



HAL
open science

Influence des conditions écologiques sur la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) du test de foraminifères benthiques actuels

Clémentine Griveaud

► **To cite this version:**

Clémentine Griveaud. Influence des conditions écologiques sur la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) du test de foraminifères benthiques actuels. Océan, Atmosphère. Université d'Angers, 2007. Français. NNT: . tel-00345812v2

HAL Id: tel-00345812

<https://theses.hal.science/tel-00345812v2>

Submitted on 4 Nov 2014

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE DOCTORAT

Influence des conditions écologiques sur la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) du test de foraminifères benthiques actuels

Spécialité : Environnements et Paléo-environnements océaniques

Soutenue publiquement
le 11 mai 2007
à Angers

par

CLEMENTINE GRIVEAUD

devant le jury composé de :

T. Corrège, Professeur, Université de Bordeaux 1
G. Schmiedl, Professeur, Université de Hamburg (Allemagne)
L. Licari, Maître de Conférence, CEREGE, Université Aix-Marseille 3
G. J. Reichart, Université d'Utrecht (Pays-Bas)
E. Michel, C.R. CEA, LSCE, Gif-sur Yvette
F. Jorissen, Professeur, Université d'Angers

Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Examineur
Co-directrice de thèse
Directeur de thèse

*“Only after the last tree has been cut down,
Only after the last river has been poisoned,
Only after the last fish has been caught,
Only then will you find that money cannot be eaten”*

Native Cree Prophecy

Prologue

Ma thèse, je l'ai un peu vécue comme une auto-psychothérapie.

Moments de doute, de désespoir, perte de temps, envies d'abandon, colère contre les uns, déception envers les autres, solitude, beaucoup de solitude, de remise en question, ras-le-bol de l'informatique, de l'éthanol, des pinceaux pour piquer les forums, marre du bureau congelé en hiver, des TPs de pétro à répéter douze fois, du temps pourri...

Mais à coté de ça, il y a eu cet émerveillement enfantin devant la beauté de mes bestioles, il y a eu cette stimulation intellectuelle quotidienne, il y a eu toutes ces discussions passionnantes, ces rencontres avec des gens formidables, ces rencontres avec des gens encore plus que formidables, il y a eu l'ouverture sur des milieux différents, des missions en mer féeriques, des congrès enrichissants...

Au final, j'ai beaucoup appris, scientifiquement bien-sûr, mais aussi sur moi, sur les autres, sur la vie. J'ai appris à persévérer, à me battre pour mes idées, à décider de mon avenir, à ignorer les malintentionnés, j'ai réussi à oublier mes complexes, à assumer mes choix, à accepter mes différences, à relativiser les échecs, à apprécier l'essentiel. Tout cela, bien sûr, n'apparaît pas dans mon manuscrit, mais je tenais à partager ces émotions avec vous.

Il m'aura fallu plus de 4 ans pour arriver au bout de ce travail. C'est très long 4 ans dans une vie, c'est dur aussi. Mais pourtant, aujourd'hui, je suis émue et fière de vous présenter le fruit de ma besogne.

Bonne Lecture à tous.

The following took place between October 2002, and March 2007.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	13
1. Généralités sur les foraminifères benthiques.....	14
2. Écologie des écosystèmes benthiques profonds	16
3. Les isotopes stables : des outils d'investigation courants en écologie marine	21
4. Les zones d'étude	23
5. Influence des conditions écologiques sur la composition isotopique du test de foraminifères benthiques actuels.....	27
CHAPITRE 1 : ANALYSES TAXONOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES GENRES <i>CIBICIDES/CIBICIDOIDES, UVIGERINA, MELONIS ET GLOBOBULIMINA</i>	31
1. Introduction.....	31
2. Les genres <i>Cibicides</i> de Montfort 1808 et <i>Cibicidoides</i> Thalmann 1939	36
3. Le genre <i>Uvigerina</i> d'Orbigny 1826	47
4. Le genre <i>Melonis</i> de Montfort 1808	57
5. Le genre <i>Globobulimina</i> Cushman 1927	64
Planches.....	74
CHAPITRE 2 : FORAMINIFERES BENTHIQUES DU GOLFE DE GASCOGNE: NOUVEAUX RESULTATS	85
1. Introduction.....	85
2. Matériels et Méthodes.....	88
2.1. Hydrologie de la zone d'étude	88
2.2. Échantillonnage	89
2.3. Géochimie	89
2.4. Flux organique et production primaire	90
2.5. Foraminifères	90
3. Résultats.....	91
3.1. Faunes vivantes des stations FP11 (1600 m), FP1 (2400 m) et FP2 (4800 m)	91
3.2. Faunes mortes des stations de pente ouverte (A, F, FP11, H, FP1, FP2)	95
3.3. Comparaison faune vivante/faune morte	97
4. Discussion.....	102
4.1. Processus géochimiques benthiques	102
4.2. Densités	103
4.3. Composition spécifique	105
4.4. Microhabitats	110
5. Conclusions.....	114
Annexes.....	116

CHAPITRE 3 : SPATIAL VARIABILITY IN DEEP-SEA BENTHIC FORAMINIFERA COMMUNITIES FROM MICRO- TO MESO-SCALE **123**

1. Introduction.....	123
2. Material and Methods.....	124
3. Results.....	127
3.1. Station FP8 (980 m)	127
3.2. Station FP10 (1860 m)	136
3.3. Station FP9 (3100 m)	145
4. Discussion.....	151
4.1. Differences in densities of total living faunas between cores	151
4.2. Differences in composition of living faunas between cores	154
4.3. Relationships between living and dead faunas	156
4.4. Does the geochemistry of one core well represent the area?	159
5. Conclusions.....	160
Appendix.....	163

CHAPITRE 4 : IMPACT OF DIFFERENT ORGANIC FLUX REGIMES ON THE DENSITY, COMPOSITION AND MICROHABITATS OF BENTHIC FORAMINIFERA FAUNAS IN THE NORTH-EAST ATLANTIC **187**

1. Introduction.....	187
2. Material and Methods.....	90
3. Results.....	194
3.1. Geochemistry	194
3.2. Foraminiferal densities	195
3.3. Foraminiferal vertical distribution and composition	196
4. Discussion.....	199
4.1. Impact of organic flux on faunal densities in the three areas	199
4.2. Impact of organic flux on faunal composition and microhabitats	203
5. Conclusions.....	210

CHAPITRE 5: STABLE ISOTOPIC COMPOSITION ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) OF LIVING BENTHIC FORAMINIFERA OFF CAP BLANC, NW AFRICA **215**

1. Introduction.....	215
2. Material and Methods.....	221
2.1. Study area	221
2.2. Methods	224
3. Results.....	227
3.1. Equilibrium calcite $\delta^{18}\text{O}$ and dissolved inorganic carbon $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ in the water column and in pore waters	227
3.2. Stable isotopes of benthic foraminifera in function of water depth	229
4. Discussion.....	234
4.1 Interspecific differences in $\delta^{18}\text{O}$	234
4.2 Interspecific differences in $\delta^{13}\text{C}$	238
Appendix.....	247

CHAPITRE 6 : STABLE ISOTOPES OF TESTS OF LIVING BENTHIC FORAMINIFERA FROM THE BAY OF BISCAY AND THE PORTUGUESE MARGIN **253**

1. Introduction.....	253
2. Material and Methods.....	255
3. Results.....	258
3.1. Portuguese Margin	258
3.2. Bay of Biscay	260
4. Discussion.....	263
4.1. Potential causes of isotopic disequilibrium	263
4.2. Oxygen isotopic composition	268
4.3. Carbon isotopic composition	272
5. Conclusions.....	280
Appendix.....	282

SYNTHESE ET CONCLUSIONS	287
--------------------------------------	------------

REFERENCES	297
-------------------------	------------

PLANCHES	329
-----------------------	------------

REMERCIEMENTS	337
----------------------------	------------

INTRODUCTION

INTRODUCTION

INFLUENCE DES CONDITIONS ECOLOGIQUES SUR LA COMPOSITION ISOTOPIQUE ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) DE TESTS DE FORAMINIFERES BENTHIQUES

Cette thèse s'est inscrite dans le cadre du projet FORAMPROX (2002-2006) dont l'objectif était d'améliorer des proxies paléocéanographiques existantes (=marqueurs quantifiables de paramètres non observables) en étudiant l'écologie des foraminifères et la composition géochimique (isotopes stables, métaux lourds) de leur test. Plus exactement, cette thèse vise à mieux comprendre les interactions entre les foraminifères benthiques et leur milieu, et l'impact de ces interactions sur la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) de leur test. Il s'en dégage donc deux approches complémentaires et inter-reliées : une approche écologique, et une approche géochimique.

Le volet écologique vise à étudier des populations de foraminifères benthiques en milieu océanique profond. Il s'agit de comparer des zones de conditions trophiques différentes, et de mettre en relation les données faunistiques avec les paramètres environnementaux (flux de matière organique, oxygénation de l'eau de fond).

Le volet géochimique concerne l'analyse isotopique du test de plusieurs espèces de foraminifères récents. La comparaison de la signature isotopique de ces peuplements et des conditions physico-chimiques régnant dans leur milieu de vie permet de calibrer les signaux actuels et ainsi de reconstituer de façon plus précise les environnements du passé.

De toute évidence, l'interprétation correcte des signaux isotopiques des foraminifères benthiques nécessite une parfaite connaissance de l'écologie des faunes étudiées (microhabitat, exigences trophiques, dynamique des populations) et une bonne compréhension des processus physico-chimiques qui affectent l'eau de fond et l'eau interstitielle. Une étude taxonomique préalable est également nécessaire pour identifier correctement les individus.

Cette thèse pluridisciplinaire fait donc appel à des notions de taxonomie, d'écologie benthique et de géochimie de l'eau de mer et du sédiment superficiel. Nous allons introduire brièvement ces notions pour une meilleure compréhension de la suite du manuscrit.

1. GENERALITES SUR LES FORAMINIFERES BENTHIQUES

Les foraminifères sont des organismes unicellulaires eucaryotes (=protistes) dont la cellule est entourée par une coquille, le test. Le test, de nature variable, sert essentiellement à protéger le protoplasme (la cellule) de l'environnement extérieur. Il en existe trois grands types (Fig. 1) : les tests **perforés** ou hyalins (test calcaire et troué de nombreux pores) ; les tests **porcelanés** (test calcaire imperforé, lisse) et les tests **agglutinés** (test formé par accumulation puis cohésion de particules en suspension ou dans le sédiment).

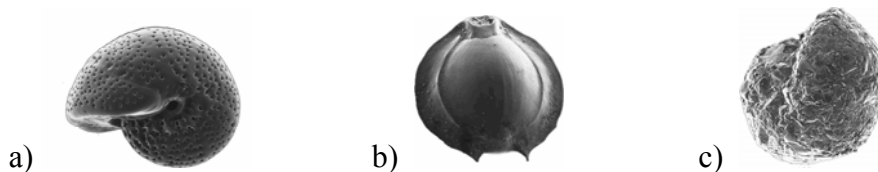


Figure 1. Illustration des trois types de tests des foraminifères. a) test perforé : *Melonis pompilioides* ; b) test porcelané : *Pyrgo murrhina*. c) test agglutiné : *Cribrostomoides subglobosus*

Les foraminifères sont dits **benthiques** lorsqu'ils vivent sur et/ou dans le sédiment qui tapisse les fonds océaniques, à la différence des foraminifères planctoniques, qui vivent dans la colonne d'eau. Les foraminifères benthiques se déplacent grâce à des pseudopodes, qui sont des prolongements du protoplasme vers l'extérieur du test. Ces pseudopodes leur servent également à capter de la nourriture, et dans le cas des foraminifères agglutinés, à capter des particules pour la bio-construction de leur test. Les tests calcaires se forment par précipitation biochimique des ions carbonatés présents dans l'eau de mer (CO_2 dissout, HCO_3^- , CO_3^{2-}).

Les foraminifères benthiques sont des organismes organo-hétérotrophes, c'est à dire qu'ils ont besoin d'apports énergétiques organiques pour leur métabolisme (croissance, reproduction, motilité ; Myers, 1943). Ils se nourrissent donc en général de matière organique, composée principalement d'agrégats de phytoplancton, qui tombe dans la colonne d'eau jusqu'au sédiment. En fonction de leurs mode et lieu de vie, les foraminifères peuvent être suspensivores (ils captent des particules organiques en suspension au dessus du sédiment), déposivores (ils utilisent des particules déposées sur le sédiment et/ou introduit dans le sédiment par bioturbation) ou encore bactériovores (ils se nourrissent de bactéries présentes dans le sédiment). Certains foraminifères vivent en symbiose avec des algues (Lee & Anderson, 1991 ; Lee *et al.*, 1995) ou des bactéries (Bernhard, 1996, 2003).

Les foraminifères ont un mode de reproduction particulier : ils peuvent alterner entre reproduction sexuée et asexuée (Fig. 2). Ce mode de reproduction leur confère une grande

diversité morphologique. Ainsi la taille du proloculus (loge initiale) varie en fonction du mode de reproduction : pendant la reproduction sexuée il y a fusion de deux gamètes qui donnent naissance à un petit proloculus (forme microsphérique) alors que lors de la reproduction asexuée les juveniles héritent d'un nucleus, d'une partie du cytoplasme de leur parent et parfois même de symbiotes (Hottinger, 2000) ce qui donne lieu à un gros proloculus (forme mégalosphérique). Les loges suivantes sont construites successivement ; pendant les premiers stades de croissance, une nouvelle loge est construite en 24h en moyenne (Debenay *et al.*, 1996).

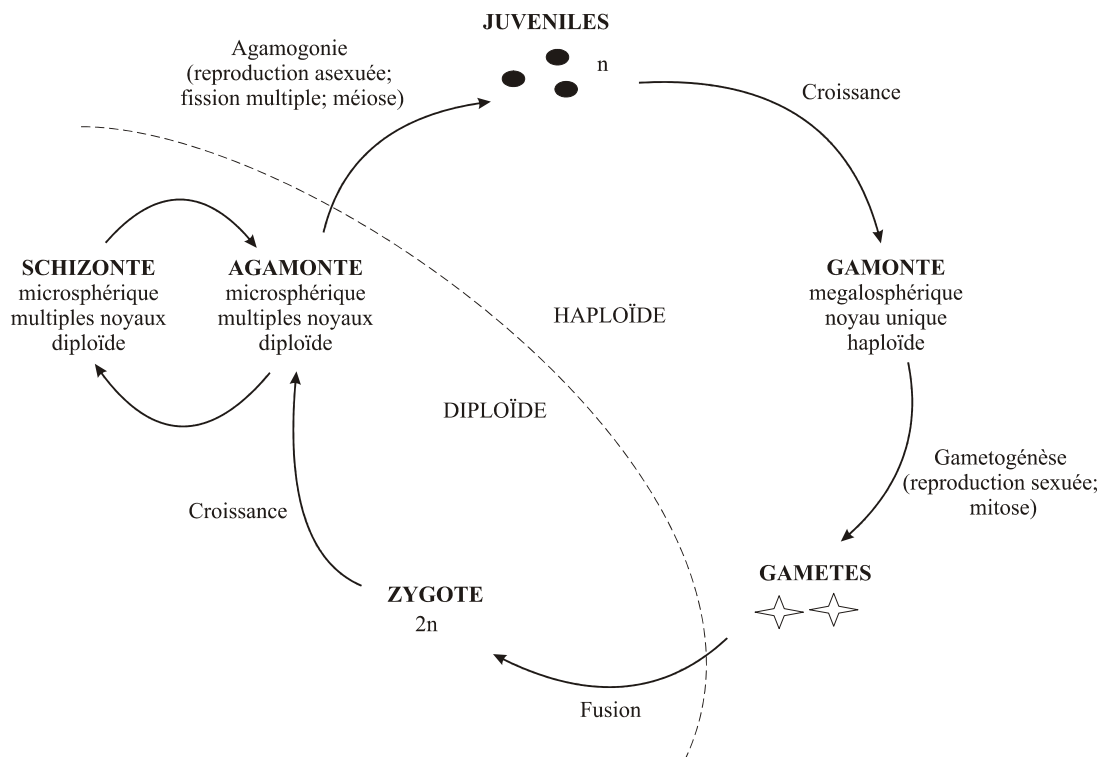


Figure 2. Schéma d'un cycle de reproduction classique chez les foraminifères avec alternance de générations (d'après Loeblich & Tappan, 1964).

Aujourd'hui encore, la morphologie du test sert de base à la classification taxonomique des foraminifères (Loeblich & Tappan, 1964 ; Sen Gupta, 1999). On dénombre plus de 40 000 espèces, dont 4000 vivantes.

Du fait de leur durée de vie relativement courte (de 3 mois à 2 ans, Murray, 1983 ; Hallock *et al.*, 1986), les foraminifères réagissent et s'adaptent rapidement aux changements de leur environnement. De plus, leur ubiquité et leur richesse dans le milieu marin (des côtes aux plaines abyssales), leur potentiel de fossilisation (on les trouve du Cambrien à l'actuel), ainsi qu'une méthode d'analyse relativement simple, font des foraminifères benthiques de bons indicateurs des changements environnementaux. Pour cela, il faut regarder de plus près comment les foraminifères actuels interagissent avec leur milieu.

2. ÉCOLOGIE DES ECOSYSTEMES BENTHIQUES PROFONDS

NB : On utilisera le terme *profond* pour désigner des profondeurs océaniques supérieures à 200 m, cette limite correspondant approximativement à la rupture entre le plateau continental et la pente continentale.

L'importance de la matière organique et de l'oxygénation

En milieu côtier, la lumière, la salinité et la température subissent de grandes variations temporelles et spatiales ; ces paramètres sont à l'inverse assez stables en milieu océanique profond et n'influencent pas directement la faune benthique. Ce sont les apports en matière organique et l'oxygène qui jouent un rôle prépondérant sur la répartition des foraminifères benthiques profonds (e.g. Jorissen *et al.*, 1995 ; Levin & Gage, 1998 ; Van der Zwaan *et al.*, 1999). Le flux de matière organique serait le paramètre le plus important selon de nombreux auteurs (e.g. Gooday *et al.*, 2000 ; Fontanier *et al.*, 2002), alors que l'oxygène deviendrait limitant sous des concentrations de 1 ml. L⁻¹ (e.g. Sen Gupta & Machin-Castillo, 1993 ; Levin & Gage, 1998). Selon Van der Zwaan *et al.* (1999), l'oxygène contrôlerait la richesse spécifique, alors que la disponibilité en nourriture contrôlerait les densités. Ces deux facteurs sont eux- même inter-reliés : l'accumulation de matière organique provoque la consommation de l'oxygène pour sa dégradation ; des zones riches en matière organique sont souvent appauvries en oxygène, et à l'inverse des zones pauvres en matière organique sont souvent bien oxygénées. D'autres facteurs, tels que la granulométrie, l'intensité des courants, et les masses d'eau peuvent cependant influencer la répartition des foraminifères en milieu profond et ne doivent pas être systématiquement négligés (Jorissen *et al.*, 2007).

Couplage pelagos-benthos

Le flux de matière organique (J_z) qui arrive sur les sédiments et qui fournit de la nourriture aux foraminifères provient essentiellement de la Production Primaire (PP) qui a lieu dans la zone photique (zone éclairée) de la colonne d'eau, soit en surface. En fonction de la profondeur d'eau, la quantité de matière organique qui atteint le sédiment va varier : d'une façon simpliste, durant la chute des particules le long de la colonne d'eau, une grande partie de cette matière organique est dégradée. On fait la différence entre la matière organique **labile**, fraîche et facilement métabolisable, et la matière organique **réfractaire**, plus dégradée et moins facilement assimilable par les organismes. Lorsque la profondeur d'eau augmente, la quantité de matière organique qui atteint le sédiment pour nourrir les faunes benthiques diminue, et par ailleurs la proportion de matière organique labile par rapport à la matière

organique réfractaire diminue également (Berger & Wefer, 1990 ; Herguera 1992). En milieu très profond, le flux organique est donc essentiellement composé de matière organique réfractaire. Notons que cette matière organique réfractaire peut également avoir une source continentale (fragments de plantes terrestres ou pollens transportés au gré des vents et des fleuves). Cependant, en milieu océanique ouvert, cette composante continentale est généralement négligeable, sauf en milieu de canyon (e.g. Van Weering *et al.*, 2002).

Dans ce manuscrit nous utiliserons les termes **eutrophe**, **mésotrophe** et **oligotrophe** pour définir le niveau trophique d'un milieu. Dans les eaux de surface, eutrophe désignera une zone très productive, riche en nutriments, avec une production primaire supérieure à 200 gC/m²/an; une zone mésotrophe présentera des conditions intermédiaires (entre 100 et 200 gC/m²/an); et on utilisera le terme oligotrophe pour désigner une zone peu productive (moins de 100 gC/m²/an).

En milieu profond, c'est le flux exporté qui détermine les conditions trophiques : oligotrophe désignera un environnement pauvre en nutriments (i.e. dont le flux total exporté est inférieur à 2 gC/m²/an), mésotrophe un flux compris entre 2 et 8 gC/m²/an environ, et eutrophe un flux supérieur à 8 gC/m²/an. Ces limites sont toutefois totalement subjectives ; nous les avons déterminées en fonction de nos faunes de foraminifères.

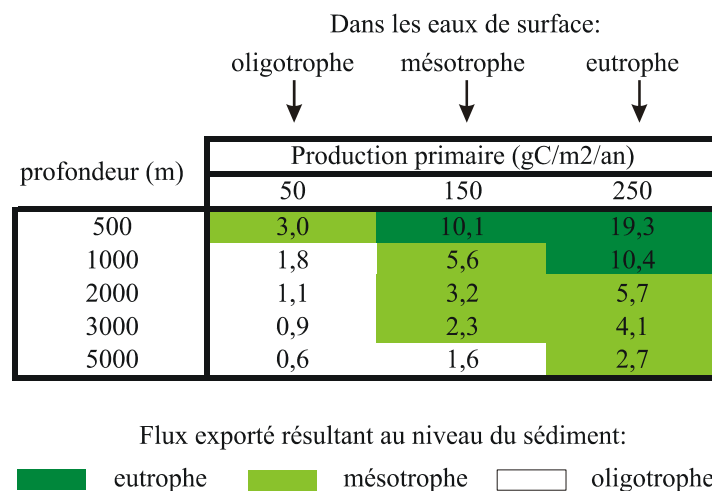


Figure 3. Schéma représentant les flux de matière organique exportée, en fonction de la profondeur de colonne d'eau et de la production primaire en surface, dans trois cas de figures : en milieu oligotrophe, en milieu mésotrophe, et en milieu eutrophe. Le flux calculé résultant donne les conditions trophiques en profondeur ; il est calculé selon la formule de Berger & Wefer (1990) améliorée par Herguera (1992). Voir chapitre 2 section Matériels et Méthodes pour plus d'explications.

Il est en effet important de se rendre compte que le flux exporté de C_{org} (Jz) dépend à la fois de la production primaire en surface, du facteur d'export f, et de la profondeur d'eau. Par

conséquent, les conditions trophiques trouvées dans l'eau de surface n'ont pas toujours les mêmes caractéristiques que les eaux océaniques sous-jacentes. C'est pour cela que même sous des conditions de surface riches, on peut trouver des zones profondes très pauvres en matière organique (i.e. flux exporté faible, Fig. 3), tandis qu'en dessous de zones oligotrophes on peut trouver des zones benthiques mésotrophes (à une profondeur limitée).

Quelques notions de Géochimie : La diagenèse précoce

L'arrivée de matière organique sur le plancher océanique modifie les conditions physico-chimiques du sédiment superficiel et provoque de nombreux gradients chimiques au niveau de l'interface eau de fond-sédiment. Ces processus sont en fait biogéochimiques ; de nombreuses bactéries sont en effet impliquées dans ces réactions. Successivement, des oxydants vont se relayer pour assurer la dégradation (oxydation) de la matière organique : l'oxygène, le plus énergétique, est utilisé préférentiellement ; lorsqu'il vient à manquer, les nitrates prennent le relais, puis les oxydes de manganèse et de fer, et enfin les sulfates (Fig. 7). L'ensemble de ces réactions est appelé diagenèse précoce. Le sédiment est donc un milieu contrasté, où on délimite notamment la zone oxique (sédiment aérobie très superficiel) et la zone anoxique sous-jacente où il n'y a plus d'oxygène.

Pour désigner l'oxygénation, nous utiliserons la classification de Tyson & Pearson (1991) selon laquelle on distingue des environnements oxiques (> 2 mL. L⁻¹), dysoxiques (2.0-0.2 mL. L⁻¹), suboxiques (0.2-0.0 mL. L⁻¹) et anoxiques (0.0 mL. L⁻¹)

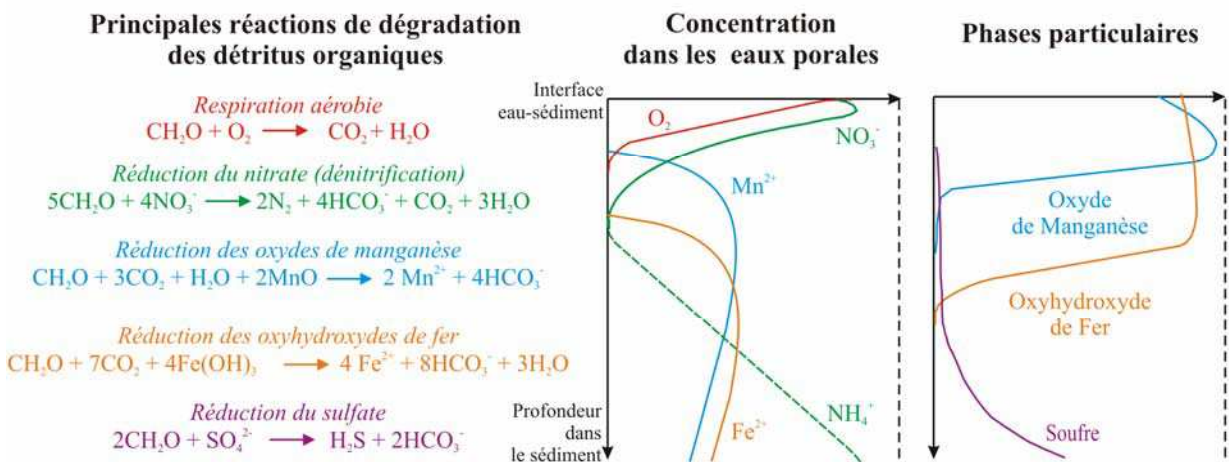


Figure 7. Principales réactions de dégradation de la matière organique dans le sédiment. La matière organique est représentée par une molécule de base de sucrose (CH₂O ; d'après Froelich *et al.*, 1979 et Fontanier, 2003)

Ces processus diagénetiques et les gradients chimiques générés vont influencer la répartition verticale des foraminifères dans le sédiment. La plupart des organismes vivent dans la zone aérobie (oxique) du sédiment, mais certains taxons, comme *Globobulimina* spp., sont capables de vivre dans des conditions totalement anoxiques, grâce à une réserve interne de nitrates dans laquelle ils piochent pour subvenir à leurs besoins énergétiques (Risgaard-Petersen *et al.*, 2006).

Notion de microhabitat

Le microhabitat représente la répartition verticale d'un taxon vivant dans le sédiment. En général, on retrouve des foraminifères vivants jusqu'à 10 cm. Certaines espèces vivent à la surface du sédiment, ce sont les formes **épipéliques**, et d'autres vivent dans le sédiment, elles sont **endopéliques**. On distingue dans le sédiment les microhabitats endopéliques superficiels, les microhabitats endopéliques intermédiaires et les endopéliques profonds (Fig. 4).

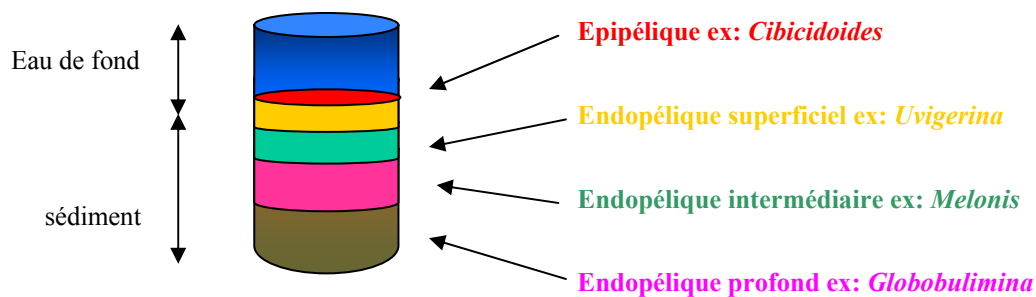


Figure 4.

Schéma des différents types de microhabitats

Chaque espèce va avoir son microhabitat préférentiel, dans lequel elle trouve les conditions optimales à sa survie. Ainsi parmi nos espèces majeures, nous distinguons 4 groupes : le groupe des *Cibicides/Cibicidoïdes*, souvent supposés être épipéliques ; le groupe des *Uvigerina*, endopélique superficiel ; le groupe de *Melonis barleeanus*, endopélique intermédiaire, qui vit en général dans la partie inférieure de la zone oxique du sédiment (e.g. Fontanier *et al.*, 2002); et le groupe des *Globobulimina*, endopélique profond, qui vit préférentiellement au niveau de la limite à oxygène zéro et dans le sédiment anoxique.

Cependant le microhabitat n'est pas statique et les espèces peuvent modifier leur profondeur de vie en fonction des conditions d'oxygénation et de flux organique (Jorissen, 1999). En effet le microhabitat est contrôlé par des processus physiques, chimiques et biologiques (Corliss, 1985). La nourriture (apports en matière organique) et l'oxygénation sont les deux principaux facteurs limitants (Shirayama, 1984 ; Corliss & Emerson, 1990 ; Jorissen *et al.*, 1995). Pour décrire le microhabitat, Jorissen *et al.* (1995) ont mis au point un modèle

conceptuel, le modèle TROX (TRophic et OXYgen), expliquant les différences de répartition des foraminifères dans le sédiment le long d'un transect trophique (Fig. 5). En conditions oligotrophes (peu de ressources), l'oxygène peut pénétrer dans le sédiment car il est peu consommé ; c'est la disponibilité en nourriture qui est le principal facteur limitant la survie d'espèces endopéliques. A l'inverse, en conditions eutrophes (nourriture non limitante), beaucoup d'oxygène est consommé pour assurer la dégradation de la matière organique ; c'est la profondeur de pénétration de l'oxygène dans le sédiment qui va contrôler la profondeur de vie des foraminifères. Dans ce cas, seules les espèces tolérantes à des conditions dysoxiques vont survivre. Dans des conditions intermédiaires, les espèces endopéliques vont pouvoir se développer car ni la nourriture ni l'oxygène ne sont limitants. Dans ces systèmes mésotrophiques, les différents microhabitats sont donc occupés, et répartis sur une profondeur de plusieurs cm. Dans des conditions eutrophiques, par contre, cette succession peut être fortement comprimée, et on peut trouver des endobiontes profonds dans le premier centimètre du sédiment.

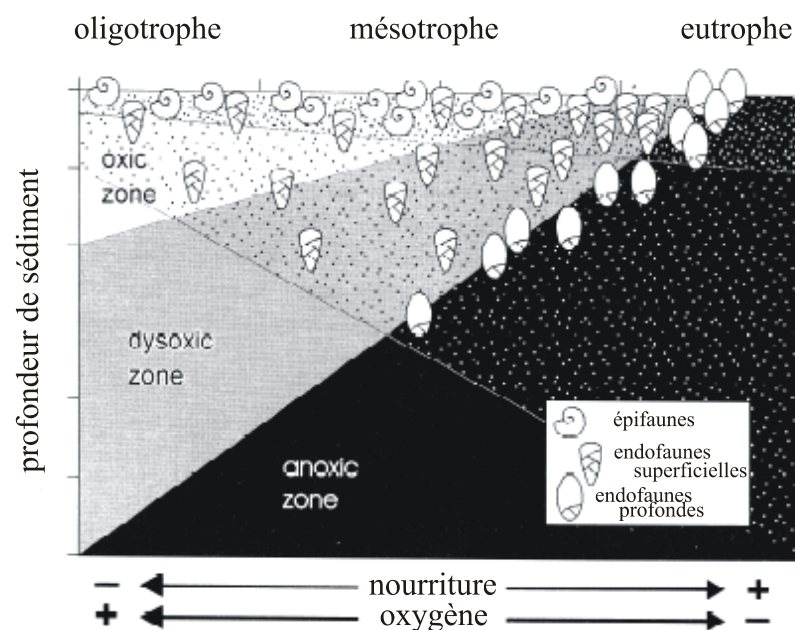


Figure 5. Modèle de microhabitat : le modèle TROX (d'après Jorissen *et al.*, 1995 ; de Stigter, 1996)

Souvent, plus de 75% des stocks vivent dans le premier centimètre de sédiment (e.g. Barmawidjaja, 1992 ; Rathburn & Corliss, 1994 ; Fontanier *et al.*, 2002). Les ressources, qu'elles soient sous forme de bactéries, de matière organique labile ou de matière organique dissoute, y sont plus abondantes, facilement assimilables et consommées rapidement. Certaines espèces sont pourtant inféodées à des microhabitats profonds, telles que par exemple *Globobulimina* spp.

Plusieurs raisons peuvent entraîner les foraminifères à vivre dans ces couches plus profondes du sédiment :

(1) éviter la prédation par la meio/macrofaune ou l'ingestion passive par des dépositivores ; (2) éviter la compétition pour la nourriture avec d'autres foraminifères ou avec d'autres types d'organismes ; (3) chercher des types de nourriture spécifique disponibles dans les couches profondes de sédiment (Goldstein & Corliss, 1994) ; en effet les espèces vivant dans les couches profondes du sédiment pourraient bénéficier de phytodétritus altérés, introduits dans le sédiment par bioturbation (e.g. Jorissen *et al.*, 1995 ; Schmiedl *et al.*, 2000 ; Kitazato *et al.*, 2000) ; (4) répondre à des gradients physico-chimiques (Gooday, 1986 ; Corliss & Emerson, 1990), comme évoqué plus haut (diagénèse précoce).

Plusieurs études ont tenté de déterminer s'il y avait un rapport entre la morphologie du test et le microhabitat (Corliss, 1985 ; Corliss & Chen, 1988 ; Corliss, 1991). Ainsi les organismes épipéliques auraient plutôt un test planoconvexe ou biconvexe (comme les *Cibicidoides*) avec des pores sur une seule face, alors que les organismes endopéliques auraient un test plus allongé avec des périphéries très arrondies (par exemple les *Bulimina* ou les *Fursenkoina*) avec des pores distribués sur tout le test. Cependant, dans de nombreux cas, aucun rapport tangible n'est possible entre morphologie du test et profondeur de vie de l'organisme dans le sédiment (Buzas *et al.*, 1993). L'espèce *Melonis barleeanus*, par exemple, a un test biconvexe aplati et vit dans un microhabitat endopélique intermédiaire.



Figure 6. Exemples de deux morphologies différentes :
a) test aplati biconvexe (*Gavelinopsis translucens*) et b) test allongé (*Fursenkoina bradyi*)

3. LES ISOTOPES STABLES : DES OUTILS D'INVESTIGATION COURANTS EN ECOLOGIE MARINE

Depuis plusieurs décennies, les isotopes stables du carbone (C^{12} et C^{13}) et de l'oxygène (O^{16} , O^{18}) sont mesurés dans les tests de foraminifères carbonatés (perforés et porcelanés) pour reconstituer des environnements du passé. Lorsque le foraminifère bioconstruit son test, il utilise les ions dissous dans l'eau de mer (CO_2 dissout, HCO_3^- , CO_3^{2-}). Or les rapports d'isotopes stables ($\delta^{18}O$, $\delta^{13}C$) dans l'eau (et donc dans ces espèces chimiques) varient sous l'effet de processus environnementaux chimiques et biologiques (fractionnement isotopique). La composition isotopique des foraminifères devrait donc refléter les variations de son milieu.

On mesure les concentrations d'isotopes stables à l'aide d'un spectromètre de masse, en déterminant les rapports de masse du CO₂ provenant de la combustion des échantillons carbonatés. On ne peut en effet déterminer les abondances totales des isotopes minoritaires, mais on exprime l'abondance isotopique par l'écart δ du rapport isotopique (R) d'un échantillon en comparaison du même rapport isotopique avec un étalon de référence standard pour lequel le rapport isotopique R est connu ;

$$\text{en } \text{‰} \quad \delta = [(R_{\text{échantillon}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}}] \times 1000$$

Pour les carbonates, le standard utilisé est PDB (Pee Dee Belemnite), pour lequel par définition $\delta^{18}\text{O}=0$ et $\delta^{13}\text{C}=0$ (Epstein *et al.*, 1953). Une valeur de δ positive indique un enrichissement dans l'isotope lourd par rapport au standard, et une valeur négative indique un appauvrissement.

Le principal facteur influençant le $\delta^{18}\text{O}$ des foraminifères benthiques vivants est la température ; ainsi le long d'un gradient bathymétrique où la température décroît progressivement, une augmentation de la signature des foraminifères benthiques est donc attendue. Dans le sédiment, par contre, le $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau interstitielle ne varie pas significativement. Les différences de signatures isotopiques en oxygène chez différentes espèces dans le sédiment témoignent d'effets vitaux spécifiques à chaque espèce, et/ou de l'effet de la concentration en ion carbonate [CO₃²⁻].

Le $\delta^{13}\text{C}$ de l'eau de fond est directement relié aux apports en matière organique. Dans le sédiment, le profil de $\delta^{13}\text{C}$ de l'eau interstitielle montre un fort gradient décroissant, à cause de la dégradation de la matière organique légère (c'est à dire pauvre en ¹³C) à l'interface (e.g. McCorkle *et al.*, 1985). Le microhabitat des foraminifères va donc fortement influencer leur composition isotopique : une espèce qui vit sur le sédiment (épipélique) reflèterait le $\delta^{13}\text{C}$ de l'eau de fond, alors qu'une espèce vivant dans le sédiment (endopélique) serait indicatrice du $\delta^{13}\text{C}$ de l'eau interstitielle, appauvrie en C¹³ par rapport à l'eau de fond. Le $\delta^{13}\text{C}$ de l'eau de fond et de l'eau interstitielle dépendent donc du flux organique (isotopiquement léger), mais également de la ventilation océanique profonde (Berger & Vincent, 1986), et des conditions redox du sédiment (Zeebe & Wolf-Gladrow, 2001).

Applications paléocéanographiques

Le $\delta^{13}\text{C}$ des espèces de foraminifères benthiques vivant à la surface du sédiment a été utilisé comme proxy de ventilation profonde (e.g. Duplessy *et al.*, 1984; Michel *et al.*, 1995;

Bickert & Wefer, 1996; 1999; Vidal *et al.*, 1999), puis il a été suggéré (Zahn *et al.*, 1986; McCorkle & Emerson, 1988; Wefer *et al.*, 1999; Mackensen *et al.*, 2000) que l'analyse isotopique simultanée de deux espèces vivant à différentes profondeurs de sédiment pourrait renseigner sur le taux de dégradation de la matière organique dans le sédiment, et donc sur le taux de matière organique labile vers les fonds océaniques. C'est cette hypothèse que nous allons tester dans ce manuscrit, pour tenter de calibrer un proxy de paléo-flux exporté, et donc de paléo-productivité.

4. LES ZONES D'ETUDE

Nous avons choisi 3 zones d'étude à régimes trophiques différents pour comprendre l'impact des flux de matière organique sur l'écologie des faunes de foraminifères benthiques et sur la géochimie de leur test. La comparaison des données écologiques et isotopiques des 3 zones nous permettra de mieux appréhender les mécanismes qui gouvernent ces répartitions et d'en tirer des observations systématiques.

Les deux premières zones (la Marge du Portugal, et le Golfe de Gascogne, appelé Bay of Biscay en anglais, Fig. 8a) sont des systèmes avec une structure hydrologique relativement stable, alors que la zone de Cap Blanc est une zone à upwelling.

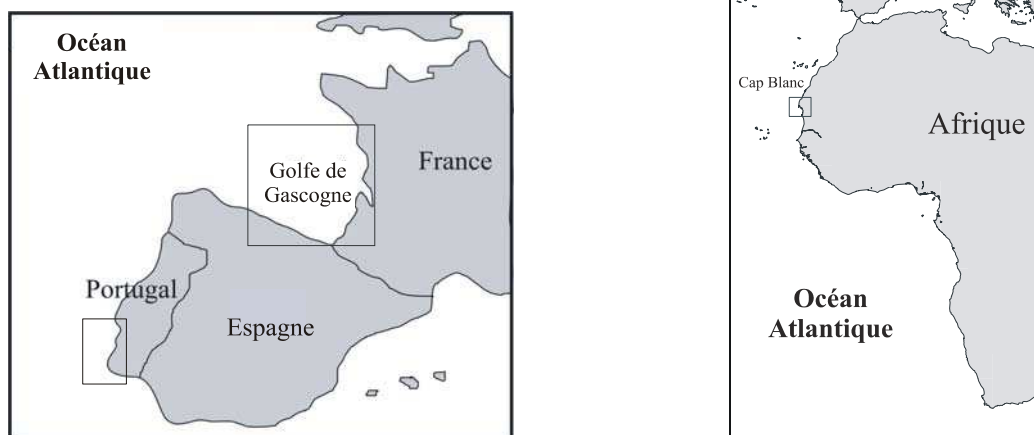


Figure 8a. Carte des deux zones d'étude de la marge du Portugal et Golfe de Gascogne.

La Marge du Portugal

La zone d'étude est située entre 37 et 39°N, au large du sud du Portugal (fig 8a). Les conditions de surface sont **oligotrophiques** à **mésotrophiques** (production primaire $\approx 100 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$). En été, les eaux superficielles de la couche mélangée sont caractérisées par le courant du Portugal, courant froid se dirigeant vers le sud ; en hiver et en automne, c'est un

INTRODUCTION

courant chaud circulant vers le nord (Fiùza, 1983 ; Haynes & Barton, 1990 ; Levy *et al.*, 1993). Sous la thermocline (~100 m de profondeur) jusqu'à 600 m, on trouve la NACW (North Atlantic Central Water), puis une veine d'eau méditerranéenne, la MOW (Mediterranean Outflow Water) entre 600 et 1500 m, et enfin l'eau profonde Atlantique Nord, la NADW, de 1500 m jusqu'au plancher océanique (Meincke *et al.*, 1975, Zenk & Armi, 1990). La MOW est caractérisée par une salinité élevée (36,3 ‰) que la NADW. Cette veine d'eau circule vers le nord sur une largeur de 100 à 150 km. Nous avons étudié dans cette zone les faunes vivantes et les faunes mortes de trois stations situées à 980 m, 1860 m et 3100 m de profondeur.

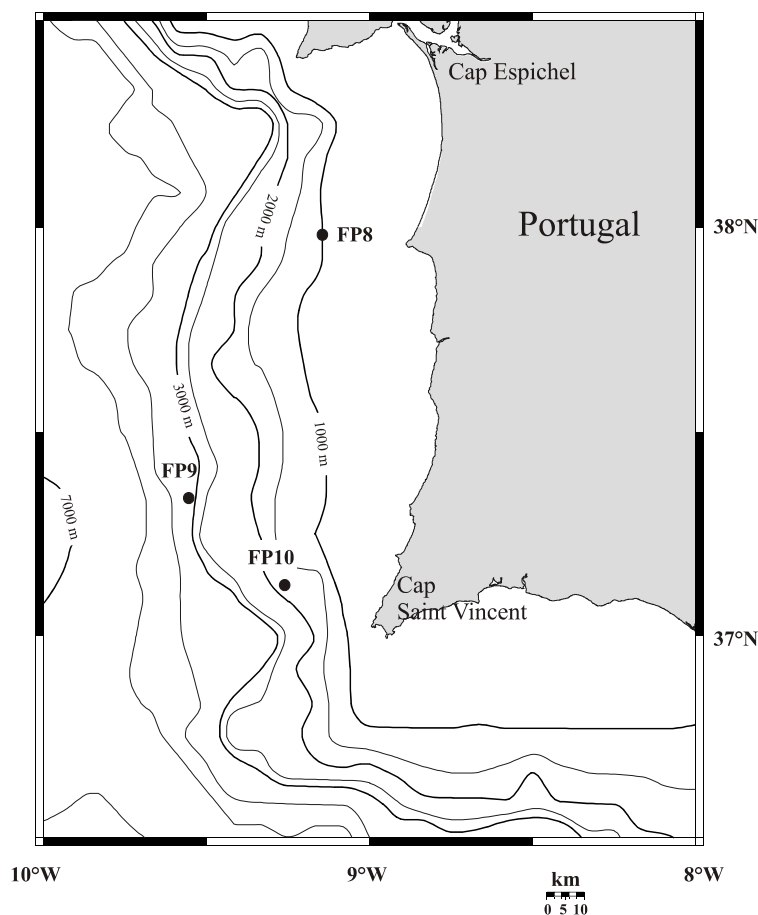


Figure 8b. Marge du Portugal ; bathymétrie et localisation des stations étudiées (carte réalisée grâce à OMC à partir de www.aquarius.geomar.de)

Le Golfe de Gascogne

Le Golfe de Gascogne est un bassin semi-fermé situé à l'est de l'Océan Atlantique Nord, bordé par le plateau d'Irlande au nord, les plateaux armoricain et aquitain à l'est, et le plateau ibérique au sud (Fig. 8a). Cette zone est soumise à un régime de production **mésotrophe** avec deux périodes de blooms annuelles (fin hiver-début été, et automne).

Cependant l'oxygénation de l'eau de fond ne varie pas significativement au cours de l'année (Anschutz *et al.*, 1999 ; Hyacinthe *et al.*, 2001) et ne semble pas être influencée par les apports intermittents de matière organique. La distribution des foraminifères sur un transect de 5 stations a déjà été étudiée par Fontanier *et al.* (2002, 2003, 2005) dans le Golfe de Gascogne; nous étudierons 3 stations additionnelles pour compléter le transect initial.

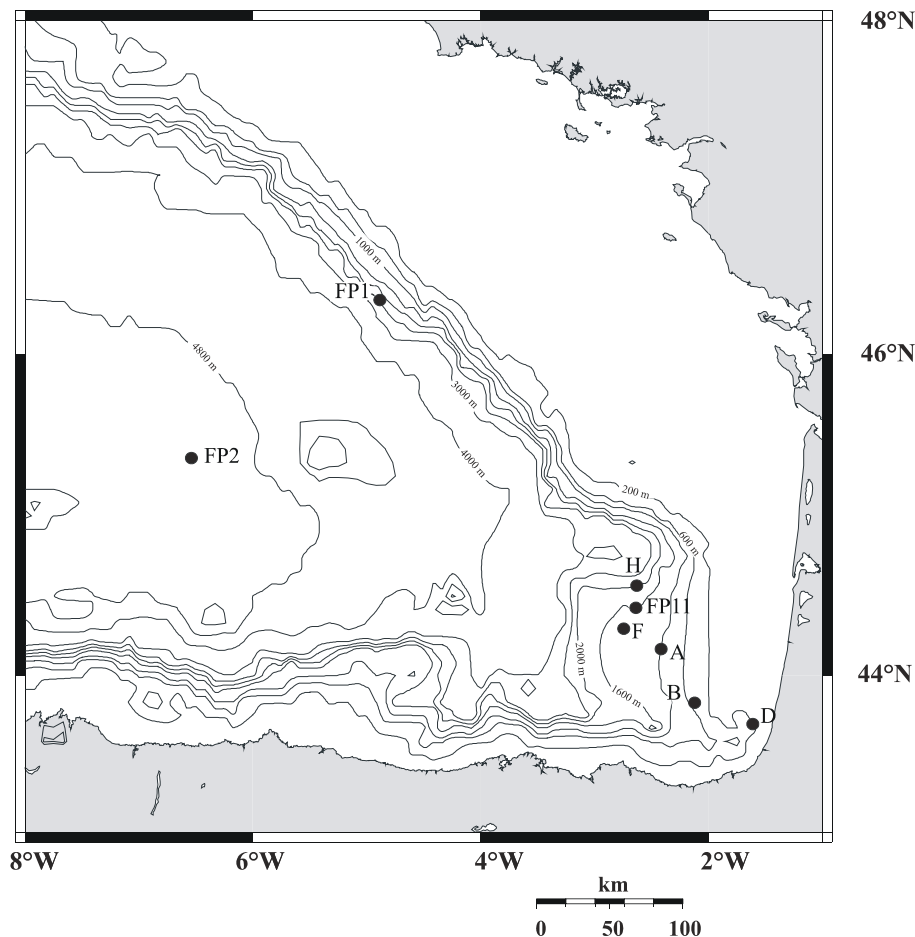


Figure 8c. Golfe de Gascogne ; bathymétrie et localisation des stations étudiées (carte réalisée grâce à OMC à partir de www.aquarius.geomar.de)

Cap Blanc

Cette zone se situe au niveau de l'upwelling mauritanien (Nord-Ouest Afrique), entre 20 et 25°N (fig 8b). Ce système **eutrophe** est baigné par des eaux très riches en éléments nutritifs et il fait partie des plus productifs au monde ($PP > 300 \text{ gC/m}^2/\text{an}$; Berger *et al.*, 1989). Le régime des vents est gouverné par le système dépressionnaire intertropical, la zone de convergence intertropicale (ICTZ). La circulation de surface suit celle des vents dominants, et se dirige vers l'équateur par le courant des Canaries (CA). En été, la remontée du courant équatorial induit un fléchissement du CA vers l'ouest, entraînant vers le large les eaux de

INTRODUCTION

surface très riches. Sous cette tranche d'eau superficielle, on trouve les eaux centrales Nord et Sud Atlantique (NACW et SACW) entre 100 et 700 m environ (Sarnthein *et al.*, 1982). Plus profondément, on retrouve une veine d'eau méditerranéenne (MOW), puis l'eau profonde nord Atlantique (NADW) et l'eau de fond Antarctique (AABW) sous 3800m. Lors d'un upwelling, ce sont les eaux centrales, la SACW particulièrement riche en éléments nutritifs et la NACW qui se retrouvent en surface. Les faunes vivantes et mortes de cette zone ont été étudiées précédemment (Jorissen *et al.*, 1998 ; Morigi *et al.*, 2001). Nous avons réalisé une grande partie de nos analyses isotopiques sur les faunes prélevées par ces auteurs.

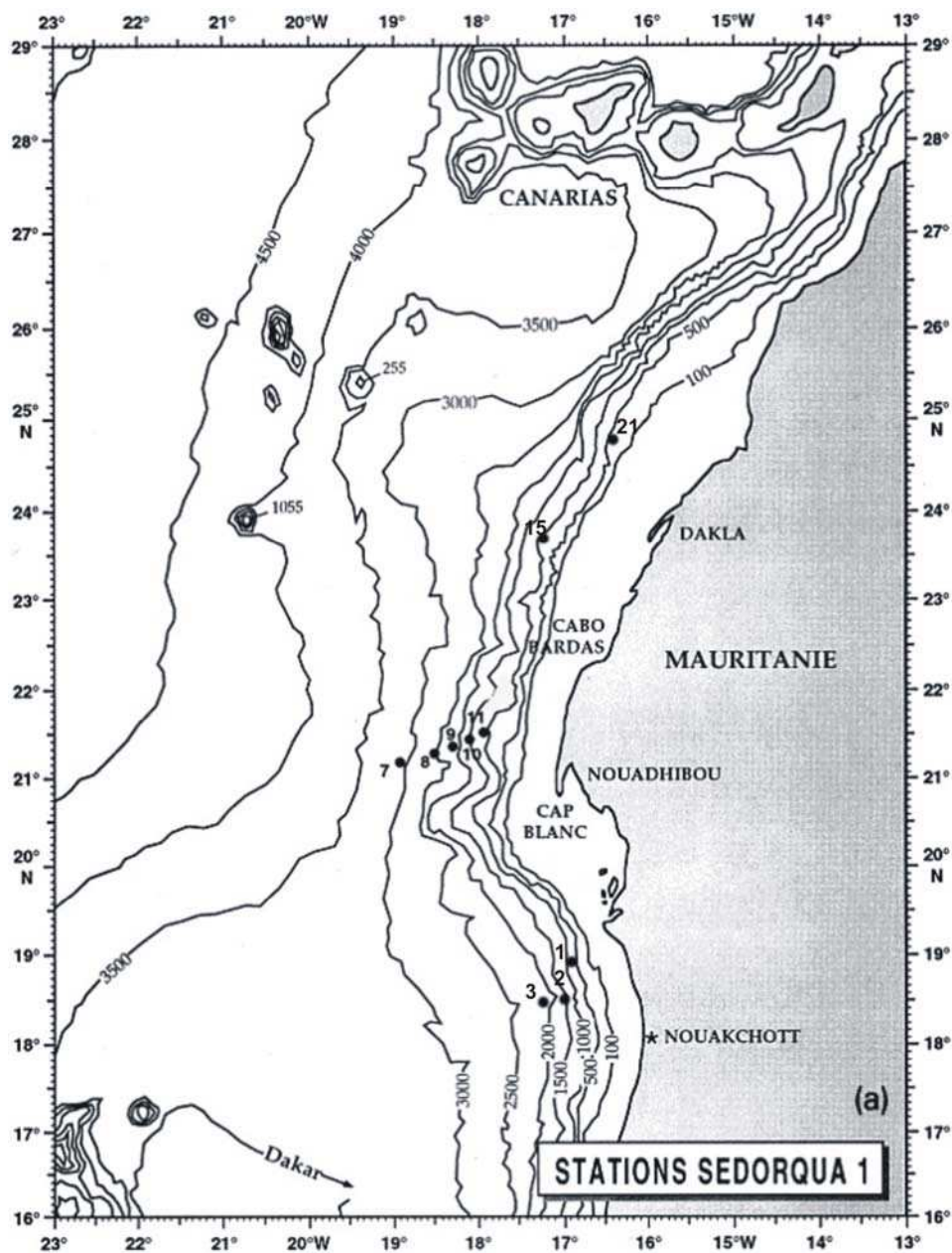


Figure 8d. Cap Blanc ; bathymétrie et localisation des stations (d'après Schemainda *et al.*, 1975)

5. INFLUENCE DES CONDITIONS ECOLOGIQUES SUR LA COMPOSITION ISOTOPIQUE DU TEST DE FORAMINIFERES BENTHIQUES ACTUELS

Au vu de toutes les informations développées précédemment, nous pouvons dégager plusieurs questions scientifiques, qui correspondent aux axes de recherche menés au cours de cette thèse :

- Vu la quantité d'espèces de foraminifères déterminées à ce jour (environ 3000 actuels), pouvons nous être sûrs que d'un auteur à l'autre, la dénomination d'une espèce soit la même ? Les mesures isotopiques sont-elles réalisées sur des espèces bien définies ?
- Est-ce que les populations actuelles de foraminifères benthiques reflètent le flux de matière organique au plancher océanique, et donc la productivité de surface ? Dans quelles mesures les densités et la composition des faunes sont-elles influencées par ce facteur ? Les microhabitats sont-ils également influencés ?
- La composition isotopique des foraminifères reflète-t-elle les conditions du milieu ? Est-il possible de reconstituer un paléoenvironnement ? Comment peut-on utiliser la composition isotopique de ces faunes comme proxy de paléo-productivité ?

Dans un premier temps, nous établirons donc une synthèse pragmatique de la situation taxonomique des espèces des quatre principaux genres de foraminifères benthiques étudiés dans le cadre de cette thèse (chapitre 1). Ces quatre genres sont *Cibicidoides*, *Uvigerina*, *Melonis* et *Globobulimina*. Cette synthèse pragmatique respecte l'histoire taxonomique et les règles de nomenclature, et offre en même temps aux isotopistes (et aux lecteurs de ce manuscrit) un cadre taxonomique pratique et facilement applicable.

Ensuite, nous discuterons dans le chapitre 2 de la distribution des faunes de foraminifères vivants et morts dans le Golfe de Gascogne et dresserons les préférences écologiques des principales espèces le long d'un transect de 8 stations de profondeurs différentes (et donc soumises à des flux organiques différents). Nous aurons également une meilleure vision globale des microhabitats de ces espèces.

Le chapitre 3 sera consacré à l'impact de la microvariabilité spatiale des dépôts de matière organique (patchiness) sur la distribution spatiale des foraminifères. En effet les fonds

INTRODUCTION

océaniques ne sont pas uniformes et une seule carotte ne peut être considérée comme représentative de la zone totale étudiée. Nous allons donc comparer 6 carottes, et ce dans trois stations situées à environ 1000, 2000 et 3000 m de profondeur. Nous discuterons de la pertinence des estimations fossiles au vu de cette microvariabilité.

Dans le chapitre 4, les faunes de foraminifères benthiques vivants de la Marge du Portugal seront décrites puis comparées avec les faunes de nos deux autres zones à différent régime trophique, pour comprendre l'impact de gradients de matière organique sur les densités, sur la composition faunistique et sur les microhabitats des foraminifères.

Le chapitre 5 correspond à l'étude isotopique des principales espèces de foraminifères situées dans 10 stations de la région de Cap Blanc, de 500 m à 3000 m de profondeur. Nous tenterons de comprendre les facteurs influençant la signature isotopique des espèces, et nous discuterons de l'utilisation de ces signatures isotopiques pour des reconstructions paléoenvironnementales.

Le chapitre 6 concernera l'étude isotopique des faunes de foraminifères des trois stations de la Marge du Portugal, ainsi que l'étude isotopique des foraminifères des stations complémentaires du Golfe de Gascogne. Nous allons comparer les données isotopiques des trois zones pour mettre en évidence l'application possible de notre proxy de paléoproduktivité, basé sur l'écart en $\delta^{13}\text{C}$ entre deux espèces vivant à des profondeurs différentes du sédiment.

Enfin, nous dégagerons des conclusions et axes de recherche pour le futur.

CHAPITRE 1

ANALYSES TAXONOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES GENRES *CIBICIDES/CIBICIDOIDES*, *UVIGERINA*, *MELONIS* ET *GLOBOBULIMINA*

CHAPITRE 1

ANALYSES TAXONOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES GENRES *CIBICIDES/CIBICIDOIDES*, *UVIGERINA*, *MELONIS* ET *GLOBOBULIMINA*

1. INTRODUCTION

La classification des organismes est fondamentale pour effectuer des études écologiques de qualité et pour les applications paléontologiques et géochimiques qui en découlent. L'unité de base de la classification des êtres vivants est l'espèce, mais le concept d'espèce chez les protistes s'avère très différent de celui d'autres règnes. Dans le règne animal, une espèce est définie par un ensemble d'individus pouvant se reproduire et avoir une descendance féconde (Mayr, 1942). Or, chez les foraminifères, organismes unicellulaires qui alternent reproduction sexuée et reproduction asexuée (Loeblich & Tappan, 1964 ; Margulis & Schwartz, 1988), cette définition n'est pas applicable. La classification des différents groupes de foraminifères est donc basée sur d'autres critères, et, à l'heure actuelle, sur des critères strictement morphologiques (Loeblich & Tappan, 1964 ; 1988). C'est donc une classification phénétique, qui suppose que le degré de ressemblance entre individus est corrélé au degré de parenté.

Les foraminifères ont des coquilles qui ressemblent à celles des micro-mollusques, et ils ont été de ce fait longtemps considérés comme appartenant à la classe des Céphalopodes, et ont par exemple été attribués au genre *Nautilus* par Linné (1766) et Fichtel & Moll (1798). Les premiers paléontologues à développer des classifications spécifiques aux foraminifères - à partir du XIX^{ème} siècle - se sont appuyés sur des espèces fossiles et ont donc fondé leur systématique sur la morphologie du test uniquement. Ces classifications furent par exemple basées sur l'arrangement des loges (d'Orbigny, 1826), la composition du test (Reuss, 1851), son cloisonnement (Schultze, 1854), ou encore la forme de l'ouverture (Hofker, 1951). La morphologie du cytoplasme, le mode de vie, et les liens phylogéniques potentiels ne sont pas pris en compte. Cushman sera le premier, en 1927 et 1928, puis avec une version finale en 1948, à intégrer dans sa classification naturelle à la fois la morphologie du test et la phylogénie de certains caractères précis. La nature du test (chitineux, agglutiné ou calcaire), et sa

microstructure (porcelané ou hyalin) sont les critères fondamentaux. En 1964, la classification de Loeblich et Tappan place les foraminifères en tant qu'ordre dans la sous-classe Granuloreticulosa, classe Rhizopodia, phylum Protozoa. Ils mettent à jour cette classification en 1988, mais les critères distinctifs sont toujours essentiellement morphologiques. En 1992, ils publient une révision de la hiérarchie taxonomique, dans laquelle les foraminifères (Foraminifera) sont élevés au rang de classe.

Le fait d'utiliser uniquement la morphologie du test pour la classification des foraminifères pose en réalité un certain nombre de problèmes. En premier lieu, on peut sous-estimer la diversité génotypique existant derrière un caractère morphologique donné, car plusieurs espèces génétiques peuvent exprimer le même caractère. Cela dit, c'est en général la tendance inverse qui s'impose, à savoir une surabondance d'espèces basées sur des critères morphologiques. L'espèce est définie par un holotype, un specimen de référence déposé par l'auteur qui l'a décrite en premier. De ce fait, l'observation d'une différence morphologique mineure mais répétée chez plusieurs individus peut conduire un naturaliste à définir une nouvelle espèce, rejetant ainsi la possibilité d'une variabilité intraspécifique. Or, certains facteurs, comme l'ontogénie ou l'environnement, jouent sur la morphologie ; des individus d'un même taxon peuvent avoir des aspects assez variés à différents stades de croissance (ex : *Cibicidoides bradyi* et *C. robertsonianus*, voir ce chapitre, paragraphe 2). De plus, une variabilité importante dans la forme du test peut correspondre à une seule espèce génétique, à cause des diverses expressions possibles d'un même gène. Ainsi pourrait-il en être le cas pour le genre *Globobulimina*, qui présente des formes morphologiques bien différentes pour lesquelles les préférences écologiques et la composition isotopique du test sont identiques (Fontanier, 2003). Il en est de même pour l'espèce *Uvigerina peregrina*, qui montre des gradients morphologiques complexes en parallèle aux changements de certains paramètres physico-chimiques. Aujourd'hui, on distingue 30 à 40 000 espèces fossiles de foraminifères et environ 4000 espèces vivantes ; cependant, on pense qu'il y a en moyenne une espèce valide biologiquement pour cinq espèces nommées sur la base de caractéristiques morphologiques (Debenay *et al.*, 1996).

A la base de cette profusion d'espèces se distingue un naturaliste et paléontologue français, Alcide d'Orbigny, qui en recensa à lui seul plus de 1500. Pionnier de la micropaléontologie, il fut le premier à établir les foraminifères en tant qu'ordre à part parmi la classe des Céphalopodes (Cifelli & Richardson, 1990). Il publia très tôt le Tableau méthodique

(1826), dans lequel sa classification des genres est basée sur le plan de croissance des individus et l'arrangement des loges. Il se heurta aux vives critiques d'un certain nombre de naturalistes anglais (dont W. K. Parker, T. R. Jones, W. K. Williamson, W. B. Carpenter, et H. B. Brady) qui contestaient la classification du jeune Français et bâtirent par opposition « l'école anglaise ». Ils défendaient l'idée qu'une espèce pouvait présenter une grande variabilité morphologique et ont proposé le concept d'assemblage d'espèces (« assemblage species concept »). Une espèce regrouperait non pas un seul morphotype, mais plusieurs, et ces morphotypes seraient reliés par des intermédiaires morphologiques. Cette idée a été reprise par certains auteurs plus récemment (Zachariasse, 1975 ; Van der Zwaan, 1982 ; Jorissen, 1988). De plus, depuis quelques années, des études génétiques tendent à préciser les classifications existantes, afin de confirmer/infirmer les regroupements établis (e.g. Pawlowski, 2000, 2002 ; Ertan *et al.*, 2004 ; Schweizer *et al.*, 2005). Ainsi Schweizer *et al.* (2005) semblent montrer que *Uvigerina peregrina* est extrêmement polymorphe et que cette espèce biologique pourrait en effet englober à elle seule des dizaines d'espèces morphologiques proposées dans la littérature. Ces travaux phylogéniques, encore préliminaires pour les foraminifères, représentent une direction inévitable pour les recherches taxonomiques futures.

Depuis quelques décennies, des analyses géochimiques ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$, Mg/Ca) sont réalisées sur des foraminifères benthiques pour reconstruire les environnements du passé (e.g. Shackleton, 1977 ; Duplessy *et al.*, 1984). Or, devant l'abondance d'espèces existantes, certains auteurs font des regroupements de taxa parfois très approximatifs (les espèces non déterminées d'un même genre sont regroupées et désignées par '*spp.*'), et cela peut nuire à la pertinence des résultats. Différentes espèces d'un même genre peuvent vivre dans des microhabitats différents, et donc dans des conditions physico-chimiques différentes ; il est donc extrêmement important de faire des analyses basées sur une seule et même espèce pour reconstruire des courbes isotopiques (Murray, 1991 ; Schmiedl *et al.*, 2004). Il nous a donc paru essentiel de faire une analyse des taxa utilisés couramment pour les études isotopiques, et présenter une synthèse pragmatique de cette analyse. Cette synthèse pragmatique, basée sur un concept de l'espèce assez large, devrait traduire la réalité biologique, respecter l'histoire taxonomique et les règles de nomenclature, et en même temps offrir aux isotopistes un cadre taxonomique pratique et facilement applicable. De plus, ce chapitre permet au lecteur de savoir précisément sur quels taxa les analyses isotopiques dans le cadre de cette thèse ont été faites (cf. chapitres 5 et 6).

Malheureusement, étant donné le nombre élevé d'espèces déterminées et la subjectivité de toute étude morphologique, regrouper des taxa d'une façon biologiquement correcte n'est pas si simple. Une première difficulté vient du fait que le nom générique donné par l'auteur dans la description d'origine n'est plus nécessairement utilisé à l'heure actuelle. Une espèce peut effectivement avoir changé de genre plusieurs fois depuis sa découverte (ex : l'actuel *Melonis pompilioides* a été décrit initialement comme *Nautilus pompilioides*). De plus, les moyens techniques de communication de l'époque ne permettaient pas toujours aux auteurs d'avoir accès aux découvertes les uns des autres ; c'est une des raisons pour laquelle on observe une profusion des espèces proposées (elles sont aujourd'hui toutes rassemblées dans les catalogues Ellis & Messina). Parmi toutes les descriptions existantes, nous avons tout de même essayé de trouver des caractéristiques communes et, en nous appuyant sur le dessin d'origine (lorsque l'auteur en fournit un), nous avons tenté de regrouper les taxa présentant une morphologie très semblable. Il faut cependant rester conscient du fait qu'il n'y a pas de solution unique, et donc rester prudent dans les décisions que l'on prend, les regroupements demeurant relativement subjectifs.

Pour des raisons pragmatiques, l'analyse a été limitée aux noms d'espèces utilisés couramment dans la littérature moderne. Ce chapitre n'est pas une révision complète de la taxonomie de certaines espèces de foraminifères benthiques, mais une analyse de quatre groupes génériques «clés» pour des études isotopiques paléocéanographiques : *Cibicidoides*, *Uvigerina*, *Melonis*, et *Globobulimina*. Ce sont en effet les genres les plus utilisés, et pourtant leur systématique n'est pas très claire. Beaucoup de noms d'espèces sont apparemment redondants, et l'attribution à un genre ou à un autre diffère selon les auteurs actuels, renforçant ainsi la confusion (certaines espèces que nous attribuons par exemple au genre *Cibicidoides* sont retrouvées dans la littérature sous le nom de *Cibicides*). Outre leur importance paléocéanographique individuelle, ces quatre groupes ont été choisis car ils occupent des microhabitats différents. Le groupe des *Cibicidoides* est généralement considéré comme vivant à la surface du sédiment (microhabitat épipélique, Murray, 2003), les *Uvigerina* sont généralement considérées comme des espèces endopéliques superficielles (vivant juste sous la surface), les *Melonis* des espèces endopéliques intermédiaires, et les *Globobulimina* des espèces endopéliques profondes (Corliss, 1985). L'utilisation de taxa vivant à différents niveaux du sédiment superficiel pour des études isotopiques est effectivement d'une grande importance pour reconstituer la composition isotopique des eaux interstitielles et ainsi obtenir des informations sur la dégradation de la matière organique, et sur les conditions redox dans le

passé (cf chapitres 5 et 6). Notons que ces zonations dans le sédiment sont évidemment des simplifications extrêmes, les espèces pouvant en réalité modifier leur microhabitat en fonction des conditions d'oxygénation et des apports en matière organique (Linke & Lutze, 1993 ; Jorissen *et al.*, 1995 ; Jorissen, 1999).

Notre travail est basé sur l'observation de spécimens vivants provenant du Golfe de Gascogne, de la marge du Portugal, et de la marge nord-ouest africaine (Cap Blanc). Nous nous sommes également appuyés sur l'examen de photos MEB (Microscope Électronique à Balayage) et de photos prises à la loupe binoculaire dans la littérature récente. Outre les ressemblances morphologiques, les caractéristiques écologiques (besoins en matière organique, microhabitats) et la composition isotopique ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) des individus ont été des facteurs discriminants pour nos regroupements pragmatiques. La composition isotopique des foraminifères vivant dans le sédiment serait influencée par le $\delta^{13}\text{C}$ de l'eau interstitielle (e.g. Grossman, 1984b; McCorkle, 1985) et nous fournirait une indication supplémentaire sur le microhabitat de l'individu. Ce travail ayant une application paléocéanographique, il nous a paru important d'inclure la composition isotopique des taxons dans les critères différentiateurs.

Aucune analyse génétique n'a été réalisée ici. Cependant, le travail de Schweizer (2006) sur les genres *Cibicides* et *Uvigerina* a été pris en compte.

La position des foraminifères retenue dans le cadre de cette étude est celle décrite par Sen Gupta (1999), adaptée de la version de Loeblich & Tappan (1992) :

Règne : Protistes

Embranchement : Granuloreticulosa de Saedeleer, 1934

Classe : Foraminifera Eichwald, 1830

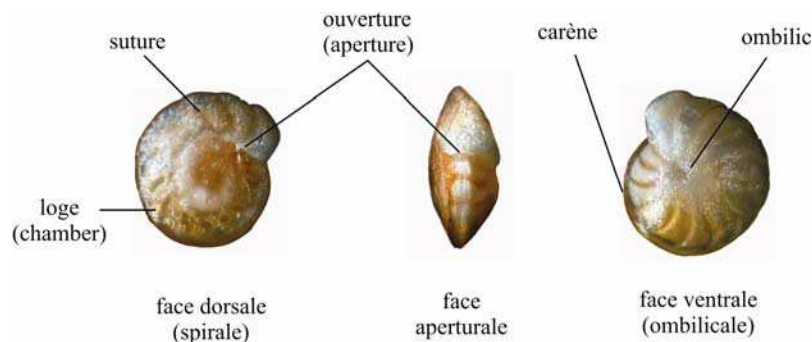
Il existe selon cette classification 16 ordres, 164 familles, et 878 genres. Entre l'ordre et la famille se positionnent également les superfamilles. Les genres *Cibicides* et *Melonis* appartiennent à l'ordre des Rotaliida (Test faiblement trochospiralé, planispiralé, annulaire ou irrégulier ; Sen Gupta, 1999), alors que les genres *Uvigerina* et *Globobulimina* appartiennent à l'ordre des Buliminida (test fortement trochospiralé, trisérié, bisérié ou unisérié, avec une ouverture en virgule et une plaque dentaire interne ; Sen Gupta, 1999).

Les genres *Cibicidoides* et *Melonis* sont masculins, et les genres *Uvigerina* et *Globobulimina* sont féminins. Les noms d'espèces doivent être accordés au genre en latin (International Commission on Zoological Nomenclature — ICZN, 2000). Pour les adjectifs, on utilise les terminaisons *-us* pour les genres masculins, *-um* pour les genres neutres, et la terminaison *-a* pour les genres féminins. Il y a cependant quelques exceptions : si le nom de l'espèce est un pronom (ex : *pachyderma*) ou un nom propre au génitif (ex : *soldanii*), il ne s'accorde pas et reste le même quelque soit le genre du genre (ICZN, 2000).

2. LES GENRES *CIBICIDES* DE MONTFORT, 1808 ET *CIBICIDOIDES* THALMANN, 1939

Description

Le test est faiblement trochospiralé ; Toutes les loges sont visibles du côté dorsal (spirale), et seulement celles du dernier tour sur le coté ventral (ombilical). L'ouverture est en arc, interiomarginale, et continue sur le côté dorsal le long des sutures séparant les derniers tours de spire. Les sutures sont courbées, déprimées ; la périphérie est angulaire, éventuellement carénée (Loeblich & Tappan, 1988).



Terminologie utilisée pour décrire les *Cibicidoides* : exemple avec *C. kullenbergi*.

Historique

Les *Cibicides* font partie de la famille Cibicidae Cushman, 1927 (test entièrement trochospiralé devenant unisérié ou bisérié, ou test planispiralé ; avec une ouverture intériomarginale) qui appartient elle-même à la superfamille Planorbulinacea Schwager, 1877 (test faiblement trochospiralé ou planispiralé ; ouverture initiale interiomarginale dans les formes trochospiralées, avec ou sans ouverture secondaire, en forme d'arc, arrondie ; paroi calcaire hyaline et perforée, avec zones non perforées). Le genre *Cibicides* est morphologiquement très complexe et la systématique de ce groupe a depuis toujours été

extrêmement confuse. Il est proche morphologiquement des genres *Truncatulina*, *Cibicidoides*, *Fontbotia*, *Planulina*, *Lobatula*, *Anomalina*, et les espèces que nous attribuons au genre *Cibicides* ont été régulièrement placées dans ces autres genres par le passé (cf synonymies ci-après). Certaines espèces décrites dans ce manuscrit sont d'ailleurs toujours attribuées à ces autres genres par certains auteurs (e.g. *Cibicides wuellerstorfi* aussi connu comme *Fontbotia* ou *Planulina*). Notons que *Planulina* d'Orbigny, 1826 est vraiment un genre à part vu qu'il est défini comme ayant une face ombilicale partiellement évolutive. Les genres *Cibicidoides*, *Fontbotia*, et *Lobatula* sont morphologiquement très proches et sont par conséquent considérés comme synonymes de *Cibicides* par certains auteurs (Whittaker, 1988 ; Sen Gupta, 1989 ; Schweizer, 2006). Le genre *Cibicides* a été subdivisé par Thalmann (1939) en deux formes, les formes biconvexes (*Cibicidoides*) et les planoconvexes (*Cibicides*). Cette différence morphologique pourrait refléter une différence écologique : les individus planoconvexes pourraient être attachés à un substrat dur alors que les individus biconvexes auraient un mode de vie vagile sur ou dans le sédiment.

Aujourd'hui, il existe encore des différends quant à la séparation entre *Cibicidoides* et *Cibicides*. Il faut signaler qu'il existe des individus de morphotypes intermédiaires, selon une transition plano/biconvexe. Nous considérerons que deux noms de genres ne se justifient pas forcément, mais pour des raisons historiques et pragmatiques, nous faisons la distinction entre *Cibicidoides* et *Cibicides*. Le genre *Lobatula* Fleming, 1828 est décrit comme un synonyme de *Cibicides* par Loeblich & Tappan (1964) mais dans leur version de 1988 ils séparent ces deux espèces pour des raisons assez floues. Le genre *Lobatula* est uniquement utilisé pour l'espèce *lobatula*. Le genre *Fontbotia* Gonzales-Donoso & Linares 1970 concerne uniquement l'espèce *wuellerstorfi* ; il diffère de *Cibicides* et *Lobatula* par une trochospire moins élevée, des sutures plus recourbées, presque angulaires, et une ouverture moins large (Loeblich & Tappan, 1988). Il a été retenu comme nom de genre définitif par de nombreux auteurs pour *wuellerstorfi* mais, parce que nous jugeons que les différences morphologiques ne justifient pas une telle séparation, dans la présente étude nous traitons cette espèce dans le genre *Cibicides*.

Intérêt paléocéanographique

Les espèces de *Cibicides* et de *Cibicidoides* sont très souvent utilisées comme marqueurs bathymétriques des grandes profondeurs (e.g. Pflum & Frerichs, 1976 ; Van der Zwaan, 1999 ; Van Hinsbergen *et al.*, 2005) et comme indicateurs de zones de faible productivité et donc de faible flux organique (Altenbach & Sarthein, 1989). Le microhabitat des *Cibicides* est supposé épipélique (e.g. Corliss, 1985), et des études isotopiques ont en effet

montré que les *Cibicides* calcifient leur test avec des valeurs isotopiquement très proches en carbone de celles de l'eau de fond (Woodruff *et al.*, 1980 ; Graham *et al.*, 1981 ; Zahn *et al.*, 1986). Ils sont de ce fait utilisés comme indicateurs de la composition isotopique de l'eau de fond dans le passé, surtout *Cibicides wuellerstorfi* qui a en effet été trouvé sur des substrats élevés (Lutze & Thiel, 1989), et est le taxon le plus largement utilisé (e.g. Mackensen *et al.*, 1993 ; Waelbroeck *et al.*, 2002). Ils sont aussi utilisés pour des études de paléo-thermométrie en utilisant le rapport Mg/Ca (e.g. Rathburn & de Dekker, 1997 ; Lear *et al.*, 2002). Pourtant, lorsqu'on observe les faunes vivantes, on remarque que les différentes espèces de *Cibicides* sont loin d'être identiques dans leur mode de vie et dans leurs exigences écologiques. Tous n'ont pas les mêmes besoins en matière organique et ne vivent pas dans les mêmes régions. Certaines espèces peuvent vivre en profondeur dans le sédiment et ne sont pas inféodées à la surface ; ces espèces ont un signal isotopique déviant fortement de celui de l'eau de fond (voir chapitres 5 et 6). Les regroupements du style '*Cibicides* spp.' dans les études fossiles sont donc à éviter absolument avant de connaître plus précisément les comportements écologiques et isotopiques des faunes vivantes. L'étude taxonomique précise de ce groupe est par conséquent essentielle pour effectuer des études paléocéanographiques pertinentes.

Morphologie

Dans notre contexte, sept espèces modernes fréquemment utilisées pour les études isotopiques en environnement profond ont été observées de près. Leurs critères morphologiques principaux tels que décrits initialement sont regroupés dans le tableau

Nom d'origine	Forme du test	Forme des sutures	Ombilic	Carène	Nb de tours (face dorsale)	Nb de loges
<i>Anomalina wuellerstorfi</i> Schwager, 1866	planoconvexe	très recourbées	peu profond	non	3	10-13
<i>Cibicides kullenbergi</i> Parker, 1953	biconvexe	courbées	peu profond/large	légère	3	11-13
<i>Truncatulina pachyderma</i> Rzehak, 1886	biconvexe	courbées	peu profond	oui	4	11
<i>Truncatulina pseudoungeriana</i> Cushman, 1922	planoconvexe	courbées	peu profond	non	2	9-11
<i>Rotalina ungeriana</i> d'Orbigny, 1846	planoconvexe	courbées	profond	oui	2	11
<i>Truncatulina robertsoniana</i> Brady, 1881	planoconvexe	peu courbées	profond	non	4	9-11
<i>Truncatulina bradyi</i> Trauth, 1918	biconvexe	peu courbées	peu profond	non	4	5-7

suivant :

Tableau 1. Caractéristiques morphologiques des différentes espèces de *Cibicides* (planoconvexe) et *Cibicoides* (biconvexe) rencontrées dans la littérature avec leur nom de genre d'origine

Cibicides wuellerstorfi est facilement reconnaissable par ses sutures très épaisses et très incurvées, voire sigmoïdales. Son test est très aplati, avec une face spiralée aplatie et une face ombilicale légèrement convexe, ce qui lui vaut souvent d'être attribué au genre *Planulina*; les 10 à 13 loges sont étroites, courbées, légèrement enflées ; le test est perforé de larges pores sur la face spirale, finement perforé sur la face ombilicale.

Cibicoides kullenbergi et *C. pachyderma* sont très proches morphologiquement. Ils ont tous les deux un test biconvexe. Une mince carène borde la périphérie du test de *kullenbergi*, cette carène est beaucoup plus marquée chez *pachyderma*. Sur la face dorsale, les loges de *C. pachyderma* sont larges et basses, alors que les loges de *C. kullenbergi* sont moins larges et plus hautes.

Cibicides ungerianus a un test plutôt planoconvexe, suborbiculaire, et fortement caréné, avec des loges oblongues et recourbées. Une légère dépression au niveau de l'ombilic est visible sur la face ventrale. Les dernières loges de la face dorsale sont de plus en plus grandes, et courbées.

Nous n'avons trouvé aucun individu correspondant à *Cibicides pseudoungerianus*. Cette espèce se différencie de *C. ungerianus* par une paroi plus épaisse et des sutures moins courbées sur la face ombilicale, et une absence de carène (Cushman, 1922). Elle est très difficile à différencier de *C. kullenbergi* ou de *C. ungerianus* sur les quelques photos mises à disposition dans la littérature (e.g. den Dulk, 2000). De plus, le dessin d'origine fourni par Cushman ne montre que la vue ventrale. Ses caractéristiques le rapprochent fortement de *C. kullenbergi* et nous doutons de son existence en tant qu'espèce à part.

Ces trois derniers taxa, *C. kullenbergi*, *C. pachyderma* et *C. ungerianus*, sont difficiles à distinguer. Les différences résident dans la taille des dernières loges sur le côté dorsal, dans le nombre de tours visibles, dans la présence ou non de carène, et dans la convexité visible en regardant la face aperturale (*C. pachyderma* > *C. kullenbergi* > *C. ungerianus*). L'observation de la seule face ombilicale n'est pas suffisante pour les différencier, celle-ci étant très similaire pour ces trois taxa. Le nom de genre *Cibicoides* est retenu pour les formes les plus convexes (*C. pachyderma* et *C. kullenbergi*) alors que le nom de genre *Cibicides* a été attribué ici pour les formes plutôt planoconvexes (*C. ungerianus*). Nous avons également trouvé des intermédiaires morphologiques entre ces formes, auxquels nous n'avons pas pu trouver de nom.

Cibicoides robertsonianus a une morphologie assez différente des précédents taxons. Le test est arrondi à la périphérie, les loges sont très enflées sur la face ombilicale. Sur la face dorsale, on peut voir distinctement 4 à 5 tours de spires. Le test est inégalement biconvexe ; la

face ombilicale est moins convexe, avec une légère dépression au niveau de l'ombilic, due au fait que les loges du dernier tour ne se touchent pas au centre ; elles sont séparées par des sutures marquées, assez droites. Le test est perforé de larges pores sur la face spirale, finement perforé sur la face ombilicale.

Dans notre matériel, nous n'avons trouvé aucun individu correspondant à *Cibicidoides bradyi*. D'après les photos de spécimens dans la littérature et leurs descriptions, il semblerait que *C. bradyi* soit très proche de *C. robertsonianus*. La différence principale entre ces deux taxa étant le nombre de loges sur le dernier tour (moins important pour *C. bradyi*), et le fait que *C. bradyi* soit décrit comme petite espèce (Schweizer, 2006) nous laissent supposer que *C. bradyi* est une forme juvénile de *C. robertsonianus* comme le suspecte Timm (1992) ou encore une forme ancestrale comme le suggèrent Holbourn & Hendersen (2002). D'autres auteurs considèrent d'ailleurs ces deux espèces comme synonymes (Van Leeuwen, 1989 ; Verhallen, 1991).

Distribution

La distribution bathymétrique des espèces dans les environnements océaniques ouverts n'est pas un concept statique, et ce sont plutôt des facteurs écologiques tels que l'oxygénation du milieu et surtout les apports en matière organique qui contrôlent la distribution des faunes de foraminifères en milieu profond (voir chapitres 2, 3, 4). Les différentes espèces de foraminifères peuvent donc occuper des zones de profondeurs différentes d'une région à l'autre, et sont dépendantes des conditions locales de nourriture et d'oxygénation.

Cibicides wuellerstorfi est retrouvé dans notre matériel du Golfe de Gascogne aux stations profondes FP1 (2400 m), FP2 (4800 m), H (2000 m) et plus rarement à la station A (1000 m) ; il est également présent au large de Cap Blanc (NW Afrique) de la station 11 (1200 m) à la station 7 (3010 m) avec une abondance relative maximale (12.5 % de la faune totale) à la station 9 (2002 m). Il est quasiment absent dans nos échantillons du large du Portugal.

Dans la littérature, *C. wuellerstorfi* est décrit comme une espèce oligotrophe, préférant des zones profondes où les apports de matière organique sont faibles (Altenbach & Sarthein, 1989 ; Wollenburg & Mackensen, 1998a, 1998b). Il est présent notamment de 1360 à 4280 m dans l'Atlantique nord-est (Murray 1991) ainsi que dans l'Océan Austral (e.g. Mackensen *et al.*, 1995). Il serait associé à des sédiments grossiers (Sejrup *et al.*, 1984 ; Mackensen, 1987).

Les trois taxa *C. kullenbergi*, *C. pachyderma* et *C. ungerianus*, qui sont très proches morphologiquement, présentent néanmoins des différences de distribution :

C. pachyderma a été retrouvé parmi les faunes dominantes du Golfe de Gascogne à la station B (550 m), dans un moindre degré à la station A (1000 m) tandis que l'espèce est presque absente au-delà. Aux stations FP11 (1600 m) et FP1(2400 m), ainsi que dans les faunes de la marge du Portugal et de Cap Blanc, on retrouve le taxon *C. kullenbergi*. *C. kullenbergi* fait partie des faunes dominantes à la station 11 de Cap Blanc et est bien représenté aux stations 9 et 10 (respectivement 1200 m, 2000 m et 1500 m), mais il est absent aux stations plus profondes. *C. ungerianus* est présent en faible pourcentage aux stations B (550 m) et FP1(2400 m) du Golfe de Gascogne, ainsi qu'à la station FP11 (1600 m). Au niveau de la marge du Portugal, on ne trouve que quelques individus.

Dans la littérature, *C. pachyderma* est retrouvé en général en haut de pente (200-1000 m) mais aussi parfois sur le plateau continental (van Morkhoven *et al.*, 1986) ou en bas de pente sous 3000 m (Lutze & Coulbourn, 1984 ; Licari & Mackensen, 2005). *C. kullenbergi* apparaît comme une espèce profonde, en général entre 1000 et 3000 m (Jorissen *et al.*, 1998 ; Morigi *et al.*, 2001). Cette espèce serait donc plutôt oligotrophe (Woodruff *et al.*, 1980 ; Fariduddin & Loubere, 1997, Morigi *et al.*, 2001) alors que *C. pachyderma* aurait besoin d'apports organiques plus importants (Fontanier *et al.*, 2002 ; Licari & Mackensen, 2005).

C. robertsonianus fait partie des espèces dominantes à la station F (1200 m) et FP11 (1600 m) du Golfe de Gascogne ; quelques très rares individus sont retrouvés aux stations A (1000 m) et H (2000 m) et I (2800 m). Au niveau de la marge du Portugal, *C. robertsonianus* est totalement absent des faunes vivantes à la station FP8 (980 m), fait partie des faunes dominantes à la station FP10 (1860 m), et quelques individus sont présents à la FP9 (3010 m). A Cap Blanc, il est présent de 750 à 1200 m, puis à 3000 m. Il est totalement absent des stations 8 et 9 (2530 et 2005 m). *C. robertsonianus* semble donc être capable de s'adapter à différents régimes trophiques, de zones oligotrophes (station 7, 3000 m) à des zones eutrophes (de 750 à 1200 m).

Il est considéré dans la littérature comme une espèce profonde mais a parfois été retrouvé dans des zones côtières (Van Morkoven *et al.*, 1986 ; Hermelin, 1989). Van der Zwaan (1982) a observé une certaine tolérance de cette espèce vis-à-vis d'environnements dysoxiques.

Microhabitat

Dans la littérature les *Cibicides* sont généralement considérés comme ayant un microhabitat épipélique. Quelques différences de microhabitat se dessinent pourtant dans nos faunes. Nous utilisons l'ALD₁₀ (Average Living Depth, ou profondeur moyenne de vie, sur 10 cm) pour décrire leur profondeur de vie moyenne dans le sédiment.

C. wuellerstorfi a été retrouvé dans notre matériel dans le premier centimètre de sédiment, et même jusqu'à 2 cm à la station 9 (Cap Blanc). Son ALD₁₀ varie entre 0,25 cm et 1,1 cm. Nous ne pouvons donc pas le considérer comme exclusivement épipélique pur dans notre matériel.

Dans la littérature, *C. wuellerstorfi* est la plupart du temps décrit sur le sédiment ou en microhabitat surélevé (Corliss, 1985 ; Lutze & Thiel, 1989 ; Linke & Lutze, 1993 ; Rathburn & Corliss, 1994), et est de ce fait considéré comme un suspensivore profitant de courants marins assez forts. En mer de Norvège, Linke & Lutze (1993) ont observé *C. wuellerstorfi* accroché à des cailloux, des coquilles, des éponges, des polychètes, des crinoïdes, et ce jusqu'à 14 cm au-dessus de l'interface. En règle générale, on peut considérer que les espèces vivant en microhabitats surélevés ingèrent des particules de nourriture plus fraîche que les endofaunes.

Le groupe *C. pachyderma/ C. kullenbergi/ C. ungerianus* est présent majoritairement dans le premier centimètre de sédiment. A Cap Blanc, *C. kullenbergi* présente des ALD₁₀ entre 0,33 cm et 0,6 cm, et *C. ungerianus* entre 0,61 cm et 0,96 cm. Dans le Golfe de Gascogne, *C. pachyderma* a un ALD₁₀ moyen de 0,62 cm. Au large du Portugal, *C. kullenbergi* observe un ALD₁₀ de 0,9 cm.

Dans la littérature, *C. kullenbergi* est souvent considéré comme épipélique (Corliss, 1985, 1991) ou même attaché à des substrats surélevés tels que des morceaux de coquilles de foraminifères de grande taille (Lutze & Thiel, 1989). *C. pachydermus* (= *C. pachyderma*) est considéré comme épipélique à endopélique superficiel par Schmiedl *et al.* (2000). Rathburn & Corliss (1994) ont trouvé des juvéniles de *C. pachyderma* et *C. mundulus* (= *C. kullenbergi*, voir synonymie) plus en profondeur du sédiment (jusqu'à 6 cm).

