch = branchies. Les branchies de ces bivalves sont séparés de la cavité palléale par une cloison (le septum). Ce groupe réunit des espèces qui vivent à grandes profondeurs.

Sinus palléal : indentation de la ligne palléale correspondant à la présence de siphons à l'intérieur de la coquille.

Siphon inhalant : qualifie un siphon permettant de faire pénétrer l'eau dans la cavité palléale.

Siphon exhalant : qualifie un siphon servant à expulser l'eau de la cavité palléale

Sous-espèce : subdivision de l'espèce dont la population présente un ensemble de caractères héréditaires en commun. Toutes les sous-espèces appartenant à la même espèce sont interfécondes. Si la reproduction ne peut être expérimentée pour aboutir à la définition biologique, la distinction entre espèce et sous-espèce basée uniquement sur des critères morphologiques, physiologiques, éthologiques et géographiques peut s'avérer discutable.

Suspensivore : qui mange des particules en suspension.

Symétrie bilatérale : bivalves qui peuvent être divisés en deux moitiés dans le plan antéro-postérieur et dorso-ventral, dont chaque moitié est plus ou moins identique à l'autre.

Test : synonyme de coquille.

Umbo : synonyme de crochet (ou sommet).

Umbonal : qui se rapporte au crochet (ou "umbo").

Valve : valva en Latin, qui signifie battant de porte ou de fenêtre. Employé d'abord pour désigner les deux pièces d'une coquille bivalve, ce mot a ensuite été étendu, sans qu'il y ait similitude, à toute pièce solide qui revêt le corps d'un mollusque, d'où sont venues les dénominations d'univalve, bivalve, multivalve données aux coquilles à une, deux ou plusieurs pièces. Elles servent en général de caractères pour distinguer les groupes.

Ventral : bord opposé au bord dorsal.

Sites Web de référence : [132], [134], [141], [147], [153], [154], [155], [156], [157], [158], [160], [161], [162].

A.2 Termes statistiques

Aléatoire : une épreuve est dite aléatoire si, répétée dans des conditions identiques, elle donne des résultats variables.

Analyse de Fourier : analyse permettant d'associer un spectre en fréquence à un signal donné.

Analyse en ondelettes : l'analyse en ondelettes est une transformation permettant l'étude d'un signal aussi bien au niveau temporel qu'au niveau fréquentiel.

Analyse multirésolution ou multiscalaire : l'analyse multirésolution ou multiscalaire analyse un signal à différentes fréquences avec des résolutions différentes.

Autocorrélation : coefficient de corrélation calculé pour deux éléments successifs de données dans une série temporelle.

Autocovariance : covariance calculée pour deux éléments de données successifs dans une série temporelle.

BACON (*Blocked Adaptive Computationally-Efficient Outlier Nominator*) : programme robuste de détection des outliers et des points leviers.

Bruit blanc : signal dont la densité spectrale est identique sur toutes les fréquences.

Caractéristique : propriété servant à différencier les individus d'une population donnée. La différenciation entre individus peut être soit qualitative, soit quantitative.

Classification : représentation d'une population donnée organisée en catégories homogènes.

Coefficient de détermination : permet de déterminer dans quelle mesure la variabilité d'une variable donnée dépend de sa relation avec une autre variable donnée. Pour calculer le coefficient, la valeur de la corrélation linéaire, r , est élevée au carré.

Coefficient de variation : mesure de la dispersion calculée en divisant l'écart-type d'une distribution par sa moyenne.

Colinéarité ou multicollinéarité : dépendance linéaire élevée entre les variables.

Corrélation : il s'agit quasiment toujours de la corrélation linéaire qui mesure le degré de relation linéaire entre deux variables aléatoires. C'est un coefficient sans dimension compris entre -1 et $+1$.

Corrélation linéaire : détermine dans quelle mesure des points de données correspondent à une ligne droite. Quand tous les points se trouvent sur la ligne, la corrélation est dite parfaite. Quand les points sont dispersés dans tout le graphique, il n'y a pas de corrélation.

Corrélation négative : dans une corrélation négative, les deux variables tendent à aller dans des directions opposées. A mesure qu'une variable augmente, l'autre diminue. Il s'agit alors d'une relation inverse.

Corrélation positive : dans une corrélation positive, les deux variables tendent à aller dans la même direction. Lorsqu'une variable augmente, l'autre aussi augmente.

Courbe ROC : les courbes ROC (*Receiver Operating Characteristic*) permettent d'étudier les variations de la spécificité et de la sensibilité d'un test pour différentes valeurs du seuil de discrimination. Pour construire la courbe, la variable '1-spécificité' est portée par l'axe des abscisses, cette variable est égale à l'effectif de faux positifs parmi les négatives. L'axe des ordonnées porte la sensibilité, égale à l'effectif de vrais positifs parmi les positifs.

Covariable : dans un modèle, une covariable est une variable qui joue un rôle explicatif, sa variation n'est pas étudiée en tant que telle mais comme éventuel facteur à l'origine de la variation des variables principales, sujet de l'investigation.

Covariance : la covariance entre deux variables est la mesure de l'interdépendance entre deux variables.

Densité de probabilité : une densité de probabilité est une fonction positive d'intégrale 1 permettant de calculer les probabilités associées à une variable aléatoire.

Densité spectrale : transformée de Fourier de la fonction d'autocorrélation.

Dérivée : la dérivée en un point d'une courbe exprime la tendance de la courbe en ce point : croissante, décroissante, et à quel rythme. C'est un indicateur de la vitesse de variation de cette courbe. La dérivée est la valeur de la pente de la tangente en un point d'une courbe. Dans le cas d'une fonction à plusieurs variables, les dérivées par rapport à chacune des variables sont appelées dérivées partielles.

Dispersion : décrit dans quelle mesure les observations divergent autour de la tendance centrale.

Données les données sont des mesures (plus ou moins exactes) de variables du modèle ; souvent appelées d'observations.

Echantillon : l'ensemble des individus effectivement observés et correspondant dans la majorité des cas à une fraction de la population.

Espérance mathématique : c'est une des valeurs centrales d'une distribution de probabilité, analogue au centre de gravité en mécanique. Elle est généralement estimée par la moyenne ou la médiane d'un échantillon.

Estimation : en statistique une estimation (estimateur) est une fonction d'observations (modélisées par des variables aléatoires) qui tente d'approcher la valeur inconnue d'un paramètre du modèle. Par exemple la moyenne d'un échantillon est une estimation classique de l'espérance mathématique des variables aléatoires associées à chaque observation.

Ecart-type : racine carrée de la variance, l'écart-type mesure l'étalement ou la dispersion par rapport à la moyenne d'un ensemble de données. C'est la mesure de l'étalement la plus utilisée.

Empan : c'est la différence entre le nombre le plus élevé et le nombre le plus bas d'un ensemble de données.

Equation de régression : équation qui permet de prévoir une variable inconnue en utilisant la valeur donnée d'une ou de plusieurs autres variables. Par exemple, l'équation $Y = a + bX$ donne la valeur estimative de Y , si la valeur de X est connue. (Voir aussi régression et modèle de régression).

Erreur : en matière de statistiques, le terme "erreur" est un terme général qui désigne la différence entre la valeur observée (mesurée) d'une quantité et sa valeur "vraie" (mais en général inconnue) et n'a pas la connotation péjorative de faute ou d'erreur d'étourderie.

Erreur aléatoire : erreurs imprévisibles dans une estimation. Ces erreurs ont tendance à s'annuler dans un grand échantillon, contrairement aux erreurs systématiques qui vont toutes dans la même direction.

Fonction indicatrice : la fonction indicatrice d'un chiffre a est définie par la fonction qui vaut 1 en a et 0 partout ailleurs.

Fréquence : la fréquence est le nombre de fois qu'un phénomène périodique se reproduit pendant une durée déterminée. C'est l'inverse de la période

Histogramme : représentation visuelle de la densité des données.

Holistique : désigne la manière de considérer globalement une totalité au lieu de la considérer comme un assemblage de parties.

Indépendance : deux variables aléatoires sont dites indépendantes lorsque la connaissance de la valeur de l'une n'apporte aucune information sur la valeur de l'autre. Mathématiquement, l'indépendance se caractérise par le fait que la distribution conjointe est égale au produit des distributions.

Indépendant et identiquement distribué (iid) : se dit d'un échantillon provenant d'une même variable et tiré indépendamment.

Interactions : se produit quand l'effet d'un facteur sur une réponse dépend du niveau d'un (ou de plusieurs) autre(s) facteur(s).

Interclasse : entre classes.

Intervalle de confiance : un intervalle de confiance (d'un paramètre) est un intervalle aléatoire (construit à partir des données) qui contient la vraie valeur du paramètre avec une probabilité contrôlée (en général noté α).

Intervalle interquartile : il mesure la dispersion d'un échantillon en donnant l'intervalle correspondant à 50% des observations les plus au centre de la distribution.

Intraclasse : a l'intérieur de la classe.

Landmarks : point de repère permettant d'étudier la forme d'un objet.

Loi de Bernoulli : X suit une loi de Bernoulli de paramètre p , noté $X \sim B(n, p)$ si :

- $\Omega = \{0, 1\}$
- $P(X = 1) = p$ et $P(X = 0) = 1 - p$

X admet alors une espérance $E(X) = p$ et une variance $V(X) = p(1 - p)$. Par exemple, dans une épreuve aléatoire dont la probabilité d'un succès est p . Si X est la variable aléatoire qui vaut 1 s'il y a succès, 0 sinon, alors X suit une loi de Bernoulli de paramètre p .

Loi normale : X suit la loi normale de paramètres μ , et $\sigma > 0$, ce qui est noté $X \sim N(\mu, \sigma^2)$, si elle est absolument continue, et admet pour densité : $f(x) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}\right)$. X admet alors une espérance $E(X) = \mu$ et une variance $V(X) = \sigma^2$.

Modèle de régression : modèle statistique utilisé pour décrire la relation entre une variable dépendante et une ou plusieurs variables indépendantes. Ces modèles présentent des formes et des degrés de complexité très divers. (Voir aussi régression et équation de régression).

Modèle déterministe : modèle dans le lequel il y a une correspondance unique entre les variables explicatives et la variable expliquée.

Modèle linéaire : une variable y est dite reliée linéairement aux (ou est une fonction linéaire des) variables x_1, x_2, \dots si y peut être exprimé par la formule $y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + \dots$ où les termes b sont des nombres constants.

Modèle non-linéaire : un modèle est dit non-linéaire si la relation entre ses entrées et sorties est non linéaire. (Voir modèle linéaire).

Moyenne : mesure la plus courante de la tendance centrale, la moyenne est la moyenne arithmétique d'un ensemble de nombres.

Observations : données recueillies pour une variable quelconque.

Odd-ratio : en régression logistique, une transformation de la variable dépendante est effectuée afin de se retrouver avec un variable comprise entre 0 et 1. L'*odd-ratio* mesure l'évolution du rapport des chances d'apparition de l'événement $Y = 1$ contre $Y = 0$ lorsque X passe de x à $x + 1$.

Ondelettes : fonction utilisée dans l'analyse en ondelettes. Le terme ondelette signifie petite onde. La "petitesse" en question se réfère à la condition selon laquelle cette fonction est de dimension finie. Le terme "onde" est une référence à la condition selon laquelle cette fonction est oscillante.

Orthogonalité : deux vecteurs sont orthogonaux si leur produit scalaire est nul.

Outlier : c'est une observation située "loin" du reste des données.

Paramètre : grandeur mesurable permettant d'exprimer en abrégé les caractéristiques d'un ensemble statistique

Période : un phénomène périodique est un processus qui se répète identique à lui-même après un intervalle de temps appelé période.

Point levier : en régression, c'est un point influent dans l'espace des X , qui doit toujours être traité séparément. Il peut apporter beaucoup d'information au modèle ou bien le détériorer.

Population : ensemble des unités visées par les résultats de l'enquête (les unités en question sont ici des bivalves).

Prédicteurs : en régression, ensemble des variables indépendantes, c'est-à-dire, ensemble des X .

Probabilité : une probabilité est un nombre réel dans l'échelle de 0 à 1 associé à un événement aléatoire.

Procrustes : méthode permettant d'analyser la forme d'objets à partir de points homologues.

Produit scalaire : en géométrie vectorielle, le produit scalaire est une structure algébrique supplémentaire donnée à un espace vectoriel. Elle permet de retrouver les notions de la géométrie euclidienne traditionnelle : longueurs, angles, orthogonalité en dimension deux et trois, mais aussi de les étendre à des espaces vectoriels réels de toute dimension, et parfois aux espaces vectoriels complexes.

Qualitatif : qui n'est pas exprimable sous forme numérique.

Quantitatif : qui peut être exprimé de façon numérique.

Régression : méthode statistique par laquelle il est possible de prévoir la valeur d'une ca-

ractéristique en étudiant sa relation avec une ou plusieurs autres caractéristiques. Cette relation s'exprime au moyen d'une équation de régression. (Voir aussi modèle de régression).

Régression linéaire : une régression linéaire fournit un moyen d'ajuster une ligne droite à un ensemble de points de données observées, en tenant compte des effets de la variabilité des observations.

Résidus : pour une valeur observée dont le comportement est modélisé par un modèle statistique, le résidu est la différence entre la valeur observée et la valeur prévue par le modèle, par exemple par régression linéaire. Le résidu est donc le composant d'une observation qui ne peut pas être expliqué par le modèle.