C. robertsonianus est l'espèce avec le microhabitat le plus profond dans ce groupe. On peut la retrouver jusqu'à 3 cm (station 7, Cap Blanc). Elle se trouve en général sous la surface, avec un pic au niveau 0,5-1 cm. A la station FP11 (1600 m), ainsi qu'aux stations FP1 (2400 m) et FP10 (1860 m), elle est majoritairement trouvée dans le niveau 0,5-1 cm. D'autres auteurs la décrivent également comme endopélique intermédiaire (Corliss, 1991 ; Fontanier *et al.*, 2002).

Dans la littérature, *C. bradyi* est considéré comme une espèce endopélique intermédiaire (Corliss, 1991) ou transitoire (Rathburn & Corliss, 1994). Ce point commun avec *C. robertsonianus* renforce notre hypothèse selon laquelle ces deux taxa ne formeraient qu'une seule espèce. Corliss (1985, 1991) propose que les espèces dont le test a une périphérie

arrondie et des pores sur toute sa surface (ce qui est le cas pour *C. bradyi* et *C. robertsonianus*) seraient des espèces adaptées à des concentrations basses en O₂ et donc à un microhabitat plus profond.

Composition isotopique

Remarque : nous utilisons ici les données isotopiques uniquement à titre comparatif entre les espèces, le but étant de mettre en évidence des différences interspécifiques pour éventuellement nous orienter dans la détermination taxonomique. Ces données sont bien plus amplement développées aux chapitres 5 et 6.

La composition isotopique des différentes espèces de *Cibicides/ Cibicidoides* est très variable et montre de forts décalages, notamment en ¹³C.

A Cap Blanc, *C. wuellerstorfi* présente un $\delta^{13}\text{C}$ systématiquement plus lourd que celui de tous les autres *Cibicides*, notamment que *C. robertsonianus* mais aussi plus lourd que *C. kullenbergi* qui a un signal intermédiaire ($\Delta \delta^{13}\text{C}_{C. wuellerstorfi - C. kullenbergi} = +0,29 \text{ ‰}$). Dans le Golfe de Gascogne, *C. wuellerstorfi* présente également un $\Delta \delta^{13}\text{C} = +0,39 \text{ ‰}$ par rapport à *C. kullenbergi* (station FP1, 2400 m).

Les compositions isotopiques de *C. kullenbergi* et *C. pachyderma* ne sont pas directement comparables car elles reflètent deux masses d'eau différentes (comparaison Golfe de Gascogne/ Cap Blanc, voir chapitres 5 et 6).

On observe également des différences en ¹⁸O entre les différents taxa, bien qu'elles soient moindres. *C. robertsonianus* a le $\delta^{18}\text{O}$ le plus élevé des *Cibicides/Cibicidoides* et *C. wuellerstorfi* le plus faible.

Enfin, Rathburn *et al.* (1996) trouvent des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ plus légères pour *C. bradyi* que pour *C. pachyderma*, ainsi qu'un $\delta^{18}\text{O}$ plus lourd. Cette similitude avec *C. robertsonianus* renforce une fois de plus notre idée que ces deux taxa sont fortement liés.

Conclusion sur les genres Cibicides et Cibicidoides

L'examen morphologique de nombreux individus et l'analyse de paramètres écologiques et isotopiques nous ont permis de dégager plusieurs conclusions :

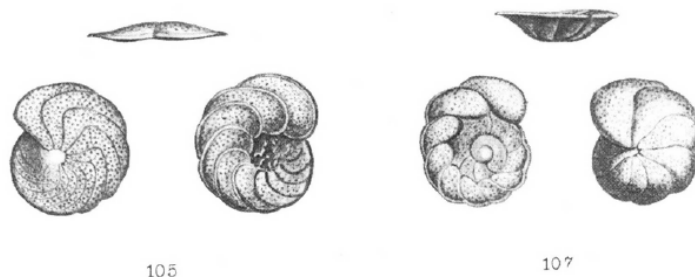
- ***Cibicides wuellerstorfi*** est une espèce à part entière, aimant les grands fonds bien oxygénés (espèce oligotrophe) et la matière organique labile. Sa composition isotopique suggère qu'elle calcifie près de l'interface eau-sédiment.

-Nous pensons que le groupe *C. kullenbergi*, *C. pachyderma*, *C. ungerianus* et *C. pseudoungerianus* constitue une seule espèce biologique avec des intermédiaires morphologiques. Le morphotype *C. pachyderma* vit en haut de pente, le morphotype *C. kullenbergi* en bas de pente et aux abysses, tandis que *C. ungerianus* est un morphotype minoritaire (retrouvé avec des *pachyderma* et des *kullenbergi*). Les trois morphotypes étant différenciables et n'apparaissant que rarement ensemble, nous avons préféré, pour des raisons pragmatiques, retenir ces trois noms d'espèces. *C. pseudoungerianus* est un morphotype très proche de *C. ungerianus* et de *C. kullenbergi* que nous ne considérons pas comme une espèce à part. Il est également considéré comme synonyme de *C. pachyderma* par certains auteurs (Jones, 1994 ; Licari & Mackensen, 2005).

- *C. robertsonianus* et *C. bradyi* ne forment très probablement qu'une seule espèce à deux stades de croissance différents, *C. bradyi* étant peut-être la forme juvénile de *C. robertsonianus* (Timm, 1992). Nous retenons le nom de *C. robertsonianus* par principe d'antériorité.

Synonymies

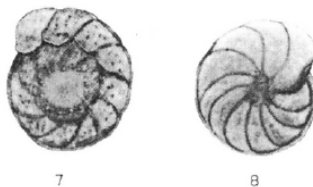
Les espèces suivantes ont été représentées avec le dessin d'origine du premier auteur ayant nommé cette espèce. Nous ne fournissons une synonymie seulement pour les espèces dont le nom a été retenu lors de cette étude.



***Cibicides wuellerstorfi* (Schwager), 1866**

- 1866 *Anomalina wuellerstorfi* Schwager : p. 258, pl. 7, figs. 105, 107.
- 1884 *Truncatulina wuellerstorfi* (Schwager) ; Brady: p. 662, pl. 93, fig. 9.
- 1915 *Truncatulina wuellerstorfi* (Schwager) ; Cushman, pl. 12, fig. 3.
- 1953 *Planulina wuellerstorfi* (Schwager) ; Phleger, Parker & Peirson, p. 26, pl. 11, figs. 1-2.
- 1960 *Planulina wuellerstorfi* (Schwager) ; Barker, p. 192, pl. 93, fig. 9.
- 1958 *Cibicides wuellerstorfi* (Schwager) ; Parker, p. 275, pl. 4, figs. 41-42.
- 1978 *Planulina wuellerstorfi* (Schwager) ; Lohmann, pl. 2, figs. 1-4.
- 1981 *Cibicidoides wuellerstorfi* (Schwager) ; Resig, pl. 8, figs. 16-17.
- 1989 *Cibicidoides* sp.1 ; Hermelin, pp. 87-88, pl. 17, figs. 6-8.

- 1991 *Planulina wuellerstorfi* (Schwager) ; Corliss, pl. 1, figs. 1-2, 5.
 1994 *Fontbotia wuellerstorfi* (Schwager) ; Loeblich & Tappan, p. 150, pl. 319, figs. 7-12.
 1998a *Fontbotia wuellerstorfi* (Schwager) ; Wollenburg & Mackensen, p. 173, pl. 1, fig. 15,
 pl. 2, figs. 1-2.



***Cibicidoides kullenbergi* (Parker), 1953**

- 1888 *Truncatulina mundula* Brady, Parker & Jones : p. 228, pl. 45, fig. 25a-c.
 1953 *Cibicides kullenbergi* Parker ; Phleger, Parker & Peirson, p. 49, pl. 11, figs. 7-8.
 1976 *Cibicides kullenbergi* Parker ; Pflum & Frerichs, p.112, pl.2, figs. 6-8.
 1978 *Cibicidoides kullenbergi* (Parker) ; Lohmann, p. 29, pl. 2, figs 5-7.
 1979 *Cibicidoides kullenbergi* (Parker) ; Corliss, p. 10, pl. 3, figs. 4-6.
 1981 *Cibicides wuellerstorfi* (Schwager) ; Sejrup *et al.*, p. 291, pl. 1, fig. 9.
 1982 *Cibicidoides kullenbergi* (Parker) ; Agip, pl. 52, fig. 1bis.
 1982 *Cibicides pseudoungerianus* (Cushman) ; Agip, pl. 52, fig. 1.
 1986 *Cibicidoides mundulus* (Brady, Parker & Jones) ; Van Morkoven *et al.*, pp. 65-67,
 pl. 21.
 1991 *Cibicidoides kullenbergi* (Parker) ; Corliss, pl. 1, figs. 6, 8-9.
 1992 *Cibicidoides pachyderma* (Rzehak) ; Spencer, pl. 1, figs. 5-6.
 1997 *Cibicidoides kullenbergi* (Parker) ; Schmiedl *et al.*, pl.2, figs.16-17 .
 2000 *Cibicides pseudoungerianus* (Cushman) ; den Dulk, pl. 6, fig. 3a-c.
 2001 *Cibicidoides kullenbergi* (Parker) ; Schumacher, p. 148, pl. 8, figs. 7-9.
 2002 *Cibicidoides mundulus* (Brady, Parker & Jones) ; Holbourn & Hendersen, fig. 4.1-9.
 2005 *Cibicidoides pachyderma* (Rzehak) ; Licari & Mackensen, pl. 2, figs. 1-3.



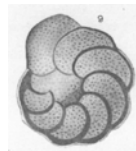
***Cibicidoides pachyderma* (Rzehak), 1886**

- 1886 *Truncatulina pachyderma* Rzehak : p.87, pl. 1, fig. 5a-c.
 1976 *Cibicides pseudoungerianus* (Cushman) ; Pflum & Frerichs, pl. 3, figs. 1-2
 1981 *Cibicidoides mundulus* (Brady, Parker & Jones) ; Resig, pl. 8, figs. 15, 18.
 1991 *Cibicides ungerianus* (d'Orbigny) ; Verhallen, pl. 16, fig. 9.
 1993 *Cibicidoides pachyderma* (Rzehak) ; Sgarella & Montcharmont Zei, pp. 241-242,
 pl. 25, figs. 12-13
 1994 *Cibicidoides pachyderma* (Rzehak) ; Jones, p.98, pl. 94, fig. 9.
 2003 *Cibicidoides pachydermus* (Rzehak) ; Fontanier, pl. 6, figs. H,I.
 2005 *Cibicides pachydermus* (Rzehak) ; van Hinsbergen *et al.*, p. 251, pl. 1, fig. 9.

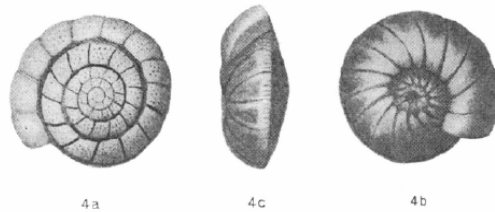


***Cibicides ungerianus* d'Orbigny, 1846**

- 1846 *Rotalina ungeriana* : d'Orbigny, p. 157, pl. 8, figs. 16-18.
 1884 *Truncatulina ungeriana* (d'Orbigny) ; Brady, p. 644, pl. 94, fig.9.
 1922 *Truncatulina pseudoungeriana* Cushman : p. 97, pl. 20, fig. 9.
 1951 *Cibicides ungeriana* (d'Orbigny) ; Hofker, p. 357, fig. 242.
 1960 *Cibicides pseudoungerianus* (Cushman) ; Barker, p. 194, pl. 94, fig. 9a-c.
 1982 *Cibicidoides ungerianus* (d'Orbigny) ; Agip, pl. 52, fig. 4.
 1982 *Cibicides ungerianus* (d'Orbigny) ; Van der Zwaan, p. 147, pl. 6, fig. 2a-b.
 1991 *Cibicides ungerianus* (d'Orbigny) ; Verhallen, p. 129, pl. 16, figs. 5-8 (not 9).
 1998 *Cibicides ungerianus* (d'Orbigny) ; den Dulk *et al.*, p. 63, pl. I, figs. 5a-c.
 2005 *Cibicides pseudoungerianus* (Cushman) ; Murgese & De Deckker, fig. 4 (1-2).



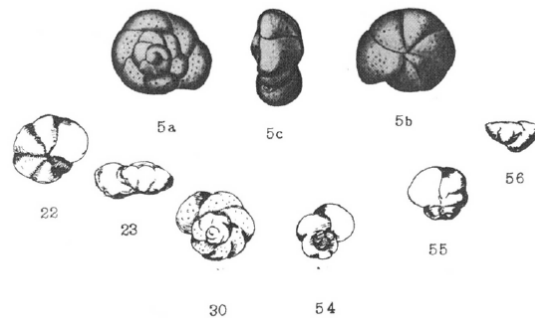
***Truncatulina pseudoungeriana* Cushman, 1922**



***Cibicidoides robertsonianus* (Brady), 1881**

- 1881 *Planorbulina robertsoniana* Brady : p. 65.
 1884 *Truncatulina robertsoniana* (Brady) : p. 664, pl. 95, figs 4a-c.
 1918 *Truncatulina bradyi* Trauth : p. 235, pl. 1, figs. 5a-c, 22-23, 30, 54-56.
 1940 *Cibicides robertsonianus* var. *haitensis* Coryell & Rivero ; p. 335, pl. 44, figs. 4-6.
 1960 *Cibicides bradyi* (Trauth) ; Barker, p. 196, pl. 95, fig. 5a-c.
 1960 *Cibicides robertsonianus* (Brady) ; Barker, p. 196, pl. 95, fig. 4a-c.
 1976 *Cibicidoides bradyi* (Trauth) ; Pflum & Frerichs, pl. 3, figs. 6-7.
 1976 *Cibicides robertsonianus* (Brady) ; Pflum & Frerichs, pl. 3, figs. 3-5.
 1986 *Cibicidoides robertsonianus* (Brady) ; van Morkhoven *et al.*, pp. 41, 43, pl. 11, fig. 1a-c.
 1986 *Cibicidoides bradyi* (Trauth) ; van Morkhoven *et al.*, pp. 100-101, pl. 30, figs. 1a-2c.
 1987 *Cibicidoides bradyi* (Trauth) ; Miller & Katz, p. 126, pl. 7, fig. 2.
 1989 *Cibicidoides bradyi* (Trauth) ; Hermelin, pp. 85-86, pl. 17, figs. 2-4.
 1991 *Cibicides robertsonianus* (Brady) ; Verhallen, pl. 17, figs. 1-7.

- 1994 *Cibicidoides robertsonianus* (Brady) ; Jones, p. 99, pl. 95, fig. 4.
 1995 *Cibicidoides robertsonianus* (Brady) ; Yassini & Jones, p. 170, figs. 920-921.
 2002 *Cibicidoides robertsonianus* (Brady) ; Holbourn & Hendersen, fig. 4.10-12.

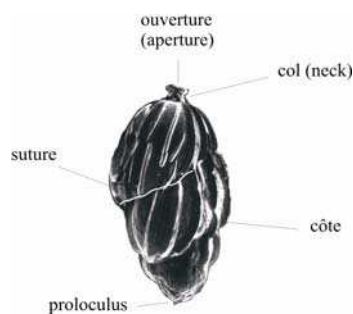


Truncatulina bradyi Trauth, 1918

3. LE GENRE *UVIGERINA* D'ORBIGNY, 1826

Description

Le test est allongé, trisérié, arrondi en coupe transversale. Les loges sont globuleuses ; la paroi est calcaire et perforée ; la surface peut être lisse ou présenter des ornements (côtes, épines). L'ouverture est terminale au bout d'un prolongement de la dernière loge en un tube (col), à l'intérieur duquel peut se trouver une plaque dentaire (Loeblich & Tappan, 1964).



Terminologie utilisée pour décrire les *Uvigerina*. Exemple avec *U. mediterranea*.

Historique

Le genre *Uvigerina* a été créé en 1826 par d'Orbigny, qui l'a nommé ainsi pour sa ressemblance avec une petite grappe de raisin (du latin *uva* = raisin) dont les loges présentent les grains. Il se différencie de *Bulimina* par son ouverture (un tube prolongé sur la dernière loge pour *Uvigerina* au lieu d'une ouverture virgulaire dans la dernière loge pour *Bulimina*).

Le genre *Uvigerina* fait partie de la famille Uvigerinidae Haeckel, 1894 (test entièrement trisérié ou seulement dans les premiers tours ; ouverture terminale, prolongée par un col, avec une plaque dentaire interne), elle-même appartenant à la superfamille Buliminacea Jones, 1875 (test trochospiralé, devenant parfois bisérié ou unisérié, ouverture interiomarginale, ou terminale, ronde, en arc, avec plaque dentaire interne ; Loeblich & Tappan, 1988).

Certains auteurs ont proposé de subdiviser le genre *Uvigerina* : Cushman en sépara les genres *Trifarina* (1923) et *Angulogerina* (1927) pour les espèces à section triangulaire ; Mathews (1945) désigna le genre *Rectuvigerina* qui se différencie d'*Uvigerina* par la présence d'une ou plusieurs loges unisériées sur la partie terminale et un siphon interne ; Hofker (1951) sépara *Uvigerina* en trois genres en fonction de l'apparence de la plaque dentaire (*Aluvigerina*, *Neouvigerina* et *Euuvigerina*). Dans leur version de 1988, Loeblich & Tappan ont validé un certain nombre de nouveaux genres, dont *Siphouvigerina* Parr 1950 (qui se caractérise par un col plus proéminent), mais la plupart des espèces, dont celles que nous étudions ici, restent encore aujourd'hui attachées au genre *Uvigerina*.

Intérêt paléocéanographique

Les espèces du genre *Uvigerina* sont très souvent utilisées pour des études paléoenvironnementales (e.g. Shackleton, 1977 ; Woodruff & Douglas, 1981 ; Lutze *et al.*, 1986 ; Altenbach & Sarthein, 1989 ; Loubere, 1995 ; Miao & Thunell, 1996 ; Schönfeld & Altenbach, 2005). Elles calcifieraient en équilibre avec l'eau de fond (Shackleton, 1974 ; McCorkle *et al.*, 1997) et sont de ce fait utilisées comme indicateurs du $\delta^{18}\text{O}$ des fonds marins (eg. Zachos *et al.*, 2001). Leur distribution apparaît fortement influencée par le flux de matière organique (Altenbach *et al.*, 1999 ; Fontanier *et al.*, 2002 ; Mackensen & Licari, 2004), et elles sont généralement considérées comme de bons indicateurs de conditions de forts flux organiques et de faible oxygénation (Lutze & Coulbourn, 1984 ; Mackensen *et al.*, 1985 ; Sen Gupta & Machain-Castillo, 1993 ; de Rijk *et al.*, 2000 ; Schmiedl *et al.*, 2000). De part leur microhabitat endopélique superficiel (e.g. Corliss, 1985 ; Loubere *et al.*, 1995 ; Jorissen *et al.*, 1998 ; de Stigter *et al.*, 1998 ; Fontanier *et al.*, 2002), elles représentent un outil intéressant pour mesurer l'influence de l'eau interstitielle sur la composition isotopique en carbone de leur coquille (e.g. Grossman, 1984b ; Mackensen & Licari, 2004 ; Schmiedl *et al.*, 2004, Fontanier *et al.*, 2006). La différence en $\delta^{13}\text{C}$ entre *Uvigerina* et des espèces de surface comme *C. wuellerstorfi* (e.g. Zahn *et al.*, 1986) ou des espèces endobiontes profondes telles que les *Globobulimina* (Fontanier *et al.*, 2006) pourrait être un outil prometteur pour reconstruire le

gradient de $\delta^{13}\text{C}$ des eaux porales du passé. Ce genre est pourtant complexe et la littérature présente des centaines d'espèces. Expliciter sa taxonomie permettra donc d'améliorer ses performances en tant que proxy paléocéanographique.

Morphologie

Dans l'Atlantique-Est et la Méditerranée, Van der Zwaan *et al.* (1986) ont divisé le genre *Uvigerina* en trois groupes d'espèces, qui diffèrent par l'aspect général du test. Les caractères discriminants sont le positionnement et la forme du col, la tendance à développer un arrangement bi- voire unisériel, la forme et la densité des côtes, la présence et la fréquence des épines entre les côtes, et la forme des pores.

Selon la classification de Van der Zwaan *et al.* (1986) et Borsetti *et al.* (1986), le premier groupe (de loin le plus riche et diversifié) centré autour de l'espèce *U. peregrina*, présente des pores ronds et des épines qui, jointes, donnent des côtes. Le col est en général assez long, et ne se positionne pas dans une dépression. Au sein de ce groupe, ils distinguent entre autres les espèces récentes *U. peregrina* (pas d'épines entre les côtes, juste quelques épines sur la dernière loge), *U. hollicki* qui est un peu plus allongée avec beaucoup d'épines entre les côtes, et *Uvigerina peregrina* forma *parva*, de petite taille. Les espèces avec ornementation épineuse, *U. auberiana*, *U. proboscidea* et *U. hispida* (la forme la plus extrême avec uniquement des épines, pas de côtes) font également partie de ce premier groupe (Borsetti *et al.*, 1986). Le deuxième groupe, centré autour de l'espèce d'âge Miocène *U. semiornata*, présente des pores allongés, en général un aspect plus comprimé, flatulent et arrondi que le groupe *peregrina*. Un col court positionné dans une petite dépression est caractéristique. *Uvigerina mediterranea*, avec des côtes très lisses et assez larges, est le représentant actuel le plus important de ce groupe. *Uvigerina elongatastriata* en fait également partie. Le troisième groupe d'espèces, situé autour de l'espèce *U. bononiensis*, est plus allongé et devient unisériel à l'extrémité proximale durant l'ontogénie. Traditionnellement, les espèces de ce groupe sont placées dans le genre *Rectuvigerina*.

Le tableau 2 résume les principales espèces actuelles déterminées par Van der Zwaan *et al.* (1986) et Borsetti *et al.* (1986) et leurs caractéristiques morphologiques.

Dans notre matériel, nous avons rencontré deux espèces appartenant au groupe *U. peregrina* (*U. peregrina* et *U. hispida*), deux espèces appartenant au groupe *U. semiornata* (*U. mediterranea* et *U. elongatastriata*), et une espèce au troisième groupe *U. bononiensis* (*Rectuvigerina phlegeri*). *U. peregrina* présente des formes très variées, avec plus ou moins d'épines. Cette espèce a été particulièrement étudiée ici (différents morphotypes planche 2).

	Aspect général du test	Pores	Col	Ornementation	Arrangement des loges
Groupe <i>U. peregrina</i>					
<i>Uvigerina peregrina</i> Cushman, 1923	loges enflées	ronds	long	épines sur les dernière loges, côtes massives, aigües	trisérié
<i>Uvigerina hollicki</i> Thalmann, 1950	loges enflées	ronds	long	épines entre les côtes	trisérié
<i>Uvigerina peregrina parva</i> Lutze, 1986	petite taille	ronds	long	côtes, épines sur la dernière loge	trisérié
<i>Uvigerina bifurcata</i> d'Orbigny, 1839	allongé, fin	un peu allongés	long	pas d'épines, côtes	trisérié
<i>Uvigerina proboscidea</i> Schwager, 1866	loges enflées, test étiré	ronds	très long	épines	trisérié
<i>Uvigerina hispida</i> Schwager, 1866	loges enflées, petite taille	ronds	long	épines	trisérié
Groupe <i>U. semiornata</i>					
<i>Uvigerina mediterranea</i> Hofker, 1932	comprimé, lisse	allongés	court, dans une dépression	côtes lisses et larges	trisérié
<i>Uvigerina elongatastriata</i> (Colom), 1952	allongé, lisse	allongés	court, dans une dépression	côtes lisses	trisérié
Groupe <i>U. bononiensis</i>					
<i>Rectuvigerina phlegeri</i> Le Calvez, 1959	très allongé, sutures "en crochet"	ronds	n'est pas dans une dépression	épines et côtes	trisérié, devient rapidement unisérié

Tableau 2. Caractéristiques morphologiques des différentes espèces d'*Uvigerina* définies par Van der Zwaan (1986), et Borsetti *et al.* (1986)

Distribution

Uvigerina peregrina est retrouvée dans le Golfe de Gascogne de 140 m à 2400 m. Elle est abondante aux stations FP8 (980 m) et FP10 (1860 m) de la Marge du Portugal. Au large de Cap Blanc, *U. peregrina* est présente à toutes les stations, de 500 à 3000 m. Dans la littérature, elle est considérée comme une espèce préférant des milieux riches en matière organique (e.g. Lutze & Coulbourn, 1984 ; Altenbach & Sarthein, 1989 ; Rathburn & Corliss, 1994) et faiblement oxygénés (e.g. Miller & Lohmann, 1982 ; Loubere, 1994). Sa distribution est étalée entre 900 et 3200 m (Lutze, 1980 ; Lutze & Coulbourn, 1984). Dans l'Atlantique Nord-Est, Schönfeld & Altenbach (2005) différencient deux sous-espèces (*U. peregrina* et *U. peregrina parva*) et comparent leur présence respective avec les flux de matière organique. Selon ces auteurs, *U. peregrina parva* serait préférentiellement située entre des flux de 17 et 23 gC/m²/an et *U. peregrina* entre 7 et 16 gC/m²/an. Cependant dans nos échantillons nous observons une transition très graduelle entre ces deux morphotypes. De ce fait une séparation rigide entre ces 2 taxa, comme a été faite par Schönfeld & Altenbach (2005), ne nous paraît pas justifiée. Nous les classons donc dans la même espèce *U. peregrina* en tant que deux morphogroupes. Par ailleurs, Lutze (1986) a établi au large de Cape Blanc (Nord-Est Atlantique) la distribution préférentielle d'espèces d'*Uvigerina* en fonction de la bathymétrie et de paramètres écologiques (température, oxygénation, carbone organique dans le sédiment).

Ainsi il a observé une succession graduelle des morphotypes du groupes *U. peregrina* avec la profondeur (Fig. 1). Les morphotypes se succèdent par transition graduelle, mais il n'y a pas de stricte séparation, tout comme dans nos échantillons. Ces observations renforcent donc notre choix de regrouper ces morphotypes (*U. bifurcata*, *U. peregrina parva*, *U. peregrina* et *U. hollicki*) dans l'espèce *U. peregrina*.

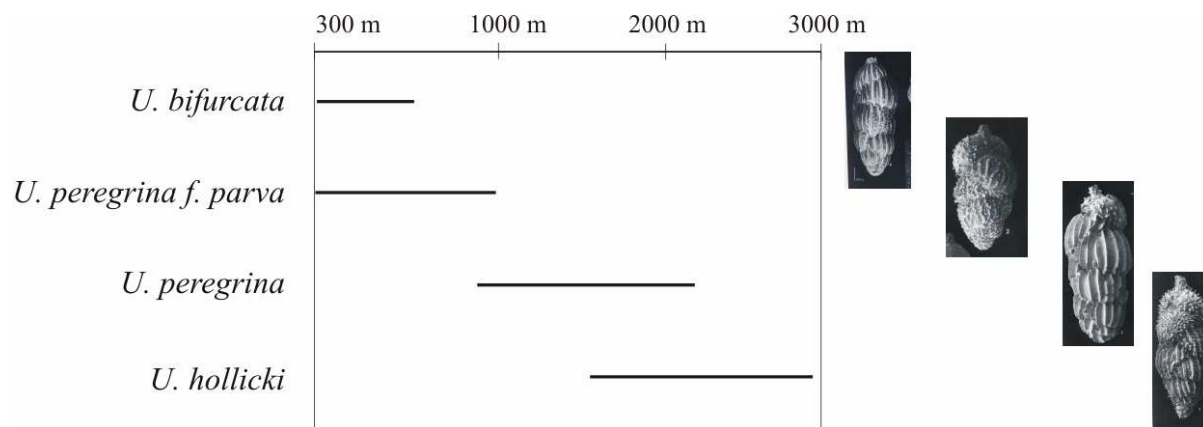


Figure 1: éventail des profondeurs auxquelles les différents taxa de *Uvigerina* du groupe *peregrina* ont été retrouvés selon Lutze (1986).

Uvigerina hispida, une espèce au test entièrement recouvert d'épines, présente quelques spécimens au niveau de la station FP8 de la Marge du Portugal, mais elle est très minoritaire. Cette espèce ne sera pas étudiée plus en détail ici.

Uvigerina mediterranea est abondante aux stations B et A (respectivement 550 et 1000 m) du Golfe de Gascogne. Au niveau de la marge du Portugal, *U. mediterranea* est présente uniquement à la station FP8 (980 m) où elle est le taxon dominant (61%). Au large de Cap Blanc, elle est très abondante de 750 à 1200 m mais totalement absente au-delà. On la trouve dans la littérature notamment en Mer Méditerranée (Schmiedl *et al.*, 2000 ; de Rijk *et al.*, 2000) où sa limite inférieure diminue de 1500 m à 800-1000 m de l'ouest à l'est, ce qui est corrélé à un gradient décroissant de matière organique. En Mer Adriatique elle est présente de 140 m à 1200 m (Jorissen, 1988 ; de Stigter *et al.*, 1998). Elle est aussi retrouvée dans des zones proches de la Méditerranée, où l'on trouve une veine d'eau méditerranéenne (Mediterranean Outflow Water, MOW), notamment le Golfe de Gascogne (Fontanier *et al.*, 2002, 2003, 2006b), la marge du Portugal (Schönfeld, 1997) et la marge nord-ouest africaine (e.g. Lutze, 1980 ; Lutze & Coulbourn, 1984 ; Jorissen *et al.*, 1998 ; Morigi *et al.*, 2001).

Uvigerina elongatastriata est quasiment absente dans nos échantillons de la Marge du Portugal et de Cap Blanc. Lutze (1980) la trouve pourtant à Cap Blanc entre 150 et 750 m. *U. elongatastriata* n'est présente qu'à la station B (550 m) du Golfe de Gascogne, ce qui est en

accord avec les données de la littérature (e.g. Schönfeld, 2001 ; Altenbach *et al.*, 2003) où sa distribution s'étend du plateau continental externe au milieu de pente (~750 m).

Rectuvigerina phlegeri est retrouvée uniquement à la station la moins profonde (D, 140 m) dans le Golfe de Gascogne. A la station 1 (507 m) de Cap Blanc, *Rectuvigerina sp.* est particulièrement abondante (27% de la faune totale vivante, c'est l'espèce dominante) alors qu'on ne la retrouve dans aucune autre station. Dans la littérature, elle est généralement considérée comme une espèce néritique (<200 m ; Bizon & Bizon, 1985 ; Schiebel, 1992 ; de Rijk *et al.*, 2000 ; Fontanier *et al.*, 2002 ; Altenbach *et al.*, 2003).

Nous dégageons de ces observations une distribution bathymétrique très large pour *U. peregrina*, avec pléthore de morphotypes qui se succèdent progressivement, sans limite claire. La distribution est plus restreinte pour *R. phlegeri* (plateau continental), *U. elongatastriata* (haut de pente) et *U. mediterranea* (haut de pente, mi-pente, ~500-1200 m). Ce sont en majorité des espèces inféodées à des milieux eutrophes et par conséquent elles nécessitent de forts apports en matière organique.

Microhabitats

Dans notre matériel, *U. peregrina* présente un ALD₁₀ moyen de 0,79 cm dans le Golfe de Gascogne, 0,64 cm au large du Portugal, et 0,61 cm au large de Cap Blanc. *Uvigerina mediterranea* vit un peu plus en surface, avec un ALD₁₀ moyen de 0,6 cm dans Golfe de Gascogne, 0,37 cm au large du Portugal, et 0,52 cm au large de Cap Blanc. *U. elongatastriata*, présente uniquement dans le Golfe de Gascogne à la station B (550 m), a un ALD₁₀ de 1,3 cm (alors que *U. peregrina* a un ALD₁₀ de 0,8 cm à cette station). Enfin *Rectuvigerina phlegeri* a un ALD₁₀ de 0,5 cm (station D) et peut donc être considérée comme endopélique superficielle.

Dans la littérature, les *Uvigerina* sont souvent considérées comme endopéliques superficielles (e.g. Corliss, 1991 ; Rathburn & Corliss, 1994 ; Morigi *et al.*, 2001 ; Fontanier *et al.*, 2002 ; Licari *et al.*, 2003). Parfois elles sont retrouvées plus profondément dans le sédiment dans des 'poches de sédiment oxygénées' autour de terriers de polychètes (Ohga & Kitazato, 1997). *Uvigerina peregrina* aurait un microhabitat caractérisé par de hautes concentrations de bactéries, d'exoenzymes et de meiofaune, et est typique des sédiments enrichis en matière organique et appauvris en oxygène, comme dans les zones d'upwelling (Altenbach & Sarnthein, 1989 ; Van der Zwaan *et al.*, 1999). Elle ne peut pas tolérer les environnements anoxiques (Loubere *et al.*, 1995 ; Schmiedl *et al.*, 2000 ; Fontanier *et al.*,

2002). Loubere *et al.* (1995) ont observé des différences morphologiques entre différents types de *U. peregrina* en fonction du microhabitat. Les juvéniles ont été trouvés plus en profondeur que les adultes (Rathburn & Corliss, 1994 ; Loubere *et al.*, 1995). Schmiedl *et al.* (2000) ont trouvé un ALD₁₀ entre 0,5 et 1,25 cm au niveau du Golfe du Lion (Méditerranée). *Uvigerina mediterranea* vit préférentiellement à la surface du sédiment (de Stigter *et al.*, 1998 ; Schmiedl *et al.*, 2000) mais elle est retrouvée dans le Golfe du Lion jusqu'à 5 cm dans le sédiment (Schmiedl *et al.*, 2000). Son apparition plus profondément dans le sédiment pourrait être expliquée par un apport d'oxygène par le biais de terriers d'organismes (bioturbation) comme le suggèrent Ohga & Kitazato (1997). *Uvigerina mediterranea* aurait un microhabitat légèrement moins profond que *U. peregrina* (Jorissen *et al.*, 1998 ; Fontanier *et al.*, 2002). Fontanier *et al.* (2002) considèrent *U. elongatastriata* comme endopélique intermédiaire.

Composition isotopique

Les espèces d'*Uvigerina* de notre matériel présentent des différences non négligeables dans leur composition isotopique. *Uvigerina mediterranea* présente des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ systématiquement plus lourdes que *U. peregrina* dans le golfe de Gascogne (moyenne $\Delta\delta^{13}\text{C}_{U. mediterranea-U. peregrina} = +1,4\text{‰}$), au large de Cap Blanc (moyenne $\Delta\delta^{13}\text{C} = +0,61\text{‰}$), ainsi qu'à la FP8 au large du Portugal, seule station de cette zone où des mesures sur les deux espèces ont été faites (moyenne $\Delta\delta^{13}\text{C} = +0,62\text{‰}$). La composition isotopique de *U. elongatastriata* a été mesurée à 550 m dans le Golfe de Gascogne, elle est un peu plus légère que celle de *U. peregrina*. Au cours de notre étude, nous n'avons pas fait de mesures isotopiques sur *R. phlegeri*.

U. mediterranea présente de plus une variabilité très importante en ^{13}C . Nous pensons que cette espèce pourrait s'enrichir en isotopes lourds lors de la croissance (cf chapitres 5 et 6) et de ce fait il est essentiel de faire des analyses isotopiques sur un éventail de tailles très restreint. Schmiedl *et al.* (2004) ont fait la même observation : ils ont mesuré la composition isotopique de spécimens de *U. mediterranea* de tailles variant entre 175 à 1250 μm , et ils ont remarqué un enrichissement ontogénique de +0,3‰ en ^{18}O et de +1‰ en ^{13}C . De telles observations n'ont pas été faites chez *U. peregrina* pour l'instant ; cependant cette espèce présente également une variabilité importante en ^{13}C et des analyses sur différentes gammes de tailles sont à prévoir.

La composition en ^{18}O de nos espèces est par contre quasiment identique, et ce dans les trois zones géographiques étudiées (voir chapitres 5 et 6).

Conclusion sur le genre *Uvigerina*

Les deux principales espèces du genre *Uvigerina*, *U. peregrina* et *U. mediterranea*, présentent des différences écologiques nettes, dans leur distribution et dans leur microhabitat. On trouve *U. mediterranea* plus en surface du sédiment que *U. peregrina*, et sa limite bathymétrique inférieure se situe à 1200 m (limite inférieure de la veine d'eau méditerranéenne, MOW). *Uvigerina mediterranea* apparaît avoir des besoins en matière organique plus importants que *U. peregrina*, bien que ce soient toutes deux des espèces plutôt eutrophes. *Uvigerina peregrina* n'est pas retrouvée dans des sédiments anoxiques ou peu oxygénés (Bernhard, 1992) mais sa présence dans des microhabitats endopéliques superficiels voire intermédiaires montre qu'elle pourrait s'adapter à des micro-environnements ventilés par des meiofaunes dans le sédiment, et sa distribution dans le sédiment serait de ce fait plus dispersé (Loubere *et al.*, 1995). Cette complexité écologique se traduit morphologiquement :

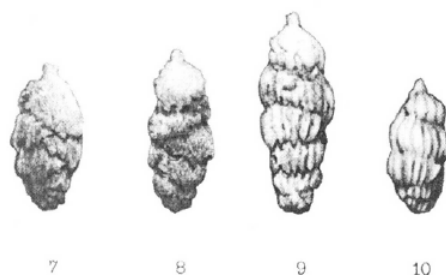
- L'espèce ***U. peregrina*** présente une succession bathymétrique de nombreux morphotypes, dont les plus importants sont : *U. peregrina peregrina*, sans épines entre les côtes ; et le morphotype dont les zones entre les côtes sont recouvertes par de nombreuses épines (appelé par certains auteurs *U. hollicki*). Avec la profondeur croissante, les morphotypes évoluent avec des côtes de plus en plus saillantes, et de plus en plus d'épines entre les côtes.

- ***U. mediterranea*** est une espèce bien à part, sans épines, vivant un peu plus en surface du sédiment. Sa distribution bathymétrique s'étend du plateau continental (150 m) au milieu de pente (1200 m), ce qui pourrait se traduire par des exigences en nourriture plus importantes.

- ***U. elongatastriata*** est une espèce morphologiquement beaucoup plus allongée que les *mediterranea*, elle se trouve en haut de pente, elle est beaucoup moins commune que *U. peregrina* et *U. mediterranea*.

- ***Rectuvigerina phlegeri*** est une espèce de plateau continental voire de haut de pente. D'autres analyses génétiques sont nécessaires pour savoir si le genre *Rectuvigerina* n'est pas un synonyme d'*Uvigerina*, comme le suspectent Schweizer *et al.* (2005).

- Plusieurs auteurs (Schmiedl *et al.*, 1997 ; Rathburn & Corliss, 1994) ont trouvé *U. proboscidea* avec un microhabitat plus profond que *U. peregrina*. Sa morphologie assez différente de *U. peregrina* laisse supposer qu'elle pourrait être une espèce à part. De plus, Shackleton (1977) montre que le $\delta^{13}\text{C}$ de *U. proboscidea* est plus faible que *peregrina* ce qui confirmerait cette hypothèse par l'effet microhabitat (voir chapitres 5 et 6). Cependant nous n'avons pas trouvé cette espèce dans nos faunes et nous n'avons donc pas développé sa taxonomie.

Synonymies***Uvigerina peregrina* Cushman, 1923**

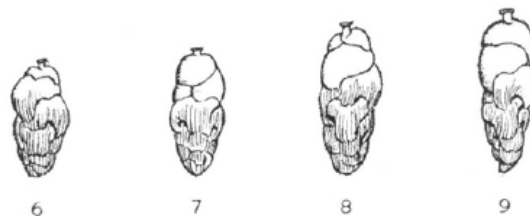
- 1826 *Uvigerina pygmaea* d'Orbigny : p. 269, pl. 12, figs. 8-9.
 1839b *Uvigerina bifurcata* d'Orbigny ; p. 53, pl. 7, fig. 17.
 1923 *Uvigerina peregrina* Cushman : p. 166, pl. 42, figs. 7-10.
 1941 *Uvigerina peregrina* forma *hispidocostata* Cushman & Todd : pl. 27, fig. 2, pl. 28, fig. 2.
 1948 *Uvigerina peregrina* Cushman var. *dirupta* Todd : p. 267, pl. 34, fig. 3.
 1953 *Uvigerina hollicki* Thalmann ; Phleger *et al.*, pl. 8, figs. 1-3.
 1960 *Euvigerina peregrina* (Cushman) ; Barker, p. 154, pl. 74, figs. 11-12.
 1976 *Uvigerina peregrina mediterranea* Hofker ; Pflum & Frerichs, pl. 8, fig. 1. (not *U. mediterranea* Hofker, 1932).
 1976 *Uvigerina peregrina* var. *dirupta* Todd ; ; Pflum & Frerichs, pl. 8, figs. 4-5.
 1980 *Uvigerina peregrina dirupta* Todd ; Ingle *et al.*, p. 146, pl. 5, figs. 16-17.
 1980 *Uvigerina peregrina* var A. ; Ingle *et al.*, p. 146, pl. 4, fig. 6.
 1980 *Uvigerina peregrina* var B. ; Ingle *et al.*, p. 146, pl. 5, figs. 14-15.
 1981 *Uvigerina peregrina* Cushman ; Resig, pl. 2, fig. 5.
 1981 *Uvigerina peregrina* Cushman var. *dirupta* Todd ; Resig, pl. 2, fig. 6.
 1982 *Uvigerina peregrina* Cushman ; Miller & Lohmann, pl. 1, figs. 11-12.
 1984 *Uvigerina peregrina* Cushman ; Boersma, pp. 124-127, pl. 1, figs. 1-4.
 1984 *Uvigerina hispido-costata* Cushman & Todd ; Boersma, pp. 77-81, pl. 1, figs. 1-4.
 1984 *Uvigerina dirupta* Todd ; Boersma, pp. 44-46, pl. 1, figs. 1-5.
 1984 *Uvigerina pigmaea* d'Orbigny ; Boersma, pp. 128-130, pl. 1, figs. 1-5.
 1986 *Uvigerina peregrina* Cushman ; Lutze, p. 32, pl. 1, figs. 1-6.
 1986 *Uvigerina hollicki* Thalmann ; Lutze, p. 34, pl. 2, figs. 1-6.
 1986 *Uvigerina peregrina* forma *parva* Lutze : p. 36, pl. 3, figs. 1-5.
 1986 *Uvigerina pygmaea* d'Orbigny ; Lutze, p. 36, pl. 3, figs. 6-8.
 1986 *Uvigerina* cf. *U. bifurcata* d'Orbigny ; Lutze, p. 31, pl. 4, figs. 5-8.
 1986 *Uvigerina peregrina* Cushman ; van Leeuwen, p. 58, pl. 1, figs. 1-5.
 1986 *Uvigerina dirupta* Todd ; van Leeuwen, p. 60, pl. 2, figs. 1-5.
 1986 *Uvigerina peregrina hollicki* Thalmann ; Borsetti *et al.*, pl. 13, figs. 1-7, pl. 14, figs. 1-4.
 1986 *Uvigerina peregrina peregrina* Cushman ; Borsetti *et al.*, pl. 15, figs. 1-2, pl. 16, figs. 1-3.
 1986 *Uvigerina peregrina bifurcata* d'Orbigny ; Borsetti *et al.*, pl. 16, figs. 4-6, pl. 17, figs. 1-4.
 1991 *Uvigerina peregrina hollicki* Thalmann ; Verhallen, p. 153, pl. 8, figs. 1, 5.
 1991 *Uvigerina peregrina bifurcata* d'Orbigny ; Verhallen, p. 156, pl. 8, fig. 4.
 1997 *Uvigerina peregrina* Cushman ; Schmiedl *et al.*, pl. 1, figs. 6-7.
 1998 *Uvigerina peregrina* Cushman ; Heß, p. 114, pl. 11, figs. 2-3.
 1999 *Uvigerina peregrina* Cushman ; Kuhnt *et al.*, pl. 1, fig. 1.

- 2000 *Uvigerina peregrina* Cushman ; den Dulk, pl. 2, figs. 10-11.
 2003 *Uvigerina peregrina* Cushman ; Fontanier, pl. 10, figs. O, P, S, T.
 2005 *Uvigerina peregrina* Cushman ; Licari & Mackensen, pl. 1, figs. 1-2.
 2005 *Uvigerina peregrina parva* Lutze ; Schönfeld & Altenbach, fig. 2b.
 2005 *Uvigerina pigmea* d'Orbigny ; Schönfeld & Altenbach, fig. 2a.



***Uvigerina mediterranea* Hofker, 1932**

- 1932 *Uvigerina mediterranea* Hofker : p. 118, fig. 32a-g.
 1952 *Uvigerina finisterrensis* Colom : p. 27, pl. 4, figs. 1-2, figs. 13-14.
 1958 *Uvigerina mediterranea* Hofker ; Parker, pl. 2, figs. 39-40.
 1977 *Uvigerina peregrina* Cushman ; Haake, p.70, pl. 3, fig. 9.
 1981 *Uvigerina peregrina* Cushman ; Sejrup *et al.*, pl. 2, fig. 12.
 1983 *Uvigerina finisterrensis* Colom ; Ganssen, p. 22.
 1984 *Uvigerina mediterranea* Hofker ; Boersma, pp. 107-109, pl. 1-2.
 1986 *Uvigerina mediterranea* Hofker ; van Morkhoven *et al.*, pp. 16-18, pl. 1, figs. 1-2.
 1986 *Uvigerina mediterranea* Hofker ; Lutze, p. 40, pl. 5, figs. 1-7.
 1986 *Uvigerina mediterranea* Hofker ; Van Leeuwen, p. 64, pl. 4, figs. 1-2.
 1986 *Uvigerina mediterranea* Hofker ; Borsetti *et al.*, p. 212, pl. 9, figs. 1-5.
 2001 *Uvigerina mediterranea* Hofker ; Jannink, pl. 3, fig. 3.
 2003 *Uvigerina mediterranea* Hofker ; Fontanier, pl. 10, figs. M, N, Q, R.



***Uvigerina elongatastriata* (Colom), 1952**

- 1952 *Angulogerina elongatastriata* Colom : p. 29, pl. 4, 6-9, fig. 5.
 1980 *Trifarina elongatastriata* (Colom) ; Haake, p. 68, pl. 2, figs. 5-6.
 1986 *Uvigerina elongatastriata* (Colom) ; Lutze, p. 42, pl. 6, figs. 1-8.
 1992 *Uvigerina elongatastriata* (Colom) : Schiebel, pl. 3, fig. 5.

- 2002 *Uvigerina elongatastriata* (Colom) ; Ernst, p. 87, pl. 1, fig. O.
 2003 *Uvigerina elongatastriata* (Colom) ; Fontanier, pl. 10, figs. J, K, L.

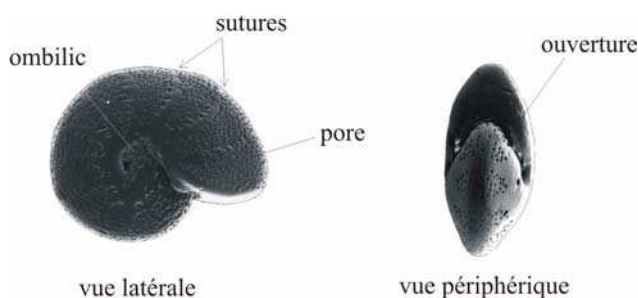
***Uvigerina phlegeri* (Le Calvez), 1959**

- 1959 *Rectuvigerina phlegeri* Le Calvez : p. 263 , pl. 1, fig. 11.
 1992 *Rectuvigerina phlegeri* Le Calvez ; Schiebel, pl. 3, fig. 10a-d.
 1993 *Rectuvigerina phlegeri* Le Calvez ; Sgarella & Montcharmont Zei, p. 215, pl. 16, figs. 3-4.
 2003 *Rectuvigerina phlegeri* Le Calvez ; Fontanier, pl. 10, fig. A.
 2003 *Rectuvigerina phlegeri* Le Calvez ; Langezaal, p. 207, pl. 7-5, figs. 3-4.

4. LE GENRE *MELONIS* DE MONTFORT, 1808

Description

Le test est libre, planispiralé à l'âge adulte, symétrique et involute ; l'ombilic est profond, il est visible sur chaque face. Chaque tour compte une dizaine de loges, les sutures sont peu marquées. La paroi calcitique est perforée de larges pores, l'ouverture s'étend latéralement jusqu'à l'ombilic sur chaque face (Loeblich & Tappan, 1964).



Terminologie utilisée pour décrire les *Melonis*. Exemple avec *M. barleeanus*.

Historique

Le genre *Melonis* fait partie de la famille Nonionidae Schultze, 1854 (test entièrement planispiralé ; ouverture en fente ; Sen Gupta, 1999), elle-même faisant partie de la superfamille Nonionacea Schultze, 1854 (test enroulé et planispiralé, entièrement ou partiellement, paroi hyaline, à structure fibroradiée le plus souvent granulaire, ouverture principale simple, équatoriale et intérior marginale ; Sen Gupta, 1999). La plupart des espèces aujourd'hui attribuées à *Melonis* étaient auparavant placées dans le genre *Nonion*, dont elles se

différencient par sa région ombilicale ouverte plutôt que remplie, et une paroi plus épaisse et plus perforée (Loeblich & Tappan, 1964). Les *Nonion* sont plutôt des espèces de la zone côtière alors que les *Melonis* occupent le plateau continental jusqu'à l'océan profond.

Intérêt paléocéanographique

L'espèce la plus fréquemment utilisée est *M. barleeanus*. Elle est souvent trouvée plusieurs centimètres dans le sédiment (e.g. Corliss & Emerson, 1990 ; Fontanier *et al.*, 2002, 2003, 20006b) mais elle peut également être retrouvée en surface et semble adaptable aux changements d'oxygénation (Linke & Lutze, 1993). Elle est également présente dans des zones à forts courants marins dans l'Océan Atlantique (Murray, 1984). Caralp (1989) étudia l'influence de la matière organique sur le test de *M. barleeanus*. Elle observa que des malformations du test ("kummerform") pourraient être dues à un surplus de nourriture, éventuellement pendant des épisodes d'upwelling, et que la taille des individus augmentaient si les apports en matière organique augmentaient. *M. barleeanus* est capable de migrer dans le sédiment et de se nourrir à la fois de matière organique labile et réfractaire (Caralp 1989). Ainsi, les pourcentages de cette espèce augmenteraient si les apports en matière organique réfractaire par advection latérale augmentent. Cette adaptation à la matière organique réfractaire (Caralp, 1989 ; Linke & Lutze, 1993 ; Schmiedl *et al.*, 2000 ; Licari & Mackensen, 2005) pourrait faire de cette espèce un bon indicateur de la qualité de la matière organique (Licari & Mackensen, 2005). Une autre espèce rencontrée fréquemment est *Melonis pompilioides*, qui serait plutôt marqueur des grandes profondeurs (e.g. Schmiedl *et al.*, 1997).

Morphologie

Le tableau 3 montre les caractères morphologiques principaux de onze noms d'espèces de *Melonis* trouvées dans la littérature. Nous les avons classés par ordre de compression du test, visible sur la face périphérique.

Sur le dessin initial fourni par Williamson du taxon *M. barleeanus* (cf. synonymie) le test est très comprimé, la face aperturale est pointue, les sutures sont lisses avec la surface. L'autre extrême, *M. sphaeroides* Voloshinova, est très arrondi, tout le test est enflé. Tous les autres taxa représentent en fait des intermédiaires morphologiques entre ces deux extrêmes dans la compression du test.

Nous avons séparé trois groupes distincts :

✓ l'espèce morphologique ***M. barleeanus*** dans laquelle nous plaçons également *M. affinis*, *M. subcarinatus* et *M. formosus*.

✓ l'espèce morphologique *M. pompilioides* qui regroupe *M. soldanii*, *M. sphaeroides* et *M. umbilicatus* que nous considérons, en suivant Hermelin (1989), comme les écophénotypes d'une même espèce.

✓ la troisième espèce morphologique, *M. zaandamae*, avec *M. padanus*, est en fait une espèce intermédiaire dans la compression du test entre les deux précédents. Elle est cependant différentiable par ses sutures qui sont plus profondes que chez *M. barleeanus*, les loges qui sont plus enflées, et sa face aperturale qui est plus large et arrondie. Ces différences sont peu visibles au MEB mais on les distingue bien à la loupe binoculaire.

Nom d'origine	Nombre de loges	Sutures	Face aperturale	Ombilic	Compression du test
<i>Nonionina barleeanus</i> Williamson, 1858	9-12	courbées	ovale-pointue	profond	++
<i>Nonionina affinis</i> Reuss, 1851	10	droites	ovale-arrondie	étroit	++
<i>Nonionina subcarinata</i> Seguenza, 1862	10	larges, droites	ovale-pointue	proéminent	+
<i>Nonionina formosa</i> Seguenza, 1880	10	droites, étroites	pointue	proéminent	+
<i>Nonion padanum</i> Perconig, 1952	12-13	légèrement courbées	ovale-pointue	proéminent	+
<i>Anomalinoïdes zaandamae</i> van Woorthuysen, 1952	10-12	un peu enfoncées	arrondie		+
<i>Nonionina soldanii</i> d'Orbigny, 1846	11	légèrement courbées	arrondie, large	étroit, profond	-
<i>Nonionina umbilicata</i> d'Orbigny, 1826	10-12	larges, légèrement courbées	arrondie	large, profond	---
<i>Nautilus pompilioides</i> Fichtel and Moll, 1798	11	droites, lisses avec la surface	arrondie, large	étroit, profond	---
<i>Melonis sphaeroides</i> Voloshinova, 1958	7-9	légèrement courbées	très large, arrondie	très étroit, profond	----

Tableau 3. Caractéristiques morphologiques principales des espèces de *Melonis* les plus fréquemment rencontrées dans la littérature récente avec leur nom d'origine.

Remarque : Le nom *affinis* est plus ancien que *barleeanus*. Nous avons cependant retenu ce dernier nom pour deux raisons :

- 1) Notre matériel ressemble plus à la description originale de *M. barleeanus* que de *M. affinis* ;
- 2) D'une façon pragmatique, le nom de *barleeanus* est le plus couramment utilisé dans la littérature.

Distribution

Dans notre matériel, *M. barleeanus* est retrouvé au Golfe de Gascogne, où cette espèce domine les faunes à la station B (550 m). Elle est très peu abondante aux stations A (1000 m) et F (1200 m), absente à 1600, 2400 et 4800 m. On la retrouve par contre à la station I, dans le canyon du Cap Ferret (2800 m). Au large du Portugal, *M. barleeanus* est une espèce dominante à la station FP8 (980 m), elle est presque absente des stations FP10 et FP9. Au large de Cap Blanc, *M. barleeanus* est présente de 750 m à 3000 m. Il s'en dégage que c'est un taxon assez ubiquiste, avec cependant une préférence pour des zones assez oxygénées et riches en matière organique. Le taxon *M. pompilioides* est beaucoup moins fréquent, on ne le trouve dans le Golfe de Gascogne qu'à la station FP2 (4800 m), il est absent au large du Portugal, et à Cap Blanc il est présent de 2000 m à 3000 m. Ce taxon est donc clairement inféodé aux zones profondes, plutôt oligotrophes. Enfin, on ne trouve *M. zaandamae* vivant qu'aux stations FP1 et FP2 du Golfe de Gascogne (2400 et 4800 m). Certains individus morts ont été trouvés à la station 8 (2500 m) au large de Cap Blanc.

Dans la littérature, on trouve *M. barleeanus* associé à des taux de matière organique importants dans les sédiments marins profonds (e.g. Lutze & Coulbourn 1984 ; Mackensen *et al.*, 1985 ; Corliss & Chen, 1988 ; Caralp, 1989). Jannink *et al.* (1998) trouvent *M. barleeanum* (= *M. barleeanus*) dominant à 1550 m en Mer d'Arabie (sous l'OMZ) mais considèrent sa distribution diffuse. *M. pompilioides* est retrouvé à 2900 m et plus au large de la Georgie du sud (Echols, 1971) de 2000 à 3000 m par Lutze (1980) en Atlantique nord-est, et à 2900 m par Harloff & Mackensen (1997) dans le bassin argentin (Atlantique sud-ouest). Mackensen *et al.* (1985) trouvent *M. zandami* (= *M. zaandamae*) majoritairement entre 600 et 1200 m. Il n'est pas retrouvé sous 1500 m et sa distribution serait contrôlée par un substrat terrigène soumis à des taux de sédimentation élevés.

Microhabitat

Les trois espèces de *Melonis* ont des microhabitats différents :

Melonis barleeanus est endopélique intermédiaire (ALD₁₀ de 0,8 cm à 1,4 cm au Golfe de Gascogne, ALD₁₀ moyen de 1,61 cm au large du Portugal et de 1,45 cm au large de Cap Blanc). *M. zaandamae* est retrouvé entre 0,5 cm et 2 cm aux stations profondes FP1 et FP2 du Golfe de Gascogne, ce qui correspond à un microhabitat endopélique superficiel à intermédiaire. *M. pompilioides* est endopélique superficiel (ALD₁₀= 0,8 cm à Cap Blanc).

Dans la littérature, *M. barleeanus* présente souvent un maximum d'abondance à plusieurs centimètres sous la surface (e.g. Corliss, 1985 ; Corliss & Emerson, 1990 ; Corliss,

1991 ; Jannink *et al.*, 1998) et parfois un pic en surface et un pic en profondeur (Rathburn & Corliss, 1994, sous le nom de *M. affinis*). Son microhabitat est généralement considéré comme endopélique intermédiaire (e.g. Corliss, 1991 ; Mackensen *et al.*, 2000 ; Fontanier *et al.*, 2002). *M. barleeanus* serait capable de migrer dans le sédiment pour se nourrir de matière organique réfractaire (Caralp, 1989) voire de bactéries (Jorissen *et al.*, 1998). *M. pompilioides* apparaît comme endopélique superficiel (Schumacher, 2001). *M. zaandamae* est considéré comme endopélique intermédiaire ou profond par Wollenburg & Mackensen (1998b), Mackensen *et al.* (2000) et Schumacher (2001).

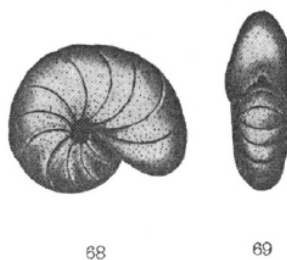
Composition isotopique

Au large de Cap Blanc, *M. barleeanus* présente des valeurs beaucoup plus légères que *M. pompilioides* en C¹³ ($\Delta\delta^{13}\text{C} = -0,69\text{‰}$) mais les deux groupes sont très similaires dans leur composition en O¹⁸ (voir chapitres 5 et 6). Nous n'avons pas effectué d'analyses isotopiques sur *M. zaandamae*.

Conclusion sur le genre *Melonis*

La différence entre *M. barleeanus* et *M. pompilioides* est largement reconnue dans la littérature. Leurs morphologies, microhabitats et distributions bathymétriques sont en effet très distincts. Cependant l'existence de *M. zaandamae* en tant qu'espèce à part est encore soumise à controverse et ce taxon est souvent associé à *M. barleeanus* (e.g. Schmiedl *et al.*, 1997). Des analyses isotopiques et génétiques seraient évidemment nécessaires pour pouvoir trancher définitivement, mais nous considérons cependant pour cette étude *M. zaandamae* comme une espèce à part, étant donné que nos morphotypes sont bien différents, et nous ne trouvons pas d'individus intermédiaires.

Synonymies



***Melonis barleeanus* (Williamson), 1858**

- 1851 *Nonionina affinis* Reuss, p. 72, pl. 5, fig. 32.
- 1858 *Nonionina barleeanana* Williamson : pl. 32, figs. 68-69.
- 1862 *Nonionina subcarinata* Seguenza : pl. 1, fig. 3.

- 1880 *Nonionina formosa* Seguenza: p. 63, pl. 7., fig. 6.
 1953 *Nonion barleeanum* (Williamson) ; Phleger *et al.*, pl. 6, fig. 4.
 1960 *Gavelinonion barleeanum* (Williamson) ; Barker, pl. 109, figs. 8-9.
 1976 *Melonis barleeanus* (Williamson) ; Pflum & Frerichs, p. 122, pl. 7, figs. 5-6.
 1979 *Melonis barleeanum* (Williamson) ; Corliss, pl. 5, figs. 7-8.
 1980 *Melonis affinis* (Reuss) ; Ingle *et al.*, p. 140, pl. 5, figs. 1-2.
 1980 *Melonis barleeanum* (Williamson) ; Ingle *et al.*, p. 142, pl. 7, figs. 14-15.
 1981 *Melonis affinis* (Reuss) ; Resig, pl. 4, figs. 8-9.
 1989 *Melonis barleeanum* (Williamson) ; Caralp, pl. 1-3.
 1989 *Melonis barleeanus* (Williamson); Van Leeuwen, p. 228, pl. 13, figs. 1-2.
 1995 *Melonis affinis* (Reuss) ; Yassini & Jones, p. 170, figs. 946-947.
 1998 *Melonis barleeanum* (Williamson) ; Heß, pl. 13, fig. 5.
 1998 *Melonis barleeanum* (Williamson) ; Jannink *et al.*, pl., fig. 7.
 2005 *Melonis barleeanum* (Williamson) ; Licari & Mackensen, pl. 1, figs. 10-11.

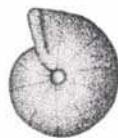


32a



32b

Nonionina affinis
Reuss, 1851



6



6a

Nonionina formosa
Seguenza, 1880

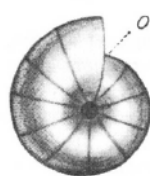


3

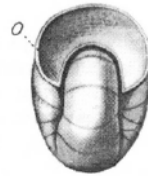


3a

Nonionina subcarinata
Seguenza, 1862



b

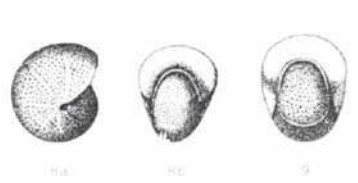


c

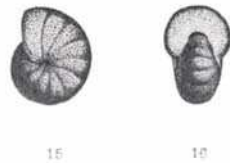
Melonis pompilioides (Fichtel & Moll), 1798

- 1798 *Nautilus pompilioides* Fichtel & Moll : p. 31, pl. 2, figs. a-c.
 1826 *Nonionina umbilicata* d'Orbigny : pl. 15, figs. 10-12.
 1846 *Nonionina soldanii* d'Orbigny, p. 109, pl. 5, figs. 5-6.
 1953 *Nonion pompilioides* (Fichtel & Moll) ; Pflieger *et al.*, p. 30, pl. 6, figs. 7-8.
 1958 *Melonis sphaeroides* Voloshinova : p. 153, pl. 3, figs. 8-9.
 1960 *Nonion ? pompilioides*(Fichtel & Moll) ; Barker, p. 224, pl. 109, figs. 10-11.
 1976 *Melonis pompilioides* (Fichtel & Moll) ; Pflum & Frerichs, p.122, pl. 7, figs. 7-8.
 1980 *Melonis pompilioides* (Fichtel & Moll) ; Ingle *et al.*, p. 142, pl. 9, figs. 14-15.
 1981 *Melonis pompilioides* (Fichtel & Moll) ; Resig, pl. 7, fig. 12.
 1986 *Melonis pompilioides* (Fichtel & Moll) forma *sphaeroides* Voloshinova ; van Morkoven *et al.*, pl. 23D, 23E.
 1986 *Melonis soldanii* (d'Orbigny); van Morkoven *et al.*, pl. 23B.

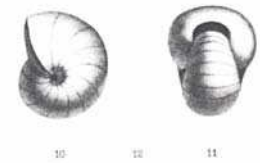
- 1989 *Melonis sphaeroides* Voloshinova ; Van Leeuwen, p. 229, pl. 13, figs. 7-8.
 1989 *Melonis pompilioides* (Fichtel & Moll) ; Hermelin, p. 88, pl. 17, figs. 13-14.
 1994 *Melonis pompilioides* (Fichtel & Moll) ; Jones, p. 108, pl. 109, figs. 10-11.
 1997 *Melonis pompilioides* (Fichtel & Moll) ; Schmiedl *et al.*, p. 276, pl. 2, figs. 14-15.



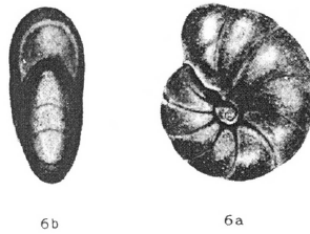
Melonis sphaeroides
Voloshinova, 1958



Nonionina umbilicata
d'Orbigny, 1826

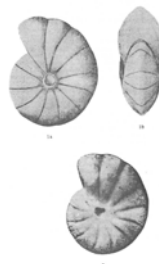


Nonionina soldanii
d'Orbigny, 1846



Melonis zaandamae (Van Voorthuysen), 1952

- 1950 *Nonion barleeanum* (Williamson) var. *inflatum* van Voorthuysen : p. 41, pl. 3, figs. 6a-b.
 1952 *Anomalinoides barleeanum* (Williamson) var. *zaandamae* Van Voorthuysen ; Thalmann, p. 265.
 1958 *Nonion formosum* (Seguenza) ; Parker, p. 258, pl.1, figs. 38-39.
 1989 *Melonis formosus* (Seguenza) ; Van Leeuwen, p.229, pl.13, figs. 3-4.
 1989 *Melonis sphaeroides* Voloshinova ; Van Leeuwen, p.229, pl.13, figs. 5-6.
 1993b *Melonis zaandamae* (Van Voorthuysen) ; Mackensen *et al.*, p. 58, pl. 3, figs. 4-5.
 1997 *Melonis zaandamae* (Van Voorthuysen) ; Schmiedl *et al.*, p. 277, pl. 2, figs. 12-13.
 1998a *Melonis zaandami* (Van Voorthuysen) ; Wollenburg & Mackensen, p. 182, pl. 5, figs. 11-12.
 2001 *Melonis zaandamae* (Van Voorthuysen) ; Schumacher, p. 150, pl. 9, figs. 2-4.

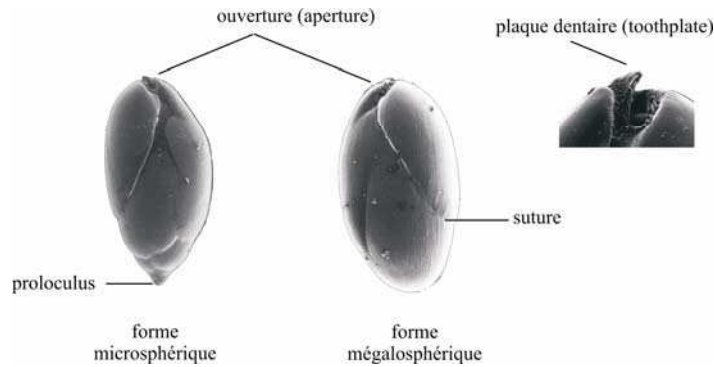


Nonion padanum Perconig, 1952

5. LE GENRE *GLOBOBULIMINA* CUSHMAN 1927

Description

Le test est globuleux, ovale, trisérié ; les 3 dernières loges recouvrent fortement les précédentes ; la paroi est fine, finement perforée, de structure radiale, avec une surface lisse ; l'ouverture est en arc, presque terminale, avec une plaque dentaire.



Terminologie utilisée pour décrire les *Globobulimina*. Exemple avec *G. affinis*.

Historique

Le genre *Globobulimina* a été érigé par Cushman en 1927. Longtemps associé à *Bulimina*, il s'en différencie par son test subglobulaire et ses trois dernières loges involutes recouvrant presque entièrement les précédentes. *Globobulimina* fait partie de la famille Buliminidae Jones, 1875 (test trisérié) et de la superfamille Buliminacea Jones, 1875 (test trochospiralé, devenant parfois bisérié ou unisérié ; ouverture interiomarginale, ronde, en arc, avec plaque dentaire interne ; structure fibroradiée).

Intérêt paléocéanographique

Globobulimina est un genre très intéressant à étudier de point de vue physiologique et biochimique. En effet il est très tolérant aux faibles conditions d'oxygénation, et est retrouvé abondamment dans des régions sous-oxygénées (e.g. Mackensen & Douglas, 1989 ; Sen Gupta & Machain-Castillo, 1993 ; Silva *et al.*, 1996 ; Jannink *et al.*, 1998 ; Bernhard & Sen Gupta, 1999 ; Gooday *et al.*, 2000). Il a de ce fait longtemps été utilisé comme indicateur de zones en sous-oxygénation (Mullineaux & Lohmann, 1981 ; Baas *et al.*, 1998 ; Jorissen, 1999). Néanmoins, on le trouve également dans nombre d'endroits où le sédiment de surface est bien oxygéné (e.g. Corliss & Emerson, 1990 ; Corliss, 1991 ; Jorissen *et al.*, 1998 ; Schmiedl *et al.*, 2000 ; Fontanier *et al.*, 2002) où il vit en profondeur dans le sédiment, en général à la limite de la couche oxiq. Dans le sédiment profond, on trouve très peu de matière organique labile

facilement assimilable par les organismes, et la question a été posée de savoir comment les *Globobulimina* survivent dans ce milieu. En effet sans oxygène ni matière organique labile, il est difficile pour un organisme hétérotrophe d'accomplir les fonctions de son métabolisme (croissance, biominéralisation du test, reproduction). Il a été montré récemment que *Globobulimina pseudospinescens* utilise en fait des nitrates pour sa respiration en piochant dans une réserve intracellulaire (Risgaard-Petersen *et al.*, 2006). Lorsque cette réserve est épuisée, *Globobulimina* pourrait migrer vers la surface pour la remplir à nouveau. On pense que les *Globobulimina* auraient un cycle de vie assez long (Ohga & Kitazato, 1997).

Plusieurs raisons peuvent entraîner les foraminifères à vivre dans des couches plus profondes du sédiment, telle que le fait d'éviter la prédation et l'ingestion passive par des meio/macrofaunes en surface du sédiment (Gooday, 1986), d'éviter la compétition pour la nourriture, et de répondre à des gradients physico-chimiques (Gooday, 1986 ; Corliss & Emerson, 1990). Les espèces vivant dans les couches profondes du sédiment pourraient bénéficier de phytodétritus altérés, introduits dans le sédiment par bioturbation (e.g. Jorissen *et al.*, 1995 ; Schmiedl *et al.*, 2000 ; Kitazato *et al.*, 2000), ou ils pourraient se nourrir de bactéries autour des fronts redox (Jorissen *et al.*, 1998). Goldstein & Corliss (1994) proposent que ces organismes puissent chercher des types de nourriture spécifique disponible dans les couches profondes de sédiment, et ainsi mettre en évidence une sélection de la nourriture. Kitazato *et al.* (1994) montrent néanmoins qu'en milieu expérimental, les *Globobulimina* réagissent très fortement à l'introduction de matière organique labile.

Les espèces de *Globobulimina* sont également très intéressantes de point de vue de leur composition isotopique. Elles calcifient probablement en profondeur dans le sédiment et leur test reflète ainsi le $\delta^{13}\text{C}$ de l'eau interstitielle (McCorkle *et al.*, 1990 ; 1997). Plus récemment, Fontanier *et al.* (2006) ont suggéré que le $\Delta\delta^{13}\text{C}$ entre *Globobulimina* et des espèces plus superficielles (e.g. *Uvigerina peregrina*) puisse être un proxy de paléoproduktivité. Par ailleurs, le $\delta^{18}\text{O}$ des *Globobulimina* est proche de celui de la calcite à l'équilibre (e.g. Grossman, 1984a, 1984b ; McCorkle *et al.*, 1990 ; 1997 ; Schmiedl *et al.*, 2004).

Morphologie

Globobulimina présente un très fort degré de polymorphisme, engendré entre autres par un cycle de reproduction assez complexe, avec alternance de cycles sexués et asexués. Lorsque le test est issu d'une reproduction asexuée, on a une forme mégalosphérique où la loge initiale (ou proloculus) est grande et la base fortement arrondie ; lorsque le test est issu d'une reproduction sexuée, on a une forme microsphérique, où la loge initiale est très réduite

(Loeblich & Tappan, 1964), donnant un aspect très pointu au test. Cette particularité rend l'identification des espèces très compliquée, et de nombreux auteurs regroupent tous les taxa sous la forme *Globobulimina* spp.

Pour procéder à l'analyse taxonomique de ce groupe, seize noms d'espèces fréquemment citées dans la littérature récente ont été retenus, et nous avons comparé les illustrations. Cependant, toutes ces espèces sont très voisines et difficilement différenciables, comme nous l'avons évoqué plus haut. Ce n'est qu'après de longues observations basées sur des caractères communs entre individus que deux groupes ont été séparés. D'une façon préliminaire nous les considérons comme deux espèces morphologiques, sans pouvoir affirmer qu'il s'agit effectivement de deux espèces biologiques différentes. Il existe nombre de morphotypes intermédiaires, présentant des caractéristiques des deux groupes, ainsi que certains individus juvéniles très petits, qui sont impossibles à placer dans une espèce ou dans l'autre.

La première espèce, *G. pyrula* (pl. 4, figs. 1a-h) possède les caractères morphologiques suivants :

- une forme ovale très enflée, en forme de goutte d'eau ou d'oignon
- les dernières loges recouvrent presque entièrement les précédentes (test involute)
- l'ouverture présente une plaque dentaire proéminente
- elle présente parfois des épines sur l'extrémité basale

Nous avons retenu le nom de *G. pyrula* (donné par d'Orbigny en 1846) pour ce morpho-groupe. Il regroupe les taxa *G. ovula*, *G. carribea*, *G. glabra*, *G. pacifica*, *G. pyrula*, *G. pyrula* var. *pseudospinescens*, et *G. turgida*.

La deuxième espèce, *G. affinis* (pl. 4, figs. 2a-g) possède les caractères morphologiques suivants :

- une forme ovale assez allongée, oblongue
- le test est évolue, plusieurs tours de loges sont visibles
- l'ouverture est plutôt rentrée, avec parfois une plaque dentaire
- il n'y a jamais d'épines

Par principe d'antériorité, nous avons choisi le nom de *G. affinis*, donné en premier par d'Orbigny en 1839. Cette espèce regroupe les taxa *G. affinis*, *G. auriculata*, *G. hoeglundi*, *G. ovata*, *G. pupoides* et *G. subaffinis*.

Trois des taxa trouvés dans la littérature, *G. pyrula* var. *spinescens*, *G. spinifera* et *G. barbata*, ont été attribués au genre *Praeoglobulimina* Hofker 1951 (petites épines à la base des loges, ouverture en fente étroite et courbée, qui s'étend de la base de la dernière loge, Loeblich & Tappan, 1988), et ne font donc partie d'aucun des deux groupes que nous avons déterminés.

Le tableau suivant réunit donc les 13 principaux noms d'espèces associés à *Globbulimina* dans la littérature récente, que nous avons donc regroupés en deux espèces.

Holotypes inclus dans <i>G. pyrula</i>	
<i>Bulimina pyrula</i> d'Orbigny, 1846	Test ovale, lisse, dernier tour recouvre 7/8 du test, ouverture en virgule
<i>Globbulimina pacifica</i> Cushman, 1927	Test subglobulaire, involute, large plaque dentaire au niveau de l'ouverture
<i>Bulimina turgida</i> Bailey, 1851	Test ovoïde, plusieurs petites dents à la base du test, test très enflé, ouverture avec une plaque dentaire proéminente
<i>Bulimina pyrula</i> var. <i>pseudospinescens</i> Emiliani, 1949	Test en forme d'oignon, lisse, avec quelques épines à sa partie basale
<i>Bulimina ovula</i> d'Orbigny, 1839	Test ovale, 3 à 4 tours, dernière loge recouvre les 4/5 du test, extrémité acuminée
<i>Globbulimina carribea</i> Cushman et Bermudez, 1945	Test très grand, légèrement pyriforme, premières loges visibles à la base, sutures distinctes, parfois quelques épines à la base, ouverture allongée
<i>Globbulimina glabra</i> Cushman et Parker, 1947	Test ovale, un peu enflé, sutures distinctes, un peu enfoncées
Holotypes inclus dans <i>G. affinis</i>	
<i>Bulimina affinis</i> d'Orbigny, 1839	Test oblongue, 4 tours visibles peu convexes
<i>Bulimina pupoides</i> d'Orbigny, 1846	Test ovale, lisse, dernier tour recouvre 7/8 du test, ouverture en virgule
<i>Bulimina subaffinis</i> Cushman, 1921	Test fusiforme, apical end sharply pointue, surface lisse, ouverture plaque dentaire
<i>Bulimina ovata</i> d'Orbigny, 1846	Test ovale, lisse, dernier tour recouvre 7/8 du test, ouverture en virgule
<i>Globbulimina hoeglundi</i> Uchio, 1960	Test ovale, lisse, dernier tour recouvre 7/8 du test, ouverture en virgule
<i>Bulimina auriculata</i> Bailey, 1851	Test en ellipse, lisse, sutures peu distinctes, ouverture en forme d'oreille

Tableau 4. Caractéristiques morphologiques des espèces de *Globbulimina* les plus fréquemment rencontrées dans la littérature récente.

Chacune de ces deux espèces présente deux morphotypes bien distincts : un morphotype mégalosphérique, et un morphotype microsphérique (cf. planche 4). La loge initiale (proloculus) du morphotype microsphérique est petite et pointue, alors qu'elle est large

chez le morphotype mégalosphérique. Certains individus de forme microsphérique sont parfois très difficiles à placer dans une espèce ou dans l'autre par simple observation à la loupe binoculaire. L'attribution se fait alors par comparaison avec d'autres individus retrouvés au même niveau.

Remarque : le nom d'espèce *ovula* est plus ancien que *pyrula*. Cependant, nous avons préféré retenir le nom de *pyrula* pour des raisons pragmatiques :

- il est plus usité dans la littérature ;
- il évite la confusion avec le nom 'ovata' qui fait partie de l'autre groupe.

Distribution

Remarque : comme nous ne différencions que deux espèces morphologiques, nous allons décrire leurs distributions ensemble, en les comparant directement.

Dans le Golfe de Gascogne, les *Globobulimina* sont présentes à toutes les stations (de 140 m à 2800 m) à l'exception de la FP1 et de la FP2 (2400 m et 4800 m respectivement).

On retrouve *G. pyrula* au niveau du plateau externe et en haut de pente (stations D et B, 140 et 550 m respectivement) alors que *G. affinis* est dominante tout le long de la pente (de 550 à 2800 m). Au large de Cap Blanc, les deux groupes sont retrouvés de 500 à 3000 m. *Globobulimina pyrula* est dominante à la station 1 (507 m) alors que *G. affinis* est plus largement représentée aux stations 7 et 8 (3000 et 2500 m). Aux autres stations, les deux taxa sont présents en proportions similaires.

Enfin au niveau de la marge du Portugal, on ne trouve que l'espèce *Globobulimina affinis* qui fait partie des faunes dominantes aux trois stations (de 980 à 3010 m).

Dans la littérature, les *Globobulimina* sont présentes dans des régions très variées, du plateau continental aux plaines abyssales (e.g. Corliss, 1985 ; Rathburn & Corliss, 1994). Elles sont souvent dominantes dans des zones très pauvres en oxygène tels que les Zones à Oxygène Minimum (=OMZ ; Douglas & Heitman, 1979 ; Ingle *et al.*, 1980 ; Bernhard, 1992 ; Jannink *et al.*, 1998 ; den Dulk *et al.*, 2000 ; Kurbjeweit *et al.*, 2000 ; Gooday *et al.*, 2000 ; Schumacher *et al.*, 2007). Elles sont en effet connues pour leur tolérance à l'hypoxie (Sen Gupta & Machain-Castillo, 1993 ; Bernhard & Sen Gupta, 1999). On la trouve également dans des canyons (Jorissen *et al.*, 1992 ; Schmiedl *et al.*, 2000 ; Fontanier *et al.*, 2005) et dans des zones où l'eau de fond est bien oxygénée comme l'Atlantique Nord-Ouest (McCorkle *et al.*, 1990 ; Corliss, 1991 ; Jorissen *et al.*, 1998 ; Gooday *et al.*, 2001), en mer de Chine (Rathburn & Corliss, 1994) et en mer Méditerranée (de Stigter *et al.*, 1998, de Rijk *et al.*, 2000 ;

Schmiedl *et al.*, 2000). *Globobulimina* est plutôt présente dans les zones de haute productivité (Altenbach, 1985 ; Fariduddin & Loubere, 1997).

À cause de la confusion dans la taxonomie de ce genre dans la littérature, il est difficile de mettre en évidence une différence de distribution entre nos deux taxa. McCorkle *et al.* (1997) trouvent uniquement *G. affinis* dans les eaux bien oxygénées de Caroline du Nord et uniquement *G. pacifica* (= *G. pyrula*) dans les eaux sous oxygénées de Californie. Schmiedl *et al.* (2000) trouvent *G. affinis* et *G. pseudospinescens* (= *G. pyrula*) au niveau d'un canyon du Golfe du Lion (Méditerranée, 920 m de profondeur) mais seule *G. affinis* est présente à la station adjacente en milieu ouvert (800 m) où le flux de matière organique est plus élevé (respectivement 12,8 et 19,7 gC. m⁻². yr⁻¹) mais l'oxygénation est identique (4,5 mL. L⁻¹).

D'après les données de cette étude et celles de la littérature, il semble donc que les *Globobulimina* soient très tolérantes à des conditions de faible oxygénation de l'eau de fond, mais qu'on puisse également les trouver dans des environnements bien oxygénés. Elles semblent également associées à des flux de matière organique élevés.

Microhabitat

Le genre *Globobulimina* a systématiquement un microhabitat endopélique profond. Dans le Golfe de Gascogne, son ALD varie entre 2,2 cm à la D (140 m) et 6,1 cm à la H (2000 m). Au large du Portugal, *Globobulimina* est présent de 1,5 à 6 cm à la station FP8 (980 m), de 3,5 à 9 cm à la station FP10 (1860 m) et de 0,5 à 8 cm à la station FP9 (3010 m). Dans notre matériel de Cap Blanc, nous avons observé un microhabitat légèrement plus profond pour *G. pyrula* que pour *G. affinis* (respectivement 4,57 cm et 3,01 cm). Malheureusement beaucoup de spécimens ont été mesurés isotopiquement avant que l'analyse taxonomique n'ait été faite, et le nombre d'individus utilisés pour le calcul d'ALD ne correspond pas à la totalité des faunes. Le microhabitat des *Globobulimina* est souvent lié à la pénétration de l'oxygène dans le sédiment, également relié à la concentration en oxygène de l'eau de fond.

Dans la littérature, *Globobulimina* est considérée comme endobionte profonde à cause de sa morphologie allongée (Corliss, 1985 ; Loubere, 1994). Elle est trouvée en général dans le sédiment anoxique, sous la limite de pénétration de l'oxygène dans le sédiment (Rathburn & Corliss, 1994 ; Fontanier *et al.*, 2002). Son microhabitat pourrait varier en fonction de la profondeur d'oxygène zéro (Ohga & Kitazato, 1997). Celui-ci est effectivement moins profond au niveau du plateau continental et en haut de pente (Corliss & Emerson, 1990 ; Corliss, 1991 ; Bernhard, 1992), où l'oxygène est plus rapidement dégradé en raison d'un

apport de matière organique plus important, et pénètre donc moins profondément dans le sédiment. *Globobulimina* pourrait se nourrir de matière organique réfractaire (Schmiedl *et al.*, 2000) ou de bactéries (Goldstein & Corliss, 1994 ; Jorissen *et al.*, 1998).

Schmiedl *et al.* (2000, 2004) ont par ailleurs observé un ALD moins profond pour *G. affinis* que pour *G. pseudospinescens* (= *G. pyrula*, respectivement 2,26 cm et 4,61 cm en février, et 3,27 cm et 6,47 cm en août). Mackensen & Douglas (1989) ont trouvé *G. pacifica* (= *G. pyrula*) plus profondément que *G. hoeglundi* (= *G. affinis*), et Jannink *et al.* (1998) ont trouvé *G. affinis* exclusivement dans le premier cm alors que *G. pacifica* (= *G. pyrula*) est retrouvé jusqu'à 7 cm. Il semblerait donc que *G. pyrula* puisse s'adapter à des microhabitats plus profonds que *G. affinis*. Cependant, aucune photo n'a été fournie dans ces études et nous ne pouvons savoir avec certitude si leurs deux groupes correspondent aux nôtres.

Les *Globobulimina* sont donc des espèces endobiontes profondes, pouvant remplacer en conditions de faible oxygénation de l'eau de fond des espèces de surface moins résistantes.

Composition isotopique

Il n'a été observé aucune différence significative dans la composition isotopique des deux groupes de *Globobulimina* mesurés dans nos faunes. Les deux groupes présentent des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ très légères (les plus légères de tous les taxons mesurés) et des valeurs en $\delta^{18}\text{O}$ très lourdes (voir chapitres 5 et 6). Schmiedl *et al.* (2004) ont fait également des mesures isotopiques sur les deux espèces (*G. affinis* et *G. pseudospinescens* = *G. pyrula*) au niveau d'un canyon du golfe du Lion (en Méditerranée occidentale) et leurs compositions moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ (respectivement $-1,19\text{ ‰}$ et $-1,29\text{ ‰}$) et en $\delta^{18}\text{O}$ (respectivement $+2,17\text{ ‰}$ et $+2,18\text{ ‰}$) sont tout à fait similaires.

Par ailleurs, certaines études ont montré que la composition isotopique d'individus d'une même espèce ne varie pas au sein du sédiment quelque soit le niveau dans lequel il a été trouvé (Rathburn *et al.*, 1996; McCorkle *et al.*, 1997; Mackensen & Licari, 2004; Fontanier *et al.*, 2006). Malgré la potentielle différence de microhabitat entre les deux taxa, nous ne savons pas avec certitude s'il existe deux espèces biologiques de *Globobulimina*, et nous pensons donc qu'il est possible de les mesurer ensemble sans influencer le signal isotopique.

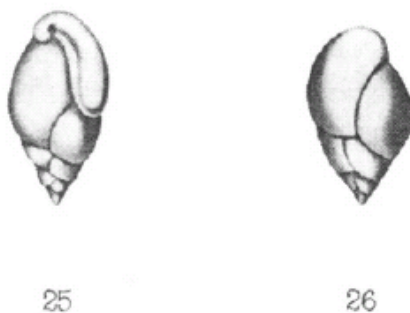
Conclusion sur le genre *Globobulimina*

Les deux espèces de *Globobulimina*, *G. affinis* et *G. pyrula*, montrent une adaptation quasiment identique à des environnements peu fréquentés par d'autres espèces. Elles ont toutes les deux un microhabitat endopélique profond, dans une zone très peu ou pas oxygénée,

et pauvre en matière organique labile facilement assimilable. Elles présentent également des compositions isotopiques identiques. Ceci laisse supposer que *Globobulimina* pourrait être un genre monospécifique à fort degré de polymorphisme. L'existence de différents intermédiaires morphologiques en est le témoin le plus tangible. Cependant, leurs distributions dans nos faunes sont différentes l'une de l'autre et nous faisons la distinction entre *G. pyrula* et *G. affinis*. Schweizer (2006) montre par ailleurs par comparaison de séquences d'ARN que *G. pyrula*, *G. pseudospinecens* et *G. turgida* seraient une seule et même espèce, confirmant ainsi notre regroupement de ces taxa dans l'espèce *G. pyrula*. De futures analyses génétiques sur tous les morphotypes sont évidemment nécessaires pour confirmer ou infirmer l'existence de deux espèces biologiques différentes entre *G. pyrula* et *G. affinis*.

Insistons sur le fait que les photos au MEB limitent l'observation de certains caractères morphologiques ; une fine couche de carbone doit couvrir le test pour les photos et cela « lisse » le test ; de ce fait, la profondeur des sutures n'est pas forcément nette au MEB. L'observation à la loupe binoculaire est bien meilleure pour l'identification, même si certains intermédiaires peuvent parfois être attribués arbitrairement à un groupe ou à l'autre.

Synonymies



***Globobulimina affinis* (d'Orbigny), 1839**

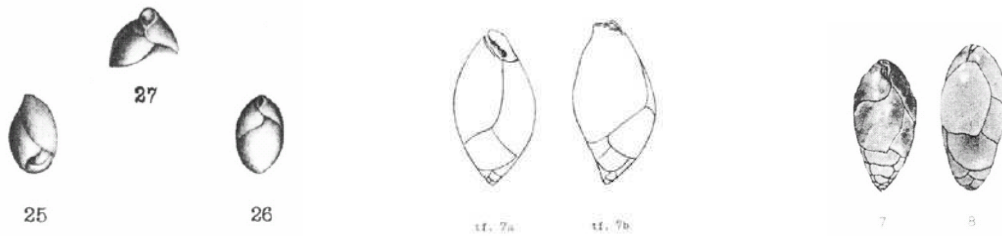
- 1839a *Bulimina affinis* d'Orbigny : p.105, pl. 2, figs. 25-26.
- 1846 *Bulimina ovata* d'Orbigny , p. 185, pl. XI, figs. 13-14.
- 1846 *Bulimina pupoides* d'Orbigny , p. 185, pl. XI, figs. 11-12.
- 1851 *Bulimina auriculata* Bailey : p. 12, pl., figs. 25-27.
- 1921 *Bulimina subaffinis* Cushman : p. 166, tf. 7a-b.
- 1953 *Globobulimina affinis* (d'Orbigny) ; Phleger *et al.*, pl. 6, fig. 32.
- 1958 *Globobulimina affinis* (d'Orbigny) ; Parker, p. 262, pl. 2, figs. 24-25.
- 1960 *Globobulimina hoeglundi* Uchio, p. 64, pl. 6, figs. 7-8.
- 1980 *Globobulimina affinis* (d'Orbigny) ; Ingle *et al.*, p. 136, pl. 7, fig. 4.
- 1980 *Globobulimina pupoides* (d'Orbigny) ; Ingle *et al.*, p. 136, pl. 4, figs. 10-11.
- 1982 *Praeglobobulimina ovata* (d'Orbigny) ; Agip, pl. 27, fig. 9.

- 1981 *Bulimina affinis* d'Orbigny ; Resig, pl. 1, fig. 10.
 1985 *Globobulimina affinis* (d'Orbigny) ; Corliss, p. 436., pl. 1, fig. 8.
 1991 *Globobulimina affinis* (d'Orbigny) ; Corliss, pl. II, fig. 15.
 1991 *Globobulimina affinis* (d'Orbigny) ; Verhallen, pl. 27, figs. 2-3.
 1993 *Globobulimina affinis* (d'Orbigny) ; Sgarella & Montcharmont Zei ; p. 212 ; pl. 15, figs. 8-9.
 1998 *Globobulimina pupoides* (d'Orbigny) ; Hess, pl. 10, fig. 12.

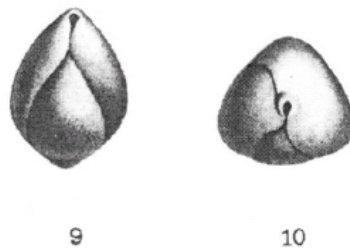


Bulimina ovata d'Orbigny, 1846

Bulimina pupoides d'Orbigny, 1846



Bulimina auriculata Bailey, 1851 *Bulimina subaffinis* Cushman, 1921 *Globobulimina hoeglundi* Uchio, 1960



Globobulimina pyrula (d'Orbigny), 1846

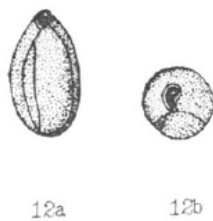
- 1839b *Bulimina ovula* d'Orbigny : p. 51, pl. 1, figs. 10-11.
 1846 *Bulimina pyrula* d'Orbigny, p. 185, tab. XI, figs. 9-10.
 1851 *Bulimina turgida* Bailey : p. 12., pl. 1, figs. 28-31.
 1927 *Globobulimina pacifica* Cushman, p.67, pl. 14, figs. 12a-b.
 1945 *Globobulimina carribea* Cushman & Bermudez ; p.73, pl. 1, figs. 1-3.
 1947 *Globobulimina glabra* Cushman & Parker : p. 134, pl. 29, figs. 35-36.
 1949 *Bulimina pyrula* d'Orbigny var. *pseudospinescens* Emiliani, p. 9, pl. 2, figs. 24-25.
 1953 *Globobulimina* cf. *turgida* (Bailey) ; Phleger *et al.*, p. 34, pl. 6, figs. 33-34.
 1958 *Globobulimina pseudospinescens* (Emiliani) ; Parker, p. 262, pl. 2, figs. 26-27.

- 1980 *Globobulimina pacifica* Cushman ; Ingle *et al.*, p. 136, pl. 2, figs. 7-8.
 1980 *Globobulimina ovula* (d'Orbigny) ; Ingle *et al.*, p. 136, pl. 2, figs. 5-6.
 1982 *Globobulimina ovula* (d'Orbigny) ; Agip, pl. 27, fig. 10.
 1982 *Globobulimina pyrula* (d'Orbigny) ; Agip, pl. 28, fig. 3.
 1982 *Globobulimina* sp. ; Miller & Lohmann, pl. 1, fig. 8.
 1991 *Globobulimina affinis* var. *pseudospinescens* (Emiliani) ; Verhallen, pl. 27, fig. 1.
 1993 *Globobulimina pseudospinescens* (Emiliani), Sgarella & Montcharmont Zei ; p. 212 ;
 pl. 15, fig. 12.
 1994 *Globobulimina pacifica* Cushman ; Goldstein & Corliss, fig. 1B.
 1998 *Globobulimina* spp. ; den Dulk *et al.*, pars, pl. II, fig. 11.
 2001 *Globobulimina* sp.; Bernhard *et al.*, fig. H.
 2005 *Globobulimina affinis* (d'Orbigny) ; Licari & Mackensen, pl. 2, fig. 6.



Bulimina ovula d'Orbigny, 1839

Bulimina turgida Bailey, 1851



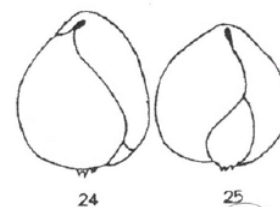
Globobulimina pacifica Cushman, 1927



Globobulimina carribea Cushman & Bermudez, 1945



Globobulimina glabra Cushman & Parker, 1947



Bulimina pyrula d'Orbigny var. *pseudospinescens*
 Emiliani, 1949

PLANCHE 1

CIBICIDES/CIBICIDOIDES

1. *Cibicidoides pachyderma*

- a. face ombilicale (ventrale), station B, Golfe de Gascogne (550 m)
- b. face aperturale (tranche), station B, Golfe de Gascogne (550 m)
- c. face dorsale (spirale), station B, Golfe de Gascogne (550 m)

2. *Cibicidoides kullenbergi*

- a. face ombilicale (ventrale), station 7S, Cap Blanc (3000 m)
- b. face aperturale (tranche), station 7S, Cap Blanc (3000 m)
- c. face dorsale (spirale), station 7S, Cap Blanc (3000 m)

3. *Cibicides ungerianus*

- a. face ombilicale (ventrale), station FPB, Golfe de Gascogne (550 m)
- b. face aperturale (tranche), station FPB, Golfe de Gascogne (550 m)
- c. face dorsale (spirale), station FPB, Golfe de Gascogne (550 m)

4. *Cibicides wuellerstorfi*

- a. face ombilicale (ventrale), station 9S, Cap Blanc (2000 m)
- b. face aperturale (tranche), station 9S, Cap Blanc (2000 m)
- c. face dorsale (spirale), station 9S, Cap Blanc (2000 m)

5. *Cibicidoides robertsonianus*

- a. face ombilicale (ventrale), station FP11, Golfe de Gascogne (1600 m)
- b. face aperturale (tranche), station FP11, Golfe de Gascogne (1600 m)
- c. face dorsale (spirale), station FP11, Golfe de Gascogne (1600 m)

L'échelle représente 100 µm.

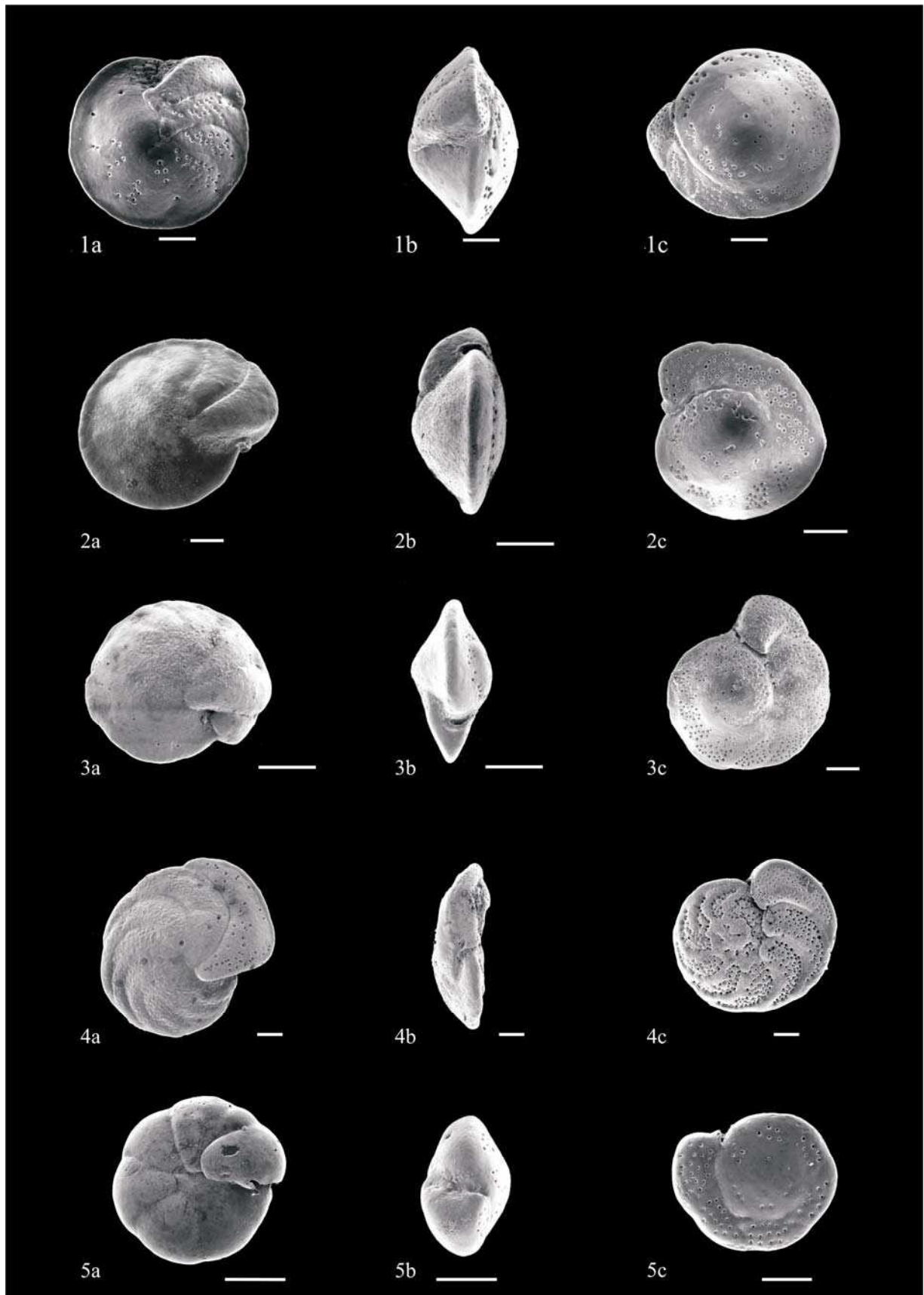


PLANCHE 2

UVIGERINA

1. *Uvigerina peregrina*

- a. Marge du Portugal, station FP10 (1860 m)
- b. Cap blanc, station 7S (3000 m)
- c. Cap Blanc, station 9S (2000 m)
- d. Bay of Biscay, station FP11 (1600 m)
- e. Marge du Portugal, station FP8 (980 m)
- f. Ouverture et épines, Cap Blanc, station 9S (2000 m)

2. *Uvigerina mediterranea*

- a. Petit specimen, Marge du Portugal, station FP8 (980 m)
- b. Gros specimen, Marge du Portugal, station FP8 (980 m)
- c. Forme microsphérique, Cap Blanc, station 11S (1200 m)
- d. Ouverture, Cap Blanc, station 11S (1200 m)

3. *Uvigerina hispida*

- a. Cap Blanc, station 7S (3000 m)
- b. Marge du Portugal, station FP8 (980 m)

4. *Uvigerina elongatastriata*, Marge du Portugal, station FP8 (980 m)

5. *Rectuvigerina* sp., Cap Blanc, station 1S (500 m)

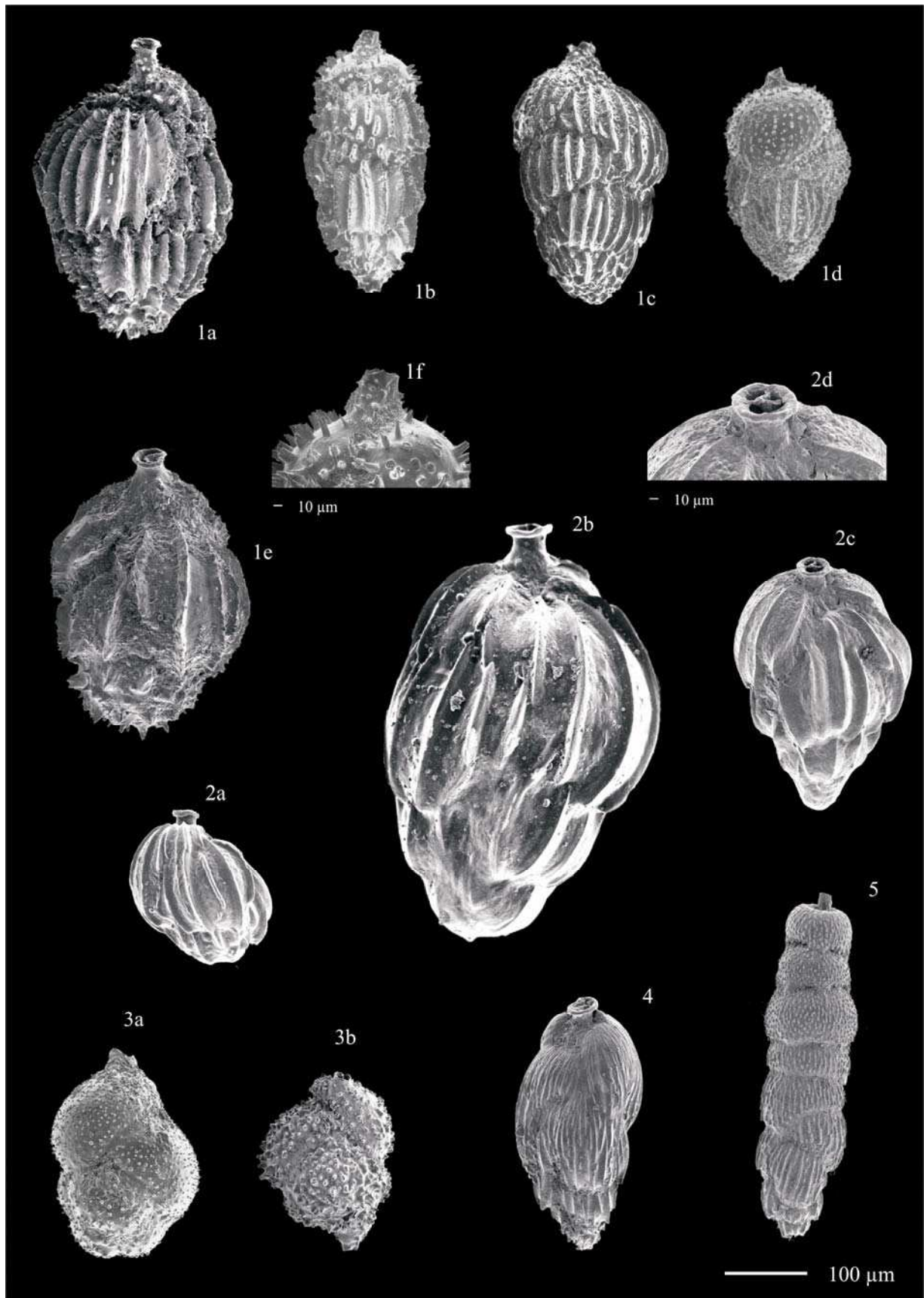


PLANCHE 3

MELONIS

1. *Melonis pompilioides*

- a. Vue périphérique (Cap Blanc, station 7S, 3000 m)
- b. Vue latérale (Cap Blanc, station 7S, 3000 m)

2. *Melonis zaandamae*

- a. Vue périphérique (Golfe de Gascogne, station FP2, 4800 m)
- b. Vue latérale (Golfe de Gascogne, station FP2, 4800 m)

3. *Melonis barleeanus*

- a. Vue périphérique (Marge du Portugal, station FP8, 980 m)
- b. Vue latérale (Marge du Portugal, station FP8, 980 m)
- c. Vue latérale, test 'déformé' (Cap Blanc, station 8S, 2500 m)
- d. Vue latérale (Cap Blanc, station FP8, 980 m)

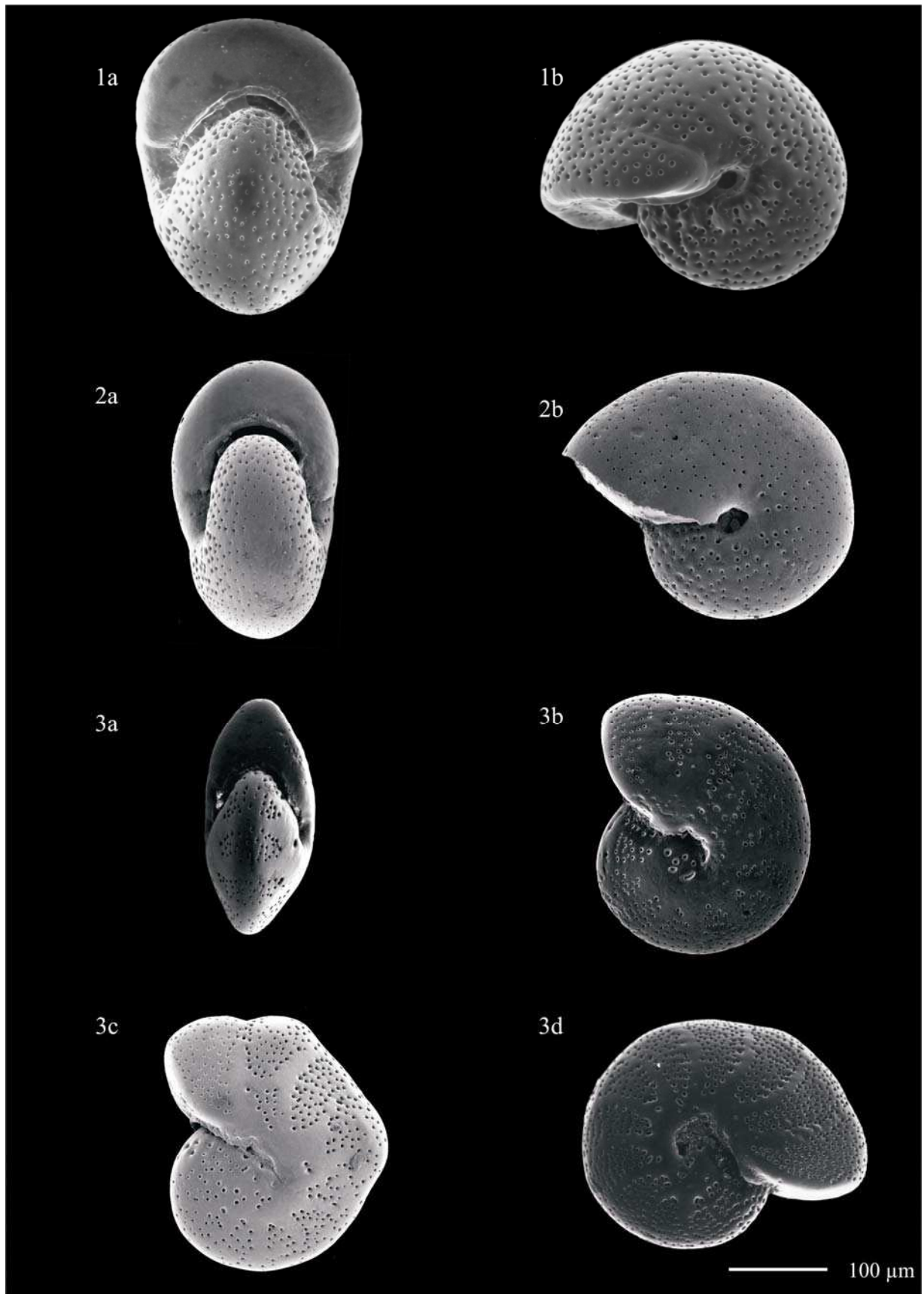


PLANCHE 4

GLOBOBULIMINA

1. *Globobulimina pyrula*

- a. Cap Blanc, station 11S (1200 m)
- b. Golfe de Gascogne, station D (140 m)
- c. Cap Blanc, station 8S (2500 m)
- d. Cap Blanc, station 8S (2500 m)
- e. Cap Blanc, station 8S (2500 m)
- f. Morphotype avec épines, Golfe de Gascogne, station B (550 m)
- g. Morphotype avec épines, Cap Blanc, station 7S (3000 m)
- h. Ouverture, Golfe de Gascogne, station B (550 m)

2. *Globobulimina affinis*

- a. Marge du Portugal, station FP8 (980 m)
- b. Golfe de Gascogne, station FP11 (1600 m)
- c. Cap Blanc, station 11S (1200 m)
- d. Marge du Portugal, station FP10 (1860 m)
- e. Marge du Portugal, station FP9 (3100 m)
- f. Détail, Cap Blanc, station 11S (1200 m)
- g. Ouverture, Cap Blanc, station 11S (1200 m)

3. *Globobulimina* spp. : morphotypes intermédiaires

L'échelle représente 100 µm.



CHAPITRE 2

FORAMINIFERES BENTHIQUES DU GOLFE DE GASCOGNE: NOUVEAUX RESULTATS

C. Griveaud¹, F. Jorissen¹, C. Fontanier¹, P. Anschutz²

1 Laboratoire d'Étude des Bio-indicateurs Actuels et Fossiles (BIAF), UFR Sciences, Université d'Angers, 2 bd Lavoisier, 49045 Angers Cedex, France

2 Département de Géologie et Océanographie, UMR 5805 EPOC – OASU, Site de Talence, Université Bordeaux 1, Avenue des Facultés, 33405 TALENCE CEDEX, France

CHAPITRE 2

FORAMINIFERES BENTHIQUES DU GOLFE DE GASCOGNE: NOUVEAUX RESULTATS

1. INTRODUCTION

L'étude de la composition des faunes de foraminifères benthiques donne de précieuses indications sur les conditions écologiques de leur milieu. En effet, les foraminifères ont un cycle de vie relativement court (de 3 mois à 2 ans, Murray, 1991 ; Debenay *et al.*, 1996) qui leur permet une rapide adaptation aux conditions physico-chimiques de leur environnement. Ils peuvent ainsi répondre rapidement à des influx de matière organique (e.g. Gooday, 1988 ; Silva *et al.*, 1996 ; Kitazato *et al.*, 2000) en augmentant leur densité (e.g. Gooday & Lambstead, 1993 ; Fontanier *et al.*, 2003), en changeant la composition de leurs faunes, et même en modifiant leur microhabitat (Linke & Lutze, 1993; Jorissen *et al.*, 1995; Ohga & Kitazato, 1997). Les foraminifères sont employés à ce titre pour reconstruire les paléo-flux de matière organique (e.g. Altenbach & Sarthein, 1989).

Pendant longtemps on a associé certaines espèces à des gammes bathymétriques spécifiques (e.g. Phleger, 1951 ; Parker, 1958 ; Pflum & Frerichs, 1976 ; Lutze, 1980) mais il semble acquis aujourd'hui que ces relations ne sont pas très robustes (e.g. Murray, 1991 ; Jorissen *et al.*, 2007) et que les foraminifères sont plutôt associés à des conditions trophiques (et donc des gradients de matière organique). Ces deux paramètres sont de toute façon étroitement liés. En effet en milieu profond le flux de matière organique qui arrive sur le plancher océanique provient préférentiellement de la production primaire de surface. Or, durant la chute des particules le long de la colonne d'eau, une grande partie de cette matière organique est dégradée. Plus le chemin est long (i.e. plus la profondeur d'eau est importante) moins la quantité de matière organique qui atteint le sédiment pour nourrir les faunes benthiques sera importante, et moins la proportion de matière organique labile par rapport à la réfractaire sera importante (Berger & Wefer, 1990 ; Herguera 1992). Le flux de matière organique métabolisable est donc inversement proportionnel à la profondeur d'eau.

Dans plusieurs études, Fontanier *et al.* (2002, 2003, 2006b) ont décrit la composition, les densités et les microhabitats de faunes de foraminifères dans le Golfe de Gascogne sur un transect de 5 stations situées à 140 m, 550 m, 1000 m, 1200 m et 2000 m de profondeur. Ils

ont relié leurs observations à des estimations de flux de matière organique arrivant sur le plancher océanique (J_z) et l'oxygénation des eaux de fond, qui sont généralement considérés comme les deux principaux paramètres gouvernant la répartition des taxa en milieu benthique profond (e.g. Altenbach & Sarthein, 1989 ; Loubere, 1991, 1994 ; Jorissen *et al.*, 1995; Fariduddin & Loubere, 1997 ; Jorissen *et al.*, 2007).

Le Golfe de Gascogne est un bassin semi-fermé situé à l'est de l'Océan Atlantique Nord, bordé par le plateau d'Irlande au nord, les plateaux armoricain et aquitain à l'est, et le plateau ibérique au sud (Fig. 1). Cette zone est soumise à un régime de production méso-oligotrophique avec deux périodes de blooms annuelles (fin hiver-début printemps, et automne). La première période de bloom, avec deux phases (en février-mars et en avril-juin), est associée à une diminution de la profondeur de la couche mélangée hivernale et une thermocline plus marquée. De plus, des nutriments injectés à la zone photique par un phénomène de vagues internes lors des marées de morte-eau permet un bloom phytoplanctonique au niveau de la rupture de pente dans la partie nord du bassin (Pingree *et al.*, 1986). La deuxième période de bloom (autommnale), beaucoup moins marquée, est plutôt hypothétique, sa présence a pu être mise en évidence par des densités importantes de foraminifères benthiques à cette période (Fontanier *et al.*, 2003). Malgré ces variations saisonnières en productivité de surface, l'oxygénation de l'eau de fond ne varie pas significativement au cours de l'année (Anschutz *et al.*, 1999 ; Hyacinthe *et al.*, 2001) et ne semble pas être influencée par les apports intermittents de matière organique. Dans ce contexte, le flux de matière organique semble donc être le principal facteur influençant la répartition des foraminifères, l'oxygénation ne jouant qu'un rôle mineur.

Fontanier *et al.* (2002) ont montré le long du transect :

- Une diminution des densités des populations de foraminifères benthiques avec la profondeur (et donc avec un gradient décroissant de flux de matière organique) ;
- Une succession d'espèces, certaines ayant une répartition bathymétrique très restreinte, d'autres étant beaucoup plus tolérantes et s'adaptant à des conditions trophiques plus larges ;
- Certaines espèces peuvent s'adapter à des conditions dysoxiques voire anoxiques dans le sédiment. Le microhabitat des espèces évolue d'une station à l'autre.

La partie supérieure du transect (le plateau et le haut de pente) a été décrite en détail. Sur la pente, deux zones nous semblaient manquer de données : la mi-pente (entre 1200 et 2000 m) et le bas de pente (au delà de 2000 m). Nous proposons donc de déterminer de façon plus précise l'influence des paramètres environnementaux (flux de matière organique,

oxygénation) sur la densité, la composition spécifique des faunes de foraminifères et sur leur répartition verticale au niveau de la pente dans le Golfe de Gascogne, en ajoutant au transect initial décrit par Fontanier *et al.* (2002) trois stations situées à 1600, 2400 et 4800 m de profondeur. Cette étude complémentaire des faunes vivantes nous permettra de parachever la description de la partie la plus profonde et donc la plus oligotrophique du transect, de préciser l'évolution des faunes à mi-pente entre 1000 et 2000 m, et ainsi de dégager plus précisément les préférences écologiques des espèces majeures du Golfe de Gascogne.

De plus, nous avons étudié les faunes mortes de l'ensemble de la radiale. En effet, la comparaison de la faune morte avec la faune vivante peut apporter des éclaircissements sur la dynamique des populations de foraminifères (Jorissen & Wittling, 1999). Ces auteurs ont étudié les faunes mortes de foraminifères sur un transect bathymétrique de 1200 à 3000 m au large de Cap Blanc (Afrique Nord-ouest) et les ont comparées avec les faunes vivantes ; ils ont supposé que les endofaunes profondes utilisent de la matière organique moins labile, et sont capables de maintenir leur densité stable au cours du temps, alors que les épifaunes/endofaunes superficielles présentent des densités plus irrégulières, avec leur maxima correspondant à des apports maximaux de matière organique labile. Ils suggèrent que les espèces qui sont plus riches dans la faune morte que dans la faune vivante puissent vivre selon une stratégie de type opportuniste et connaître des périodes de reproduction épisodiques qui sont rarement représentées dans les échantillonnages. Outre les informations concernant des stratégies écologiques pour certaines espèces fournies par la comparaison entre faune vivante et faune morte, les processus taphonomiques qui interviennent après la mort des foraminifères doivent être pris en compte pour de meilleures calibrations et pour obtenir des études paléoenvironnementales de qualité. Ce chapitre a donc pour buts de :

(1) Décrire les assemblages de faunes de foraminifères vivants (colorés au Rose Bengal) dans trois nouvelles stations du Golfe de Gascogne (1600 m, 2400 m et 4800 m de profondeur)

(2) Décrire les assemblages de faunes mortes dans les stations de pente ouverte (de 1000 m à 4800 m);

(3) Déterminer les rapports entre les faunes vivantes et les faunes mortes et comprendre les facteurs écologiques et taphonomiques qui en sont responsables ;

(4) Examiner les relations entre le flux de matière organique estimé et les densités, la composition, et la répartition verticale des foraminifères dans le sédiment, et ainsi dégager des préférences de distribution spatiale pour les espèces dominantes avec des valeurs limites de flux organique.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Hydrologie de la zone d'étude

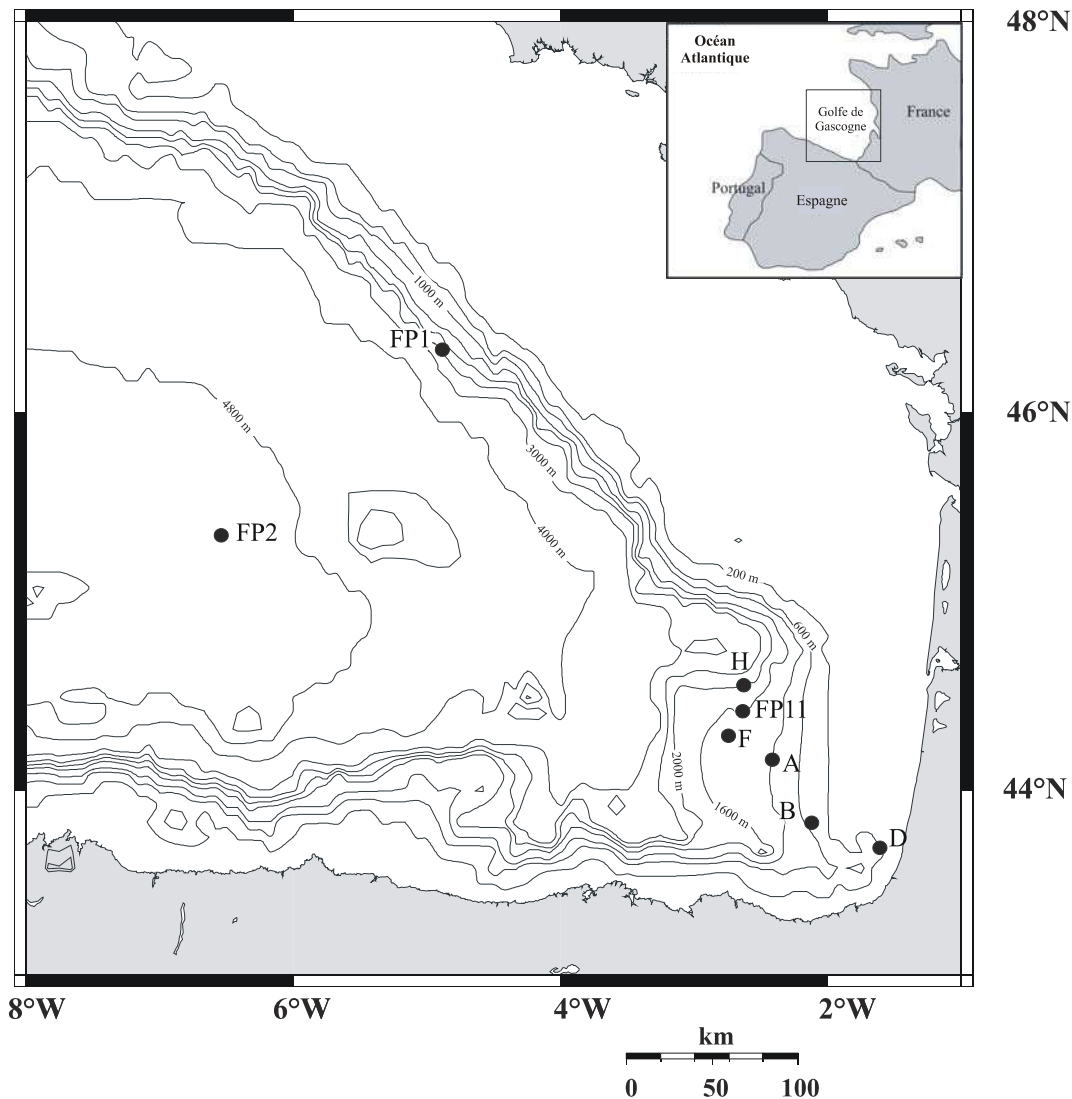


Figure 1. Localisation des stations étudiées ici (Carte créée avec OMC à partir de www.aquarius.geomar.de).

Les masses d'eau du Golfe de Gascogne proviennent de la dérive Nord Atlantique. Les eaux de surface arrivent du nord, le long du plateau irlandais, et repartent au niveau du Cap Finisterre. Elles subissent les variations saisonnières de la thermocline et de la couche mélangée (Tréguer *et al.*, 1979). Sous cette couche (~ 150 m) se trouvent l'eau Centrale Nord-Atlantique (NACW) jusqu'à 800 m (Ogawa & Tausin, 1973), puis une veine d'eau méditerranéenne (MOW) jusqu'à 1200 m. Cette veine d'eau est beaucoup plus salée (35,80-35,85) et un peu moins oxygénée (3,8 ml.L⁻¹) que les eaux environnantes (Le Floch, 1968). La couche la plus profonde de la colonne d'eau est baignée par la NADW (North Atlantic Deep Water), formée des eaux intermédiaires Atlantiques et de l'eau polaire Atlantique.

2.2. Échantillonnage

Les stations FP1 et FP2 ont été échantillonnées lors de la campagne FORAMPROX 1 sur l'Atalante (IFREMER) en août 2003 ; la station FP11 lors de FORPROX2 sur le navire océanographique « Côtes de la Manche » (INSU) en mai 2004. Les stations D, B et A ont été échantillonnées lors de missions OXYBENT à plusieurs reprises entre 1997 et 1998, la station F a été échantillonnée en janvier 1998 et la H en octobre 1998.

Un carottier multitubes classique Barnett (Barnett *et al.*, 1984) a été utilisé lors de toutes les missions, avec des tubes d'un diamètre interne de 6,3 cm (surface d'une carotte : ~31 cm²) sur FORAMPROX 1, et de 9,5 cm (surface d'une carotte : ~72 cm²) sur OXYBENT et FORPROX2. Ce mode d'échantillonnage permet de conserver le sédiment et l'interface eau-sédiment très peu perturbés, et d'avoir directement l'eau de fond (eau surnagente dans le tube).

Station	Prof. (m)	Latitude	Longitude	PP (gC/m2/yr)	Jz total (gC/m2/yr)	Jz labile (gC/m2/yr)	Jz refr. (gC/m2/yr)	[O2] mL/L	[O2] µmol/L	Prof. O ₂ =0 (cm)
D	140	43°42'N	1°34'W	150	31,4	26,2	5,2	5,0	225	0,8
B	550	43°50'N	2°23'W	150	9,3	6,7	2,6	4,7	210	1,7
A	1000	44°09'N	2°20'W	150	5,6	3,7	1,9	4,4	195	1,8
F	1200	44°17'N	2°45'W	150	4,8	3,1	1,8	4,7	0	6,4
FP11	1600	44°27'N	2° 39'W	150	3,8	2,3	1,5	5,6	250	4,5
H	2000	44°32'N	2°37'W	150	3,2	1,8	1,4	5,9	263	6,3
FP1	2430	46°20'N	5°00'W	100	1,8	0,8	1,0	6,0	268	?
FP2	4825	45°30'N	6°30'W	100	1,1	0,4	0,7	6,0	268	8

Tableau 1 : Caractéristiques des stations du Golfe de Gascogne. Les stations en gras (FP11, FP1 et FP2) correspondent aux trois nouvelles stations (cette étude). Prof. = Profondeur ; refr. = réfractaire

La station FP11 est située dans le plateau des Landes (Fig 1.). Elle baigne dans la partie supérieure de la NADW, formée des eaux intermédiaires atlantiques, sous les eaux centrales. Les stations FP1 et FP2 sont les plus profondes. Elles se trouvent sur la plaine abyssale et baignent dans la NADW constituée essentiellement d'eaux profondes arctiques. Le sédiment est majoritairement argileux.

2.3. Géochimie

L'eau de fond (l'eau surnagente des carottes) a été collectée à la station FP11 le plus rapidement possible pour mesurer l'oxygène dissout en utilisant la méthode de titrage de Winckler (Strickland & Parsons, 1972). Puis la concentration en oxygène des eaux interstitielles a été mesurée à l'aide d'une mini-électrode de type cathodique (Revsbeck, 1983 ; Helder & Bakker, 1985 ; Revsbeck & Jørgensen, 1986). Pour les stations FP1 et FP2, la concentration en oxygène a été estimée grâce à des données GEOSECS.

Les nitrates-nitrites ont été mesurés dans le sédiment dans les trois stations par flow injection analysis (FIA) selon Anderson (1979).

2.4. Flux organique et production primaire

Au niveau de la pente ouverte, l'advection latérale de particules côtières est minimale, les apports latéraux par advection affectant surtout les canyons. Le flux de matière organique arrivant au plancher océanique est donc supposé être directement relié à la production primaire de surface (flux vertical). Pour cette raison on a estimé le flux de matière organique J_z atteignant le plancher océanique à différentes profondeurs grâce à la formule proposée par Berger & Wefer (1990) et améliorée par Herguera (1992) :

$$J_z = (2\sqrt{PP}(PP/z)) + ((5/\sqrt{PP})(PP/\sqrt{z})),$$

Où PP est la production primaire en g C/m²/an, z la profondeur en m, J_z le flux organique à la profondeur z en g C/m²/an.

Les deux termes de cette formule correspondent à deux types de matière organique, l'une labile, c'est à dire facilement et donc rapidement métabolisable (1^{er} terme) et l'autre plus réfractaire (2^{ème} terme), dégradée beaucoup plus lentement le long de la colonne d'eau.

La production primaire de surface a été dérivée de la carte de productivité mondiale globale fournie par Antoine *et al.* (1996) avec une valeur moyenne de 150 gC. m². an⁻¹ pour les stations D à H (2000 m). Laborde *et al.* (1999) ont confirmé cette valeur en estimant la production totale entre 145 et 170 gC. m². an⁻¹ dans le Golfe de Gascogne. La valeur de 100 gC. m². an⁻¹ a été retenue pour les stations les plus à l'ouest (FP1 et FP2, respectivement 2400 et 4800 m).

2.5. Foraminifères

Le mode d'échantillonnage des faunes vivantes a été le même pour chaque mission. Dès que le carottier est remonté sur le pont, les carottes sont découpées en tranches d'1/2 cm jusqu'à 4 cm, puis tous les cm jusqu'à 10 cm. La tranche de sédiment est alors transférée dans des pots de 25 cL ou 50 cL, dans lesquels est versée une solution de Rose Bengal (éthanol à 95 % + poudre de Rose Bengal en concentration 1,2 g. L⁻¹). Les pots sont secoués pendant quelques minutes pour bien homogénéiser le mélange sédiment/Rose Bengal et ainsi optimiser la fixation du colorant par les foraminifères vivants. Ils sont ensuite conservés à l'abri de la lumière et de la chaleur pendant plusieurs jours. Au laboratoire les échantillons sont tamisés et séparés en deux fractions (>150 µm, 63-150 µm), puis sont conservés dans de l'éthanol à

95 %. Ici seule la fraction >150 µm a été étudiée, la fraction fine 63-150 µm étant conservée pour de prochaines études.

Les foraminifères sont ensuite piqués à la loupe binoculaire dans une solution eau-éthanol à 50 %-50 %, sur tous les niveaux (jusqu'à 10 cm). Seuls les individus rose vif présentant clairement un protoplasme coloré ont été considérés comme vivants. Il faut toutefois préciser que la méthode de coloration au Rose Bengal (Walton, 1952), bien que très largement répandue, a tendance à surestimer le nombre d'individus considérés comme vivants. Le protoplasme pourrait en effet être coloré même après la mort des individus (Bernhard, 1988 ; Corliss & Emerson, 1990), par exemple dans des conditions anoxiques qui empêchent la dégradation du protoplasme. La coloration au Rose Bengal reste cependant la méthode la plus efficace pour séparer les individus morts des vivants, relativement peu coûteuse et rapide à mettre en place (Bernhard, 2000). Elle est utilisée par nombre de chercheurs et permet ainsi de comparer les données d'une étude à l'autre. Néanmoins, les critères de coloration diffèrent selon les auteurs (e.g. Rathburn & Corliss, 1994 ; Fontanier, 2003) et peuvent compliquer la comparaison quantitative des résultats.

3. RESULTATS

3.1. Faunes vivantes des stations FP11 (1600 m), FP1 (2400 m) et FP2 (4800 m)

Les faunes vivantes des autres stations de la radiale du Golfe de Gascogne sont décrites en détail par Fontanier *et al.* (2002). Nous reprendrons ces données dans la discussion.

La densité totale des foraminifères pour une station représente le nombre total d'individus vivants comptés sur une ou plusieurs carottes de 10 cm d'épaisseur, soit sur 14 niveaux : 8 niveaux de ½ cm d'épaisseur de 0 à 4 cm, puis 6 niveaux de 1 cm d'épaisseur de 4 à 10 cm. Cette densité s'exprime en nombre d'individus vivants sous 50 cm² de surface de sédiment. Pour les profils verticaux dans le sédiment, les comptages sont normalisés à 50 cm³ (i.e. le nombre d'individus vivant dans un volume de 50 cm³).

Pour décrire la répartition verticale d'une espèce dans le sédiment, nous calculerons son ALD₁₀ (Average Living Depth) selon Jorissen *et al.* (1995):

$$ALD_x = \sum_{i=0,x} \frac{n_i \times D_i}{N}$$

où x est la limite inférieure du niveau le plus profond (en cm), n_i le nombre de spécimens dans l'intervalle i, D_i le milieu de l'intervalle i (cm), et N le nombre total d'individus dans tous les niveaux.

A la station **FP11** (1600 m), la concentration en oxygène de l'eau de fond est de $250 \mu\text{mol. L}^{-1}$ ($= 5,6 \text{ mL. L}^{-1}$). L'oxygène décroît dans le sédiment jusqu'à atteindre zéro à 4.5 cm de profondeur (Fig. 2). La concentration en nitrates augmente de 13,4 à $27,9 \mu\text{mol. L}^{-1}$ à 1 cm, reste relativement élevée ($26,4 \mu\text{mol. L}^{-1}$) à 2 cm, puis diminue pour atteindre une valeur nulle autour de 9 cm. La densité totale des foraminifères vivants est de 126 individus/ 50 cm^2 (ce qui correspond à 2 carottes additionnées. Le maximum de densité pour les faunes de foraminifères est de $54,7 \text{ individus}/50 \text{ cm}^3$ au premier niveau. La densité décroît assez rapidement dans le premier centimètre pour atteindre $5,1 \text{ individus}/50 \text{ cm}^3$ dans le niveau 1-1.5 cm, puis elle reste inférieure à $5 \text{ individus}/50 \text{ cm}^3$ jusqu'à 8-9 cm, limite en dessous de laquelle on ne trouve plus d'individus vivants.

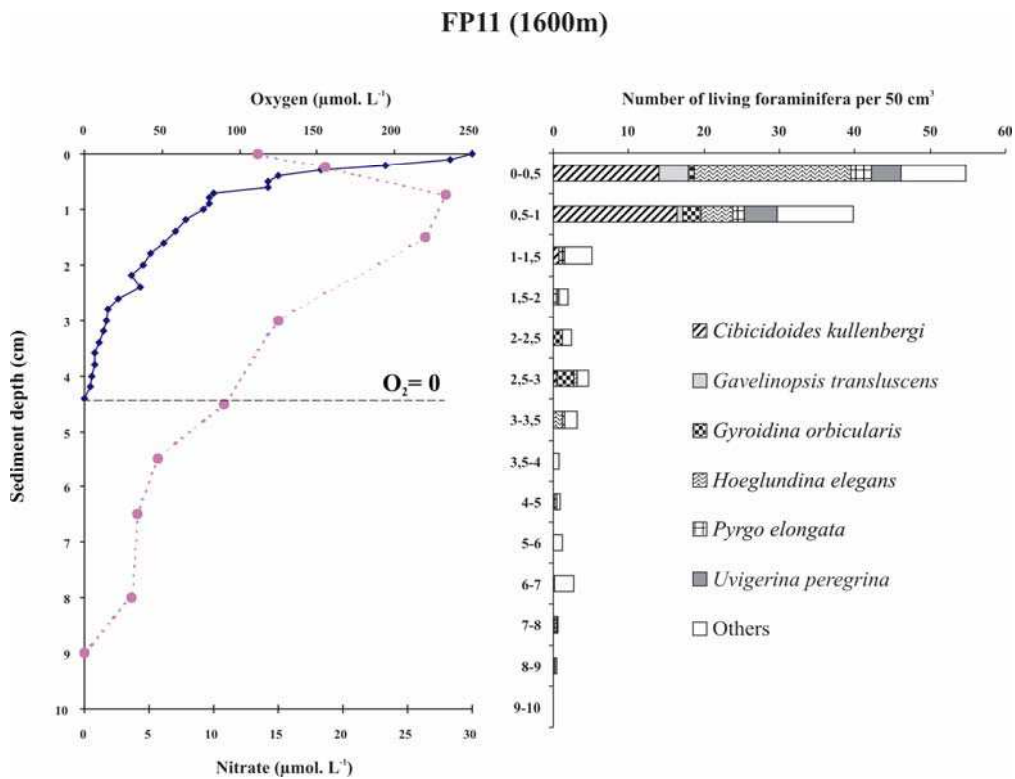


Figure 2. Station FP11. (a) Profils d'oxygène et de nitrates (b) Composition spécifique des foraminifères pour les espèces >5 % de la faune totale (standardisé pour un volume de 50 cm^3).

L'assemblage est dominé par *Cibicidoides kullenbergi* (25,4 %), *Hoeglundina elegans* (21,9 %), *Uvigerina peregrina* (7,5 %), *Gyroidina orbicularis* (5,3 %), *Gavelinopsis translucens* (5 %) et *Pyrgo elongata* (5 %). *Hoeglundina elegans* et *G. translucens* sont les espèces les moins profondes (ALD₁₀ respectifs de 0,34 et 0,33 cm), suivies de *C. kullenbergi* (0,54 cm), puis *P. elongata* (0,56 cm) et *U. peregrina* à 0,57 cm, et enfin *G. orbicularis* (1,52 cm) qui se situent dans des microhabitats progressivement plus profonds. On trouve quelques spécimens de *M. barleeanus* et *G. affinis* encore plus profondément (cf. Annexe 1).

L'ALD₁₀ pour l'ensemble de la faune est de 1,26 cm à cette station.

A la station **FP1** (2400 m), le profil des nitrates n'est pas très accentué, les valeurs augmentent de 17,5 à 28,8 $\mu\text{mol. L}^{-1}$ à 3 cm, puis diminuent doucement jusqu'à 10 cm de profondeur où la concentration est de 9,4 $\mu\text{mol. L}^{-1}$. La concentration en oxygène n'a pas pu être déterminée à cause de problèmes d'échantillonnage.

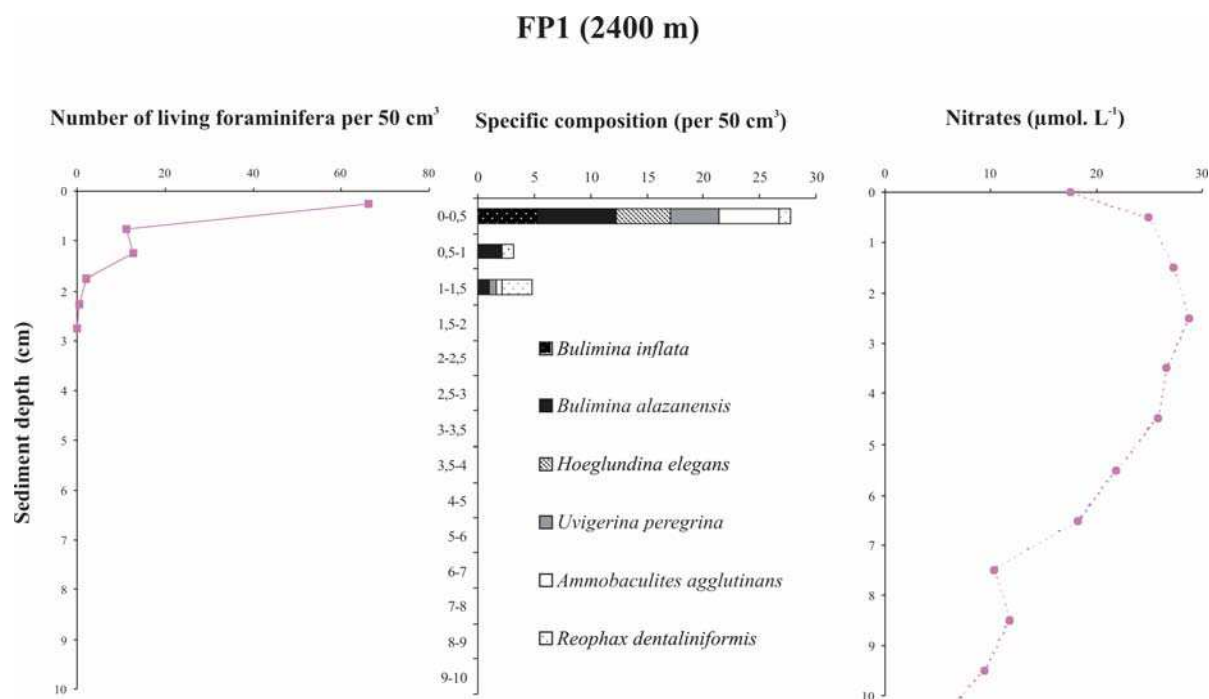


Fig.3. Station FP1. (a) Densité totale des foraminifères vivants (standardisé pour un volume de 50 cm³); (b) Composition spécifique des foraminifères pour les espèces > 5% de la faune totale (c) Profil de nitrates

Les comptages des foraminifères vivants de 6 carottes (chacune de surface $\sim 31 \text{ cm}^2$) ont été additionnés. La densité totale est de 45 foraminifères vivants/50 cm². Les foraminifères sont essentiellement concentrés dans le 1^{er} demi-centimètre ; ensuite les faunes sont pauvres jusqu'à 1,5 cm, finalement quelques exemplaires sont trouvés jusqu'à 2,5 cm, limite de tout foraminifère vivant. Cette station est caractérisée par la présence de 45 espèces différentes, dont aucune espèce n'est clairement prédominante. Pour des raisons de clarté de lecture, seules les espèces dont la densité relative est supérieure à 5 % ont été placées sur le graphe (Fig 3b). Les espèces majoritaires sont *Bulimina alazanensis* (11,3 %), *Bulimina inflata* (6 %), *Uvigerina peregrina* (5,4 %) et *Hoeglundina elegans* (5,4 %), et deux espèces agglutinées *Ammobaculites agglutinans* (6,5 %) et *Reophax dentaliniformis* (5,4 %). *Hoeglundina elegans* et *B. inflata* sont strictement inféodées au premier demi-cm (ALD₁₀ = 0,25 cm), *U. peregrina* vit essentiellement à la surface et juste en dessous (ALD₁₀ = 0,36 cm), et *B. alazanensis* s'étale un peu plus en profondeur (ALD₁₀ = 0,46 cm). *Reophax dentaliniformis* atteint une densité maximale au niveau 1-1,5 cm (ALD₁₀ = 0,92 cm). L'ALD₁₀ pour la totalité des faunes est de 0,49 cm.

Enfin à la station **FP2** (4800 m), il n'y a pas eu de mesure de l'oxygène de l'eau de fond, mais la profondeur d'oxygène zéro a pu être estimée grâce à la concentration en ions Mn^{2+} ; en effet, les ions Mn^{2+} sont formés par réduction des oxydes de Manganèse, lorsqu'il n'y a plus d'oxygène dans le milieu (cf. diagenèse précoce, introduction ; et P. Anschutz, communication personnelle). Lorsque les ions Mn^{2+} apparaissent à partir de 8 cm (Fig. 4), il n'y a théoriquement plus d'oxygène dans le sédiment, et cette profondeur correspond donc à la limite de la zone oxique. C'est la station FP2 que la limite d'oxygène zéro est la plus profonde de toutes les stations étudiées dans le Golfe de Gascogne. La concentration en nitrates varie très peu, elle augmente légèrement dans le premier centimètre, de 19,6 à 22,2 $\mu\text{mol. L}^{-1}$, puis reste stable sur une épaisseur de 4 cm, et enfin elle diminue doucement plus en profondeur pour atteindre environ 6 $\mu\text{mol. L}^{-1}$ à 10 cm.

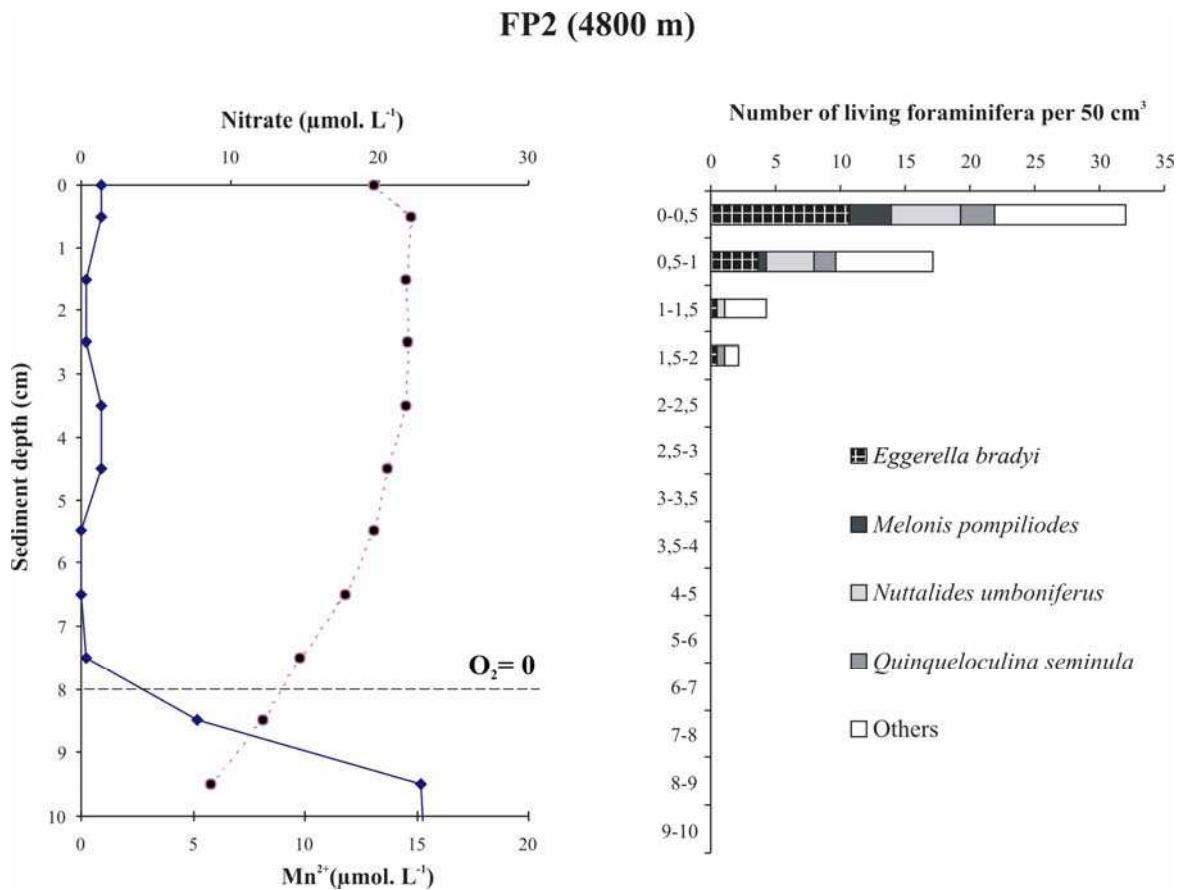


Fig.4. Station FP2.(a) Profil de nitrates, de Mn^{++} et profondeur oxygène=0 (b) Composition spécifique des foraminifères vivants (standardisé pour un volume de 50 cm^3).

La station FP2 est également la station présentant les plus faibles densités du Golfe de Gascogne. Les comptages des foraminifères vivants de 6 carottes (de surface $\sim 31 \text{ cm}^2$) ont été additionnés. La densité totale est de 27,8 foraminifères vivants/50 cm^2 . Un maximum de 32,1 individus/50 cm^3 est observé au premier niveau de sédiment. Les faunes sont dominées par

Eggerella bradyi (27,9 %), *Nuttalides umboniferus* (17,3 %), *Quiqueloculina seminula* (8,7 %) et *Melonis pompilioides* (6,7 %). Ces quatre espèces ont des ALD₁₀ assez peu profonds, entre 0,32 cm (*Melonis pompilioides*) et 0,58 cm (*Quiqueloculina seminula*). L'ALD₁₀ de la faune totale est de 0,54 cm (voir Annexe 3).

3.2. Faunes mortes des stations de pente ouverte (A, F, FP11, H, FP1, FP2)

Les faunes mortes de la fraction >150 µm des stations A (1000 m), F (1200 m), FP11 (1600 m), H (2000 m), FP1 (2400m), FP2 (4800 m) ont été comptées sur le niveau 2,5-3 cm. A cette profondeur, la plupart des foraminifères agglutinés non-fossilisables ont disparu (Bizon & Bizon, 1985), et les endofaunes sont correctement représentées (Loubere, 1989). Les résultats sont montrés sur le Tableau 2 et Figure 5.

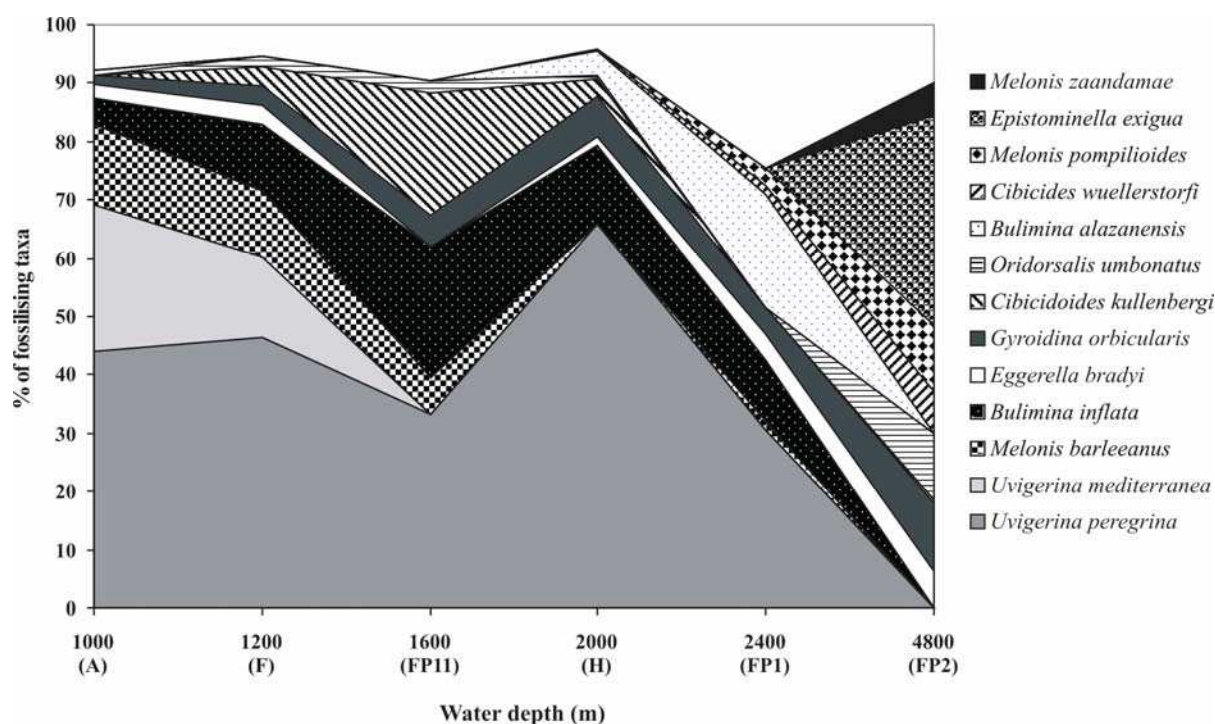


Figure 5. Proportions relatives (pourcentages) des espèces dominantes fossilisables de la faune morte le long du transect bathymétrique

Uvigerina peregrina est de loin l'espèce la mieux représentée dans toutes les stations sauf à la station FP2 (4800 m) d'où elle est absente. Son abondance relative dans la faune morte varie entre 26,6 % à la FP1 (2400 m) et 60 % à la station H (2000 m). *Bulimina inflata* est également présente dans toutes les stations sauf à la station FP2 (4800 m), avec un maximum à la station FP11 (1600 m) où elle représente 22 % de la faune morte totale. *Uvigerina mediterranea* a une distribution plus limitée : elle n'est présente qu'aux stations A

(1000 m) et F (1200 m), en proportions respectives 25,2 et 13,7 %. L'abondance relative de *Melonis barleeanus* diminue le long du transect bathymétrique. Cette espèce représente 13,8 % de la faune morte totale à la station A (1000 m) alors qu'elle ne représente que 1,3 % à la station FP1 (2400 m). *Cibicidoides kullenbergi* est dominante à la station FP11 (20 %), elle est présente en proportions moindres aux stations adjacentes (3,3 % en F et 2,8 % en H, respectivement 1200 m et 2000 m). *Bulimina alazanensis* représente 16,9 % de la faune morte à la station FP1 (2400 m) ; elle est également présente à la H (2000 m) où elle représente 3,9 % de la faune.

	A		F		FP11		H		FP1		FP2	
	1000 m		1200 m		1600 m		2000 m		2400 m		4800 m	
	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%
Perforés												
<i>Bulimina alazanensis</i>							15	4,2	26	19,4		
<i>Bulimina inflata</i>	7	4,4	21	11,5	33	22,4	49	13,6	14	10,4		
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>							1	0,3	2	1,5	10	7,1
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>			6	3,3	31	21,1	11	3,1			1	0,7
<i>Epistominella exigua</i>											50	35,7
<i>Gyroidina orbicularis</i>	2	1,3	6	3,3	8	5,4	25	6,9	6	4,5	16	11,4
<i>Melonis barleeanus</i>	22	13,8	21	11,5	9	6,1			2	1,5		
<i>Melonis pompilioides</i>									4	3,0	16	11,4
<i>Melonis zaandamae</i>											8	5,7
<i>Oridorsalis umbonatus</i>			3	1,6	3	2,0	2	0,6			16	11,4
<i>Uvigerina mediterranea</i>	40	25,2	25	13,7								
<i>Uvigerina peregrina</i>	70	44,0	85	46,4	49	33,3	237	65,8	41	30,6		
Agglutinés												
<i>Eggerella bradyi</i>	4	2,5	6	3,3			5	1,4	6	4,5	9	6,4
TOTAL morts	159		183		147		389		154		161	

Tableau 2. Comptages des faunes mortes des espèces dominantes (i.e. présentes à plus de 5 % dans au moins une station) dans les stations de la pente ouverte du Golfe de Gascogne. Les densités relatives sont calculées comme pourcentage au sein de perforés, porcelanés et agglutinés fossilisables (les agglutinés non fossilisables ont été exclus, voir paragraphe 3.3).

La faune morte de la station la plus profonde (FP2, 4800 m) est très différente de celle des autres stations. L'espèce dominante est *Epistominella exigua*, une espèce opportuniste représentant 35,7 % de la faune morte à cette station. Cette espèce n'est présente qu'à la station FP2. *Melonis pompilioides* représente 11,4 % de la faune morte. Outre à la station FP2, cette espèce est uniquement trouvée à la station FP1 (2400 m) mais en faible proportion (3,0 %) ; *Melonis zaandamae*, un taxon très proche de *M. barleeanus* (cf. Chapitre 1) est également présent dans la faune morte, en proportion de 5,7 %. *Oridorsalis umbonatus* représente 11,4 % de la faune morte de la station FP2. Il est présent également aux stations F, FP11 et H, mais en très faibles proportions (de 0,6 à 2 %). On trouve également l'espèce

agglutinée *Eggerella bradyi* comptant pour 6,4 % de la faune morte à la station FP2 ; *E. bradyi* est présente également en faibles proportions dans la plupart des autres stations. *Cibicides wuellerstorfi*, quasiment absente des autres stations, compte ici pour 7,1 % de la faune morte. Enfin, *Gyroidina orbicularis* est la seule espèce présente dans la faune morte de toutes les stations. Elle n'est jamais très dominante ; elle représente 11,4 % de la faune à la station FP2 et entre 1,3 et 6,9 % aux autres stations (respectivement station A et station H).

3.3. Comparaison faune vivante/faune morte

Les rapports entre faune vivante et faune morte (rapports L/D, Living/Dead, Jorissen & Wittling, 1999) ont été calculés pour toutes les espèces majoritaires (i.e. en proportion >5 %) dans au moins une station, dans la faune vivante ou fossile.

Certaines espèces agglutinées sont souvent sous-représentées dans la faune morte à cause de la désintégration rapide de leur test (e.g. Bizon & Bizon, 1985), c'est pourquoi les calculs suivant ne tiennent pas compte des espèces non-fossilisables (e.g. *Cribrostomoides* spp., *Reophax* spp., *Trochammina* spp., *Haplophragmoides* spp.). Ainsi, pour la faune vivante et pour la faune morte, les espèces non-fossilisables ont été retirées des tableaux de données, et de nouveaux pourcentages ont été calculés pour la faune restante, c'est à dire les espèces fossilisables. Ces pourcentages corrigés ont été utilisés pour calculer les rapports L/D. Un rapport supérieur à 1 signifie que l'espèce est présente en plus fort pourcentage dans la faune vivante, et à l'inverse, si le rapport est inférieur à 1, cela signifie que l'espèce est mieux représentée dans la faune morte. Ces différences peuvent avoir plusieurs raisons, en fonction des processus qui interviennent lors du passage de la faune vivante à la faune fossile (Murray, 1991) et ces processus ne sont pas identiques selon les espèces:

(1) La préservation est différente d'une espèce à l'autre en fonction de la fragilité du test, ce qui concerne beaucoup d'espèces agglutinées, comme décrit plus haut. De plus, de nombreuses espèces calcaires peuvent être assujetties à la dissolution. Des espèces à test épais et robuste sont censées être plus résistants que les espèces à test fragile.

(2) Le taux de renouvellement peut également différer d'une espèce à l'autre. En général, les espèces opportunistes se reproduisent rapidement après avoir reçu de la nourriture, alors que les espèces dites d'équilibre ont une durée de vie plus longue et se renouvellent moins rapidement.

(3) Il y a également des différences saisonnières de reproduction entre les espèces, et un échantillonnage unique peut mener à une sous- ou sur-représentation de l'espèce dans la faune vivante en fonction des mois d'échantillonnage.

Les rapports L/D sont montrés en Tableaux 3a-f .

Station A (1000 m)	L	D	L/D
<i>Globobulimina affinis</i>	34,3		
<i>Hoeglundina elegans</i>	6,5	2,5	2,6
<i>Melonis barleeanus</i>	1,5	14	0,1
<i>Nuttalides umboniferus</i>	6,8	1,3	5,4
<i>Uvigerina mediterranea</i>	11,3	25	0,4
<i>Uvigerina peregrina</i>	21,3	44	0,5

Tableau 3a. Rapports L/D (% Faune vivante/% Faune morte) des espèces dominantes pour la station A.

A la station A nous distinguons deux types d'espèces différant dans leur rapport L/D:

- les espèces *Globobulimina affinis*, *Hoeglundina elegans* et *Nuttalides umboniferus* qui présentent des rapports L/D largement supérieurs à 1 ;
- les espèces *Melonis barleeanus*, *Uvigerina mediterranea* et *Uvigerina peregrina* qui à l'inverse sont bien moins représentées dans la faune vivante que dans la faune morte.

Station F (1200 m)	L	D	L/D
<i>Bulimina inflata</i>	1,0	11,5	0,1
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>	7,6	1,1	7,0
<i>Hoeglundina elegans</i>	11,4		
<i>Melonis barleeanus</i>	6,7	11,5	0,6
<i>Uvigerina mediterranea</i>	4,8	13,7	0,4
<i>Uvigerina peregrina</i>	39,0	46,4	0,8
<i>Quinqueloculina seminula</i>	6,7		

Tableau 3b. Rapports L/D (% Faune vivante/% Faune morte) des espèces dominantes pour la station F.

Pour la station F nous distinguons 3 groupes d'espèces :

- *Cibicidoides robertsonianus*, qui a une proportion relative bien supérieure dans la faune vivante que dans la faune morte, et *Hoeglundina elegans* et *Quinqueloculina seminula* qui sont totalement absentes de la faune morte.
- *Bulimina inflata* qui à l'inverse est très peu présente dans la faune vivante comme le témoigne son rapport L/D égal à 0,1
- *Melonis barleeanus*, *Uvigerina mediterranea* et *U. peregrina* qui ont des rapports L/D compris entre 0,4 et 0,8, témoignant d'une proportion légèrement plus importante dans la faune morte que dans la faune vivante.

Station FP11 (1600 m)	L	D	L/D
<i>Bulimina inflata</i>	3,4	22,4	0,2
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	27,7	21,1	1,3
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>	3,8	3,4	1,1
<i>Gavelinopsis translucens</i>	5,5	3,4	1,6
<i>Gyroidina orbicularis</i>	5,8	5,4	1,1
<i>Hoeglundina elegans</i>	24,0	2,0	11,8
<i>Melonis barleeanus</i>	2,1	6,1	0,3
<i>Uvigerina peregrina</i>	8,2	33,3	0,2
<i>Pyrgo elongata</i>	5,5		

Tableau 3c. Rapports L/D (% Faune vivante/% Faune morte) des espèces dominantes à la station FP11.

Pour la station FP11 nous distinguons également trois groupes d'espèces :

- *Cibicidoides kullenbergi*, *C. robertsonianus*, *Gavelinopsis translucens* et *Gyroidina orbicularis* qui ont à peu près la même proportion dans la faune vivante et dans la faune morte et donc un rapport L/D proche de 1.

- *Bulimina inflata*, *Uvigerina peregrina* et *Melonis barleeanus* qui sont beaucoup moins représentées dans la faune vivante que dans la faune morte (rapports L/D < 0,3).

- *Hoeglundina elegans* et *Pyrgo elongata* qui sont respectivement presque absente (2 %) et absente de la faune morte et ont de ce fait des rapports L/D bien supérieur à 1.

Station H (2000 m)	L	D	L/D
<i>Bulimina inflata</i>	1,9	13,6	0,1
<i>Gyroidina orbicularis</i>	11,3	6,9	1,6
<i>Hoeglundina elegans</i>	36,5	0,8	47,3
<i>Uvigerina peregrina</i>	28,3	65,8	0,4

Tableau 3d. Rapports L/D (% Faune vivante/% Faune morte) des espèces dominantes pour la station H.

A la station H,

- *Bulimina inflata* et *Uvigerina peregrina* sont bien plus représentées dans la faune morte que dans la faune vivante (L/D respectivement 0,1 et 0,4)

- *Gyroidina orbicularis* est moins présente dans la faune morte (rapport L/D=1,6)

- *Hoeglundina elegans* est quasiment absente de la faune morte alors qu'elle est majoritaire dans la faune vivante.

Station FP1 (2400 m)	L	D	L/D
<i>Bulimina alazanensis</i>	15,5	19,4	0,8
<i>Bulimina inflata</i>	8,1	10,4	0,8
<i>Hoeglundina elegans</i>	7,3	3,7	2,0
<i>Uvigerina peregrina</i>	7,3	30,6	0,2

Tableau 3e. Rapports L/D (% Faune vivante/% Faune morte) des espèces dominantes pour la station FP1.

A la station FP1,

- *Bulimina inflata* et *B. alazanensis* sont un peu moins présentes dans la faune vivante que dans la faune morte, alors que *Uvigerina peregrina* est bien moins présente dans la faune vivante que dans la faune morte

- *Hoeglundina elegans* est légèrement mieux représentée dans la faune vivante que dans la faune morte (rapport L/D = 2).

Station FP2 (4800 m)	L	D	L/D
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>	4,7	7,1	0,7
<i>Epistominella exigua</i>	4,7	35,7	0,1
<i>Gyroidina orbicularis</i>	1,2	11,4	0,1
<i>Melonis pompilioides</i>	8,1	11,4	0,7
<i>Melonis zaandamae</i>	1,2	5,7	0,2
<i>Nuttalides umboniferus</i>	20,9		
<i>Oridorsalis umbonatus</i>	4,7	11,4	0,4
<i>Quinqueloculina seminula</i>	10,5		
<i>Eggerella bradyi</i>	33,7	6,4	5,3

Tableau 3f. Rapports L/D (% Faune vivante/% Faune morte) des espèces dominantes pour la station FP2.

Enfin à la station FP2, nous pouvons distinguer :

- *Epistominella exigua* et *Melonis zaandamae* ont des rapports L/D très inférieurs à 1, témoignant d'une proportion plus importante dans la faune morte que dans la faune vivante.

- *Cibicides wuellerstorfi*, *Melonis pompilioides*, *Oridorsalis umbonatus*, dont la proportion dans la faune morte est légèrement plus importante que dans la faune vivante.

- *Nuttalides umboniferus* est absent de la faune morte et *Eggerella bradyi* est beaucoup moins représenté dans la faune morte que dans la faune vivante (rapport L/D =5)

De tous ces résultats (résumés dans le tableau 4) nous pouvons tirer quelques observations systématiques :

- *Hoeglundina elegans* est toujours beaucoup moins représentée dans la faune morte que dans la faune vivante. Ceci peut être dû à une faible préservation de son test aragonitique, plus sensible à la dissolution que les autres espèces.

- les espèces porcelanées telles que *Pyrgo* spp. et *Quinqueloculina seminula* sont absentes ou présentes en faibles quantités dans la faune morte, probablement à cause de leur tests facilement dissolubles.

Dans ces deux cas, la préservation semble être le principal facteur expliquant les différences mort/vivant et aucune conclusion écologique valable ne peut être tirée de ces comparaisons.

	A (1000 m)	F (1200 m)	FP11 (1600 m)	H (2000 m)	FP1 (2400 m)	FP2 (4800 m)
<i>Bulimina alazanensis</i>					0,8	
<i>Bulimina inflata</i>		0,1	0,2	0,1	0,8	
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>						0,7
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>			1,3			
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>		7,0	1,1			
<i>Epistominella exigua</i>						0,1
<i>Gavelinopsis translucens</i>			1,6			
<i>Globobulimina affinis</i>		∞				
<i>Gyroidina orbicularis</i>			1,1	1,6		0,1
<i>Hoeglundina elegans</i>	2,6	∞	11,8	47,3	2,0	
<i>Melonis barleeanus</i>	0,1	0,6	0,3			
<i>Melonis pompilioides</i>						0,7
<i>Melonis zaandamae</i>						0,2
<i>Nuttalides umboniferus</i>	5,4					∞
<i>Oridorsalis umbonatus</i>					0,2	0,4
<i>Uvigerina mediterranea</i>	0,4	0,4				
<i>Uvigerina peregrina</i>	0,5	0,8	0,2	0,4		
<i>Pyrgo elongata</i>			∞			
<i>Quinqueloculina seminula</i>						∞
<i>Eggerella bradyi</i>						5,3

Tableau 4. Tableau récapitulatif des rapports L/D des principales espèces du transect. Les ∞ correspondent aux rapports non mesurables des espèces présentes dans la faune vivante mais absentes de la faune morte.

Pour les autres espèces, en revanche, dont la préservation du test devrait être importante, les explications les plus plausibles sont plutôt les différences de taux de renouvellement et de période de reproduction.

- l'espèce *Bulimina inflata* est toujours beaucoup moins représentée dans la faune vivante que dans la faune morte (rapport L/D très inférieur à 1), suggérant un taux de renouvellement élevé.

- les espèces *Uvigerina mediterranea*, *Uvigerina peregrina*, *Melonis barleeanus* sont toujours un peu moins représentées dans la faune vivante que dans la faune morte (rapport L/D compris entre 0,1 et 0,8). Ces espèces ont un test très robuste, il est probable que leur bonne préservation cause une légère augmentation de leur pourcentage dans la faune morte, mais ces espèces pourraient également avoir des périodes de reproduction irrégulières, non représentées par notre échantillonnage, témoignant d'un comportement opportuniste.

- les espèces *C. kullenbergi*, *C. robertsonianus*, *G. translucens* et *G. orbicularis* sont en général trouvées dans des proportions légèrement plus élevées dans la faune vivante. Ceci pourrait indiquer que nous avons échantillonné pendant leur période de reproduction.

4. DISCUSSION

Fontanier *et al.* (2002) ont établi les densités, la composition spécifique, ainsi que les microhabitats des faunes vivantes dans 5 stations situées sur la pente continentale du Golfe de Gascogne, de 150 à 2000 m de profondeur. Nous avons rajouté les résultats des faunes vivantes de nos trois stations situées à 1600 m, 2400 m et 4800 m afin de dégager de façon plus précise l'impact du flux de matière organique sur la répartition des faunes. Les faunes mortes de toutes les stations profondes (de 1000 m à 4800 m) ont également été étudiées afin d'obtenir des informations écologiques.

4.1. Processus géochimiques benthiques

La première conclusion de Fontanier *et al.* (2002) concernait les conditions redox de l'écosystème. La profondeur de pénétration de l'oxygène dans le sédiment serait liée au flux de matière organique (calculé), à savoir qu'une consommation accrue de matière organique abondante aux stations peu profondes (e.g. station B à 550 m) engendre un front redox très proche de l'interface eau-sédiment (1.7 cm). La figure 6 montre une relation claire entre ces deux paramètres pour les stations étudiées dans le Golfe de Gascogne.

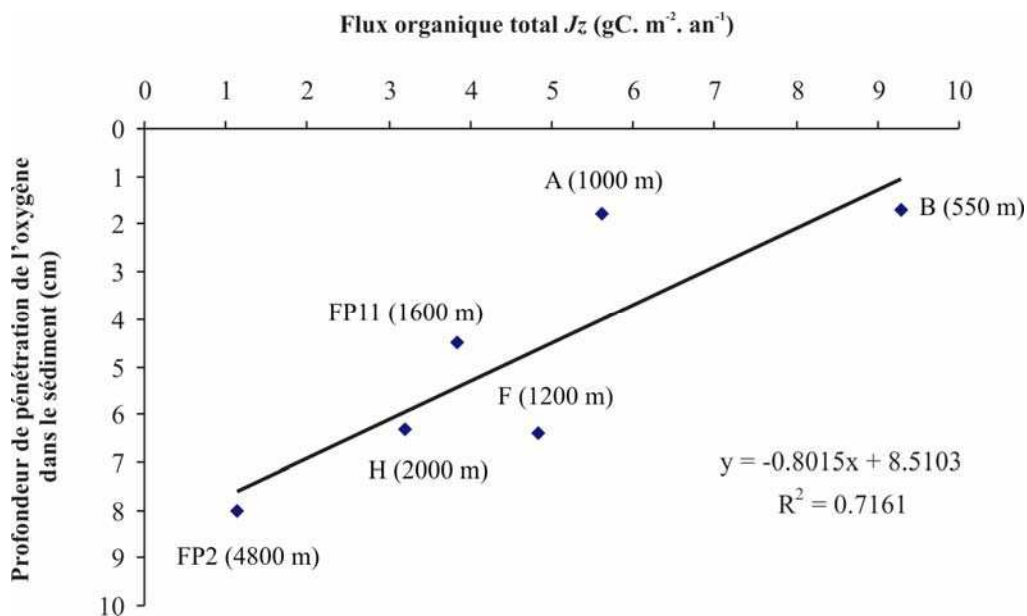


Figure 6 : Relation entre la profondeur de pénétration de l'oxygène dans le sédiment et le flux estimé de matière organique labile arrivant à chaque station.

On voit nettement que la profondeur du front redox principal (profondeur de pénétration de l'oxygène) augmente avec la profondeur (et avec un flux exporté de matière organique diminuant) et atteint environ 8 cm à la station FP2 (4800 m). L'oxygénation de

l'eau de fond est quasiment identique le long du transect (un minimum de 4,4 mL. L⁻¹ à la station A, spécifique de la veine d'eau méditerranéenne, et un maximum de 5,9 mL. L⁻¹ à la station H, typique des eaux profondes Nord-atlantiques), et c'est donc le taux de dégradation de la matière organique qui apparaît être le principal paramètre contrôlant la profondeur de pénétration de l'oxygène.

4.2. Densités

La Figure 7 montre les densités des faunes de foraminifères vivants le long du transect, ainsi que les densités relatives selon les groupes (Agglutinés, porcelanés, perforés). Pour les stations échantillonnées plusieurs fois à différentes périodes de l'année (stations A et B), une valeur moyenne a été calculée avec une erreur standard.

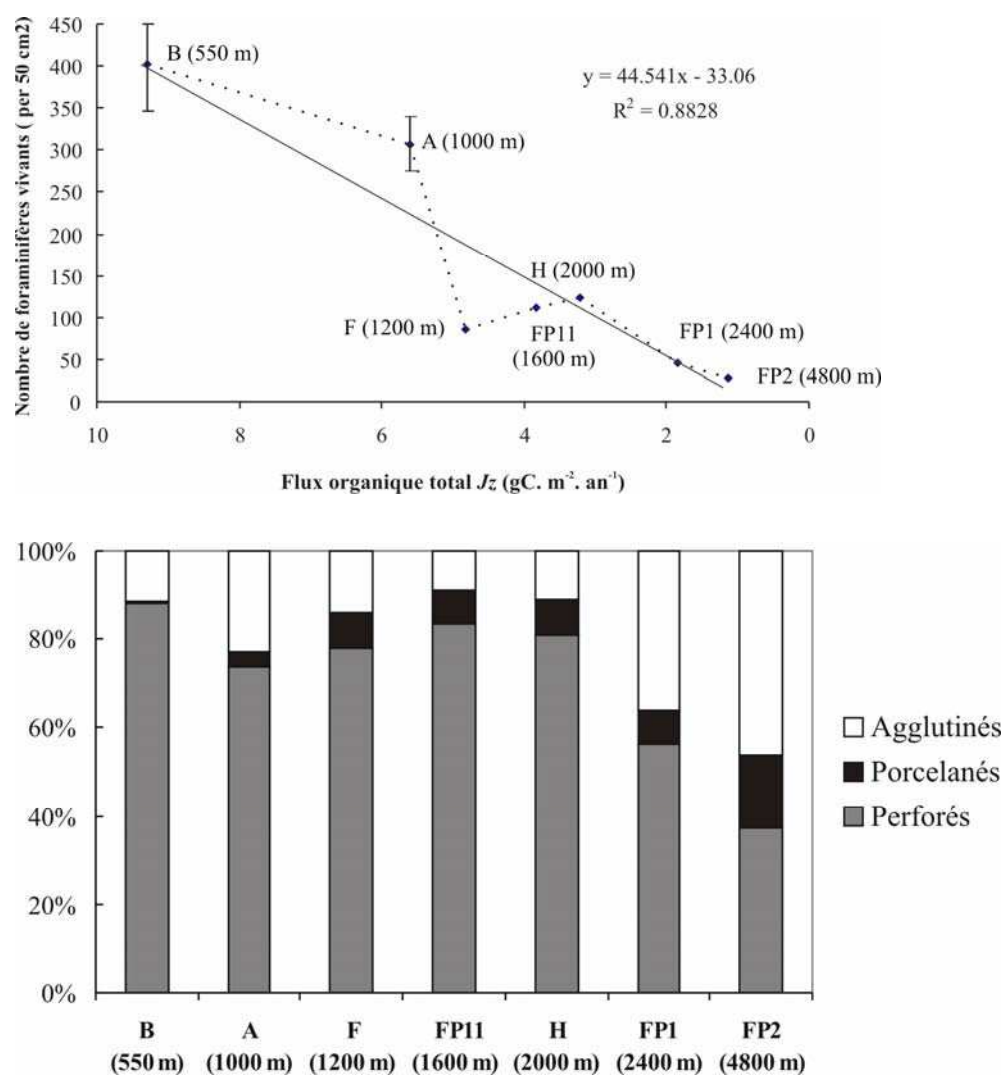


Fig.7 (a) Densité totale (par 50 cm²) des faunes de foraminifères le long du gradient décroissant de flux organique (b) Proportions relatives des différents groupes

On observe une décroissance de la densité des faunes en fonction de la profondeur. Alors qu'à 550 m (station B) il y a environ 400 individus/50 cm², la densité décroît jusqu'à 1200 m, stagne autour de 100 individus/50 cm² jusqu'à la station H (2000 m) puis chute en FP1 (2400 m) et FP2 (4800 m), où elle atteint à peine 50 individus/50 cm².

La composition relative des faunes évolue également avec la profondeur. Dans toutes les stations jusqu'à 2000 m, la majorité (>70 %) des foraminifères appartient au groupe des perforés (test hyalin), mais ce nombre diminue brutalement en FP1 (2400 m) à 55 % pour atteindre finalement à peine 40 % à la station FP2, où les faunes sont dominées par les tests agglutinés. Ces derniers ont une tendance totalement inverse, ils sont peu nombreux (<20 %) jusqu'à 2000 m, représentent 35 % de la faune en FP1 puis sont majoritaires (45 %) à la station la plus profonde FP2. Les foraminifères porcelanés sont toujours relativement peu nombreux (<5 % aux stations D, B et A), mais sont un peu plus représentés dans les stations les plus profondes (7.9 % à FP11, et jusqu'à 16 % en FP2, à 4800 m). Ces espèces étant les plus sujettes à la dissolution, leur présence même à 4800 m indique que l'on n'a pas encore atteint la CCD ('carbonate compensation depth', profondeur de compensation des carbonates).

Au niveau de la pente du Golfe de Gascogne, on peut donc différencier trois zones :

1) de 550 à 1000 m (les stations B et A), correspondant à un flux total supérieur à 5 gC. m⁻². an⁻¹ avec de fortes densités (> 300 individus/50 cm²), une majorité de foraminifères perforés et très peu de porcelanés; cette zone correspond aux conditions les plus eutrophes de notre transect.

2) de 1200 à 2000 m (stations F, FP11, H), avec un flux total compris entre 2 et 5 gC. m⁻². an⁻¹; la densité des foraminifères est assez basse, autour de 100 individus/50 cm². On observe une majorité de tests perforés et une présence plus importante d'espèces à tests porcelanés. Notre station FP11 (1600 m) présente ainsi une densité et une répartition des groupes de foraminifères très semblable à celle des stations adjacentes F (1200 m) et H (2000 m) ; cette zone correspond à des conditions intermédiaires (mésotrophiques).

3) au-delà de 2000 m (stations FP1 et FP2), ce qui correspond à un flux inférieur à 2 gC. m⁻². an⁻¹, les densités de foraminifères sont encore plus faibles (<50 individus/50 cm²) avec une très nette proportion d'agglutinés (de 35 à 45 %). Cette zone peut être considérée comme oligotrophe.

Il y a donc dans notre zone d'étude un rapport évident entre les densités de foraminifères et la quantité de matière organique qui arrive sur le sédiment : les densités augmentent lorsque le flux organique augmente (Fig. 7a). Nos observations sont en accord

avec nombre d'auteurs (e.g. Douglas, 1981 ; Gooday, 1988 ; Altenbach & Sarthein, 1989). Cependant chaque espèce réagit différemment à l'apport de matière organique (Rathburn & Corliss, 1994 ; Altenbach *et al.*, 1999 ; Fontanier *et al.*, 2002) et nous allons étudier plus en détail la composition spécifique à chaque station, afin de déterminer les préférences écologiques des principales espèces présentes dans le Golfe de Gascogne.

4.3. Composition spécifique

Depuis la fin des années 70 et notamment depuis les travaux de Lutze (1980) et Lutze & Coulbourn (1984), il est devenu de plus en plus évident que le flux de matière organique et l'oxygénation sont les paramètres contrôlant la répartition des foraminifères benthiques profonds (e.g. Altenbach & Sarthein, 1989 ; Graf ; 1989). Certains auteurs (e.g. Rathburn & Corliss, 1994 ; Schmiedl *et al.*, 1997 ; Altenbach *et al.*, 1999 ; Kuhnt *et al.*, 1999 ; de Rijk *et al.*, 2000 ; Schönfeld & Altenbach, 2005) ont essayé de mettre en relation des assemblages de faunes avec des flux de matière organique. Si la quantification du flux de matière organique pose encore un certain nombre de problèmes (e.g. Altenbach *et al.*, 1999), les espèces vivent cependant préférentiellement dans une fourchette de flux organique qui leur est propre (e.g. Gooday *et al.*, 2003 ; Jorissen *et al.*, 2007). Il existerait un seuil limite à 2-3 gC. m⁻². an⁻¹ en dessous duquel la plupart des espèces dites « eutrophes » ne peuvent survivre et les faunes sont dominées par des espèces mieux adaptées aux conditions oligotrophiques (Altenbach *et al.*, 1999 ; Jian *et al.*, 1999 ; de Rijk *et al.*, 2000 ; Morigi *et al.*, 2001).

Dans notre zone d'étude, nous avons également spécifié l'évolution bathymétrique (et donc selon un gradient de flux de matière organique) de la densité relative (en pourcentage de la faune totale de la station) nos espèces principales (Fig. 8 et Tableau 4).

Nous constatons que la composition spécifique varie beaucoup le long du transect. Chaque espèce semble être plus ou moins inféodée à une fourchette trophique. Nous pouvons d'ores et déjà séparer nos espèces en plusieurs catégories.

(1) La première catégorie regroupe les espèces qui sont généralement associées à des flux de matière organique importants (flux total >3 gC. m⁻². an⁻¹, ce qui correspond ici à un flux labile >1,8 gC. m⁻². an⁻¹) :

Uvigerina mediterranea a une répartition assez restreinte dans notre matériel, elle domine fortement à 550 m (33,7 %), puis sa proportion diminue à 1000 m et à 1200 m où elle n'est présente qu'à 4,1 %. Son maximum d'abondance se situe au niveau d'un flux de matière

organique labile de 6,7 gC. m⁻². an⁻¹. On ne la retrouve pas dans les stations plus profondes. La diminution du flux de matière organique sous un niveau compris entre 3,8 et 4,8 gC. m². an⁻¹ semble donc être critique pour cette espèce eutrophe, dont le principal facteur limitant serait l'accessibilité aux ressources (e.g. Lutze, 1980). De Rijk *et al.* (2000) trouvent cette limite inférieure vers 2,5 gC. m². an⁻¹, tandis que Altenbach *et al.* (1999) observent un maximum d'abondance autour de 10 gC. m². an⁻¹.