Robuste : qui n'est pas affecté par les valeurs aberrantes.

Score : résultat obtenu par un individu dans une analyse discriminante. En fonction du score, un individu est classé dans une classe ou dans une autre.

Sensitivité : taux de détection, c'est à dire taux de vrai positif dans une analyse discriminante.

Série temporelle : une série temporelle est une série de valeurs qui sont affectées par des processus aléatoires et qui sont observées à des points temporels successifs (mais généralement équidistants).

Signal : un signal est une série temporelle à valeur réelle et indicée par des entiers.

Signal aléatoire : un signal aléatoire est un signal qui varie aléatoirement en fonction du temps.

Spécificité : taux de vrai négatifs dans une analyse discriminante. 1-spécificité est le taux de faux positifs.

Statistique : une statistique est une fonction de variables aléatoires d'échantillon.

Stochastique : synonyme d'aléatoire.

Test d'hypothèse : pratiquer un test d'hypothèse, c'est répondre statistiquement (à partir de données) à une question relative aux paramètres du modèle associé aux données, tout en contrôlant la probabilité de mal répondre.

Transformée de Fourier : la transformée de Fourier analyse le "contenu fréquentiel" d'un signal.

Valeurs aberrantes : dans un ensemble de données, ce sont les valeurs si éloignées des autres valeurs d'une distribution que leur présence ne saurait être attribuée aux seules probabilités.

Valeur propre : la valeur λ est appelée valeur propre de la matrice M s'il existe un vecteur

X non nul tel que $MX = \lambda X$. X est alors appelé vecteur propre associée à la valeur propre λ .

Variable : caractéristique susceptible de prendre plusieurs des valeurs d'un ensemble auquel une mesure numérique peut être appliquée (exemple : âge, poids).

Variable aléatoire : toute mesure d'une grandeur dont les valeurs dépendent du hasard est dite variable aléatoire. Une variable aléatoire qui ne peut prendre que des valeurs isolées est dite "discrète". Une variable aléatoire pouvant prendre n'importe quelle valeur dans un intervalle fini ou infini est dite "continue".

Variance : mesure de l'étalement équivalant au carré moyen de l'écart de chaque nombre par rapport à la moyenne d'un ensemble de données.

Vecteur : segment de droite orienté et représenté par les coordonnées de ses deux extrémités

Vecteur propre : voir valeur propre. Les vecteurs propres sont orthogonaux deux à deux.

Vraisemblance : étant donné un échantillon observé (x_1, \dots, x_n) et une loi de probabilité P_θ , la vraisemblance quantifie la probabilité que les observations proviennent effectivement d'un échantillon (théorique) de la loi P_θ .

Sites Web de référence : [175], [179], [180], [181], [182], [183], [184] [185], [186].

Annexe B

Collecte des données



FIG. B.1 – Balance utilisée pour la mesure des volumes, récipient utilisé pour la mesure des volumes et procédure de mesure des volumes.

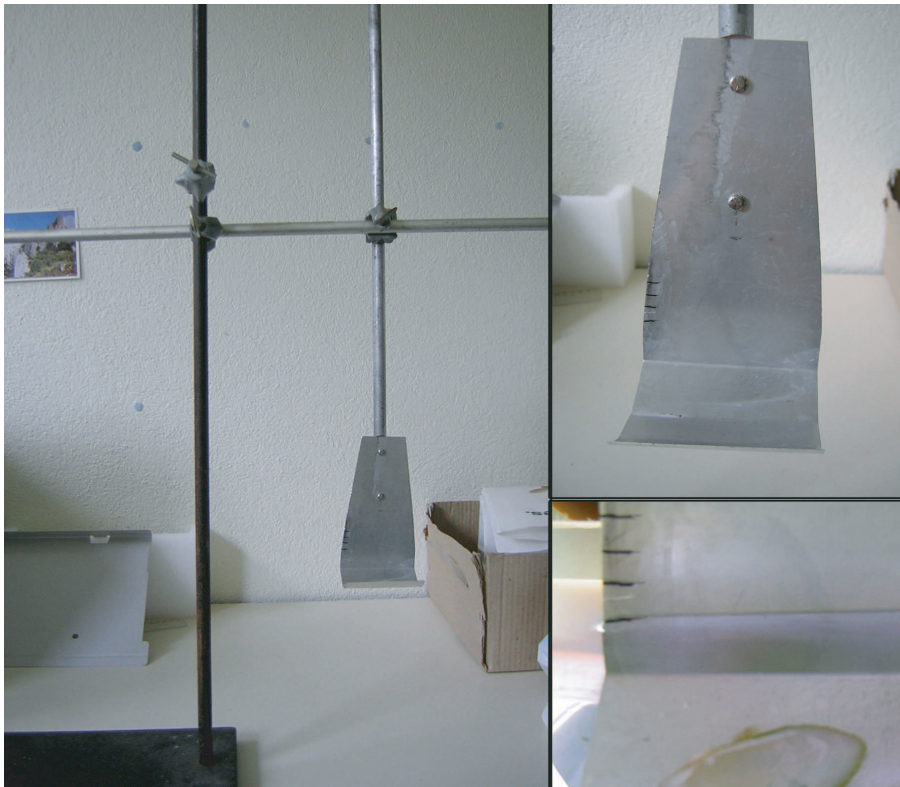


FIG. B.2 – Potence utilisée pour la mesure des volumes, cuillère sur laquelle sont posées les coquilles pour la mesure des volumes et cuillère plongée dans le liquide avec une coquille à l'intérieur.

Annexe C

Résultats des analyses statistiques

Les annexes correspondantes à cette partie se trouvent sur le DVD joint au manuscrit.

Bibliographie

- [1] Addison P.S. (2002), *The Illustrated Wavelet Transform Handbook*, Institute of Physics Publishing, Bristol, 353pp.
- [2] Anthony J.L., Kesler D.H., Downing W.L. and Downing J.A. (2001), *Length-specific growth rates in freshwater mussels (Bivalvia : Unionidae) : Extreme Longevity or Generalized Growth Cessation ?*, *Freshwater Biol.* 46, 1349-1359.
- [3] Arter H.E. (1989), *Effect of eutrophication on species composition and growth of freshwater mussels (Mollusca, Unionidae) in Lake Hallwil (Aargau, Switzerland)*, *Aquatic Sciences*, 51, 87-99.
- [4] Bach P. and Chauvelon P. (1994), *Relation entre la densité des microstries et le rayon de l'otolithe pour un schéma de croissance de von Bertalanffy*, *Aquat. Living Resour.*, 7, 53-55.
- [5] Bargetzi J.P. (1960) *Application de méthodes d'analyse biochimique à un problème taxonomique : Les Corégonés du lac de Neuchâtel*, PhD thesis, Université de Neuchâtel.
- [6] Bauer G. (2001), *Framework and driving forces for the evolution of Naid life histories* in Bauer G., Wachtler K. eds, *Ecological studies : Ecology and evolution of the freshwater mussels unionida*, vol. 145, Berlin : Springer-Verlag, 233-255.
- [7] Bayed A. (1998), *Variabilité de la croissance de Donax trunculus sur le littoral marocain*, In Leonart J. (ed.), *Dynamique des populations marines = Marine populations dynamics*, Zaragoza : CIHEAM-IAMZ, 1998. p. 11-23 : 2 ill. 9 graphs. 3 tables. 19 ref. (Cahiers Options Méditerranéennes; v. 35), Deuxième Réunion du Groupe de Travail DYNPOP, 1996/10/02-05, Genova (Italy).
- [8] Berry W.B.N. and Barker R.M. (1975), *Growth increments in fossil and modern bivalves*, in G.D. Rosenberg, S.K. Runcorn, ed., *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, 9-25, John Wiley & Sons, Ltd., London.
- [9] Billor N., Hadi A. S. and Velleman P. F. (2000), *BACON : Blocked Adaptive Computationally-Efficient Outlier Nominators*, *Computational Statistics and Data Analysis*, 34, 279-298.
- [10] Boogaart K.G. v.d., Tolosana-Delgado R. (2005), *Analysing shapes as compositions of distances*, *Proceedings of CoDaWork'05*, October 2005, Girona.
- [11] Bookstein F. (1991), *Morphometric tools for landmarks data ; geometry and biology*, Cambridge University Press, Cambridge, 55-87.
- [12] Brown C.J.D, Buick C. and Gleissner B. (1938), *The Size of Certain Naiades from Western Lake Erie in Relation to Shoal Exposure*, *American Midland Naturalist*, 19,3,682-701.
- [13] Buick D. (2004), *Clam diet*, *Science*, vol.306, 605.
- [14] Buick D.P. and Ivany L.C. (2004), *100 years in the dark : Extreme longevity of Eocene bivalves from Antarctica*, *Geology*, 32, 10, 921-924.
- [15] Campana S.E. and Thorrold S.R. (2001), *Otoliths, increments, and elements : keys to a comprehensive understanding of fish populations ?* *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58, 30-38.
- [16] Carter J.G., Barrera E. and Tevesz M.J.S. (1998), *Thermal potentiation and mineralogical evolution in the bivalvia (Mollusca)*, *Journal of the Paleontology*.
- [17] Cavalcanti M.J., Monteiro L.R. and Lopes P.R.D. (1999), *Landmark-based morphometric analysis in selected species of serranid fishes (Perciformes : Teleostei)*, *Zoological Studies*, 38(3), 287-294.

- [18] Cerrato R.M., Wallace H.V.E and Lightfoot K.G (1991), *Tidal and Seasonal Patterns in the Chondrophore of the Soft-Shell Clam Mya arenaria*, Biol. Bull., 181, 307-311.
- [19] Chatterjee S. and Hadi A. S. (1988), *Sensitivity Analysis in Linear Regression*, New York : John Wiley & Sons.
- [20] Checa A. (2000), *A new model for periostracum and shell formation in Unionidae (Bivalvia, Mollusca)*, Tissue & Cell, 32 (5), 405-416.
- [21] Checa A.G. and Rodriguez-Navarro A. (2001), *Geometrical and crystallographic constraints determine the self-organization of shell microstructures in Unionidae (Bivalvia : Mollusca)*, Proc. R. Soc. Lond., 268, 771-778.
- [22] Checa A.G., Rodriguez-Navarro A. and Esteban-Delgado F.J. (2005), *The nature and formation of calcitic columnar prismatic shell layers in pteriomorphian bivalves*, Biomaterials, 26, 6404-6414.
- [23] Clark G. R. II (1975), *Periodic growth and biological rhythms in experimentally grown bivalves*, in G.D. Rosenberg, S.K. Runcorn, ed., *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, 103-117, John Wiley & Sons, Ltd., London.
- [24] Clausen C.D. (1974), *An evaluation of the use of growth lines in geochronology, geophysics and paleoecology*, Origins 1(2), 58-66.
- [25] Cook R. (1977), *Detection of influential observations in linear regression*, Technometrics, 19, 15-18.
- [26] Demaeyer J., Bebronne M. et Forthomme S. (2002 - 2003), *Les Ondelettes*, Printemps des Sciences de L'U.L.B. <http://homepages.ulb.ac.be/mbebronn/rapport-ondelette.pdf>
- [27] Diou A., Dumont C., Lligant O., Toubin M., Truchetet F., Verrecchia E.P. and Abidi M.A. (1999), *Multiscale Analysis of range image : its use for growth increment characterization*, Opt. Eng., 38 (12), 2016-2021.
- [28] Dodge Y. (1999a), *Analyse de Régression Appliquée*, en collaboration avec V. Rousson, Dunod, Paris.
- [29] Dodge Y. (1999b), *Premiers pas en statistique*, Springer-Verlag, France.
- [30] Dodge Y. (2004), *Statistique. Dictionnaire encyclopédique*, Springer-Verlag, France, Paris.
- [31] Dolman J. (1975), *A technique for the extraction of environmental and geophysical information from growth records in invertebrates and stromatolites*, in G.D. Rosenberg, S.K. Runcorn, ed., *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, 191-221, John Wiley & Sons, Ltd., London.
- [32] Dommergues C.H., Dommergues J.L. and Verrecchia E.P. (2007), *Discrete cosine transform as a new Fourier-type method for morphometric analysis of open contours*, Mathematical Geology, 39, 749-763.
- [33] Dommergues E., Dommergues J.L., Magniez F., Neige P. and Verrecchia E.P. (2003), *Geometric Measurement Analysis Versus Fourier Series Analysis for Shape Characterisation Using the Gastropod Shell (Trivia) as an exemple*, Math. Geol., 35 (7), 887-894.
- [34] Downing W.L., Shostell J. and Downing J.A. (1992), *Non annual external annuli in the freshwater mussels Anodonta grandis grandis and Lamprolaima radiata siliquoides*, Freshwater Biology, 28, 309-317.
- [35] Dunca E. and Mutvei H. (2001), *Comparison of microgrowth pattern in Margaritifera margaritifera shells from south and north Sweden*, American Malacological Bulletin, 16, 239-250.
- [36] Dunca E., Schöne B.R. and Mutvei H. (2005), *Freshwater bivalves tell of past climates : But how clearly do shells from polluted rivers speak ?*, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 228, 43-57.
- [37] Evans J.W. (1975), *Growth and micromorphology of two bivalves exhibiting non-daily growth lines*, in G.D. Rosenberg, S.K. Runcorn, ed., *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, 119-134, John Wiley & Sons, Ltd., London.
- [38] Ford E. (1933), *An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years form 1924-1933*, Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 19, 305-384
- [39] Garcia A., Truchetet F., Lligant O., Dumont C., Verrecchia E.P. and Abidi M.A. (1998), *Multiscale Analysis of 3D Surface Image : Application to Clam Shell Characterization*, Three dimensional Image Capture and Applications, SPIE, EI'98, San Jose, vol. 3313, 126-133.