Station	B	A	F	FP11	H	FP1	FP2
Profondeur (m)	550	1000	1200	1600	2000	2400	4800
Jz total (gC/m ² /an)	9,3	5,6	4,8	3,8	3,2	1,8	1,1
Jz labile (gC/m ² /an)	6,7	3,7	3,1	2,3	1,8	0,8	0,4
<i>Bulimina alazanensis</i>							10,9
<i>Bulimina inflata</i>		1,0	0,8	2,8	1,7	5,7	
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>				25,5	2,8	1,7	
<i>Cibicidoides pachyderma</i>		4,7	2,1	3,3			
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>			6,6	3,5			
<i>Eggerella bradyi</i>		0,4	2,8	2,2	0,6	2,3	27,9
<i>Gavelinopsis translucens</i>			2,5	5,0	2,2	4,6	
<i>Globobulimina affinis</i>	6,0	26,5	0,8	0,9	2,8		
<i>Gyroidina orbicularis</i>	1,0	0,6		5,3	10,1	1,7	1,0
<i>Hoeglundina elegans</i>		5,0	9,8	22,0	32,4	5,2	
<i>Melonis barleeanus</i>	9,0	1,2	5,7	1,9			
<i>Melonis pompilioides</i>							6,7
<i>Nuttalides umboniferus</i>		5,2				1,7	17,0
<i>Quinqueloculina seminula</i>			5,7	0,6	0,6		8,7
<i>Uvigerina mediterranea</i>	33,7	8,7	4,1				
<i>Uvigerina peregrina</i>	21,5	16,4	33,6	7,5	25,1	5,2	

Tableau 4. Évolution des densités relatives (%) des espèces dominantes de la faune vivante le long du transect bathymétrique. Les stations en gras représentent les valeurs obtenues dans cette étude.

Uvigerina peregrina a une répartition plus large dans nos faunes, elle est bien représentée de 550 m (21,5 %) à 2000 m (25,1 %). On la retrouve même à 2400 m (5,2 %), ce qui correspond à un éventail de flux allant de 0,8 à 6,7 gC. m⁻². an⁻¹. Dans la littérature, on la trouve dans des environnements ayant un flux de 2 à 20 gC. m⁻². an⁻¹ (Altenbach *et al.*, 1999), avec un maximum entre 5 et 9 gC. m⁻². an⁻¹; elle dominerait dans les zones de fort flux de matière organique (Lutze, 1980 ; Altenbach & Sarnthein, 1989 ; Licari *et al.*, 2003). Selon Schönfeld & Altenbach (2005), qui séparent *Uvigerina peregrina* en plusieurs espèces différentes, *U. peregrina parva* serait préférentiellement située entre des flux de 6,1 et 9,8 gC. m⁻². an⁻¹ et *U. peregrina* entre 4,0 et 5,1 gC. m⁻². an⁻¹.

Globobulimina affinis est très représentée à 1000 m (26,5 %) ; elle est également présente tout le long de la marge mais en proportions moindres (0,9 % à 1600 m, 6 % à

550 m). Elle est répartie sur une gamme de flux allant de 3 à 10 gC. m⁻². an⁻¹ environ. Cette espèce est retrouvée dans divers environnements mais plutôt dans les zones de haute productivité (e.g. Altenbach, 1985 ; Fariduddin & Loubere, 1997).

Melonis barleeanus, retrouvées entre 550 et 1600 m (*Jz* total compris entre 3,8 et 9,3 gC. m⁻². an⁻¹). Cette espèce est en général associée à des taux de matière organique importants dans les sédiments marins profonds (e.g. Lutze & Coulbourn 1984 ; Mackensen *et al.*, 1985 ; Corliss & Chen, 1988 ; Caralp, 1989).

Cibicoides pachyderma n'est présente qu'aux stations A, F et FP11 (*Jz* total compris entre 3,8 et 9,3 gC. m⁻². an⁻¹). Elle disparaît après la station FP11 (1600 m).

Les associations d'espèces observées aux stations B, A, F et FP11, avec notamment *Uvigerina peregrina*, *M. barleeanus* et *G. affinis*, ont déjà été observées par plusieurs auteurs (e.g. Altenbach, 1988 ; Altenbach & Sarthein, 1989 ; Fariduddin & Loubere, 1997 ; Schmiedl *et al.*, 1997 ; Morigi *et al.*, 2001 ; Licari *et al.*, 2003) sous des régimes de production importants, ce qui confirme nos observations.

(2) La seconde catégorie concerne les espèces associées à des flux de matière organique intermédiaires (flux total compris entre 2 et 5 gC. m⁻². an⁻¹ environ, ce qui correspond à un flux labile compris entre 0,8 et 3 gC. m⁻². an⁻¹ environ).

Hoeglundina elegans est très abondante à 1600 et 2000 m de profondeur (respectivement 22 et 32,4 %). Elle apparaît à 1000 m (5 %) et n'est pas retrouvée sous 2400 m (5,2 %). Elle est retrouvée dans une gamme de flux total de matière organique allant de 2 à 6 gC. m⁻². an⁻¹.

Cibicoides kullenbergi est particulièrement abondante à la station FP11 (1600 m), où elle représente 25,5 % de la faune totale à cette station. Elle est également présente en faible proportions à 2000 et 2400 m (respectivement 2,8 et 1,7 %). Sa répartition de 1,8 à 3,8 gC. m⁻². an⁻¹ correspond à des valeurs de flux total trouvées dans la littérature (Altenbach *et al.*, 1999). Sa répartition ressemble fortement à celle de *Hoeglundina elegans* comme il a déjà été remarqué par Fariduddin & Loubere (1997) et Schmiedl *et al.* (1997).

A la station FP11 (1600 m), on remarque l'apparition de *C. kullenbergi* (tableau 4), dont la morphologie très proche de *C. pachyderma* (cf. chapitre 1) laisse supposer que ce taxon est un morphotype mieux adapté à des apports plus faibles en matière organique. En effet, au-delà de la station FP11 (i.e. sous un flux total de 3,8 gC. m⁻². an⁻¹), on ne retrouve plus *C. pachyderma* mais uniquement *C. kullenbergi*.

Les autres espèces plutôt associées à des flux organiques intermédiaires sont *Cibicidoides robertsonianus* (entre 1200 et 1600 m ; J_z total entre 3,8 et 4,8 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$), *Gavelinopsis translucens* (entre 1200 et 2400 m, J_z total entre 1,8 et 4,8 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$), *Gyroidina orbicularis*, relativement bien représentée à 1600 et 2000 m (J_z total entre 3,2 et 3,8 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$), et *Quinqueloculina seminula* (J_z total entre 1,1 et 4,8 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$).

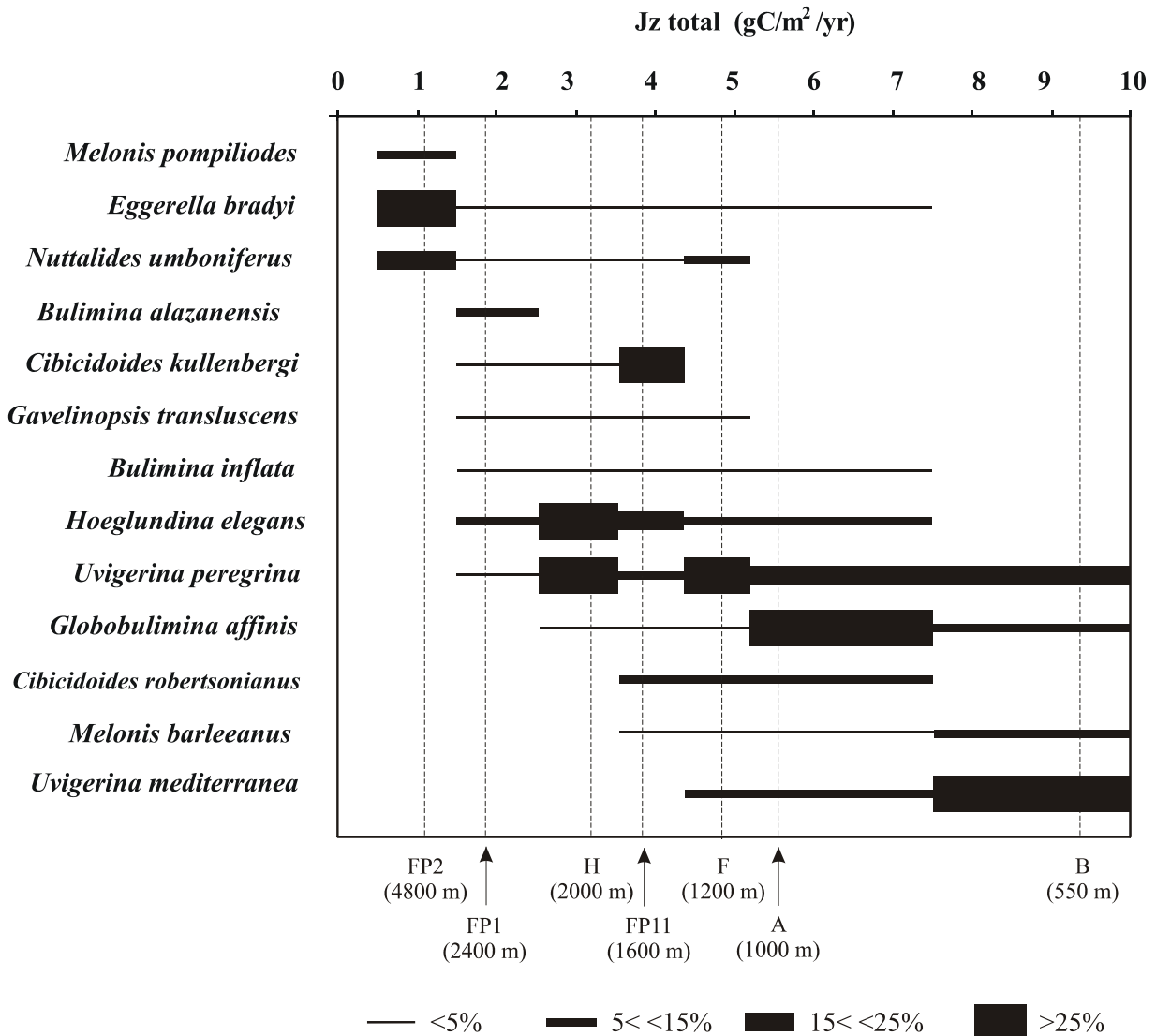


Figure 8 . Évolution le long du transect des densités relatives des espèces majoritaires. L'épaisseur des barres correspond à quatre gammes de pourcentages

(3) Enfin la troisième catégorie regroupe les espèces associées à des flux de matière organique faibles (flux total inférieur à 2 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$, ce qui correspond à un flux labile inférieur à 0,8 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$).

Bulimina alazanensis n'a été retrouvée qu'à 2400 m (11 %). Elle est trouvée entre 1600 et 3700 m dans l'Atlantique sud par Schmiedl *et al.* (1997).

Nuttalides umboniferus, présente à 1000 m en proportion relativement faible (5,2 %), est beaucoup mieux représenté à 4800 m (17 % de la faune totale) ; Schmieidl *et al.* (1997) dans l'Atlantique Sud relie son abondance en milieu abyssal à une préférence pour les milieux oligotrophes et le caractère 'corrosif' de l'eau de fond Antarctique (e.g. Douglas & Woodruff, 1981).

Eggerella bradyi, une espèce agglutinée, est particulièrement abondante à 4800 m (27,9 %), alors qu'on la trouve dans toutes les stations de pentes en proportions faibles (de 0,4 à 2,8 %). L'abondance d'espèces agglutinées reflèterait les caractéristiques oligotrophiques de cette station (Jorissen *et al.*, 1998).

Melonis pompilioides n'est présente qu'à la station FP2 située à 4800 m (6,7 %). Cette espèce est inféodée aux grandes profondeurs (Lutze, 1980), Harloff & Mackensen, 1997) ; Jorissen *et al.*, 1998).

Enfin les espèces *Cibicides wuellerstorfi* et *Epistominella exigua* sont dominantes dans la faune morte de la station FP2 et absentes de toutes les autres stations (Tableau 2). L'association de ces deux espèces reflète des flux de matière organique très faibles entre 0,2 et 3 gC. m⁻². an⁻¹ (e.g. Wollenburg & Mackensen, 1998a ; Altenbach *et al.*, 1999) mais *E. exigua*, contrairement à *C. wuellerstorfi*, peut également supporter des flux de matière organique plus élevés (Altenbach *et al.*, 1999).

Notre station FP11 (1600 m) s'intègre bien entre la station F (1200 m) et la station H (2000 m) tant sur la densité et la composition relative des faunes (Fig. 7) que sur la composition spécifique (Fig. 8). Outre le changement faunistique entre les stations A (1000 m) et F (1200 m) décrit par Fontanier *et al.* (2002), un autre changement a lieu au-delà de 2000 m (Tableau 4 et Fig. 8), témoignant d'une nette chute du flux organique labile sous la valeur de 1 gC. m⁻². an⁻¹). Ainsi les espèces dites eutrophes (*Uvigerina peregrina*) ont disparu, et apparaissent les espèces dites oligotrophes.

Ce seuil correspond à un flux organique total situé entre 2 et 3 gC. m⁻². an⁻¹. Un changement faunistique a déjà été remarqué par plusieurs auteurs sous cette valeur (Altenbach *et al.*, 1999 ; De Rijk *et al.*, 2000 ; Morigi *et al.*, 2001).

La station FP1 (2400 m) est marquée par la chute des densités de *U. peregrina*, *H. elegans* et *C. kullenbergi* (faunes dominantes en H à 2000 m), et voit l'apparition d'espèces agglutinées (*Reophax* spp.)

A la station FP2 (4800 m) la faune est sensiblement différente d'en FP1 ; on note l'apparition de *Melonis pompilioides*, (souvent associée à *C. wuellerstorfi*, à des grandes

profondeurs, Murray 1991), *Eggerella bradyi*, espèce dominante à test agglutiné, et *Nuttalides umboniferus*.

Chaque espèce présente donc des valeurs limites de flux de matière organique labile en deçà/ au-delà desquelles elle se survit pas ; dépassés ces seuils, les espèces sont ‘remplacées’ par d’autres espèces mieux adaptées aux conditions trophiques et plus compétitives.

Les valeurs de flux organique limites pour chaque espèce varient cependant d’un auteur à l’autre (et de nos propres résultats). Plusieurs raisons peuvent expliquer ces divergences. Tout d’abord, les estimations des valeurs de flux sont très approximatives ; elles dérivent d’équations empiriques (cf. Matériels et Méthodes), négligeant les éventuels apports organiques d’autre provenance que celle de la productivité de surface, et utilisant des valeurs de production primaire elles-même estimées (ici à partir de données satellites). Ces estimations entraînent donc certainement des incertitudes. Pour cette raison il faut manier les valeurs avec prudence. De plus, le flux de matière organique, bien que considéré par de nombreux chercheurs comme le principal facteur influençant la répartition des faunes benthiques, n’en reste pas pour autant le seul. Dans notre contexte, l’oxygénation de l’eau de fond ne semble pas avoir d’influence sur cette répartition, mais elle joue certainement un rôle lorsque l’on compare une zone à l’autre. D’autres facteurs, même mineurs (e.g. granulométrie, salinité, courantologie) pourraient également être pris en compte. Enfin, certaines espèces opportunistes très réactives ne sont pas forcément représentatives d’un flux annuel (et donc global, lissant les variations saisonnières) de matière organique (Jorissen *et al.*, 2007). Dans une optique d’utilisation de la présence de certaines espèces de foraminifères comme proxies de paléoproduktivité, il est donc plus judicieux de choisir des espèces ayant une niche écologique restreinte (e.g. *Uvigerina mediterranea*).

4.4. Microhabitats

Jorissen *et al.* (1995) ont mis au point un modèle conceptuel expliquant la répartition verticale (dans le sédiment) des foraminifères en fonction de la disponibilité en nourriture (matière organique) et de l’oxygénation du milieu. Ainsi, sur un transect trophique, le modèle suggère dans que la partie la plus eutrophe (faible profondeur d’eau, flux de matière organique important), l’oxygène est consommé rapidement dans la partie supérieure du sédiment. La pénétration de l’oxygène dans le sédiment est donc faible, et en conséquence, les faunes de foraminifères se logent dans le niveau superficiel du sédiment. L’oxygène est donc le facteur limitant. Vers des profondeurs d’eau plus importantes (conditions mésotrophiques), où le flux de matière organique devient de plus en plus faible, la consommation en oxygène se réduit et

celui-ci peut donc pénétrer plus en profondeur dans le sédiment, permettant aux foraminifères d'accéder à des microhabitats plus profonds. Enfin aux très grandes profondeurs, le flux organique est minimal (milieu oligotrophe), la consommation en oxygène est très réduite ; il peut donc pénétrer en profondeur du sédiment et n'est plus un facteur limitant. Ce sont les ressources qui sont limitantes, et empêchent les foraminifères de se loger dans les couches plus profondes du sédiment, où il n'y a pas de nourriture.

Ce modèle, bien que très valable en théorie, a pourtant ses limites en milieu naturel. Van der Zwaan *et al.* (1999) insistent sur le fait que la compétition entre espèces joue un rôle important sur la répartition des foraminifères dans le sédiment. Ils suggèrent ainsi que les espèces puissent être séparées en trois catégories : des compétiteurs en surface, suivies par des espèces moins compétitives pouvant tolérer de plus faibles conditions d'oxygénation, et enfin des espèces très peu compétitives, mais les plus tolérantes au stress (manque d'oxygène et de nourriture) en profondeur du sédiment.

Dans ce contexte, nous avons voulu mettre en évidence les stratégies écologiques de nos foraminifères dans le sédiment. La figure 9 montre l'évolution de l'ALD₁₀ moyen (c'est à dire de toutes les espèces) à chaque station de notre radiale.

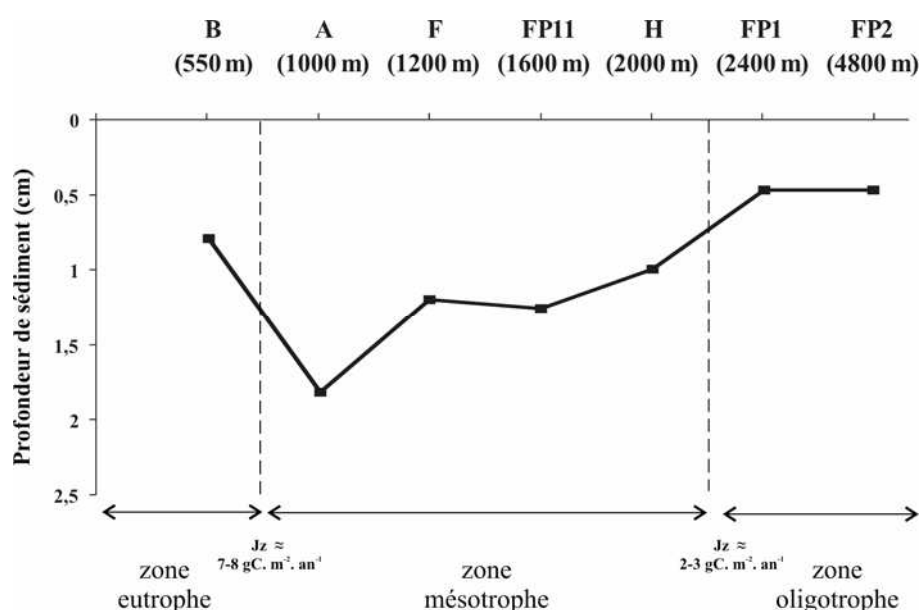


Figure 9. Évolution de l'ALD₁₀ moyen (de l'ensemble de la faune vivante à chaque station) le long du transect bathymétrique. Les valeurs de flux organique labile correspondant aux limites des zones eutrophe, mésotrophe et oligotrophe sont représentées.

Nous pouvons séparer ce graphes en trois zones :

1) la zone correspondant à la partie la moins profonde du transect, la station B (550 m), où les faunes de foraminifères vivent en majorité près de la surface (ALD₁₀ = 0,8 cm). La

station D du Golfe de Gascogne (140 m) intensivement étudiée par Fontanier *et al.* (2002) et Langezaal (2003), présente également des caractéristiques eutrophiques (cf. Tableau 1) avec un ALD₁₀ pour l'ensemble de la faune de 1 cm environ. Ces stations reçoivent une quantité importante de matière organique (*Jz* labile de 26,2 et 6,7 gC. m⁻². an⁻¹ pour la D et la B respectivement) et comme le suggère le modèle TROX, à ces stations la dégradation de la matière organique dans le sédiment nécessite plus d'oxygène que ce que la bioturbation ou la diffusion ne peuvent fournir. Il y a alors « trop » de ressources qui ne peuvent être consommées. L'oxygène n'étant pas suffisant, la répartition des foraminifères est alors contrôlée par un niveau critique d'oxygène.

2) les microhabitats s'étalent en profondeur à la station A (1000 m) ; en effet, vers des milieux moins eutrophes, les ressources diminuent progressivement, ce qui permet à l'oxygène d'être consommé moins rapidement et de pouvoir pénétrer plus en profondeur dans le sédiment ; les foraminifères peuvent alors s'installer dans des couches plus profondes où il y a à la fois de l'oxygène et de la nourriture. Dans les stations correspondantes, l'ALD₁₀ moyen dépasse 1 cm.

3) enfin la partie droite du schéma correspond aux zones oligotrophes (stations les plus profondes). Les microhabitats remontent, car dans ces zones, on atteint des niveaux critiques de matière organique. En effet le flux de matière organique qui arrive sur le sédiment est minimal, et le peu de ressources métabolisables est utilisé en surface. Les trop faibles quantités de matière organique dans le sédiment empêchent le développement d'endofaunes. Nos données illustrent très bien le modèle TROX de Jorissen *et al.* (1995). Les microhabitats de nos faunes de foraminifères répondent en effet à la diminution du flux de matière organique comme les auteurs le suggéraient.

La Figure 10 montre, en plus de l'ALD₁₀ total par station, l'évolution de la profondeur de pénétration de l'oxygène, la profondeur maximale à laquelle on trouve des foraminifères vivants ('profondeur max'), et l'ALD₁₀ de trois espèces endopéliques : *Uvigerina peregrina*, de microhabitat endopélique superficiel, *Melonis barleeanus*, de microhabitat endopélique intermédiaire, et *Globobulimina affinis*, de microhabitat endopélique profond.

A la station B, où l'oxygène pénètre à 1,7 cm dans le sédiment, les microhabitats sont « condensés ». *U. peregrina* et *M. barleeanus* ont tous les deux un ALD₁₀ de 0,8 cm. *G. affinis* vit un peu plus profondément, son ALD₁₀ est de 2,4 cm. A la station A, le microhabitat de *G. affinis* commence à s'enfoncer ; puis celui de *Melonis barleeanus* en FP11, en suivant la profondeur de pénétration d'oxygène qui augmente. La pénétration de l'oxygène dans les

couches profondes du sédiment leur permet de se développer de plus en plus en profondeur ; aux stations FP11 (1600 m) et H (2000 m), on a un écart maximal entre la faune de surface (*U. peregrina* $ALD_{10}=0,7$ cm) et la faune profonde (*G. affinis* $ALD_{10}=6$ cm).

On atteint ensuite un seuil critique de flux de C_{org} en deçà duquel les faunes profondes ne se développent plus. Il y a effectivement une nette rupture entre la station H (2000 m) et la station FP1 (2400 m). Entre ces deux stations, la profondeur maximum à laquelle on retrouve des foraminifères se réduit de 7 cm en H à 2,5 cm à la station FP1, il n'y a plus d'endofaune profonde ni intermédiaire (Fig 10).

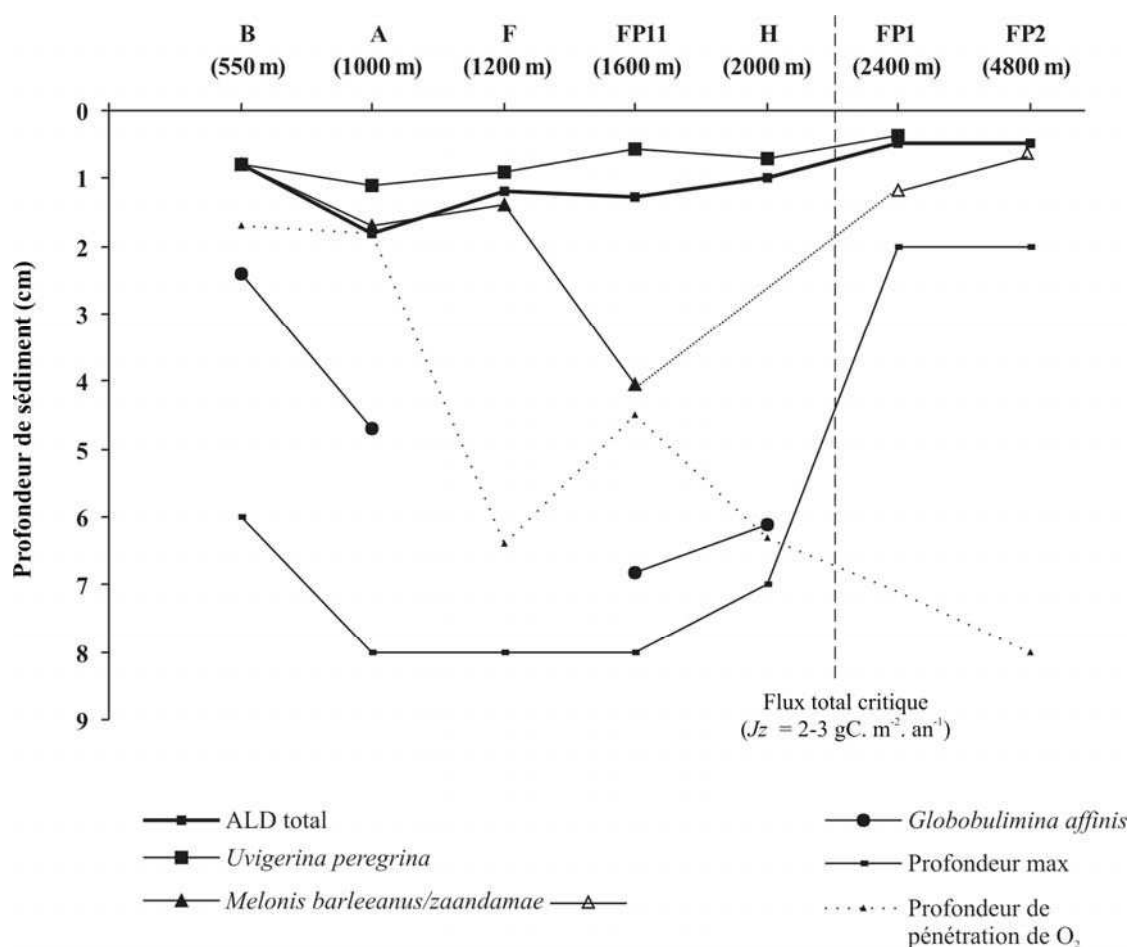


Figure 10. Évolution le long du transect de l'ALD de la faune totale, de certaines espèces et de la profondeur oxygène zero

Déjà la composition des faunes suggérait une rupture à ce niveau, ce qui renforce notre idée d'une valeur critique de flux total estimé située entre 2 et 3 $gC. m^2. an^{-1}$ (ou 1-1,5 $gC. m^2. an^{-1}$ de flux labile). D'après le modèle TROX, le fait que les foraminifères ne s'étalent pas profondément dans sédiment reflète le flux organique très faible aux grandes profondeurs. Les faibles quantités de matière organique sont utilisées à la surface du sédiment ; les espèces

endopéliques, limitées par des apports en nourriture trop insuffisants en profondeur, ne peuvent se développer. Les espèces endopéliques dominent les faunes plutôt dans des zones de haute productivité où les flux de matière organique sont accrus (Corliss, 1985 ; Mackensen & Douglas, 1989 ; Jorissen *et al.*, 1992 ; Rathburn & Corliss, 1994 ; Schmiedl *et al.*, 2000).

5. CONCLUSIONS

L'étude complémentaire de trois stations situées à 1600, 2400 et 4800 m de profondeur nous permet de diviser très schématiquement la faune de foraminifères benthiques de la pente du Golfe de Gascogne en trois zones (Fig. 11) :

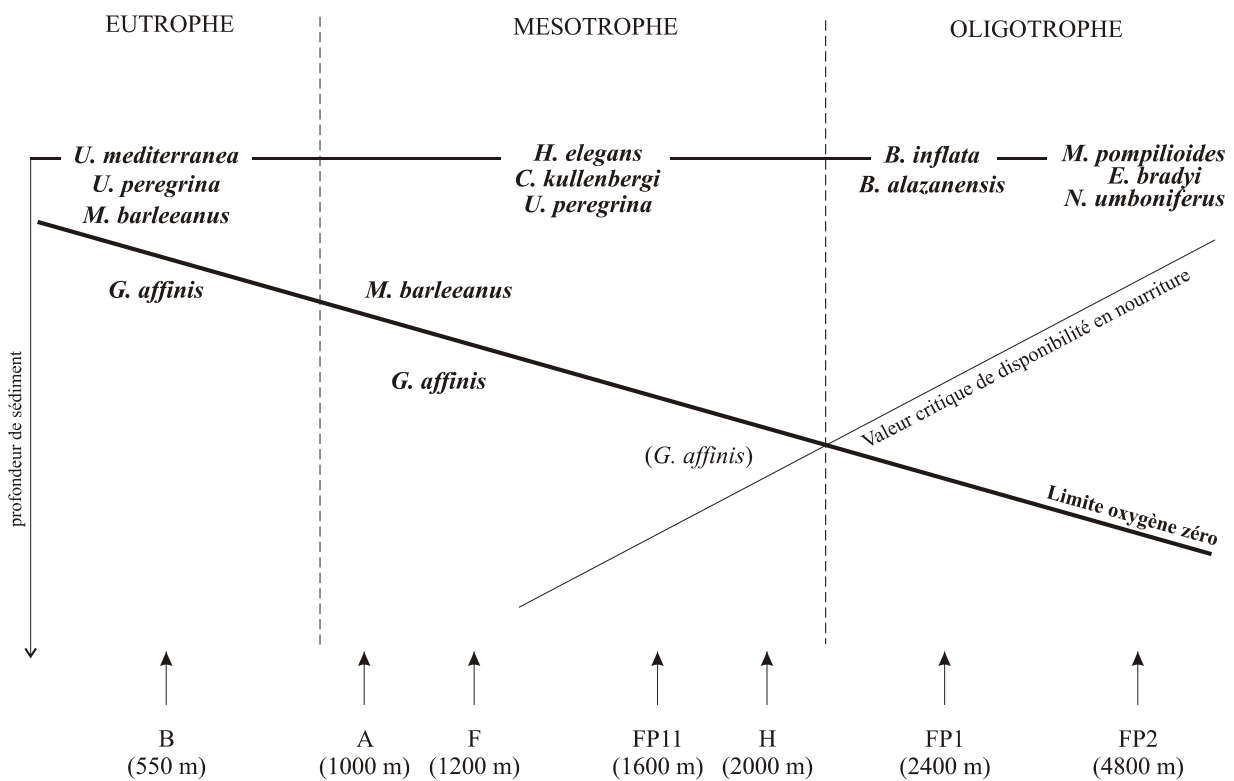


Figure 11. Distribution des microhabitats des foraminifères le long du transect bathymétrique du Golfe de Gascogne. Les trois types de milieux (eutrophe, mésotrophe et oligotrophe) sont indiqués approximativement. Les parenthèses signifient des très faibles densités.

- Au-dessus de 1000 m (haut de pente):

Les densités sont importantes, les foraminifères vivent dans la partie supérieure du sédiment superficiel (les microhabitats sont relativement condensés). Les faunes sont dominées en surface par *Uvigerina mediterranea* et *U. peregrina*, qui se nourrissent de matière organique fraîche et facilement métabolisable. Dans le sédiment se succèdent ensuite *Melonis barleeanus* (microhabitat intermédiaire), capable de se nourrir de matière organique de

moindre qualité, puis *Globobulimina affinis* (microhabitat profond), adaptée à de la matière organique plus réfractaire.

- Entre 1000 et 2000 m (milieu et bas de pente):

Peu à peu *Cibicidoides kullenbergi* et *Hoeglundina elegans*, espèces épipéliques ou endopéliques superficielles, vont remplacer *Uvigerina mediterranea* avec leur maximum en FP11 (1600 m) et H (2000 m) respectivement, montrant leur préférence pour des milieux plus mésotrophes. L'espèce *Uvigerina peregrina* fait toujours partie des espèces dominantes. Largement présentes à 1000 m, les endobiontes deviennent de plus en plus rares à mesure que la profondeur augmente (que le flux décroît).

- Au-delà de 2000 m (bas de pente et plaine abyssale) :

Les densités de foraminifères sont très faibles (< 50 individus/50 cm²). Il y a apparition en surface de faunes plus « épisodiques » adaptées à des niveaux trophiques peu élevés telles que *Nuttalides umboniferus* et *Melonis pompilioides*. Le flux de matière organique qui arrive sur le sédiment est critique : le peu de ressources métabolisables est utilisé en surface et empêche le développement d'endobiontes.

CHAPITRE 2

Niveau (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%	ALD ₁₀ (cm)
Perforés																	
<i>Bulimina inflata</i>	3	4				<i>1</i>	<i>1</i>							<i>1</i>	10	3.1	0.54
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	36	42	2			<i>1</i>									81	25.4	0.54
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>	1	8	2												11	3.4	0.80
<i>Cyclogyra involvens</i>		1			1										2	0.6	1.50
<i>Fissurina sp.</i>					1		1								2	0.6	2.75
<i>Gavelinopsis translucens</i>	10	2				2					1		1		16	5.0	0.33
<i>Globobulimina affinis</i>											2	1			3	0.9	6.83
<i>Gyroidina orbicularis</i>	2	6			3	4			1		1				17	5.3	1.52
<i>Hoeglundina elegans</i>	53	11				<i>1</i>	3				1	1			70	21.9	0.34
<i>Melonis barleeanus</i>					1	1		1	2		1				6	1.9	4.04
<i>Nonion sp.</i>		1													1	0.3	0.75
<i>Oridorsalis umbonatus</i>	2					1									3	0.9	0.25
<i>Pullenia bulloides</i>									1						1	0.3	4.50
<i>Pullenia quinqueloba</i>	1		1	1						4					7	2.2	0.81
<i>Uvigerina peregrina</i>	10	11		1			<i>1</i>						1		24	7.5	0.57
Porcelanés																	
<i>Miliolinella subrotunda</i>	3						<i>1</i>								4	1.3	0.19
<i>Pyrgo elongata</i>	7	4	2	1			<i>1</i>		1						16	5.0	0.56
<i>Pyrgo subsphaerica</i>	5	1													6	1.9	0.33
<i>Quinqueloculina seminula</i>	2														2	0.6	0.25
<i>Spiroculina sp.</i>	1														1	0.3	0.25
Agglutinés																	
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>	1	4	2	2						2		1			12	3.8	1.03
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>						1									1	0.3	2.75
<i>Eggerella bradyi</i>	1	5						1							7	2.2	0.67
<i>Glomospira cordialis</i>			1												1	0.3	1.25
<i>Pseudonosaria sp.</i>	1														1	0.3	0.25
<i>Reophax dentaliniformis</i>		2	1												3	0.9	0.92
<i>Textularia sp.</i>	1														1	0.3	0.25
<i>Trochammina sp 103.</i>												8			8	2.5	6.50
<i>Trochammina sp.</i>			2												2	0.6	1.25
TOTAL de specimens vivants	140	102	13	5	6	12	8	2	5	6	14	3	2	1	319		1.26

Annexe 1. Station FP11 (1600 m). Comptages des foraminifères vivants (non normalisés). Les nombres en italique indiquent des spécimens qui n'ont pas été pris en compte dans le calcul de l'ALD₁₀ (lorsque deux intervalles ou plus les séparent des autres foraminifères).

Niveau (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	Total	%	ALD ₁₀ (cm)
Perforés									
<i>Bolivina sp.</i>	1						1	0.6	0.25
<i>Bulimina alazanensis</i>	13	4	2				19	11.3	0.46
<i>Bulimina inflata</i>	10						10	6.0	0.25
<i>Cassidulina crassa</i>	1						1	0.6	0.25
<i>Cibicides ungerianus</i>	6						6	3.6	0.25
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>	2						2	1.2	0.25
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	2			1			3	1.8	0.75
<i>Gavelinopsis translucens</i>	8						8	4.8	0.25
<i>Gyroïdina orbicularis</i>	2		1				3	1.8	0.58
<i>Gyroïdina soldanii</i>		1	1				2	1.2	1.00
<i>Hoeglundina elegans</i>	9						9	5.4	0.25
<i>Lagena hispidula</i>			2	1			3	1.8	1.42
<i>Lagemmina spiculata</i>	6						6	3.6	0.25
<i>Melonis zaandamae</i>			2				2	1.2	1.25
<i>Nonionella iridea</i>	1						1	0.6	0.25
<i>Nuttalides umboniferus</i>	3						3	1.8	0.25
<i>Pullenia bulloides</i>			1				1	0.6	1.25
<i>Pullenia quinqueloba</i>	1	3	2				6	3.6	0.83
<i>Robertinoides bradyi</i>	1						1	0.6	0.25
<i>Spirillina decorata</i>	1						1	0.6	0.25
<i>Trifarina pauperata</i>		1					1	0.6	0.75
<i>Uvigerina peregrina</i>	8		1				9	5.4	0.36
Porcelanés									
<i>Biloculinella cryptella</i>	2	1					3	1.8	0.42
<i>Biloculinella irregularis</i>	2						2	1.2	0.25
<i>Miliolinella subrotunda</i>	2						2	1.2	0.25
<i>Pyrgo depressa</i>	2						2	1.2	0.25
<i>Pyrgo murrhina</i>		1					1	0.6	0.75
<i>Pyrgoella sphaera</i>	1	1	1				3	1.8	0.75
Agglutinés									
<i>Ammobaculites agglutinans</i>	10		1				11	6.5	0.34
<i>Ammodiscus sp.</i>	2		1				3	1.8	0.58
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>	1	4	1	1	1		8	4.8	1.06
<i>Cribrostomoides sp.</i>	1						1	0.6	0.25
<i>Eggerella bradyi</i>	3	2	1				6	3.6	0.58
<i>Haplophragmoides canariensis</i>	2						2	1.2	0.25
<i>Recurvoides sp.</i>			1				1	0.6	1.25
<i>Reophax bilocularis</i>	1						1	0.6	0.25
<i>Reophax dentaliniformis</i>	2	2	5				9	5.4	0.92
<i>Reophax guttiferus</i>	6	1					7	4.2	0.32
<i>Reophax scorpiurus</i>	3						3	1.8	0.25
<i>Scutulloris sp.</i>	1						1	0.6	0.25
<i>Spiroplectammina wrightii</i>	1						1	0.6	0.25
<i>Technitella melo</i>	1						1	0.6	0.25
<i>Textularia sp.</i>	1						1	0.6	0.25
<i>Textularia conica</i>	1						1	0.6	0.25
TOTAL de specimens vivants	120	21	23	3	1		168		0.49

Annexe 2. Station FP1 (2400 m). Comptages des foraminifères vivants (non normalisés).

CHAPITRE 2

Niveau (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	Total	%	ALD ₁₀ (cm)
Perforés								
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>	4					4	3.8	0.25
<i>Epistominella exigua</i>	2	1	1			4	3.8	0.63
<i>Gyroidina orbicularis</i>			1			1	1.0	1.25
<i>Melonis zaandamae</i>		1				1	1.0	0.75
<i>Melonis pompilioides</i>	6	1				7	6.7	0.32
<i>Nuttalides umboniferus</i>	10	7	1			18	17.3	0.50
<i>Oridorsalis umbonatus</i>	1	2	1			4	3.8	0.75
Porcelanés								
<i>Biloculinella irregularis</i>	2	2				4	3.8	0.50
<i>Pyrgo subsphaerica</i>	1	1	1			3	2.9	0.75
<i>Pyrgoella sphaera</i>		1				1	1.0	0.75
<i>Quinqueloculina seminula</i>	5	3		1		9	8.7	0.58
Agglutinés								
<i>Ammobaculites agglutinans</i>	2	1				3	2.9	0.42
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>	2	1				3	2.9	0.42
<i>Eggerella sp.1</i>	1					1	1.0	0.25
<i>Eggerella bradyi</i>	20	7	1	1		29	27.9	0.46
<i>Haplophragmoides canariensis</i>	2					2	1.9	0.25
<i>Reophax dentaliniformis</i>		1		1		2	1.9	1.25
<i>Reophax piluliferis</i>	1					1	1.0	0.25
<i>Reophax scoriurus</i>		1				1	1.0	0.75
<i>Robertinoides bradyi</i>			1	1		2	1.9	1.50
<i>Saccamina sp.</i>		1				1	1.0	0.75
<i>Scuttuloris sp.</i>	1	1	1			3	2.9	0.75
TOTAL de specimens vivants	60	32	8	4		104		0.54

Annexe 3. Station FP2 (4800 m). Comptages des foraminifères vivants (non normalisés).

	A		F		FP11		H		FP1		FP2	
	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%
Perforés												
<i>Amphicoryna scalaris</i>	2	1.3										
<i>Bolivina sp.</i>									2	1.3		
<i>Bulimina alazanensis</i>							15	3.9	26	16.9		
<i>Bulimina inflata</i>	7	4.4	21	11.5	33	22.4	49	12.6	14	9.1		
<i>Bulimina exilis</i>									1	0.6		
<i>Cassidulina carinata</i>	1	0.6							3	1.9		
<i>Cibicides ungerianus</i>	2	1.3							1	0.6		
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>							1	0.3	2	1.3	10	6.2
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>			6	3.3	31	21.1	11	2.8			1	0.6
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>			2	1.1	5	3.4						
<i>Epistominella exigua</i>											50	31.1
<i>Dentalina sp.</i>									1	0.6		
<i>Fissurina sp.</i>							2	0.5	1	0.6	2	1.2
<i>Gavelinopsis translucens</i>	2	1.3	2	1.1	5	3.4			2	1.3		
<i>Globobulimina affinis</i>			2	1.1					2	1.3		
<i>Gyroidina orbicularis</i>	2	1.3	6	3.3	8	5.4	25	6.4	6	3.9	16	9.9
<i>Gyroidina sp.</i>			1	0.5			1	0.3		0.0		
<i>Hoeglundina elegans</i>	4	2.5			3	2.0	3	0.8	5	3.2		
<i>Lenticulina sp.</i>			1	0.5								
<i>Melonis barleeanus</i>	22	13.8	21	11.5	9	6.1			2	1.3		
<i>Melonis pompiliodes</i>									4	2.6	16	9.9
<i>Melonis zaandamae</i>											8	5.0
<i>Nonionella turgida</i>									3	1.9		
<i>Nuttalides umboniferus</i>	2	1.3							1	0.6		
<i>Oolina sp.</i>							1	0.3				
<i>Oridorsalis umbonatus</i>			3	1.6	3	2.0	2	0.5			16	9.9
<i>Pullenia bulloides</i>							1	0.3	2	1.3		
<i>Pullenia sp.</i>					1	0.7	3	0.8				
<i>Pullenia quinqueloba</i>							4	1.0	7	4.5		
<i>Uvigerina hispida</i>	1	0.6										
<i>Uvigerina mediterranea</i>	40	25.2	25	13.7								
<i>Uvigerina peregrina</i>	70	44.0	85	46.4	49	33.3	237	60.9	41	26.6		
Porcelanés												
<i>Pyrgo murrhina</i>			2	1.1					1	0.6	7	4.3
<i>Pyrgoella sphaera</i>											2	1.2
<i>Triloculina sp.</i>									1	0.6		
Agglutinés												
<i>Ammobaculites agglutinans</i>									3	1.9	3	1.9
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>							5	1.3			12	7.5
<i>Cribrostomoides bradyi</i>									3	1.9		
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>							14	3.6	2	1.3	4	2.5
<i>Cystammina pauciloculata</i>							7	1.8				
<i>eggerella bradyi</i>	4	2.5	6	3.3			5	1.3	6	3.9	9	5.6
<i>Reophax bilocularis</i>									1	0.6		
<i>Reophax dentaliniformis</i>							3	0.8	2	1.3	2	1.2
<i>Reophax guttiferus</i>									1	0.6		
<i>Reophax subglobosus</i>									8	5.2		
<i>Trochammina sp1.</i>											3	1.9
TOTAL de specimens morts	159		183		147		389		154		161	

Annexe 4. Comptages des faunes mortes dans les stations de la pente du Golfe de Gascogne.

CHAPITRE 3

**SPATIAL VARIABILITY IN DEEP-SEA BENTHIC
FORAMINIFERA COMMUNITIES FROM MICRO- TO
MESO-SCALE**

C. Griveaud¹, F. Jorissen¹

*1 Laboratoire d'Étude des Bio-indicateurs Actuels et Fossiles (BIAF), UFR
Sciences, Université d'Angers, 2 bd Lavoisier, 49045 Angers Cedex, France*

CHAPITRE 3

SPATIAL VARIABILITY IN DEEP-SEA BENTHIC FORAMINIFERA COMMUNITIES FROM MICRO- TO MESO-SCALE

1. INTRODUCTION

Numerous studies have shown that the spatial distribution of benthic foraminifera is heterogeneous (e.g. Buzas, 1965, 1968, 1970; Lynts, 1966; Boltovskoy & Lena, 1969; Schafer, 1971). Recent observations show that the deep sea, longtime considered as a uniform desert, has an irregular sediment-water interface, with a patchy distribution of organic matter (Grassle & Grassle, 1994; Rice & Lamshead, 1994). These observations have led to the concept of « patchiness ». Patchiness has been defined as a distribution of organisms in space that deviates from randomness, in the direction of aggregation rather than regularity (Diggle, 1983). This spatial variability results from modifications in the topography of the seafloor by macro-organisms and by fluctuations of deep currents that influence the distribution of organic matter through resuspension and resedimentation (Thiel *et al.*, 1990; Grassle & Grassle, 1994). The understanding of such spatial heterogeneity can help to assess the reliability of population density estimates based on limited sample volumes or surfaces (Rice & Lamshead, 1994). Moreover, the understanding of patchiness and its underlying reasons could provide evidence for interactions between biotic and abiotic factors on the deep-sea floor, and could partially explain high diversity found in deep-sea benthic communities (Grassle & Morse-Porteous, 1987; Grassle, 1989; Snelgrove *et al.*, 1994). Furthermore, spatial variability is most times interfering with temporal variability (Silva *et al.*, 1996; Fontanier *et al.*, 2003) and can therefore potentially obscure studies on seasonal or interannual faunal changes (Fontanier *et al.*, 2003, 2006b).

In most studies on the ecology of deep-sea benthic foraminifera, interpretations are based on an inventory of one single core that is supposed to faithfully represent the study area. The reasons for such a restrictive strategy are essentially practical (time) and financial. However, by omitting spatial microvariability, such a limited sampling hampers the reliability of the ecological interpretations. Buzas (1968) suggested that for studies on spatial

distribution, the study area must be small enough to ensure the stability of environmental parameters, but also large enough and the individuals abundant enough to make the study meaningful. He considered a surface of a square foot ($\sim 900 \text{ cm}^2$) as a good compromise. Barmawidjaja *et al.* (1992) underlined the possibility of patchiness and insisted on the necessity of studying replicate cores. Hohenegger *et al.* (1993) showed that the distribution of the foraminiferal faunas follows the patchy distribution of organic matter. With this knowledge in mind, several questions come up:

- Is there a microvariability in the distribution of deep-sea benthic foraminifera? If so, can a single multi-core be considered as representative of a larger area?
- Does the fossil sediment also show some patchiness, or is all recent patchiness cancelled by mixing processes? If recent patchiness is lost in the fossil record, we may ask whether the fossil sediment gives a realistic picture of the past environment?
- Can we consider geochemical measurements (e.g. nitrate, oxygen, manganese) as reliable descriptors at micro- and meso-scales or are they also suffering from patchiness?

The purpose of the present study is to examine the spatial distribution of living benthic foraminifera in deep-sea locations where homogeneity of environmental variables is expected. We focus on the spatial variability at a micro- and a meso-scale (<1 m and about 100 m, respectively) by comparing living faunas from series of six multi-cores taken at three different stations, each sampled with two successive multi-tube corer deployments. We will also compare living (stained) and dead foraminiferal faunas in order to assess the relationships between living and dead assemblages. The overall distribution of the faunas in the study area and the influence of the organic matter flux on the faunal density and composition will be studied in more detail in the next chapter.

2. MATERIAL AND METHODS

The study area is located at the western Iberian continental margin, off southern Portugal (Fig. 1). The shelf is 15 to 20 km wide and extends to about 130 m depth (Monteiro & Moita, 1971; Alveirinho-Dias *et al.*, 1980). Below the shelf break, the continental slope forms a shallow ramp down to 5000 m (Giesel & Seibold, 1968). The water column is composed of North Atlantic Central Water (NACW) from the thermocline down to 600 m,

Mediterranean Outflow Water (MOW) between 600 to 1500 m, and North Atlantic Deep Water (NADW) down to the seefloor (Zenk & Armi, 1990). Limited coastal upwelling occurs along the Portugal margin (Fiùza, 1983 ; Abrantes, 1988) but primary production remains well below values known from other upwelling area (60 to $100 \text{ g C.m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$, Antoine *et al.*, 1996, compared to, e.g., $325 \text{ g C.m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ off Cape Blanc NW Africa; Schemainda *et al.*, 1975; Berger *et al.*, 1987).

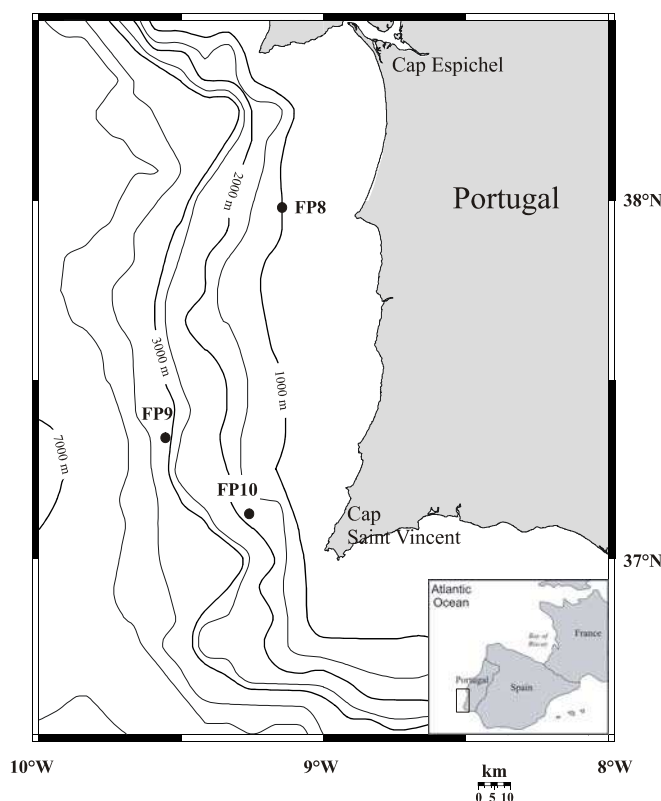


Figure 1: Bathymetric map showing the position of our three stations FP8, FP9 and FP10

Station FP8 is situated at 980 m depth, within the MOW. According to van Aken (2000) and Zenk & Armi (1990), the MOW at this site is characterized by high salinity (between 36 and 36.3), a temperature of about 11°C , relatively high oxygen values (about 4 ml.L^{-1}) and low nutrient concentration, due to its origin in the oligotrophic Mediterranean Sea (Ambar *et al.*, 1976; Zenk & Armi, 1990). The MOW enters the North Atlantic southwest off Cape St Vincent (Fig. 1) and flows northward along the West Iberian ocean margin (Mazé *et al.*, 1997). It forms isolated eddies (called meddies) of 40 to 50 km diameter close to the Iberian margin (Arhan *et al.*, 1994). Surface sediment is made of sand-silty-clay, with a rather low C_{org} content (0.4 %) (Schönfeld, 1997). Stations FP10 and FP9 are located within the NADW, at 1860 and 3100 m respectively. This water mass shows only slow movements (Meinke *et al.*, 1975), has a low salinity (34,5-35,5) and high dissolved oxygen

concentrations (5.8-6 ml. L⁻¹, Van Aken, 2000). Temperature is about 5°C at 2000 m (Schönfeld, 1997) and 3°C at 3000 m. Sediment consist in clayed silt at station FP10 (1860 m) and hemipelagic silty clay at station FP9 (3100 m).

The three stations studied in this chapter have been sampled during the FORAMPROX 1 cruise in August 2003. A classical Barnett multi-corer (Barnett *et al.*, 1984) was used, providing cores with an inner diameter of 6.3 cm (surface area: ~31 cm²). This method allows to sample the first dm of the sediment and to keep the sediment-water surface totally undisturbed. At each station, the multi-corer was deployed twice, and for each deployment 3 cores were analyzed. The comparison of 3 cores of the same deployment gives insight into microscale (<1 m) patchiness, whereas the comparison of cores taken from two successive deployments taken approximately at the same site gives insight into patchiness at a mesoscale (~10-200 m).

Station	Depth (m)	Latitude	Longitude	Core					
				Deployment A			Deployment B		
FP8	980	38°01'N	9°20'W	A1	A2	A3	B1	B2	B3
FP10	1860	37°11'N	9°38'W	A1	A2	A3	B1	B2	B3
FP9	3125	37°31'N	9°45'W	A1	A2	A3	B1	B2	B3

Table 1: Geographical positions of the stations and cores names.

Nitrates have been measured in the sediment according to the method of Anderson (1979), by flow injection analysis (FIA), in one of the cores at each station, randomly from deployment A or deployment B.

The putative depth of zero oxygen is determined by the Manganese profile. Since manganese is oxidized in the oxic part of the sediment, the apparition of Mn²⁺ ions (reduced) shows that no more oxygen is present in the sediment. The zero oxygen level is thus supposed to be positioned at the point where Mn²⁺ values start to emerge (Froelich *et al.*, 1979; see introduction, la diagénèse précoce).

For foraminiferal analysis, six cores of 31 cm² have been sliced at each station (three cores for each of the two deployments), every ½ cm until 4 cm, and every 1 cm between 4 and 10 cm depth. Each sample has been stored in a 1.2 g. L⁻¹ Rose Bengal solution (ethanol 95% + Rose Bengal powder). In the laboratory, samples have been sieved and separated into two fractions (>150µm, 63-150µm), and stored in 95% ethanol. The live (stained) foraminifera have then been picked and stored in Chapman slides. Only bright pink specimens with clearly stained protoplasm have been considered alive. The dead fauna has been picked for at least two cores at each station.

To describe the vertical distribution of foraminifera in the sediment, the ALD₁₀ (Average Living Depth) of each species in each core has been calculated according to Jorissen *et al.* (1995):

$$ALD_x = \sum_{i=0,x} \frac{n_i \times D_i}{N}$$

Where x is the lower boundary of the deepest level (cm), n_i the number of specimens in interval i , D_i the midpoint of sample in interval i (cm), and N the total number of individuals in all levels. When two or more intervals in a row are depleted of living specimens for one species, the lower intervals are not taken in accounts for the calculations of the ALD₁₀. Specimens that appear stained in these lower intervals are hence probably not alive; the mistake of the determination may come from a slow rate of degradation of the protoplasm in the hypoxic deep sediment. These specimens that are not counted for the ALD₁₀ are represented in italics in the data table (see appendix).

Cores taken at stations FP8 and FP10 showed a very regular succession of silty clays. Cores from the station FP9, however, showed traces of burrowing. One core (core FP9B1) presented a living polychaete (worm) of ½ cm diameter, extending from 4 to 8 cm, more or less vertically. This macro-organism was cut by the Plexiglas tube (at the depth of 8 cm).

3. RESULTS

We will present our results for one station after the other, from the shallowest to the deepest one. For each station, total densities, composition and vertical distribution of living faunas are described, as well as the composition of the dead faunas. The total densities of the living foraminifera are expressed as the number of live foraminifera found below a 50 cm² surface area. For the vertical distribution of species, foraminiferal densities at each layer are normalized for a volume of 50 cm³.

3.1. Station FP8 (980 m)

The total foraminiferal standing stocks per core, standardized for a surface of 50 cm², are shown Fig. 2. Core A1 exhibits a high value of about 400 specimens per 50 cm². All other cores, that resemble each other, show much lower densities, of about 100 specimens per 50 cm² (Fig. 2). Perforate species strongly dominate in all the cores (between 92 and 98% of the total faunas) while porcelaneous species are always very rare (<2%) or even absent in four cores out of six. Agglutinated species account for about 2-8% of the total standing stock in all cores.

Species richness ranges from 8 to 20 species per core. Core A1, with the higher density, exhibits also the highest species richness (20 species). Core B3 contains only 8 different species.

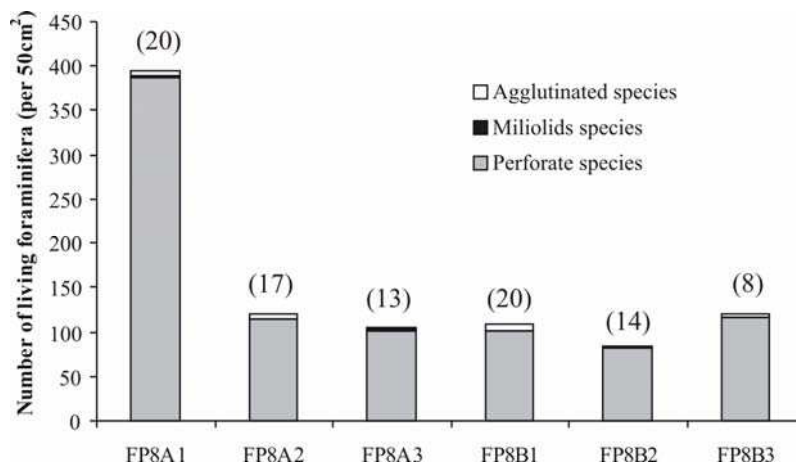


Figure 2: Station FP8 (980m). Densities of the total live foraminiferal faunas, in the six cores from 0 to 10 cm depth, standardized for a surface area of 50 cm². The abundance of the different groups of foraminifera (agglutinated, porcelaneous and perforate) is also shown. The number within parentheses represents the total number of species found in each core (species richness).

The fauna is dominated by *Uvigerina mediterranea*, *Melonis barleeanus*, *Globobulimina affinis*, *Uvigerina peregrina*, *Bulimina inflata*, *Siphonina reticulata* and *Eggerella bradyi* (Fig. 3 and Table 2).

	FP8A1	FP8A2	FP8A3	Total A	FP8B1	FP8B2	FP8B3	Total B	Total %
<i>Bulimina inflata</i>		6.7 (5)		1.3 (5)	2.9 (2)			1.0 (2)	1.2 (7)
<i>Globobulimina affinis</i>	10.2 (25)	4.0 (3)	7.7 (5)	8.5 (33)	7.4 (5)	38.5 (20)	10.7 (8)	16.9 (33)	11.4 (66)
<i>Melonis barleeanus</i>	10.6 (26)	5.3 (4)	24.6 (16)	11.9 (46)	10.3 (7)	7.7 (4)	5.3 (4)	7.7 (15)	10.5 (61)
<i>Siphonina reticulata</i>	0.8 (2)	6.7 (5)	3.1 (2)	2.3 (9)	1.5 (1)	1.9 (1)		1.0 (2)	1.9 (11)
<i>Uvigerina mediterranea</i>	68.3 (168)	53.3 (40)	47.7 (31)	61.9 (239)	39.7 (27)	23.1 (12)	62.7 (47)	44.1 (86)	55.9 (325)
<i>Uvigerina peregrina</i>	1.6 (4)	5.3 (4)		2.1 (8)	8.8 (6)	7.7 (4)	9.3 (7)	8.7 (17)	4.3 (25)
<i>Eggerella bradyi</i>	0.4 (1)	1.3 (1)	1.5 (1)	0.8 (3)	5.9 (4)	1.9 (1)	4 (3)	4.1 (8)	1.9 (11)
Others	8.1 (20)	17.3 (13)	15.4 (10)	11.1 (43)	23.5 (16)	19.2 (10)	8.0 (6)	16.4 (32)	12.9 (75)
Total densities	246	75	65	386	68	52	75	195	581

Table 2: Station FP8 (980 m). Relative (bold) and total (within parentheses) abundances of the main foraminiferal taxa (with a relative abundance of 5% or more in at least one of the six cores). The total abundances represent the average abundances of the species in the total fauna of the 6 cores put together.

U. mediterranea strongly dominates the faunas (from 39.7% to 68.3% of the total fauna) in five cores and is also well represented in core B2 (23.1%). *Globobulimina affinis* occurs with a maximum percentage in core B2 (38.5%), and is well represented in all other cores (between 7.4% and 10.7%), with the exception of core A2, where it accounts for only 4 % of the total fauna. The relative abundance of *Melonis barleeanus* is elevated in core A3 (24.6%) and varies between 5.3% and 10.6% in the other cores. *U. peregrina* always occurs with less than 10% and is even absent in core A3. *B. inflata* is only present in cores A2 and B1 at low relative abundances (2.9% and 6.7%). *Eggerella bradyi* is present in all cores, but with low percentages (a maximum of 5.9% in core B1). *Siphonina reticulata*, present in all cores except for B3, exhibits low relative densities (a maximum of 6.7% in core A2).

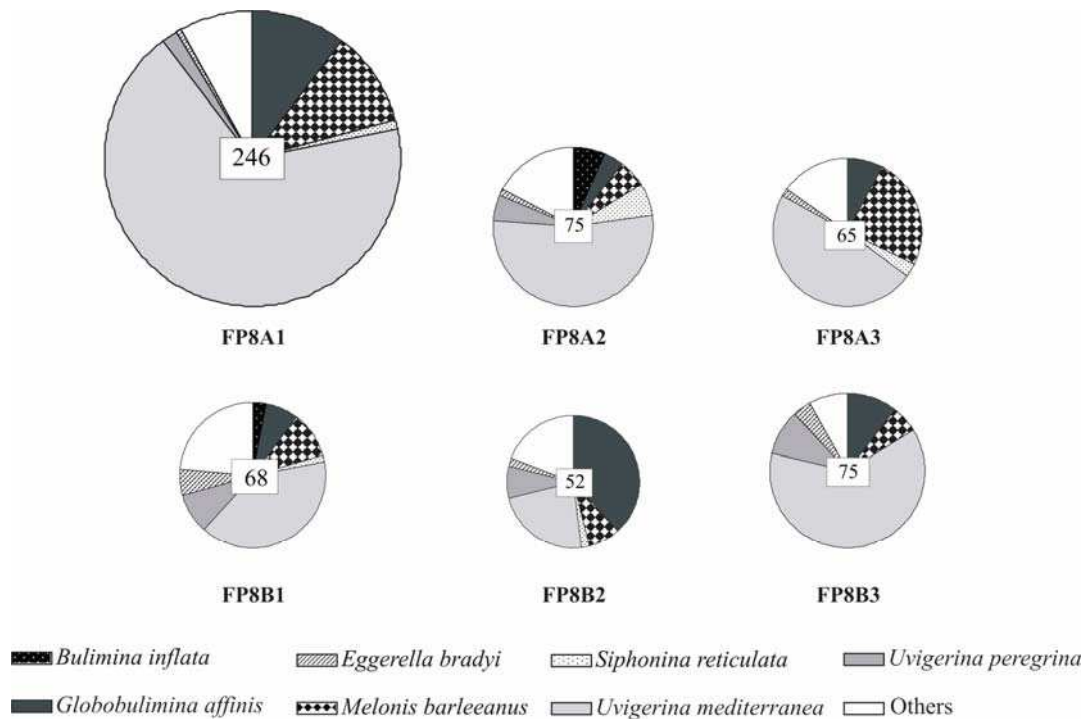


Figure 3: Station FP8 (980 m). Total densities in each core (white square in the center) and faunal composition. Only dominant taxa with a relative proportion of >5% in at least one core are represented. NB: total densities are not normalized for sediment surface or volume.

The main differences in the species composition between the six cores are

- (1) The strongly varying percentages of *U. mediterranea*, from 23.1% in core B2 to 68.3% in core A1;
- (2) The very high percentage of *G. affinis* in core B2, associated with the rather low density of *U. mediterranea* in this core;
- (3) The sporadic occurrence of *B. inflata* (only cores A2 and B1).

We use the Sanders' similarity index (1960) based on the proportion of dominant species in each core to compare the specific compositions (Table 3). This index is calculated as the shared relative abundance (expressed in percentage) of all species that two samples have in common. In practice, for all species found in both samples, the percentage values of the core with the lowest relative frequency is retained, and these percentage values are summed for all species. In case of totally similar faunas, the result will be 100%. In practice, values higher than 70% imply a high degree of similarity (Cearreta, 1986).

We use only dominant species (that occur with a relative proportion of at least 5% in at least one core), considering the other species as unrepresentative of the overall fauna.

	FP8A1	FP8A2	FP8A3	FP8B1	FP8B2	FP8B3
FP8A1	-	-	-	-	-	-
FP8A2	80.3	-	-	-	-	-
FP8A3	76.9	88.8	-	-	-	-
FP8B1	71.3	77.5	87.5	-	-	-
FP8B2	51.9	65.0	65.0	71.4	-	-
FP8B3	89.0	90.7	82.7	77.6	58.6	-

Table 3: Station FP8 (980 m). Sanders' similarity index between cores.

All cores exhibit high Sanders similarity indexes, witnessing a very high similarity of the faunal composition and the relative proportions of the main species. Only core B2 shows a relatively low similarity with all other cores (between 51.8% and 71.4%). This is caused by lower abundance of *U. mediterranea* (23.1% against 39.7-68.3% in the 5 other cores) and higher abundance of *G. affinis* (38.5% against 4.0-10.7% in the 5 other cores). Similarity between the 3 cores of each deployment is not systematically higher than the similarity between cores from two successive deployments.

Fig.4. shows the proportion of foraminifera that live in the upper sediment layer (0-2 cm) compared to the individuals that live deeper in the sediment (2-10 cm). In all cores except for core B2, the living fauna is mainly (more than 80%) concentrated in the topmost 2 cm. In core B2, however, deep infaunal taxa represent 45% of the total fauna, which is much more than in all other cores. Analysis of the census data reveals that this higher percentage of infaunal elements is due to a much poorer surface fauna (29 individuals in the 0-2 cm interval, versus 61-70 in the 4 other cores of similar total density), but also to a higher amount of infaunal taxa (23 individuals versus 2-8 in 4 other cores).

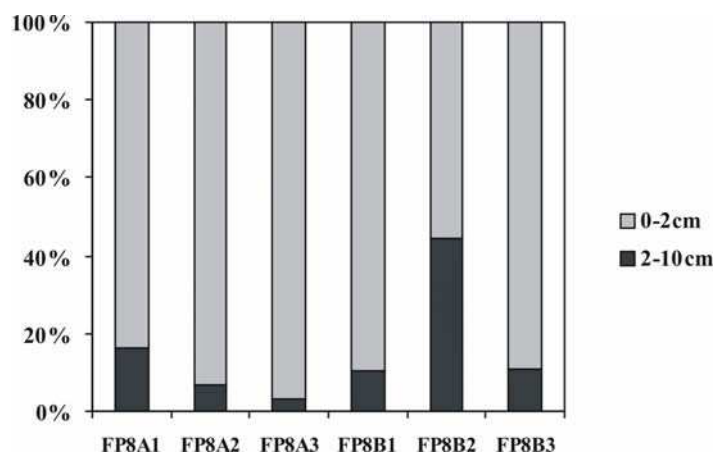


Figure 4: Station FP8 (980 m). Proportions of living foraminifera in the 0-2 cm and 2-10 cm levels for the 6 investigated cores.

Fig. 5. shows the vertical distribution of the main taxa (*U. mediterranea*, *M. barleeanus*, *G. affinis*, *U. peregrina*, *B. inflata*, *S. reticulata* and *E. bradyi*) in the six cores. Most of the fauna is concentrated in the oxic part of the sediment (0-2.75 cm). In all cores, densities are highest in the topmost interval (0-0,5 cm), decrease sharply in the second interval (0,5-1cm) and decrease more gently below. We also observe in most cores a small subsurface peak, around 3.5 cm. The maximum depth at which living specimens are found varies between 4 and 6 cm.

Uvigerina mediterranea dominates the first centimeter of all cores and its occurrence always diminishes rapidly towards subsurface levels. This species is especially rich in core A1 in the first half centimeter (>400 specimens per 50 cm³), and relatively scarce in core B2. *U. peregrina* and *Bulimina inflata* are always restricted to the topmost centimeter. *Melonis barleeanus* is never present in the first half centimeter and its density maximum is always found between 1 and 2 cm. *Globobulimina affinis* always occurs in deeper layers, with a subsurface maximal around 3-4 cm. Moreover, its microhabitat seems to be correlated with the oxygen zero boundary. *G. affinis* appears in the lowest part of the oxygen containing interval, and continues to be present in an interval of 1-3 cm below the oxygen zero oxygen level. *Eggerella bradyi* occurs at low densities in the first centimeter of the sediment only. It is never present below 1.5 cm depth. *Siphonina reticulata* is also mainly present in the first centimeter, but was found until 2 cm depth in core A1.

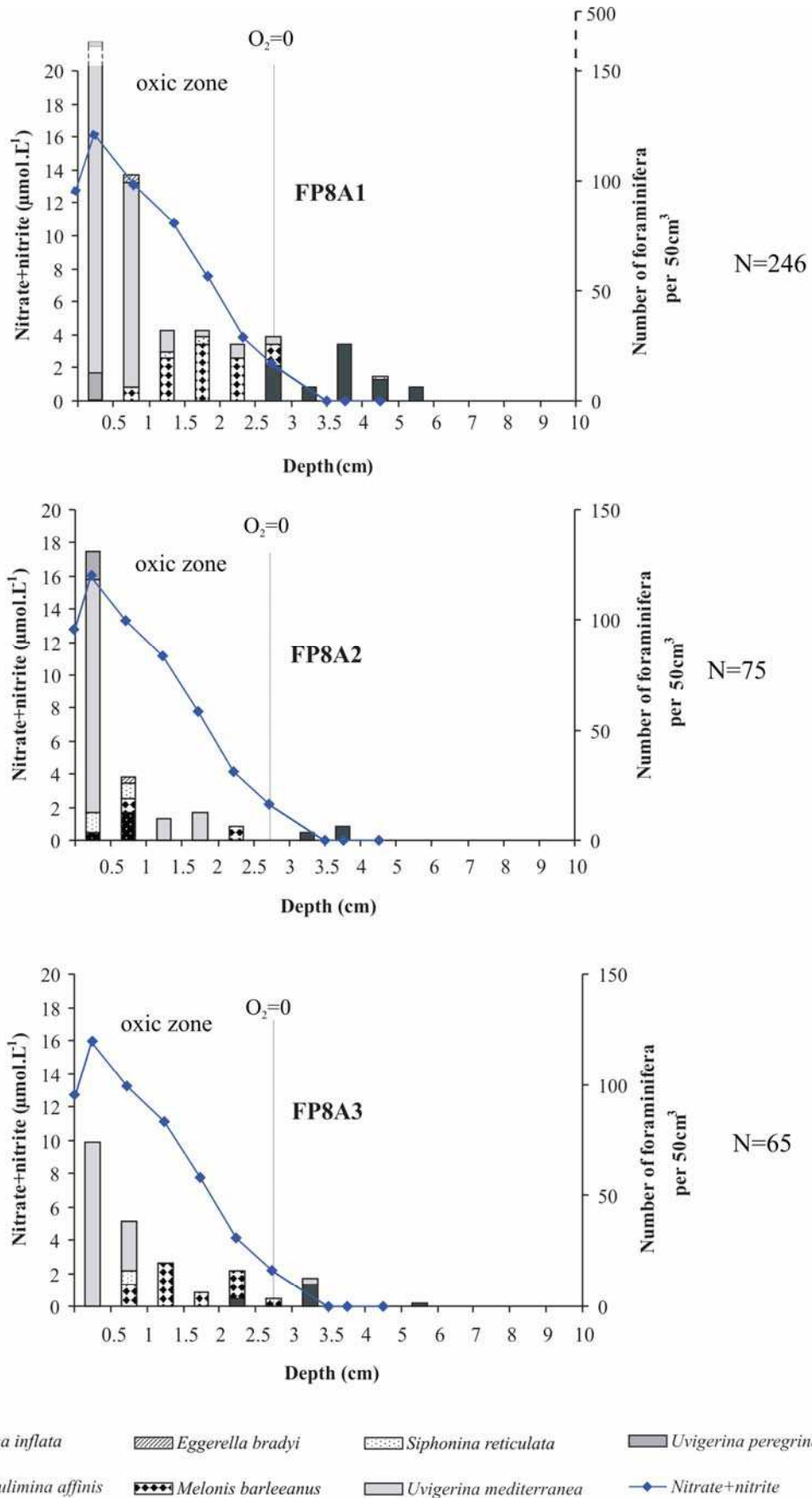


Figure 5a: Station FP8 (980 m). Microhabitat distribution of the 7 most abundant species in the 3 cores of deployment A. The putative zero oxygen level and the nitrate+nitrite profile are also represented. (NB: the foraminiferal density scale is truncated for core FP8A1 to allow a better comparison between cores).

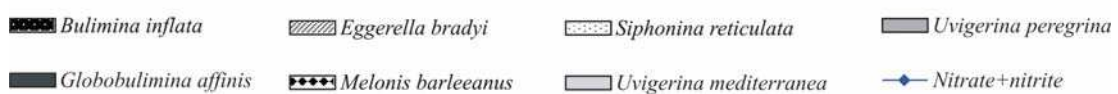
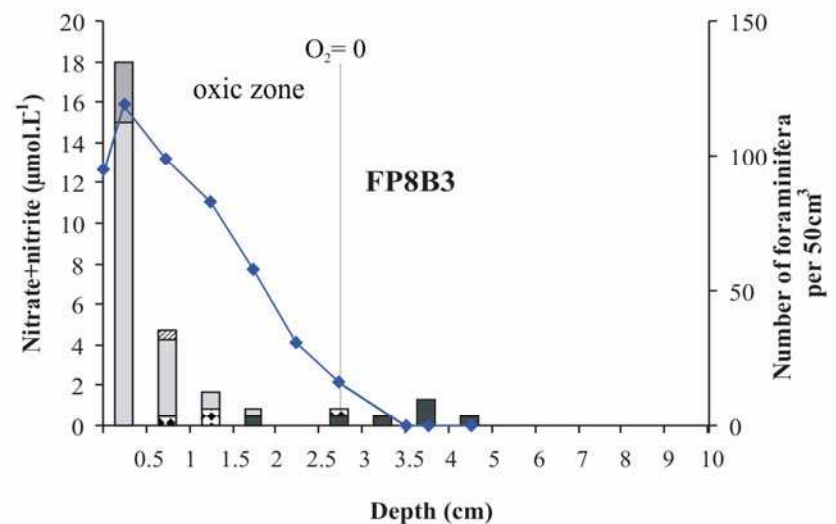
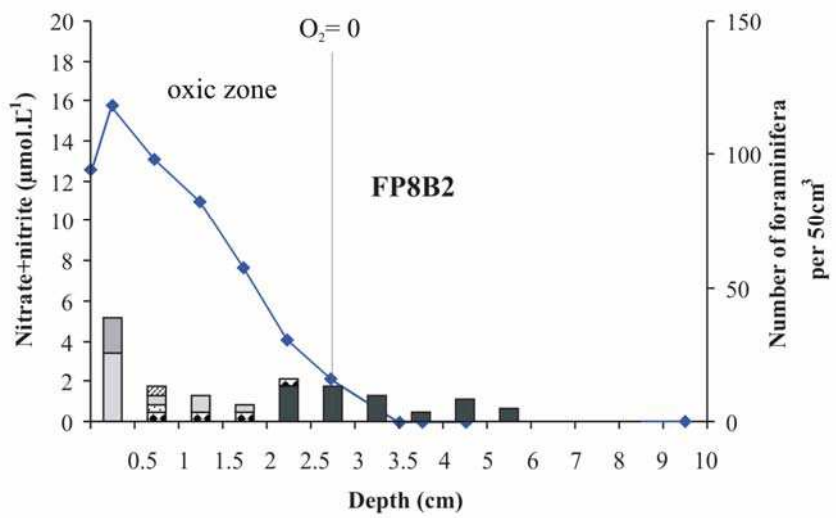
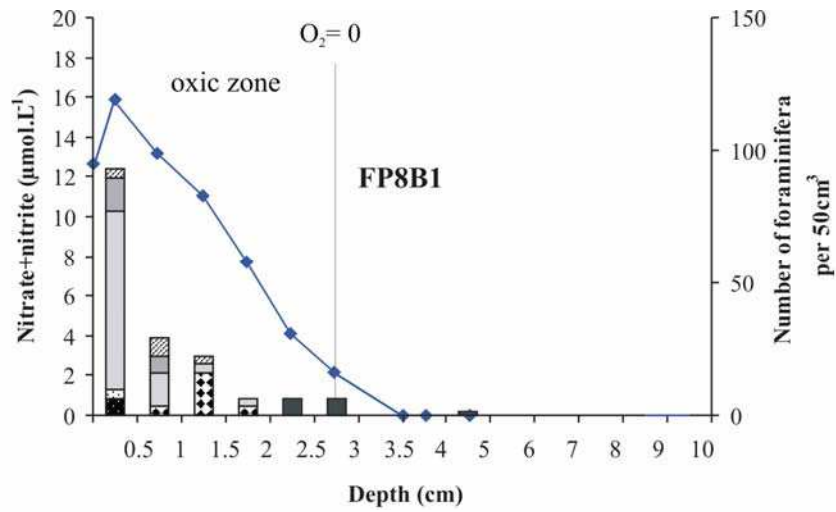


Figure 5b: Station FP8 (980 m). Microhabitat distribution of the 7 most abundant species in the 3 cores of deployment B. The putative zero oxygen level (see Material & Methods) and the nitrate+nitrite profile are also represented.

Table 4 shows the ALD₁₀ (from each core) and the total ALD₁₀ (all cores summed up) for the main living taxa. Since many species occur only rarely, we consider the ALD₁₀ only significant if at least 10 individuals are used for the calculations. Most of the taxa exhibit a very similar ALD₁₀ for the 6 studied cores. The superficially living taxa *Uvigerina mediterranea* and *U. peregrina* have very reduced standard errors (respectively 0.46±0.03 cm and 0.28±0.03 cm), indicating that their average living depth is very similar in all of the cores. Also the microhabitats of the main infaunal taxa show little variation (3.51±0.14 cm for *Globobulimina affinis* and 1.53±0.08 cm for *Melonis barleeanus*). *S. reticulata*, that occurs rarely, exhibits a wider range of ALD₁₀ (from 0.25 cm to 1.5 cm). However, the latter value is only based on 2 specimens.

	FP8A1	FP8A2	FP8A3	A cores	FP8B1	FP8B2	FP8B3	B Cores	Total
<i>Bulimina inflata</i>		0.65 (5)		0.65 (5)	0.25 (2)			0.25 (2)	0.54(7)
<i>Globobulimina affinis</i>	4.0 (25)	3.58 (3)	3.5 (5)	3.86 (33)	2.5 (4)	3.6 (20)	3.5 (8)	3.45 (32)	3.67(66)
<i>Melonis barleeanus</i>	1.79 (25)	1.50 (4)	1.56 (16)	1.68 (45)	1.25 (7)	1.5 (4)	1.1 (3)	1.29 (14)	1.66(61)
<i>Siphonina reticulata</i>	1.5 (2)	0.45 (5)	0.75 (2)	0.75 (9)	0.25 (1)	0.75 (1)		0.50 (2)	0.70(11)
<i>Uvigerina mediterranea</i>	0.40 (168)	0.48 (40)	0.37 (30)	0.41 (238)	0.42 (27)	0.58 (12)	0.42 (47)	0.44 (86)	0.43(325)
<i>Uvigerina peregrina</i>	0.25 (4)	0.25 (4)		0.25 (8)	0.42 (6)	0.25 (4)	0.25 (7)	0.31 (17)	0.29(25)
ALD₁₀ of core	0.59 (245)	0.66 (75)	0.98 (63)	0.67 (383)	0.74 (67)	1.89 (52)	0.77 (74)	1.06 (193)	0.80 (576)

Table 4. Station FP8 (980 m). Average Living Depth (ALD₁₀) of main foraminiferal species and number of individuals on which the calculation is based (within parentheses). The average ALD₁₀ values for A cores, B cores and total give the weighted average for the 3 A cores, the 3 B cores, and the 6 cores.

Fig. 6 shows the composition of the dead faunas from the 150 µm fraction in two cores, one of each multi-corer deployment (FP8A1 and FP8B3). The study of the dead fauna was carried out on level 3-3.5 cm. At this depth, most of the non-fossilizing arenaceous foraminifera have disappeared (Bizon & Bizon, 1985), and deeper living faunal elements will be correctly represented (Loubere, 1989). The two cores exhibit a striking similarity in composition. Both are dominated by *Uvigerina mediterranea* (23% and 19%), *Bulimina inflata* (15% and 19%), *Melonis barleeanus* (10% and 9%) and *U. peregrina* (6% and 13%), which are also dominant in the living fauna. Three other species that were only encountered in minimal numbers in the living fauna, are much richer in the dead fauna: *Bulimina marginata* (7 and 3%), *Cibicidoides pachyderma* (6% and 7%) and *Hyalinea balthica* (9% and 9%).

The calculated Sanders' similarity index is very high (88,1), witnessing of a very high similarity in composition and abundances between these two cores.

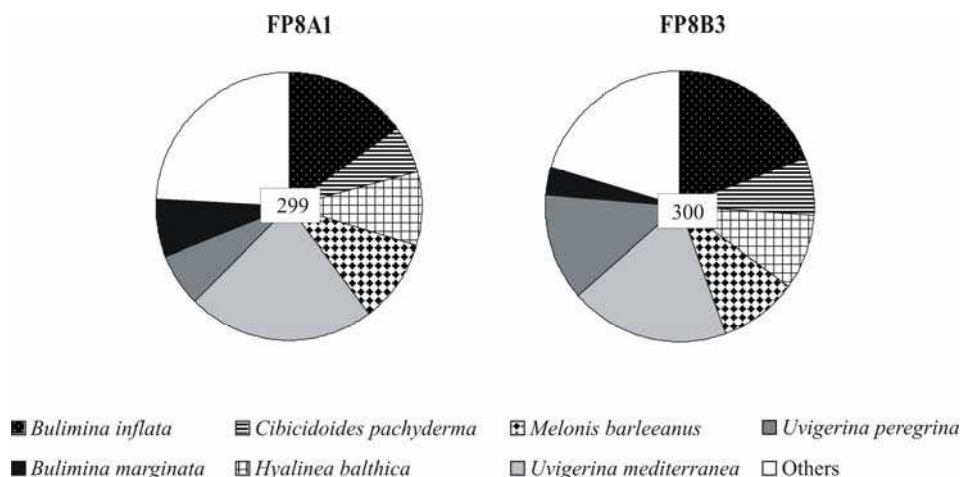


Figure 6: Station FP8 (980 m). Composition of dead faunas in two cores. The number in the white square represents the number of individuals that were counted.

We also calculated the Sanders' similarity index between total living and dead faunas. The living faunas of the six cores have been summed up, and for all species the relative abundance is expressed as a percentage of the total living fauna. The sum of the dead specimens counted in the two investigated cores should also reliably represent the global dead fauna at station FP8 (two cores from two different deployments). The Sanders similarity index between total living and total dead fauna is only 55.4, indicating a significant difference.

In order to understand the origin of this dissimilarity, we calculated the L/D ratios (Living/Dead abundances, according to Jorissen & Wittling, 1999) of all species that occur in a relative proportion of 5% or more in the living or in the dead fauna (Table 5). Taxa that are richer in the dead fauna have values between 0 and 1, whereas taxa that are richer in the living fauna have values above 1.

Living	Dead	Species	L/D
1.2	17.0	<i>Bulimina inflata</i>	0.1
0.5	5.2	<i>Bulimina marginata</i>	0.1
0.3	6.3	<i>Cibicidoides pachyderma</i>	0.1
11.4	2.7	<i>Globobulimina affinis</i>	4.3
0.2	9.0	<i>Hyalinea balthica</i>	0.0
10.5	9.7	<i>Melonis barleeanus</i>	1.1
55.9	20.9	<i>Uvigerina mediterranea</i>	2.7
4.3	9.5	<i>Uvigerina peregrina</i>	0.5
15.7	19.7	Others	0.8

Table 5: Station FP8 (980 m). Relative abundances (%) in the dead (D) and the living (L) faunas, and L/D ratios of main foraminiferal taxa. The grey boxes represent species with a L/D ratio >1.

We differentiate 3 groups of species according of their L/D ratios:

- *Globobulimina affinis* and *Uvigerina mediterranea*, that have L/D ratios well above 1
- *Melonis barleeanus* and *Uvigerina peregrina* that have a L/D ratios of 1,1 and 0,5 respectively;
- The species *Bulimina inflata*, *B. marginata*, *Cibicidoides pachyderma*, *Hyalinea balthica* that have very low L/D ratios below 0,1.

Differences between living and dead fauna may be due to (more details in section 4.3):

- 1) a better preservation of relatively robust tests;
- 2) a high turnover rate of potentially opportunistic taxa;
- 3) productive periods of taxa in other seasons or years, that are not represented by our samples from August 2003.

The first two species are strongly under represented in the dead fauna. In the case of *G. affinis*, this may be due to the fact that it has a very fragile test that rapidly breaks after death. However, it is also possible that the low relative percentage of *G. affinis* in the dead fauna is due to a very low turn-over rate of this highly hypoxia-tolerant taxon (Jorissen & Wittling, 1999). The relative under-representation of *U. mediterranea* in the dead fauna compared to the living fauna could be the result of our sampling taking place in one of the productive periods of this relatively opportunistic taxon. At 550 m depth in the Bay of Biscay, for instance, Fontanier *et al.* (2003) studied the seasonal variability of benthic foraminiferal faunas, where they found that *U. mediterranea* shows an ‘opportunistic’ behavior; it strongly responds to spring and fall bloom deposits by increasing its densities. In the case of *U. peregrina*, which was shown to prefer slightly different conditions than *U. mediterranea* (Fontanier *et al.*, 2002), there was apparently not such a productive phase in August 2003.

M. barleeanus is as well represented in the living as in the dead fauna. The species *Bulimina inflata*, *B. marginata*, *Cibicidoides pachyderma*, and *Hyalinea balthica*, are all much more abundant in the dead fauna than in the living fauna. This could be indicative of a high faunal turn-over rate, of a very good preservation and/or of a reproductive season not represented by our sampling.

3.2. Station FP10 (1860 m)

The foraminiferal standing stocks in each core sampled at station FP10 are shown in Fig. 7. All 6 cores show comparable densities, from about 80 specimens per 50 cm² in core A2

to about 180 specimens per 50 cm² in core B3 (Fig. 7). The faunas in the second deployment (118-172, average 141 specimens per 50 cm²) tend to be richer than the faunas in the first multi-corer deployment (72-128, average 92 specimens per 50 cm²). Perforate species dominate all the cores (between 69 and 82% of the total faunas). Porcelaneous species are always rare (<7%), whereas agglutinated species account for 10-28% of the total standing stocks (Fig. 7). All cores show a comparable species richness (between 16 and 20 species).

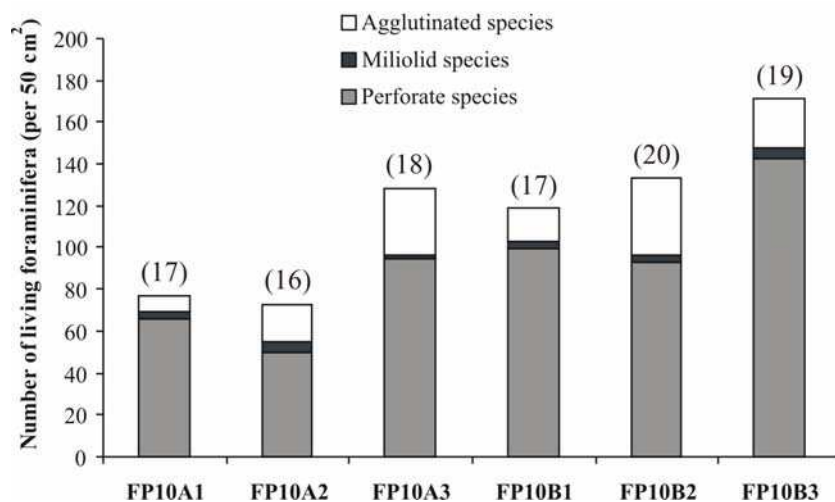


Figure 7: Station FP10 (1860 m). Densities of the total live foraminiferal faunas in the six cores from 0 to 10 cm depth, standardized for a surface area of 50 cm². The relative abundance of the different groups of foraminifera (agglutinated, porcelaneous and perforate) is also shown. The number in parentheses represents the total number of species found in each core (species richness).

The fauna at station FP10 is dominated by seven species that are present in all cores (Fig. 8): *Globobulimina affinis*, *Cibicidoides robertsonianus*, *C. kullenbergi*, *Uvigerina peregrina*, *Gavelinopsis translucens*, *Hoeglundina elegans*, and the agglutinated species *Reophax dentaliniformis*. *Bulimina inflata*, *Gyroidina orbicularis*, *Oridorsalis umbonatus* and *Spirillina decorata* occur in lower densities and are not present in all of the cores (Fig. 8 and Table 6).

Globobulimina affinis shows the highest percentages. Its relative abundance is systematically higher in cores from the second deployment (B1-B3: 37.8%- 44.6%) than in cores from the first deployment (A1-A3: 12.5%-20%). *Cibicidoides kullenbergi*, on the contrary, is richer in the cores from the first deployment. Although the absolute densities are about similar, its percentage varies from 8.9% to 14.6% in the A cores, and from 3.6 to 8.4% in the B cores. *Cibicidoides robertsonianus* is present in lower percentages (from 2.2% to 7.5%). *Uvigerina peregrina* shows comparable relative abundances as *Gavelinopsis*

translucens (between 5.6% and 10.8% and between 4.8% and 9.5% respectively). Also *Hoeglundina elegans* shows different percentages in cores from the two deployments: its abundance ranges from 7.5% to 13.3% in the A cores and is less than 5% in the cores from the second deployment. *Reophax dentaliniformis* ranges from 3.7% in core B3 to 13.8% in core A3. *Bulimina inflata* occurs only in three cores (A1, A3 and B2, 3.3%, 7.5% and 1.2%). *Gyroidina orbicularis* is present in the three A cores (6.3%, 4.4% and 2.5%) but only in one B core (B1) with a low percentage (2.7%). *Oridorsalis umbonatus*, which accounts for 8.3% in core A1, is otherwise only present in cores B2 and B3 at low values. *Spirillina decorata* shows its maximum abundance in core A2 (6.7%), and occurs in low percentages (<5%) in cores A1, B1, B2.

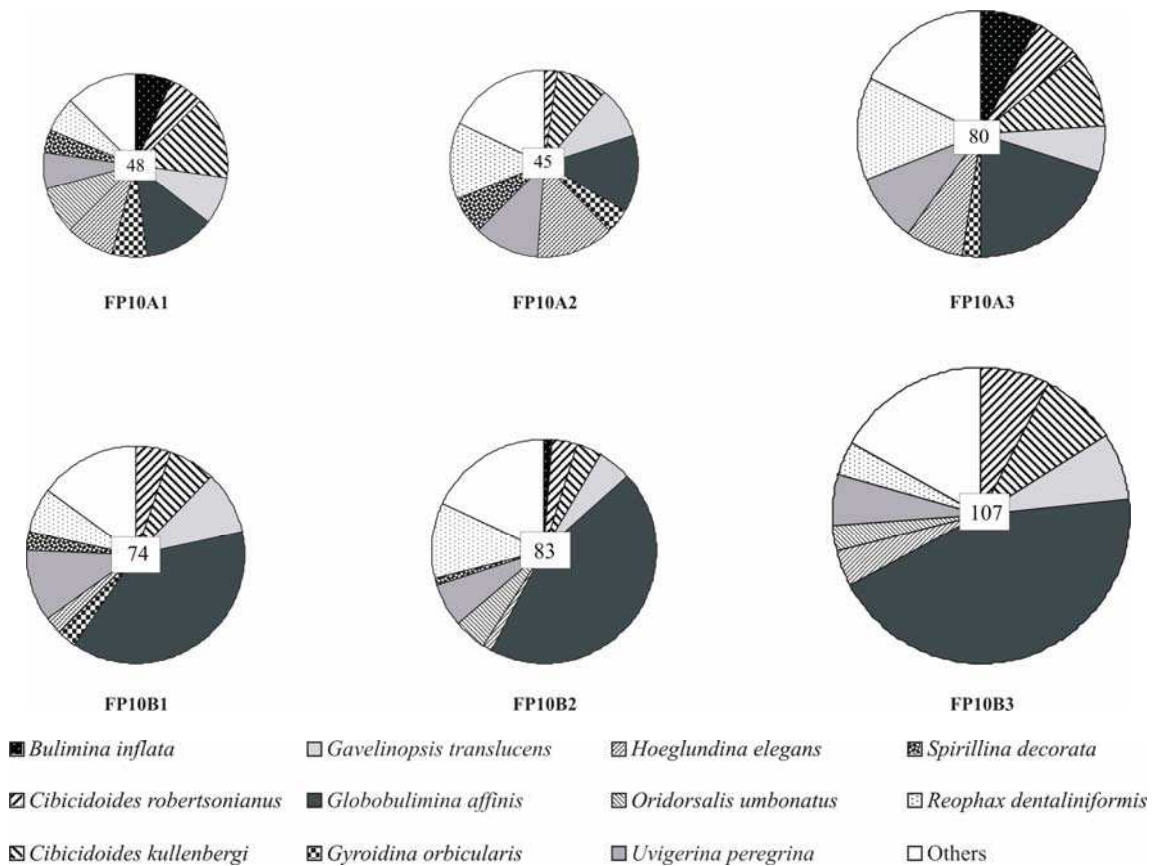


Figure 8: Station FP10 (1860 m). Total densities in each core (white square in the center) and faunal composition at station FP10. Only dominant taxa with a relative proportion of >5% in at least one core are represented. NB: total densities are not normalized for sediment surface or volume.

Although all cores contain the same species, there is a clear quantitative difference between cores from the deployment A and from the deployment B: *G. affinis* systematically has a much higher percentage in cores B1, B2, and B3 (about 38%, 44% and 45%) than in cores A1, A2 and A3 (12.5%, 13.3% and 20%). Just as for the cores of station FP8, the faunal

composition in the six cores has been compared using the Sanders' similarity index; the results are shown in Table 7.

	FP10A1	FP10A2	FP10A3	Total A	FP10B1	FP10B2	FP10B3	Total B	Total %
<i>Bulimina inflata</i>	6.3(3)		7.5 (6)	5.2 (9)		1.2 (1)		0.4 (1)	2.3 (10)
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	14.6(7)	8.9(4)	10.0 (8)	11.0 (19)	6.8 (5)	3.6 (3)	8.4 (9)	6.4 (17)	8.2 (36)
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>	6.3(3)	2.2(1)	6.3 (5)	5.2 (9)	5.4 (4)	3.6 (3)	7.5 (8)	5.7 (15)	5.5 (24)
<i>Gavelinopsis translucens</i>	8.3(4)	8.9(4)	6.3 (5)	7.5 (13)	9.5 (7)	4.8 (4)	7.5 (8)	7.2 (19)	7.3 (32)
<i>Globobulimina affinis</i>	12.5(6)	13.3(6)	20.0 (16)	16.2 (28)	37.8 (28)	44.6 (37)	43.9 (47)	42.4 (112)	32.0 (140)
<i>Gyroidina orbicularis</i>	6.3(3)	4.4(2)	2.5 (2)	4.0 (7)	2.7 (2)			0.8 (2)	2.1 (9)
<i>Hoeglundina elegans</i>	8.3(4)	13.3(6)	7.5 (6)	9.2 (16)	2.7 (2)	1.2 (1)	3.7 (4)	2.7 (7)	5.3 (23)
<i>Oridorsalis umbonatus</i>	8.3(4)			2.3 (4)		4.8 (4)	2.8 (3)	2.7 (7)	2.5 (11)
<i>Spirillina decorata</i>	4.2(2)	6.7(3)		2.9 (5)	2.7 (2)	1.2 (1)		1.1 (3)	1.8 (8)
<i>Uvigerina peregrina</i>	6.3(3)	11.1(5)	8.8 (7)	8.7 (15)	10.8 (8)	6.0 (5)	5.6 (6)	7.2 (19)	7.8 (34)
<i>Reophax dentaliniformis</i>	6.3(3)	13.3(6)	13.8 (11)	11.6 (20)	6.8 (5)	10.8 (9)	3.7 (4)	6.8 (18)	8.7 (38)
Others	12.5 (6)	17.8 (8)	17.5 (14)	16.2 (28)	14.9 (11)	18.1 (15)	16.8 (18)	16.7 (44)	16.5 (72)
Total densities	48	45	80	173	74	83	107	264	437

Table 6: Station FP10 (1860 m). Relative and total weighted relative abundances of main foraminiferal taxa (with a relative proportion of 5% or more); within parentheses, number of specimens.

Cores A1, A2 and A3 exhibit a very high similarity (index >70). Cores B1, B2 and B3 are also very similar, with indexes of about 80. This indicates that the faunal composition of the three cores sampled by each of the two deployments is very similar. When comparing the two series of three cores from the successive deployments, the index drops significantly to values between 60 and 70. A minimum of similarity (SSI = 57.8) is found between cores A1 and B2. Although there is a clear difference between the two series of cores, values also show that there is still a fairly high degree of similarity between these two cores.

	FP10A1	FP10A2	FP10A3	FP10B1	FP10B2	FP10B3
FP10A1	-	-	-	-	-	-
FP10A2	73.9	-	-	-	-	-
FP10A3	76.3	80.3	-	-	-	-
FP10B1	66.1	71.7	74.0	-	-	-
FP10B2	57.8	61.0	68.8	79.9	-	-
FP10B3	63.0	61.3	70.8	84.4	86.2	-

Table 7: Station FP10 (1860 m). Sanders' similarity index between each couple of cores.

The vertical distribution of the main taxa (*Uvigerina peregrina*, *Cibicidoides robertsonianus*, *Cibicidoides kullenbergi*, *Gavelinopsis translucens*, *Gyroidina orbicularis*, *Globobulimina affinis*, *Hoeglundina elegans*, *Bulimina inflata*, *Oridorsalis umbonatus* and *Reophax dentaliniformis*) is shown on Fig. 9.

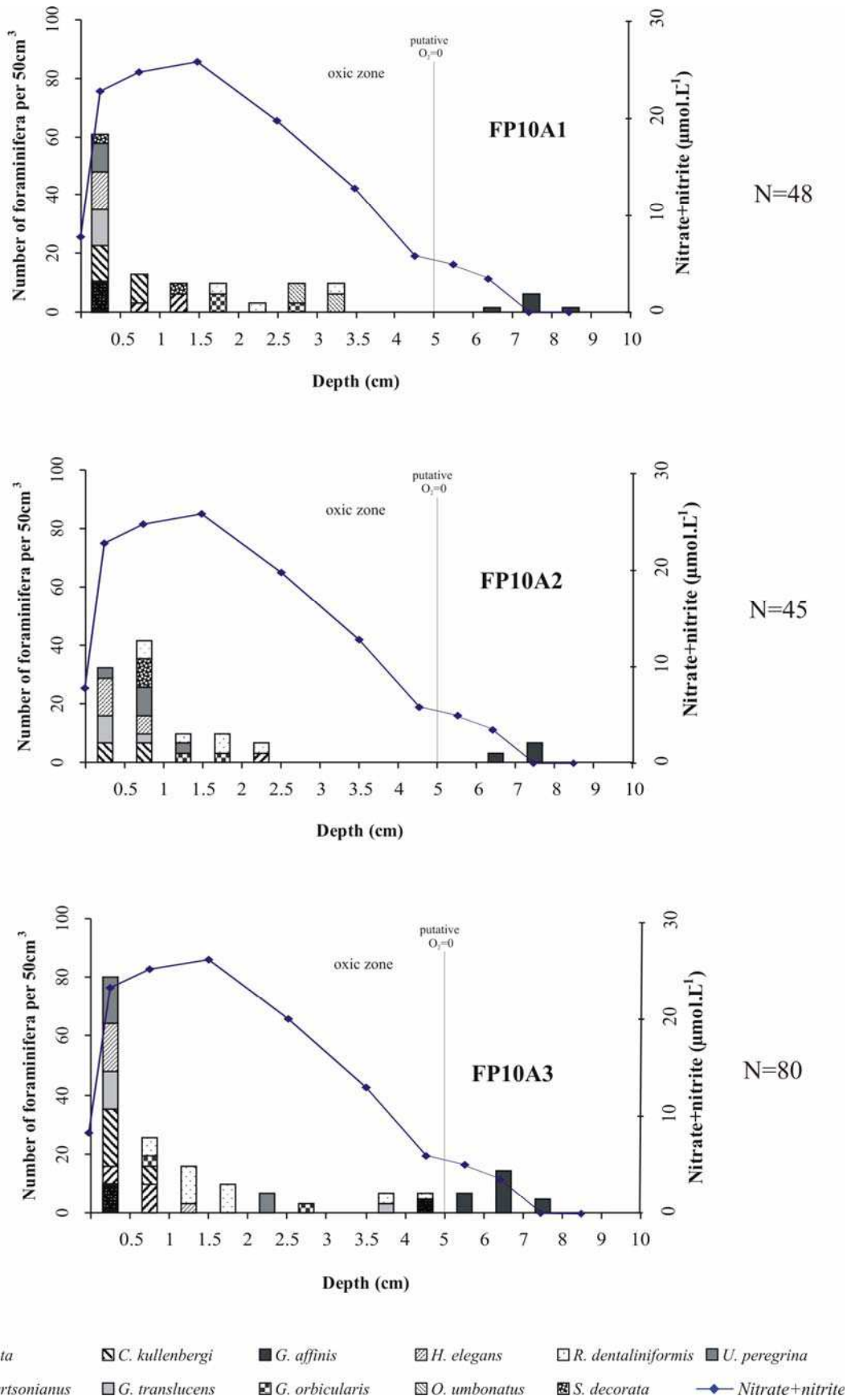
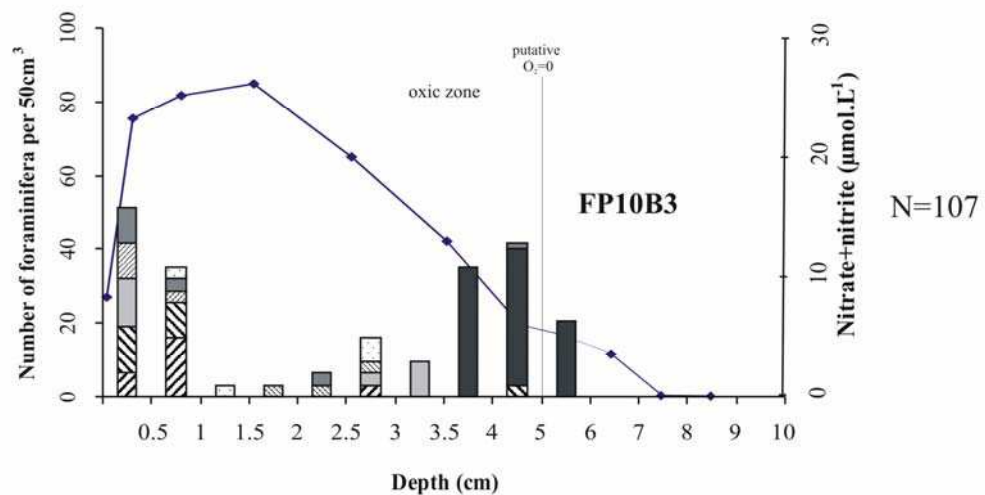
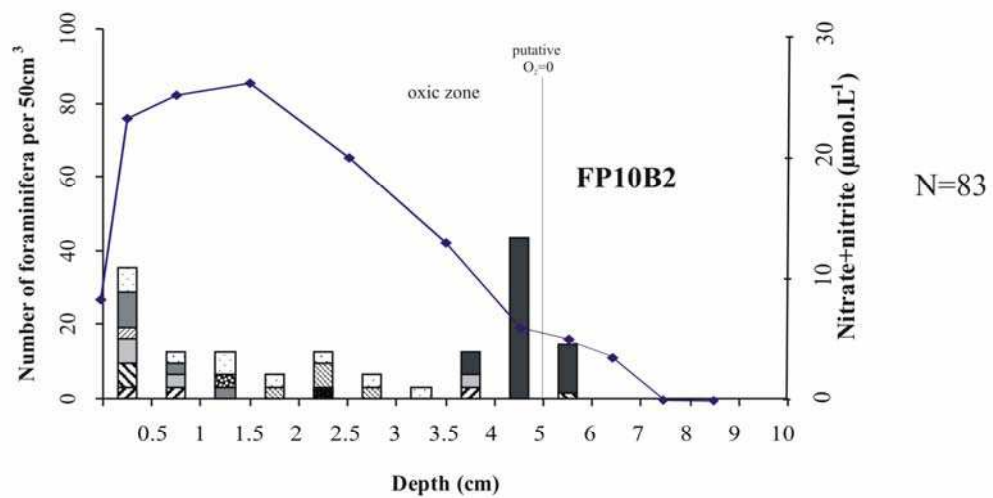
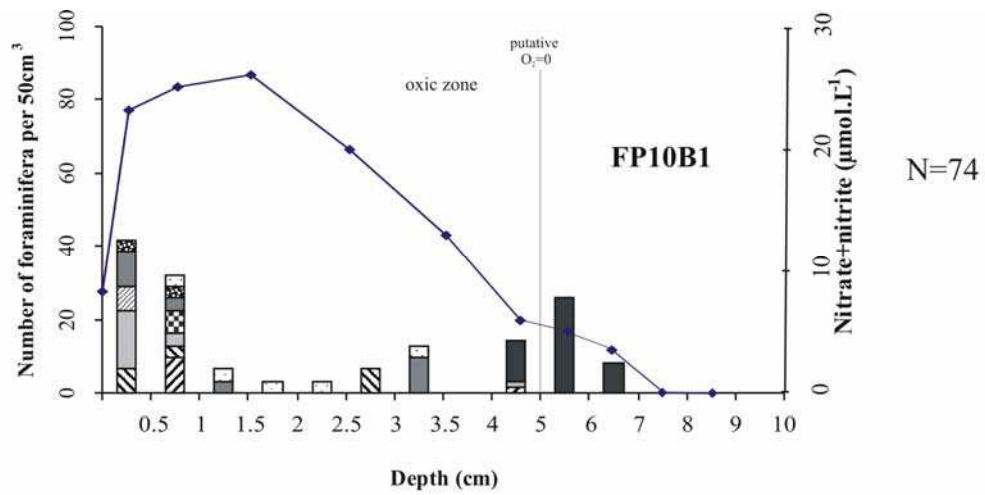


Figure 9a: Station FP10 (1860 m). Microhabitat distribution of the 11 most abundant species in the 3 cores of deployment A. The putative zero oxygen level, the nitrate+nitrite profile and the total number of specimens (N) are also represented.



- | | | | | | |
|----------------------------|-------------------------|-------------------------|-----------------------|-----------------------------|-----------------------|
| ■ <i>B. inflata</i> | ▨ <i>C. kullenbergi</i> | ■ <i>G. affinis</i> | ▨ <i>H. elegans</i> | □ <i>R. dentaliniformis</i> | ■ <i>U. peregrina</i> |
| ▨ <i>C. robertsonianus</i> | ▨ <i>G. translucens</i> | ▨ <i>G. orbicularis</i> | ▨ <i>O. umbonatus</i> | ▨ <i>S. decorata</i> | —◆— Nitrate+nitrite |

Figure 9b: Station FP10 (1860 m). Microhabitat distribution of the 11 most abundant species in the 3 cores of deployment B. The putative zero oxygen level, the nitrate+nitrite profile, and the total number of specimens (N) are also represented.

In cores from the A deployment, densities are high in the first centimeter, decrease until 3 cm depth, below which there is an interval without any living specimens. The width of this interval reaches 2.5 cm in core A2. This absence interval is followed by a weak subsurface peak of *G. affinis*, between 5 and 9 cm (maximum between 6 and 8 cm). The maximum depth at which living specimens are found varies between 8 and 9 cm.

Cores from the B deployment show a slightly different tendency. Densities decrease continuously down to about 2.5-3.5 cm; there is only one level without living specimens, in core B1. There is a subsurface peak of *G. affinis* as well, but with much higher densities. The maximum is found between 4 and 6 cm (shallower than in cores A).

Table 8 shows the ALD₁₀ of these taxa in each of the six cores, and the weighted total ALD₁₀ of the species in the six cores. As for station FP8, we consider the ALD₁₀ significant if at least 10 individuals are used for calculations.

An important difference is revealed by the ALD₁₀ of the total faunas. For the first deployment, it varies from 1.65 to 1.99 cm, whereas for the second deployment values are between 2.62 and 3.11 cm. This higher ALD₁₀ for the cores of the second deployment is mainly due to the presence of significant numbers of *G. affinis* between 4 and 6 cm depth. The absolute density of this taxon is much lower in cores of the first deployment.

Hoeglundina elegans is restricted to the top centimeter in all cores, and has the shallowest weighted total ALD₁₀ of 0.36 cm.

Bulimina inflata, present in only three cores in low density, shows an average ALD₁₀ of 0.54 cm.

Spirillina decorata occurs rarely (only 7 specimens), but always in the upper sediment; its ALD₁₀ is 0.92 cm.

Cibicidoides kullenbergi is present at shallow depths in both A cores and B cores (ALD₁₀=0.43 cm in A cores and 0.42 cm in B cores), just as *U. peregrina* (weighted ALD₁₀ is 0.44 in A cores and 0.50 cm in B cores).

Gavelinopsis translucens is present in all cores in the uppermost sediment. Its ALD₁₀ ranges from 0.25 cm to 0.38 cm in the first deployment, and from 0.25 to 0.42 cm in cores from the second deployment.

Cibicidoides robertsonianus exhibits vertical distribution with a maximum in subsurface. Its average ALD₁₀ is of 0.84 cm.

Gyroidina orbicularis was found only with 8 specimens, but its average ALD₁₀ is 1.58 cm.

Reophax dentaliniformis shows always a subsurface peak, with ALD₁₀ ranging between 1 cm and 2.42 cm.

Oridorsalis umbonatus is present in only three cores, and occurs at deeper levels (average ALD₁₀ = 2.71 cm).

Globobulimina affinis occurs deep in the sediment in all cores. It appears around 4 cm in most of cores, but is found much deeper in some of the cores (until 9 cm in core A1). For this species, there is evidence of a different distribution in cores from different deployments (6.82 cm in A cores and 4.83 and B cores. With an ALD₁₀ varying between 4.6 cm and 7.5 cm, *G. affinis* is the species with the deepest average ALD₁₀ (5.23 cm). Its microhabitat is always close to the zero oxygen level.

	ALD ₁₀								
	FP10A1	FP10A2	FP10A3	cores A	FP10B1	FP10B2	FP10B3	cores B	Average weighted ALD ₁₀
<i>Bulimina inflata</i>	0.25(3)		0.25(3)	0.25 (6)		2.25(1)		2.25 (1)	0.54(7)
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	0.46(7)	0.50(4)	0.38(8)	0.43 (19)	0.42(3)	0.25(2)	0.46(7)	0.42 (12)	0.43(31)
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>	1.08(3)	2.25(1)	0.55(5)	0.92 (9)	0.75(3)	0.50(2)	0.61(7)	0.63 (12)	0.75(21)
<i>Gavelinopsis translucens</i>	0.25(4)	0.38(4)	0.25(4)	0.29 (12)	0.33(6)	0.42(3)	0.25(4)	0.33 (13)	0.31(25)
<i>Globobulimina affinis</i>	7.50(6)	7.17(6)	6.44(16)	6.82 (28)	5.43(28)	4.68(37)	4.60(47)	4.83 (112)	5.23(140)
<i>Gyroidina orbicularis</i>	2.08(3)	1.50(2)	1.75(2)	1.82 (7)	0.75(2)			0.75 (2)	1.58(9)
<i>Hoeglundina elegans</i>	0.25(4)	0.42(6)	0.42(6)	0.38 (16)	0.25(2)	0.25(1)	0.38(4)	0.32 (7)	0.36(23)
<i>Oridorsalis umbonatus</i>	3.00(4)			3.00 (4)		2.25(4)	2.25(3)	2.25 (7)	2.52(11)
<i>Uvigerina peregrina</i>	0.25(3)	0.75(5)	0.25(5)	0.44 (13)	0.55(5)	0.55(5)	0.38(4)	0.50 (14)	0.47(27)
<i>Spirillina decorata</i>	0.75(2)	0.75(3)		0.75 (5)	0.5(2)	1.25(1)		0.75 (3)	0.75(8)
<i>Reophax dentaliniformis</i>	2.42(3)	1.42(6)	1.31(9)	1.53 (18)	1.85(5)	1.53(9)	1.00(2)	1.56 (16)	1.55(34)
ALD₁₀ of core	1.98(48)	1.65(45)	1.99(72)	1.89 (165)	3.11(67)	2.80(80)	2.62(96)	2.81 (243)	2.44(408)

Table 8: Station FP10 (1860 m). Average Living Depth (ALD₁₀) of main foraminiferal species and number of individuals on which the calculation is based (in parentheses).

Fig. 9 shows the dead faunas in cores FP10A2 and FP10B1 (refer to Appendix for the data). The Sanders' similarity index between the dead faunas of the two cores is very high (81.2%), witnessing of a very high similarity in composition and relative abundance between the two dead foraminiferal faunas in these two cores. These two cores, from two different deployments, should represent the total faunas at this site. *Cibicidoides kullenbergi* is the most abundant species (32%) in core A2, followed by *Bulimina inflata* (20%) and *Cassidulina carinata* (14%). Also *Uvigerina peregrina* and *Gyroidina orbicularis* are important species in the dead fauna (9.2% each). We notice the near absence of *Globobulimina affinis* in the dead fauna (1.4%, average of two cores) although it is dominant in the living fauna (Table 9).

The dead fauna of core B1 is very similar to the dead fauna in core A2. Dominant species are also *C. kullenbergi* (25%), *U. peregrina*, which is better represented than in core A2 (21%), *C. carinata* (13.6%), *B. inflata* (9.6%) and *G. orbicularis* (8.5%).

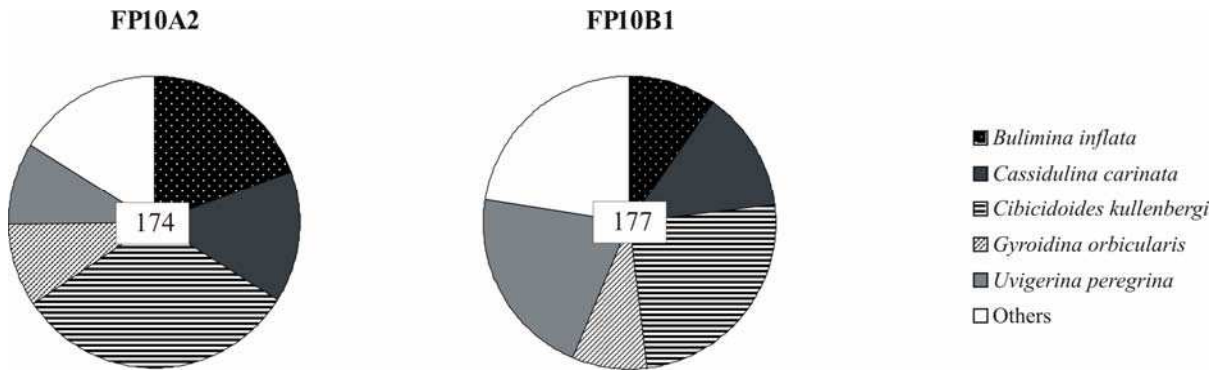


Figure 9: Station FP10 (1860 m). Species composition and density (number in the white square, not normalized) of dead faunas in two cores.

Just as for station FP8, we calculated the L/D ratios (Living/Dead abundances) for all species that occur in a relative proportion of 5% or more in the living or in the dead fauna (Table 9). Taxa that are richer in the dead fauna have values between 0 and 1, whereas taxa that are richer in the living fauna have values above 1.

Living	Dead	Species	L/D
2.3	14.5	<i>Bulimina inflata</i>	0.2
0.7	14.0	<i>Cassidulina carinata</i>	0.0
8.2	28.5	<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	0.3
5.5	1.4	<i>Cibicidoides robertsonianus</i>	3.9
7.3	1.4	<i>Gavelinopsis translucens</i>	5.1
32.0	1.4	<i>Globobulimina affinis</i>	22.5
2.1	8.8	<i>Gyroidina orbicularis</i>	0.2
5.3	2.3	<i>Hoeglundina elegans</i>	2.3
7.8	15.1	<i>Uvigerina peregrina</i>	0.5
8.7	1.4	<i>Reophax dentaliniformis</i>	6.1
20.1	11.1	Others	1.8

Table 9: Station FP10 (1860 m). Relative abundances (%) in the dead (D, average of the two cores) and the living (L, weighted average) faunas, and L/D ratios of main foraminiferal taxa. The grey boxes represent species with a L/D ratio >1.

Globobulimina affinis, *R. dentaliniformis*, *G. translucens*, *C. robertsonianus* and *H. elegans* have L/D ratios much higher than 1, meaning that they are much more abundant in the living fauna than in the dead fauna. Just as at station FP8, *U. peregrina* shows a L/D ratio of about 0.5. All others species, such as *B. inflata*, *C. carinata*, *C. kullenbergi*, and

G. orbicularis, show very low L/D ratios (<0.3), that witness of their much higher relative densities in the dead than in the living faunas.

The reasons for these interspecific differences are the same as those suggested for station FP8, and will be further discussed later.

Finally, the quite low Sander's similarity index (40.1) between the total living fauna and the total dead fauna indicates an important difference between living and dead faunas.

3.3. Station FP9 (3100 m)

The foraminiferal standing stocks for each of the six cores sampled at station FP9 are shown in Fig. 10. Five of the cores exhibit very low densities (<25 specimens per 50 cm^2) whereas almost 600 specimens per 50 cm^2 are found in core B1 (Fig. 10). Species richness shows the same pattern, with 8 or less species found in each of the 5 "poor" cores and 29 species found in core B1. Note that a species is sometimes represented by a single individual (see appendix 3).

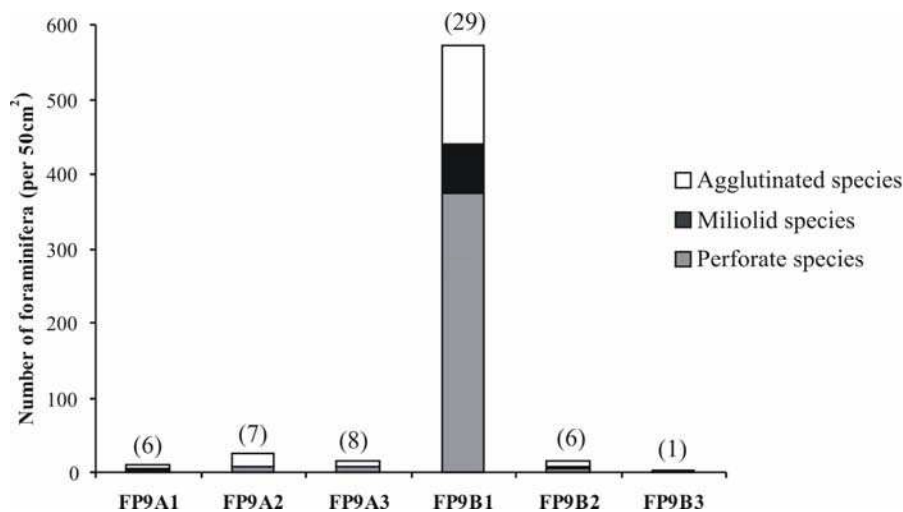


Figure 10: Station FP9 (3100 m). Total densities of the total live foraminiferal faunas at 0-10 cm depth, in the six cores, standardized for a surface area of 50 cm^2 . The number within parentheses represents the total number of species found in each core (specific richness).

The vertical evolution of the living faunas is for all cores plotted in Fig. 11. Because of the scarcity of living individuals in cores A1, A2, A3, B2 and B3 (6, 15, 10, 9 and 1 specimens respectively), an ALD_{10} was calculated for these five cores together (41 specimens; which gives an ALD_{10} of 0.94 cm). The vertical distribution of the various taxa has only been plotted for core B1 (Fig. 12). See Appendix 3 for the counts of the other cores.

The very few living individuals found in cores A1, A2, A3, B2 and B3 dwell mostly in the top centimeter of the sediment, down to 2.5 cm depth.

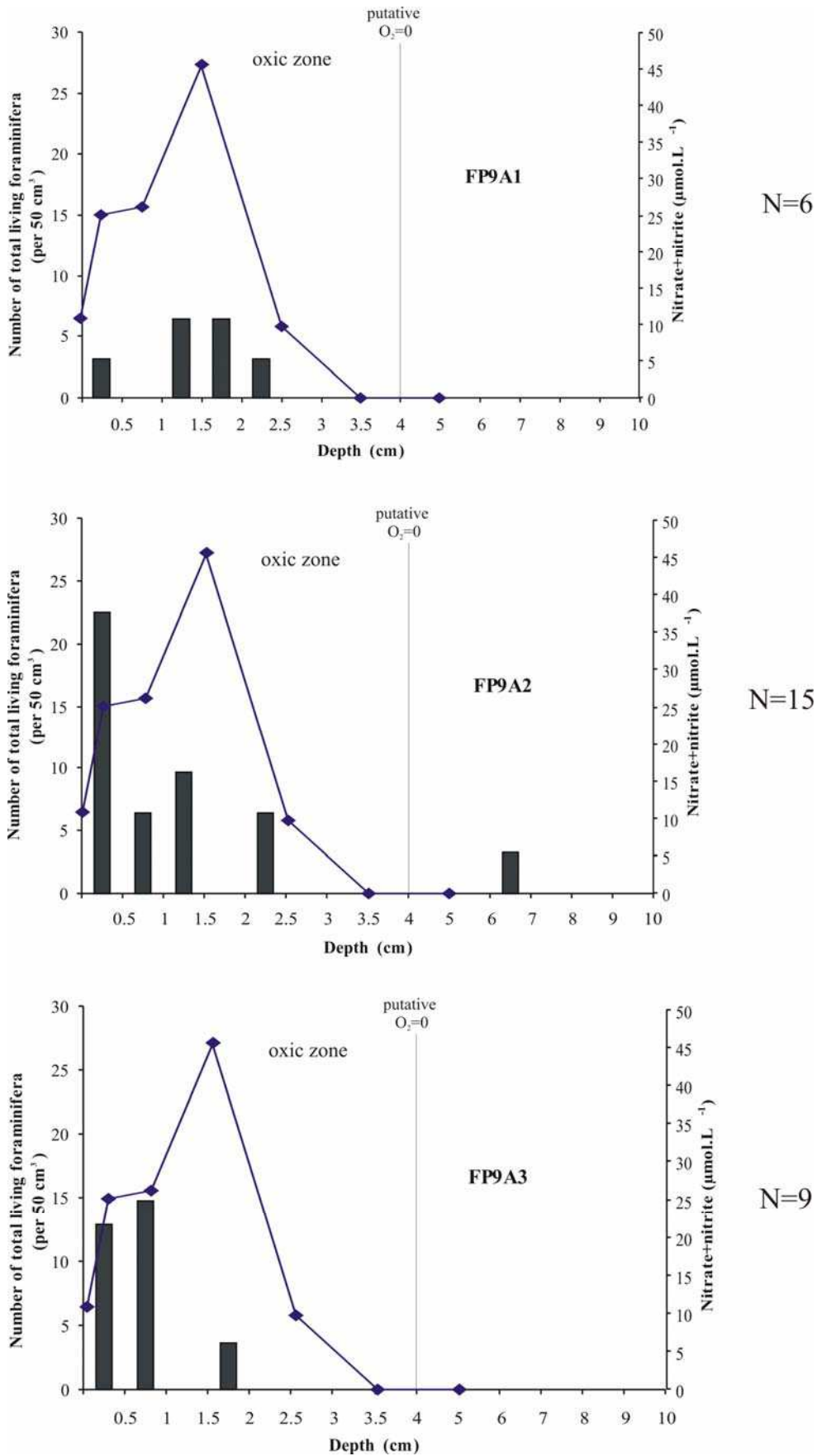


Figure 11: Station FP9 (3100 m). Vertical evolution of foraminiferal densities in 3 cores of the deployment A, standardized for a volume of 50 cm³.

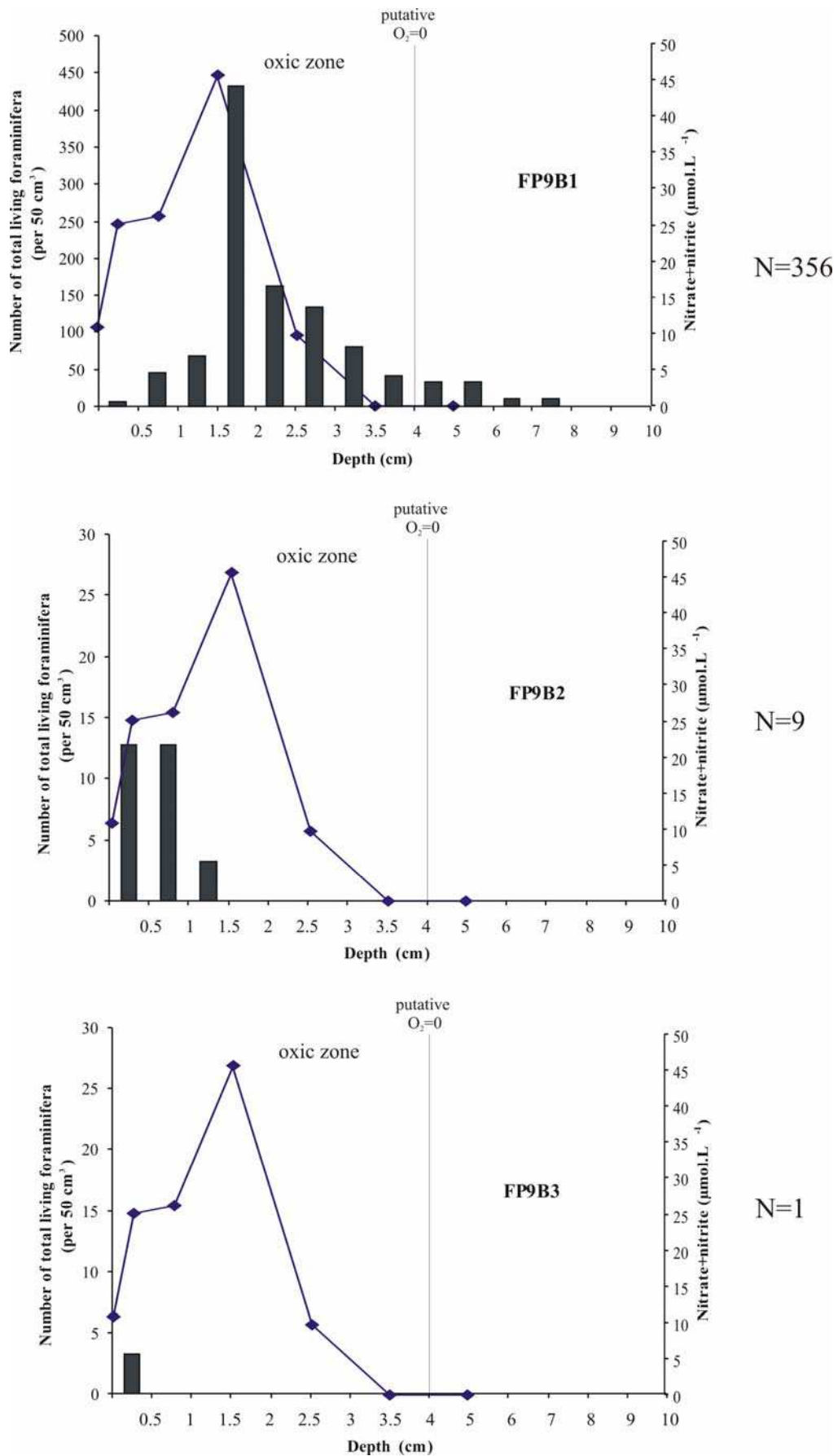


Figure 11: Station FP9 (3100 m). Vertical evolution of foraminiferal densities in 3 cores of the deployment B, standardized for a volume of 50 cm³. NB: the vertical scale is different for core B1.

Core B1 shows a completely different vertical distribution of the living fauna: the first half-centimeter is almost devoid of living fauna, and densities strongly increase in intervals below. A maximum density of about 430 foraminifera per 50 cm³ is found in the 1.5-2 cm level. Living individuals are found down to 8 cm depth. The main species is *Fursenkoina bradyi* (27% of the total fauna), followed by *Globobulimina affinis* (15.2%), *Chilostomella oolina* and *Ammodiscus tenuis* (both 9.8% of the total fauna). *Pullenia bulloides*, *Pyrgo elongata* and *Reophax dentaliniformis* are also dominant species (8.1%, 7.6% and 6.2%, respectively).

In core B1, we observe successive apparitions of species within the sediment (Fig. 12). The shallowest dwelling species are *A. tenuis* (ALD₁₀= 1.7 cm), *R. dentaliniformis* (ALD₁₀= 1.7 cm) and *P. bulloides* (ALD₁₀= 1.8 cm), that are found mostly in the same intervals, followed by *P. elongata* (ALD₁₀= 2.1 cm) and *F. bradyi* (ALD₁₀= 2.2 cm). Deeper in the sediment *G. affinis* (ALD₁₀= 3.8 cm) and *C. oolina* (ALD₁₀= 4.7 cm, 9.8%) are encountered.

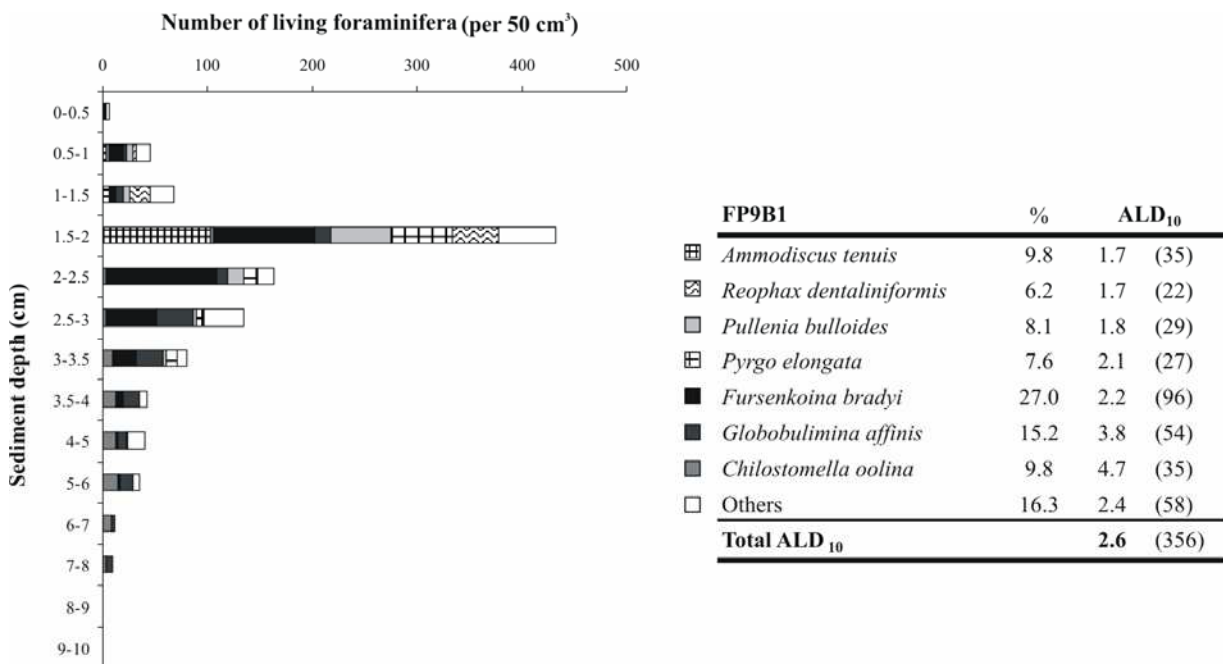


Figure 12: Station FP9 (3100 m). Microhabitat distribution (left) and relative abundances (%) and ALD₁₀ (cm) of the 7 most abundant species in core FP9B1. The number within parentheses represents the number of specimens.

All dominant species except *Ammodiscus tenuis* and *Pullenia bulloides* exhibit elongate shapes that are generally observed for infaunal taxa (Corliss, 1985; Corliss and Chen, 1988; Corliss, 1991). *Reophax dentaliniformis* has an intermediate infaunal microhabitat

(Jorissen *et al.*, 1998; Licari *et al.*, 2003). *Pullenia bulloides* is considered as a shallow/intermediate infauna with highest abundances below the top centimeter in polar oceans (Mackensen *et al.*, 1993; Wollenburg & Mackensen, 1998b), in NE Atlantic (Jorissen *et al.*, 1998) and in the Sulu Sea (Rathburn & Corliss, 1994). *Pyrgo elongata* (= *Pyrgo williamsoni*) is infaunal (Wollenburg & Mackensen, 1998b) and shallow infaunal (this study, station 2FP11, chapter 2). *Fursenkoina* species are generally dwelling in infaunal niches (Jorissen *et al.*, 1998; Licari *et al.*, 2003). *G. affinis* has always a deep infaunal microhabitat (Corliss, 1985; Corliss & Emerson, 1990; Loubere, 1994; Schmiedl *et al.*, 2004) generally below the oxygen zero limit where the pore water lacks nitrate (Rathburn & Corliss, 1994; Fontanier *et al.*, 2002, 2003). It has been shown recently that *Globobulimina* actually uses an internal nitrate pool for respiration (Risgaard-Petersen *et al.*, 2006). *Chilostomella oolina* appeared to be typical for settings where labile organic matter is introduced into strongly dysoxic environments (Fontanier *et al.*, 2003). It is considered as a deep infauna (Corliss & Emerson, 1990; Bernhard, 1992; Rathburn and Corliss, 1994; Jorissen *et al.*, 1998; Licari *et al.*, 2003). All taxa found in core B1 are then generally found within the sediment. Moreover, they seem to have their “usual” microhabitat (the succession of these species in the sediment is consistent with other studies).

Most of these dominant species in core B1 are not found at all (*F. bradyi*, *C. oolina*, *P. elongata*) or just with one specimen (*G. affinis*, *P. bulloides*) in the living fauna of the 5 other cores (Appendix 3). Only the two agglutinated species (*A. tenuis* and *R. dentaliniformis*) are among the dominant living taxa of the other 5 cores. Since the low numbers of living specimens did not allow a reliable comparison, we counted the dead fauna to check whether the species found in core B1 are present or not in the dead fauna of the other cores.

The dead fauna in station FP9 has been counted in three cores, FP9A1, FP9B3 and FP9B1 (sums of dead individuals found between 2.5 and 4 cm). Results are shown in Table 10 and Fig. 13. Core FP9B1 is the core with the very rich living fauna. In this core, the number of counted dead foraminifera is much lower (82 individuals in the total 1.5 cm thick sediment interval) than in the two other cores, probably due to dilution by the rich living fauna. *Fursenkoina bradyi*, *Globobulimina affinis* and *Chilostomella oolina* are dominant in all cores, but in different proportions.

Core A1 is composed by 42% of *F. bradyi*, 18.5% of *G. affinis* and 8.6% of *C. oolina* (Table 10, Fig. 13). *Bulimina inflata* and *B. alazanensis* represent respectively 3.7% and 4.3%

of the dead fauna. Quite surprisingly, none of the species of the living fauna was found in the dead fauna, except for *A. tenuis*, but with a low percentage (1.9%).

Core B1 shows a higher species diversity: *F. bradyi* is also dominant, it represents 23% of the dead fauna, but many others species are present, such as *Glomospira gordialis* (8.6%), *Triloculina* sp. (7.3%), *B. inflata* (7.3%) and *G. affinis*, *Biloculinella irregularis*, *Nuttalides umboniferus*, *B. alazanensis* in a proportion of 6.1% each. Note however that the number of foraminifera is low (82), probably because of the dilution caused by the very high number of living individuals in that core.

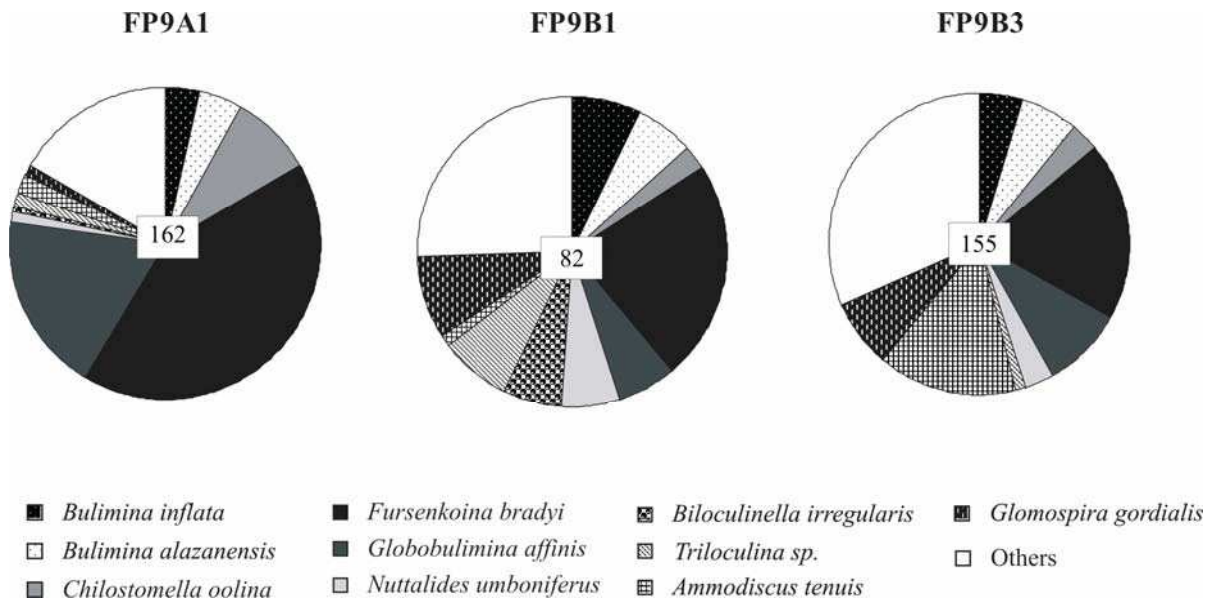


Figure 13: Stations FP9 (3100 m). Species composition and densities (in white square, not normalized) of the dead fauna in three cores.

The dead fauna of core B3 resembles the dead fauna of core B1. *Fursenkoina bradyi* accounts for 20.6% of the dead fauna, *A. tenuis* 16.1 %, *G. affinis* 9.7 %, *Glomospira gordialis* 7.7%, *B. alazanensis* 6.5%, *Biloculinella irregularis* 3.2%. The biggest difference comes from the species *A. tenuis* that is much more represented in core B3 (16.1%) than in core B1 (1.2%). *Ammodiscus tenuis* is however an agglutinated species that is degraded rapidly after death, probably at varying rates, which can cause the different proportions between cores. Note also that *A. tenuis* is dominant in the living fauna of core B1, and that the numerous live individuals may cause the relatively low proportion of that species in the dead fauna of this core.

The calculated Sanders' similarity indexes are 62, 64.4 and 85.6 for the pairs A1-B1, A1-B3 and B1-B3 respectively. The very high SSI between cores B1 and B3 confirms our previous observation that these two cores are very much alike, but also that all these three cores have fairly similar faunal composition. We will sum the counts of the dead fauna of cores A1 and B3, whose living faunas are very poor, and compare them with the living fauna of core B1 in the discussion.

	FP9 A1		FP9B1		FP9B3	
	N	%	N	%	N	%
<i>Bulimina inflata</i>	6	3.7	6	7.3	8	5.2
<i>Bulimina alazanensis</i>	7	4.3	5	6.1	10	6.5
<i>Chilostomella oolina</i>	14	8.6	2	2.4	5	3.2
<i>Fursenkoina bradyi</i>	68	42.0	19	23.2	32	20.6
<i>Globobulimina affinis</i>	30	18.5	5	6.1	15	9.7
<i>Nuttalides umboniferus</i>	2	1.2	5	6.1	5	3.2
<i>Biloculinella irregularis</i>	1	0.6	5	6.1		
<i>Triloculina sp.</i>	2	1.2	6	7.3	2	1.3
<i>Ammodiscus tenuis</i>	3	1.9	1	1.2	25	16.1
<i>Glomospira gordialis</i>	2	1.2	7	8.5	12	7.7
Others	27	16.7	21	25.6	53	34.2
Total dead		162		82		155

Table 10. Relative abundances (%) of main species in the dead fauna of cores A1, B1 and B3. N gives the total number of specimens.

4. DISCUSSION

4.1. Differences in densities of total living faunas between cores

At station FP8, sampled at 980 m depth, five of the cores have very similar densities (about 100 specimens per 50 cm²). The sixth core (A1), on the contrary, shows a much higher foraminifera density (400 specimens per 50 cm²). This difference suggests significant variability at a decimeter (micro-) scale. Since cores A2 and A3 have a similar density as cores B1, B2 and B3 there is no indication of an important variability at a mesoscale (10-100 m). The high density in core A1 is caused by a large amount of rather small individuals (150-200 µm) of *Uvigerina mediterranea*. In this core, 168 individuals of *U. mediterranea* were found, against 12 to 47 in the five other cores. *U. mediterranea* has been described in wide variety of eutrophic settings, needing a rather high exported organic matter flux and feeding on labile organic matter (e.g. Lutze & Coulbourn, 1984; Corliss & Emerson, 1990; Corliss, 1991; Morigi *et al.*, 2001; Fontanier *et al.*, 2002). Moreover, at 550 m in the Bay of Biscay, Fontanier *et al.* (2003) studied the seasonal variability of benthic foraminiferal faunas and

found that *U. mediterranea* shows an 'opportunistic' behavior; it strongly responds to spring and fall bloom deposits by increasing its densities. The surprisingly high density in core A1 could therefore be due to a response to a concentration of labile organic matter in a geographically limited area, such as a local depression. Since our sampling took place in summer (early August), several months after the spring phytoplankton bloom, the large amount of small *Uvigerina mediterranea* can probably not be linked to this event. We suggest that the presence of numerous small individuals of *U. mediterranea* found in the 150 μm fraction is a response to a later phytodetritus deposit concentrated in a small area. An observation of the 63-150 μm fraction of the topmost level (0-0,5 cm) of three other cores revealed that there is no presence of small specimens of *Uvigerina mediterranea*, which confirms that the important density of *U. mediterranea* in core FP8A1 is due to local patchiness, and not a more rapid growth of small sized individuals than in other cores. It appears therefore that the patchiness at station FP8 is caused by an heterogeneous distribution of organic matter aggregates on the see floor. *Uvigerina mediterranea*, dominant species in all cores, is apparently successful in profiting from the presence of such organic aggregates.

There is only a small difference of density between the 6 cores sampled at station FP10. However, cores from the second deployment (average 141 specimens per 50 cm^2) seem to have slightly higher densities than those from the first deployment (average 92 specimens per 50 cm^2). This difference is mainly caused by higher amount of deep infaunal taxa, indicating higher food availability within the sediment. This systematical difference clearly indicates the existence of some heterogeneity at a meso-scale (~100 m).

At station FP9, core B1 shows extremely high densities (up to 600 specimens per 50 cm^2) in comparison to the other cores that are almost lacking of living foraminifera (all densities are of less than 25 specimens per 50 cm^2). At a high water depth (here 3100 m), the amount of organic matter is the limiting factor for foraminiferal development (e.g. Jorissen *et al.*, 1995). The very low estimated organic flux at this site ($J_z = 1.5 \text{ gC.m}^2.\text{yr}^{-1}$) may explain why densities are so low in the five cores, even at the sediment surface. During the sampling, we actually noticed the presence of a polychaete worm in core B1, positioned from 5 to 8 cm. Burrowing macrofauna may introduce nutritious materiel into the sediment and may create deep oxic environments (Aller & Aller, 1986 ; Meyers *et al.*, 1987, 1988). Moreover, it has been shown that bacterial biomass and foraminiferal densities are increased in haloes around artificial burrows (Thomsen & Altenbach, 1993). In the case of this core B1, the presence of a

large burrowing structure could therefore have contributed to the development of the rich foraminiferal fauna in infaunal niches. However, the occupation of infaunal microhabitats by living foraminifera is usually related to a high accumulation rate of organic matter or to a decrease in the dissolved oxygen content of the sediment pore waters (e.g. Corliss & Chen, 1988; Mackensen & Douglas, 1989; Corliss & Emerson, 1990; Barmawidjaja *et al.*, 1992; Jorissen *et al.*, 1992; Kitazato, 1994). Although in the case of core B1 the burrowing structure may have introduced small amounts of labile organic matter into deeper sediment levels, it is highly unlikely that such a phenomenon can explain the huge discrepancy between the very poor surface faunas and the very high infaunal community found in core FP9B1. The density of about 600 specimens per 50 cm² found in core FP9B1 corresponds to densities found in eutrophic areas, with an organic flux rate above 5 gC. m². yr⁻¹ (e.g. Fontanier *et al.*, 2002). Such a high density has never been shown at 3000 m depth, and moreover, not within the sediment.

It appears therefore that a transport of labile organic matter from the sediment surface to the deeper sediment layers can not explain the very rich fauna found in core B1. It is likely that the faunal development is caused by an accidental presence of organic matter, different from the more regular, and very scarce, organic flux from the surface waters. We can suggest at this stage that instantaneous organic matter supply could be caused by the presence (and by its degradation by bacteria) of a large dead macrofaunal organism (for instance a sea urchin, close to core B1) that would also explain the presence of this worm. The whole foraminiferal community, almost entirely consisting of usually infaunal taxa, appears to participate to the aerobic and anaerobic degradation of the remains of a large macrofaunal element.

On the other hand, the degradation of a dead macro-organism would have introduced labile organic matter to the system. Even if Kitazato *et al.* (2000) reported that *G. affinis* and *C. oolina* exhibit some response to seasonal phytodetritus input, these deep infaunal species are usually known to feed on old degraded materiel (Schmiedl *et al.*, 2000; Fontanier *et al.*, 2002) and could be independent of the labile organic flux to the see floor (Fontanier *et al.*, 2005). Their development rather suggests the presence of a more refractory organic matter, which is unlikely to be explained by the degradation of a dead organism, but could result from a sedimentary feature such as the deposit of the distal part of a turbiditic layer, rich in refractory C_{org}. In such case, the refractory C_{org} could again be concentrated in local depressions, largely bypass in the oxic sediment water interface, and be degraded by anaerobic processes deeper in the sediment.

4.2. Differences in composition of living faunas between cores

Our results at station FP8 show that there is no spatial variability in the composition of our cores at a meso-scale (similarity indexes between cores from different deployments are not lower than similarity indexes between cores from the same deployment). However, the similarity indexes between core B2 and all other cores except B1 are minimal, suggesting the presence of some micro-scale variability. This is obviously due to the high abundance of the deep infaunal species *Globobulimina affinis* (38.5%) in this core in comparison to the average abundances in the other cores (between 7% and 10.5%). This high percentage of deep infaunal species in core B2 is partly caused by the poverty of the more superficially living taxa (e.g. *Uvigerina mediterranea*), and partly by the higher absolute density of *G. affinis*. If we compare densities between all cores except for core A1 (the one with the very high density), we observe that the density of *G. affinis* in core B2 is much higher (20 living individuals, whereas only between 3 and 8 individuals in the 4 other cores), and the density of *U. mediterranea* is lower (12 individuals whereas from 27 to 47 in the four other cores). This combination of a lower density of superficial infaunal *U. mediterranea* and a higher density of the deep infaunal *G. affinis* could be due to a lower influx of labile C_{org} , accompanied by a higher availability of more refractory C_{org} flux. If the idea of concentration of labile C_{org} in local depressions (Diggle, 1983) is true, this could mean that FP8B2 has been sampled at a slightly more elevated area, relatively devoid of labile organic matter.

Station FP10 shows a slight variability in composition at a meso-scale (between cores from different deployments, 100 m). Although the same taxa are present, proportions are somewhat different. *Globobulimina affinis* has higher relative abundance in cores B (from 37% to 44%) than in cores A (from 13% to 20%). Kitazato (1994) suggested that *Globobulimina* has a preference to feed on old organic detritus. However, Kitazato *et al.* (2000) show that *Globobulimina affinis* can also strongly react to the input of phytodetritus. Jorissen *et al.* (1998) suggested that the ratio between epifaunal/shallow infaunal and deeper infaunal taxa reflects the ratio between food availability at the sediment-water interface and that deeper in the sediment. The rather similar amounts of superficial taxa (e.g. *C. kullenbergi*, *C. robertsonianus*), that feed preferentially on labile organic matter, suggests a comparable flux of labile C_{org} at the two sites, whereas the significantly higher densities of deep infaunal taxa in the B cores could indicate that the refractory component of the C_{org} flux is more important at the FP10B site. Apparently, the local sedimentological context, that concentrates

a higher amount of rather refractory C_{org} at the B site than at the A site, (100-200 m apart), is responsible for this difference.

At station FP9, a comparison of the faunal composition of the 5 very poor cores with that of core FP9B1 learns that the faunas are very different. Only the two agglutinated species (*A. tenuis* and *R. dentaliniformis*) are among the dominant living taxa of the other 5 cores. None of the perforate and miliolid taxa found in cores A1-A3 and B2-B3 makes part of the dominant taxa of B1. Inversely, most of dominant perforate taxa of core B1 are totally absent (*F. bradyi*, *C. oolina*) or present just with one specimen (*G. affinis*, *P. bulloides*) of the living fauna in the 5 other cores (Appendix 3). The large faunal difference confirms our previous interpretation of the exceptional fauna in core B1. The very poor faunas of cores A1, A2, A3, B2 and B3 that contains almost exclusively surface dwellers (60% of which are agglutinated taxa), are representative of the normal, very oligotrophic background conditions at this deep site, whereas the very rich infauna in core B1 can only be explained as a response to an exceptional input of a large quantity of organic matter, such as by the presence of a dead macrofaunal corpse, or the input of the distal part of a turbiditic layer rich in refractory C_{org} . At the sediment surface, the flux of organic matter is too low to sustain high amounts of living epifaunal/shallow infaunal species, as it is the case for the six cores. However, in core B1, there is an exceptional enrichment of the intermediate and deep infaunal foraminiferal standing stocks, with a succession of species (*A. tenuis*, *R. dentaliniformis*, *P. bulloides*, *P. elongata*, *F. bradyi*, *G. affinis* and *C. oolina*). The occurrence of these taxa is decoupled from the labile organic matter flux. Rahtburn et al. (1996) found in organic-rich turbidic sediments in a 3980 m deep station in the South China Sea deep infaunal specimens of *C. oolina*, while surface sediments are occupied by agglutinated taxa. The authors found in a 4500 m depth station in the Sulu Sea specimens of *C. oolina* and *Globobulimina* spp. also in a deep infaunal microhabitat. They suggested that they take advantage of the organic matter within the sediment and avoid the corrosive bottom waters. Fontanier et al. (2005) found uncommonly high amounts of infaunal taxa *G. affinis* and *C. oolina* in a 2800 m canyon station in the Bay of Biscay. They explain these high densities by lateral or down canyon advection of important amounts of partially reworked organic matter. These observations converge with our suggestions that these infaunal taxa feed on a organic rich tail of a turbiditic deposition in our area. The comparison of the living and the dead faunas is essential to find out whether this rich infauna is an exceptional event, or whether the dead fauna are strongly enriched in these taxa, indicating that this phenomena concerns the whole area.

4.3. Relationships between living and dead faunas

The aim of the present paragraph is to discuss the possible imprint of patchiness, as it is observed for the living faunas, on the dead faunas. Several processes can interfere during the transition from a living to a fossil fauna (Murray, 1991):

(1) Preservation, which is different from a species to another; many agglutinated taxa, for instance (called non-fossilizing taxa), can completely disappear in the dead fauna due to the rapid disintegration of their test after death (e.g. Bizon & Bizon, 1985). Many calcareous benthic foraminifera can be subject to dissolution and therefore, species with thick and robust tests will be more abundant in the dead fauna than species with fragile tests.

(2) The turn-over rate that may also be very different between species. Theoretically, opportunistic species will rapidly reproduce and reproduce on abundant offspring after food input, whereas equilibrium species may have a higher longevity and a much lower turnover rate.

(3) Time tends to mix the foraminiferal faunas and can cancel out patchiness (Bernstein *et al.*, 1978).

Moreover, as suggested previously, our unique sampling from August 2003 may not be representative for the productive periods of some taxa that take place in other seasons or years, and these taxa may be thus underrepresented in our samples.

Table 11 resumes the relative abundances of the main species from the living and the dead fauna in the three stations.

Jorissen & Wittling (1999) show how L/D ratios can provide insights into foraminiferal population dynamics. They conclude that deep infaunal species use less labile food material, and maintain therefore their densities stable through time, whereas epifaunal/ shallow infaunal species undergo sharp peaks in production corresponding to pulses of labile food. They suggest that species that are much richer in the dead than in the live fauna may have an opportunistic life strategy.

In our samples of station FP8 (980 m), the comparison of dead faunas from two cores from two different deployments show a striking similarity (Sanders' similarity index of 88.1). This similarity between cores shows that the sediment is well mixed at this station. Even if the comparison of only two cores is probably not enough to make any firm conclusions, we suggest that spatial variability is not registered in the fossil sediment at station FP8.

Two species, *G. affinis*, deep infaunal, and *U. mediterranea*, shallow infaunal, have a L/D ratio >1. In the case of *G. affinis*, this may be due to the fact that it has a very fragile test that rapidly breaks after death. However, it is also possible that the low relative percentage of

G. affinis in the dead fauna is due to a very low turn-over rate of this highly hypoxia-tolerant taxon (Jorissen & Wittling, 1999). The relative under-representation of *U. mediterranea* in the dead fauna compared to the living fauna could be the result of our sampling taking place in one of the productive periods of this relatively opportunistic taxon. At 550 m in the Bay of Biscay, where Fontanier *et al.* (2003) studied the seasonal variability of benthic foraminiferal faunas, they found that *U. mediterranea* shows an ‘opportunistic’ behavior; it strongly responds to spring and fall bloom deposits by increasing its densities.

	FP8		FP10			FP9		FP9B1	
	Living	Dead	Living A	Living B	Dead	Living	Dead	Living	Dead
Perforate species									
<i>Bulimina alazanensis</i>							5.4		6.1
<i>Bulimina inflata</i>	1.2	17.0	7.1	1.2	14.5	5	4.4	1.1	7.3
<i>Bulimina marginata</i>	0.5	5.2							
<i>Cassidulina carinata</i>					14.0				
<i>Chilostomella oolina</i>							6.0	9.8	2.4
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>			11.5	7.1	28.5			0.3	
<i>Cibicidoides pachyderma</i>	0.3	6.3							
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>			5.8	6.2	1.4	5		0.6	
<i>Fursenkoina bradyi</i>							31.5	27.0	23.2
<i>Gavelinopsis translucens</i>			7.7	7.6	1.4				
<i>Globobulimina affinis</i>	11.4	2.7	17.0	42.6	1.4	2.5	14.2	15.2	6.1
<i>Gyroidina orbicularis</i>			4.7	2.7	8.8	5		0.6	
<i>Hoeglundina elegans</i>			9.9	3.1	2.3			0.3	
<i>Hyalinea balthica</i>	0.2	9.0							
<i>Melonis barleeanus</i>	10.5	9.7							
<i>Nuttalides umboniferus</i>							2.2		6.1
<i>Oridorsalis umbonatus</i>			8.3	4.0					
<i>Pullenia bulloides</i>						2.5		8.1	
<i>Pullenia quiqueloba</i>						5			
<i>Uvigerina mediterranea</i>	55.9	20.9							
<i>Uvigerina peregrina</i>	4.3	9.5	9.0	7.9	15.1				
Porcellaneous species									
<i>Biloculinella irregularis</i>							0.3		6.1
<i>Pyrgo elongata</i>								7.6	
<i>Spirillina decorata</i>			5.7	2.2					
<i>Triloculina sp.</i>							1.3		7.3
Agglutinated species									
<i>Ammodiscus tenuis</i>						12.5	8.8	9.8	1.2
<i>Cribrostomoides spp.</i>						20		5.6	
<i>Glomospira gordialis</i>							4.4		8.5
<i>Reophax dentaliniformis</i>			12.5	8.1	1.4				
<i>Reophax spp.</i>						27.5		7.3	

Table 11. Percentages of main species in all stations, in the living and the dead fauna.

Other taxa, *B. marginata*, *C. pachyderma*, *H. balthica*, *B. inflata* have very low L/D ratios (≤ 0.1), and *U. peregrina* (0.5). These 5 species, that are not very abundant in the living

fauna at our time of sampling, could have an opportunistic life strategy, or prefer to reproduce at another period of the year. There was apparently not a productive phase in August 2003 for these taxa.

At station FP10, the comparison of dead fauna from two cores from two different deployments shows also a striking similarity (Sanders' similarity index of 81.2 %). Just as for station FP8, this similarity between cores shows that the sediment is well mixed at station FP10. The differences in the living fauna between deployment A and deployment B, mostly due to the higher abundance of *Globobulimina affinis* in the B cores (Table 11), are not visible in the dead fauna. The SSI was calculated between the total living fauna and the total dead fauna. It is quite low (40.1) indicating an important difference between living and dead faunas. This could be due to the fact that the fragile tests of *G.affinis* are not well represented in the dead fauna (average 1,4 %). Spatial variability at meso-scale is not registered in the fossil sediment at station FP10.

Globobulimina affinis, *R. dentaliniformis*, *H. elegans*, *G. translucens* and *C. robertsonianus* and are much more abundant in the living fauna than in the dead fauna. The first three species have very fragile tests and it is likely that their low abundance in the dead fauna is due to the rapid destruction of their tests. In the case of *G. translucens* and *C. robertsonianus*, which have quite robust tests, it is more likely that they may have been sampled during a reproductive period. *Uvigerina peregrine*, with an L/D ratio of about 0.5, and all others species, such as *B. inflata*, *C. carinata*, *C. kullenbergi*, and *G. orbicularis*, have much higher relative densities in the dead than in the living faunas. These species seem not to have reproduced just before the time of sampling.

Finally at station FP9, the dead fauna of three cores has been counted. We summed cores A1 and B3 and compared them with the core FP9B1. The results are very similar (SSI = 76.1 %), which means that the three cores have rather the same faunal composition.

The comparison of the living and dead fauna reveals that the dead fauna is very similar to the living fauna of core FP9B1. Dominant species in both cases are *Fursenkoina bradyi*, *Globobulimina affinis* and *Chilostomella oolina* in rather similar proportions in the dead fauna (cores A1 and B3) and in the living fauna of core B1 (31.5 and 27%, 14.2 and 15.2%, and 6.0 and 9.8%, respectively). These species are all deep infaunal species (ALD₁₀ in core B1 of 2.2 cm, 3.8 cm and 4.7 cm; see Fig. 12) suggesting that their presence in the deep sediment is probably a response to focusing of refractory organic matter. We conclude therefore that the

living fauna of all cores of station FP9 except core B1 is not representative of the long term, time-averaged fauna at this station. Surface faunas are structured by the very low labile organic matter input provided by the exported flux, while there is a development of infaunal taxa in response to focusing of refractory organic matter.

We conclude that fossil faunas has at all sites clearly registered the episodic arrival of events leading to a high density of intermediate and deep infaunal taxa. This observation strengthens our interpretation of the deposition of an organic rich distal part of a turbidite. The fine-grained sediment, rich in refractory organic matter, would predominantly be concentrated in local depressions, which could after burial entertain anaerobic degradational processus. Apparently, time-averaging results in similar faunas over large surfaces, with faunas having a strong imprint of the deposit of the C_{org} rich sediments.

The preservation of a 'phytodetrital signal' by small epifaunal and shallow infaunal species closely linked to the deposition of labile organic matter has been shown previously (e.g. Gooday & Hughes, 2002), but here we observe that repetitive episodic events are preserved in the fossil fauna, where they lead to abundant deep infaunal species.

4.4. Does the geochemistry of one core well represent the area?

Chemical analyses performed on cores have disturbed the sediment and prevent the exploitation of these cores for foraminiferal analysis. Thus, the chemical parameters in the sediment (e.g. nitrates, oxygen) are measured on different cores than the ones in which foraminifera are counted. We already suggested that patches of organic matter might create spatial variability in the density of our faunas. We may wonder if these putative patches influence also the geochemistry. In some oligotrophic basins, sudden organic matter deposits may severely modify the redox patterns at and below the sediment water interface (Kitazato & Ohga, 1995; Kitazato *et al.*, 2000; Duijnste *et al.*, 2004). In the Bay of Biscay, however, at 550 m depth, where eutrophic conditions prevail, the impact of phytodetritus deposits following the spring bloom has a minor impact on the redox conditions of the sediment (Fontanier *et al.*, 2003). Trophic patterns of our area are typical of meso-oligotrophic areas, with total organic flux values between 1.5 and 3.6 $gC \cdot m^{-2} \cdot yr^{-1}$ and with a bottom water oxygenation that doesn't vary through time (see next chapter for further explanation).

The microhabitat of infaunal species mirrors the redox conditions of the sediment (Jorissen *et al.*, 1995; 1998; van der Zwaan *et al.*, 1999). They can change their microhabitat in response to food supply and to dissolved oxygen concentration in the bottom and pore

waters (Linke & Lutze, 1993; Jorissen *et al.*, 1995; Ohga & Kitazato, 1997). Therefore, if redox conditions are different from one core to another, we should see a difference in the microhabitat of the deep infaunal taxa (i.e. if depth of oxygen zero or nitrate zero shallows, the ALD₁₀ of deep infaunal should shallow as well). When we compare the ALD₁₀ of dominant deep infaunal taxa (e.g. *Globobulimina affinis*), we observe a very low variability at station FP8 (e.g. ALD₁₀ = 3.51±0.14 cm), which suggests that redox conditions in the 6 cores do not vary significantly. At station FP10, however, the ALD₁₀ of deep infaunal *G. affinis* is quite similar between cores from the same deployment (7.5, 7.2 and 6.4 cm for deployment A, and 5.4, 4.7, 4.6 cm for deployment B), but different between the two deployments. We already discussed the fact that there is meso-scale (~100 m) variability at this station (higher amounts of *G. affinis* in cores from deployment B than in cores from deployment A, probably due to higher input of low quality organic matter at the first site), which is also visible in the microhabitats of the deep infaunal species. Since the microhabitat of *G. affinis* is probably strongly related to nitrate (Risgaard-Petersen *et al.*, 2006), we suggest that the nitrate profile is probably slightly different between the two deployment sites (influenced by the higher amount of organic matter at site B that would have shallowed the oxygen penetration and nitrate reduction depth), and then would have led to a shift of deep-infaunal individuals to shallower levels (closer to the nitrate reduction depth).

We conclude therefore that the geochemical parameters can actually vary at a meso-scale, and that it is preferable to take replicates from two or more deployments.

5. CONCLUSIONS

The comparison of the faunas from six multi-cores taken at three different stations, each sampled with two successive multi-tube corer deployments, reveals strong differences.

At the shallowest station FP8 (980 m depth), five cores are very similar, whereas a sixth core has a higher density but a similar faunal composition. This suggests an important variability at a decimeter scale, probably due to unequal distribution of C_{org}-rich aggregates, provided by the export organic flux, on the irregular see-floor. This variability is not registered in the dead fauna.

At station FP10 (1860 m), two series of cores, sampled a couple of hundreds of meters apart, are different. They show an important variability at a meso scale. This variability is probably due to a different proportion of C_{org} flux components (more labile versus more refractory components), and has not been registered in the dead fauna.

At station FP9 (3100 m), finally, an extremely high spatial variability occurs at a decimeter scale: one core is very rich, all other 5 cores are very poor. The probable cause is the presence of a large amount of low quality organic carbon within the sediment.

We conclude then that spatial variability at micro-and meso-scales at our sites can be caused by three different phenomena:

- 1) A random distribution of labile food aggregates on the irregular see-floor. This redistribution of those patches in local depressions is a continuous process, which is averaged out in the fossil fauna.
- 2) At a mesoscale we notice differences in the absolute and relative proportion of intermediate and deep infaunal taxa. These differences are probably a response to the low quality C_{org} that accompanies the vertical flux of labile organic matter. This refractory C_{org} bypass the oxic sediment water interface, and is degraded by anaerobic pathways deeper in the sediment. The relative contribution of this low quality C_{org} is probably determined by sedimentological processus responsible for the lateral transport of sediment particules.
- 3) At a microscale, we find indications of a spatial heterogeneity of large patches of low quality C_{org} . We think that these patches correspond to the deposition of the organic rich distal turbidites, which are, just as the patches of labile C_{org} resulting from phytoplankton blooms, concentrated in local depressions. Unlike the labile aggregates, this low quality C_{org} is not degraded in the oxic sediment surface ecosystems, but is progressively covered by sediment particles, until after many centuries/millennia, it arrives in the aerobic settings deeper in the sediment. The dead faunas are at all sites strongly enriched in the intermediate and deep infaunal taxa responding to the localized availability of this low quality C_{org} . This strongly suggests that the presence of such patches of low quality C_{org} is a recurrent phenomenon, corresponding to turbiditic event occurring several times per millennium, that leave a strong imprint in the fossil faunas.

The effects of sedimentary depositional events of detrital patches on the distribution of benthic foraminifera (and other meiofauna) should not be considered the same way: microenvironments created by the supply of nutritious materiel to deep sediments by

sedimentary phenomena are not representative of the average ecological oligotrophic characteristics of the area. On the contrary, patchiness created by the physical distribution of food on the irregular see-floor is a permanent phenomena leading to natural small scale heterogeneity. We conclude that in case of stations FP8 and FP10, the living faunas of all cores are representative of the area, and will be put together for a more deep going ecological analysis in next chapter. In the case of station FP9, however, the anomalous supply of huge amount of nutritious materiel in the deep sediment caused by the presence of the distal part of a turbiditic layer close to core FP9B1 leads this core FP9B1 to be very uncharacteristic for the time-averaged environment of station FP9. We will therefore study core FP9B1 separately, and will use both core B1 and the sum of the 5 other cores as samples representative of station FP9. For ecological studies, we recommend the use of at least two cores, as it was previously suggested (e.g. Buzas, 1968; Gooday & Rathburn, 1999) and if possible, four cores from two different deployments, in order to better assay meso-scale spatial variability. The fossil sediment tends to mix the sediment and cancel out small scale patchiness.

FP8A1

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Amphicoryna scalaris</i>			1												1	0,4
<i>Bulimina inflata</i>																
<i>Bulimina marginata</i>			1												1	0,4
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicoides pachyderma</i>																
<i>Cibicides sp.</i>																
<i>Cibicides ungerianus</i>	1														1	0,4
<i>Cibicoides kullenbergi</i>	1														1	0,4
<i>Dentalina bradyensis</i>																
<i>Dentalina subematiata</i>			2												2	0,8
<i>Epistominella exigua</i>	1														1	0,4
<i>Glandulina laevigata</i>			1						1						2	0,8
<i>Globobulimina affinis</i>						5	2	8	6	4					25	10,2
<i>Gyroidina altiformis</i>	2														2	0,8
<i>Gyroidina orbicularis</i>		1		1											2	0,8
<i>Hanzawaia sp.</i>																
<i>Hyalinea balthica</i>																
<i>Lagena apiculata</i>																
<i>Lenticulina vortex</i>																
<i>Melonis barleeanus</i>		2	6	8	6	3		1							26	10,6
<i>Nuttalides umboniferus</i>																
<i>Pullenia bulloides</i>																
<i>Pullenia quiqueloba</i>																
<i>Siphonina reticulata</i>			1	1											2	0,8
<i>Trifarina bradyi</i>																
<i>Uvigerina elongatastriata</i>					1										1	0,4
<i>Uvigerina hispida</i>	1	1													2	0,8
<i>Uvigerina mediterranea</i>	132	29	3	1	2	1									168	68,3
<i>Uvigerina peregrina</i>	4														4	1,6
Miliolid species																
<i>Biloculinella irregularis.</i>																
<i>Quinqueloculina sp.</i>	1														1	0,4
Agglutinated species																
<i>Bigenerina nodosaria</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>			1												1	0,4
<i>Eggerella bradyi</i>		1													1	0,4
<i>Eggerella scabra</i>	1	1													2	0,8
<i>Siphotextularia affinis</i>																
TOTAL living	144	35	16	11	9	9	2	8	8	4					246	

Appendix 1: Station FP8 (980 m). Counts of live (stained) benthic foraminifera at core FP8A1 (not normalized).

FP8A2

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Amphicoryna scalaris</i>																
<i>Bulimina inflata</i>	1	4													5	6,7
<i>Bulimina marginata</i>																
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicidoides pachyderma</i>	1	1													2	2,7
<i>Cibicides sp.</i>																
<i>Cibicides ungerianus</i>																
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>																
<i>Dentalina bradyensis</i>																
<i>Dentalina subematiata</i>			1												1	1,3
<i>Epistominella exigua</i>																
<i>Glandulina laevigata</i>																
<i>Globobulimina affinis</i>							1	2							3	4,0
<i>Gyroidina altiformis</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>		1													1	1,3
<i>Hanzawaia sp.</i>	3														3	4,0
<i>Hyalinea balthica</i>																
<i>Lagena apiculata</i>																
<i>Lenticulina vortex</i>		1													1	1,3
<i>Melonis barleeanus</i>		2		2											4	5,3
<i>Nuttalides umboniferus</i>																
<i>Pullenia bulloides</i>	2														2	2,7
<i>Pullenia quiqueloba</i>																
<i>Siphonina reticulata</i>	3	2													5	6,7
<i>Trifarina bradyi</i>																
<i>Uvigerina elongatastriata</i>																
<i>Uvigerina hispida</i>																
<i>Uvigerina mediterranea</i>	33		3	4											40	53,3
<i>Uvigerina peregrina</i>	4														4	5,3
Miliolid species																
<i>Biloculinella irregularis.</i>																
<i>Quinqueloculina sp.</i>																
Agglutinated species																
<i>Bigenerina nodosaria</i>	1														1	1,3
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>			1												1	1,3
<i>Eggerella bradyi</i>		1													1	1,3
<i>Eggerella scabra</i>																
<i>Siphotextularia affinis</i>	1														1	1,3
TOTAL living	49	12	5	4	2		1	2							75	

Appendix 1: Station FP8 (980 m). Counts of live (stained) benthic foraminifera at core FP8A2 (not normalized).

FP8A3

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Amphicoryna scalaris</i>																
<i>Bulimina inflata</i>																
<i>Bulimina marginata</i>							1								1	1,5
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicidoides pachyderma</i>																
<i>Cibicides sp.</i>		1													1	1,5
<i>Cibicides ungerianus</i>																
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>																
<i>Dentalina bradyensis</i>																
<i>Dentalina subematiata</i>																
<i>Epistominella exigua</i>																
<i>Glandulina laevigata</i>		1					1								2	3,1
<i>Globobulimina affinis</i>					1		3		1						5	7,7
<i>Gyroidina altiformis</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>			1												1	1,5
<i>Hanzawaia sp.</i>																
<i>Hyalinea balthica</i>																
<i>Lagena apiculata</i>		1													1	1,5
<i>Lenticulina vortex</i>																
<i>Melonis barleeanus</i>			3	6	2	4	1								16	24,6
<i>Nuttalides umboniferus</i>	2														2	3,1
<i>Pullenia bulloides</i>																
<i>Pullenia quiqueloba</i>																
<i>Siphonina reticulata</i>		2													2	3,1
<i>Trifarina bradyi</i>		1													1	1,5
<i>Uvigerina elongatastriata</i>																
<i>Uvigerina hispida</i>																
<i>Uvigerina mediterranea</i>	23	7					1								31	47,7
<i>Uvigerina peregrina</i>																
Miliolid species																
<i>Biloculinella irregularis.</i>		1													1	1,5
<i>Quinqueloculina sp.</i>																
Agglutinated species																
<i>Bigenerina nodosaria</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>																
<i>Eggerella bradyi</i>	1														1	1,5
<i>Eggerella scabra</i>																
<i>Siphotextularia affinis</i>																
TOTAL living	26	17	7	2	5	1	6			1					65	

Appendix 1: Station FP8 (980 m). Counts of live (stained) benthic foraminifera at core FP8A3 (not normalized).

CHAPITRE 3

FP8B1

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Amphicoryna scalaris</i>	3														3	4,4
<i>Bulimina inflata</i>	2														2	2,9
<i>Bulimina marginata</i>				1											1	1,5
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicidoides pachyderma</i>																
<i>Cibicides sp.</i>																
<i>Cibicides ungerianus</i>	2														2	2,9
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>																
<i>Dentalina bradyensis</i>		1													1	1,5
<i>Dentalina subematiata</i>																
<i>Epistominella exigua</i>					1										1	1,5
<i>Glandulina laevigata</i>																
<i>Globobulimina affinis</i>					2	2			1						5	7,4
<i>Gyroidina altiformis</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>																
<i>Hanzawaia sp.</i>																
<i>Hyalinea balthica</i>	1														1	1,5
<i>Lagena apiculata</i>																
<i>Lenticulina vortex</i>	1														1	1,5
<i>Melonis barleeanus</i>		1	5	1											7	10,3
<i>Nuttalides umboniferus</i>	1														1	1,5
<i>Pullenia bulloides</i>																
<i>Pullenia quiqueloba</i>								1							1	1,5
<i>Siphonina reticulata</i>	1														1	1,5
<i>Trifarina bradyi</i>	1														1	1,5
<i>Uvigerina elongatastriata</i>		1													1	1,5
<i>Uvigerina hispida</i>				1											1	1,5
<i>Uvigerina mediterranea</i>	21	4	1	1											27	39,7
<i>Uvigerina peregrina</i>	4	2													6	8,8
Miliolid species																
<i>Biloculinella irregularis</i>																
<i>Quinqueloculina sp.</i>																
Agglutinated species																
<i>Bigenerina nodosaria</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>																
<i>Eggerella bradyi</i>	1	2	1												4	5,9
<i>Eggerella scabra</i>																
<i>Siphotextularia affinis</i>		1													1	1,5
TOTAL living	38	12	7	4	3	2		1	1						68	

Appendix 1: Station FP8 (980 m). Counts of live (stained) benthic foraminifera at core FP8B1 (not normalized).

FP8B2

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Amphicoryna scalaris</i>	1														1	1,9
<i>Bulimina inflata</i>																
<i>Bulimina marginata</i>																
<i>Chilostomella oolina</i>					1										1	1,9
<i>Cibicidoides pachyderma</i>																
<i>Cibicides sp.</i>																
<i>Cibicides ungerianus</i>																
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>																
<i>Dentalina bradyensis</i>																
<i>Dentalina subematiata</i>																
<i>Epistominella exigua</i>		1													1	1,9
<i>Glandulina laevigata</i>			1												1	1,9
<i>Globobulimina affinis</i>					4	4	3	1	5	3					20	38,5
<i>Gyroidina altiformis</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>	1	1													2	3,8
<i>Hanzawaia sp.</i>																
<i>Hyalinea balthica</i>																
<i>Lagena apiculata</i>																
<i>Lenticulina vortex</i>																
<i>Melonis barleeanus</i>		1	1	1	1										4	7,7
<i>Nuttalides umboniferus</i>	1			1											2	3,8
<i>Pullenia bulloides</i>																
<i>Pullenia quiqueloba</i>																
<i>Siphonina reticulata</i>		1													1	1,9
<i>Trifarina bradyi</i>																
<i>Uvigerina elongatastriata</i>						1									1	1,9
<i>Uvigerina hispida</i>	1														1	1,9
<i>Uvigerina mediterranea</i>	8	1	2	1											12	23,1
<i>Uvigerina peregrina</i>	4														4	7,7
Miliolid species																
<i>Biloculinella irregularis</i>																
<i>Quinqueloculina sp.</i>																
Agglutinated species																
<i>Bigenerina nodosaria</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>																
<i>Eggerella bradyi</i>		1													1	1,9
<i>Eggerella scabra</i>																
<i>Siphotextularia affinis</i>																
TOTAL living	16	6	4	3	6	5	3	1	5	3					52	

Appendix 1: Station FP8 (980 m). Counts of live (stained) benthic foraminifera at core FP8B2 (not normalized).

FP8B3

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Amphicoryna scalaris</i>		1													1	1,3
<i>Bulimina inflata</i>																
<i>Bulimina marginata</i>																
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicidoides pachyderma</i>																
<i>Cibicides sp.</i>																
<i>Cibicides ungerianus</i>																
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>																
<i>Dentalina bradyensis</i>	1		1												2	2,7
<i>Dentalina subematiata</i>																
<i>Epistominella exigua</i>																
<i>Glandulina laevigata</i>																
<i>Globobulimina affinis</i>				1		1	1	3	2						8	10,7
<i>Gyroidina altiformis</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>	3														3	4,0
<i>Hanzawaia sp.</i>																
<i>Hyalinea balthica</i>																
<i>Lagena apiculata</i>																
<i>Lenticulina vortex</i>																
<i>Melonis barleeanus</i>		1	2			1									4	5,3
<i>Nuttalides umboniferus</i>																
<i>Pullenia bulloides</i>																
<i>Pullenia quiqueloba</i>																
<i>Siphonina reticulata</i>																
<i>Trifarina bradyi</i>																
<i>Uvigerina elongatastriata</i>																
<i>Uvigerina hispida</i>																
<i>Uvigerina mediterranea</i>	35	9	2	1											47	62,7
<i>Uvigerina peregrina</i>	7														7	9,3
Miliolid species																
<i>Biloculinella irregularis.</i>																
<i>Quinqueloculina sp.</i>																
Agglutinated species																
<i>Bigenerina nodosaria</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>																
<i>Eggerella bradyi</i>	2	1													3	4,0
<i>Eggerella scabra</i>																
<i>Siphotextularia affinis</i>																
TOTAL living	48	12	5	2		2	1	3	2						75	

Appendix 1: Station FP8 (980 m). Counts of live (stained) benthic foraminifera at core FP8B3 (not normalized).

FP10A1

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Anomalina sp.</i>		1													1	2.1
<i>Bulimina alazanensis</i>		1													1	2.1
<i>Bulimina inflata</i>		3													3	6.3
<i>Cassidulina carinata</i>																
<i>Chilostomella oolina</i>												1			1	2.1
<i>Cibicoides kullenbergi</i>		4	3												7	14.6
<i>Cibicoides robertsonianus</i>			1	2											3	6.3
<i>Dentalina subematiata</i>																
<i>Gavelinopsis translucens</i>		4													4	8.3
<i>Globobulimina affinis</i>												1	4	1	6	12.5
<i>Guttulina sp.</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>				2		1									3	6.3
<i>Hoeglundina elegans</i>		4													4	8.3
<i>Lagena ? hispidula</i>																
<i>Lenticulina sp.</i>																
<i>Melonis barleeanus</i>							1								1	2.1
<i>Nuttalides umboniferus</i>																
<i>Oridorsalis umbonatus</i>						2	2								4	8.3
<i>Pullenia quinqueloba</i>																
<i>Rosalina sp.</i>																
<i>Sphaeroidina bulloides</i>																
<i>Uvigerina peregrina</i>		3													3	6.3
Miliolid species																
<i>Cornuspira foliacea</i>																
<i>Cyclogyra involvens</i>																
<i>Pyrgo depressa</i>																
<i>Pyrgo subsphaerica</i>																
<i>Spirillina decorata</i>		1	1												2	4.2
Agglutinated species																
<i>Ammoglobigerina globigeriniformis</i>																
<i>Bigenerina nodosaria</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>						1									1	2.1
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>																
<i>Eggerella bradyi</i>																
<i>Lagenammina pseudodifflugiformis</i>																
<i>Paratrochammina earlandi</i>																
<i>Reophax sp1.</i>																
<i>Reophax dentaliniformis</i>				1	1		1								3	6.3
<i>Reophax fusiformis</i>																
<i>Reophax scorpiurus</i>		1													1	2.1
<i>Technitella legumen</i>																
<i>Textularia sagittula</i>																
<i>Trochammina sp1.</i>																
<i>Saccammina pauciloculata</i>																
TOTAL living	20	6	3	3	2	4	3				2	4	1		48	

Appendix 2: Counts of live (stained) benthic foraminifera at station FP10 (not normalized).