- [40] Gaspar M.B., Santos M.N., Vasconcelos P. and Monteiro C.C. (2002), *Shell morphometric relationships of the most common bivalve species (Mollusca : Bivalvia) of the Algarve coast (southern Portugal)*, Hydrobiologia, 477, 73-80.
- [41] Germain L. (1930), *Faune de France. Mollusques terrestres fluviatiles*, 2 Vols., Lechevalier, Paris.
- [42] Gilbert S.F. (1991), *Developmental Biology*, Third Edition, Sinauer Associates, Sunderland, 718-727.
- [43] Gilbert S.F. (2000), *Developmental Biology, 6th ed.*, Sunderland, Massachusetts : Sinauer Associates, Inc.
- [44] Gimin R., Mohan R., Thinh L.V. and Griffiths A.D. (2004), *The relation of shell dimensions and shell volume to live weight and soft tissue weight in the mangrove clam, Polymesoda erosa (Solander, 1786) from northern Australia*, NAGA, Worldfish Center Quarterly, 27, 3 et 4, 32-35.
- [45] Glöer P. and Meier-Brook C. (1994), *Susswassermollusken. Ein Bestimmungsschlüssel für die Bundesrepublik Deutschland*, Hamburg : Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, 136 pages.
- [46] Goodwin D.H., Flessa K.W., Schöne B.R. and Dettman D.L. (2001), *Cross-calibration of daily growth increments, stable isotope variation, and temperature in the gulf of California bivalve mollusk Chione cortezi : implications for paleoenvironmental analysis*, Palaios, 16, 387-398.
- [47] Grossmann A. et Torrèsani B., *Les ondelettes*, Centre de Physique Théorique et Laboratoire d'Analyse, Topologie et Probabilités, Marseille, France. <http://www.cmi.univ-mrs.fr/~torresan/universalis/ondel.html>
- [48] Hadi A.S. (1992), *Identifying multiple outliers in multivariate data*, Journal of the Royal Statistical Society, serie B, 54, 761-771.
- [49] Hall C.A. Jr. (1975), *Latitudinal variation in shell growth patterns of bivalve molluscs : Implications and problems*, in G.D. Rosenberg, S.K. Runcorn, ed., Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation, 163-175, John Wiley & Sons, Ltd., London.
- [50] Hammer O. (2002), *Morphometrics - brief notes*, Paläontologisches Institut und Museum, Zürich. <http://folk.uio.no/ohammer/past/morphometry.pdf>
- [51] Hewitt R.A. and Dale J.E. (1984), *Growth Increments of Modern Mya Truncata L. from the Canadian Arctic, Greenland, and Scotland*, in Current Research, Part B, Geological Survey of Canada, Paper 84-1B, 179-186.
- [52] Hocwald S. (2001), *Plasticity of Life -History Traits in Unio Crassus*, Ecological Studies, Vol. 145. G. Bauer and K. Wächler (eds) Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- [53] Hossucu B. and Cakir D.T. (2003), *Some Parameters about Population Biology of the Common Pandora (Pagellus erythrinus L., 1758)(Sparidae) in the Edremit Bay (Turkey)*, E.U. Journal of Fisheries & Aquatic Sciences, 20(3-4), 329-336.
- [54] Jones D.S. (1983), *Sclerochronology : Reading the Record of the Molluscan Shell*, American Scientist, 71.
- [55] Jones D.S. (1989), *Growth rings and longevity in bivalves*, American Conchologist, 17, 1, 12-13.
- [56] Jones D.S., Williams D.F. and Romanek C.S. (1986), *Life History of Symbiont-Bearing Giant Clams from Stable Isotope Profiles*, Sciences, 231, 46-48.
- [57] Kaandorp R.J.G., Vonhoff H.B., Del Busto C., Wesselingh F.P., Ganssen G.M., Marmól A.E., Romeo Pittman L. and van Hinte J.E. (2003), *Seasonal stable isotope variations of the modern Amazonian freshwater bivalve Anodontites trapesialis*, Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology, 194, 339-354.
- [58] Kaandorp R.J.G., Vonhoff H.B., Wesselingh F.P., Romeo Pittman L., Kroon D. and van Hinte J.E. (2005), *Seasonal Amazonian rainfall variation in the Niocene climate Optimum*, Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology, 221, 1-6.
- [59] Khaironizam M.Z. and Norma-Rashid Y. (2002), *Length-weight relationship of Medskippers (Gobiidae : Oxudercinae) in the coastal areas of Selangor, Malaysia*, Naga, Worldfish Center Quarterly, 25, 3 and 4.
- [60] Koike H. (1980), *Microstructure of the Growth Increment in the Shell of Meretrix lusoria*, in The Mechanisms of Bio-mineralization in Animals and Plants, 93-98.
- [61] Labti (2000) Logiciel "Laboratoire de Traitement d'Images" v. 7.5. IUT Le Creusot, France.

- [62] Lambert P. (1999), *La sédimentation dans le Lac de Neuchâtel (Suisse) : Processus actuels et reconstruction paléoenvironnementale de 1500BP à nos jours*, Thesis of the Faculty of Science of the University of Neuchâtel; Institute Of Geology.
- [63] Lartaud F., Langlet D., De Rafelis M., Emmanuel L. et Renard M. (2006), *Mise en évidence de rythmicité saisonnière dans la coquille des huîtres fossiles *Crassostrea aginensis* Tournouer, 1914 (Aquitanien et *Ostrea bellovacina* Lamarck, 1806 (Thanetien). Approche par cathodoluminescence et par sclérochronologie*, *Geobios* 39, 845-852.
- [64] Lartaud F. (2007), *Les fluctuations haute fréquence de l'environnement au cours des temps géologiques. Mise au point d'un modèle de référence actuel sur l'enregistrement des contrastes saisonniers dans l'Atlantique nord*, Thèse de Géologie Sédimentaire et Biogéochimie, UPMC, 336 p.
- [65] Lasne G. (2004), *Microstructure et croissance de coquilles de *Protothaca thaca* (lamellibranche, vénéréidé) du Pérou et du Chili : enregistrement des variations saisonnières à interannuelles des conditions océanographiques littorales*, Master ENVOLH, Université de Bordeaux I, 30 p. Encadrement : Claire Lazareth & L. Ortlieb (IRD Paléotropique).
- [66] Laurin B. and Gaspard D. (1987), *Variations morphologiques et croissance du brachiopode abyssal *Macandrewia africana* Cooper*, *Oceanologica Acta*, 10, 4, 445-454.
- [67] Lazareth C.E. (2006), *La coquille des mollusques : mémoire de l'environnement*, Dossier Futura sciences. http://www.futura-sciences.com/fr/comprendre/dossiers/doc/t/zoologie-1/d/la-coquille-des-mollusques-memoire-de-lenvironnement_662/c3/221/p1/
- [68] Lazareth C.E., Vander Putten E., André L. and 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.
- [69] Lietard C. (2004), *$\delta^{18}O$ et $\delta^{13}O$ des coquilles de *Protothaca thaca* actuelles du Pérou et du Chili : validation du protocole analytique pour la reconstitution des paramètres environnementaux*, DEA "Océanologie, Météorologie et Environnement, Université Pierre et Marie Curie, 60 p. Encadrement : Catherine Pierre (LODYC) & Claire Lazareth (IRD Paléotropique).
- [70] Lonne and Gray (1988), *Influence of tides on microgrowth bands in *Cerastoderma edule* from Norway*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 42, 1-7.
- [71] Mäkela T.P., Rahunen L., Petänen T., Oikari A.O.J. and Hyvähinen H.(1996), *Seasonal Fluctuation and Impact of Cage Incubation in Trace Metals in the Freshwater Mussels *Anadonta anatina* and *Pseudanadonta complenata**, *Boreal Environment Research* 1, 37-47.
- [72] Martinez-Mayen M., Roman-Contreras R., Rocha-Ramirez A. and Chazaro-Olvera S. (2000), *Relative growth of *Atya margaritacea* A.Milne-Edwards, 1964 (Decapoda, Atyidae) from the southern pacific coast of Mexico*, *Crustaceana* 73(5), 525-534.
- [73] Martoja M. (1995), *Mollusques*, Collection synthèses, Oceanographic Institute, Paris.
- [74] Morel O. (2002), *Etude et analyse de l'information 3D issue de coquilles de *Calypptogena**, Rapport de stage de DEA, Laboratoire Le2i, Le Creusot, France.
- [75] Mutvei H. and Westermarck T.(2001), *How Environmental Information can be obtained form Naiad Shells*, *Ecological Studies*, Vol 145. G. Bauer and K. Wächler (eds) Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionida. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- [76] Mutvei H., Westermarck T., Dunca E., Carell B., Forberg S. and Bignert A. (1994), *Methods for the study of environmental changes using the structural and chemical information in molluscan shell*, *Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco*, n° spécial 13.
- [77] Pannella G. (1975), *Palaeontological clocks and the history of the earth's rotation*, in G.D. Rosenberg, S.K. Runcorn, ed., *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, 253-284, John Wiley & Sons, Ltd., London.
- [78] Paquet A., Picard I., Caron F. et Roux S. (2005), *Les mulettes au Québec*, *Le Naturaliste Canadien*, 129, 78-85.

- [79] Park K.Y. and Oh C.W. (2002), *Length-weight relationship of bivalves from coastal waters of Korea, Naga*, The ICLARM Quarterly, 25, 1.
- [80] Petrakis G. and Stergiou K.I. (1995), *Weight-length relationships for 33 fish species in Greek waters*, Fisheries Research 21, 465-469.
- [81] Polikar Robi, *The Wavelet Tutorial*, Rowan University, Glasboro, NJ, USA. <http://users.rowan.edu/~polikar/WAVELETS/WTtutorial.html>
- [82] Porch C.E., Wilson C.A. and Nieland D.L. (2002), *A new growth model for red drum (Sciaenops ocellatus) that accommodates seasonal and ontogenic changes in growth rates*, Fish. Bull. 100, 149-152.
- [83] Ravera O. and Sprocati, A.R. (1997), *Population dynamics, production, assimilation and respiration of two fresh water mussels : Unio mancus, Zhadin and Anodonta cygnea Lam.*, Mem. Ist. Idrobiol., 56, 113-130.
- [84] Rhoads D.C. and Lutz R.A. (1980), *Skeletal Growth of Aquatic Organisms Biological Records of Environmental Change*, Plenum Press, New York.
- [85] Richardson C.A. (1987a), *Microgrowth patterns in the shell of the Malaysian cockle Anadara granosa (L.) and their use in age determination*, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 111, 77-98.
- [86] Richardson C.A. (1987b), *Tidal bands in the shell of the clam Tapes philippinarum (Adams & Reeve, 1850)*, Proc. R. Soc. Lond. B, 230, 367-387.
- [87] Richardson C.A. (1990), *Tidal rhythms in the shell secretion of living bivalves*, in : Earth's Rotation from Eons to Days, Eds. P. Brosche and J. Sundermann, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 215-226.
- [88] Richardson C.A. (1996), *Exogenous or endogenous control of growth band formation in subtidal bivalve shells ?*, Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco, 14, 4, 133-141.
- [89] Richardson C.A., Crisp D.J. and Runham N.W. (1980), *An endogenous rhythm in shell deposition*, J. mar. biol. ass. U. K., 60, 991-1004.
- [90] Richardson C.A., Crisp D.J. and Runham N.W. (1980), *Factors influencing shell growth in Cerastoderma edule*, Proc. R. Soc. Lond. B, 210, 513-531.
- [91] Richardson C.A., Crisp D.J., Runham N.W. and Gruffydd Ll.D. (1980), *The use of tidal growth bands in the shell of Cerastoderma edule to measure seasonal growth rates under cool temperature and sub-arctic conditions*, J. mar. biol. ass. U. K., 60, 977-989.
- [92] Ricker, W.E. (1973), *Linear regressions in fishery research*, J. Fish. Res. Board Can., 30, 409-434.
- [93] Ricker, W.E. (1975), *Computation and interpretation of biological statistics of fish populations* Ottawa, Fisheries and Marine Service, Department of the Environment, 482p.
- [94] Ropes J.W. (1985), *Modern methods used to age oceanic bivalves*, The Nautilus, 99(2-3).
- [95] Rosenberg G.D. (1975), *A Comment on Terminology : The Increment and The Series*, In : Rosenberg, G.D. and Runcorn, S.K. (Eds), Growth Rhythms and The History of the Earth's Rotation, John Wiley & Sons, London, 1-8.
- [96] Rosenberg G.D. and Jones C.B. (1975), *Approaches to chemical periodicities in molluscs and stromatolites*, in G.D. Rosenberg, S.K. Runcorn, ed., Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation, 223-242, John Wiley & Sons, Ltd., London.
- [97] Ross T.K. and Lima G.M. (1994), *Measures of Allometric Growth : The Relationship of Shell Length, Shell Height, and Volume to Ash-Free Dry Weight in the Zebra Mussel, Dreissena polymorpha Pallas and the Quagga Mussel, Dreissena bugensis Andrusov*, Proceedings of the Fourth International Zebra Mussel Conference, Madison, Wisconsin, March 1994.
- [98] Saarinen M. (2004), *Factors contributing to the abundance of the ergasilid copepod, Paraergasilus rylovi, in its freshwater molluscan host, Anodonta piscinalis*, Jyväskylä studies in biological and environmental science 135.
- [99] Sahin C., Düzgünes E., Mutlu C., Aydın M. and Emiral H. (1999), *Determination of the Growth Parameters of the Anadara cornea R. 1844 Population by the Bhattacharya Method on the Eastern Black Sea*, Tr. J. of Zoology, 23, 99-105.
- [100] Schiermeier Q. (2003), *Setting the record straight*, Nature, 424, 482-483.