CHAPITRE 3

FP10A2

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Anomalina sp.</i>		1													1	2.2
<i>Bulimina alazanensis</i>															0	0.0
<i>Bulimina inflata</i>																
<i>Cassidulina carinata</i>																
<i>Chilostomella oolina</i>					1										1	2.2
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	2	2													4	8.9
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>					1										1	2.2
<i>Dentalina subematiata</i>																
<i>Gavelinopsis translucens</i>	3	1													4	8.9
<i>Globobulimina affinis</i>											2	4			6	13.3
<i>Guttulina sp.</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>			1	1											2	4.4
<i>Hoeglundina elegans</i>	4	2													6	13.3
<i>Lagena ? hispidula</i>																
<i>Lenticulina sp.</i>																
<i>Melonis barleeanus</i>																
<i>Nuttalides umboniferus</i>																
<i>Oridorsalis umbonatus</i>																
<i>Pullenia quinqueloba</i>	1														1	2.2
<i>Rosalina sp.</i>																
<i>Sphaeroidina bulloides</i>																
<i>Uvigerina peregrina</i>	1	3	1												5	11.1
Miliolid species																
<i>Cornuspira foliacea</i>																
<i>Cyclogyra involvens</i>																
<i>Pyrgo depressa</i>																
<i>Pyrgo subsphaerica</i>																
<i>Spirillina decorata</i>		3													3	6.7
Agglutinated species																
<i>Ammoglobigerina globigeriniformis</i>																
<i>Bigenerina nodosaria</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>		1													1	2.2
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>																
<i>Eggerella bradyi</i>																
<i>Lagenamina pseudodifflugiformis</i>	1														1	2.2
<i>Paratrochammina earlandi</i>		1													1	2.2
<i>Reophax sp1.</i>																
<i>Reophax dentaliniformis</i>		2	1	2	1										6	13.3
<i>Reophax fusiformis</i>																
<i>Reophax scorpiurus</i>																
<i>Technitella legumen</i>	2														2	4.4
<i>Textularia sagitulla</i>																
<i>Trochammina sp1.</i>																
<i>Saccamina pauciloculata</i>																
TOTAL living	14	16	3	3	3						2	4			45	

Appendix 2: Continued.

FP10A3

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Anomalina sp.</i>																
<i>Bulimina alazanensis</i>			1												1	1.3
<i>Bulimina inflata</i>	3								3						6	7.5
<i>Cassidulina carinata</i>	1														1	1.3
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	6	2													8	10.0
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>	2	3													5	6.3
<i>Dentalina subematiata</i>																
<i>Gavelinopsis translucens</i>	4							1							5	6.3
<i>Globobulimina affinis</i>										4	9	3			16	20.0
<i>Guttulina sp.</i>	1														1	1.3
<i>Gyroidina orbicularis</i>		1				1									2	2.5
<i>Hoeglundina elegans</i>	5		1												6	7.5
<i>Lagena ? hispidula</i>																
<i>Lenticulina sp.</i>																
<i>Melonis barleeanus</i>																
<i>Nuttalides umboniferus</i>																
<i>Oridorsalis umbonatus</i>																
<i>Pullenia quinqueloba</i>																
<i>Rosalina sp.</i>																
<i>Sphaeroidina bulloides</i>	1														1	1.3
<i>Uvigerina peregrina</i>	5				2										7	8.8
Miliolid species																
<i>Cornuspira foliacea</i>																
<i>Cyclogyra involvens</i>								1							1	1.3
<i>Pyrgo depressa</i>																
<i>Pyrgo subsphaerica</i>																
<i>Spirillina decorata</i>																
Agglutinated species																
<i>Ammoglobigerina globigeriniformis</i>																
<i>Bigennerina nodosaria</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>		1	1	1											3	3.8
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>				2											2	2.5
<i>Eggerella bradyi</i>																
<i>Lagenammina pseudodifflugiformis</i>	1	1													2	2.5
<i>Paratrochammina earlandi</i>	1	1													2	2.5
<i>Reophax sp1.</i>																
<i>Reophax dentaliniformis</i>		2	4	3				1	1						11	13.8
<i>Reophax fusiformis</i>																
<i>Reophax scorpiurus</i>																
<i>Techinitella legumen</i>																
<i>Textularia sagitulla</i>																
<i>Trochammina sp1.</i>																
<i>Saccammina pauciloculata</i>																
TOTAL living	30	11	9	4	2	1		3	4	4	9	3			80	

Appendix 2: Continued.

CHAPITRE 3

FP10B1

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Anomalina sp.</i>																
<i>Bulimina alazanensis</i>															0	0.0
<i>Bulimina inflata</i>																
<i>Cassidulina carinata</i>																
<i>Chilostomella oolina</i>										1	1	1			3	4.1
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	2	1				2									5	6.8
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>		3							1						4	5.4
<i>Dentalina subematiata</i>																
<i>Gavelinopsis translucens</i>	5	1							1						7	9.5
<i>Globobulimina affinis</i>									7	16	5				28	37.8
<i>Guttulina sp.</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>		2													2	2.7
<i>Hoeglundina elegans</i>	2														2	2.7
<i>Lagena ? hispidula</i>	1														1	1.4
<i>Lenticulina sp.</i>							1								1	1.4
<i>Melonis barleeanus</i>																
<i>Nuttalides umboniferus</i>							1								1	1.4
<i>Oridorsalis umbonatus</i>																
<i>Pullenia quinqueloba</i>																
<i>Rosalina sp.</i>																
<i>Sphaeroidina bulloides</i>																
<i>Uvigerina peregrina</i>	3	1	1				3								8	10.8
Miliolid species																
<i>Cornuspira foliacea</i>																
<i>Cyclogyra involvens</i>																
<i>Pyrgo depressa</i>																
<i>Pyrgo subsphaerica</i>																
<i>Spirillina decorata</i>	1	1													2	2.7
Agglutinated species																
<i>Ammoglobigerina globigeriniformis</i>																
<i>Bigenerina nodosaria</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>																
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>																
<i>Eggerella bradyi</i>																
<i>Lagenamina pseudodifflugiformis</i>							1								1	1.4
<i>Paratrochammina earlandi</i>																
<i>Reophax sp1.</i>	1														1	1.4
<i>Reophax dentaliniformis</i>		1	1	1	1		1								5	6.8
<i>Reophax fusiformis</i>																
<i>Reophax scorpiurus</i>						1	1								2	2.7
<i>Techinitella legumen</i>	1														1	1.4
<i>Textularia sagitulla</i>																
<i>Trochammina sp1.</i>																
<i>Saccamina pauciloculata</i>																
TOTAL living	16	10	2	1	1	3	8		9	17	6	1			74	

Appendix 2: Continued.

FP10B2

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Anomalina sp.</i>																
<i>Bulimina alazanensis</i>															0	0.0
<i>Bulimina inflata</i>					1										1	1.2
<i>Cassidulina carinata</i>																
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	2									1					3	3.6
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>	1	1						1							3	3.6
<i>Dentalina subematiata</i>																
<i>Gavelinopsis translucens</i>	2	1						1							4	4.8
<i>Globobulimina affinis</i>								2	27	8					37	44.6
<i>Guttulina sp.</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>																
<i>Hoeglundina elegans</i>	1														1	1.2
<i>Lagena ? hispidula</i>																
<i>Lenticulina sp.</i>																
<i>Melonis barleeanus</i>																
<i>Nuttalides umboniferus</i>																
<i>Oridorsalis umbonatus</i>				1	2	1									4	4.8
<i>Pullenia quinqueloba</i>																
<i>Rosalina sp.</i>																
<i>Sphaeroidina bulloides</i>																
<i>Uvigerina peregrina</i>	3	1	1												5	6.0
Miliolid species																
<i>Cornuspira foliacea</i>					1										1	1.2
<i>Cyclogyra involvens</i>																
<i>Pyrgo depressa</i>																
<i>Pyrgo subsphaerica</i>																
<i>Spirillina decorata</i>			1												1	1.2
Agglutinated species																
<i>Ammoglobigerina globigeriniformis</i>																
<i>Bigenerina nodosaria</i>			1												1	1.2
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>																
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>						1									1	1.2
<i>Eggerella bradyi</i>		1													1	1.2
<i>Lagenammina pseudodifflugiformis</i>		2			1	1									4	4.8
<i>Paratrochammina earlandi</i>	1				1										2	2.4
<i>Reophax sp1.</i>																
<i>Reophax dentaliniformis</i>	2	1	2	1	1	1	1								9	10.8
<i>Reophax fusiformis</i>		1													1	1.2
<i>Reophax scorpiurus</i>		1													1	1.2
<i>Techinitella legumen</i>	1														1	1.2
<i>Textularia sagittula</i>																
<i>Trochammina sp1.</i>																
<i>Saccammina pauciloculata</i>		2													2	2.4
TOTAL living	13	11	5	2	7	4	1	4	27	9					83	

Appendix 2: Continued.

CHAPITRE 3

FP10B3

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Anomalina sp.</i>																
<i>Bulimina alazanensis</i>															0	0.0
<i>Bulimina inflata</i>																
<i>Cassidulina carinata</i>	2														2	1.9
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	4	3							2						9	8.4
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>	2	5				1									8	7.5
<i>Dentalina subematiata</i>		1													1	0.9
<i>Gavelinopsis translucens</i>	4					1	3								8	7.5
<i>Globobulimina affinis</i>								11	23	13					47	43.9
<i>Guttulina sp.</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>																
<i>Hoeglundina elegans</i>	3	1													4	3.7
<i>Lagena ? hispidula</i>																
<i>Lenticulina sp.</i>																
<i>Melonis barleeanus</i>																
<i>Nuttalides umboniferus</i>																
<i>Oridorsalis umbonatus</i>				1	1	1									3	2.8
<i>Pullenia quinqueloba</i>																
<i>Rosalina sp.</i>			1												1	0.9
<i>Sphaeroidina bulloides</i>																
<i>Uvigerina peregrina</i>	3	1			1				1						6	5.6
Miliolid species																
<i>Cornuspira foliacea</i>																
<i>Cyclogyra involvens</i>																
<i>Pyrgo depressa</i>	1														1	0.9
<i>Pyrgo subsphaerica</i>		2													2	1.9
<i>Spirillina decorata</i>																
Agglutinated species																
<i>Ammoglobigerina globigeriniformis</i>						1									1	0.9
<i>Bigenerina nodosaria</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>	2	2	1												5	4.7
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>																
<i>Eggerella bradyi</i>	2														2	1.9
<i>Lagenamina pseudodifflugiformis</i>		1													1	0.9
<i>Paratrochammina earlandi</i>																
<i>Reophax sp1.</i>																
<i>Reophax dentaliniformis</i>		1	1			2									4	3.7
<i>Reophax fusiformis</i>																
<i>Reophax scorpiurus</i>																
<i>Techinitella legumen</i>																
<i>Textularia sagitulla</i>	1														1	0.9
<i>Trochammina sp1.</i>								1							1	0.9
<i>Saccamina pauciloculata</i>																
TOTAL living	24	17	3	1	3	5	3	12	26	13					107	

Appendix 2: Continued.

FP9A1

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Bulimina alazanensis</i>																
<i>Bulimina inflata</i>																
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicides ungerianus</i>																
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>																
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>																
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>																
<i>Fissurina sp.</i>																
<i>Fursenkoina bradyi</i>																
<i>Globobulimina affinis</i>																
<i>Gyroidina altiformis</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>																
<i>Hoeglundina elegans</i>																
<i>Lenticulina gibba</i>																
<i>Oridorsalis umbonatus</i>	1														1	
<i>Pullenia bulloides</i>																
<i>Pullenia sp.1</i>			1												1	16.7
<i>Trifarina angulosa</i>																
Porcelaneous species																
<i>Biloculinella irregularis</i>																
<i>Cornuspira involvens</i>				1											1	16.7
<i>Cyclogyra involvens</i>																
<i>Pyrgo elongata</i>																
<i>Pyrgo subsphaerica</i>																
<i>Pyrgoella sphaera</i>			1												1	16.7
<i>Quiqueloculina siminulata</i>																
<i>Triloculinella gibba</i>																
Agglutinated species																
<i>Ammodiscus tenuis</i>				1											1	16.7
<i>Cribrostomoides scitulus</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>																
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>					1										1	16.7
<i>Cribrostomoides sp.</i>																
<i>Eggerella bradyi</i>																
<i>Reophax dentaliniformis</i>																
<i>Reophax piluliferis</i>																
<i>Siphotextularia affinis</i>																
TOTAL living	1		2	2	1										6	

Appendix 3: Counts of live (stained) benthic foraminifera at station FP9 (not normalized).

CHAPITRE 3

FP9A2

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Bulimina alazanensis</i>																
<i>Bulimina inflata</i>																
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicides ungerianus</i>																
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>																
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>				1											1	6.7
<i>Fissurina sp.</i>																
<i>Fursenkoina bradyi</i>																
<i>Globobulimina affinis</i>												1			1	6.7
<i>Gyroidina altiformis</i>		1													1	6.7
<i>Gyroidina orbicularis</i>																
<i>Hoeglundina elegans</i>																
<i>Lenticulina gibba</i>																
<i>Oridorsalis umbonatus</i>																
<i>Pullenia bulloides</i>																
<i>Pullenia sp.1</i>			1												1	6.7
<i>Trifarina angulosa</i>																
Porcelaneous species																
<i>Biloculinella irregularis</i>																
<i>Cornuspira involvens</i>																
<i>Cyclogyra involvens</i>																
<i>Pyrgo elongata</i>																
<i>Pyrgo subsphaerica</i>																
<i>Pyrgoella sphaera</i>																
<i>Quiqueloculina siminulata</i>																
<i>Triloculinella gibba</i>																
Agglutinated species																
<i>Ammodiscus tenuis</i>		1	1			1									3	20.0
<i>Cribrostomoides scitulus</i>		2													2	13.3
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>																
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>																
<i>Cribrostomoides sp.</i>																
<i>Eggerella bradyi</i>																
<i>Reophax dentaliniformis</i>		3		2		1									6	40.0
<i>Reophax piluliferis</i>																
<i>Siphotextularia affinis</i>																
TOTAL living		7	2	3		2					1				15	

Appendix 3: Continued.

FP9A3

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Bulimina alazanensis</i>																
<i>Bulimina inflata</i>																
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicides ungerianus</i>																
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>																
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>																
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>																
<i>Fissurina sp.</i>																
<i>Fursenkoina bradyi</i>																
<i>Globobulimina affinis</i>																
<i>Gyroidina altiformis</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>		2													2	20
<i>Hoeglundina elegans</i>																
<i>Lenticulina gibba</i>		1													1	10
<i>Oridorsalis umbonatus</i>																
<i>Pullenia bulloides</i>			1												1	10
<i>Pullenia sp.1</i>																
<i>Trifarina angulosa</i>																
Porcelaneous species																
<i>Biloculinella irregularis</i>																
<i>Cornuspira involvens</i>																
<i>Cyclogyra involvens</i>																
<i>Pyrgo elongata</i>																
<i>Pyrgo subsphaerica</i>																
<i>Pyrgoella sphaera</i>																
<i>Quiqueloculina siminulata</i>																
<i>Triloculinella gibba</i>																
Agglutinated species																
<i>Ammodiscus tenuis</i>																
<i>Cribrostomoides scitulus</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>			1		1										2	20
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>																
<i>Cribrostomoides sp.</i>		1													1	10
<i>Eggerella bradyi</i>																
<i>Reophax dentaliniformis</i>															1	10
<i>Reophax piluliferis</i>															1	10
<i>Siphotextularia affinis</i>																
TOTAL living	4	4		1											9	

Appendix 3: Continued.

CHAPITRE 3

FP9B1

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Bulimina alazanensis</i>				1		1									2	0.6
<i>Bulimina inflata</i>	1									3					4	1.1
<i>Chilostomella oolina</i>		1		1	1	1	3	4	8	9	5	2			35	9.8
<i>Cibicides ungerianus</i>							1								1	0.3
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>								2							2	0.6
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>							1								1	0.3
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>			1							1					2	0.6
<i>Fissurina sp.</i>			1												1	0.3
<i>Fursenkoina bradyi</i>	1	4	2	30	33	15	7	2	1	1					96	27.0
<i>Globobulimina affinis</i>		1	2	5	3	11	8	5	5	8	2	4			54	15.2
<i>Gyroidina altiformis</i>				1											1	0.3
<i>Gyroidina orbicularis</i>		1		1											2	0.6
<i>Hoeglundina elegans</i>					1										1	0.3
<i>Lenticulina gibba</i>																
<i>Oridorsalis umbonatus</i>									1						1	0.3
<i>Pullenia bulloides</i>		2	2	18	5	1	1								29	8.1
<i>Pullenia sp.1</i>																
<i>Trifarina angulosa</i>				1											1	0.3
Porcelaneous species																
<i>Biloculinella irregularis</i>																
<i>Cornuspira involvens</i>																
<i>Cyclogyra involvens</i>			1												1	0.3
<i>Pyrgo elongata</i>				18	4	2	3								27	7.6
<i>Pyrgo subsphaerica</i>			1												1	0.3
<i>Pyrgoella sphaera</i>																
<i>Quiqueloculina siminulata</i>				2	4	4									10	2.8
<i>Triloculinella gibba</i>									1						1	0.3
Agglutinated species																
<i>Ammodiscus tenuis</i>		1	2	32											35	9.8
<i>Cribrostomoides scitulus</i>			1	8		6	1			1					17	4.8
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>		1	1												2	0.6
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>		1													1	0.3
<i>Cribrostomoides sp.</i>																
<i>Eggerella bradyi</i>				1											1	0.3
<i>Reophax dentaliniformis</i>		1	6	14					1						22	6.2
<i>Reophax piluliferis</i>		1		2		1									4	1.1
<i>Siphotextularia affinis</i>			1												1	0.3
TOTAL living	2	14	21	134	51	41	25	13	20	20	7	6			354	

Appendix 3: Continued.

FP9B2

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Bulimina alazanensis</i>																
<i>Bulimina inflata</i>	2														2	22.2
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicides ungerianus</i>																
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>																
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>																
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>		1													1	11.1
<i>Fissurina sp.</i>																
<i>Fursenkoina bradyi</i>																
<i>Globobulimina affinis</i>																
<i>Gyroidina altiformis</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>																
<i>Hoeglundina elegans</i>																
<i>Lenticulina gibba</i>																
<i>Oridorsalis umbonatus</i>																
<i>Pullenia bulloides</i>																
<i>Pullenia sp.1</i>																
<i>Trifarina angulosa</i>																
Porcelaneous species																
<i>Biloculinella irregularis</i>	1														1	11.1
<i>Cornuspira involvens</i>																
<i>Cyclogyra involvens</i>																
<i>Pyrgo elongata</i>																
<i>Pyrgo subsphaerica</i>																
<i>Pyrgoella sphaera</i>																
<i>Quiqueloculina siminulata</i>																
<i>Triloculinella gibba</i>																
Agglutinated species																
<i>Ammodiscus tenuis</i>																
<i>Cribrostomoides scitulus</i>	1	1													2	22.2
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>																
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>																
<i>Cribrostomoides sp.</i>																
<i>Eggerella bradyi</i>																
<i>Reophax dentaliniformis</i>		2													2	22.2
<i>Reophax piluliferis</i>				1											1	11.1
<i>Siphotextularia affinis</i>																
TOTAL living	4	4	1												9	

Appendix 3: Continued.

CHAPITRE 3

FP9B3

Depth (cm)	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	Total	%
Perforate species																
<i>Bulimina alazanensis</i>																
<i>Bulimina inflata</i>																
<i>Chilostomella oolina</i>																
<i>Cibicides ungerianus</i>																
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>																
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>																
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>																
<i>Fissurina</i> sp.																
<i>Fursenkoina bradyi</i>																
<i>Globobulimina affinis</i>																
<i>Gyroidina altiformis</i>																
<i>Gyroidina orbicularis</i>																
<i>Hoeglundina elegans</i>																
<i>Lenticulina gibba</i>																
<i>Oridorsalis umbonatus</i>																
<i>Pullenia bulloides</i>																
<i>Pullenia</i> sp.1																
<i>Trifarina angulosa</i>																
Porcelaneous species																
<i>Biloculinella irregularis</i>																
<i>Cornuspira involvens</i>																
<i>Cyclogyra involvens</i>																
<i>Pyrgo elongata</i>																
<i>Pyrgo subsphaerica</i>																
<i>Pyrgoella sphaera</i>																
<i>Quiqueloculina siminulata</i>																
<i>Triloculinella gibba</i>																
Agglutinated species																
<i>Ammodiscus tenuis</i>		1														1
<i>Cribrostomoides scitulus</i>																
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>																
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>																
<i>Cribrostomoides</i> sp.																
<i>Eggerella bradyi</i>																
<i>Reophax dentaliniformis</i>																
<i>Reophax piluliferis</i>																
<i>Siphotextularia affinis</i>																
TOTAL living		1														1

Appendix 3: Continued.

FP8B1 fraction 63μ	0-0,5cm	%
Perforate species		
<i>Alliatina primitiva</i>	3	2,83
<i>Amphicoryna scalaris</i>		
<i>Anomalinoides minimus</i>	4	3,77
<i>Bolivina albatrossi</i>	1	0,94
<i>Bolivina spathulata</i>	1	0,94
<i>Bulimina alazanensis</i>	1	0,94
<i>Bulimina inflata</i>	3	2,83
<i>Bulimina marginata</i>	1	0,94
<i>Cassidulina carinata</i>	4	3,77
<i>Cassidulina crassa</i>	1	0,94
<i>Dentalina bradyensis</i>	1	0,94
<i>Epistominella exigua</i>	22	20,75
<i>Fissurina spp.</i>	2	1,89
<i>Gyroidina umbonata</i>	5	4,72
<i>Melonis barleeanus</i>	1	0,94
<i>Nuttalides pusillus</i>	2	1,89
<i>Nuttalides umboniferus</i>	4	3,77
<i>Rectuvigerina sp.</i>	1	0,94
<i>Siphonina reticulata</i>	1	0,94
<i>Trifarina bradyi</i>	22	20,75
<i>Trifarina pauperata</i>	5	4,72
<i>Uvigerina hispida</i>	2	1,89
<i>Uvigerina peregrina</i>	14	13,21
Miliolids species		
<i>Quiqueloculina sp.</i>	1	0,94
Agglutinated species		
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>	1	0,94
<i>Lagenammia sp.</i>	1	0,94
<i>Siphotextularia affinis</i>	1	0,94
<i>Trochammia sp.</i>	1	0,94
Total	106	

Appendix 4. Counting of living foraminifera from the 63 μ m fraction

	FP8A1		FP8B3	
	(3-3,5cm)		(3-3,5cm)	
	N	%	N	%
<i>Amphicoryna scalaris</i>	2	0.67	3	1
<i>Bolivina spathulata</i>	3	1.00	3	1
<i>Bulimina inflata</i>	45	15.05	57	19
<i>Bulimina marginata</i>	21	7.02	10	3.33
<i>Bulimina rostrata</i>			2	0.67
<i>Cassidulina carinata</i>	9	3.01	14	4.67
<i>Cibicides cf. lobatulus</i>			1	0.33
<i>Cibicidoides pachyderma</i>	17	5.69	21	7.00
<i>Cibicidoides ungerianus</i>	2	0.67		
<i>Dentalina vortex</i>	2	0.67		
<i>Epistominella exigua</i>	6	2.01	1	0.33
<i>Glandulina laevigata</i>	2	0.67	1	0.33
<i>Globobulimina affinis</i>	9	3.01	7	2.33
<i>Gyroidina orbicularis</i>	5	1.67	4	1.33
<i>Hanzawaia sp.</i>	7	2.34	8	2.67
<i>Hoeglundina elegans</i>	6	2.01		
<i>Hyalinea balthica</i>	27	9.03	27	9.00
<i>Lenticulina vortex</i>	5	1.67	8	2.67
<i>Melonis barleeanus</i>	30	10.03	28	9.33
<i>Melonis pompiliodes</i>	3	1.00		
<i>Trifarina bradyi</i>	4	1.34	2	0.67
<i>Uvigerina hispida</i>	2	0.67	1	0.33
<i>Uvigerina mediterranea</i>	68	22.74	57	19.00
<i>Uvigerina peregrina</i>	19	6.35	38	12.67
<i>Pyrgo murrhina</i>			1	0.33
<i>Ammodiscus tenuis</i>	1	0.33	1	0.33
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>	2	0.67		
<i>Cribrostomoides sp.1</i>	2	0.67	5	1.67
Total	299		300	

Appendix 5a. Counting of the dead fauna in two cores of station FP8 (980 m).

	FP10A2		FP10B1	
	(3-4cm)		(3-4cm)	
	N	%	N	%
<i>Bulimina inflata</i>	34	19.5	17	9.6
<i>Bulimina alazanensis</i>	2	1.1		
<i>Cassidulina carinata</i>	25	14.4	24	13.6
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	56	32.2	44	24.9
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>			5	2.8
<i>Epistominella exigua</i>	1	0.6	1	0.6
<i>Fissurina sp.</i>	3	1.7	1	0.6
<i>Fursenkoina sp.</i>	1	0.6		
<i>Gavelinopsis translucens</i>			5	2.8
<i>Globobulimina affinis</i>			5	2.8
<i>Gyroidina orbicularis</i>	16	9.2	15	8.5
<i>Hoeglundina elegans</i>	5	2.9	3	1.7
<i>Melonis barleeanus</i>			2	1.1
<i>Nuttalides umboniferus</i>				
<i>Pullenia quinqueloba</i>	1	0.6	3	1.7
<i>Uvigerina peregrina</i>	16	9.2	37	20.9
<i>Trifarina bradyi</i>			1	0.6
<i>Reophax dentaliniformis</i>			5	2.8
<i>Cribr stomoides subglobosus</i>	3	1.7	5	2.8
<i>Cribr stomoides wiesneri</i>	4	2.3		
<i>glomospira cordialis</i>			2	1.1
<i>Trochammina spl.</i>	7	4.0	2	1.1
Total	174		177	

Appendix 5b. Counting of the dead fauna in two cores of station FP10 (1860 m).

station	FP9A1		FP9B1		FP9B3	
<i>Bulimina inflata</i>	6	3,70	6	7,32	8	5,16
<i>Bulimina marginata</i>						
<i>Bulimina alazanensis</i>	7	4,32	5	6,10	10	6,45
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>					2	1,29
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>	3	1,85	2	2,44		
<i>Chilostomelle oolina</i>	14	8,64	2	2,44	5	3,23
<i>Dentalina sp.</i>					2	1,29
<i>Epistominella exigua</i>	1	0,62			2	1,29
<i>Fissurina sp.</i>	2	1,23			1	0,65
<i>Fursenkoina bradyi</i>	68	41,98	19	23,17	32	20,65
<i>Globobulimina affinis</i>	30	18,52	5	6,10	15	9,68
<i>Gyroidina orbicularis</i>					5	3,23
<i>Hoeglundina elegans</i>					1	0,65
<i>Lagena hispidula</i>			1	1,22		
<i>Melonis barleeanus</i>			2	2,44		
<i>Melonis zandamae</i>					2	1,29
<i>Nuttalides umboniferus</i>	2	1,23	5	6,10	5	3,23
<i>Oridorsalis umbonatus</i>			1	1,22		
<i>Pullenia bulloides</i>	1	0,62	2	2,44	2	1,29
<i>Pullenia quinqueloba</i>			3	3,66	5	3,23
<i>Uvigerina peregrina</i>					2	1,29
<i>Biloculinella irregularis</i>	1	0,62	5	6,10		
<i>Pyrgo elongata</i>	2	1,23				
<i>Pyrgo murrhina</i>	1	0,62				
<i>Triloculina sp.</i>	2	1,23	6	7,32	2	1,29
<i>Ammodiscus tenuis</i>	3	1,85	1	1,22	25	16,13
<i>Cribrostomoides scitullus</i>	7	4,32	2	2,44	4	2,58
<i>Cribrostomoides wiesneri</i>			1	1,22	4	2,58
<i>Cystammina pauciloculata</i>	3	1,85	2	2,44	3	1,94
<i>Egerella bradyi</i>					1	0,65
<i>Glomospira gordialis</i>	2	1,23	7	8,54	12	7,74
<i>Recurvoides sp.</i>	2	1,23	2	2,44		
<i>Reophax dentaliniformis</i>	5	3,09				
<i>Reophax guttiferus</i>					5	3,23
<i>Spiroplectammina wrightii</i>			2	2,44		
<i>Trochammina spl.</i>			1	1,22		
Total agglutinated						
Total dead	162		82		155	

Appendix 5c. Counting of the dead fauna in three cores of station FP9 (3100 m).

CHAPITRE 4

IMPACT OF DIFFERENT ORGANIC FLUX REGIMES ON THE DENSITY, COMPOSITION AND MICROHABITATS OF BENTHIC FORAMINIFERA FAUNAS IN THE NORTH-EAST ATLANTIC

C. Griveaud¹, F. Jorissen¹, C. Fontanier¹, P. Anschutz²

1 Laboratoire d'Étude des Bio-indicateurs Actuels et Fossiles (BIAF), UFR Sciences, Université d'Angers, 2 bd Lavoisier, 49045 Angers Cedex, France

2 Département de Géologie et Océanographie, UMR 5805 EPOC – OASU, Site de Talence, Université Bordeaux 1, Avenue des Facultés, 33405 TALENCE CEDEX, France

CHAPITRE 4

IMPACT OF DIFFERENT ORGANIC FLUX REGIMES ON THE DENSITY, COMPOSITION AND MICROHABITATS OF BENTHIC FORAMINIFERA FAUNAS IN THE NORTH-EAST ATLANTIC

1. INTRODUCTION

The sedimentation of organic matter to the sea floor strongly influences the standing stock, diversity and microhabitats of benthic foraminiferal communities (e.g. Altenbach & Sarthein, 1989; Mackensen & Douglas, 1989; Rathburn & Corliss, 1994; Fariduddin & Loubere, 1997; Schmiedl *et al.*, 2000; Morigi *et al.*, 2001; Licari *et al.*, 2003; Fontanier *et al.*, 2005). In most cases the main food source for the benthic ecosystem is the downward flux of organic carbon provided by primary production at the surface (e.g. Gooday, 1988). Therefore, an increase of export production to the sea floor should provide more food to the benthic faunas and allow a better development of their populations. Hence, a faunal density increase should reflect enhanced trophic conditions (e.g. Gooday & Lambshead, 1989; Fontanier *et al.*, 2002).

Carney (1989) examined the relationship between the organic carbon flux and the bathymetric distribution of deep-sea benthic macro-fauna. His observations led to the conclusion that a decrease of overall fauna is expected with increasing water depth (and thus decreasing organic matter flux), with a succession of species determined by their trophic preferences. Several authors have studied the influence of organic carbon fluxes on benthic foraminiferal faunas (Lutze & Coulbourn, 1984; Altenbach & Sarthein, 1989; Loubere, 1991; Fariduddin & Loubere, 1997; Schmiedl *et al.*, 1997; de Stigter *et al.*, 1998; Altenbach *et al.*, 1999; de Rijk *et al.*, 2000; Gooday *et al.*, 2001; Morigi *et al.*, 2001; Licari *et al.*, 2003). Lutze (1980) and Lutze & Coulbourn (1984), who studied foraminiferal faunas of the Northwest African margin, found faunal changes according to bathymetry, which they supposed to reflect a gradient of organic export flux. They observed that there is a continuous change with depth

rather than abrupt faunal breaks. On the basis of the same sample, Altenbach (1988) and Altenbach & Sarthein (1989) compared estimated organic matter fluxes with faunal biomass off NW Africa and found a latitudinal faunal boundary at 22°N, separating eutrophic faunas (dominated by *U. peregrina* and *Globobulimina* spp.) in the south, from more oligotrophic faunas (dominated by *Cibicides wuellerstorfi* and *Cibicidoides kullenbergi*) in the north. They interpreted this difference in faunal composition by a strong difference in downward organic flux. Fariduddin & Loubere (1997) studied surface sediments in the low latitude Atlantic Ocean and showed that the benthic foraminiferal assemblage compositions shift from species like *Uvigerina peregrina*, *Melonis barleeanus*, *Globobulimina* spp. under high surface water primary productivity regimes, to assemblages dominated by *Globocassidulina subglobosa*, *Cassidulina* spp., and *Epistominella exigua* when productivity decreases. In the Mediterranean Sea, De Rijk *et al.* (2000) showed that with increasingly oligotrophic surface conditions towards the eastern Mediterranean, most species respond by shallowing their bathymetrical ranges, implying that the bathymetrical succession of these species depends on the organic matter flux. Consequently, in any single area with unvariable primary production values in surface waters, there should be a succession of benthic species, from oligotrophic taxa at large water depths to more eutrophic taxa in shallower waters. Morigi *et al.* (2001) studied thanatocoenoses in sediment surface samples off NW Africa and compared them with estimations of organic matter flux and measured bottom water oxygen concentrations. They show that certain species assemblages are correlated with high organic flux values (*Uvigerina peregrina*, *Melonis barleeanus*) while other species groups are dominant in more oligotrophic areas (*Cibicides wuellerstorfi*, *Hoeglundina elegans*). Licari *et al.* (2003) showed in the southeastern Atlantic that important latitudinal changes take place in deep-sea benthic foraminiferal abundance and composition. Moreover, the species composition of foraminiferal assemblages appears to be influenced not only by the quantity but also by the quality of the organic flux (Caralp, 1989; Wollenburg & Mackensen, 1998a; Altenbach *et al.*, 1999). Some species prefer to feed on labile, fresh organic matter, and live therefore close to the sediment surface; other species are likely to be adapted to more degraded, refractory organic matter, and are capable to dwell in deeper sediment layers. Consequently, Licari *et al.* (2003) explain low foraminiferal standing stocks associated with an apparently high amount of organic matter by the low quality of this organic matter derived from the continent (Congo river discharge).

The organic flux that reaches the sea floor can also influence the microhabitat of benthic foraminifera. The conceptual TROX model developed by Jorissen *et al.* (1995)

explains that in food-limited (i.e. oligotrophic) environments, the foraminiferal fauna is restricted to the topmost sediment and has low standing stocks. In mesotrophic environments, the higher amount of metabolisable organic matter allows standing stocks to increase and faunal diversity becomes maximal. Both epifaunal and deep infaunal species may develop as neither food nor oxygen are limiting. Finally, in eutrophic environments, oxygen is rapidly consumed in the topmost sediment by the degradation of organic matter. Oxygen can not penetrate towards deep layers and prevents the development of foraminiferal faunas deeper in the sediment. Van der Zwaan *et al.* (1999) suggested that competition between species should not be excluded as a parameter influencing the microhabitat repartition. Moreover, foraminiferal microhabitats are not static and most species are able to change their microhabitat in response to food supply and to dissolved oxygen concentration in the bottom and pore waters (Linke & Lutze, 1993; Jorissen *et al.*, 1995; Ohga & Kitazato, 1997).

All these studies show a clear relationship between the distribution of benthic foraminiferal faunas and the downward organic flux. This implies that the composition of benthic foraminiferal faunas, and more precisely the occurrence of certain species within a narrow range of organic matter values can be used as a proxy for paleo-export production. The aim of the present study is therefore to examine the relationships between the carbon organic flux and the densities, the composition and the microhabitats of foraminifera, in order to better define relationships between these parameters.

Living benthic foraminiferal communities off southern Portugal are not well known. Previous studies mainly focused on shelf assemblages (Colom, 1952; Ubaldo & Otero, 1978; Levy *et al.*, 1993, 1995), and few authors studied deep-sea foraminifera from the slope in this area (e.g. Seiler, 1975, Schönfeld, 1997). Moreover, these studies concerned only surface samples (0-1 cm). On the contrary, the Portuguese Margin has been subject to many other investigations and the mineralogy and sedimentation processes of this area have been extensively studied (Kudrass, 1973; Pierce & Stanley, 1975; Monteiro *et al.*, 1983). The area presents relatively oligotrophic conditions (primary production of about 100 gC. m².yr⁻¹). We will compare our results from this area with data from two other areas with different productivity regimes: the upwelling area off Cap Blanc, that englobes eutrophic and mesotrophic environments (Lutze & Coulbourn, 1984; Altenbach, 1985; Jorissen *et al.*, 1998) and the meso-oligotrophic Bay of Biscay (Fontanier *et al.*, 2002, 2003, 2005, 2006b; this study chapter 2).

The aims of this study are therefore

- (1) To describe the live (Rose Bengal stained) foraminiferal faunas of slope environments from the southern Portuguese margin in the top ten centimeters of sediment
- (2) To examine the relationships between the carbon organic flux and the densities, the composition, and the microhabitats of foraminifera, by comparing faunal data along a composite bathymetrical transect off southern Portugal, and between the three areas.

2. MATERIAL AND METHODS

The study area is located at the western Iberian continental margin, off southern Portugal (Fig. 1). In this area, the shelf is 15 to 20 km wide and extends to about 130 m depth (Monteiro & Moita, 1971; Alveirinho-Dias *et al.*, 1980). Below the shelf break, the continental slope descends down to 5000 m (Giesel & Seibold, 1968).

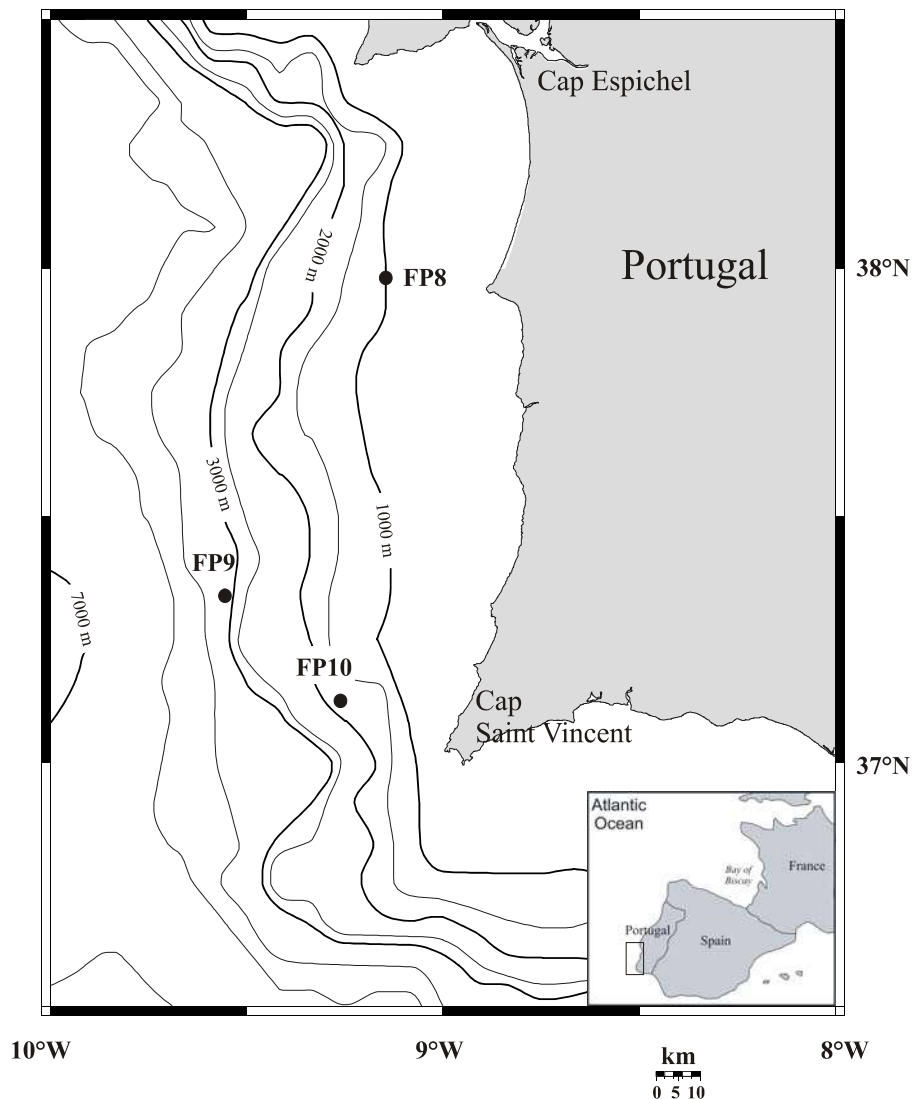


Figure 1 : Position of our three stations FP8, FP9 and FP10.

The water column is composed of North Atlantic Central Water (NACW) from the thermocline down to 600 m, Mediterranean Outflow Waters (MOW) between 600 and 1500 m, and North Atlantic Deep Water (NADW) down to the seafloor (Zenk & Armi, 1990). Although coastal upwelling occurs along the Portuguese margin (Fiùza, 1983; Abrantes, 1988), these phenomena are limited. Primary production values remain well below those known for most upwelling area (60 to 100 g C.m⁻². yr⁻¹, Antoine *et al.*, 1996, compared to, e.g., 325 g C.m⁻². yr⁻¹ off Cap Blanc NW Africa; Schemainda *et al.*, 1975; Antoine *et al.*, 1996).

Station FP8 is situated at 980 m depth, within the Mediterranean Outflow Water. This outflow originates from the salty, warm Mediterranean Sea (Ambar *et al.*, 1976; Zenk and Armi, 1990). It is characterized at this site by high salinity (between 36 and 36.3 permil), a temperature of about 11°C, relatively low oxygen values (about 4 mL L⁻¹) and low nutrient concentrations (Zenk & Armi, 1990; Van Aken, 2000b). The MOW enters the North Atlantic southwest of Cap St Vincent and flows northwards along the West Iberian margin (Mazé *et al.*, 1997). It forms isolated eddies (called meddies) of 40 to 50 km diameter close to the Iberian margin (Arhan *et al.*, 1994).

Stations FP10 and FP9 are located within the NADW, at 1860 and 3100 m depth respectively. This water mass has a low salinity (34.5-35.5) and a relatively high dissolved oxygen concentration, of 5.9 mL L⁻¹ (van Aken, 2000a). Temperature is about 5°C at 2000 m and 3°C at 3000 m (Schönfeld, 1997).

The three stations have been sampled during the FORAMPROX 1 cruise in August 2003. A classical Barnett multi-corer (Barnett *et al.*, 1984) was used, providing cores with an inner diameter of 6.3 cm (surface area: ~31 cm²).

The surface primary production has been derived from global productivity maps provided by Antoine *et al.* (1996) and SEAWIFS data. In our study area, the primary production in the surface waters shows important fluctuations in intensity during the year (Figure 7). In early spring (March-April), the nutrient rich surface waters trigger a bloom of phytoplankton, the remains of which will sink to the seafloor and provide high amounts of food for deep-sea deposit feeders. After this bloom, and before a second bloom in autumn, the supplies of fresh organic matter from the surface to the deep-sea will be relatively scarce. The time of our sampling (August 2003) occurred several months after the spring phytoplankton bloom, and about 1 to 2 months before the autumn bloom. Therefore, surface productivity and thus also the exported organic matter flux were probably low during this period.

Station	Depth (m)	PP (gC/m ² /yr)	J _z total (gC/m ² /yr)	J _z labile (gC/m ² /yr)	J _z refractory (gC/m ² /yr)	[O ₂] mL/L	Depth O ₂ =0 (cm)
Bay of Biscay							
B	550	150	9.3	6.7	2.6	4.7	1.7
A	1000	150	5.6	3.7	1.9	4.4	1.8
F	1200	150	4.8	3.1	1.8	4.7	6.4
FP11	1600	150	3.8	2.3	1.5	5.6	4.5
H	2000	150	3.2	1.8	1.4	5.9	6.3
FP1	2430	100	1.8	0.8	1.0	6.0	?
FP2	4825	100	1.1	0.4	0.7	6.0	8
Portuguese Margin							
FP8	980	100	3.6	2.0	1.6	4.0	2.5
FP10	1860	100	2.2	1.1	1.2	6.0	5
FP9	3125	100	1.5	0.6	0.9	5.8	4
Cap Blanc							
11S	1195	241	8.5	6.2	2.2	3.6	0.95
10S	1500	260	7.7	5.6	2.1	4.3	0.85
9S	2005	299	7.1	5.2	1.9	4.4	1.9
8S	2530	306	6.0	4.2	1.7	4.6	2.3
7S	3010	267	4.3	2.8	1.5	4.9	2.3

Table 1. Oceanographic parameters for the three stations of the Portuguese margin and for all other stations studied in this manuscript : estimated organic fluxes (total, labile, refractory; see text for further explanation), bottom water oxygenation and depth of oxygen zero. In the area of Cap Blanc, values given are corrected values of primary production.

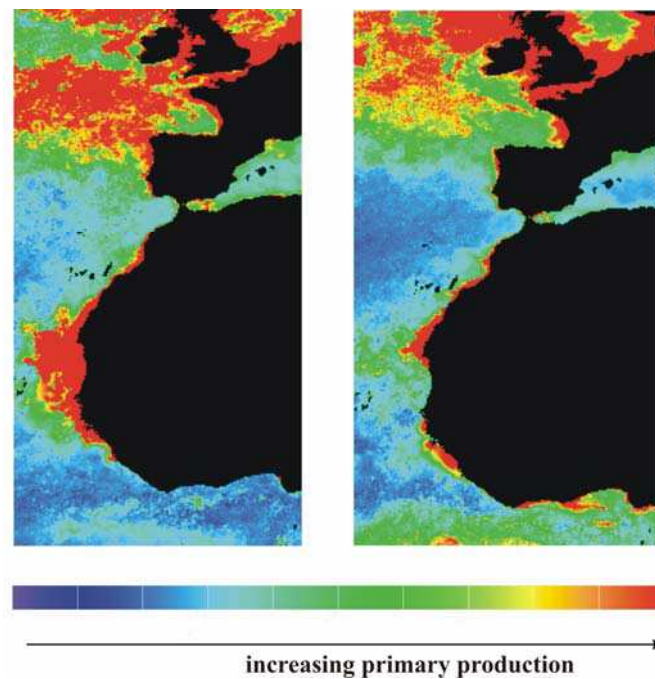


Figure7 : Primary production maps in April 1998 (left) and August 1999 (right), from http://marine.rutgers.edu/opp/swf/Production/results/all2_swf.html.

Strong differences exist between primary production values presented in various studies because of different methods of measurements (chlorophyll-a by satellites, chlorophyll measurements in surface water, radioactive carbon uptake rates, etc). Satellite-based maps give productivity values much higher than those of Antoine *et al.* (1996) and Berger (1987). However, patterns of relative values agree; systematic differences exist between areas, and it is possible to compare values of different areas if the same method is applied to determined primary production. For our stations from the Portuguese margin, we used an average primary production value of $100 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$. In the Bay of Biscay, we used a primary production value of $150 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ with the exception of the two deep stations for which we used a value of $100 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ (see chapter 2).

In the area off Cap Blanc, where many in situ measurements have been performed (e.g. Schemainda *et al.*, 1975), the published primary production values are much lower than those provided by more recent satellite images (between 185 and $235 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$, while the maps give an average value of 280). Therefore, to allow quantitative comparisons between the three areas, we use a correction factor of 1.3 for primary production values from this area (Table 1).

In deep-sea environments, far from coasts, organic matter supplies can most of the time be considered vertical rather than horizontal (very few or no advection or runoff). Therefore, we can estimate the annual organic flux Jz that reaches the seafloor by the empirical equation proposed by Berger & Wefer (1990) and improved by Herguera (1992):

$$Jz = (2\sqrt{PP}(PP/z)) + ((5/\sqrt{PP})(PP/\sqrt{z}))$$

where PP is the primary production in $\text{gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$, z the water depth in m, and Jz the organic flux at the water depth z in $\text{gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$.

The first term of the equation corresponds to labile organic matter, and the second term to a refractory component. The relative abundances of these two components (labile and refractory organic matter) vary with depth: at shallow waters, the major component is labile organic matter, whereas the refractory component importance is relatively increasing with water depth. A primary production value of $100 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ has been used for the three stations, which corresponds to estimated total organic matter fluxes of $3.6 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ at the shallowest station (FP8, 980 m), $2.2 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ at station FP10 (1860 m) and $1.5 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ at the deepest station FP9 (3100 m; Table 1).

Foraminiferal and geochemical analyses have been performed as explained in the previous chapter (chapter 3, Material and Methods section). In the case of stations FP8 and

FP10, the faunal inventory is based on an addition of the foraminifera found in six cores. In the case of station FP9, the fauna of one of the six cores was very different from that of the other 5 cores. For this reason, the faunas of the 5 cores were summed up, but the fauna of the 6th core is presented separately.

3. RESULTS

3.1. Geochemistry

The nitrate and nitrite concentrations in the sediment (Fig. 2) show maximum values (from about 16 to 47 $\mu\text{mol. L}^{-1}$) between 0.25 and 2 cm depth. The zero nitrate and nitrite boundary is found between 3.5 cm depth (at stations FP8 and FP9) and 7.5 cm (at station FP10). Manganese profiles show an opposite trend: Mn^{2+} ions start to appear between 2.5 cm at station FP8 and 3.5 cm at stations FP9 and FP10, and increase in deeper levels.

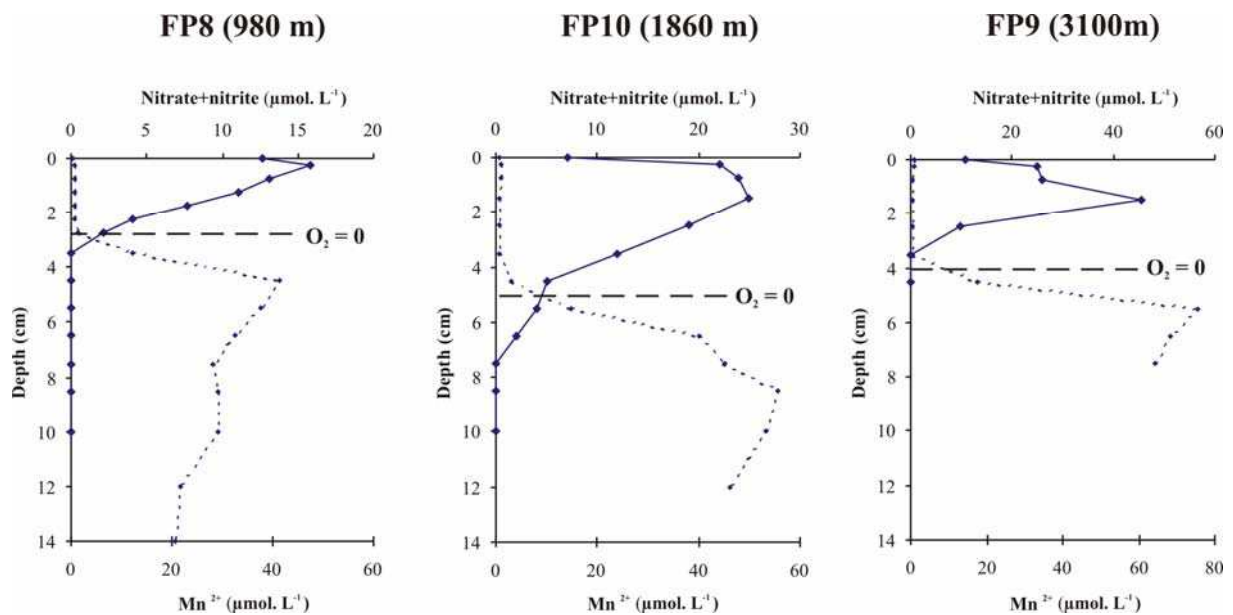


Figure 2. Nitrate+nitrite (plain line) and Mn^{2+} (dotted line) concentrations at the three stations. The resulting putative zero oxygen level is also indicated.

The resulting putative oxygen zero level is shallowest (2.5 cm) at station FP8, deepest (about 5 cm) at station FP10 and situated at about 4 cm at station FP9. There is no linear relationship between oxygen penetration depth and water depth of the station, but we can notice that oxygen penetrates deeper in stations FP10 and FP9 (1860 and 3100 m depth respectively) than at station FP8 (980 m). This trend of deepening of the oxygen zero level with increasing water depth probably results from the decreasing exported production. The benthic ecosystem demands fewer oxidants (oxygen) for the degradation of organic matter and thus allows the oxygen to penetrate deeper, by diffusion.

3.2. Foraminiferal densities

The total density of the live foraminiferal fauna was determined by integrating the numbers of live individuals picked in all levels from 0 to 10 cm depth. The error bar corresponds to the standard error, which represents the variation between different cores.

The total foraminiferal standing stock (Fig. 3) varies from about 160 (station FP8, 980 m) to about 15 specimens per 50 cm² (station FP9, 3100 m), except for core FP9B1 that contains about 570 individuals per 50 cm². With this exception of core FP9B1, there is a clear negative correlation between the foraminiferal density and water depth. At stations FP8 and FP10, perforate foraminifera form the main component of the faunas (96.6 and 77.8 % respectively). At station FP9 (except for core FP9B1), on the contrary, agglutinated taxa dominate the total fauna (62.5 %), even if they are only represented by 25 specimens (out of 40). Species richness is highest at station FP10 (42 species). At station FP8, a total of 29 species was found. Station FP9, with a total of 19 living species, exhibits the lowest species richness (all species encountered in the 5 cores, without core B1).

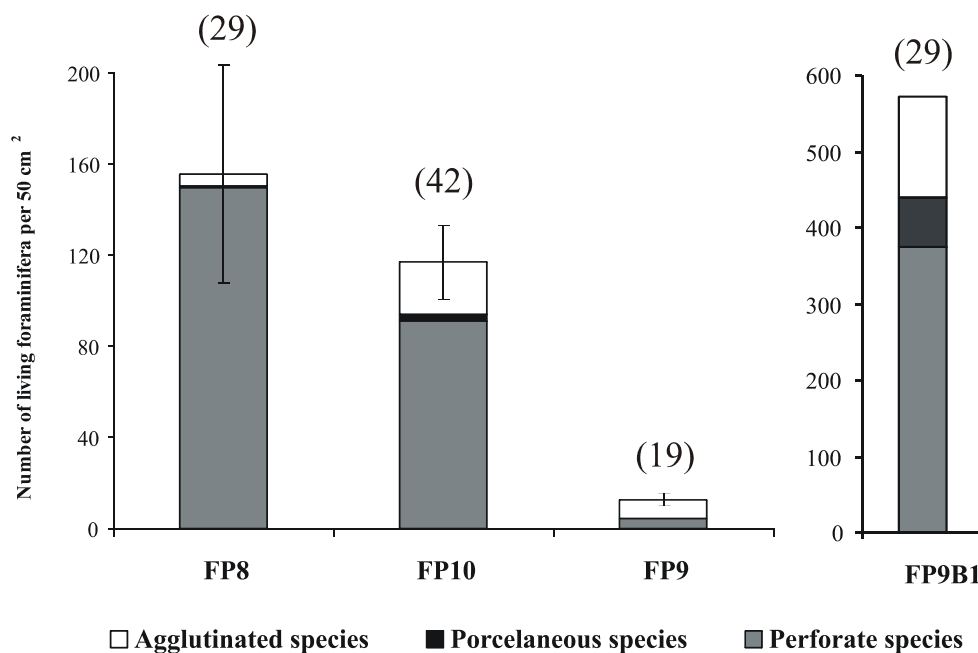


Figure 3. Densities of the total live foraminiferal faunas at 0-10 cm depth, at the three stations, standardized for a surface area of 50 cm². The error bar corresponds to the standard error ($SE = \sigma/\sqrt{n}$, with σ the standard deviation and n the number of specimens). The diagrams also show the importance of the different groups of foraminifera (agglutinated, miliolids, perforate) and the species richness (number within parentheses).

The sixth core of station FP9 (core FP9B1), however, shows a much higher density of 571 specimens per 50 cm² and contains 29 species. The total species richness at station FP9 (all cores, including core FP9B1), is 35 species. Perforate species are most abundant (65.7 %),

whereas miliolid species account for 11.2 % of the total fauna and agglutinated species for 23 %. For all further faunal analysis, the 6 cores of station FP8 and FP10 have been summed up. For station FP9, the faunas of all cores except core FP9B1, that is very different for all other ones, have been summarized. The fauna of core FP9B1 is treated separately.

3.3. Foraminiferal vertical distribution and composition

The faunas sampled at stations FP8 (980 m) and FP9 (3100 m) show a rather similar overall vertical distribution within the sediment (Fig. 4): the large majority of living foraminifera (~ 70 %) is concentrated in the first centimeter, abundances strongly decrease in the second centimeter (~15-20 %) and very few living foraminifera are found below 2 cm (10-15 %). At station FP10 (1860 m), however, only about 45 % of stained specimens were found in the top 1 cm layer, less than 10 % in the 1-2 cm layer, and up to 48 % below 2 cm. The relative proportion of infaunal species is higher at this station than in stations FP8 and FP9. Also core FP9B1 exhibits a different trend, with very few individuals in the first cm (less than 10 %), about 40 % of the total fauna in the 1-2 cm layer, and about half of the fauna below 2 cm.

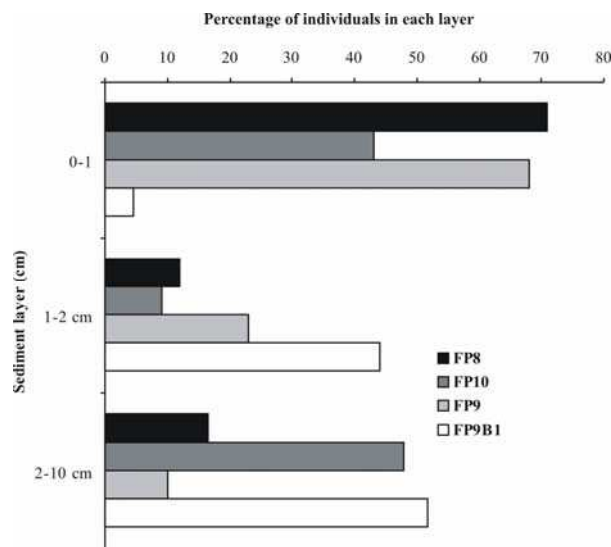


Figure 4. Vertical distribution patterns of foraminifera within the sediment, referring to the percentage in each layer of live specimens.

For the vertical distribution of individual species, foraminiferal densities in each layer have been normalized for a volume of 50 cm³. To allow a better visibility of the graphs, only the dominant species at each station (taxa that appear with a relative abundance of at least 5 % of the total fauna) are plotted (Fig. 5).

The vertical distribution of species appears to differ significantly between stations (Fig. 5 and Table 3). At station FP8, most of the species are concentrated in the first half-centimeter, where the faunas are strongly dominated by *U. mediterranea* (49 %, $ALD_{10} = 0.46 \pm 0.03$ cm) and *U. peregrina* that displays the shallowest ALD_{10} (5.5 %, $ALD_{10} = 0.28 \pm 0.03$ cm). Both are considered as shallow infaunal taxa. Some infaunal species develop deeper in the sediment, in much lower densities (<20 specimens per 50 cm^3). These are *M. barleeanus*, found at an intermediate infaunal microhabitat ($ALD_{10} = 1.53 \pm 0.08$ cm) and *G. affinis* in deeper layers, around and below the oxygen zero boundary, ($ALD_{10} = 3.51 \pm 0.14$ cm). The ALD_{10} of the total fauna at station FP8 is 0.80 cm. At station FP10, living foraminifera are found down to 8 cm, with an ALD_{10} for the total fauna of 2.44 cm. The species composition is very different from that in station FP8. *Uvigerina mediterranea* is absent, and is replaced by several other shallow infaunal taxa: *Hoeglundina elegans* (6.1 % of the total fauna, $ALD_{10} = 0.33 \pm 0.13$ cm), *U. peregrina* (8.1 %, $ALD_{10} = 0.88 \pm 0.20$ cm), *G. translucens* (7.5 %, $ALD_{10} = 0.91 \pm 0.22$ cm) and *C. kullenbergi*, ($ALD_{10} = 1.01 \pm 0.27$ cm).

	Percentage of total fauna				ALD_{10} (cm)			
	FP8	FP10	FP9	FP9B1	FP8	FP10	FP9	FP9B1
<i>Bulimina inflata</i>	1,6±1,1	2,5±1,4	5,0	1,1	0,45±0,12	1,63±0,49	Faunal density too low to calculate ALD_{10}	3,44
<i>Chilostomella oolina</i>	0,3±0,3	1,4±0,7		9,8	2,25	5,08±1,00		4,72
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	0,1±0,1	8,7±1,5		0,3	0,25	1,01±0,27		3,25
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>		5,2±0,8	5,0	0,6		1,34±0,25		3,38
<i>Fursenkoina bradyi</i>				27,0				2,23
<i>Gavelinopsis translucens</i>		7,5±0,7				0,91±0,22		
<i>Globobulimina affinis</i>	13,1±5,2	28,7±6,2	2,5	15,2	3,51±0,14	5,97±0,51		3,76
<i>Gyroidina orbicularis</i>	1,9±0,7	2,6±1,0	5,0	0,6	0,80±0,18	1,52±0,23		1,25
<i>Hoeglundina elegans</i>		6,1±1,8		0,3		0,33±0,03		2,25
<i>Melonis barleeanus</i>	10,6±2,9	0,3±0,3			1,53±0,08	2,75		
<i>Pullenia bulloides</i>	0,4±0,4		2,5	8,1	0,25			1,82
<i>Pullenia quiqueloba</i>	0,2±0,2	0,4±0,4	5,0		3,75	0,25		
<i>Uvigerina mediterranea</i>	49,1±6,7				0,46±0,03			
<i>Uvigerina peregrina</i>	5,5±1,6	8,1±1,0			0,28±0,03	0,88±0,20		
<i>Pyrgo elongata</i>				7,6				2,06
<i>Ammodiscus tenuis</i>			12,5	9,8				1,05
<i>Cribratomoides spp.</i>	0,3±0,2	3,0±0,8	20,0	5,6	1,00±0,14	1,20±0,30	0,81	
<i>Reophax spp.</i>		10,1±1,7	27,5	7,3		1,70±0,14	0,89	
ALD_{10} TOTAL (cm)					0.80	2.44	0.94	2.6

Table 3 : Species percentages and ALD_{10} . In case of station FP8 and FP10, values are given with a standard error (variability between six cores). In the case of FP9, faunal densities in 5 of the cores are too low to calculate standard error or ALD_{10} ; the values for core FP9B1 are presented separately.

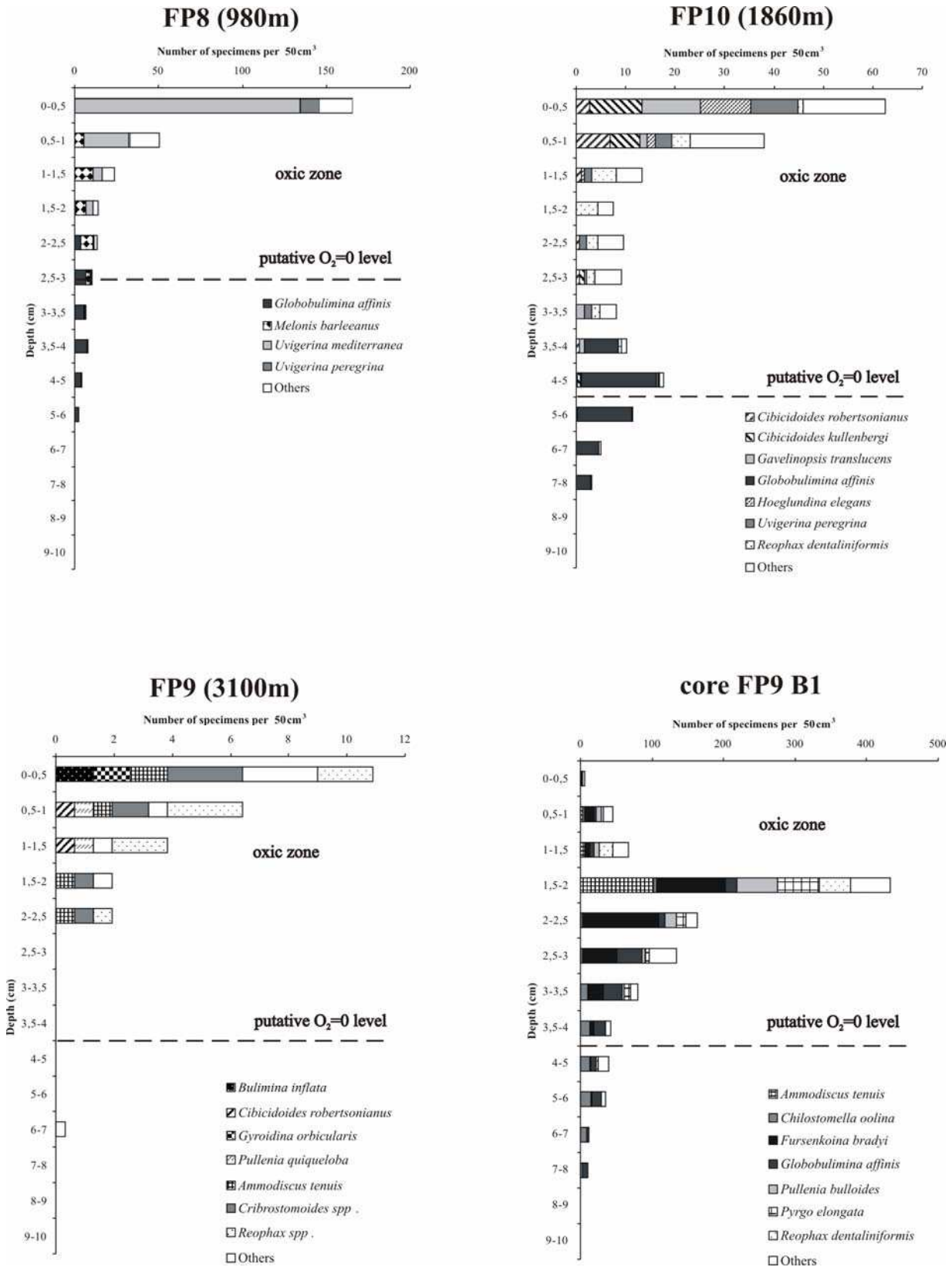


Figure 5: Microhabitat distribution of the main species at each station, in comparison with the zero oxygen level. All densities are standardized for a volume of 50 cm³.

Intermediate infaunal taxa (*C. robertsonianus*, 5.2 %, $ALD_{10} = 1.34 \pm 0.25$ cm; *Reophax* spp., 10.1 %, $ALD_{10} = 1.70 \pm 0.14$ cm) occur in rather low densities (between 5 and 10 % of the total fauna, see Table 2). Densities decrease between 1 and 3.5 cm, but subsurface density maximum occurs at about 4.5 cm depth, mainly composed of *G. affinis* ($ALD_{10} = 5.97 \pm 0.54$ cm), which is the dominant species at this station (about 29 % of the total fauna).

The very low densities at station FP9 did not allow us to calculate ALD_{10} values for the individual species. However, the total ALD_{10} of this station is 0.94 cm, and it has the shallowest maximum occurrence for living individuals (2-2.5 cm), with the exception of one single individual found between 6 and 7 cm (*G. affinis*). Agglutinated species such as *Reophax* spp., *Cribrostomoides* spp. and *Ammodiscus tenuis* dominate the fauna (27.5 %, 20 % and 13 % respectively). They were found at different levels. *G. orbicularis* and *B. inflata* are present only in the first half-centimeter, while *P. quinqueloba* and *C. robertsonianus* are found between 0.5 and 1.5 cm. Finally, core FP9B1 shows a totally different faunal composition, with about 50 times more individuals, and with an ALD_{10} for the total fauna of 2.6 cm.

The first half-centimeter is almost devoid of living fauna (only 2 specimens, which is in the range of the other 5 cores at this station, 1 to 7 specimens), whereas densities strongly increase in the levels below. A maximum density of about 430 foraminifera per 50 cm^3 is found in the 1.5-2 cm level. We observe the presence of *Ammodiscus tenuis* ($ALD_{10} = 1.7$ cm, 9.8 % of the total fauna), *Reophax dentaliniformis* ($ALD_{10} = 1.7$ cm, 6.2 %), *Pullenia bulloides* ($ALD_{10} = 1.8$ cm, 8.1 %), *Pyrgo elongata* ($ALD_{10} = 2.1$ cm, 7.6 %), *Fursenkoina bradyi* ($ALD_{10} = 2.2$ cm, 27 %), and deeper in the sediment *Globobulimina affinis* ($ALD_{10} = 3.8$ cm, 15.2 %), and *Chilostomella oolina* ($ALD_{10} = 4.7$ cm, 9.8 %).

4. DISCUSSION

4.1. Impact of organic flux on faunal densities in the three areas

We suggested in chapter 3 that core FP9B1 presented an extraordinary high amount of foraminifera due to the presence of the remains of a distal turbidite, rich in low quality C_{org} (Weaver *et al.*, 1992). The organic-rich fine-grained sediments could have been concentrated in sea floor depressions, and could subsequently have by-passed the sediment water interface without being consumed. Later, they could still form distant patches deeper in the sediment, where the low quality C_{org} could be degraded by dysaerobic pathways. If this hypothesis is correct, there would be a total decoupling from the downward exported flux and the density of infaunal foraminifera. Hence, the surface fauna would respond to the very low estimated organic flux ($1.5 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$) by very low densities ($6.4 \text{ individuals}/50 \text{ cm}^3$ in the 0-0.5 cm

interval), while deeper in the sediment, infaunal taxa developed up to 430 individuals/50 cm³ in the 1.5-2 cm interval thanks to the rich amount of low quality organic matter provided by the turbiditic event. If true, then the response of infaunal taxa in core FP9B1 to an episodic (non-seasonal) input of organic matter can not be taken into account in this paragraph on the relation between the faunal densities and the organic flux resulting from surface water productivity. Since we can not quantify the amount of low quality organic matter provided by lateral advection, this core will consequently not be included in the following discussion.

Along the transect off Portugal, total densities (except for core FP9B1, as explained above) are increasing with an increasing organic matter flux (Fig. 6), which is consistent with many other studies (e.g. Jorissen *et al.*, 1998; Fontanier *et al.*, 2002; this study, chapter 2). However, the increase of densities with an increasing organic flux is not linear: while density is divided by ten (117 to 12.8 specimens per 50 cm²) between FP10 and FP9 (1860 m and 3100 m water depth, corresponding to total estimated J_z of 2.2 and 1.5 gC. m⁻².yr⁻¹), it decreases only from 155 to 117 specimens per 50 cm² between stations FP8 and FP10 (respectively 980 m and 1860 m; estimated total J_z 3.6 gC. m⁻². yr⁻¹ and 2.2 gC. m⁻². yr⁻¹ respectively) (Fig. 6). Since FP10 and FP9 bath in the same water mass (NADW), the influence of this water mass is probably negligible, suggesting that exported flux is the main parameter controlling foraminiferal densities.

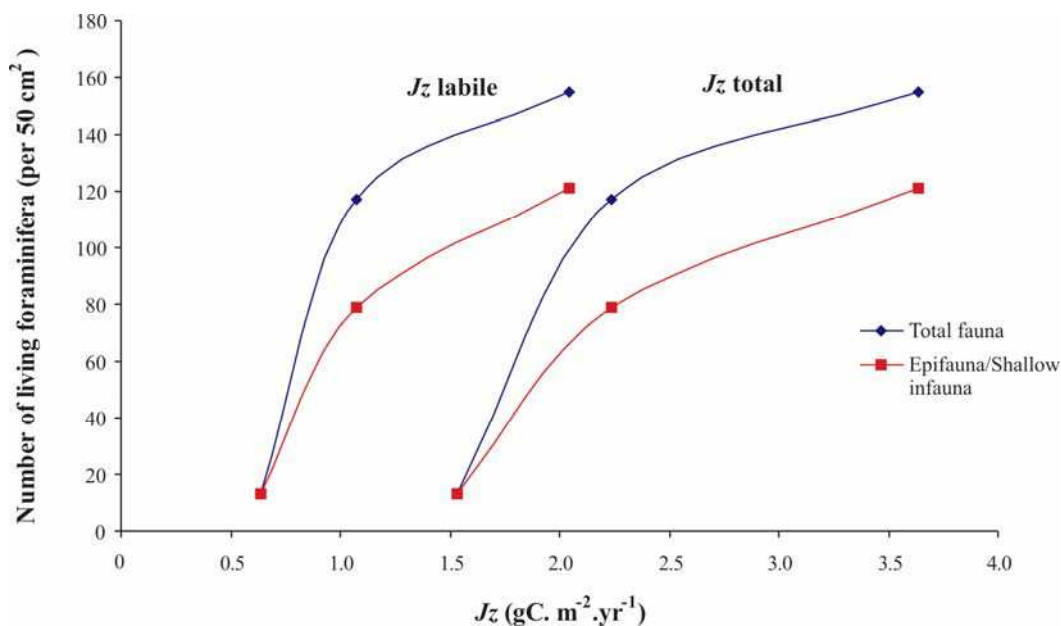


Figure 6. Relation between organic flux (J_z) and Total densities/ Densities without intermediate and deep infauna.

The exported flux is actually composed of two types of organic matter: a labile one, corresponding to remains of fresh algae synthesized at the surface, and a “refractory” one, composed of more degraded organic matter, eventually resulting from runoff and/or the advection of old, partly decomposed particles. The relative abundance of these two types of organic matter varies with water depth: at shallow depths, the labile component is predominant, while at greater depths the refractory component is becoming more important (cf Material and Methods section). Although both types of C_{org} are estimated by the flux formula we applied, the lateral flux of more refractory C_{org} may be strongly modified by local current patterns and sedimentary phenomena that are not taken into account by this flux formula. The amount of epifaunal taxa, that is supposed to feed on fresh phytodetritus (i.e. labile organic matter, e.g. Gooday & Rathburn, 1999) seems to increase more linearly with the increasing labile flux than the total fauna (Fig.6).

Off Cap Blanc, NW Africa, Altenbach & Sarthein (1989) found a positive correlation between the total biomass of benthic foraminiferal assemblages and the local annual flux rate of organic carbon to the deep sea. In the same area, Jorissen *et al.* (1998) observed an organic flux shift along a transect between 1200 and 3000 m depth, which corresponds to a decrease in total J_z from 6.15 to 3.2 $gC.m^{-2}. yr^{-1}$ (calculated by the formula of Berger & Wefer, 1990; recalculations with correction factor gives a decrease of 8.5 to 4.4 $gC.m^{-2}. yr^{-1}$, see Material and Methods section). Standing stocks of their four deepest stations positioned between 1500 and 3000 m water depth show comparable values, while foraminiferal densities are three times higher the 1200 m deep station. This difference is probably explained by the fact that permanent upwelling influences the shallowest station but not the four deeper ones (Jorissen *et al.*, 1998). At the deeper stations, the faunal development would be characterized by a high seasonality, with a single productive season, when highly productive surface waters are pushed offshore. At the 1200 m deep station, on the contrary, benthic ecosystem production would be year round, due to permanent upwelling cells. It is evident that different taxa would benefit from these different productivity regimes, complicating the direct comparison of their densities. The most probable explanation of the three times higher densities in the 1200 m deep station is the fact that it was sampled during a productive period (which is actually yearround), whereas the deeper stations were sampled (at the same period) during a non productive phase (March 1994, e.g. Jorissen *et al.*, 1998).

In the Bay of Biscay, we also observe a strong decrease of foraminiferal densities from 550 to 1200 m, followed by stable densities between 1200 m and 2000 m depth, which correspond to a total organic flux range of 4.8 to 3.2 $gC. m^{-2}. yr^{-1}$ (Table 1). Below 2000 m

(i.e. below a total exported flux of $3.2 \text{ gC. m}^{-2}. \text{ yr}^{-1}$), densities are extremely low, of the same order as at station FP9 off Portugal (3100 m).

In order to have an overall vision of the impact of the organic matter flux on faunal densities in these three areas, we plotted on Fig. 7 the number of living foraminifera per 50 cm^2 in function of the total export flux J_z in the three areas cited above.

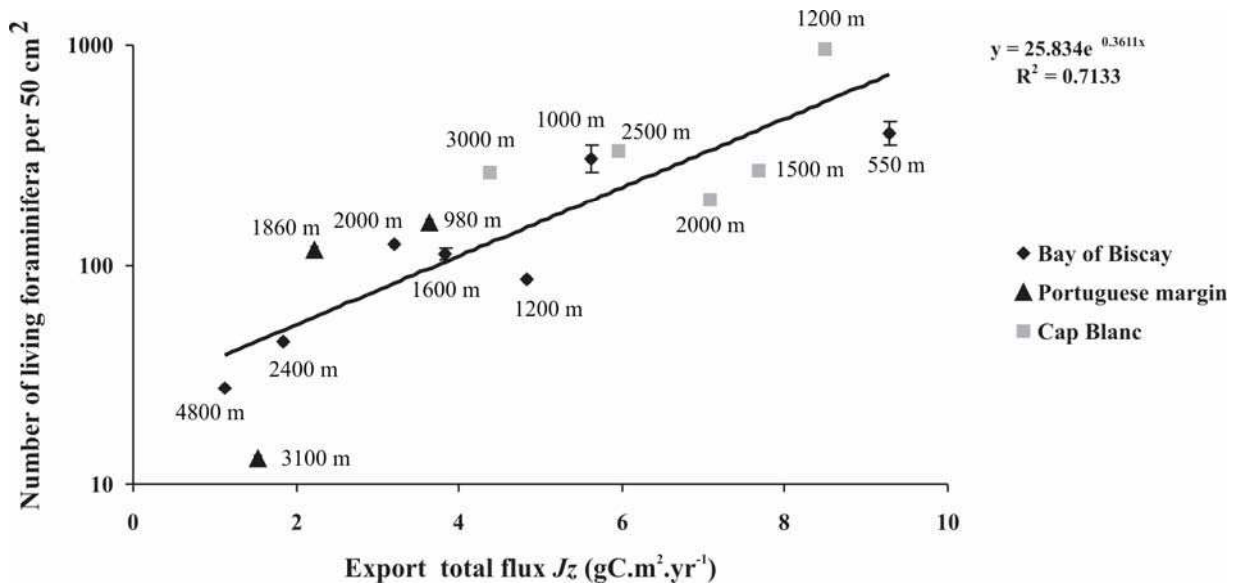


Figure 7 : Relation between densities and labile export production in the three areas.

Off Portugal, the standard error corresponds to the variation between the cores. In the Bay of Biscay, values of some stations are shown with a standard error corresponding to the variability in densities at different sampling seasons (Fontanier *et al.*, 2003, 2006b). These authors showed strong seasonal variations in the total densities (e.g. at 550 m depth, densities vary from 937 specimens per 50 cm^2 in October just after the autumn bloom to 195 specimens per 50 cm^2 in July during the oligotrophic period). Such data are not available for the area off Cap Blanc that has been sampled only once. There is a fairly strong linear correlation between foraminiferal densities and the labile exported flux ($R^2=0.74$). Below a total organic flux of about $2 \text{ gC. m}^{-2}. \text{ yr}^{-1}$ (which corresponds to a $1 \text{ gC. m}^{-2}. \text{ yr}^{-1}$ of labile organic flux), foraminiferal densities fall to very low values, below 50 specimens per 50 cm^2 (this situation corresponds to station FP9 of Portuguese margin, 3100 m, and to stations FP1 and FP2 in the Bay of Biscay, 2400 m and 4800 m). Such values of less than 1 individual per square cm are indicative of large surfaces devoid foraminifera. Such a phenomenon may be indicative of a threshold value of about $2 \text{ gC. m}^{-2}. \text{ yr}^{-1}$ of total organic flux, or $1 \text{ gC. m}^{-2}. \text{ yr}^{-1}$ of labile organic

flux. Below this value, conditions appear to become too oligotrophic to sustain an active foraminiferal fauna. The time of our sampling for the three stations of the Portuguese margin (August 2003) occurred several months after the spring phytoplankton bloom. Therefore, at this period, surface productivity and thus also the exported organic matter flux was probably low, and foraminifera had to survive with limited amounts of food. Above this threshold of $1 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ of labile organic matter, the food level remains the limiting factor: the more organic matter reaches the seefloor, the more the foraminifer density increases.

Stations off Cap Blanc located at 3000 m and 2500 m have higher densities than stations positioned at 1500 and 2000 m in this area. Surface conditions off Cap Blanc are quite special, with two patches of primary production maxima (see e.g. Jorissen *et al.*, 1998): one on the shelf break, close to the station 11S (1200 m depth), which is year round, and the other, that is only active at several hundreds of kilometers offshore, above stations 7 and 8 (3000 m and 2500 m). Because of these very different settings, C_{org} estimates apparently do not adequately represent the differences between stations. These problems underline the fact that all estimates of J_z are biased by a number of factors, such as potential lateral advection, seasonal variations, or, as shown in previous chapter, the possibility of local patchiness. Moreover, it is difficult to compare densities between sites (and periods of year) in the case of different faunal composition: all species will not react in the same way to organic matter input, and this differential response may influence the total faunal densities. It is therefore important to discuss the faunal composition of these areas.

4.2. Impact of organic flux on faunal composition and microhabitats

Figure 8 summarizes the composition and microhabitats of the stations of the Portuguese margin, in the Bay of Biscay and off Cap Blanc.

4.2.1 Comparison of the Bay of Biscay and the Portuguese margin

The superficial fauna at station FP8 (980 m) is dominated by Uvigerinids (*Uvigerina mediterranea* and *U. peregrina*). These opportunistic species could take advantage of environmental conditions (high input of fresh organic matter detritus), occupy shallow infaunal niches and therefore prevent the development of less opportunistic taxa at the surface, leading to a quite low species diversity (29 species). These species are indeed known to feed on labile organic matter in shallow infaunal microhabitats, in areas where eutrophic conditions prevail, with an exported total organic flux of at least $2.5 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ (Lutze & Coulbourn, 1984; Corliss, 1985; Jorissen *et al.*, 1998; de Rijk *et al.*, 2000; Morigi *et al.*, 2001; Schumacher *et al.*, 2007). These observations are consistent with our data since the estimated

J_z total at station FP8 is above this value ($3.6 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$). Deeper in the sediment, *Melonis barleeanus*, an intermediate infaunal species (e.g. Corliss, 1991; Mackensen *et al.*, 2000; Fontanier *et al.*, 2002), is the main taxon. At even deeper levels, just below the oxygen zero depth, we find exclusively *Globobulimina affinis*. It has been shown that the closely related taxon *G. pseudospinescens* (our *G. pyrula*, see chapter 1 for explanation) respire nitrates from an internal pool (Risgaard-Petersen *et al.*, 2006), and this could be the case for *G. affinis* as well, since it always dwells at and below the oxygen zero limit where nitrate reduction occurs (Corliss, 1985; Corliss & Emerson, 1990; Loubere, 1994; Rathburn & Corliss, 1994; Fontanier *et al.*, 2002, 2005; Schmiedl *et al.*, 2004). Deeper infaunal species, which are not in competition with epi/shallow infaunal opportunistic species for labile organic matter, can develop by feeding on degraded organic matter, until about 5-6 cm depth. Their microhabitat depth appears to be determined by the depth distribution of biogeochemically active zones deeper in the sediment.

The association of these taxa (*Uvigerina mediterranea*, *U. peregrina*, *Melonis barleeanus*, *Globobulimina* spp.) has been previously described in other high organic flux areas (e.g. Altenbach, 1985; Faridudin & Loubere, 1997; Harloff & Mackensen, 1997; Jorissen *et al.*, 1998; Fontanier *et al.*, 2002), but also in canyons, where the flux of labile organic matter is low but where a lateral advected refractory component (partially reworked organic matter) is important (e.g. in the Mediterranean Sea, Schmiedl *et al.*, 2000; in the Bay of Biscay, Fontanier *et al.*, 2005). This profile is very comparable to the faunal succession found at station B (550 m) in the Bay of Biscay. The faunal composition is extremely similar (strong dominance of *Uvigerina mediterranea* at surface, together with *U. peregrina*, *M. barleeanus* at intermediate microhabitat and *G. affinis* in low densities in deep layers; Fig. 8). However, the faunal density is lower at station FP8 (155 specimens per 50 cm^2 at FP8 in comparison to an average value of about 400 specimens per 50 cm^2 at station B; Fig. 7), even in summer (lowest density is 337 individuals per 50 cm^2 in summer, July 1998; Fontanier *et al.*, 2003). Station A (1000 m) in the Bay of Biscay, also presents an average higher density than at station FP8, but summer densities are almost identical (123 specimens per 50 cm^2 , Fontanier *et al.*, 2006b)

The fauna at station FP10 exhibits a higher faunal diversity than the fauna of station FP8. Several species (*Cibicidoides kullenbergi*, *C. robertsonianus*, *H. elegans*, *G. translucens*, *R. dentaliniformis* and *U. peregrina*) are present in fair numbers at the surface, instead of one strongly dominating taxon at station FP8 (*U. mediterranea*). This assemblage resembles to the “Lower Slope Association” of Schönfeld (1997) in the same area.

Portuguese margin

J_z total = 5 gC. m⁻². yr⁻¹

J_z total = 2 gC. m⁻². yr⁻¹

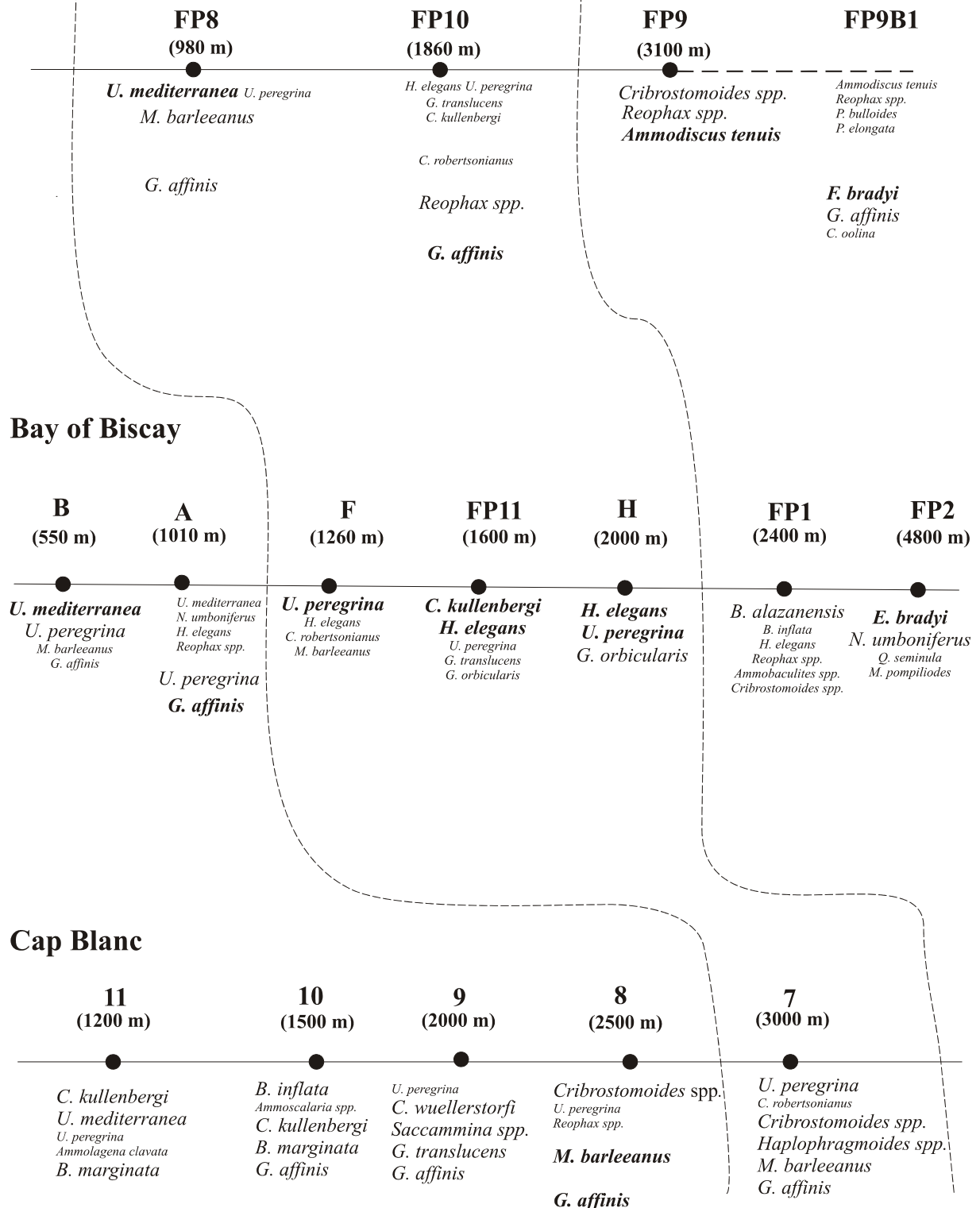


Figure 8: Vertical distribution of main taxa at each station in the three areas. Species that account for more than 25 % are represented in bold police, between 10 and 25 % in normal police and less than 10 % in a smaller police. The dotted lines represent isoflux lines (J_z total of 2 and 5 gC. m⁻². yr⁻¹)

Most of these species apparently need less organic matter than *U. mediterranea* (Corliss, 1985; Corliss & Emerson, 1990; Corliss, 1991; Sarnthein & Altenbach, 1995; Altenbach *et al.*, 1999; Gooday, 2003) and witness a lower organic input than at station FP8. The higher relative abundances of *G. affinis* (29 %), an infaunal species, reflect also the mesotrophic characteristic of this site, since deep infaunal species develop best in mesotrophic conditions (Jorissen *et al.*, 1995; Fontanier *et al.*, 2002).