- [101] Schöne B.R. (2003), *A 'clam-ring' master-chronology constructed from a short-lived bivalve mollusc from the northern Gulf of California, USA*, *The Holocene*, 13, 1, 39-49.
- [102] Schöne B.R., Lega J., Flessa K.W., Goodwin D.H. and Dettman D.L. (2002), *Reconstructing daily temperatures from growth rates of the intertidal bivalve mollusk *Chione cortezi* (northern Gulf of California, Mexico)*, *Palaeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 184, 131-146.
- [103] Selin N.I. (2003), *Growth and longevity of the Gastropod *Nucella heyseana* in Vostok Bay, Sea of Japan*, *Russian Journal of Marine Biology*, 29, 2, 100-103.
- [104] Seulin R., Stolz C., Fofi D., Millon G. and Nicolier F. (2006), *Three-dimensional tools for analysis and conservation of ancient wooden stamps*, *The Imaging Science Journal*, 54, 111-121.
- [105] Stergiou K.I. and Karpouzi V.S. (2003), *Length-girth relationship for several marine fishes*, *Fisheries Research*, 60, 161-168.
- [106] Thompson I. (1975), *Biological clocks and shell growth in bivalves*, in G.D. Rosenberg, S.K. Runcorn, ed., *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, 149-161, John Wiley & Sons, Ltd., London.
- [107] Tort A. (2000), *Caractérisation quantitative de la morphologie externe et interne de Terebratulida (Brachiopodes) actuels et jurassiques. Implications systématiques*, Thèse de Doctorat, Université de Bourgogne, Dijon.
- [108] Toubin M., Laligant O., Diou A., Truchetet F., Verrecchia E.P., Dumont C. and Abidi M.A. (1998), *A Multi-Scale Analysis for the Characterization of 3D Objects*, *Intelligent Robot and Computer Vision*, SPIE, Boston, 3522, 414-423.
- [109] Toubin M., Dumont C., Verrecchia E.P., Laligant O., Diou A., Truchetet F. and Abidi M.A. (1999a), *Multi-scale Analysis of shell Growth Increments Using Wavelet Transform*, *Computers & Geosciences* 25 (8), 877-885.
- [110] Toubin M., Truchetet F., Verrecchia E.P., Dumont C. and Abidi M.A. (1999b), *A 3D Multi-Resolution Description of Range Images through 2D Quincunx Wavelet Analysis*, *AeroSense (Aerospace/Defense Sensing, Simulation and Controls)*, SPIE, Orlando, 3723, 350-360.
- [111] Truchetet F. (1998), *Ondelettes pour le signal numérique*, Hermès Sci. publ., Paris, 156p.
- [112] Turekian K.K., Cochran J.K., Nozaki Y., Thompson I. and Jones D.S. (1982), *Determination of Shell Deposition Rates of *Artica islandica* from the New York Bight Using Natural ^{228}Ra and ^{228}Th and bomb-produced ^{14}C* , *Limnology and Oceanography*, 27, 4, 737-741.
- [113] Turner H., Kuiper J.G.J., Thew N., Bernasconi R., Ruetschi J., Wuthrich M. and Gosteli M. (1998), *Fauna helvetica 2 : Atlas der mollusken der schweiz und liechtensteins*, Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel, 527 p.
- [114] Urban H.J. (2002), *Modeling growth of different developmental stages in bivalves*, *Marine Ecology Progress Series*, 238, 109-114.
- [115] Vakily J.M. (1992), *Determination and comparison of bivalves growth, with emphasis on Thailand and other tropical areas*, ICLARM Tech. Rep. 36, 125p.
- [116] Valentin A., Chanut J.P., Penin. and Sévigny J.M. (2003), *Morphométrie du sébaste. Modélisation et correction d'une déformation indésirable*, Pages 863-866 in Actes des XXXVèmes Journées de statistique .
- [117] Valentin A., Chanut J.P., and Sévigny J.M. (2001), *Point de concordance et de différenciation dans la morphologie du sébaste*, Pages 692-696 in Actes des XXXIIIèmes Journées de statistique .
- [118] Verdegaal S.J.A. (2001), *The shell chemistry of *Unio crassus batavus* as tool for reconstructing the evolution of the Rhine-Meuse delta and its use as indicator for river water composition*, Master Thesis, <http://www.geo.vu.nl/users/pal/staff/verurep.pdf>.
- [119] Verrecchia E.P., Van Grootel G. and Guillemet G. (1996), *Classification of Chitinozoa (Llandoveryan, Canada) using Image Analysis*, *Microscopy Microanal. Microstruct.*, 7, 461-466.
- [120] Verrecchia E.P. (editor) (2003), *Image Analysis and Morphometry of Geological Objects*, *Math. Geol.*, spec. issue, 35 (7), 759-894.

- [121] Verrecchia E.P. (2004), *Multiresolution Analysis of Shell Growth Increments to Detect Natural Cycles*, In "Image analysis, Sediments and Paleoenvironments", P. Francus (Editor). Developments in Paleoenvironmental Research Book Series, Vol.7, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 273-293.
- [122] Von Bertalanffy L. (1938), *A Quantitative Theory of Organic Growth (Inquiries of Growth laws II)*, Hum Biol. 10(2), 181-213.
- [123] Walford L.A. (1946), *A New Graphic Method of Describing the Growth of Animals*, Biol. Bull. 90, 141-147.
- [124] Wardlaw N., Oldershaw A. and Stout M. (1978), *Transformation of aragonite to calcite in a marine gastropod*, Can. J. Earth. Sci, 15, 1861-1866.
- [125] Wells J. W. (1963), *Coral Growth and Geochronometry*, Nature 197, 948-950.
- [126] Wilkinson B.H. and Ivany L.C. (2002), *Paleoclimatic inference from stable isotope profiles of accretionary biogenic hardparts - a quantitative approach to the evaluation of incomplete data*, Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology, 185, 95-114.
- [127] Witbaard Rob (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*, PhD Thesis, University of Groningen. <http://dissertations.ub.rug.nl/faculties/science/1997/r.witbaard/>
- [128] Whyte M.A. (1975), *Time, Tide and the Cockle*, in G.D. Rosenberg, S.K. Runcorn, ed., Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation, 177-189, John Wiley & Sons, Ltd., London.
- [129] Yildirim A., Halilglu H.I., Turkmen M. and Erdogan O. (2003), *Age and Growth Characteristics of Chalcalburnus mossulensis (Heckel, 1843) Living in Karasu River (Erzurum-Turkey)*, Turk. J. Vet. Anim. Sci., 27, 1091-1096.
- [130] Yokoyama Y., Lamberck K., De Deckker P., Johnston P. and Fifield L. K. (2000), *Timing of the last glacial maximum from observed sea-level minima*, Nature, 406, 713-716.

Sites Web

Concernant les mollusques

- [131] <http://www.bogon-naturfoto.de/>
- [132] <http://simulium.bio.uottawa.ca/bio2525/labo/Protocoles/mollusca.htm>
- [133] <http://www2.nrm.se/ev/musselnyckel/index.html.en>
- [134] <http://perso.wanadoo.fr/xochil.mle/coquille.htm>
- [135] <http://www.jeanlouisetienne.fr/clipperton/encyclo3.cfm?fiche=19>
- [136] <http://cf.geocities.com/harryproton/moulecan.htm>
- [137] <http://www.les-mares.com/html/invertebres/mollusques.php>
- [138] <http://membres.lycos.fr/sebastiennygos123/newpage5.html>
- [139] <http://www.univ-lehavre.fr/cybernat/pages/lamdescr.htm>
- [140] http://perso.infonie.be/pomacea/unio_fr.htm
- [141] <http://www.faocoped.org/reports/mollusc/catalog.pdf>
- [142] <http://members.aol.com/Mkohl1/Bivalves.html>
- [143] <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/index.html>
- [144] <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Unionidae.html>
- [145] http://www.centre.ecologie.gouv.fr/Fiches_habitats/Moule_riviere.pdf
- [146] <http://www.cscf.ch>
- [147] <http://www.mer-littoral.org/14/bivalves.php>
- [148] <http://www.mer-littoral.org/14/mollusques.php>
- [149] http://www.delley.ch/page5_2_1.htm

- [150] <http://www.cscf.ch>
- [151] <http://www.weichtiere.at/images/weichtiere/muscheln/glochidien.gif>
- [152] <http://lepus.unine.ch/carto/>
- [153] www.granddictionnaire.com/
- [154] <http://users.swing.be/sw216502/s-dictio-termes.html>
- [155] <http://www.cosmovisions.com>
- [156] <http://asteria.free.fr/dico/dictionnaire.htm>
- [157] <http://www.nature.ca/rideau/j/j4-f.html>
- [158] <http://www.sb-roscoff.fr/Ecoles/Projet/fiches/glossaire.html>
- [159] [http://mrw.wallonie.be/dgrne/sibw/offh/lifemp/cledetermination/Identification des moules non marines de Belgique.pdf](http://mrw.wallonie.be/dgrne/sibw/offh/lifemp/cledetermination/Identification%20des%20moules%20non%20marines%20de%20Belgique.pdf)
- [160] <http://cbc.amnh.org/mussel/glossarypagetext.html>
- [161] <http://www.palaeos.com/Invertebrates/Molluscs/Bivalvia/bivalgloss.html>
- [162] http://jflhomme.club.fr/otolithes/desc_otolithe.html
- [163] <http://www.geologie.uhp-nancy.fr/pdf/bivalves.pdf>
- [164] http://prepagreg.snv.jussieu.fr/eau_douce/fichespdf/FicheBivalves.pdf
- [165] http://arnaga.free.fr/clpubli/fiche_fete_sciences_05.pdf
- [166] <http://www.mapquest.com/maps/latlong.adp>
- [167] <http://fr.wikipedia.org>
- [168] <http://sitn.ne.ch/index.html>
- [169] <http://www.futura-sciences.com/comprendre/d/dossier586-7.php>
- [170] <http://www.thecanadianencyclopedia.com/index.cfm?PgNm=TCE&Params=f1ARTf0007252>
- [171] http://www.musee-coquillages.com/coquillages/coquillages_composition1.htm
- [172] <http://www2.ac-rennes.fr/cst/doc/Dossiers/archimede/Glossaire/densite.htm>

Concernant les analyses statistiques et les outils techniques

- [173] <http://www.ilr.cornell.edu/hadi/>
- [174] http://www.obs-nice.fr/vigouroux/chp3/section2_1_3.html
- [175] <http://cedric.cnam.fr/saporta/discriminante.pdf>
- [176] <http://vision.u-bourgogne.fr/le2i/>
- [177] <http://www-samlab.unine.ch>
- [178] <http://www2.unine.ch/poststat>
- [179] <http://www.statcan.ca/francais/edu/power/glossary/gloss.f.htm>
- [180] <http://www.jouy.inra.fr/unites/miaj/public/matrisq/jbdenis/notes/notions/notions.html>
- [181] <http://www.jouy.inra.fr/unites/miaj/public/matrisq/jbdenis/notes/notions/glo.html#inclure>
- [182] http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/gp/french/A3.Glossary_FR.pdf
- [183] <http://mathsv.univ-lyon1.fr/cours/glossaire/stat/glossaire2.html>
- [184] <http://lycee-ledantec.ac-rennes.fr/upload/PO/Ondelettes/POLIKAR%203.htm>
- [185] <http://fr.wikipedia.org/wiki/Accueil>
- [186] <http://www.mrn.gouv.qc.ca/territoire/geomatique/geomatique-vocabulaire.jsp>
- [187] <http://morph.bio.sunysb.edu/morph/index.html>
- [188] <http://folk.uio.no/ohammer/past/>

- [189] <http://www.konicaminolta-3d.com/index.php?id=17>
- [190] http://vision.u-bourgogne.fr/seulin/3d/temp/2_Plaquette_Scanners3D.pdf
- [191] <http://www.dyn3d.com>
- [192] <http://ses.enst.fr/lebart/>
- [193] <http://www.theses.ulaval.ca/2005/22681/apd.html>
- [194] http://www.greyc.ensicaen.fr/mbrun/1A_PROJETS/Projets_AN1_Info_2005_2006/1A/CP_2.pdf
- [195] <http://emmanuel.dauce.free.fr/these/node19.html>
- [196] <http://www.polytech.unice.fr/leroux/courssignal>
- [197] http://www.greyc.unicaen.fr/gbinet/TNS/TNS_Cours/sig_al%E9a.pdf
- [198] <http://web.ujf-grenoble.fr/PHY/intra/Formations/M1/Physique/UEs/1-5fois6ECTS/PPHY411A/SupportsCours/Cours1x4.pdf>
- [199] <http://w3.univ-tlse2.fr/cerpp/annuaire/vautier/LiensEnseignement/Suppl/Suppl2.htm>
- [200] <http://serge.mehl.free.fr/chrono/Gauss.html>
- [201] <http://www.profecogest.com>
- [202] <http://www.lptl.jussieu.fr/users/sator/Chapitre1.pdf>

Annexe E

Poster, Présentation et Publication

E.1 Présentation orale : Journée Suisses de Statistiques, 15-17 novembre 2006, Lugano, Suisse.

Analyses statistiques de la croissance des moules d'eau douce du lac de Neuchâtel

Séverine Vancolen

Université de Neuchâtel Institut de Géologie et d'Hydrogéologie Rue Emile Argand 11 Case Postale 158 2000 Neuchâtel, SUISSE
severine.vancolen@unine.ch

Abstract : Ce projet de recherche se place dans le cadre de la Biostatistique, réunissant géologie et statistique. La partie géologique concerne l'étude de mollusques bivalves unionidés (*Unio tumidus* et *Anodonta anatina*) présents dans le Lac de Neuchâtel et plus particulièrement de leur évolution dans leur environnement. Un des objectifs de ce travail est de montrer l'importance d'une approche pluridisciplinaire de l'étude de la croissance des coquilles et des formations organo-minérales. Après avoir démontré statistiquement la symétrie des deux valves de nos individus, une étude morphologique de la croissance de la coquille a été faite à l'aide de la régression. De plus une étude de sous spéciation a été effectuée à l'aide de l'analyse en composantes principales et d'une étude de contours. Les contours des coquilles ont été digitalisés et étudiés à l'aide d'un programme MATLAB nommé CDFT et programmé par Cyril Domergues à l'Université de Neuchâtel. Cette nouvelle approche de l'étude des formes est une alternative à l'utilisation des landmarks fréquemment utilisées dans l'étude des organismes à points homologues génétiquement programmés.

E.2 Article sous presse : Vancolen et Verrecchia, 2007, Geomarine Letter

Does prism width from the shell prismatic layer have
a random distribution ?

Séverine Vancolen and Eric Verrecchia

University of Neuchâtel, Institute of Geology and Hydrogeology, Rue Emile-Argand 11, Case postale 158, CH-2009 Neuchâtel, Switzerland severine.vancolen@unine.ch eric.verrecchia@unine.ch
Phone : 0041 (0)32 718 26 30 Fax : 0041 (0) 32 718 21 03
Corresponding author : eric.verrecchia@unine.ch

Abstract : A study of the distribution of the prism width inside the prismatic layer of *Unio tumidus* (Philipsson 1788) from Lake Neuchâtel, Switzerland, has been conducted in order to determine whether or not this distribution is random. Measurements of 954 to 1343 prism widths (depending on shell sample) have been made using a Scanning Electron Microscope (SEM) in Backscattered Electron (BSE) mode. A white noise test has been applied to the distribution of prism sizes (i.e. width). It shows that there is no temporal cycle that could potentially influence their formation and growth. These results suggest that prism widths are randomly distributed and related neither to external rings nor to environmental constraints.

Introduction

Shell formation is a complex process, which is not fully understood. Molluscs absorb the components for their CaCO₃ shell from the surrounding water and precipitate the calcium carbonate in different forms, as prisms of calcite, lamellae of aragonite, or even vaterite (Martoja, 1995). The shell is built by entrapping the crystals in a net of organic matter, mainly composed of proteins, such as conchyoline. In summary, three layers are secreted by the mantle (see Checa, 2000 and Martoja, 1995 for detailed review) :

- an external layer (periostracum), which is an organic substance protecting the other parts of the shell ;
- a middle vacuolized layer, which forms a structure called the antrum over time. These cavities become filled with crystals of calcium carbonate (i.e. aragonite), arranged perpendicularly to the outer periostracum, separated from it by a conchyoline membrane, and form the outer prismatic layer ;
- the nacreous layer, which is created by similar processes to the middle layer but composed by lamellae of aragonite, parallel to the surface.

In the present paper, a test of possible cyclicity is proposed on the basis of detailed study of prisms from the shell prismatic layer, reflected by the measurement of their size (i.e. width). In other words, the objective is to demonstrate whether or not the distribution of prism width inside the prismatic layer is random. One of the consequences of such a study is to question if a potential relationship, e.g. correlation, between prism width and growth lines, exists or not. Furthermore, such a study raises the question of the use of mineralized microstructures in

environmental or climatic reconstructions when based on prismatic layer geometric properties. Indeed, this study suggests that there is no obvious relationship between prism width and growth lines at the surface of the shell in the case of freshwater bivalves from Lake Neuchâtel (Switzerland).

Material and method

Data collection : *Unio tumidus* (Philipsson 1788)

Unionidae shells from Lake Neuchâtel (lat. 46° 55' N, long. 6°50' E Greenwich ; Bargetzi 1960) were collected during the summers of 2004 (only dead shells) and 2005 (living and dead shells) in the area locally referred to as La Tène, situated west of the Thielle Canal (lat. 47°0'15", long. 7°0'55", Neuchâtel Canton, Switzerland). The following species have been found :

- 321 living and 156 dead shells of *Unio tumidus*,
- 45 living and 11 dead shells of *Anodonta anatina*,
- 15 living shells of *Anodonta cygnea*.

In this paper, only *Unio tumidus* (Philipsson 1788) will be studied, and only living shells from the same collection will be used for prism width study. *Unio tumidus* (Fig. 1) has a mean length varying between 65-80 mm and a maximum length of 120 mm, a mean width between 30-45 mm and a mean depth varying between 24-30 mm, depending on the shell's age. The width is about half the length. The shape is oblong and the colour ranges from yellow-green to brown. *Unio tumidus* prefers quiet waters such as lakes and rivers up to a maximum depth of 10 meters. The maximal life span is 15 years on average but can reach more than 20 years (Turner et al. 1998). Mineral composition of *Unio tumidus* shell is mainly aragonite (with traces of calcite or vaterite).

Internal composition of the shell

It is possible to see growth rings on the shell surface (Fig. 2a) as well as prisms (Fig. 2b) with a scanning electron microscope (SEM) in backscattered electron (BSE) mode. The number of prisms between two growth lines seems to vary. Two growth lines are even able to fuse, giving the impression that there is no relationship between prisms and growth lines. In thin section, the prisms and the lamellae appear more clearly (Fig. 2c, d). The prismatic layer seems to become thicker along the growth direction, and some rings are visible on the prisms themselves, emphasizing their possible annual growth rhythm (prisms grow vertically inwards to the top Fig. 2e and f, Checa, 2001 ; Checa and Rodriguez-Navarro 2001 ; Dunca and Mutvei 2001).

Growth prisms

Using SEM, it is possible to see the internal composition of the shell. In particular, it is possible to measure the width of each prism (Fig. 3, the microscope is calibrated and the error in width measurement is < 3%). There are two possible locations for prism measurement : (1) at the bottom of the prism, near the lamellae layer ; (2) at the top of the prism near the periostracum. In this paper, the second solution is chosen, i.e. the most external part of the prism is measured. The prisms are sometimes separated into two sub-prisms (Fig. 3), which is why the two measurements do not give the same results. Sub-prisms result from the fact that, during their vertical inward growth, bigger prisms expand laterally at the expense of smaller ones (Checa and Rodriguez-Navarro, 2000). Therefore, the top of the prismatic layer is the

older part and consequently the prism width at the top is acquired very early during prismatic layer formation (Checa et al., 2005). Thus, it has been decided that the outside measurement of prism width be used, in order to be able to compare their result with the growth lines observed at the shell surface, and to identify a potential relationship between prisms and growth rings found on the shell surface. Curves are plotted with these measurements (Fig. 4). They show the distribution of the prisms' width acquired during the shell formation. Depending on the shells, 954 to 1343 prisms have been measured. This means that 14301 different prisms constitute the database from 12 different shells of various ages (both left and right valves).

Signal and cyclicity

A signal is a temporal series, which is characterized by its frequency, its trend and its autocorrelation. A signal varies with time. To analyze it, it is necessary to transform it and search for its characteristics. For this purpose, many methods exist, such as Fourier and wavelet analysis (Verrecchia 2004). Fourier analysis emphasizes the frequencies present in the signal. Wavelet analysis is able to decompose the signal at different levels to show the approximation and the detail coefficients of the signal (Toubin et al. 1999). It is necessary to check if there is a general trend, or not, before any analysis of a signal can be conducted. A trend means that all the values change in the same direction. If there is any trend, it has to be removed. Then, it can be checked for any information that can be extracted such as cycles. If not, the signal is just considered to be the result of a random noise. In particular, it could be white noise. White noise is a signal in which there is no autocorrelation and contains every frequency. If there is no particular frequency in the signal, that means there is no cyclicity to be detected, and consequently, no memory in the signal. Autocorrelation allows the detection of some regularity in a signal. So, no autocorrelation means that a signal is not cross-correlated with itself, in any part of itself. If the autocorrelation function $R_f(\tau)$ of a signal f is given by

$$R_f(\tau) = E[f(\tau)f(t + \tau)]$$

where τ is the lag (used to shift the signal along itself by τ increments), t the time, and E the expected value operator, the function is equal to 1 only when $\tau = 0$ (because every part of the signal is correlated with itself) and null everywhere else (because no part of the signal is similar - i.e. correlated - to another). The resulting function is a symmetric plot around a peak centered on lag 0. If the function value is not null around the centered peak, it means the signal has some correlated parts, and therefore is not constituted by a white noise. Otherwise, the signal is considered as a random function. In conclusion, for a white noise signal, the autocorrelation function has only a peak at 0 and no other noticeable values on the plot. Therefore, the autocorrelation function of a white noise looks like a Dirac function at 0. The first step before using Fourier or wavelet analysis is to find some cycles in a signal, and to check if the signal is white noise or not. A test exists, computed by Professor Vesin from EPFL in Lausanne, Switzerland, using Matlab[®]. The test is used to verify the null hypothesis H_0 versus H_1 , where H_0 is : the signal is a white noise ; H_1 is : the signal is not white noise. The result of the test is less than 0.05 if it is white noise. If the test results in white noise signal identification, therefore no cyclicity can be found in the recorded signal of the prismatic layer.

Results and Discussion

It has been stipulated above that the aim of this paper is to check if there is any cyclicity or not in the width distribution of prisms. The objective is to verify if prism widths can be used as a proxy for environmental conditions. At first sight (Fig. 4), the width distribution of prisms looks like they have almost the same mean width along the growth direction. If this is true, it means that the prism widths do not vary significantly and that the differences seen in the recorded signal could be due to a random distribution. The signal resulting from the prism width distribution is probably a random process which could be defined as white noise. This point will be investigated later. In addition, it would be pertinent to use these data to perform a comparison between right and left valves. If the valves are perfectly symmetrical, they must show the same pattern in all possible measurements, and in particular, in the prism formation. Consequently after the test of any cyclicity in prism width distribution, right and left valves of a given shell will be compared to determine if they show the same pattern.

Are there cycles in prism width distribution ?

The descriptive statistics regarding the prism measurements are given in Table 1. All the means and variances seem to vary in the same way (Table 1 and Fig. 5), even if some maxima are 2 or 3 times the value of others. These are outliers and Figure 5 shows that the magnitude of each distribution is the same. This fact is also illustrated in Figure 6 where there is no relationship ($r = 0.56$) between prism mean width, shell length, and shell age. In addition to the previous results, i.e. the signals seem to vary randomly around their mean value, it is possible that they do not show any particular trend during growth. Thus, the existence of cycles can be questioned. This is critical and must be proved using tests for white noise. Another pending question is related to the type of random distribution shown by the prism widths if they correspond to white noise. Prisms grow vertically inward (Checa and Rodriguez-Navarro, 2000). One of the consequences of such a process is that prisms are randomly formed and their number formed per day is variable. Therefore, as the prisms grow vertically (Dunca and Mutvei 2001), they do not result from a simultaneously period of growth when reaching the surface. In addition, Rhoads and Lutz (1980) noted that prisms are vertical in order to protect the shell against dissolution. Some nuclei of prisms are caught in organic matter and continue to grow after their formation. This means that the growth lines visible on the surface are not directly related to prisms. They are instead related to lines in the lamellar layer (Richardson 1990). In fact, if there are different widths of prisms, it is because during their growth, prisms are in competition with each other to occupy space between the organic matter membranes (Checa 2000; Checa and Rodriguez-Navarro 2001; Checa et al. 2005; Rhoads and Lutz 1980). The fact that the prisms are randomly distributed indicates that there is no cyclicity and that the signals reflect white noise. With the help of Prof. Vandergheynst and the Matlab[®] test by Prof. Vesin (EPFL, Lausanne, Switzerland), each signal has been studied as if it could be white noise. As noted above, the autocorrelation coefficient in white noise is null, which means that the autocorrelation function looks like a Dirac function, with only a value of 1 at step 0. Prof. Vesin's test allows a signal to be identified as white noise or not. If the value resulting from the test is < 0.05 , therefore, the signal can be considered as white noise. The results of the white noise test are given in Table 2. Some signals are not white noise, but the test value is not very far from 0.05. Looking at the autocorrelation functions (an example is given in Figure 7), they have a Dirac shape. This means that the prism width distribution is random. A question

is still pending : to what distribution is the prism width distribution related? Prism width is distributed around a mean. For instance, do prism widths have a normal distribution? In order to find a possible model, the density histogram of the prism widths (Fig. 8) has been adjusted to various distributions of random variables. Results of best of fit distribution for one shell is given in Table 3. The same procedure and the same results have been obtained for the eight shells studied. A χ^2 test has been used to compare some chosen distribution laws with the signal. The *dffitool* toolbox (Matlab®) has been used to compare the distribution laws with the density histogram (Fig. 8). Probability plots (Fig. 9) have been calculated for each distribution in order to correctly adjust the density. The chosen distributions are : 1) Birnbaum-Saunders, 2) Gamma, 3) Generalized Extreme Value, 4) Inverse Gaussian, 5) Lognormal, and 6) Normal. After these six estimations, the Gamma distribution best fits shell 227R (Fig. 10). Results given in Table 3 demonstrate that the Generalized Extreme Value and the Gamma distributions are the most suited to fit prism width distribution. Nevertheless, regarding the histogram (Fig. 8), the Gamma distribution seems to be a better model. The Gamma distribution is also the best model regarding the probability plot (Fig. 9). For most of the studied shell signals, the Gamma distribution is the best fit. Only one of them is better fitted by a Normal distribution. The Gamma distribution can be considered as an unusual choice because a Normal distribution would have been more pertinent in order to conclude that prism width distribution is related to a Gaussian white noise. Nevertheless, knowing that the Gamma distribution tends to a Normal distribution and that measured values are truncated in 0, it seems reasonable to obtain a Gamma distribution as the best fit model.