Superficial faunas of station FP10 (*C. kullenbergi*, *H. elegans*, *G. translucens* and *U. peregrina*) are very similar to superficial species found in the Bay of Biscay, at stations F, FP11 and H (Fig. 8). However, at the stations in the Bay of Biscay, there are much fewer infaunal species than at station FP10. The total export production is higher at stations FP11 and H than at station FP10, and the estimated refractory component is comparable between these three stations (Table 1). Since deep infaunal species are supposed to feed predominantly on low quality organic matter, the higher abundance of deep infaunal can be explained by a higher amount of low quality organic matter at station FP10. However, since the estimated refractory component of the organic flux are similar for both areas, vertical flux equations apparently do not adequately represent the different sedimentological contexts at these two areas, which may lead to a more important lateral advection of low quality C_{org} at the Portuguese margin. This is probable, because the slope is fairly steep in this area (Fig. 1) Our hypothesis of the presence of distal turbiditic sediment at station FP9 (3100 m, see chapter 3), strengthens the idea of more important sediment instability off the Portuguese margin. In fact, the shelf is incised by many canyon systems, that extend to the coast upper slope (Fig. 1) and explains how shelf sediments can be transported to greater depths along the Portuguese Margin (Vanney & Mougeneot, 1990).

The vertical distribution in the sediment at station FP10 (1860 m) differs from that at station FP8 (980 m). There is also a density maximum at the surface, but unlike at station FP8, several species (*Cibicidoides kullenbergi*, *C. robertsonianus*, *Hoeglundina elegans*, *Gavelinopsis translucens*, *Reophax dentaliniformis* and *Uvigerina peregrina*) are present. This higher species diversity at the surface is probably caused by the absence of more opportunistic taxon such as *U. mediterranea*. The latter species needs a higher exported organic matter flux. Density is somewhat lower than in station FP8 and the oxygen penetration depth is higher (5 cm). Consequently, the stratification of species is more expanded; species can live until 8 cm depth. Moreover, there is a second subsurface density maximum, around the zero oxygen boundary, which corresponds to the presence of a deep infaunal species, *G. affinis*. The better

development of infaunal taxa (compared relatively to station FP8) is probably caused by higher amounts of degraded organic matter within the sediment.

As reported by Rathburn & Corliss (1994), Schmiedl *et al.* (1997) and Gooday & Rathburn (1999), infaunal taxa thrive under an enhanced carbon supply. In this station (1860 m) where meso/oligotrophic conditions prevail, the living conditions for infaunal species become more favorable (Jorissen *et al.*, 1995) than at station FP9 (3100 m, too oligotrophic) and than at FP8 (980 m, more high quality C_{org} consumed by superficial taxa, and critical oxygen level too shallow). We also observe that the ALD_{10} of *G. affinis* shifts from 3.51 cm at station FP8 to 6 cm at station FP10, which follows the deepening of the zero oxygen level and nitrate zero level. This deepening of ALD_{10} is consistent with many studies that argue that infaunal species microhabitat is largely controlled by redox conditions (Jorissen *et al.*, 1995; 1998; van der Zwaan *et al.*, 1999).

We suggest from these observations that the foraminiferal taxa, depending on their microhabitat, respond to different kind of organic matter: surface faunas respond to labile organic matter, while infaunal species are more sensitive to variations of low quality organic matter.

At station FP9 (3100 m) in the Portuguese margin, most species are represented by a single individual. “Dominant” taxa are predominantly agglutinated species, *Reophax* spp., *Cribrostomoides* spp., and *Ammodiscus tenuis*. *Reophax* species are a typical component of foraminiferal assemblages living in deep-sea areas, where oxic and more or less oligotrophic conditions prevail (Jorissen *et al.*, 1998; Hughes *et al.*, 2000). *Cribrostomoides* species can span wide flux range (0.4 to 10 $gC \cdot m^{-2} \cdot yr^{-1}$) on slope and abyssal environments (Altenbach *et al.*, 1999; Gooday, 2003). It is likely that these agglutinated taxa dominate thanks to their adaptation to low amount of food (Jorissen *et al.*, 1998). The dominance of the fauna by agglutinated taxa at station FP9 and by calcareous taxa at stations FP8 and FP10 is also consistent with previous observations that calcareous foraminifera increase in relative and total abundance in areas of elevated organic flux (Jorissen *et al.*, 1998; Gooday *et al.*, 2000).

The vertical profile of station FP9 (3100 m), where strong oligotrophic conditions prevail, shows that living faunas are limited to the top 2 cm. Oxygen penetrates into the sediment until 4 cm, but infaunal species development is limited by the very low organic matter flux (e.g. Jorissen *et al.*, 1995). This is consistent with many studies that suggest that foraminiferal microhabitats in the sediment become limited to the sediment-water interface when organic carbon flux is low (Corliss, 1991; Loubere *et al.*, 1993; Jorissen *et al.*, 1995,

1998). This microhabitat profile found at station FP9 is comparable to stations FP1 and FP2 (2400 and 4800 m respectively) in the Bay of Biscay, which are devoid of infaunal taxa (Fig. 8). However, stations FP1 and FP2, that are submitted to a very low labile organic flux ($<1 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$), show a very different faunal composition as station FP9 (3100 m). Since estimated J_z values are comparable (Table 4), it seems that the quantity of the organic flux is not the only factor influencing the species composition of the faunas.

The most probable parameter responsible for the different species composition between areas of similar organic flux is the quality of organic matter (Carney, 1989). Goldstein & Corliss (1994) showed that food preferences exist between *U. peregrina* and *Globobulimina* spp.: the first one ingests diatoms frustules while the second does not. Caralp (1989) noticed that *Melonis barleeanus* feed preferentially on old, more refractory organic matter. Larkin *et al.* (2005) showed that fatty acid can be a powerful tool to understand the diets of foraminifera within an OMZ (Oxygen Minimum Zone) and that individual species feed selectively. Nomaki *et al.* (2005) studied the feeding behavior of deep-sea benthic foraminifera by experiments with ^{13}C -label algae and showed that shallow infaunal taxa (e.g. *Uvigerina akitaensis*) react faster than deep infaunal (e.g. *Chilostomella ovoidea*, *Globobulimina affinis*) to organic input.

Phytodetritus, that in turn is the main food source for benthic foraminifera, can be composed on coccolithophorids, diatoms, dinoflagellates, etc. Therefore, in areas of different organic matter quality, we can expect a different faunal composition. It is therefore possible that the nature of the phytoplankton remains is different between the abyssal areas of Bay of Biscay and the benthic ecosystems of the Portuguese margin, leading to different faunal compositions. Very little is known about the nature of the phytoplankton communities in these areas.

We assess that the organic flux is the main parameter controlling faunal densities, but it is not the only factor controlling the composition of foraminiferal fauna. Since faunal composition between stations of similar organic flux are very different, the quality of organic matter may play a crucial role on the faunal composition as suggested by Jorissen *et al.* (2007).

We conclude from our observations that there is a decoupling of the response of foraminiferal to the organic matter input: while epifaunal/shallow infauna are strongly influenced by the labile organic matter, the deep infaunal seem to be more influenced by the low quality component.

4.2.1 Comparison with Cap Blanc

The Cap Blanc system is much more complex than the two latter areas. As explained previously, the surface waters conditions vary through the year. Off Cap Blanc, two patches of increased annual primary production are present (Fig. 9). The first one is the direct result of the presence of a permanent, year-round coastal upwelling cell; it is located at the outer shelf and reaches a maximum of $350 \text{ gC/m}^2/\text{yr}$ at 21°N . The second annual primary production maximum, with a maximum value of $250 \text{ gC/m}^2/\text{yr}$, is situated about 200 km offshore Cape Blanc. This second maximum results from an hydrological front (ICTZ) that appears only in summer: the surface south-flowing Canary current is deviated westwards and transports nutrient-rich waters offshore, where they provoke strongly increased primary production (Mittelstaedt, 1983; Gabric *et al.*, 1993).

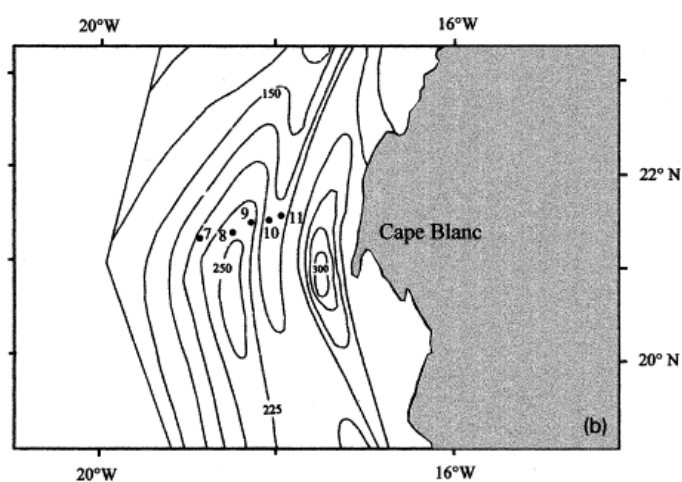


Figure 9. Map showing the mean annual primary production in situ measurements in the study area (after Schemainda *et al.*, 1975).

While station 11S is influenced all year long by the upwelling above the shelf break (Fig. 9), stations 10S to 7S are only affected by surface rich waters transported because of the drift due to the northward shift of the ICTZ in summer. Therefore, the quality of the phytoplankton is different between stations 11S and the other ones; station 11S always receives fresh organic matter aggregates, thanks to the rich upwelled waters, while the other stations are mainly affected by older phytoplankton transported offshore several hundreds km long by the Canary current. This organic matter is therefore probably of a lower quality.

None of the stations off Cap Blanc has the same specific composition as stations from the Portuguese margin or from the Bay of Biscay (Fig. 8). *Uvigerina mediterranea* is present only at station 11 (1200 m), which has a very high estimated organic matter flux ($8.5 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$; Table 1), confirming the eutrophic preferences of this species (see above). However,

Uvigerina mediterranea is absent from station 10 (1500 m) (and from stations below), although it presents high estimated labile J_z ($7.7 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$; Table 1). As suggested before, we think that this species may be influenced by the quality of the organic matter. Since the organic material is probably of a lower quality at station 10S than at station 11S, it can be explained that *U. mediterranea*, that would feed on fresher phytodetritus, is absent.

All stations off Cap Blanc have fairly high percentages of infaunal species (*G. affinis* is dominant in all stations, Fig. 8). We think that the high amounts of relatively low quality organic matter provided at the sediment surface in this area (Table 1) allow the development of infaunal taxa.

5. CONCLUSIONS

It is widely accepted that the organic flux controls the depth of oxygen zero (e.g. Corliss & Emerson, 1990) but when we compare our areas, with observe that faunal composition of stations with the same estimated organic flux is not necessarily identical. Moreover, some stations have the same superficial taxa (e.g. station FP10 at the Portuguese margin and stations F, FP11 and H in the Bay of Biscay), but infaunal taxa do not occur in the same abundances. These differences may be partially explained by imperfect estimations of the flux of organic matter to the ocean floor, but also strongly suggest that the quality of the downward flux has a major influence on the composition of the benthic faunas.

Station FP8 (980 m) at the Portuguese margin and station B (550 m) in the Bay of Biscay have similar faunal composition and the depths of oxygen zero are comparable (respectively 2.5 cm and 2 cm).

The composition of station FP10 (1860 m) is similar to the one of station A (1000 m, in the Bay of Biscay) with infaunal taxa (*G. affinis*), but densities are much lower.

All deep stations off Cap Blanc (between 1500 and 3000 m) have higher densities than stations off Portugal, even if the estimated exported organic flux is higher at station FP8 (980 m, $3.6 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$) than at the station positioned at 3000 m off Cap Blanc ($3.2 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$).

To summarize, we think that high exported flux allows the development of high amounts of living fauna, which use most of the organic matter in the topmost sediment, and controls then the depth of penetration of oxygen within the sediment. A thick oxic layer allows the development of infaunal taxa.

We think that there is a threshold of $1 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ under which the labile organic flux is too low to sustain benthic foraminiferal faunas.

Our data suggests that the organic flux influences the total density and the maximum depth of living fauna, through the food supply and the control of oxygen penetration into the sediment. The faunal composition is also strongly influenced by the quality of organic matter: superficial faunas are influenced by the labile component and also by the nature of the organic matter. The occurrence of deep infaunal species is controlled by the supply of low quality organic matter.

The dynamics of deep-sea benthic foraminiferal communities appear to be very complicated. Benthic foraminiferal densities, composition and microhabitats cannot be regarded as being controlled by only a single parameter, but rather by a combination of oceanographic, trophic, and probably sedimentological patterns of a region. Several authors tried to develop ecological models (e.g. Jorissen, 1995; Fontanier *et al.*, 2002; Van der Zwaan *et al.*, 1999) to give an overview of a simplistic response of foraminifera to environmental parameters that are organic flux, oxygenation and competition. However, even if these models are practical, they have also strong limits since they cannot resume all other parameters, some of them episodic, that can influence the benthic communities (spatial and temporal variability, water mass characteristics). The consensus that in deep-sea environments organic flux and oxygenation are the main parameters is an oversimplification. Although this hypothesis can be a starting point to understand benthic faunas, many other environmental parameters must be taken into account if we want to understand the composition of benthic foraminiferal faunas in detail.

CHAPITRE 5

STABLE ISOTOPIC COMPOSITION ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) OF LIVING BENTHIC FORAMINIFERA OFF CAP BLANC, NW AFRICA

C. Griveaud*¹, F. Jorissen¹, E. Michel², G-J. Reichart³, C. Pierre⁴

*1 Department of Recent and Fossil Bio-indicators, UFR Sciences, Université
d'Angers, 2 bd Lavoisier, 49045 Angers Cedex, France*

*2 Laboratory of Climate and Environment Sciences, CNRS-CEA, Domaine du
CNRS, Allée de la Terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette Cedex, France*

*3 Department of Geochemistry, Faculty of Earth Sciences, Utrecht University,
P.O. Box 80021, 3508TA Utrecht, The Netherlands*

4 LODYC, Université Pierre et Marie Curie, Paris, France

CHAPITRE 5

STABLE ISOTOPIC COMPOSITION ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) OF LIVING BENTHIC FORAMINIFERA OFF CAP BLANC, NW AFRICA

1. INTRODUCTION

Calcareous foraminifera form their tests from the dissolved constituents of the seawater they are living in. Accordingly, they potentially record changes in the chemical composition of their living environment. Therefore, the stable isotopic composition ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) and trace metal contents (e.g. Mg/Ca, Ba/Ca, Sr/Ca) of foraminiferal tests are frequently used to reconstruct past changes in oceanographic parameters. Especially the benthic foraminiferal stable isotopic composition has been widely used by paleoceanographers to reconstruct deep ocean circulation and past oceanic environments (e.g. Shackleton, 1977; Duplessy *et al.*, 1984; Curry *et al.*, 1988; Schmiedl & Mackensen, 1997; Waelbroeck *et al.*, 2002; Ninnemann & Charles, 2002). More particularly, the $\delta^{18}\text{O}$ signal provides a proxy of global ice volume fluctuations and bottom water paleo-temperature (e.g. Shackleton & Opdyke, 1973; Imbrie *et al.*, 1984; Shackleton, 1987) while the $\delta^{13}\text{C}$ signal informs us about changes in the organic matter fluxes to the ocean floor and deep ocean ventilation (e.g. Duplessy *et al.*, 1984; Curry *et al.*, 1988; Oppo *et al.*, 1990; Boyle, 1992). Isotopic measurements have in many cases been performed on specimens of the *Cibicidoides/Cibicides* complex (particularly on *Cibicides wuellerstorfi*), whose representatives are generally considered to live and calcify in epibenthic microhabitats at the sediment-water interface (Lutze & Thiel, 1989), and therefore, to faithfully register the geochemical composition of the oceanic bottom waters (Duplessy *et al.*, 1984; Grossman, 1987).

Since the 1980's, several authors have performed pioneer studies on the stable isotopic composition of living (Rose Bengal stained) benthic foraminifera, in order to better understand the mechanisms that control the calcification of foraminiferal shells and the influence of ecological strategies adopted by the various species on their carbon and oxygen isotopic

composition (i.e. Woodruff *et al.*, 1980; Belanger *et al.*, 1981; Graham *et al.*, 1981; Ganssen, 1983; Grossman, 1984a; 1984b; Dunbar & Wefer, 1984; Grossman, 1987; see Rohling & Cooke, 1999, for an overview). Observations of the relationships between foraminiferal ecology and shell chemistry in recent ecosystems have resulted in a significant improvement of paleoceanographic proxy methods. In deep-sea environments, where the organic matter flux to the ocean floor is generally rather low, the discovery that various species occupy different microhabitats at or within the sediment (e.g. Corliss, 1985; Gooday, 1986), and have therefore calcified in biogeochemically distinct and very different micro-environments, offers an unexpected new opportunity to isotope research. In an average foraminiferal assemblage, a whole range of species can be found, each having a specific microhabitat preference. Isotopic differences between species potentially hold valuable information about geochemical gradients between bottom and interstitial waters, and the underlying controlling parameters.

A direct influence of the stable isotopic composition of pore waters on the $\delta^{13}\text{C}$ of infaunal benthic foraminifera has been suggested since 1984 (e.g. Grossman, 1984a; McCorkle *et al.*, 1985; Grossman, 1987; Mackensen *et al.*, 1993; Rathburn *et al.*, 1996; Stott *et al.*, 2002; Holsten *et al.*, 2004). Today it is generally assumed that the calcification of taxa living within the sediment takes place in equilibrium with the isotopic composition of pore waters, which may be very different from bottom waters overlying the sediment. Several studies (e.g. McCorkle *et al.*, 1985; Sackett, 1989) have shown that the pore water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ rapidly decreases in the first centimetres of the sediment. This steep gradient with a total decrease of about 1‰ coincides with oxygen concentrations decreasing to near zero values in the top few centimeters (McCorkle *et al.*, 1985). Below this steep decrease, porewater $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ values remain rather stable. The decreasing $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ values are generally explained by degradation of labile organic matter in the superficial sediment and the associated addition of isotopically light DIC (McCorkle *et al.*, 1985, 1990; Sackett, 1989; Stott *et al.*, 2002; Holsten *et al.*, 2004). Infaunal benthic foraminifera have indeed systematically lighter $\delta^{13}\text{C}$ values than epifaunal species (the so-called “microhabitat effect”), which apparently confirms the strong influence of organic matter degradation on the $\delta^{13}\text{C}$ of pore waters.

Rather surprisingly, living specimens of single species do not show changes in $\delta^{13}\text{C}$ along the sediment column. For each taxon, all specimens have more or less the same isotopic composition, irrespective of the precise depth in the sediment where they have been collected (Rathburn *et al.*, 1996; McCorkle *et al.*, 1997; Mackensen & Licari, 2004; Fontanier *et al.*, 2006a). This vertical stability has been explained by a specific calcification zone for each

taxon, in a rather narrow depth interval, and a subsequent migration (after calcification) of individuals to the microhabitats where they have been captured (McCorkle *et al.*, 1990, 1997; Loubere *et al.*, 1995). However, as was suggested by Rathburn *et al.* (1996), Jorissen (1999) and Holsten *et al.* (2004), the observed values could also represent an average value of a much larger sediment interval inhabited during the calcification of the foraminifer.

The $\delta^{18}\text{O}$ of biogenic carbonates, which in deep ocean environments is supposed to mostly depend on temperature (and on longer time-scales on global ice volume), does not show systematical differences in function of the foraminiferal microhabitat (e.g., McCorkle *et al.*, 1997; Fontanier *et al.*, 2006a). Systematical offsets in the $\delta^{18}\text{O}$ of some taxa with respect to equilibrium calcite ($\delta^{18}\text{O}_{\text{e.c.}}$) have until now usually been considered as “vital effects”, that are supposed to be constant for each species (Graham *et al.*, 1981; Grossman, 1987; McConnaughey, 1989; Wefer & Berger, 1991).

Since in the late 70's (e.g. Duplessy, 1978; Woodruff *et al.*, 1980) research focused on benthic foraminiferal isotope fractionation in living deep-sea benthic foraminifera, systematical deviations between the carbon isotopic composition of foraminifera and the bottom water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ have been observed. In their study of the isotopic composition of benthic foraminifera from the southern Atlantic, Mackensen *et al.* (1993) suggested that the deposit of a phyto-detritus layer on the ocean floor, and the subsequent release of ^{12}C enriched DIC at the sediment water interface, resulted in a -1‰ shift in the $\delta^{13}\text{C}$ of the foraminifera calcifying within these light bottom waters (*Cibicides wuellerstorfi*). Until now, this so-called “Mackensen effect” has not been confirmed by direct observations in recent ecosystems. For example, in the Bay of Biscay, where Fontanier *et al.* (2006a) studied the temporal variability of the stable isotopic composition of several shallow infaunal taxa (such as *Uvigerina peregrina* and *U. mediterranea*), a surprisingly constant $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ was observed during 10 sampling campaigns between October 1997 and April 2000. The important spring phytoplankton bloom taking place in the Bay of Biscay, that should lead to an important flux of phytodetritus to the sea floor, is not reflected in the $\delta^{13}\text{C}$ of those taxa, that was very stable over the entire sampling period (Fontanier *et al.*, 2006a). In a study on the isotopic composition of benthic foraminifera from Atlantic Ocean core-top samples, Corliss *et al.* (2006) found that the $\delta^{13}\text{C}$ of *C. wuellerstorfi* did not show a significant correlation with primary production and/or the seasonality of productivity. For *Epistominella exigua*, on the contrary, a strong correlation was found with both parameters, the correlation with seasonality being particularly high. The $\delta^{13}\text{C}$ of *E. exigua* decreases significantly with higher seasonality

(of production) and with higher primary production in the surface waters. The authors explained this interspecific difference by the inferred microhabitat of both taxa. They suggested that the *C. wuellerstorfi*, that prefers elevated microhabitats, primarily reflects the composition of bottom waters, whereas *E. exigua*, that is supposed to colonize freshly fallen phytodetritus (Gooday & Turley, 1990), mirrors the isotopic composition of the algal debris.

A number of recent geochemical studies, mainly based on culture experiments (Spero *et al.*, 1997; Bemis *et al.*, 1998, 2000; Bijma *et al.*, 1999; Zeebe, 1999) emphasize the importance of pH and $[\text{CO}_3^{2-}]$ on isotope fractionation during foraminiferal calcification. Spero *et al.* (1997) showed that the carbonate ion concentration of ambient sea-water has a profound influence on the stable isotopic composition of planktonic foraminiferal shells. Their culture experiments showed that foraminiferal $\delta^{18}\text{O}$ decreased with increasing pH and thus higher CO_3^{2-} concentrations, by about -0.22 ‰ per 100 $\mu\text{mol/L}$ CO_3^{2-} . The same effect would apply to benthic foraminifera; due to the lower pH (and lower $[\text{CO}_3^{2-}]$) within the sediment, infaunal benthic species should have a higher $\delta^{18}\text{O}$ than epifaunal ones (Bemis *et al.*, 1998). This is, however, in contrast with the absence of such a systematical trend towards more positive $\delta^{18}\text{O}$ in progressively deeper living infaunal taxa, and for this reason, the potential impact of the carbonate ion effect on the benthic foraminiferal isotopic composition has been neglected in most recent studies.

In the case of $\delta^{13}\text{C}$, the potential influence of this so-called “carbonate ion effect” could be much more important, as from planktonic foraminifera which show a -0.61‰ decrease in $\delta^{13}\text{C}$ for each 100 $\mu\text{mol. L}^{-1}$ increase in CO_3^{2-} (Spero *et al.*, 1997). On the basis of observed changes in CO_3^{2-} concentration in the uppermost sediment (Jahnke *et al.*, 1994), this effect should result in a 0.3 to 0.5‰ increase in the $\delta^{13}\text{C}$ of the tests of infaunal benthic foraminifera. However, until today, most researchers explained the systematically lower $\delta^{13}\text{C}$ of all infaunal taxa as a unique response to the degradation of organic matter with a low $\delta^{13}\text{C}$ (the microhabitat effect), and neglected the potential inverse impact of the so-called carbonate ion effect. Schmiedl *et al.* (2004), for instance, who do not dispose of data on pore water carbonate ion concentrations, assume that vital effects and pore water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ signals play a predominant role in determining the foraminiferal $\delta^{13}\text{C}$. An additional complication for the understanding of benthic foraminiferal isotopic fractionation is that ontogenic changes may also affect the stable isotopic composition of foraminiferal shells. Several studies using planktonic foraminifera have shown important isotopic enrichment during growth, resulting in significantly higher $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values in adult specimens in comparison to juvenile ones

(Berger *et al.*, 1978; Bouvier-Soumagnac & Duplessy, 1985; Oppo & Fairbanks, 1989; Spero & Lea, 1996; Bijma *et al.* 1998; Elderfield *et al.*, 2002). The effect of ontogenetic or test size can be avoided by using a narrow size range. Recently, a slight increase in carbon isotopic fractionation with test size has been confirmed by Schmiedl *et al.* (2004) for *U. mediterranea*. They inferred a logarithmic increase in $\delta^{13}\text{C}$ of 0.8-1.2 ‰ and in $\delta^{18}\text{O}$ of 0.3-0.4‰ over a size range of 175 to 1250 μm . The authors suggest a change in metabolic rates during test growth as the most probable explanation of these increases.

Kinetic isotope effects have been studied by McConnaughey (1989a, 1989b; 1997) in coral skeletons. If depleted respired CO_2 (“metabolic” CO_2) is incorporated by the skeleton before isotopic equilibrium with seawater is achieved (approximately 10^4 seconds for oxygen, McConnaughey, 1989a, 1989b), i.e. at high calcification rates, this would lead to lower $\delta^{18}\text{O}$ values of the shell. A similar mechanism could be valid for carbon isotopes: incorporation of large amounts of $\delta^{13}\text{C}$ -depleted metabolic CO_2 could in case of high respiration rates lead to lower shell $\delta^{13}\text{C}$ values. Since juvenile foraminifera are supposed to calcify faster and to respire at higher rates than adults (Berger *et al.*, 1978), the observed size dependency of stable isotopes may be due to incorporation of metabolic CO_2 during calcification (Spero & Lea, 1996).

Alternatively, a gradual increase in both carbon and oxygen isotopes during continued growth could also result from changes in the carbonate chemistry in the microenvironment created by the foraminifer itself. Higher metabolic rates of the smaller specimens would result in a reduced pH at the site of calcification. The decreasing volume to surface area ratio with increasing size of the individuals will also result in a lowering of the pH, since diffusion controlled concentration profiles decrease proportional to $1/r$, r being the distance from the centre to the outer part of the sphere.

The relative influence of these two processes (higher metabolism in juveniles versus modified carbonate geochemistry in foraminiferal microenvironments) will determine the amplitude of the increase in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$, the slope between $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ should remain constant at 0.29 – 0.33 (Spero *et al.*, 1997) indicating that a size-dependent increase in $\delta^{18}\text{O}$ should be accompanied by a 3 to 3.5 times larger increase in $\delta^{13}\text{C}$. These observations of a size-dependency of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ are fundamental, because they show the need to use specimens of a narrow size range for isotopical analysis. Similar studies have therefore to be performed for other species that are commonly used for isotopic analysis.

Only a limited number of studies have related the stable isotopic composition of live (Rose Bengal stained) deep-sea benthic foraminifera to that of the sea-water (Grossman, 1984a, 1984b; Grossman, 1987; Mackensen & Douglas, 1989; McCorkle *et al.*, 1990, 1997; Mackensen *et al.*, 1993; Rathburn *et al.*, 1996; Mackensen *et al.*, 2000; Corliss *et al.*, 2002; Mackensen & Licari, 2004; Schmiedl *et al.*, 2004; Fontanier *et al.*, 2006a), and only in the studies of McCorkle *et al.* (1990, 1997) and Mackensen *et al.* (2000) actual measurements of the isotopic composition of the bottom waters have been presented together with isotopic measurements on living foraminiferal shells. It is evident that the lack of data on the isotopic composition of bottom and pore waters seriously hampers our understanding of foraminiferal isotope patterns. For instance, the quantitative impact of the carbonate ion effect can only be defined more accurately when the foraminiferal isotopic composition can be compared with precise measurements of the carbonate and stable isotope chemistry of bottom and pore waters. Only when these potentially important factors will be better constrained, a more deep-going interpretation of benthic foraminiferal isotope record will be possible.

The main objective of the present chapter is to study the processes responsible for differences in $\delta^{13}\text{C}$ between epifaunal and infaunal species ($\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{epifaunal-infaunal}}$), and to investigate whether these differences can be used as paleoceanographical proxies. For example, Zahn *et al.* (1986) compared the isotopic composition of epifaunal and shallow infaunal species (of *Cibicides wuellerstorfi* and *Uvigerina peregrina* respectively) and showed that the difference in $\delta^{13}\text{C}$ between these two species increases with an increasing organic matter flux. It should be kept in mind, however, that varying oxygen conditions and/or organic matter fluxes do not only affect the pore water $\delta^{13}\text{C}$ gradient (McCorkle, 1985) and carbonate chemistry, but also the benthic foraminiferal microhabitats (Jorissen *et al.*, 1995). For instance, deep infaunal species migrate to the sediment surface under eutrophic conditions (Jorissen *et al.*, 1995), and will in such cases reflect the isotopic composition of bottom waters rather than pore waters (Jorissen, 1999). Such faunal responses to changing organic flux and oxygenation regimes constitute important feedback mechanisms influencing the isotopic composition of foraminiferal tests, and therefore have to be considered carefully.

We measured the stable isotope signatures ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) of eleven deep-sea benthic foraminifera taxa (*Cibicides wuellerstorfi*, *C. ungerianus*, *Cibicidoides kullenbergi*, *C. robertsonianus*, *Uvigerina peregrina*, *U. mediterranea*, *Melonis barleeanus*, *M. pompilioides*, *Bulimina inflata*, *B. marginata* and *Globobulimina* spp.), in 10 stations from an area affected by upwelling off Cap Blanc (NW Africa), from 500 to 3000 m depth. This area is

characterized by important meso-scale variability in Primary Production. This will also be reflected in the organic flux to the sea floor, that not only varies as a function of water depth, but also shows latitudinal trends in response to the distance to upwelling cells. Bottom water oxygen concentrations, on the contrary, show only limited variability, varying from 2.97 and 4.88 ml/L. The primary aim of this study is to investigate in which way differences in the downward organic flux influence the carbon isotopic composition of infaunal and epifaunal benthic foraminifera at our ten sites. Secondly, we will explore the possibility of using fossil $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{epifaunal-infaunal}}$ values to delimit organic matter mineralization in the oxygenated layer of the sediment. Finally, we will investigate the possibility to develop a paleo-export flux proxy on the basis of multi-taxon benthic foraminiferal $\delta^{13}\text{C}$ measurements. Foraminiferal isotopic signatures of different species will therefore be compared to oceanic parameters such as temperature, oxygenation and organic matter flux.

2. STUDY AREA - MATERIAL & METHODS

2.1 Study area

The present study concerns ten stations (Fig. 1) off Cap Blanc, between 19 and 25°N; five stations (7S, 8S, 9S, 10S, and 11S) are located on a principal bathymetrical transect off Cap Blanc (21-22°N), from 3000 m depth (7S) to 1200 m (11S) depth. This transect is situated in the main area of organic matter deposition (Sarnthein *et al.*, 1982; Lutze & Coulbourn, 1984). Stations 1S, 2S and 3S are located slightly further southward (20°N), whereas stations 15S and 21S are positioned at 24°N and 25°N, respectively. Along our principal sample transect off Cap Blanc, organic carbon concentration in the surface sediments increases from 0.49% at station 7S to 2.43% at station 11S. Everywhere in the study areas, bottom waters are fairly well oxygenated (2.97–4.88 ml/L); hypoxic conditions (<2 ml/L) were never observed. Table 1 summarises the characteristics of each station.

The upwelling area of Cap Blanc has been extensively studied and documented; good overviews of the upwelling phenomena are presented by Sarnthein *et al.* (1982), Fütterer (1983) and Mittelstaedt (1983). Upwelling is considered permanent throughout the year north of Cap Blanc (21°N), but occurs only in winter and spring south of Cap Blanc (Fütterer, 1983). However, also in cases of “permanent” upwelling, caused by wind stress, week-long periods with active upwelling alternate with similar periods without upwelling (Mittelstaedt, 1983). Off Cap Blanc, two patches of increased annual primary production are present (Fig. 2b). The first one is the direct result of the presence of a permanent, year-round coastal upwelling cell;

it is located at the outer shelf and reaches a maximum of $350 \text{ gC/m}^2/\text{yr}$ at 21°N . The second annual primary production maximum, with a maximum value of $250 \text{ gC/m}^2/\text{yr}$, is situated about 200 km offshore Cap Blanc. This second maximum results from an hydrological front that appears only in summer: the surface south-flowing Canary current is deviated westwards and transports nutrient-rich waters offshore, where they provoke strongly increased primary production (Mittelstaedt, 1983; Gabric *et al.*, 1993). Quantitative values of primary production between the two methods differ (see chapter 4).

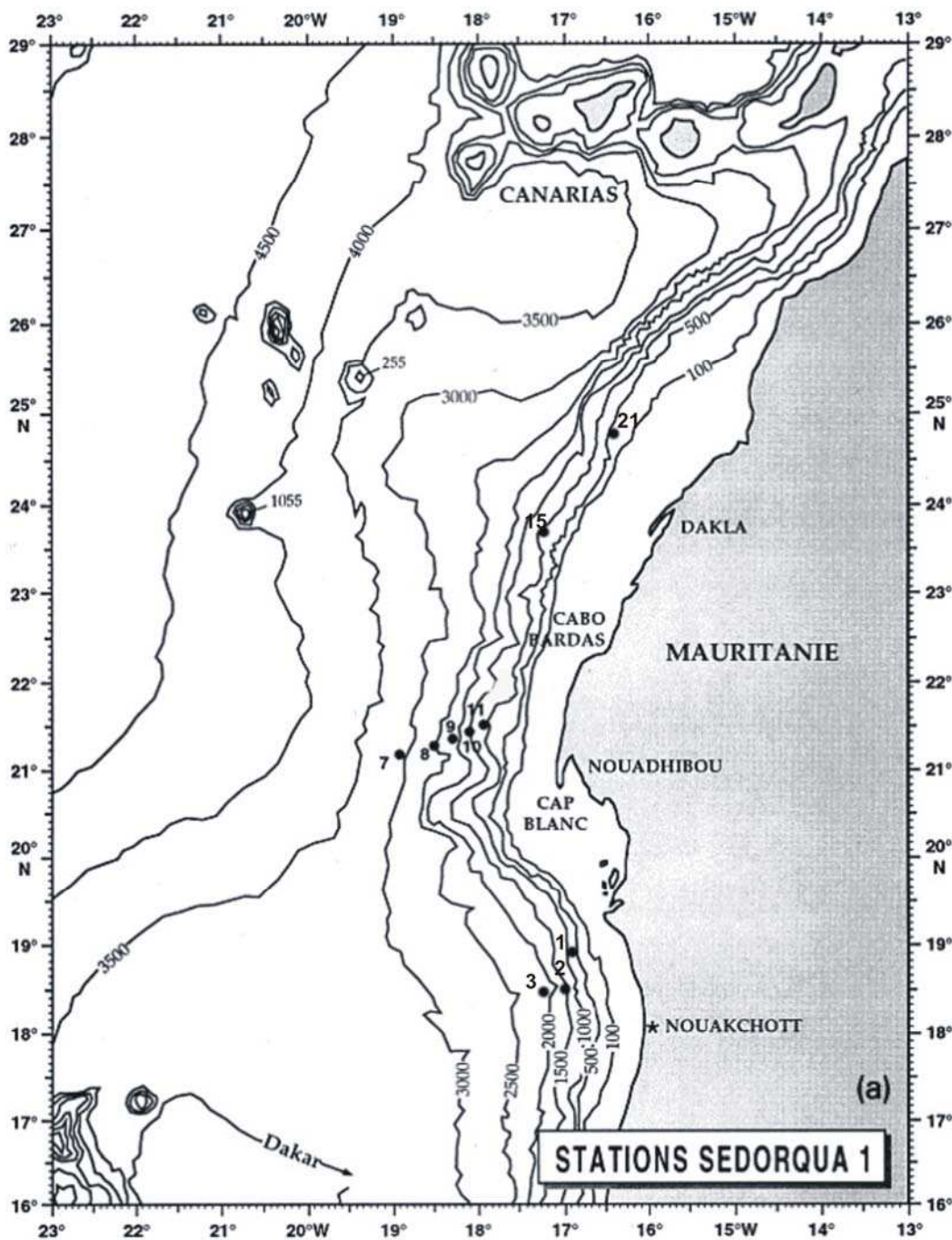


Figure 1. Locality map: position and bathymetry of the 10 sampled stations.

Station	Depth (m)	Latitude (°N)	Longitude (°W)	Temperature (°C)	Salinity (PSU)	O ₂ penetration depth (cm)	BW Oxygen (μmol/L)	PP (gC/m ² /yr)	Jz (gC/m ² /yr)	Jz labile (gC/m ² /yr)
1	500	19	17.3	10.5	35.3	0.4	74	205	14.9	11.7
21	750	24.88	16.52	7.8	35.1	1.75	120	110	5.0	3.1
15	1000	23.72	17.3	6.5	35.0	-	147	115	4.2	2.5
11	1195	21.47	17.6	5.8	35.1	0.95	161.5	185	6.2	4.2
2	1400	19.49	17.3	4.9	35.1	0.8	172	205	6.1	4.2
10	1500	21.43	18.04	4.7	35.1	0.85	191.5	200	5.6	3.8
9	2005	21.32	18.15	3.4	35.0	1.9	198	230	5.2	3.5
3	2075	19.47	17.8	3.5	35.0	-	-	220	4.8	3.1
8	2530	21.24	18.3	2.9	35.0	2.3	207	235	4.4	2.8
7	3010	21.19	18.5	2.4	34.9	2.3	219	205	3.3	2.0

Table 1. Oceanographic parameters for the ten sampled stations.

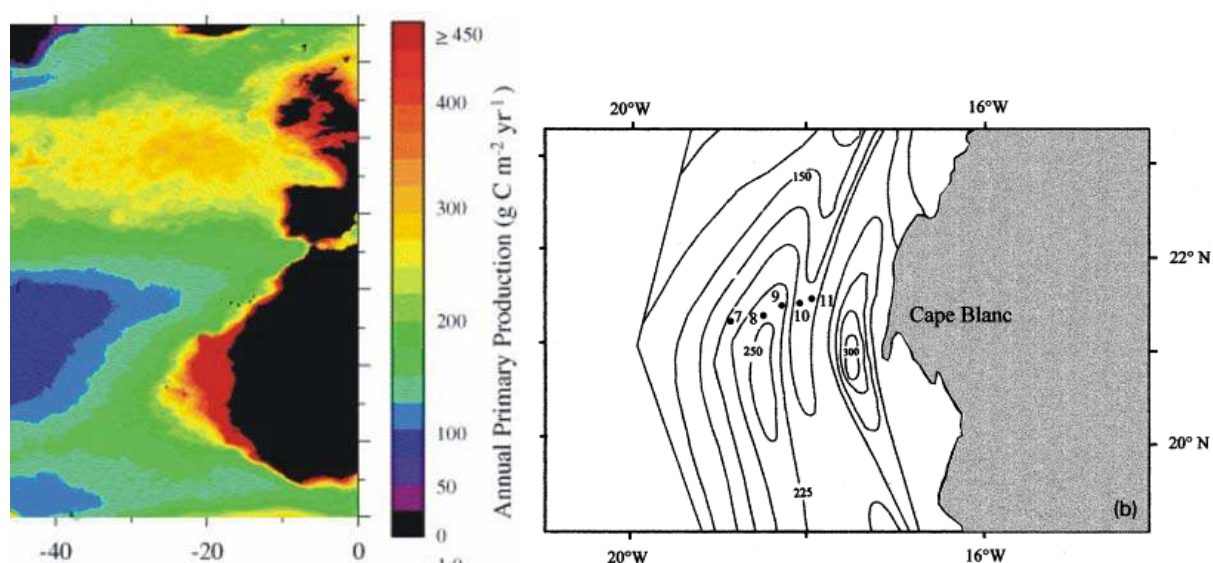


Figure 2. Maps showing the mean annual primary production (a) primary productivity based on SeaWiFS observations, and (b) on situ measurements in the study area (after Schemainda *et al.*, 1975).

The major surface water patterns are the result of the interaction between the south-flowing Canary current and coastal upwelling induced by the northeast trade winds. The hydrological setting is presented in Fig. 3, which shows seven different water masses. Antarctic Bottom Water (AABW) forms the deepest water mass, which spreads out below 3800 m. AABW is overlain by North Atlantic Deep Water (NADW) that covers most of the sea floor until a depth of about 1500 m. Mediterranean outflow water (MOW) is present in the northern part of the area (north of 20°N), between 1250 and 1500 m water depth, below the SubAntarctic Intermediate Water (SAIW). Between 100 and 600 m, the south-flowing NACW (North Atlantic Central Waters) and the cold and nutrient rich SACW (South Atlantic Central Waters) are the main sources for upwelled waters; the limit between these two water masses is located at 22-23°N. At the surface, the south-flowing Subtropical Water (SW) constitutes the Canary current.

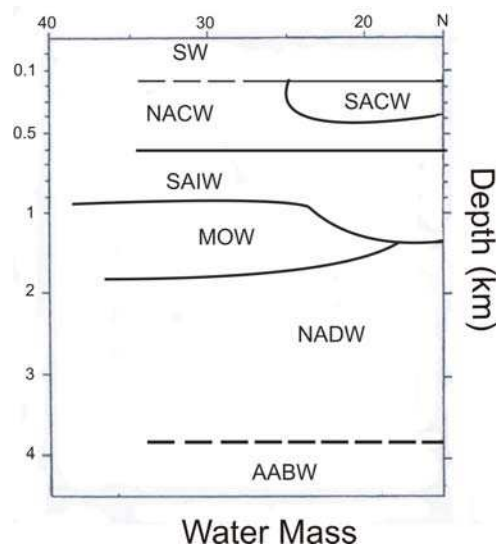


Figure 3. Latitude-depth diagram depicting the successive water masses. SW= surface water, SACW = South Atlantic central Water, NACW = North Atlantic Central Water, SAIW = South Atlantic Intermediate Water, MOW = Mediterranean Outflow water, NADW = North Atlantic Deep Water, AABW = Antarctic bottom Water (after Sarnthein *et al.*, 1982).

2.2. Methods

Living foraminiferal faunas were collected in March 1994, during the SEDORQUA cruise, on the R.S. Suroit. Short sediment cores were collected using a classical Barnett multi-tube corer (Barnett *et al.*, 1984). Cores were sliced down to 10 cm for faunal analysis, the 0-4 cm interval into 0.5 cm thick slices and the 4-10 cm interval into 1 cm thick slices. Samples were stored in ethanol with 1 g/L Rose Bengal. Data on the foraminiferal ecology (standing stocks, faunal composition, microhabitats) along the Cap Blanc transect (stations 7S to 11S) have been published previously (Jorissen *et al.*, 1998; Jorissen & Wittling, 1999) and resumed in chapter 4. Jorissen *et al.* (1998) conclude that the position of the two surface water production cells, and their occurrence at different times, can explain the faunal compositional changes along the transect. Coastal upwelling on the outer shelf and at the shelf edge permanently influences the faunas of the shallower stations (< 1500 m), whereas strongly increased organic input during the summer months is an important factor structuring the faunas of the deeper (> 2000 m) stations.

In function of their ALD_x (average living depth), Jorissen *et al.* (1995) attributed a microhabitat label to each species, at every station (Table 2). The data show that the preferred microhabitat of many species varies along the depth transect. In function of the oxygen penetration depth, the succession of foraminiferal microhabitats can be compressed or expanded (Jorissen *et al.*, 1995). In extreme cases, with a very limited oxygen penetration, all taxa may be concentrated in the topmost 0.5 to 1 cm of the sediment. Consequently, the foraminiferal microhabitat cannot be defined by a precise depth interval; it is the living depth

in comparison to other taxa that determines whether a species should be considered as shallow, intermediate or deep infaunal. It should also be realised that some species, which in most geochemical studies are considered epifaunal (e.g. *Cibicides wuellerstorfi*, *Cibicidoides spp.*), were found in significant amounts below the sediment-water interface (Jorissen *et al.*, 1998), and should rather be considered as “shallow infaunal”. For the same area around Cap Blanc, an overview of the distribution of benthic foraminiferal thanatocoenoses, and their dependency on organic flux levels and bottom water oxygenation, has been presented by Morigi *et al.* (2001).

<u>Species</u>	<u>Microhabitat label</u>
<i>Bulimina inflata</i>	Shallow infaunal
<i>Cibicidoides kullenbergi</i>	Shallow infaunal
<i>Cibicides ungerianus</i>	Shallow infaunal
<i>Uvigerina peregrina</i>	Shallow infaunal
<i>Cibicidoides robertsonianus</i>	Shallow infaunal
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>	Shallow infaunal
<i>Melonis pompiliodes</i>	Shallow infaunal
<i>Uvigerina mediterranea</i>	Shallow infaunal
<i>Melonis barleeanus</i>	Intermediate infaunal
<i>Bulimina marginata</i>	Deep infaunal
<i>Globobulimina spp.</i>	Deep infaunal

Table 2. Microhabitat label of the eleven taxa analysed in this paper as defined by Jorissen *et al.* (1995)

As far as possible, isotopic analyses were performed on living (Rose Bengal stained) foraminifera. In cases where not enough living foraminifera were available, additional analyses have been performed on dead individuals, in order to complete our data set. In all figures, these dead individuals are indicated separately.

Isotopic measurements were exclusively performed on specimens from the >150 μm size fraction, for eleven different taxa (*Cibicides wuellerstorfi*, *Cibicidoides kullenbergi*, *Cibicidoides robertsonianus*, *Cibicides ungerianus*, *Uvigerina peregrina*, *U. mediterranea*, *Melonis barleeanus*, *M. pompiliodes*, *Bulimina inflata*, *B. marginata* and *Globobulimina spp.*) $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios (respectively, $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$, expressed in ‰ versus VPDB) were measured with Finnigan MAT251 and Finnigan $\Delta+$ mass-spectrometers. Samples were analysed with respect to the NBS19 calcite standard (Coplen, 1988), expressed in VPDB. MAT251 linearity was corrected following Ostermann & Curry (2000). The mean external reproducibility (1σ) of carbonate standards is $\pm 0.05\text{‰}$ for $\delta^{18}\text{O}$ and $\pm 0.03\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$; measured NBS18 $\delta^{18}\text{O}$ is $-23.2 \pm 0.2\text{‰}$ VPDB and $\delta^{13}\text{C}$ is $-5 \pm 0.1\text{‰}$ VPDB.

A minimum of 25 µg of foraminifers was used to ensure the quality of the analyses. In function of species, and the size of individuals, this corresponds to 1 to 10 specimens. Some of the specimens with visible contamination were cleaned prior to analyses in a methanol bath with ultrasound for about 1 min.

Unfortunately, no bottom water or pore waters were collected during the sampling cruise, and therefore, we do not have direct measurements of $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ ($\delta^{13}\text{C}$ of dissolved inorganic carbon in bottom water) of bottom and pore waters. Equilibrium calcite $\delta^{18}\text{O}$ values are calculated using the $\delta^{18}\text{O}$ measurements performed on water column samples at nearby stations (Eumeli stations 6, 15 and 23, positioned respectively at 20°31.97'N, 18°08.45'W; 20°32.01'N, 18°34.06'W, and 18°33.00'N, 20°56.14'W, see Pierre *et al.*, 1994).

First, the $\delta^{18}\text{O}$ of calcite in equilibrium to bottom waters relative to SMOW is calculated according to the equation proposed by McCorkle *et al.* (1997) derived from O'Neil *et al.* (1969):

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}(\text{SMOW}) = \{e((2.78 \times 10^3/T^2) - (2.89/10^3)) \times (\delta^{18}\text{O}_{\text{water}} + 1000)\} - 1000,$$

where T is the bottom water temperature (in °K), and $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ is the $\delta^{18}\text{O}$ of the sea water. Subsequently, these values are converted to the PDB scale by using the formula proposed by Friedman & O'Neil, 1977:

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}(\text{PDB}) = (0.97006 \times \delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}(\text{SMOW})) - 29.94$$

$\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ values were obtained by two methods:

1. by in situ water column measurements performed at Eumeli stations 6, 15 and 23 (Pierre *et al.*, 1994).

2. by a calculation using Kroopnick's equation linking apparent oxygen utilization in bottom water (AOU) with $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ (Kroopnick, 1985) :

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}} = 1.54 - 0.0074 \times \text{AOU},$$

where AOU is the difference between the saturated dissolved oxygen concentration in the bottom water and the measured dissolved concentration :

$$\text{AOU} = \text{O}_2 \text{ saturated} - \text{O}_2 \text{ measured};$$

Since no measurements of the $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ of the supernatant water of the multicores are available, these theoretical values should at best be considered as estimates. Because of the uncertainties involved, we will systematically compare the foraminiferal isotopic composition with both sets of estimated $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ values.

3. RESULTS

3.1. Equilibrium calcite $\delta^{18}\text{O}$ and dissolved inorganic carbon $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ in the water column and in pore waters

3.1.1 In the water column

In Fig. 4a, a theoretical $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ curve is compared with in situ water column $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ measurements (Pierre *et al.*, 1994); the field data show an increase from +0.24‰ at 500 m depth to +0.8‰ at 3000 m depth. The increase is maximal from 500 m to 1500 m, where values increase from +0.24‰ to +0.72‰. Deeper down, values remain more or less stable in the North Atlantic Deep Water (NADW), from 1500 to and 3000 m (at +0.8‰ \pm 0.1‰). The calculated $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ exhibits a similar trend although the curve continues to increase below 1500 m depth: from 500 to 1500 m, calculated $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ increases from +0.12‰ to +0.97‰, and finally reach +1.39‰ at 3000 m. The small plateau observed around 1500 m is an artefact due to the higher oxygen concentration at station 10 (1500 m, 191.5 $\mu\text{L/L}$) compared to station 2 (1400 m, 172 $\mu\text{L/L}$).

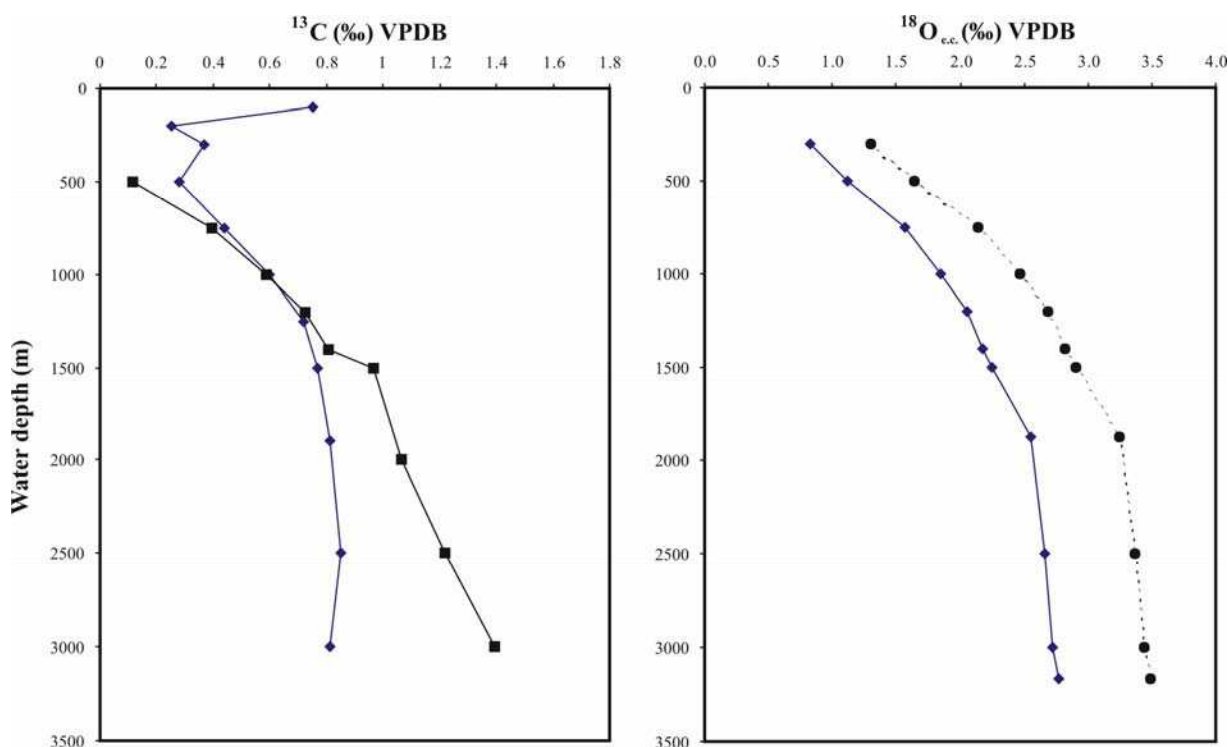


Figure 4. (a) $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ of water column (PDB): theoretical values calculated according to Kroopnick, 1985 (squares), and field measurements of Pierre *et al.*, 1994 (diamonds) (b) $\delta^{18}\text{O}$ calculated according to Friedman & O'Neil, 1977 (dotted line) and Kim & O'Neil, 1997 (solid line).

From 300 to 3000 m depth, we notice an increase of the $\delta^{18}\text{O}$ of equilibrium calcite ($\delta^{18}\text{O}_{\text{e.c.}}$) calculated according to Friedman & O'Neil (1977) from +1.30‰ to +3.44‰ VPDB

(Fig. 4b), which corresponds to the temperature decrease of 7.9°C over this depth interval. The curve calculated according to Kim & O’Neil (1997) has the same shape and shows an increase from +0.83‰ to +2.73‰ PDB. There is a negative offset of about –0.6‰ with respect to the ‘McCorkle ’ curve, which is due to the application of different fractionation factors. The offset between the two curves shows a slight increase with depth, from 0.48 ‰ at 300 m to 0.71‰ at 3000 m.

3.1.2 In pore waters

Measurements of the $\delta^{13}\text{C}$ of ΣCO_2 in pore waters were performed at three sites in the study area (Fig. 5). In all three cases, a very important drop in $\delta^{13}\text{C}$ takes place in the first cm.

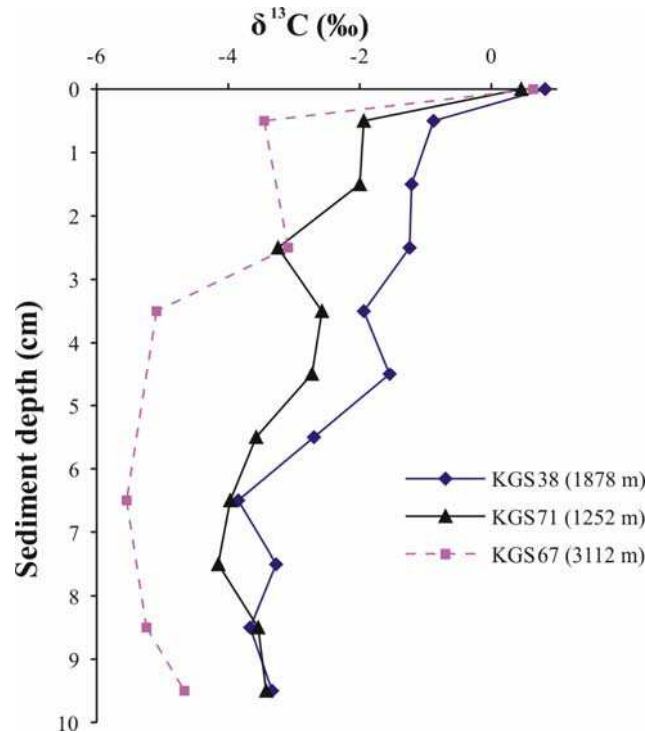


Figure 5. Pore water $\delta^{13}\text{C}$ profiles from sites Eumeli2-KGS38 (20°36.02’N, 18°28.65’W, 1878 m), Eumeli4-KGS71 (20°32’N, 18°20’W, 1252 m) and Eumeli4-KGS67 (18°28’N, 21°02’W, 3112 m), respectively.

The offset between $\delta^{13}\text{C}$ values of the bottom waters and the pore waters of the first 1 cm interval is 2.41‰ at 1252 m, 1.70‰ at 1878 m and 4.07‰ at 3112 m depth. In all stations the $\delta^{13}\text{C}$ further decreases deeper in the sediment. The magnitude of this decrease deeper in the sediment is rather limited (about 2‰) at the deepest station (KGS67, 3112 m), and more important (about 3‰) at the two shallower stations (KGS38, 1878 m, and KGS71, 1252m).

3.2. Stable isotopes of benthic foraminifera in function of water depth

Stable isotopic compositions of 11 measured taxa (*Cibicides wuellerstorfi*, *C. ungerianus*, *Cibicidoides kullenbergi*, *C. robertsonianus*, *Uvigerina peregrina*, *U. mediterranea*, *Melonis barleeanus*, *M. pompilioides*, *Globobulimina* spp., *Bulimina inflata* and *B. marginata*) are shown in Figs. 6-7 and in Appendix. Most measurements are based on live (Rose Bengal stained) individuals, but in cases where not enough living individuals were found at a specific depth level, dead (unstained) specimens were measured instead (empty symbols in Figs. 6-7). Since samples were taken from multi-cores, with a perfectly preserved sediment surface, dead specimens collected in the uppermost 0.5 cm level are very likely to represent recent conditions too. This is confirmed by the close match between values of dead and living specimens ones in cases where both were analysed.

3.2.1. $\delta^{18}\text{O}$ of living benthic foraminifers

For all species a general increase of $\delta^{18}\text{O}$ with increasing water depth can be noticed. *Cibicides wuellerstorfi*, a species that is mainly found in the topmost cm of the sediment, shows an almost linear increase in $\delta^{18}\text{O}$ from +1.7‰ at 750 m water depth to +2.3‰ at 2000 m. From 2000 m downwards, there is a slight increase until +2.5‰ at 3000 m. *Cibicidoides kullenbergi*, who has a similar microhabitat as *C. wuellerstorfi* (Jorissen *et al.*, 1995), exhibits a comparable trend: an increase from +1.38‰ at 500 m to +2.56‰ at 2000 m, followed by stable $\delta^{18}\text{O}$ values below 2000 m (+2.56‰ at 3000 m). *M. pompilioides*, that lives in the upper part of the sediment, at water depths from 2000 m to 3000 m (Jorissen *et al.*, 1995), shows very constant $\delta^{18}\text{O}$ values (average of +2.75‰ \pm 0.03‰). *U. mediterranea* is mainly found within the MOW (Mediterranean Outflow Water, between 500 m and 1200 m) and lives preferentially in the first cm of the sediment. From 500 to 1200 m depth, its $\delta^{18}\text{O}$ shifts from +2.18 to +2.68‰. For *Bulimina inflata*, another taxon with a preference for the topmost 1 cm (Jorissen *et al.*, 1995), the $\delta^{18}\text{O}$ ranges from +2.29 at 750 m to +3.26‰ at 2500 m; over this depth interval the increase in $\delta^{18}\text{O}$ is almost linear. *C. robertsonianus*, that also lives in the topmost 1cm, increases from +1.71‰ at 750 m to 2.83‰ at 3000 m. *Melonis barleeanus*, an intermediate infaunal species, shows a sharp increase in $\delta^{18}\text{O}$ from +1.24‰ at 500 m to +2.76‰ at 2000 m, followed by a slight increase to +2.9‰ at 3000 m. The shallow infaunal species *U. peregrina* and the deep infaunal *Globobulimina* exhibit the most positive $\delta^{18}\text{O}$ values, increasing respectively from +2.21‰ and +2.20‰ at 500 m depth to +3.1 and +3.55‰ at 2000 m depth. Towards still deeper waters their $\delta^{18}\text{O}$ values remain relatively stable (+3.28‰ and +3.57‰ at 3000 m, respectively).

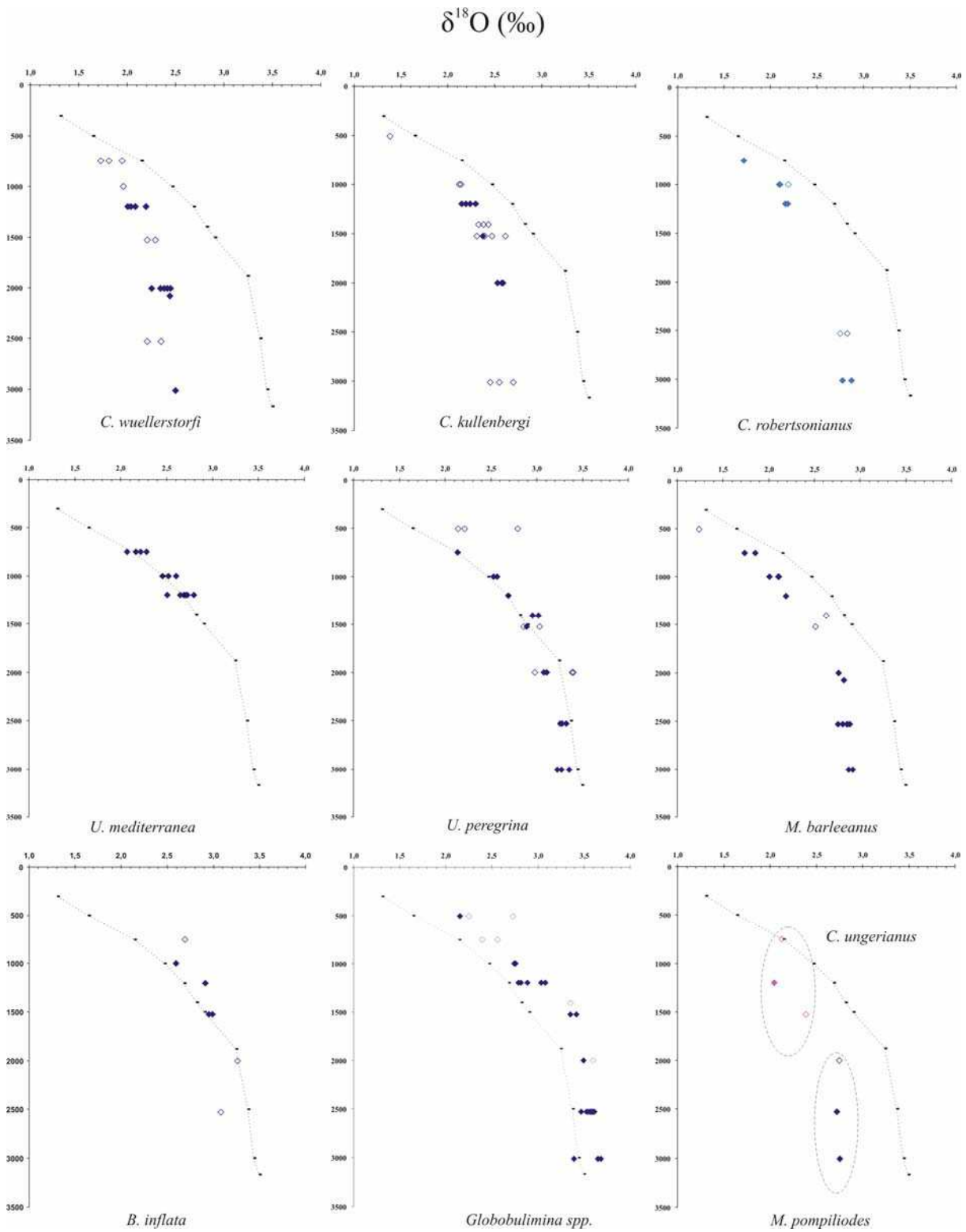


Figure 6. $\delta^{18}\text{O}$ of nine foraminiferal taxa along our composite bathymetric transect. Filled diamonds represent living individuals; empty diamonds denote measurements based on dead individuals. The solid curve gives the $\delta^{18}\text{O}$ of equilibrium calcite ($\delta^{18}\text{O}_{\text{e.c.}}$) calculated according to Friedman & O'Neil (1977)

When we compare the oxygen isotopic tendencies in function of water depth for the various species, two types of profiles can be recognized. Several taxa show a curve with a very similar shape as the curve for equilibrium calcite (Fig. 4a): a sharp increase from 500 until 2000 m depth, followed by values depicting a small and progressively increase until 3000 m depth. This is observed for the intermediate infaunal species *Melonis barleeanus*, the deep infaunal *Globobulimina* spp., and also for *C. robertsonianus* and *Uvigerina peregrina*, that are generally described as shallow infaunal taxa. In contrast, *Cibicides wuellerstorfi*, *Cibicidoides kullenbergi*, *Bulimina inflata* and *Melonis pompilioides*, species that show a marked preference for the topmost sediment interval (Jorissen *et al.*, 1995), do not follow the equilibrium calcite ($\delta^{18}\text{O}_{\text{e.c.}}$) curve calculated according to Friedman & O'Neil (1977). Unlike the deeper living infaunal taxa, they show a more linear increase down to a water depth of 3000 m.

3.2.2. $\delta^{13}\text{C}$ of living benthic foraminifers

All taxa show decreasing $\delta^{13}\text{C}$ values with increasing water depth (from 500 to 3000 m, Fig. 7). *Cibicides wuellerstorfi* is the species showing the most positive $\delta^{13}\text{C}$ signal, which decreases from +1.08‰ to +0.67‰ from 500 to 1000 m, and remains constant (at +0.65‰ \pm 0.03‰) from 1000 to 3000 m. The overall isotopic trend in *C. kullenbergi*, which also shows positive $\delta^{13}\text{C}$ values (between +0.13 and +0.92‰), is less clear. The $\delta^{13}\text{C}$ of the shallow infaunal taxon *U. mediterranea* is somewhat lighter, and decreases from +0.4‰ at 750 m to -0.4‰ at 1200 m depth. *C. robertsonianus*, a shallow infaunal dweller, shows decreasing $\delta^{13}\text{C}$ values from +0.12‰ at 750 m to -0.5‰ at 3000 m depth. When present (2000-3000 m), *M. pompilioides* exhibits comparable values (between -0.25 and -0.54‰). The $\delta^{13}\text{C}$ of *Bulimina inflata* decreases from -0.19‰ at 750 m to -0.62‰ at 1500 m, remaining constant thereafter until 2500 m depth (-0.66‰). The $\delta^{13}\text{C}$ of *Uvigerina peregrina* decreases from -0.20‰ at 500 m to -1.09‰ at 1500 m, and shows a rather large scatter in values below this water depth (between -0.63 and -0.92‰). The intermediate infaunal *Melonis barleeanus* and the deep infaunal *Globobulimina* spp. show the most negative $\delta^{13}\text{C}$ values. For both taxa, a clear decrease is observed from 500 to 3000 m depth, from +0.09‰ to -1.27‰ and from -0.28 to -1.44‰, respectively.

Most species exhibit much lower $\delta^{13}\text{C}$ values than bottom water DIC (except for *F. wuellerstorfi* at shallow depths) and thus, deviate negatively ($\Delta\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{foram}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$). However, since the trends of foraminiferal $\delta^{13}\text{C}$ differ significantly from the trend of bottom water DIC, we refrained from calculating mean overall deviations.

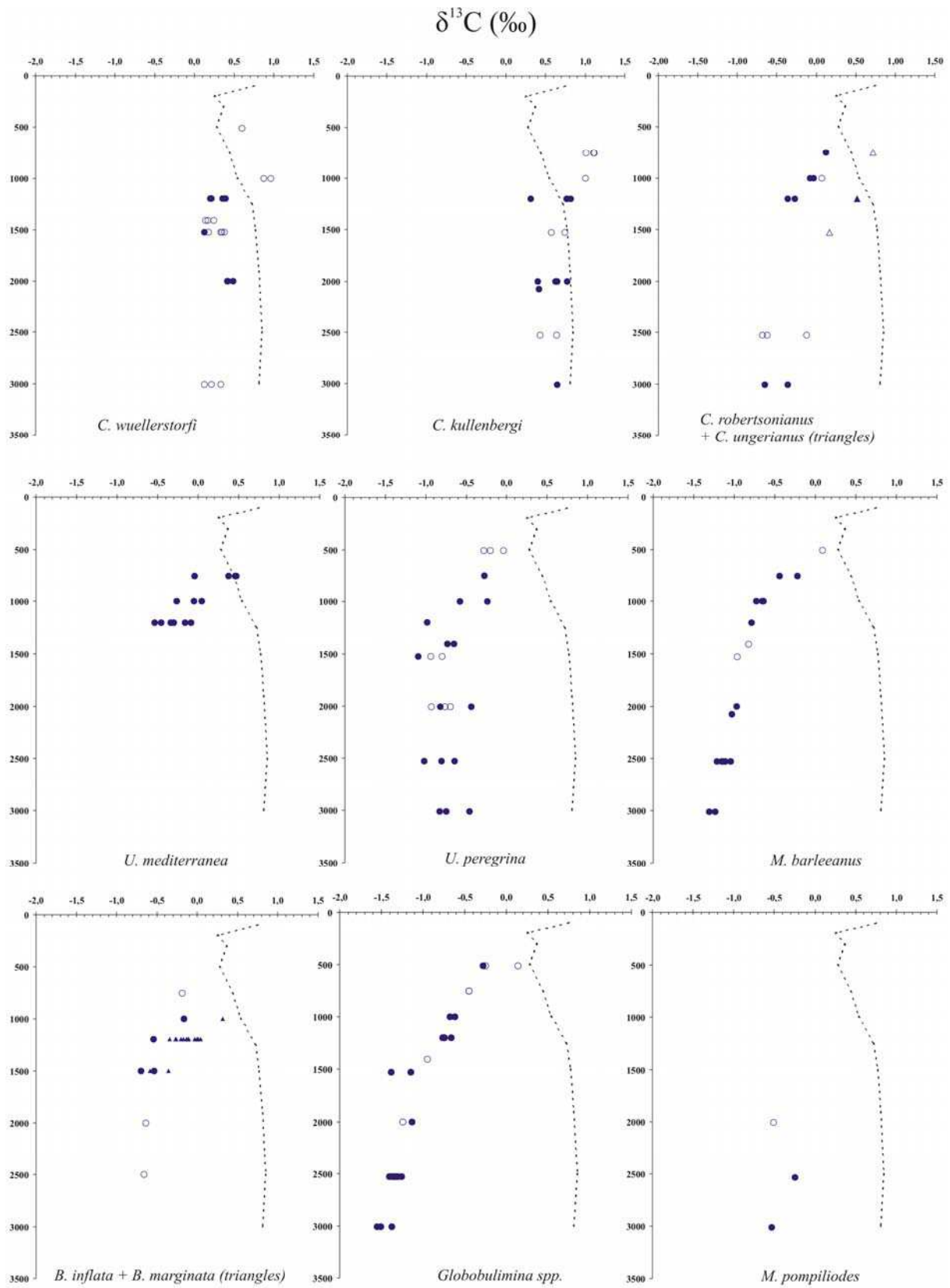


Figure 7. $\delta^{13}\text{C}$ of nine foraminiferal taxa along our composite bathymetric transect. Filled diamonds represent living individuals; empty diamonds denote measurements based on dead individuals. The dotted curve shows water column measurements of Pierre *et al.* (1994).

3.2.3. $\delta^{13}\text{C}$ of benthic foraminifers according to their vertical distribution in the sediment

Although each of the analysed taxa has a preferred microhabitat (i.e. vertical distribution, see Jorissen *et al.*, 1995), they all occur in more than one of the 0.5 cm thick studied depth intervals (for census data see Jorissen *et al.*, 1998). Most superficially living (epifaunal and/or shallow infaunal) taxa exhibit a clear preference for the topmost 0.5 cm, but they can all be found alive down to 2 cm depth in the sediment. For the deeper living, intermediate and deep infaunal taxa, living specimens can be found over a several cm thick interval. When the number of living specimens was high enough, isotopes analyses were performed on specimens collected in several depth intervals in order to investigate changes in their stable isotope composition as a function of the depth within the sediment where they were captured. Results are shown in Fig. 8 and Appendix.

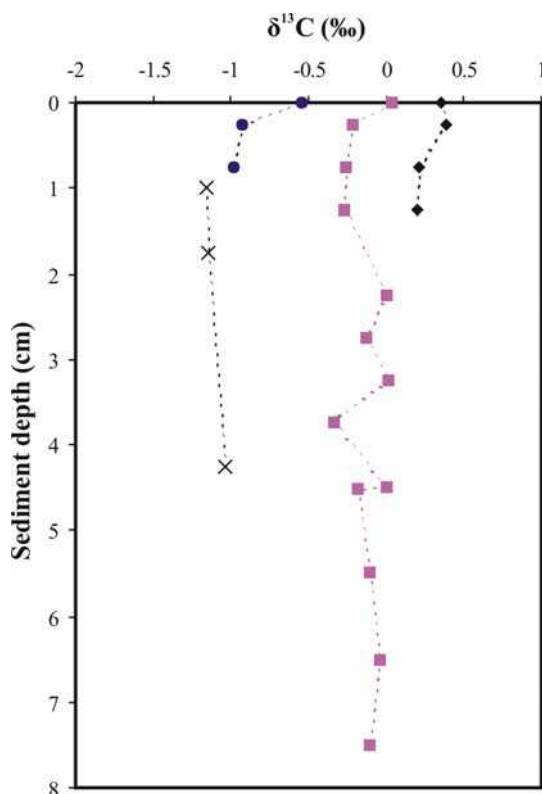


Figure 8. $\delta^{13}\text{C}$ of four taxa captured at different levels within the sediment. Station 11S (water depth 1200 m): *B. marginata* (squares), *B. inflata* (circles) and *C. kullenbergi* (diamonds). Station 8S (water depth 2500 m): *M. barleeanus* (crosses).

At station 8 (2530 m depth), *Melonis barleeanus*, has been collected alive in sufficient quantities in three depths intervals (1 cm, 1.5-2 cm and 3.5-5 cm). Values at these three depth levels are remarkably similar, the average $\delta^{13}\text{C}$ is -1.13‰ , with a standard deviation of only $\pm 0.08\text{‰}$. At station 11 (1200 m depth), *Bulimina inflata*, *B. marginata*, and *Cibicidoides*

kullenbergi were found in sufficient numbers at several depth levels. *C. kullenbergi* shows a mean $\delta^{13}\text{C}$ of $+0.29\text{‰} \pm 0.1\text{‰}$. Between the sediment surface and the 1.0-1.5 cm interval, its signal varies fluctuate between $+0.2\text{‰}$ and $+0.39\text{‰}$. Living specimens of *B. marginata* were measured for 12 different levels, from the sediment surface down to 7–8 cm. Without showing a conspicuous trend, the $\delta^{13}\text{C}$ varies between $+0.16\text{‰}$ to -0.22‰ . *B. inflata* finally has a $\delta^{13}\text{C}$ of -0.54‰ at the sediment surface, and values of -0.93‰ to -0.98‰ in the first cm of the sediment. With the exception of the slightly heavier value observed for *B. inflata* at the sediment surface, all taxa show a striking constancy of $\delta^{13}\text{C}$ values over their full microhabitat range.

4. DISCUSSION

4.1 Interspecific differences in $\delta^{18}\text{O}$

In Figures 9 and 10 we present averaged $\delta^{18}\text{O}$ values for each water depth for the 4 taxa for which we have the most complete record. Two types of profiles can be recognised when considering the evolution of the $\delta^{18}\text{O}$ (average values) in function of water depth:

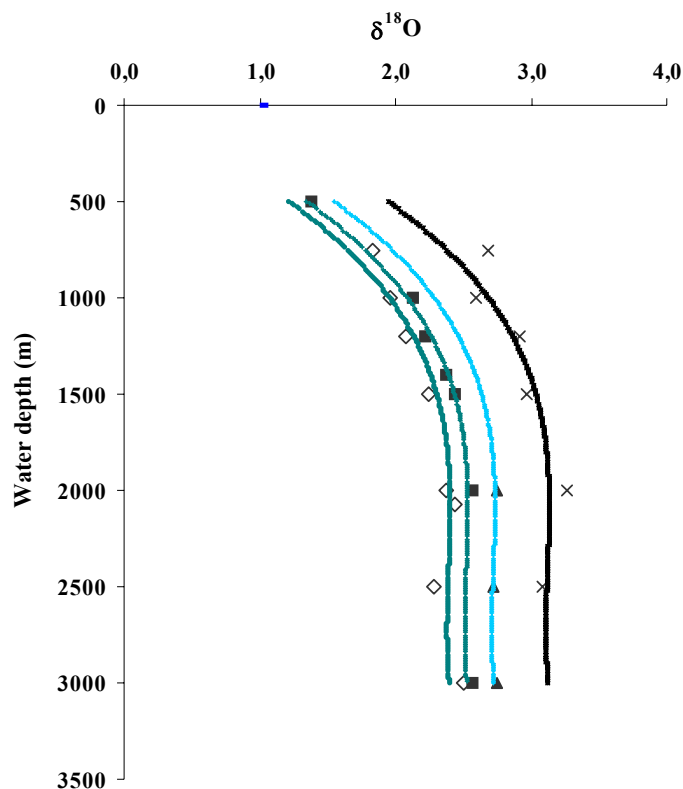


Fig 9. Average $\delta^{18}\text{O}$ of *Cibicides wuellerstorfi* (diamonds), *Cibicoides kullenbergi* (squares), *Bulimina inflata* (crosses) and *Melonis pompilioides* (triangles).

1) *Cibicides wuellerstorfi* and *Cibicidoides kullenbergi* have almost parallel curves with an average offset of only 0.15‰ (Fig. 9). *Bulimina inflata* shows a curve with a similar shape, with an average offset of +0.79‰ according to *C. wuellerstorfi*. *M. pompilioides*, for which we have only data below 2000 m, also follows the shape of this curve, but with an offset of +0.36‰. These four taxa all occupy microhabitats close to the sediment-water interface (Corliss, 1985; Lutze & Thiel, 1989; Corliss, 1991; Rathburn *et al.*, 1996; Jorissen *et al.*, 1998, Jorissen, 1999; Fontanier *et al.* 2002), and their isotopic composition may be considered typical of oceanic bottom waters.

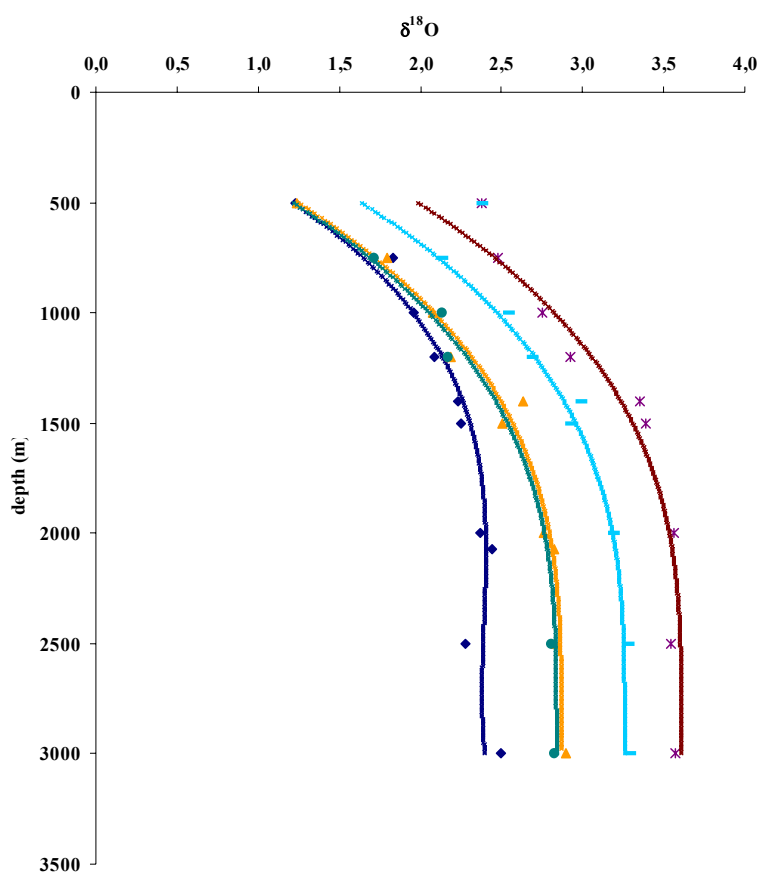


Fig 10. Average $\delta^{18}\text{O}$ of *C. wuellerstorfi* (diamonds), *C. robertsonianus* (circles), *M. barleeanus* (triangles), *U. peregrina* (horizontal bars), *Globobulimina* spp. (crosses) along our bathymetrical transect, and curves fitted by a polynomial regression. See text for further explanation.

2) The $\delta^{18}\text{O}$ profiles of *Melonis barleeanus*, *Globobulimina* spp., *Cibicidoides robertsonianus* and *Uvigerina peregrina* (Fig. 10) have a significantly different shape. Especially towards deeper water, differences in $\delta^{18}\text{O}$ between these taxa and the surface-dwelling taxa increase. *M. barleeanus* has in many papers been described as an intermediate infaunal taxon (e.g. Corliss, 1991; Rathburn *et al.*, 1996; Jorissen *et al.*, 1998; Mackensen *et al.*, 2000; Fontanier *et al.*, 2002), whereas *Globobulimina* spp. is usually observed in even

deeper microhabitats (e.g. Corliss, 1985, 1991; Mackensen & Douglas, 1989; Jorissen, 1998). *C. robertsonianus* and *U. peregrina* are usually considered as shallow infaunal taxa, but some studies show a preference for microhabitats below the sediment-water interface for these taxa (e.g. Loubere *et al.*, 1995; McCorkle *et al.*, 1990). *U. mediterranea*, for which only measurements for three water depths were obtained, seems to follow the same evolution with depth.

We think that the $\delta^{18}\text{O}$ for the taxa with an infaunal tendency is at least partially influenced by the chemistry of the pore waters. On the contrary, *Cibicides wuellerstorfi* and *Cibicidoides kullenbergi* are generally considered to represent bottom water conditions, because of their epifaunal/shallow infaunal microhabitat and heavy $\delta^{13}\text{C}$ (Duplessy *et al.* 1984, Grossman, 1987). In our data set, the average offset in $\delta^{18}\text{O}$ between the latter two taxa is only 0.15‰. We applied a -0.15‰ correction to our measurements of *C. kullenbergi* and in order to filter out analytical and sampling noise, we fitted a curve through the average values using a polynomial regression function (Fig. 10). This curve is thought to be representative of bottom water chemistry.

In a similar way, we fitted a polynomial curve through the average $\delta^{18}\text{O}$ values of *Melonis barleeanus*. A polynomial curve with the same shape as that for *M. barleeanus* was then fitted through the data of the other taxa with an infaunal tendency (Fig. 10). The intermediate infaunal *Melonis barleeanus* and the deeper infaunal *Globobulimina* spp., which should reflect pore water chemistry in environments with a well-established vertical succession of redox zones, show a comparable evolution of $\delta^{18}\text{O}$ with water depth, that is very different from that of *C. wuellerstorfi*. The $\delta^{18}\text{O}$ of *M. barleeanus* is identical to the bottom water (*C. wuellerstorfi*/corrected *C. kullenbergi*) curve until about 750 m depth. Towards deeper waters, the *M. barleeanus* curve deviates towards heavier values, until a positive offset of about +0.45‰ with respect to *C. wuellerstorfi* is reached at 2000 m depth. Below 2000 m this offset remains more or less constant. We imposed the same shape on the curve fitted through the *Globobulimina* spp. $\delta^{18}\text{O}$ values, with a constant offset of +0.74‰ with respect to *M. barleeanus*. The $\delta^{18}\text{O}$ curve fitted through the data of *C. robertsonianus* is almost identical to that of *M. barleeanus*, whereas the curve fitted through the *U. peregrina* data has an offset of +0.40‰ with respect to *M. barleeanus*. The fact that these parallel curves adequately describe the data sets of the four taxa with a clear infaunal tendency, suggests that they respond in a similar way to processes affecting pore water chemistry, albeit it with a species-specific offset.

Since pore and bottom waters have essentially the same temperature and salinity, differences in the shapes of the $\delta^{18}\text{O}$ profile between taxa calcifying in bottom and pore waters can only be explained by different carbonate ion concentrations in the pore water. Spero *et al.* (1997) showed that the $\delta^{18}\text{O}$ of planktic foraminifera decreases with increasing pH and a higher $[\text{CO}_3^{2-}]$. Bemis *et al.* (1998) suggested that infaunal benthic foraminifera should have a more positive $\delta^{18}\text{O}$ due to the lower pH and lower $[\text{CO}_3^{2-}]$ within the sediment. The $\delta^{18}\text{O}$ curve of *Melonis barleeanus* can give insight into the actual amplitude of this “so-called” carbonate ion effect on foraminiferal $\delta^{18}\text{O}$. *M. barleeanus* lives in the lower part of the oxygenated sediment interval, where nitrate production/reduction takes place (e.g. Jorissen *et al.*, 1998; Fontanier *et al.*, 2002). In all shallow cores (down to 750 m), the zone of nitrate reduction is very close to the sediment surface, and the more or less identical $\delta^{18}\text{O}$ of *C. wuellerstorfi*/*C. kullenbergi* and *M. barleeanus* shows that both taxa have calcified in equilibrium with the bottom water chemistry. Below 750 m, oxygen penetration into the sediment becomes deeper and consequently, the zone of nitrate reduction, which is the preferred microhabitat of *M. barleeanus*, deepens as well (Jorissen *et al.*, 1998). From this point on, *Melonis barleeanus* and other infaunal taxa are found progressively deeper in the sediment (Fig. 13), and no longer calcify in equilibrium with bottom waters, but rather with pore waters. The offset in $\delta^{18}\text{O}$ with respect to more superficially living taxa can only be explained by differences in pore water carbonate chemistry.

Unfortunately, pore water carbonate chemistry of deeper sediments is still poorly known. Because of the decompression of cores during core recovery the carbonate system is difficult to sample accurately and hence very few reliable field data are available. In the water column of the eastern Atlantic Ocean, $[\text{CO}_3^{2-}]$ varies from 80 to 100 $\mu\text{mol/kg}$ between 1000 and 3000 m. In the western Atlantic, between 1000 and 3000 m depth, $[\text{CO}_3^{2-}]$ of bottom waters is rather stable around 100 $\mu\text{mol/kg}$ (Takahashi *et al.*, 1980). On the basis of measurements of pH and alkalinity performed on board of the ship, for three stations from the Bay of Biscay at 140, 550 and 1012 m water depth, calculations of bottom water $[\text{CO}_3^{2-}]$ resulted in values of 130, 109 and 103 $\mu\text{mol/kg}$, respectively (P. Anschutz, unpublished data). At the zero oxygen level (at 0.7, 2.1 and 2.1 cm depth in the sediment, respectively, see chapter 2), the calculated $[\text{CO}_3^{2-}]$ reached minimum values of 54, 26 and 32 $\mu\text{mol/kg}$, respectively. This decrease in $[\text{CO}_3^{2-}]$ between bottom and pore waters by about 75 $\mu\text{mol/kg}$ corresponds to modeling results that yield very similar values (e.g., Pfeifer *et al.*, 2002; Jourabschi *et al.*, 2005).

Assuming that the 0.45‰ increase in $\delta^{18}\text{O}$ observed in our record for *Melonis barleeanus* (with respect to the *C. wuellerstorfi* curve, representing bottom waters), resulted indeed from a deepening of their calcification depth from bottom to pore waters, this would correspond to a 75 $\mu\text{mol/kg}$ decrease in CO_3^{2-} concentration. On the basis of this assumption, we can estimate a carbonate ion effect of about -0.0060‰ $\delta^{18}\text{O}$ per $\mu\text{mol/kg}$ CO_3^{2-} . This value is about three to four times higher than the value observed by Spero *et al.* (1997; 1999) in culture experiments using planktonic foraminifera. However, it should be realised that these authors studied carbonate effect on stable isotopes over a much wider range, between 75 and 774 $\mu\text{mol/kg}$ CO_3^{2-} . Although the data presented by Spero *et al.* (1997) show a perfectly linear relationship, the fact that our range of CO_3^{2-} concentrations (from about 25 to 125 $\mu\text{mol/kg}$) is much lower could explain part of the difference.

Schmiedl *et al.* (2004), who described the stable isotopic composition of several Mediterranean species, observed a tendency towards a heavier $\delta^{18}\text{O}$ from surface dwelling to deeper infaunal taxa. He suggested that this shift could result from a slower metabolism in deep infaunal taxa, leading to a small offset with respect to equilibrium calcite, whereas a much faster metabolism in surface dwelling taxa, results in a large offset with respect to equilibrium calcite. However, this cannot explain the waterdepth-related trends observed in this study for *Melonis barleeanus* and other infaunal taxa. Although differences in metabolic rates might play a role and could explain differences between species from the same habitat, it is unlikely to be of importance when considering differences between infauna and epifauna.

4.2 Interspecific differences in $\delta^{13}\text{C}$

A comparison of the $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ of the bottom waters and the $\delta^{13}\text{C}$ of individual taxa of benthic foraminifera shows that for all species the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ shows an important variability. For all taxa, the $\delta^{13}\text{C}$ is becoming lighter with increasing water depth, roughly corresponding to a decreasing organic flux level, and increasing bottom water concentration and depth of oxygen penetration into the sediment. To a lesser degree this tendency is also valid for the taxa that are generally considered as the most superficially living ones (*C. wuellerstorfi*, *C. kullenbergi*). For both species, a similar pattern emerges (Fig. 11): at all sites shallower than 1000 m, the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{epifauna}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ is positive, meaning that the $\delta^{13}\text{C}$ of the foraminiferal calcite has a positive offset with respect of the bottom water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$. The maximum $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{epifauna}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ is +0.64‰ for *C. wuellerstorfi* and +0.32‰ for *C. kullenbergi*. At all stations deeper than 1000 m, the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{epifauna}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ is negative, with a maximum offset of -0.75‰ for *C. wuellerstorfi* and -0.64‰ for *C. kullenbergi*. Our observations differ from

data presented by Eberwein & Mackensen (2006), who in five stations off Morocco (water depth between 1030 and 2123 m) found a rather constant offset (of about +0.2 to +0.3‰) between $\delta^{13}\text{C}_{C. wuellerstorfi}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$. Eberwein & Mackensen (2006) conclude that because of the small and rather constant $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ in their study area *C. wuellerstorfi* is a faithful recorder of bottom water $\delta^{13}\text{C}$. Our data, in which the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{epifauna}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ shows a depth-related shift of about 1‰, suggest that the situation is more complicated, and that in our study area *C. wuellerstorfi* and *C. kullenbergi* do not always accurately record bottom water $\delta^{13}\text{C}$.