Comparison of prism width for right and left valves

Previous unpublished work from the authors has statistically proven that right and left valves of *Unio tumidus*, *Anodonta anatina* and *Anodonta cygnea* from Lake Neuchâtel are identical regarding morphological parameters. "Student *t*" and "Kolmogorov-Smirnov" tests have been used to compare the two valves regarding the prism width distribution :

- for sample 261, the tests show that the means are different but the distributions are the same. Nevertheless, the difference between the means is $< 1\mu m$, so the means are virtually equal ;
- for sample 344, the tests show that both the distributions and the means are different ;
- for sample 418, the tests emphasize that the means and the distributions are the same ;
- for sample 492, the distributions and the means are also the same.

In conclusion, although there is some variability between the right and the left valves regarding the prism width distribution, on average, they show the same trend. If the histograms of width density are stacked for the two valves, it can be seen that they are very similar (Fig. 11). As a final comparison, quantiles of the two valves are shown to come from the same distribution (Fig. 12), which is not surprising because Gamma distributions can be applied whatever the shell, as demonstrated above. In conclusion, it has been proven in many papers (Clark, 1975 ; Goodwin et al., 2001 ; Hall, 1975 ; Mutvei and Westermarck, 2001 ; Whyte, 1975) that the lines on the shell surface are related to cycles. Nevertheless, prism width distribution has been demonstrated to be a random variable following a Gamma distribution. Therefore, prism widths are not related to the shell growth surface. The number of prisms formed by day is random and not due to any known cycles. In addition, it has been shown that, even if there is a small difference between the widths of the prisms, their distribution is random for a given mean. The prism width also shows

the same trend in the two valves. In previous studies, Toubin et al. (1999) and Verrecchia (2004) demonstrated that bivalve shells record natural cycles. In particular, they used the Bertalanffy equation to estimate the mean growth rate. In Figure 2, the growth rate varies between two lines. Other studies of subtidal samples (Lonne and Gray 1988; Richardson 1987a; 1987b, 1990 and 1996; Richardson et al. 1980a, 1980b, 1980c) show that the growth lines on the surface do not correspond to cycles, in contrast to intertidal ones, where the endogenic rhythm of the animal is present. After a certain number of prisms are constructed, the shell needs to build a line in order to solidify the structure. Diurnal variations have no influence on the line formation. Consequently, how is it possible to know if the growth lines on the surface are a daily process? How can the growth rate be used if it changes so frequently between two growth lines? Finally, the conclusions for marine environments seem true for freshwater lakes.

Conclusion

Many studies are devoted to the use of shell surface or the lamellae layer of bivalves for environmental reconstructions. This paper does not discuss growth lines directly but the prismatic layer. The aim is to demonstrate whether or not the prism width inside the prismatic layer is random. This implies some consequences on the interpretation of prism growth related to shell growth. Up to now, no studies demonstrated that prisms could be used to record natural cycles. In this paper, it has been proven that prism width distribution is random and assimilated to white noise. The random distribution - a Gamma distribution - of prism width, explains why they cannot be used as cycle recorders. If their distribution is white noise, therefore they can neither be influenced by any cyclicity, nor by any environmental parameters. Similarly, subtidal bivalve surface growth rings cannot be used as environmental recorders because of their variability due to their endogenic rhythm. This conclusion can also be applied to lacustrine shells in Lake Neuchâtel (Switzerland).

Acknowledgments Thanks to Karin Verrecchia and Eric Bouchaud for their help during the data collection and for checking the English. Thanks to André Villard for his help to prepare the thin sections. Thanks to Professor Elena Dunca, Museum of Natural History, Department of Palaeozoology, for her help in understanding prism formation, to Professor Pierre Vandergheynst and Professor Vesin from EPFL, Lausanne, Switzerland, for their help with signal processing. An anonymous reviewer, Drs Stuart Jones, and Laurent Emmanuel substantially improved the content of this manuscript. The authors would like to thank Drs Darren R. Gröcke and David P. Gillikin for their careful editing of the paper.

References

- Bargetzi JP (1960) Application de méthodes d'analyse biochimique à un problème taxonomique : les Corégones du lac de Neuchâtel. PhD thesis, Université de Neuchâtel.
- Checa A (2000) A new model for periostracum and shell formation in Unionidae (Bivalvia, Mollusca). *Tissue and Cell*, 32 (5), 405-416.
- Checa AG and Rodriguez-Navarro A (2001) Geometrical and crystallographic constraints determine the self-organization of shell microstructures in Unionidae (Bivalvia : Mollusca). *Proc R Soc Lond*, 268, 771-778.
- Checa AG, Rodriguez-Navarro A and Esteban-Delgado FJ (2005) The nature and formation of calcitic columnar prismatic shell layers in pteriomorphian bivalves. *Biomaterials*, 26, 6404-6414.
- Clark G R II (1975) Periodic growth and biological rhythms in experimentally grown Bivalves. In GD Rosenberg, SK Runcorn, ed., *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, 103-117, John Wiley & Sons, Ltd., London.
- Dunca E and Mutvei H (2001) Comparison of microgrowth pattern in Margaritifera margaritifera shells from south and north Sweden. *American Malacological Bulletin*, 16, 239-250.
- Goodwin DH, Flessa KW, Schöne BR and Dettman DL (2001) Cross-calibration of daily growth increments, stable isotope variation, and temperature in the gulf of California bivalve mollusk *Chione cortezi* : implications for paleoenvironmental analysis. *Palaios*, 16, 387-398.
- Hall CA Jr (1975) Latitudinal variation in shell growth patterns of bivalve molluscs : Implications and problems. In GD Rosenberg, SK Runcorn, ed., *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, 163-175, John Wiley & Sons, Ltd., London.
- Lonne OJ and Gray JS (1988) Microgrowth bands in *Cerastoderma edule*. *Mar Ecol Prog Ser*, 42, 1-7.
- Martoja M (1995) Mollusques. Collection Synthèses. Oceanographic Institute, Paris.
- Mutvei H and Westermark T (2001) How Environmental Information can be obtained from Naiad Shells. *Ecological Studies*, Vol 145. G Bauer and K Wächler (eds) *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionida*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Rhoads DC and Lutz RA (1980) *Skeletal Growth of Aquatic Organisms : Biological Records of Environmental Change*. Plenum Press, New York.
- Richardson CA (1987a) Microgrowth patterns in the shell of the Malaysian cockle *Anadara granosa* (L.) and their use in age determination. *J Exp Mar Biol Ecol*, 111, 77-98.
- Richardson CA (1987b) Tidal bands in the shell of the clam *Tapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850). *Proc R Soc Lond B*, 230, 367-387.
- Richardson CA (1990) Tidal rhythms in the shell secretion of living bivalves. In : *Earth's Rotation from Eons to Days*, Eds P Brosche and J Sundermann, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 215-226.
- Richardson CA (1996) Exogenous or endogenous control of growth band formation in subtidal bivalve shells? *Bulletin de l'Institut océanographique*, Monaco, 14, 4, 133-141.

Richardson CA, Crisp DJ and Runham NW (1980a) An endogenous rhythm in shell deposition. *J Mar Biol Ass U K*, 60, 991-1004.

Richardson CA, Crisp DJ and Runham NW (1980b) Factors influencing shell growth in *Cerastoderma edule*. *Proc R Soc Lond B*, 210, 513-531.

Richardson CA, Crisp DJ, Runham NW and Gruffydd LID (1980c) The use of tidal growth bands in the shell of *Cerastoderma edule* to measure seasonal growth rates under cool temperature and sub-arctic conditions. *J Mar Biol Ass U K*, 60, 977-989.

Toubin M, Dumont C, Verrecchia EP, Lalignant O, Diou A, Truchetet F and Abidi MA (1999) Multi-scale Analysis of Shell Growth Increments Using Wavelet Transform. *Computers and Geosciences* 25 (8), 877-885.

Turner H, Kuiper JGJ, Thew N, Bernasconi R, Ruetschi J, Wuthrich M and Gosteli M (1998) *Fauna helvetica 2 : Atlas der mollusken der schweiz und liechtensteins*. Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel, 527 p.

Verrecchia EP (2004) Multiresolution Analysis of Shell Growth Increments to Detect Natural Cycles. In "Image analysis, Sediments and Paleoenvironments", P. Francus (Editor), *Developments in Paleoenvironmental Research Book Series, Vol.7*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 273-293.

Whyte MA (1975) Time, Tide and the Cockle. In GD Rosenberg, SK Runcorn, ed., *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation, 177-189*, John Wiley & Sons, Ltd., London.

Figure captions

Fig. 1 *Unio tumidus*, Philipsson, 1788. The black line shows the cutting trace of the thin section.

Fig. 2 Scanning electron microscope (SEM) images in conventional (a,b,f) and backscattered electron (BSE) mode (c,d,e). a Shell surface showing growth lines. Their spacing is not regular. b Shell surface of *Unio tumidus*, growth lines (arrows) and prisms (some drawn limits) can be observed. c Prismatic and lamellae layers (arrow = limit between the two layers) at the beginning of shell growth. The prisms are squat, no more than $15\mu\text{m}$ high. d Prismatic and lamellae layers (arrow = limit between the two layers) in the middle of the shell, prisms can be $> 50\mu\text{m}$ high. e Prismatic and lamellar layers showing the lamellae succession. f Shell surface after removing the periostracum. Prism growth is obviously vertical inwards, the older part of the prism being at the top.

Fig. 3 Prism width measurements using SEM in BSE mode. The prisms are sometimes separated into two sub-prisms, so there are two possibilities to perform the measurements, 1) at the bottom near the lamellae layer, 2) at the top near the periostracum. The two measurements do not give the same results. The outside measurement was used, in order to be able to compare the results with the lines on the surface (if there is a relationship). In addition, as the prism grows inwards, this part is the oldest and the most stable.

Fig. 4 Examples of plots (here for shell 227R and 314R) showing prism measurements (width). On x axis, prism number; on y axis, prism width. R : right valve; L : left valve. The red line refers to the mean value.

Fig. 5 Boxplot of the prism width of the right valves from studied shells. These boxplots are used in order to compare the measurement variations between individuals. All the distributions vary with the same orders of magnitude.

Fig. 6 Plot of the mean width of prisms versus the length of the shell, regarding the age (in color), in order to show that there is no relationship between prism width variation and the size of the shell ($r = 0.56$).

Fig. 7 Example of autocorrelation functions of the signals (shells 227R and 314R).

Fig. 8 Histogram of prism width distribution for shell 227R. The density function of each tested law has been drawn to estimate the best distribution.

Fig. 9 Probability plot for shell 227R of prisms width distribution. A probability plot was made for each distribution to find the best fit distribution to the natural data. See also Table 3.

Fig. 10 Shell 227R histogram, with its estimated distribution density function.

Fig. 11 Prism width histograms used for comparison between right and left valves.

Fig. 12 Quantile comparison for prism width distribution for right and left valves.

Tables

Table 1 Descriptive statistics of the prism width (in μm) compared to size parameters and age.

Sample	Mean	Variance	Minimum	Maximum	Shell length (in mm)	Shell width (in mm)	Estimated age (year)
227R	18.6058	7.4555	3.64	50.10	106.55	48.42	11
261R	24.6144	9.6084	5.75	79.50	98.6	45.47	9
261L	25.1358	9.8888	4.51	87.10	97.66	45.97	9
314R	19.0268	7.0980	4.08	56.40	82.42	39.3	5
344R	16.0921	5.6422	3.70	36.20	72.7	36.16	11
344L	13.9341	5.1659	2.66	36.10	71.99	35.66	11
361R	19.4925	6.7179	3.81	57.30	52.34	25.82	3
416R	16.9999	6.4256	3.65	41.40	42.79	21.18	1
418R	20.5754	8.2228	4.16	67.00	62.28	31.16	3
418L	20.4860	6.9268	5.37	60.10	62.67	31.1	3
492R	16.0405	5.8264	3.59	37.50	33.66	17.63	1
492L	16.1551	5.9088	3.08	44.00	32.9	17.14	1

Table 2 White noise test

Shell	Result	Conclusion
227R	0.0597	Not white noise
261R	0.0221	White noise
261L	0.0271	White noise
314R	0.0522	Not white noise
344R	0.0371	White noise
344L	0.0293	White noise
361R	0.0187	White noise
416R	0.1479	Not white noise
418R	0.1238	Not white noise
418L	0.0531	Not white noise
492R	0.0669	Not white noise
492L	0.0371	White noise

Table 3 Probability law estimation for shell 227R

Law	Estimated parameters	p-value	Test results
Birnbaum-Saunders	17.0019 and 0.433462	No test	–
Generalized extreme value	-0.071652; 6.34189 and 15.3619	0.1511	H_0
Gamma	6.10888 and 3.0457	0.1170	H_0
Inverse Gaussian	18.6058 and 94.5827	No test	–
Lognormal	2.8394 and 0.423517	1.1060e-008	H_1
Normal	18.6058 and 7.4555	7.9830e-009	H_1

Figures

10 mm Fig. 1

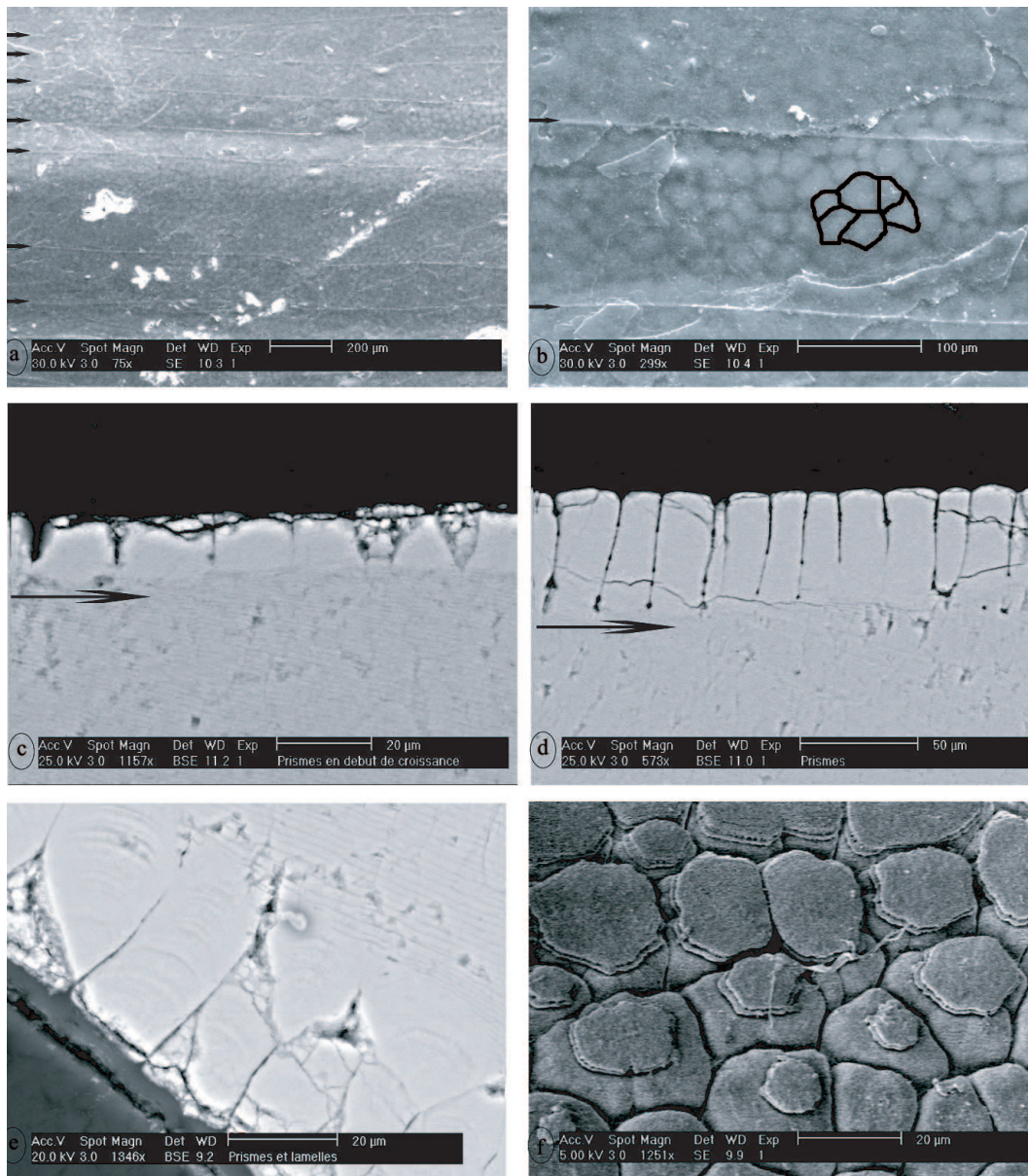


Fig. 2

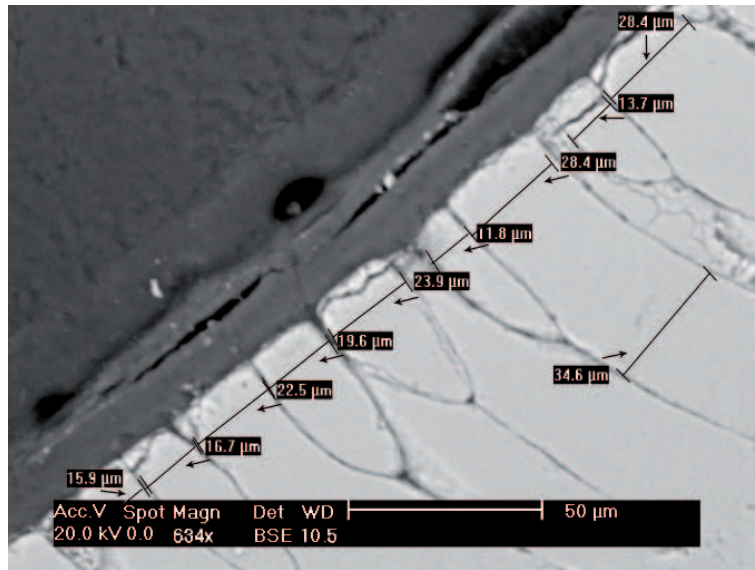


Fig. 3

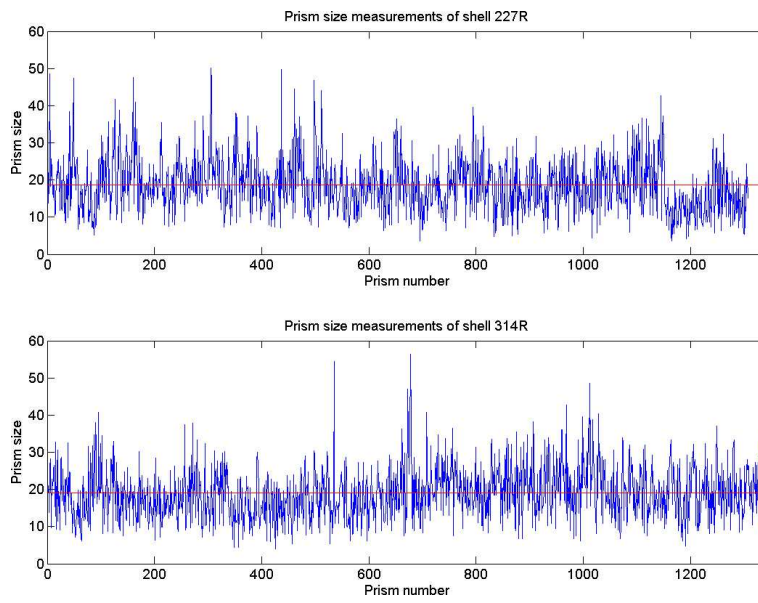


Fig. 4

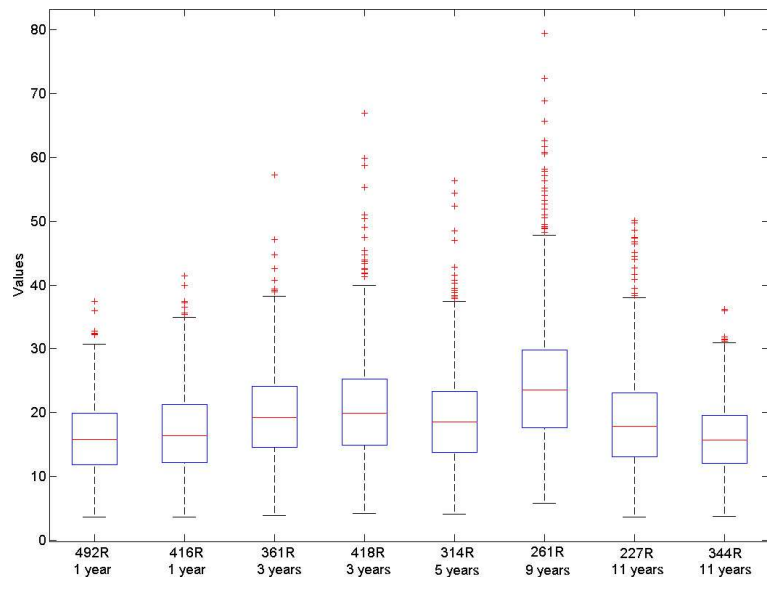


Fig. 5

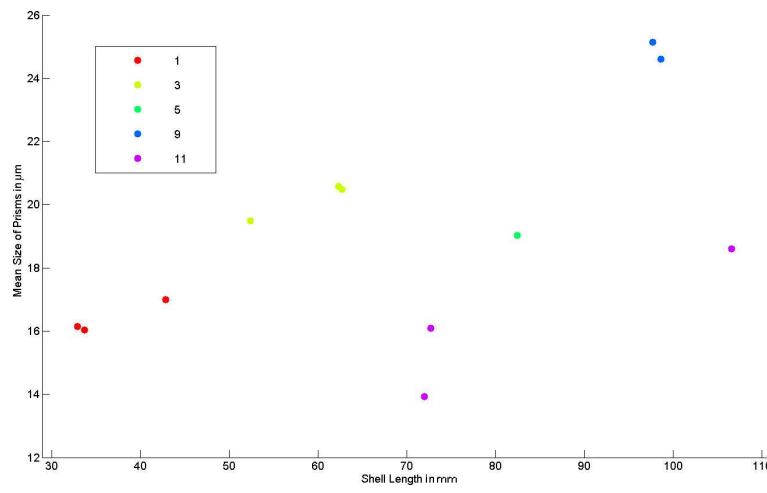


Fig. 6

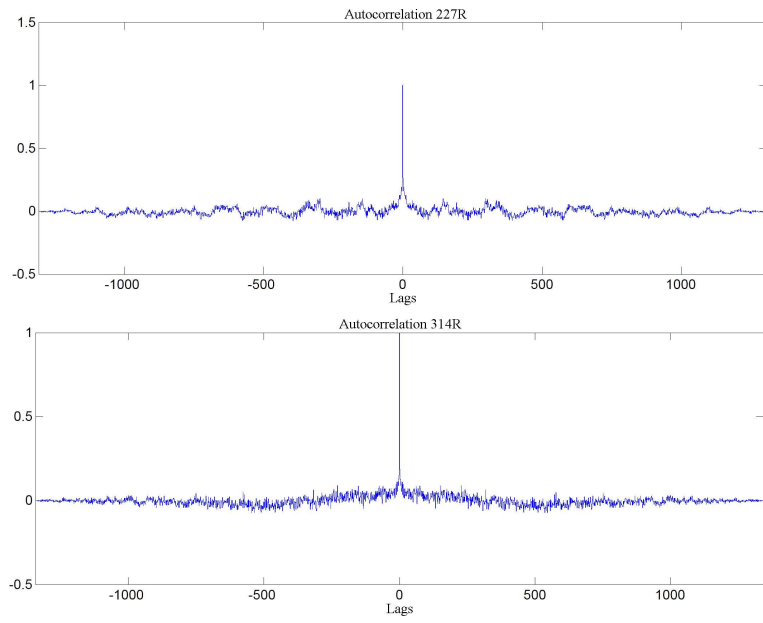


Fig. 7

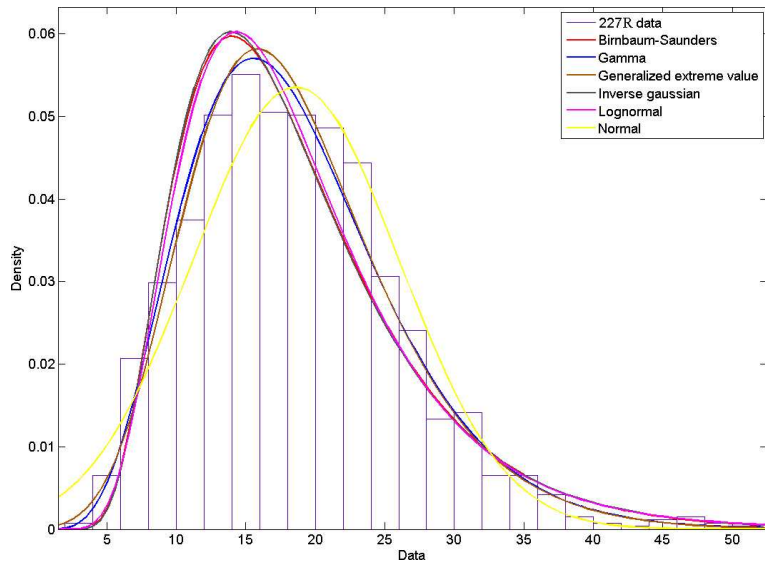


Fig. 8

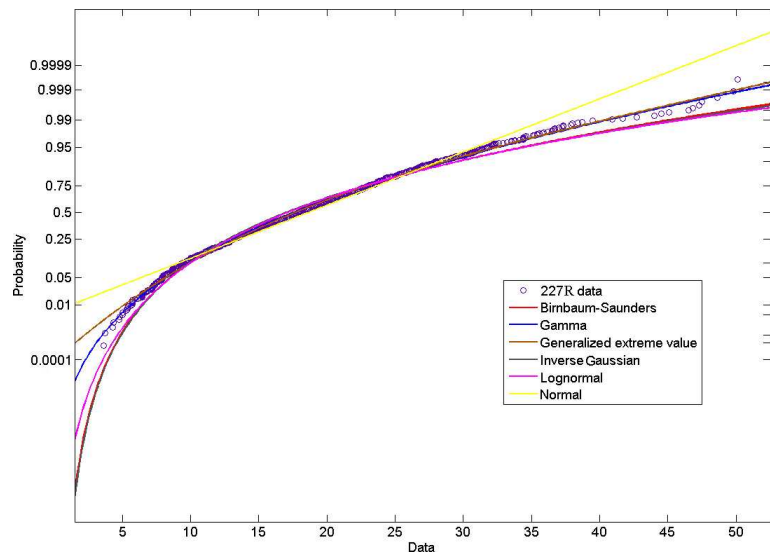


Fig. 9

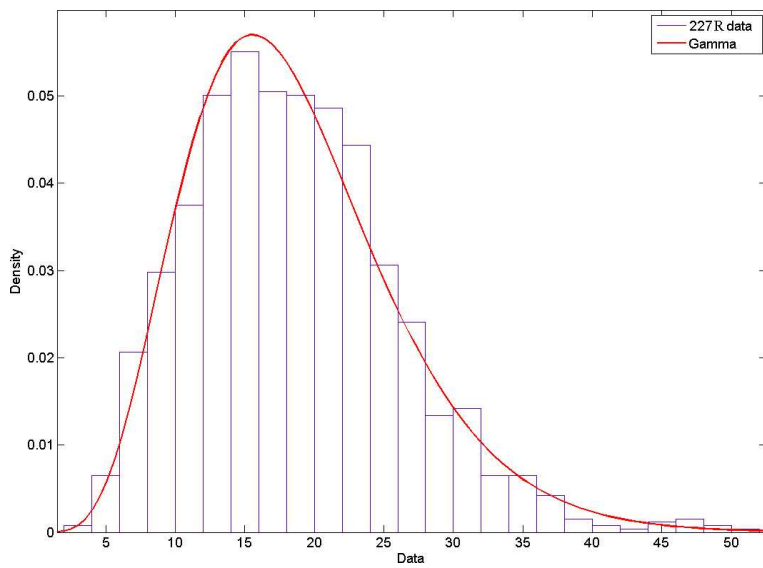


Fig. 10

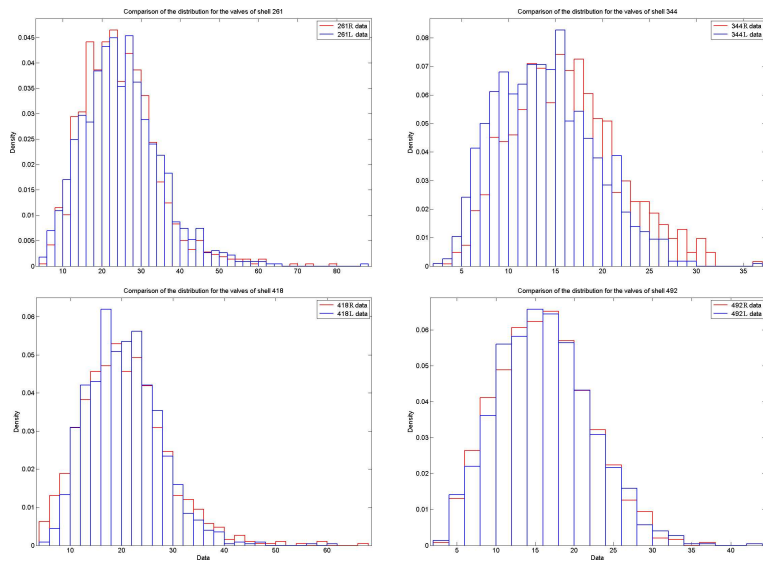


Fig. 11

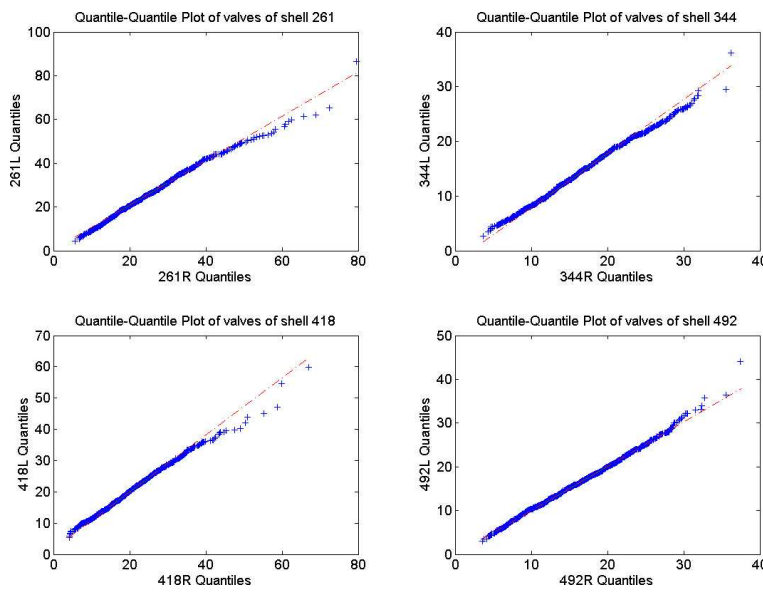


Fig. 12

E.3 Poster : *1st International Conference of Sclerochronology*, St. Petersburg, Floride, 17-20 juillet 2008

Statistical and Spectral Analysis of Growth Increments in Freshwater Mussels, Switzerland

Eric P. Verrecchia, Séverine Vancolen

Geodynamics of the Biosphere Laboratory, Institute of Geology and Hydrogeology, University of Neuchâtel, Switzerland.

Abstract : The present research uses a biostatistical approach to assess the influence of the environment on the growth of two species of bivalve Unionidae, *Unio tumidus* and *Anodonta anatina*, from Lake Neuchâtel, Switzerland. With simple Euclidian morphological measurements, it is possible to show that the growth pattern of these two species is different in terms of size, shape, and rate of growth. On the other hand, a morphological approach demonstrates the perfect symmetry of the two different valves (right and left) of both species. The main aim of this work is to study the growth pattern using thin sections from *Unio tumidus* shells. These thin sections have been observed using a Scanning Electron Microscope (SEM). Prisms related to growth increments have been identified and measured from the ventral margin of the shell, corresponding to a growth period of approximately 2 years. The measurements obtained resulted in signals built with the successive prism width. Wavelets and Fourier analyses have been applied to the signals in order to detect different periods in shell growth, assuming that one prism represents one day. In addition, shells have been scanned using a 3D scanning system in order to map the topography of the shell surface. Images obtained have been also studied using wavelets and Fourier analyses in order to find possible growth patterns. Preliminary results using these methods show that the environment introduces cyclicity during shell growth. It has been demonstrated in many papers that the influence of the moon is recorded in marine shells because of tides. Our results emphasize the same type of influence on freshwater bivalves despite the absence of noticeable terrestrial tides.

Contact Information : S. Vancolen, Institute of Geology and Hydrogeology, Rue Emile-Argand 11, Case postale 158, 2009 Neuchâtel, Switzerland, Phone : 0041 (0) 32 718 26 30, Email : severine.vancolen@unine.ch

Geodynamics of the Biosphere Laboratory



University of Neuchâtel



Institute of Geology and Hydrogeology

Statistical and Spectral Analysis of Growth Increments in Freshwater Mussels, Switzerland

Séverine Vancolen (severine.vancolen@unine.ch) and Eric Verrecchia (eric.verrecchia@unine.ch)

Aim : Statistical study of the Unionid shells from Lake Neuchâtel, in order to assess the influence of the environment

A

Collect zone : La Tène, Lake Neuchâtel (Fig.1).

Database (Fig.2): 477 *Unio tumidus*, 56 *Anodonta anatina* and 15 *Anodonta cygnea*

Unio tumidus, Philipsson 1788 *Anodonta anatina*, Linnaeus 1758 *Anodonta cygnea*, Linnaeus 1758

D

Thin section of *Unio tumidus*

Data : Use of 15 thin sections of *Unio tumidus* (Fig.5) to count growth lines and measure growth increments.

Method : Estimation of the Bertalanffy coefficients and calculation of a mean model (Fig.6).

$$L(t) = 55.4571(1 - e^{-0.3469 t})$$

Utility : the age of each *Unio tumidus* of the database has been estimated.

Remark : Comparison of the different models by age; the younger the shell, the faster the growth (Fig.7).

B

Morphological data : volume, weight, length, width, depth, thickness, anterior length, area, perimeter and curvature.

Preliminary statistical analysis : Comparison of right and left valves to demonstrate their statistical symmetry.

Model : Regression analysis for all morphological measurements, the values of the right valve are regressed against the left ones.

Right valve = β *Left valve + ϵ

Example: Weight *Unio tumidus*
 $b = 1.0011, R^2 = 0.9979$ (Fig.3)

Conclusion : Statistical equality of both valves.

E

Tools : Scanning Electron Microscope

Data : Thin sections of *Unio tumidus*. Identification and measurement of the prisms (units) related to growth increments from the ventral margin of the shell, of approximately 1300 units (Fig.8).

C

Question : Significance of the visual difference between individuals of *Unio tumidus*.

What does it mean ?
 2 species ? Acceleration of the most recent growth period ?

Method : Principal Component Analysis (Fig.4) of the morphological data by age (blue < 4 years, green > 11 years, and red 4 < red < 11 years)

Result : Morphological differences are due to age.

Conclusion : For two shells of the same size but of different ages there is a difference in thickness. The younger ones grew faster. These results combined with the Bertalanffy coefficients (D) gave proof of a significant acceleration of shell growth during the last years.

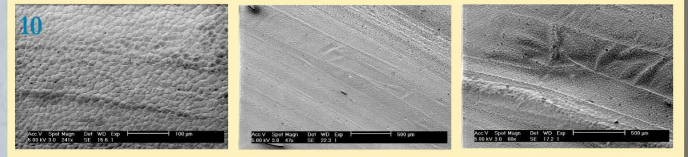
Figure 9 : Signal obtained with the successive prism width.

Method : Wavelets and Fourier analyses in order to detect different periods in shell growth.

Detected cycles : About 682, 341, 204, 170, 120, 107, 85, 50, 28, 20, 15, 10, 6 and 3 units.

Conclusion : Many periods appear in terms of units. Are they related to time units ? Which ones ?

Problems : Daily prisms ? No fixed number of prisms between growth lines ! Are they daily growth lines ? (Fig.10)



Acknowledgments : Thanks to the biologist Pascal Stucki (Aquabug, Neuchâtel, Switzerland), and to Dr. Heinrich Vicentini (Büro für Fisch- und Gewässerökologie, Zurich, Switzerland), for their help with species identification. Thanks to the Dean's office of the University of Neuchâtel for its financial help.

Analyses statistiques des signaux d'incrémentes sur des coquilles lacustres (*Unionidae*) : relations avec les cycles de croissance

Séverine Vancolen

Résumé :

L'objectif de cette étude est d'étudier l'évolution de certaines espèces de mollusques parmi les *Unionidés*, présents dans le Lac de Neuchâtel, Suisse. Cette évolution est appréhendée au travers de la variation des signaux d'incrémentes de la croissance des coquilles.

Pour la construction de leur coquille, les mollusques utilisent le carbonate de calcium dissous dans leur environnement. Sous un microscope, la coquille des bivalves possède de fines striations, résultante de cette biominéralisation, qui peuvent être interprétées comme des incrémentes de croissance.

La construction de la coquille est influencée par les fluctuations environnementales et peut être vue comme un capteur des variations environnementales. Dans un premier temps, une étude morphométrique de la croissance a été effectuée, permettant de comprendre les changements morphométriques de la coquille au cours de la croissance. Puis une approche morphologique, utilisant l'analyse d'une image 3D scannée, a permis l'extraction d'informations cycliques sur les incrémentes de croissance de la coquille. Différentes analyses statistiques de traitement du signal, comme l'analyse de Fourier ou l'analyse en ondelettes, ont été utilisées sur des signaux extraits à partir de ces images 3D, dans le but d'observer de la variabilité et de la cyclicité dans les données.

En conclusion, il a été observé une accélération de la croissance au sein de ces espèces durant les dernières années. Et, résultat important, il a été prouvé que chaque individu avait la même capacité d'enregistrement des cycles (endogènes ou environnementaux).

Mots clés :

Unionidae, Coquille, Incrémentes de croissance, Environnement lacustre, Analyses statistiques, Traitement du signal, Analyse en ondelettes.