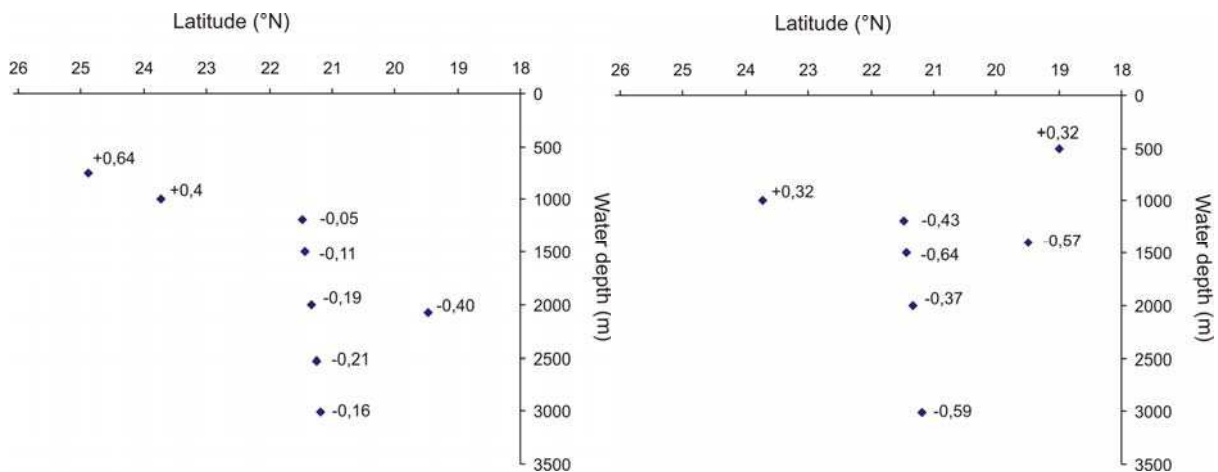


Fig. 11. Maps showing the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ of *C. wuellerstorfi* (a) and *C. kullenbergi* (b)

Considering the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ for infaunal taxa, we systematically find a larger negative offset with increasing water depth. Since the carbonate ion concentrations appear to have a significant impact on the $\delta^{18}\text{O}$, they should influence the $\delta^{13}\text{C}$ even more. Spero *et al.*, (1997) who study the impact of carbonate concentration on planktonic foraminiferal oxygen and carbon isotopes, show linear changes of both isotopes in response to $[\text{CO}_3^{2-}]$ and pH. The $\delta^{18}\text{O}/\delta^{13}\text{C}$ slope is very constant in all their experiments, and varies from 0.29 to 0.33. This means that the maximum shift of +0.45‰ (due to changing carbonate ion concentrations within the sediment towards deeper sites) that we observed for the $\delta^{18}\text{O}$, should be accompanied by a similar shift in $\delta^{13}\text{C}$ of +1.35 to +1.55 ‰. In figure 7, it can be seen that in reality, the $\delta^{13}\text{C}$ of infaunal taxa is becoming progressively more negative towards deeper water. For instance, the $\Delta\delta^{13}\text{C}$ between *C. wuellerstorfi* and the intermediate infaunal taxon *M. barleeanus* increases from 1.2 ‰ at 1000 m depth to about 2.0 ‰ at 3000 m depth. The tendency for *G. affinis* is identical. This means that the expected positive shift of 1.35 – 1.55 ‰ due to changes with water depth of the carbonate ion concentration and pH within the sediment, is more than compensated by a negative shift of about 2.15 to 2.35 ‰, who causes a

large negative offset between the $\delta^{13}\text{C}$ of infaunal taxa and the $\delta^{13}\text{C}$ of calcite in equilibrium with bottom waters. This large negative shift is very probably caused by the introduction of isotopically light carbon due to the degradation of algal detritus within the sediment. In our case this factor, which is traditionally indicated as “microhabitat effect”, caused a very significant offset between the $\delta^{13}\text{C}$ of superficial and deeper infaunal taxa. Furthermore, this microhabitat effect apparently shows a 2.15 to 2.35 increase over the 1000 m to 3000 m depth range. Over this depth range, there is a notable decrease of the organic matter flux to the ocean floor (Jorissen *et al.*, 1995). Our observation of an increasing $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ for infaunal taxa with increasing water depth is in apparent contradiction to the ideas of Eberwein & Mackensen (2006), who suggest that the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ increases with increased productivity, due to introduction of larger quantities of isotopically light carbon.

In order to find out what parameter could be responsible for the increasing $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ with water depth observed for all our infaunal taxa, in Figs. 12a-c we have plotted the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ (of *Globobulimina* spp. and *Melonis barleeanus*) against estimated J_z (organic flux to the ocean floor), bottom water oxygenation, and Apparent Oxygen Utilisation (the difference between oxygen concentration at saturation and the observed oxygen concentration).

In Fig. 12a, where the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ is plotted against J_z , the estimated amount of C_{org} arriving at the ocean floor (see Morigi *et al.*, 2001 for details), there is a significant negative correlation ($r^2 = 0.30$ and 0.62 for *Globobulimina* spp. and *Melonis barleeanus*, respectively), which is mainly caused by the shallowest station alone, which combines a high J_z and a very low $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$. In Figs. 12b and 12c, which present the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ versus bottom water concentration and AOU, respectively, the negative correlation is much stronger ($r^2 = 0.86$ and 0.99 for bottom water oxygenation, $r^2 = 0.88$ and 0.94 for AOU, for *Globobulimina* spp. and *Melonis barleeanus*, respectively).

It is evident that with increasing water depth the difference in $\delta^{13}\text{C}$ between bottom water DIC and intermediate (*M. barleeanus*) and deep infaunal taxa (*Globobulimina* spp.) shows a significant increase. With increasing water depth, the $\delta^{13}\text{C}$ of these deeper infaunal taxa is becoming progressively lighter. Since J_z tends to decrease with water depth, the decreased $\delta^{13}\text{C}$ at greater water depth cannot be caused by a larger organic input. We suspect that the increased offset towards deeper water is rather the result of the fact that the microhabitat of these infaunal taxa tends to become deeper towards greater water depth (Fig. 13).

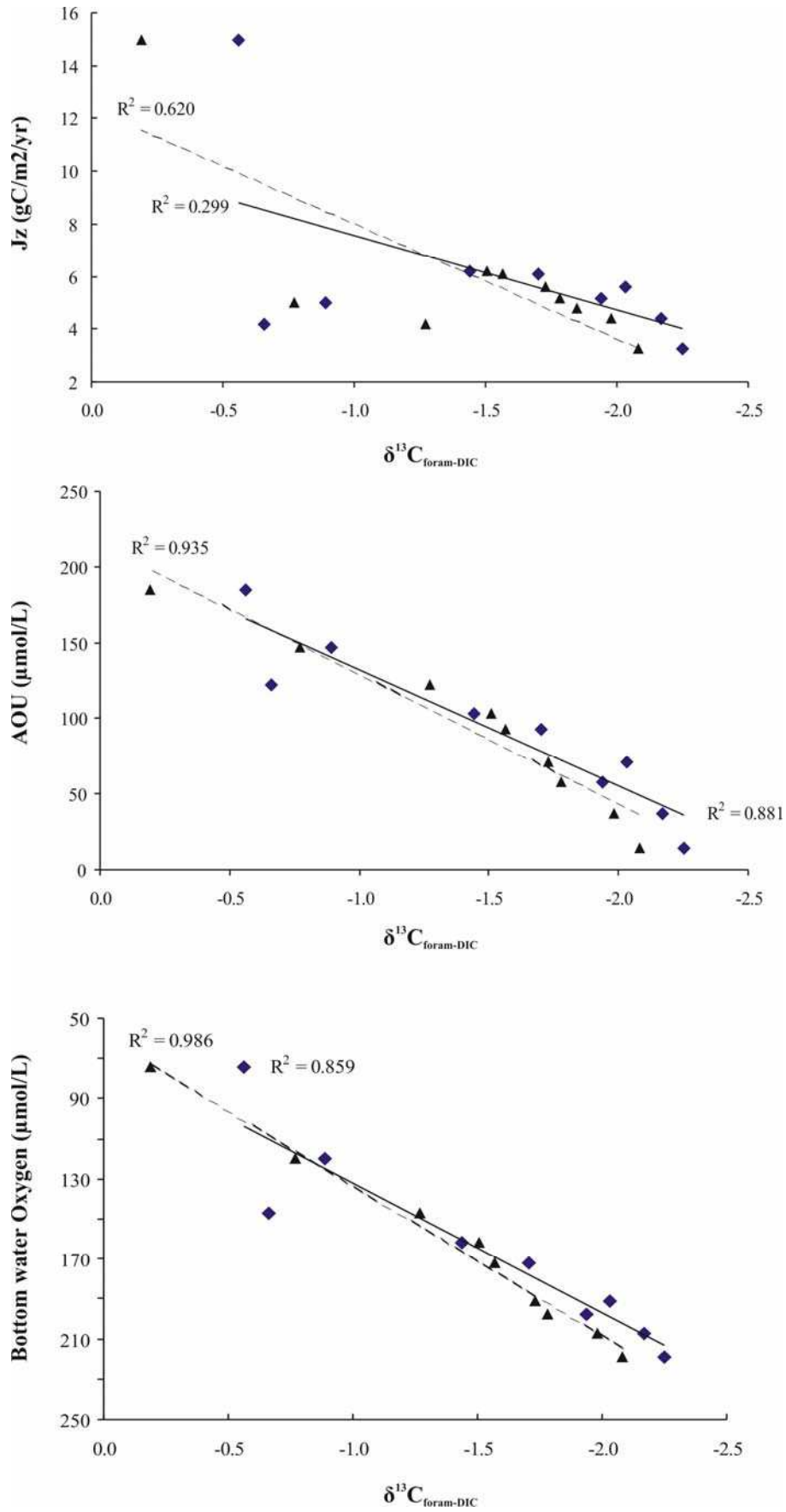


Figure 12. $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ against J_z (a), bottom water concentration (b) and Apparent Oxygen Utilization (c) for *M. barleanus* (triangles) and *Globobulimina* spp. (diamonds)

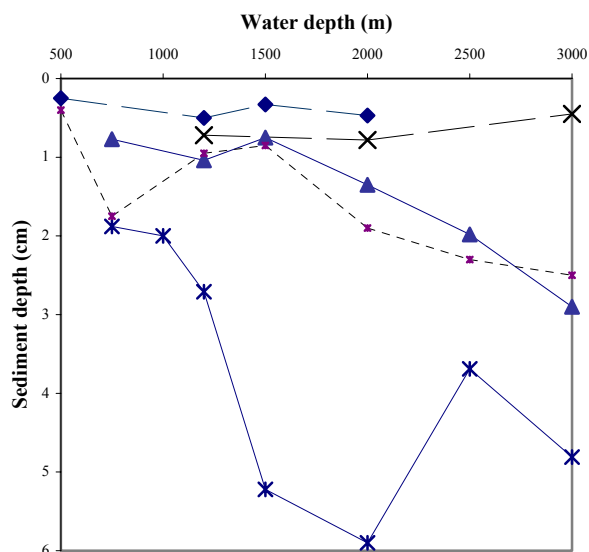


Fig 13. Microhabitat depths of different taxa in function of the bathymetry: *Globobulimina* (crosses, plain line), *M. barleeanus* (triangles), *C. wuellerstorfi* (crosses, dashed lined), *C. kullenbergi* (diamonds). The dashed line represent the depth of [O₂]=0. See Jorissen *et al.*, 1998 for more detailed information.

Because of their deeper microhabitat in deeper waters, the infaunal taxa *M. barleeanus* and *Globobulimina* spp will experience a different pore water chemistry, which apparently has an important impact on their $\delta^{13}\text{C}$. Similar to the situation depicted for the $\delta^{18}\text{O}$, at water depths until 1000 m, the succession of foraminiferal microhabitats is strongly compressed, and even the deepest infaunal taxa live relatively close to the surface and, therefore, their isotopic signal still has a clear bottom water signal. Towards greater water depths, the deep infaunal taxa are progressively found deeper in the sediment, and their isotopic signature becomes more and more representative of the pore waters. As a consequence, their $\delta^{13}\text{C}$ will increasingly be influenced positively by a lower pH and $[\text{CO}_3^{2-}]$ (carbon ion effect), but it will be influenced negatively by the addition of isotopically light material due to ongoing degradation of organic compounds (microhabitat effect). These two phenomena have opposite effects: the carbon ion effect will cause a +1.35 to +1.55 ‰ increase of the foraminiferal $\delta^{13}\text{C}$, whereas the microhabitat effect is responsible for a -2.15 to -2.35 shift in opposite direction. The result is a -0.80 ‰ shift over the 1000 to 3000 m depth range, that explains a large part of the significant $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$.

In order to better understand the influence of bottom and pore water isotopic composition on the foraminiferal $\delta^{13}\text{C}$, in Fig. 14 we present pore water $\delta^{13}\text{C}$ profiles collected at two sites in our study area. Site EUMELI 4, station KTB 71, 20°32 N, 18°20 W, water depth 1252m, is extremely close to our station 11, and we will compare pore water

measurements performed at this station with the faunal patterns and $\delta^{13}\text{C}$ measurements obtained at station 11. Similarly, we will compare the pore water $\delta^{13}\text{C}$ profile obtained at EUMELI 2 station KGS 38 (20°36 N, 18°28 W, water depth 1878 m) with our foraminiferal data from the very nearby station 9.

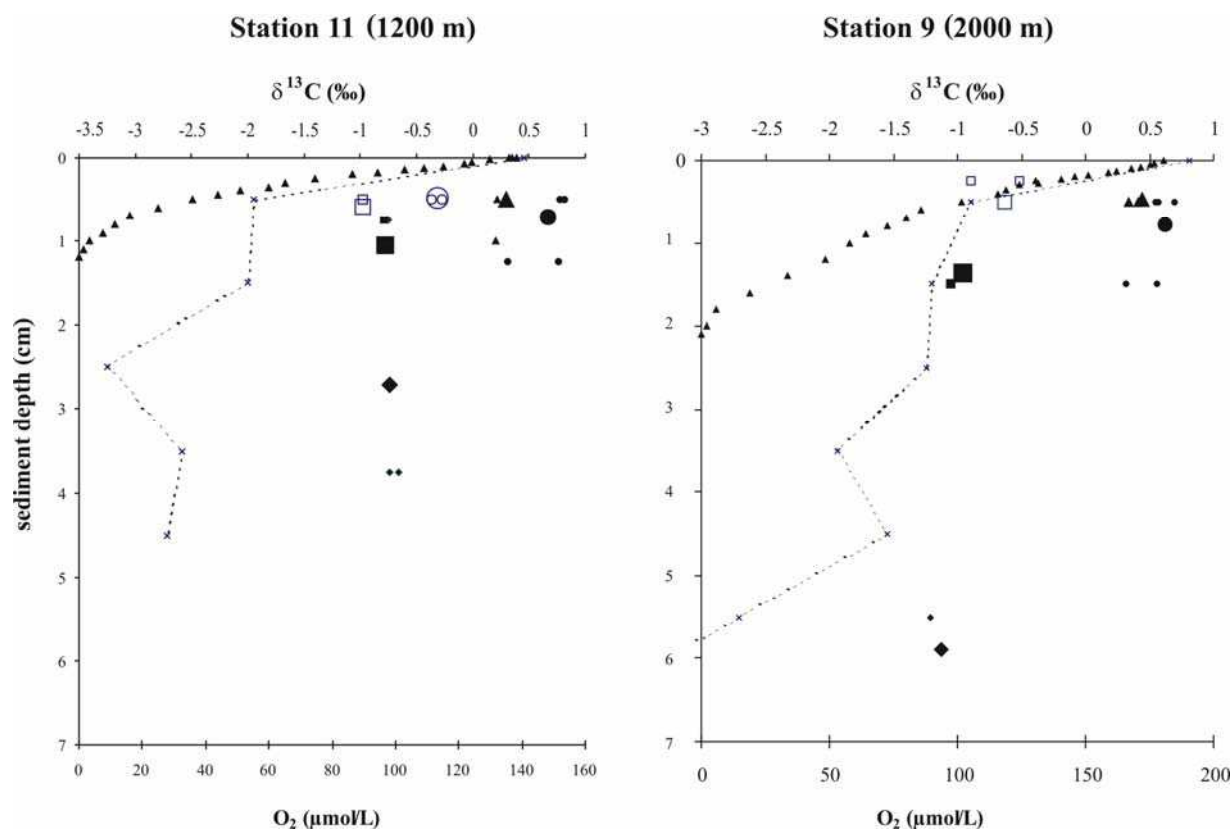


Fig 14a,b. pore water concentrations (dashed line: $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$; oxygen profile: triangles) and foraminiferal $\delta^{13}\text{C}$ (Filled circle: *C. wuellerstorfi*; triangles: *C. kullenbergi*; empty circle: *C. robertsonianus*; empty squares: *U. peregrina*; filled squares: *M. barleeanus*; diamonds: *Globobulimina* spp.) Large symbols represent the ALD₁₀ of each taxon versus its average $\delta^{13}\text{C}$ value. 14a. Comparison of pore water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ values at site EUMELI-4 KTB71 and foraminiferal data from our station 11 (1200 m). 14b. Comparison of pore water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ values at site EUMELI-4 KGS38 and foraminiferal data from our station 9 (2000 m).

At station 11, at 1195 m depth, bottom water oxygenation is 161.5 μmol and oxygen penetration into the sediment is 0.95 cm. Fig. 14a shows individual $\delta^{13}\text{C}$ measurements for 6 species, as well as the average value for all measurements done for each species. These average values are plotted at the average living depth (Jorissen *et al.*, 1998) of the species. We observe that all species except *Globobulimina* spp. have an average living depth in the top 1-1.5 cm. Only *Globobulimina* (ALD₁₀ = 2.71 cm) is found deeper in the sediment. The offset between bottom water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ and the $\delta^{13}\text{C}$ of *M. barleeanus* and *Globobulimina* spp. is only about 1.3‰. Rather surprisingly, there is an important offset (of about 1.3‰) between the pore water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ between 1 and 3 cm depth (about -2.1‰) and the $\delta^{13}\text{C}$ of *M. barleeanus* and

Globobulimina spp. (about -0.8%). This suggests that the isotopic composition of these two infaunal species is not strictly typical of pore waters, but has a mixed pore and bottom water signature. As has been suggested in the literature on benthic foraminiferal ecology (e.g. Fontanier *et al.*, 2002), it is possible that both taxa calcify an important part of their test in the upper part of their distributional range, where they would experience the influence of both water types with a very different isotopic signature.

At station 9, at 2000 m depth, bottom water oxygenation is $198 \mu\text{mol/L}$, oxygen penetration into the sediment is 1.9 cm and a peak of nitrates is found at 0.8 cm (Jorissen *et al.*, 1998). The picture shown in Fig. 14b differs considerably from the situation at station 11. Again, most species have an average living depth in the top 1 cm. Only *Melonis barleeanus* ($\text{ALD}_{10} = 1.35 \text{ cm}$) and *Globobulimina* spp. ($\text{ALD}_{10} = 5.9 \text{ cm}$) are found deeper in the sediment. The offset between bottom water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ and the $\delta^{13}\text{C}$ of *M. barleeanus* and *Globobulimina* spp. is now about 1.8% . The offset between the $\delta^{13}\text{C}$ of *M. barleeanus* and *Globobulimina* spp. and the $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ of pore waters at 1-2.5 cm depth is now only about 0.2% . This suggests that both species have now an isotopic composition that is much more characteristic of pore waters, and that the bottom water isotopic signature has progressively been lost.

We conclude therefore that the increasing $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}\cdot\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ with increasing water depth is mainly the result from the fact that intermediate and deep infaunal taxa have at shallow water depth an isotopic signal that is influenced by both bottom and pore waters, whereas towards greater water depths, the succession of foraminiferal microhabitats expands, and the isotopic signal becomes increasingly dominated by ^{13}C -depleted pore waters.

The essential question is now whether it is possible to use $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}\cdot\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$, or rather $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{infauna}}\cdot\delta^{13}\text{C}_{\text{epifauna}}$, as a proxy of paleoproduction, or of paleo-*Jz* (paleo-export production). Such a possibility has been suggested in many papers (Zahn *et al.*, 1986; McCorkle *et al.*, 1997; Fontanier *et al.*, 2006a). For our dataset, we have shown excellent correlations of $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}\cdot\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ with bottom water oxygenation and AOU. This is logical, since with lower bottom water oxygenation, oxygen penetration into the sediment will be lower, resulting to a compression of foraminiferal microhabitats, and deep infaunal taxa will, as we have seen, partially integrate a bottom water signal. Unfortunately, the correlation with *Jz* was much weaker, and mainly based on a single station. This suggests that $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{infauna}}\cdot\delta^{13}\text{C}_{\text{epifauna}}$ can not be used as a proxy for paleo-export production. The bad correlation is partly due to the relatively low *Jz* values estimated for stations 15 and 21, where the

$\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{GLOBOBULIMINA}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ is only -0.66 and -0.89 , respectively (Fig. 12). These stations are situated at 23.72°N and 24.88°N , and at 1000 and 750 m depth, respectively. It is certain that primary production values in these areas are about 100% lower than at all other stations, resulting in estimated Jz values that are about equal to those found much deeper in the main upwelling area off Cap Blanc. It is probable that in these more oligotrophic areas, the $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ at these intermediate water depth is higher than in the main upwelling area, as suggested by Ganssen (1983); this author worked in the same area and found high oxygen and carbon values for *Hoeglundina elegans* and *U. peregrina* (surface living individuals) reflecting a tongue of the ^{13}C - enriched Mediterranean Outflow Water. Pierre *et al.* (1994) show an offset of about 0.3‰ between oligotrophic and eutrophic areas. Such a shift of $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ would even ameliorate the correlation we found between $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ and bottom water oxygenation and AOU, but is far too small to explain the offset of at least 1‰ of these points in Fig. 12a. We can only conclude that the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{FORAM}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ at stations 15 and 21 is very small with respect to the estimated Jz level.

We conclude that the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{deep infauna}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$, and thus also the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{infauna}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{epifauna}}$, mainly reflects the oxygenation state of the bottom waters. Unfortunately, the AOU, and also the bottom water oxygenation, is controlled by oxygen consumption due to aerobic degradation of organic matter (a function of Jz , or export production), but also by circulation of the water masses draping the sea floor, the speed of which is responsible for the renewal of oxygen in the bottom waters. It appears therefore impossible to directly use the $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{infauna}}-\delta^{13}\text{C}_{\text{epifauna}}$ as a paleo-productivity proxy.

station 1 (507m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>C. kullenbergi</i>	1.38	0.60*	
<i>Globobulimina spp.</i>	2.16	-0.28	0.5
	2.25	0.14*	
	2.73	-0.25*	
<i>M. barleeanus</i>	1.24	0.09*	
<i>U. peregrina</i>	2.79	-0.04*	
	2.14	-0.28*	
	2.21	-0.20*	
station 21 (750m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>B. inflata</i>	2.69	-0.19*	
<i>C. robertsonianus</i>	1.71	0.12	0.5
<i>C. ungerianus</i>	2.13	0.72*	
<i>C. wuellerstorfi</i>	1.73	1.01*	
	1.95	1.11*	
	1.81	1.11*	
<i>Globobulimina spp.</i>	2.39	-0.45*	
	2.56	-0.45*	
<i>M. barleeanus</i>	1.85	-0.22	0-0.5
	1.74	-0.44	0.5-1
<i>U. mediterranea</i>	2.22	0.47	0-0.5
	2.07	-0.04	0-0.5
	2.16	0.37	0-0.5
	2.28	0.45	0-0.5
<i>U. peregrina</i>	2.14	-0.28	0-0.5
station 15 (1000m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>B. inflata</i>	2.59	0.31	0.5
<i>B. marginata</i>	2.58	-0.17	1
<i>C. kullenbergi</i>	2.12	0.87*	
	2.14	0.96*	
<i>C. robertsonianus</i>	2.09	-0.03	0.5
	2.10	-0.08	0.5
	2.19	0.07*	

Appendix. Listing of all $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ measurements used in this paper. The last column indicates at which depth interval the living specimens have been sampled. Dead individuals are indicated by asterisks, and were always sampled from the 0-0.5 cm interval.

station 15 (1000m) - suite	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>Globobulimina spp.</i>	2.74	-0.68	2-2.5
	2.76	-0.62	2-2.5
<i>M. barleeanus</i>	2.01	-0.73	1
	2.11	-0.64	1
	2.11	-0.65	2
<i>U. mediterranea</i>	2.46	-0.26	0-0.5
	2.60	0.04	0-0.5
	2.52	-0.05	0-0.5
<i>U. peregrina</i>	2.53	-0.58	0-0.5
	2.57	-0.24	0-0.5
station 11 (1195m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>B. inflata</i>	2.91	-0.11	
<i>B. marginata</i>	2.72	0.04	0
	2.66	-0.21	0
	2.71	-0.26	0.5
	2.70	-0.27	1
	2.73	0.00	2
	2.80	-0.13	2.5
	2.77	0.01	3
	2.70	-0.34	3.5
	2.81	0.00	4
	2.76	-0.18	4
2.65	-0.11	5	
3.09	-0.04	6	
2.58	-0.11	7	
<i>C. kullenbergi</i>	2.15	0.35	0
	2.19	0.39	0
	2.24	0.21	0.5
	2.30	0.2	1
<i>C. robertsonianus</i>	2.18	-0.36	0.5
	2.16	-0.27	0.5
<i>C. ungerianus</i>	2.04	0.52	0.5
<i>C. wuellerstorfi</i>	2.09	0.78	0.5
	2.00	0.82	0.5
	2.04	0.76	1-1.5
	2.20	0.31	1-1.5
<i>Globobulimina spp.</i>	2.82	-0.75	0.5-1
	2.79	-0.76	0.5-1
	3.04	-0.77	0.5-1

Appendix (suite).

station 10 (1525m) - suite	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>U. peregrina</i>	2.89	-1.09	0.5
	2.86	-0.94*	
	3.03	-0.80*	
<hr/>			
station 9 (2002m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>B. inflata</i>	3.26	-0.64*	
<i>C. kullenbergi</i>	2.57	0.49	0.5
	2.59	0.41	0.5
	2.53	0.42	0.5
<i>C. wuellerstorfi</i>	2.38	0.77	0.5
	2.41	0.63	0.5
	2.34	0.65	0.5
	2.25	0.40	1.5
	2.45	0.64	1.5
<i>Globobulimina spp.</i>	3.60	-1.24*	
	3.49	-1.13	5-6
<i>M. barleeanus</i>	2.76	-0.97	1.5
<i>M. pompiliodes</i>	2.75	-0.51*	
<i>U. peregrina</i>	3.08	-0.44	0-0.5
	3.11	-0.82	0-0.5
	3.40	-0.76*	
	2.98	-0.93*	
	3.39	-0.69*	
<hr/>			
station 3 (2075m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>C. wuellerstorfi</i>	2.44	0.42	0-0.5
<i>M. barleeanus</i>	2.82	-1.03	0-0.5
<hr/>			
station 8 (2530m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>B. inflata</i>	3.08	-0.66*	
<i>C. robertsonianus</i>	2.83	-0.62*	
	2.83	-0.68*	
	2.75	-0.12*	
<i>C. wuellerstorfi</i>	2.35	0.64*	
	2.21	0.43*	

Appendix (suite).

station 11 (1195m) - suite	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>M. barleeanus</i>	2.19	-0.79	0.5-1
<i>U. mediterranea</i>	2.70	-0.16	0-1
	2.80	-0.09	0-1
	2.73	-0.30	0-1
	2.69	-0.45	0-1
	2.65	-0.34	0-1
	2.51	-0.54	0-1
<i>U. peregrina</i>	2.69	-0.98	0-1

station 2 (1400m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>C. kullenbergi</i>	2.33	0.17*	
	2.38	0.14*	
	2.43	0.24*	
<i>Globobulimina spp.</i>	3.35	-0.95*	
<i>M. barleeanus</i>	2.63	-0.82*	
<i>U. peregrina</i>	3.02	-0.65	0.25
	2.96	-0.73	0.25

station 10 (1525m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>B. inflata</i>	2.99	-0.70	0.5
	2.95	-0.54	0.5
<i>B. marginata</i>	2.89	-0.59	6
	3.00	-0.35	6
<i>C. kullenbergi</i>	2.38	0.13	0-0.5
	2.31	0.17*	
	2.39	0.34*	
	2.47	0.33*	
	2.61	0.38*	
<i>C. ungerianus</i>	2.39	0.17*	
<i>C. wuellerstorfi</i>	2.29	0.74*	
	2.21	0.57*	
<i>Globobulimina spp.</i>	3.42	-1.14	6
	3.35	-1.38	6
<i>M. barleeanus</i>	2.51	-0.96*	

Appendix (suite).

station 8 (2530m) -suite	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>Globobulimina</i> spp.	3.57	-1.35	2.5
	3.55	-1.26	2.5
	3.61	-1.34	2.5
	3.60	-1.41	5
	3.53	-1.34	5
	3.58	-1.30	2.5
	3.58	-1.32	5
	3.47	-1.38	5
	<i>M. barleeanus</i>	2.81	-1.21
2.86		-1.11	1
2.86		-1.14	1.5-2
2.89		-1.15	1.5-2
2.76		-1.04	3.5-5
<i>M. pompiliodes</i>	2.72	-0.25	0.5
<i>U. peregrina</i>	3.26	-1.02	0-0.5
	3.28	-0.80	0-0.5
	3.32	-0.64	0-0.5

station 7 (3010m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	Depth (cm)
<i>C. kullenbergi</i>	2.55	0.12*	
	2.45	0.21*	
	2.70	0.33*	
<i>C. robertsonianus</i>	2.87	-0.65	0-0.5
	2.78	-0.36	1.5
<i>C. wuellerstorfi</i>	2.50	0.65	0-0.5
<i>Globobulimina</i> spp.	3.39	-1.37	0.5-1
	3.65	-1.51	6
	3.69	-1.55	6
<i>M. barleeanus</i>	2.87	-1.24	3
	2.92	-1.31	3
<i>M. pompiliodes</i>	2.75	-0.54	1
<i>U. peregrina</i>	3.23	-0.46	0.5-1
	3.27	-0.83	0.5-1
	3.36	-0.75	0.5-1

Appendix (suite).

CHAPITRE 6

STABLE ISOTOPES OF TESTS OF LIVING BENTHIC FORAMINIFERA FROM THE BAY OF BISCAY AND THE PORTUGUESE MARGIN

C. Griveaud*¹, F. Jorissen¹, E. Michel², C. Fontanier¹, G-J. Reichart³

1 Department of Recent and Fossil Bio-indicators, UFR Sciences, Université d'Angers, 2 bd Lavoisier, 49045 Angers Cedex, France

2 Laboratory of Climate and Environment Sciences, CNRS-CEA, Domaine du CNRS, Allée de la Terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette Cedex , France

3 Department of Geochemistry, Faculty of Earth Sciences, Utrecht University, P.O. Box 80021, 3508TA Utrecht, The Netherlands

CHAPITRE 6

STABLE ISOTOPES OF TESTS OF LIVING BENTHIC FORAMINIFERA FROM THE BAY OF BISCAY AND THE PORTUGUESE MARGIN

1. INTRODUCTION

Benthic foraminiferal stable carbon isotopes are widely used in paleoceanographical studies. Since they use the dissolved inorganic carbon (DIC) of the ambient water to build their calcitic shell, epifaunal taxa are supposed to represent the $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ of the bottom water (e.g. *Cibicides wuellerstorfi*, Duplessy *et al.*, 1984; Grossman, 1987; Boyle & Rosenthal, 1996; Eberwein & Mackensen, 2006), while infaunal taxa should record the $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ of the interstitial waters (e.g. Zahn *et al.*, 1986; McCorkle *et al.*, 1997).

The $\delta^{13}\text{C}$ of oceanic bottom and pore waters depends on the complex interplay between the downward flux of isotopically light phytodetrital organic matter, the ventilation of the ocean bottom by deep water circulation (Berger & Vincent, 1986), and the redox conditions in the topmost sediment layers (Zeebe & Wolf-Gladrow, 2001). Until now, the $\delta^{13}\text{C}$ of supposedly superficially living taxa has primarily been used as a proxy for deep-water ventilation (e.g. Duplessy *et al.*, 1984, 1988; Michel *et al.*, 1995; Bickert & Wefer, 1996; 1999; Mackensen *et al.*, 2001). In case of intensive ventilation, benthic foraminifera should record the high $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ of recently formed bottom waters, whereas in case of weaker ventilation, the $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ of older bottom waters should be lower due to the degradation of ^{13}C -depleted organic matter.

Within the sediment, pore water $\delta^{13}\text{C}$ values generally decrease downwards because of the release of ^{13}C -depleted CO_2 during the remineralization of light organic matter (McCorkle *et al.*, 1985; Grossman, 1987). Infaunal species therefore record a lighter $\delta^{13}\text{C}$ signal than epifaunal species, the offset between the two is usually called the “microhabitat effect”. Furthermore, McCorkle *et al.* (1985) have shown that under constant oxygenation conditions, the $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ gradient between bottom and pore waters varies in function of the organic flux: a

higher organic matter flux to the sea floor will result in a steeper $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ gradient within the sediment. In view of these observations, it has been suggested (Zahn *et al.*, 1986; McCorkle & Emerson, 1988; Minagawa & Minagawa, 1997; Wefer *et al.*, 1999; Mackensen *et al.*, 2000) that the simultaneous analyses of two or more benthic foraminiferal taxa, living at different depths in the superficial sediment, could yield information about the flux of organic carbon through the water-sediment interface (McCorkle *et al.*, 1985) and thus, to the labile organic matter flux to the ocean floor.

Such a strategy requires however that equilibrium fractionation occurs during the calcification. If it is not the case, it is necessary to quantify the potential disequilibria. Several processes can affect the foraminiferal stable isotope signal: so-called “vital effects” (related to metabolism, kinetics, ontogeny), supposed to be specific for each species (e.g. Grossman, 1984a; McConnaughey *et al.*, 1997) and more recently it has been suggested that the infaunal foraminifera calcifying in pore waters are not only influenced by the supply of isotopically light carbon due to the degradation of organic matter, but also by the so-called “carbonate ion effect” (e.g. Zeebe & Wolf-Gladrow, 2001), a fractionation effect which tends to increase the foraminiferal $\delta^{13}\text{C}$ (and $\delta^{18}\text{O}$) with decreasing $[\text{CO}_3^{2-}]$ (i.e. decreasing pH).

In the open ocean, Primary Production in the surface waters is the main source of organic matter transported to the sea floor through the export flux. It has been shown previously that the quality and also the quantity of organic matter flux are influenced by variations of the surface production, which in turn influence the densities and the composition of benthic foraminiferal faunas (e.g. this study, chapter 4; Corliss & Emerson, 1990; Fontanier *et al.*, 2002). The stable isotopic composition of benthic foraminifera has also been found to be significantly influenced by the organic matter flux to the sea floor, and hence to respond to the surface water primary production (Schmiedl *et al.*, 2004; Fontanier *et al.*, 2006a; Eberwein & Mackensen, 2006; Griveaud *et al.*, chapter 5). Eberwein & Mackensen (2006) investigated sediment surface samples from the upwelling area off Morocco, between Cape Ghir (31°N) and Cape Yubi (27°N). The capes regions are characterized by eutrophic conditions, while the area between the capes is characterized by oligotrophic conditions. These authors found that the $\delta^{13}\text{C}$ mean values in live *C. kullenbergi*, *H. elegans*, *U. mediterranea* and *U. peregrina* are significantly lower in the cape regions than in the oligotrophic area between the capes, and argued that it should reflect enhanced organic matter fluxes in the cape regions. Schmiedl *et al.* (2004), that compared two stations of different organic flux rates from the western Mediterranean Sea, documented a lower $\delta^{13}\text{C}$ at the more eutrophic station for the species *U. mediterranea*, but not for *C. pachyderma* and *U. peregrina*. Fontanier *et al.* (2006a) showed

such depletion towards more eutrophic conditions in the Bay of Biscay, but only below a water depth of about 1000 m (which corresponds to an estimated organic flux of $(5.6 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1})$). Towards higher depths (and more oligotrophic conditions), the $\delta^{13}\text{C}$ tends to decrease.

In order to be able reconstruct ancient bottom water properties and/or past oceanic organic matter fluxes, we must first understand the factors that influence the distribution of benthic foraminifera and determine the relationships between foraminiferal shell chemistry and environmental and ecological parameters at present. The ecological characteristics of the benthic foaminiferal faunas in the Bay of Biscay and on the Portuguese margin have been studied previously (chapters 2, 3, 4). Here we test the possibility to develop a proxy of paleo-export production on the basis of multi-species $\delta^{13}\text{C}$ analyses, using material from the same two areas. Stable isotopes of the epifaunal *Cibicidoides wuellerstorfi*, *Cibicidoides kullenbergi*, the shallow infaunal *Cibicidoides robertsonianus*, *Uvigerina peregrina*, *Uvigerina mediterranea*, the intermediate infaunal *Melonis barleeanus* and the deep infaunal *Globobulimina affinis* have been measured in tests collected at several sites from both areas, and the interspecific offsets are compared with estimated organic matter fluxes to the ocean floor.

2. MATERIAL AND METHODS

Hydrological settings and environmental parameters of our study areas have been extensively described in the previous chapters. For the Portuguese margin, see chapters 3 and 4; for the Bay of Biscay, see chapter 2.

Station	Depth (m)	Latitude	Longitude	T (°C)	S (psu)	[O2] ml/L	$\delta^{18}\text{O}$ e.c. (‰ PDB)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ (‰ PDB)	Jz ($\text{gC}/\text{m}^2/\text{yr}$)
Portuguese Margin									
FP8	980	38°01'N	9°20'W	11	36.2	4.0	1.68	0.29	3.64
FP10	1860	37°11'N	9°38'W	5	35	6.0	2.94	0.85	2.23
FP9	3100	37°31'N	9°45'W	3	35	5.8	3.41	1.03	1.54
Bay of Biscay									
2FP11	1600	44°27'N	2°39'W	6	35.5	5.6	2.68	0.71	3.83
FP1	2430	46°20'N	5°00'W	4	34.9	6.0	3.20	0.96	1.84
FP2	4825	45°30'N	6°30'W	2	34.9	6.0	3.65	1.48	1.13

Table 1. Stations locations and bottom water characteristics.

Main bottom water characteristics in all investigated stations are shown in Table 1. Temperature, salinity and bottom water oxygen concentration have been estimated from

literature data (Van Aken, 2000a, 2000b). Oxygen equilibrium calcite values ($\delta^{18}\text{O}$ e.c., Table 1) were calculated following McCorkle *et al.* (1997) based on the calcite-water fractionation factor determined by O'Neil *et al.* (1969) and on the conversion factor from SMOW to PDB scale by Friedman and O'Neil (1977). Estimates of the $\delta^{18}\text{O}$ of bottom waters at the Portuguese margin are based on measurements provided by the Global Seawater Oxygen-18 Database (<http://data.giss.nasa.gov/o18data>) for nearby stations. They are +0.5 ‰, +0.25 ‰ and +0.17 ‰ (SMOW) for stations FP8, FP10 and FP9, respectively.. Bottom water $\delta^{18}\text{O}$ of stations FP1 and FP2 from the Bay of Biscay have been estimated in the same way, yielding values of +0.25 ‰ and +0.2 ‰ (SMOW) respectively. In case of the station FP11 in the Bay of Biscay, the $\delta^{18}\text{O}$ of the bottom water has been measured in situ, and was +0.24 ‰ (Fontanier *et al.*, 2006a).

The $\delta^{13}\text{C}$ of bottom water dissolved inorganic carbon ($\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$, Table 1) was estimated using the equation of Kroopnick (1985) that links AOU (Apparent Oxygen Utilization) to $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}} = 1.54 - 0.0074 \cdot \text{AOU}$$

where AOU is the difference between the saturated dissolved oxygen concentration in the bottom water and the measured dissolved oxygen concentration :

$$\text{AOU} = \text{O}_2 \text{ saturated} - \text{O}_2 \text{ measured},$$

where the saturated dissolved oxygen concentration has been calculated using temperature, salinity and water depth (<http://www.aquanic.org/images/tools/oxygen.htm>).

The estimated organic flux to the ocean floor J_z has been calculated using a mean annual primary production (PP) of 100 gC/m²/year for all stations except for station FP11 where we use a PP of 150 gC/m²/year (see chapter 4). Next, we apply the empirical formula proposed by Berger & Wefer (1990) and improved by Herguera (1992) to estimate the annual organic flux J_z that reaches the seefloor :

$$J_z = (2\sqrt{\text{PP}(\text{PP}/z)}) + ((5/\sqrt{\text{PP}})(\text{PP}/\sqrt{z}))$$

where PP is the primary production in gC. m⁻². yr⁻¹, z the water depth in m, and J_z the organic flux at the water depth z in gC. m⁻². yr⁻¹. See chapter 2 for further explanation.

Living foraminiferal faunas from the Portuguese margin, as well as from stations FP1 and FP2 in the Bay of Biscay, were collected in August 2003, during the FORAMPROX 1 cruise on the “Atalante” vessel.. Station FP11 (1600 m, Bay of Biscay) has been sampled in

May 2004 on the “Côtes de la Manche” vessel. In both cases, short sediment cores were collected using a classical Barnett multi-tube corer (Barnett *et al.*, 1984). Cores were sliced down to 10 cm for faunal analysis, the 0-4 cm interval into 0.5 cm thick slices and the 4-10 cm interval into 1 cm thick slices. Samples were stored in ethanol with 1 g/L Rose Bengal.

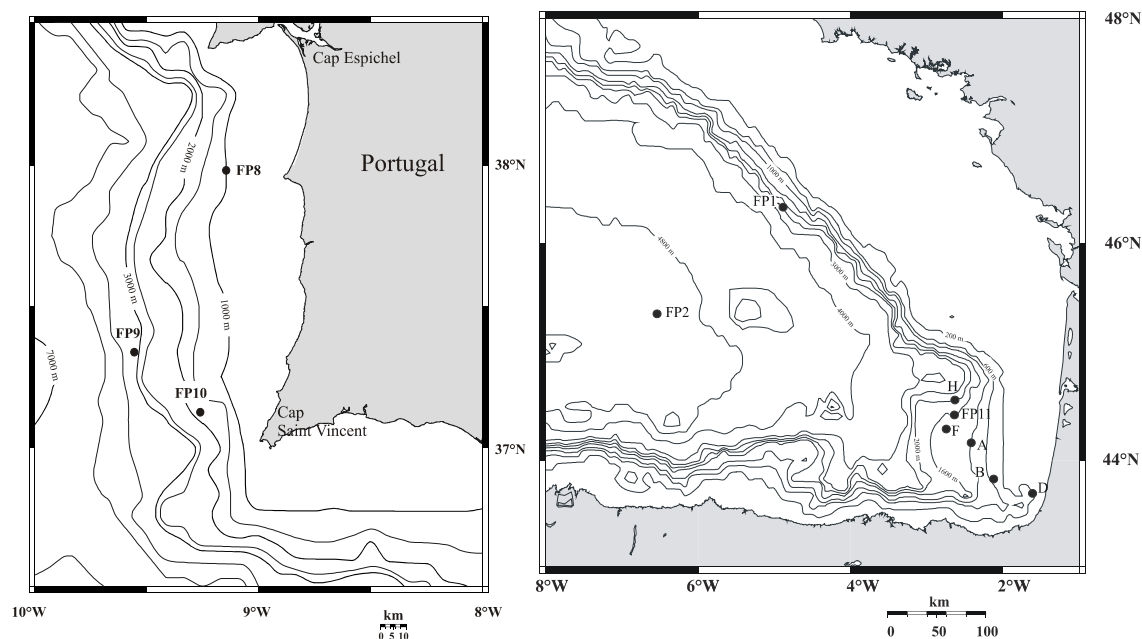


Figure 1. Location maps for the Portuguese margin (left) and the Bay of Biscay (right) areas.

Isotopic measurements were performed on individuals larger than 150 μm of the species *Cibicides wuellerstorfi*, *Cibicoides kullenbergi*, *C. roberstonianus*, *Uvigerina mediterranea*, *Uvigerina peregrina*, *Melonis barleeanus*, *Melonis pompiliodes* and *Globobulimina affinis*. In a previous study (Schmiedl *et al.*, 2004) it was shown that *U. mediterranea* shows an ontogenic enrichment in both $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$. Accordingly, we analyzed many specimens of different sizes of this species to be able to quantify the extent of changes of the isotopic signals with test size.

$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios (respectively, $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$, expressed in ‰ versus VPDB) were measured with Finnigan MAT251 and Finnigan $\Delta+$ mass-spectrometers. Samples were analysed with respect to the NBS19 calcite standard (Coplen, 1988), expressed in VPDB. MAT251 linearity was corrected following Ostermann & Curry (2000). The mean external reproducibility (1σ) of carbonate standards is ± 0.05 ‰ for $\delta^{18}\text{O}$ and ± 0.03 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$; measured NBS18 $\delta^{18}\text{O}$ is -23.2 ± 0.2 ‰VPDB and $\delta^{13}\text{C}$ is -5 ± 0.1 ‰VPDB. A minimum of 25 μg of foraminifers was used to ensure the quality of the analyses. In function of species,

and the size of individuals, this corresponds to 1 to 10 specimens. Some of the specimens with visible contamination were cleaned prior to analyses in a methanol bath with ultrasound for about 1 min.

3. RESULTS

3.1. Portuguese Margin

Fig.2 shows the isotopic signals of all analysis performed on the main calcareous found at stations FP8 (980 m), FP10 (1860 m), and FP9 (3100 m).

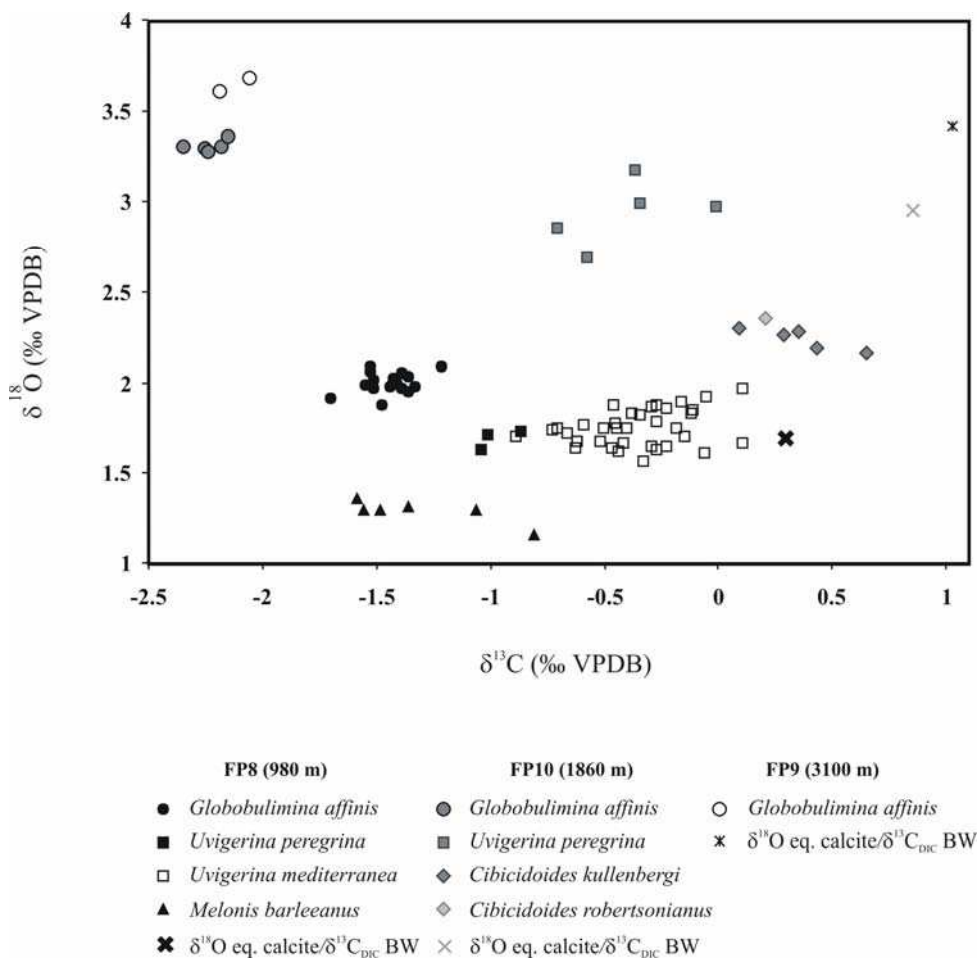


Figure 2. Stable carbon and oxygen isotopic composition of the different species at stations FP8 (980 m), FP10 (1860 m) and FP9 (3100 m).

At station FP8 (980 m), the total range of $\delta^{18}\text{O}$ values is between +1.15 ‰ and +2.09 ‰. Each taxon exhibits a rather narrow range of $\delta^{18}\text{O}$ values: the range of $\delta^{18}\text{O}$ values is +1.15 ‰ to +1.35 ‰ for *Melonis barleeanus*, +1.56 ‰ to +1.97 ‰ for *U. mediterranea*, +1.63 to +1.73 ‰ for *U. peregrina* and +1.87 ‰ to +2.09 ‰ for *Globobulimina affinis*. There is a much wider scatter of $\delta^{13}\text{C}$ values, on the contrary, especially for *U. mediterranea* (from –

0.89 to +0.11 ‰) and for *M. barleeanus* (-1.58 to -0.81 ‰). The $\delta^{13}\text{C}$ of *Globobulimina affinis* varies from -1.21 to -1.70 ‰, whereas values for *U. peregrina* range from -1.04 to -0.86 ‰.

At stations FP10 (1860 m) and FP9 (3100 m), the $\delta^{18}\text{O}$ of *Globobulimina affinis* ranges from +3.29 to +3.36 ‰, and from +3.61 to +3.68 ‰ respectively. *Uvigerina peregrina* shows more scattered $\delta^{18}\text{O}$ values, between +2.69 and +3.18 ‰. *Cibicidoides kullenbergi* has a rather invariable $\delta^{18}\text{O}$ signal; it ranges from +2.16 to +2.29 ‰. As at station FP8, also at the deeper stations the carbon isotopic composition exhibits a larger scatter for all species; the $\delta^{13}\text{C}$ ranges from -0.71 to -0.01 ‰ for *U. peregrina*, from +0.09 to +0.65 for *C. kullenbergi*, whereas the $\delta^{13}\text{C}$ of *G. affinis* varies between -2.15 and -2.35 ‰ at station FP10 and between -2.06 and -2.19 ‰ at station FP9.

To allow a better comparison between the stations, we plotted the average $\delta^{18}\text{O}$ value of each species at each station (Figs. 3a and 3b). For the taxa that were analyzed at two (*U. peregrina*) or three (*Globobulimina affinis*) stations, there is an increase of $\delta^{18}\text{O}$ values with increasing depth, just as for the calculated $\delta^{18}\text{O}_{\text{e.c.}}$. *Globobulimina affinis* shows the heaviest values of all taxa (from +1.98 to +3.64 ‰). These values are always higher than those of equilibrium calcite with an average offset ($\Delta\delta^{18}\text{O}_{\text{foram-e.c.}}$) of +0.31 ‰. *Uvigerina peregrina* has a $\delta^{18}\text{O}$ that is very similar to that of equilibrium calcite ($\Delta\delta^{18}\text{O}_{\text{foram-e.c.}} = 0.01$ ‰), and also *U. mediterranea* has a value close to equilibrium calcite ($\Delta\delta^{18}\text{O}_{\text{foram-e.c.}} = 0.07$ ‰). The other taxa, *M. barleeanus*, *Cibicidoides kullenbergi* and *C. robertsonianus*, for which analyses were performed at only one station, have lighter values than equilibrium calcite, with offsets of -0.39 ‰, -0.70 ‰ and -0.59 ‰, respectively.

The $\delta^{13}\text{C}$ values of our taxa are always lower than the $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ (Fig. 3b). At station FP8 (980 m), *Uvigerina mediterranea* shows the highest $\delta^{13}\text{C}$ (-0.36 ‰), followed by *U. peregrina* (-0.97 ‰), *Melonis barleeanus* (-1.31 ‰) and finally *Globobulimina affinis* that has the lowest $\delta^{13}\text{C}$ (-1.45 ‰). At station FP10 (1860 m), the species that has the highest $\delta^{13}\text{C}$ is *Cibicidoides kullenbergi* (+0.37 ‰), followed by *C. robertsonianus* that has a slightly lighter $\delta^{13}\text{C}$ (+0.21 ‰), followed by *U. peregrina* (-0.40 ‰), and finally, as at station FP8, *Globobulimina affinis* has the lowest $\delta^{13}\text{C}$ (-2.24 ‰). At the deepest station FP9 (3100 m), *Globobulimina affinis* shows a $\delta^{13}\text{C}$ of -2.12 ‰. This species shows a decrease in $\delta^{13}\text{C}$ of about -0.75 ‰ with increasing water depth. The $\delta^{13}\text{C}$ of *Uvigerina peregrina*, on the contrary, increases by about +0.6 ‰ between 980 and 1860 m. The offset between bottom water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ and the $\delta^{13}\text{C}$ of *Globobulimina affinis* increases between 980 m and 3100 m from +1.72 ‰ to +3.15 ‰).

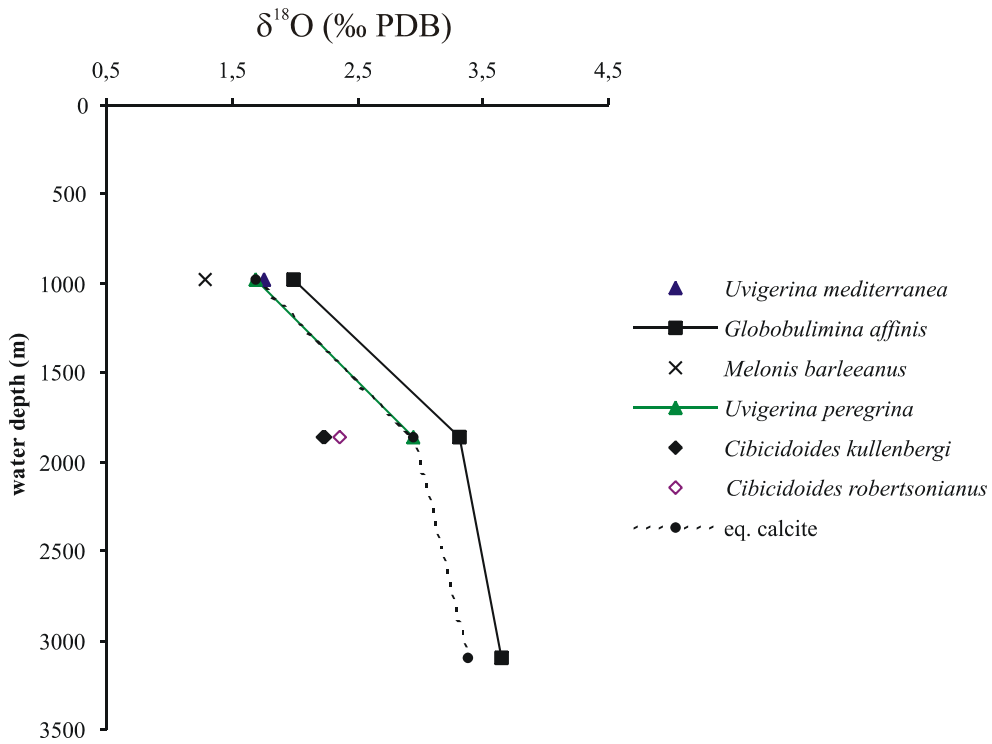


Figure 3a. Portuguese margin: Oxygen isotope signatures of the various foraminiferal taxa and of equilibrium calcite.

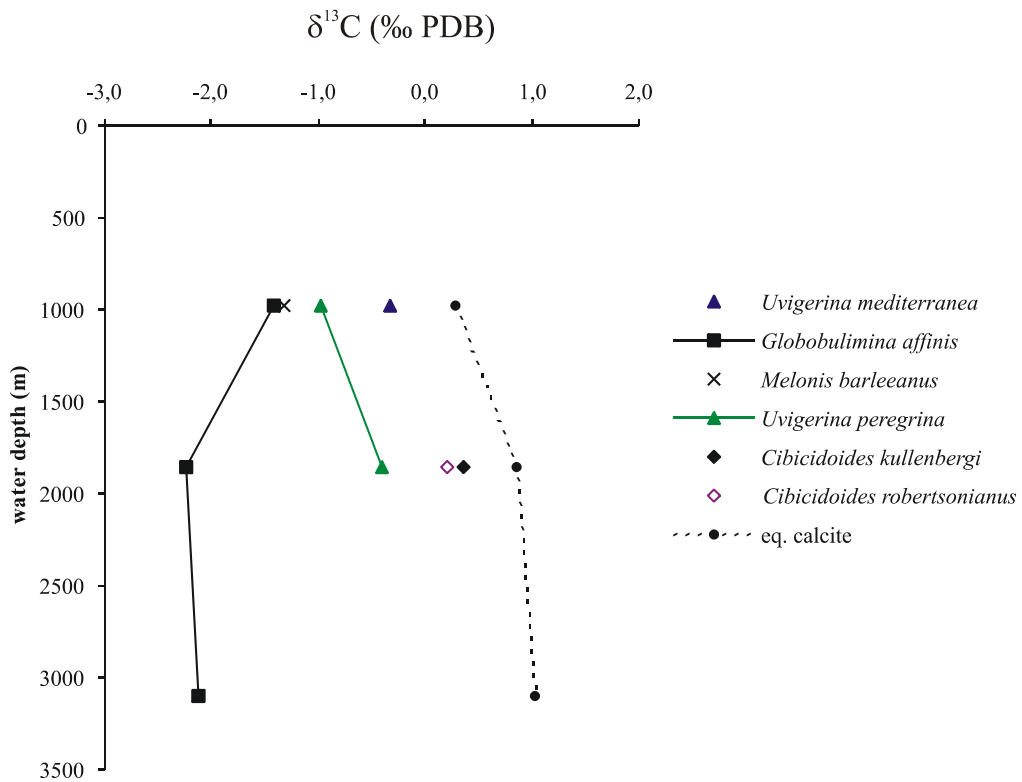


Figure 3b. Portuguese margin: Carbon isotope signatures of the various foraminiferal taxa and of equilibrium calcite.

3.2. Bay of Biscay

The isotopic composition of our taxa at stations FP11 (1600 m), FP1 (2400 m) and FP2 (4800 m) is plotted on Figs 4a and 4b. We also represent their isotopic measurements in the other stations along the 150 to 4800 m composite sample transect by adding the measurements of Fontanier *et al.* (2006a). However, it is important to realize that the isotopic analysis of Fontanier *et al.* (2006a) have been run in another laboratory (AWI, Bremerhaven, Germany) and that unfortunately no inter-laboratory calibration exists so far.

All taxa show an increase of their $\delta^{18}\text{O}$ with increasing water depth (Fig. 4a). *Uvigerina peregrina* has always very similar values as equilibrium calcite. The average offset $\Delta\delta^{18}\text{O}_{U.peregrina-e.c}$ is of only -0.07‰ . The average offset with equilibrium calcite is -0.58‰ for *Cibicidoides kullenbergi* and -0.98‰ for *C. wuellerstorfi*. *Melonis barleeanus* shows a slightly higher $\delta^{18}\text{O}$ than *C. kullenbergi*, ($\Delta\delta^{18}\text{O}_{M.barleeanus-e.c} = -0.40\text{‰}$), which is very close to *C. robertsonianus* (only present at station FP11, 1600 m: $\Delta\delta^{18}\text{O} = -0.34\text{‰}$). The species *Melonis pompilioides*, only present at 4800 m, shows a $\Delta\delta^{18}\text{O}$ of -0.95‰ , very similar to *Cibicides wuellerstorfi*.

Fig 4b shows a clear tendency in $\delta^{13}\text{C}$ in function of the microhabitat of the various species. There is a clear difference between the various categories of species. The superficially living *Cibicides wuellerstorfi*, that is only present at 2400 and 4800 m, has the most positive $\delta^{13}\text{C}$ range: $+0.57$ to 1.03‰ . *Melonis pompilioides*, which also lives close to the sediment water interface, is present at 4800 m depth, where it shows a $\delta^{13}\text{C}$ of $+0.54\text{‰}$, very similar to *C. wuellerstorfi*. The $\delta^{13}\text{C}$ of *Cibicidoides kullenbergi* is also positive, and rather stable between 550 and 2400 m, although a slight increase, from $+0.30$ to $+0.64\text{‰}$, may be present. The $\delta^{13}\text{C}$ of *C. robertsonianus*, measured only at 1600 m, is $+0.04\text{‰}$. The shallow infaunal taxon *Uvigerina peregrina* shows an increase in $\delta^{13}\text{C}$ with increasing water depth, from -1.78‰ at 140 m to -0.27‰ at 2400 m. The intermediate infaunal taxon *Melonis barleeanus* has lower $\delta^{13}\text{C}$ values, from -1.53‰ at 550 m to -1.66‰ at 1600 m. The behavior of the deep infaunal *Globobulimina affinis* is different from all other species: it increases from -2.16 to -1.16‰ between 140 and 1000 m, following the *U. peregrina* trend, but then it decreases again until 2000 m where it reaches -2.28‰ .

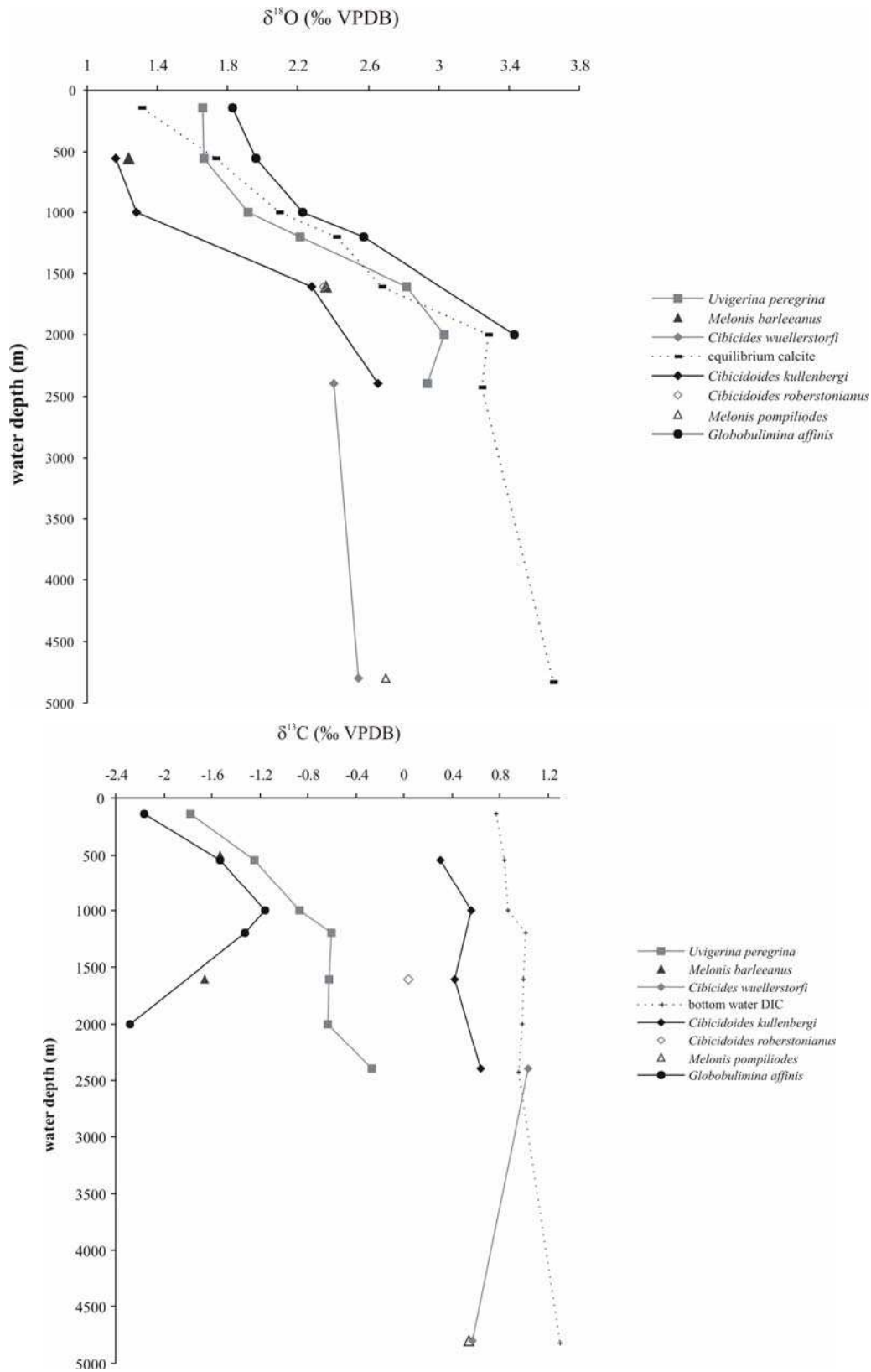


Figure 4: Bay of Biscay: a) Oxygen and b) Carbon isotope signatures of the main foraminiferal taxa and of equilibrium calcite/dissolved inorganic carbon.

In this study new analyses were performed for stations FP11 (1600 m), FP1 (2400 m) and FP2 (4800 m). The data for all other taxa are taken from Fontanier *et al.*, 2006a. See the Material and Methods section for the values estimated for equilibrium calcite.

4. DISCUSSION

4.1. Potential causes of isotopic disequilibrium

Several processes can interfere with the $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ signals of a foraminiferal test. These are so-called ‘vital effects’ (or biological fractionation due to metabolic processes, kinetic reactions, and changes of these during the ontogeny), and environmental effects (bottom and pore water geochemistry). We will discuss these still poorly understood processes before interpreting our data set. Since the $\delta^{13}\text{C}$ signal is generally more affected than the $\delta^{18}\text{O}$ (e.g. Grossman, 1984a), we will especially concentrate on its variation.

4.1.1. Size-related changes of stable isotopic composition

The scatter observed for the $\delta^{13}\text{C}$ of *Uvigerina mediterranea* at the Portuguese margin (Fig. 2) is in a large part due to ontogenic effects. At station FP8 (980 m), isotopic measurements have been performed for different size classes (150-200 μm , 200-250 μm , 250-315 μm , 315-355 μm , and >425 μm) of *Uvigerina mediterranea*. The calculated average values for each size class document an increase in $\delta^{13}\text{C}$ of +0.51 ‰ between the size range of 150-200 μm and the > 425 μm size class (Fig. 5).

Although the statistical correlation is highly significant ($r^2=0,87$) there is a fairly large scatter in the relationship between the test size of the individuals and the $\delta^{13}\text{C}$.

Such an ontogenetic effect has been shown in benthic foraminifera previously (e.g. Dunbar & Wefer, 1984; Schmiedl *et al.*, 2004; Schumacher *et al.*, unpublished data).

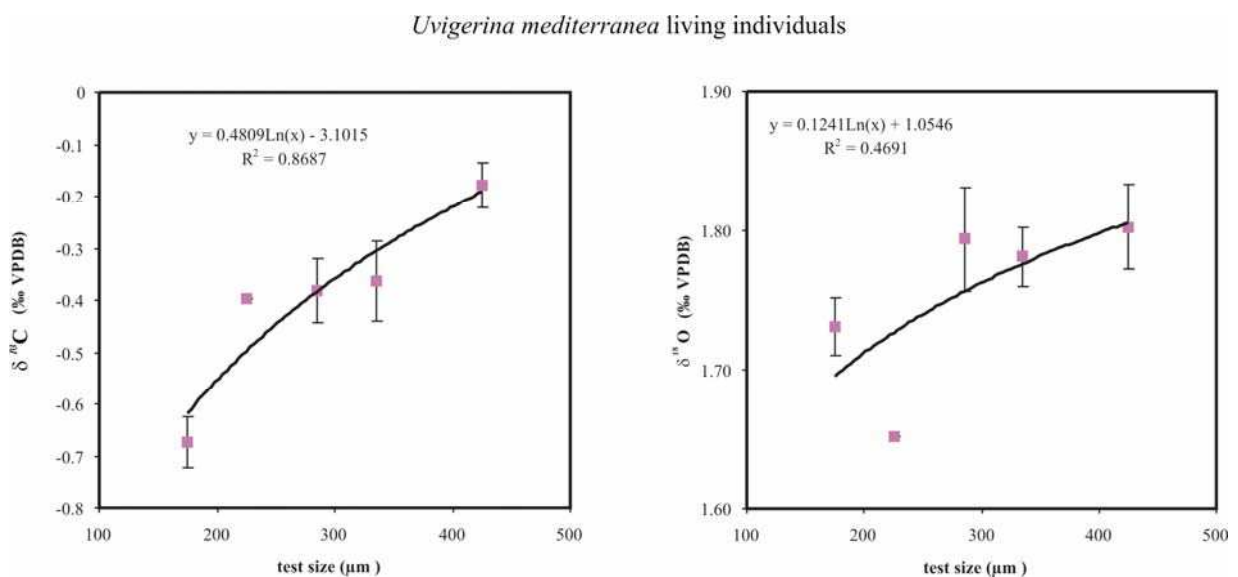


Figure 5: Size effect on the average stable isotopic composition of *Uvigerina mediterranea*, in station FP8 from the Portugal margin. The error bars represent the standard errors ($\text{SE} = \sigma/\sqrt{n}$, with σ the standard deviation and n the number of specimens)

At an open slope station at about 800 m depth in the Gulf of Lyons (Mediterranean Sea), Schmiedl *et al.* (2004) found a significant logarithmic increase in $\delta^{13}\text{C}$ in live individuals of *U. mediterranea*, from about -0.45‰ to about $+0.1\text{‰}$ between 200 μm and 500 μm (Open slope station, 800 m depth). Schmiedl *et al.* (2004) considered these ontogenetic changes as a consequence of a higher metabolic rate in juvenile specimens. Since juvenile foraminifera are supposed to calcify faster and to respire at higher rates than adults, the observed size dependency of stable isotopes may be due to incorporation of $\delta^{13}\text{C}$ -depleted metabolic CO_2 during calcification (Spero & Lea, 1996). The 0.55‰ increase shown by Schmiedl *et al.* (2004) is very close to our $+0.51\text{‰}$ increase between the 150-200 μm and $> 425\text{ }\mu\text{m}$ size ranges. Schmiedl *et al.* (2004) an ongoing ontogenic enrichment until a test size of 1250 μm . Unfortunately we could not check this observation due to the absence of specimens larger than 425 μm .

Our data suggest also a slight enrichment in $\delta^{18}\text{O}$ (Fig. 5b). However, this trend is mainly determined by one single measurement ($+ 1.65\text{‰}$ for the 200-250 μm fraction), and should be substantiated by additional data. Schmiedl *et al.* (2004) showed an ontogenic enrichment for $\delta^{18}\text{O}$ about three times lower than for $\delta^{13}\text{C}$. If we apply this ratio to our case, it would mean that the enrichment in $\delta^{18}\text{O}$ between the 150-200 μm and the $>425\text{ }\mu\text{m}$ size classes should be about $+0.16\text{‰}$. Such a difference is too low to yield a statistically significant trend over the series of size classes we studied, but corresponds to the trend observed in our data.

All these observations of a size-dependency of the $\delta^{13}\text{C}$ and probably also the $\delta^{18}\text{O}$ show the importance of using specimens of a narrow size range for isotopical analysis.

4.1.2. Microhabitat effects causing isotopic differences within a single species

Within the sediment, pore water $\delta^{13}\text{C}$ values generally decrease downwards because of the release of ^{13}C -depleted CO_2 during the remineralization of isotopically light organic matter (McCorkle *et al.*, 1985; Grossman, 1987). If specimens of a single species collected at various depths in the sediment, have also calcified at these depth levels, then they should record the downward $\delta^{13}\text{C}$ depletion of the pore waters. However, it is generally considered that this is not the case. Because of the rather constant $\delta^{13}\text{C}$ found in many studies, it has been suggested that single species that lives at different depths in the sediment always calcify in a limited part of their depth-range within the sediment (McCorkle *et al.*, 1997; Fontanier *et al.*, 2006a; this study, chapter 5). Several authors have also suggested that the isotopic signal is an average value of a wider sediment interval in which the foraminifera have moved and calcified

(Rathburn *et al.*, 1996; Mackensen *et al.*, 2000; Holsten *et al.*, 2004; Mackensen & Licari, 2004). Our measurements of *Globobulimina affinis* at the 980 m deep station FP8 (Fig. 6, squares) confirm the earlier results. The comparison of $\delta^{13}\text{C}$ measurements of specimens from six different depth levels in the sediment reveals shows no isotopic depletion towards deeper sediment layers. However, in case of *Melonis barleeanus* (Fig. 6, triangles), which has been measured at three different depth levels, the scattered $\delta^{13}\text{C}$ record at station FP8 (Fig. 2), with a downward trend to lighter values, could mirror the pore water $\delta^{13}\text{C}$ gradient.

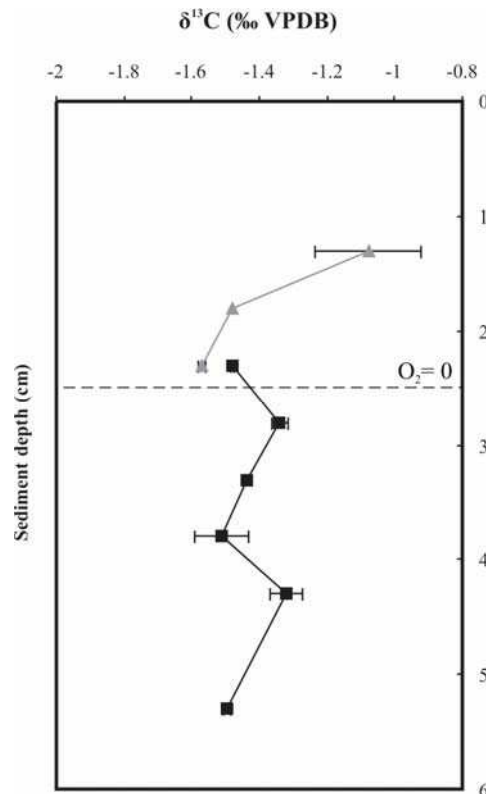


Figure 6: Station FP8 (980 m): average $\delta^{13}\text{C}$ values (with standard errors) of *M. barleeanus* (triangles) and *G. affinis* (squares) at various levels within the sediment.

Even if the measurement for the 0.5 – 1.0 sediment level has a large standard error, we can still speculate that this taxon does indeed record an ongoing $\delta^{13}\text{C}$ depletion towards deeper sediment layers. Mackensen *et al.* (2000) have presented similar observations for *M. barleeanus*. They interpret its decrease in $\delta^{13}\text{C}$ with increasing sediment depth by a rather static microhabitat of the individuals of this taxon, with specimens calcifying at a fixed depth in the sediment. On the contrary, other taxa, such as *Bulimina aculeata*, would migrate through the sediment and calcify at different depths during their life cycle. The unvariable signal of *G. affinis*, collected at different levels could also be explained by rather stable pore water conditions deeper in the sediment, below the strong gradient in the topmost centimeters. On the contrary, *Melonis barleeanus*, which lives within the critical zone of the sediment,

where most of the respiration activity occurs and where the pore water $\delta^{13}\text{C}$ gradient is strongest, could therefore indeed record the isotopic gradient in the pore waters.

It should be realized, however, that such a registration of a pore water $\delta^{13}\text{C}$ gradient by a single species has not been observed in other studies where specimens from different depth levels have been analyzed (e.g. McCorkle *et al.*, 1997). In our case, the trend of a lowering of the $\delta^{13}\text{C}$ of *M. barleeanus* with depth can be seriously questioned because of the large standard error in the uppermost sample. It is evident that more measurement on *M. barleeanus*, collected at different depth levels, is needed to solve this question.

4.1.3. Intrageneric isotopic differences

In our data set, there is a clear difference in $\delta^{13}\text{C}$ between different species from the same genus. This phenomenon is especially obvious for the various species of the genera *Cibicides*, *Cibicidoides* and *Uvigerina*.

Cibicides wuellerstorfi has often the highest $\delta^{13}\text{C}$ of all investigated calcitic taxa (e.g. Rathburn *et al.*, 1996; this study, chapter 5) and it is usually considered that it records the bottom water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ (e.g. Mackensen & Licari, 2004; Eberwein & Mackensen, 2006). *Cibicidoides kullenbergi* (or the closely related *C. pachyderma*) shows an average depletion of -0.29‰ compared to *C. wuellerstorfi* in the area of Cap Blanc (chapter 5) and about -0.40‰ in the South Atlantic (Mackensen & Licari, 2004). In the Bay of Biscay, there is a further negative offset of -0.38‰ between *C. robertsonianus* and *C. kullenbergi*. At the Portuguese margin, this offset is, with -0.15‰ , slightly lower. In the Cap Blanc area *C. robertsonianus* shows a negative offset in $\delta^{13}\text{C}$ of -1.0‰ with respect to *C. wuellerstorfi*.

In the case of *C. robertsonianus*, the isotopic depletion can be attributed to a systematic deeper average living depth (at the Portuguese margin for instance, its ALD_{10} is 0.75 cm against 0.43 cm for *C. kullenbergi*, see chapter 3). This taxon apparently calcifies in a slightly deeper sediment layer, and appears to integrate at least partially a pore water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ signature, leading to a lower $\delta^{13}\text{C}$ of the test. In the case of *C. kullenbergi*, on the contrary, since its microhabitat is rather similar to that of *C. wuellerstorfi*, its lower $\delta^{13}\text{C}$ can not be explained by a partial pore water signature. It is more likely that vital (metabolic and/or kinetic) effects are responsible for the isotopic difference in this case. Although different parameters may be responsible for the interspecific differences in $\delta^{13}\text{C}$, it is clear that systematic and rather constant depletions of the taxonomically related species *C. wuellerstorfi*, *C. kullenbergi* and *C. robertsonianus* confirm the presence of significant intrageneric differences in $\delta^{13}\text{C}$ within the *Cibicides-Cibicidoides* complex.

Our data also show a systematic difference in $\delta^{13}\text{C}$ between *Uvigerina peregrina* and *U. mediterranea*. At station FP10 at the Portuguese margin, these taxa have mostly the same average living depth (0.3 and 0.4 cm respectively, see chapter 3 and 4) but show large differences in their $\delta^{13}\text{C}$ (average values of -0.33 and -0.97 ‰ respectively, or an offset of 0.64 ‰). In the Bay of Biscay, the offset is of the same order (0.70 ‰, Fontanier *et al.*, 2006a), and also Schmiedl *et al.* (2004) find a similar offset in the Mediterranean Sea. A possible explanation for this interspecific difference could be that these species have different periods of reproduction (as suggested in chapter 3), and therefore calcify in waters slightly enriched or depleted ^{13}C during their preferred period of test mineralization.

All these systematic intrageneric differences in $\delta^{13}\text{C}$, underline the importance of a precise taxonomic determination before any isotopic analysis.

4.1.4. Potential influence of pore water [CO_3^{2-}]

On the basis of culture experiments, several authors (Spero *et al.*, 1997; Bemis *et al.*, 1998, 2000; Bijma *et al.*, 1999; Zeebe, 1999) have underlined the importance of pH and [CO_3^{2-}] (= carbonate ion concentration) on isotope fractionation during foraminiferal calcification. In situ measurements seem to confirm the influence of the carbonate ion concentration on the $\delta^{13}\text{C}$ of planktonic foraminifera (e.g. Bauch *et al.*, 2002; Wilke *et al.*, 2006). In the case of benthic foraminifera, on the contrary, this impact has never been shown conclusively. Most researchers that deal with living deep sea benthic foraminiferal stable isotopes (e.g. Rathburn *et al.*, 1996; McCorkle *et al.*, 1997; Schmiedl *et al.*, 2004; Fontanier *et al.*, 2006a), explain the systematically lower $\delta^{13}\text{C}$ of all infaunal taxa as a response to the degradation of organic matter with a low $\delta^{13}\text{C}$ (microhabitat effect), and neglect the potential inverse impact (on offset to more positive $\delta^{13}\text{C}$ values in deeper sediment layers) of this carbonate ion effect.

Spero *et al.* (1997) showed that the potential influence of this so-called “carbonate ion effect” could be a decrease in the planktonic foraminiferal $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of about -0.22 ‰ and -0.61 ‰, respectively, for a $100 \mu\text{mol.L}^{-1}$ increase in CO_3^{2-} . Bemis *et al.* (1998) argued that the same effect can be applied to benthic foraminifera. Because of the decrease of pH (and of [CO_3^{2-}]) within the sediment; the carbonate ion effect should cause a positive deviation of $\delta^{18}\text{O}$ (and $\delta^{13}\text{C}$) in infaunal benthic species, in comparison to epifaunal ones. In the area of Cap Blanc (see chapter 5), we use a bathymetrical gradient in $\Delta\delta^{18}\text{O}$ between surface dwelling and intermediate and deep infaunal taxa to estimate the carbonate ion effect in our samples. Our estimate is based on the hypothesis that at shallow sites, with a very high organic flux, and a very low oxygen penetration depth, these groups of taxa would calcify in the biogeochemical

micro-environment Towards deeper sites, with a progressively lower organic flux, and a deeper oxygen penetration into the sediment, intermediate and deep infaunal taxa would progressively lose their bottom water signature, and would calcify in equilibrium with pore waters, that have a lower $[\text{CO}_3^{2-}]$ and pH. A shift of +0.45‰ in the $\Delta\delta^{18}\text{O}$ between *C. wuellerstorfi* and *M. barleeanus* towards deeper sites, would correspond to a 75 $\mu\text{mol/kg}$ decrease in CO_3^{2-} concentration, resulting in an estimate of the impact of the carbonate ion effect of +0.60‰ (in $\delta^{18}\text{O}$) per 100 $\mu\text{mol/kg}$ CO_3^{2-} decrease. This value is about three times higher than the one calculated by Spero *et al.* (1997) for planktonic foraminifera. When we respect the 1:3 ratio in the carbon ion effect on $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$, as determined by Spero *et al.* (1997), our observed +0,45 effect on $\delta^{18}\text{O}$ should be accompanied by a shift in $\delta^{13}\text{C}$ of +1.35 to +1.55 ‰.

In the Bay of Biscay and in the Portuguese margin, because of a lack of data we can unfortunately not apply the same procedure. In fact, we do not dispose of surface dwelling taxa (*C. wuellerstorfi*, *C. kullenbergi*) and deeper infaunal taxa (*M. barleeanus*, *G. affinis*) over the entire depth range, and we can therefore not investigate whether the $\Delta\delta^{18}\text{O}$ between these two groups increases with water depth due to an increasing carbonate ion effect caused by a better microhabitat separation towards more oligotrophic sites. For the $\delta^{13}\text{C}$, we observe a clear trend towards more negative $\delta^{13}\text{C}$ values in infaunal taxa in comparison to surface-dwelling ones (Figs. 3b and 4b). Like in the Cap Blanc area, it seems that the so-called carbonate ion effect is more than compensated by the microhabitat effect that tends to significantly lower the $\delta^{13}\text{C}$ of deeper infaunal taxa (see discussion below, and the discussion in chapter 5). In order to be quantified more precisely, the effect of $[\text{CO}_3^{2-}]$ on the stable isotopes of benthic foraminifera requires precise measurements both on foraminiferal stable isotope composition and on pore water carbonate concentration. Unfortunately, we do not yet dispose of such a complete data set.

4.2. Oxygen isotopic composition

4.2.1. Comparison of the species with *e.c.*

Our data on the $\delta^{18}\text{O}$ of ten different taxa are generally consistent with observations from previous studies (Grossman, 1984a; McCorkle *et al.*, 1990, 1997; Rathburn *et al.*, 1996; Fontanier *et al.* 2006a; Schmiedl & Mackensen, 2006).

Globobulimina spp. is the only taxon that shows a positive offset compared to the $\delta^{18}\text{O}$ of equilibrium calcite. At the Portuguese margin, the deviation of *G. affinis* is + 0.31 ‰. It is

+0.25 ‰ in the Bay of Biscay (Fontanier *et al.*, 2006a) and +0.35 ‰ in the area of Cap Blanc (chapter 5). McCorkle *et al.* (1990) report a $\Delta\delta^{18}\text{O}$ of +0.22 ‰ for *Globobulimina*.

Uvigerina peregrina calcifies its test very close to equilibrium calcite calculated according O'Neil *et al.*, 1969. On the Portuguese margin, the average deviation is only of +0.01 ‰; in the Bay of Biscay it is -0.07 ‰. At Cap Blanc we measured a $\Delta\delta^{18}\text{O}$ of +0.08 ‰. These observations are consistent with many other studies (e.g. Shackleton, 1974; Grossman, 1987; McCorkle *et al.*, 1997).

All other species have a negative offset with the $\delta^{18}\text{O}$ of equilibrium calcite. *Cibicidoides kullenbergi* shows a systematic negative offset, which is -0.70 ‰ at the Portuguese Margin and -0.58 ‰ in the Bay of Biscay. At Cap Blanc (cf. Chapter 5), this offset is -0.52 ‰. Other authors document a $\Delta\delta^{18}\text{O}$ of -0.8 ‰ for *C. pachydermus* (= *C. kullenbergi*) in the North Carolina margin (McCorkle *et al.*, 1997) and an offset of -0.70 to 0.88 ‰ between these species in the Mediterranean Sea (Schmiedl *et al.*, 2004). Our data are also consistent with previous studies that assumed that *Cibicidoides* species have lower $\delta^{18}\text{O}$ values than equilibrium calcite with an offset of 0.1 to 1 ‰ (Shackleton & Opdyke, 1973; Herguera *et al.*, 1992). *Cibicides wuellerstorfi* presents an average offset with equilibrium calcite of -0.95 ‰ in the Bay of Biscay and -0.69 ‰ at Cap Blanc. McCorkle *et al.* (1997) found a negative deviation of -0.90 ‰ between *C. wuellerstorfi* and equilibrium calcite. *Cibicides wuellerstorfi* always shows a more negative $\Delta\delta^{18}\text{O}$ than *Cibicidoides kullenbergi*. At Cap Blanc, we quantified a $\Delta\delta^{18}\text{O}$ between *C. wuellerstorfi* and *C. kullenbergi* of -0.15 ‰.

Melonis barleeanus has also a lighter $\delta^{18}\text{O}$ than equilibrium calcite. It shows a $\Delta\delta^{18}\text{O}$ of -0.39 ‰ at the Portuguese margin and of -0.40 ‰ in the Bay of Biscay. At Cap Blanc, the offset is -0.42 ‰, in the North West Atlantic it is -0.53 ‰ (McCorkle *et al.*, 1990). In the Sulu Sea, *Melonis affinis* (= *M. barleeanus*) shows a deviation of about -0.6 ‰ (Rathburn *et al.*, 1996).

Summarizing, the $\delta^{18}\text{O}$ values of *U. peregrina* are close to the values of equilibrium calcite, *Globobulimina* species show a slight positive deviation (+0.25-0.35 ‰), while *Melonis barleeanus*, *Cibicidoides kullenbergi* and *Cibicides wuellerstorfi* all have negative deviations (from -0.40 to -0.55 ‰, from -0.52 to -0.80 ‰ and from -0.6 to -0.90 ‰ respectively). It should be kept in mind that these deviations all refer to equilibrium calcite calculated according to O'Neil fractionation factor (1969). In case of the application of another equation (e.g. Kim and O'Neil, 1997; Bemis *et al.*, 1998), the offsets with equilibrium calcite would be different. Our data confirm the idea that each species is influenced by so-called vital effects that lead to a taxon-specific deviation from equilibrium calcite (e.g. Graham *et al.*, 1981;

Grossman, 1987; McConnaughey, 1989; McCorkle *et al.*, 1990). Deviations from equilibrium calcite are generally attributed to the incorporation of metabolic CO₂, depleted in the heavy isotopes, into the test (e.g. Erez, 1978; Wilson-Finelli *et al.*, 1998). At present, kinetic effects are still poorly understood. Important efforts are necessary in this field to better understand the systematic deviations in isotopic fractionation during biomineralization of individual species.

The deviations in $\delta^{18}\text{O}$ are apparently not related to the foraminiferal microhabitat, as was suggested by Schmiedl *et al.* (2004). *Melonis barleeanus*, an intermediate infaunal species, has a negative $\Delta\delta^{18}\text{O}$, whereas *Globobulimina* spp., a deep infaunal taxon, has a positive $\Delta\delta^{18}\text{O}$. Schmiedl *et al.* (2004) probably arrived at their conclusion of a microhabitat effect on the $\delta^{18}\text{O}$ because the species *Melonis barleeanus*, that is always reported to have strong vital effects (McCorkle *et al.*, 1990, 1997; Rathburn *et al.*, 1996; Fontanier *et al.*, 2006a), is absent from their data set (Schmiedl *et al.*; 2004).

4.2.2. Comparison of the foraminiferal $\delta^{18}\text{O}$ of our three study areas.

We compared the $\delta^{18}\text{O}$ of the main species *Cibicides wuellerstorfi*, *Uvigerina peregrina*, *Melonis barleeanus*, and *Globobulimina* spp. for our three study areas. To obtain more values for *C. wuellerstorfi*, we applied a correction factor of -0.15‰ to the $\delta^{18}\text{O}$ values of *Cibicidoides kullenbergi* in stations where *C. wuellerstorfi* $\delta^{18}\text{O}$ was not measured. This correction factor has been calculated in the Cap Blanc area, where both species occur together at several water depths (see chapter 5). All taxa show a very similar trend for the three areas (Fig. 7). The increasing $\delta^{18}\text{O}$ values with water depth correspond to a decrease of bottom water temperature. There also appears to be a systematic offset for the four species in the three areas: values from the Portuguese margin are always lower than values from the Bay of Biscay that are lower than the values from Cap Blanc. These systematic offsets can be attributed to the presence of different water masses in the three areas. In fig. 8, the offsets in equilibrium calcite between the three areas are quantified. At 1000 m depth, there is an increase of $+0.40\text{‰}$ between the Portuguese Margin and the Bay of Biscay, and a further increase of $+0.37\text{‰}$ between the Bay of Biscay and Cap Blanc. At this water depth, water masses are different in the three areas; the low $\delta^{18}\text{O}$ on the Portuguese margin witnesses the presence of the warm and saline Mediterranean Outflow Water (see chapters 3 and 4). In contrast, the station at 1000 m in the area of Cap Blanc bathes in the much colder Subantarctic Intermediate Water (see chapter 5).

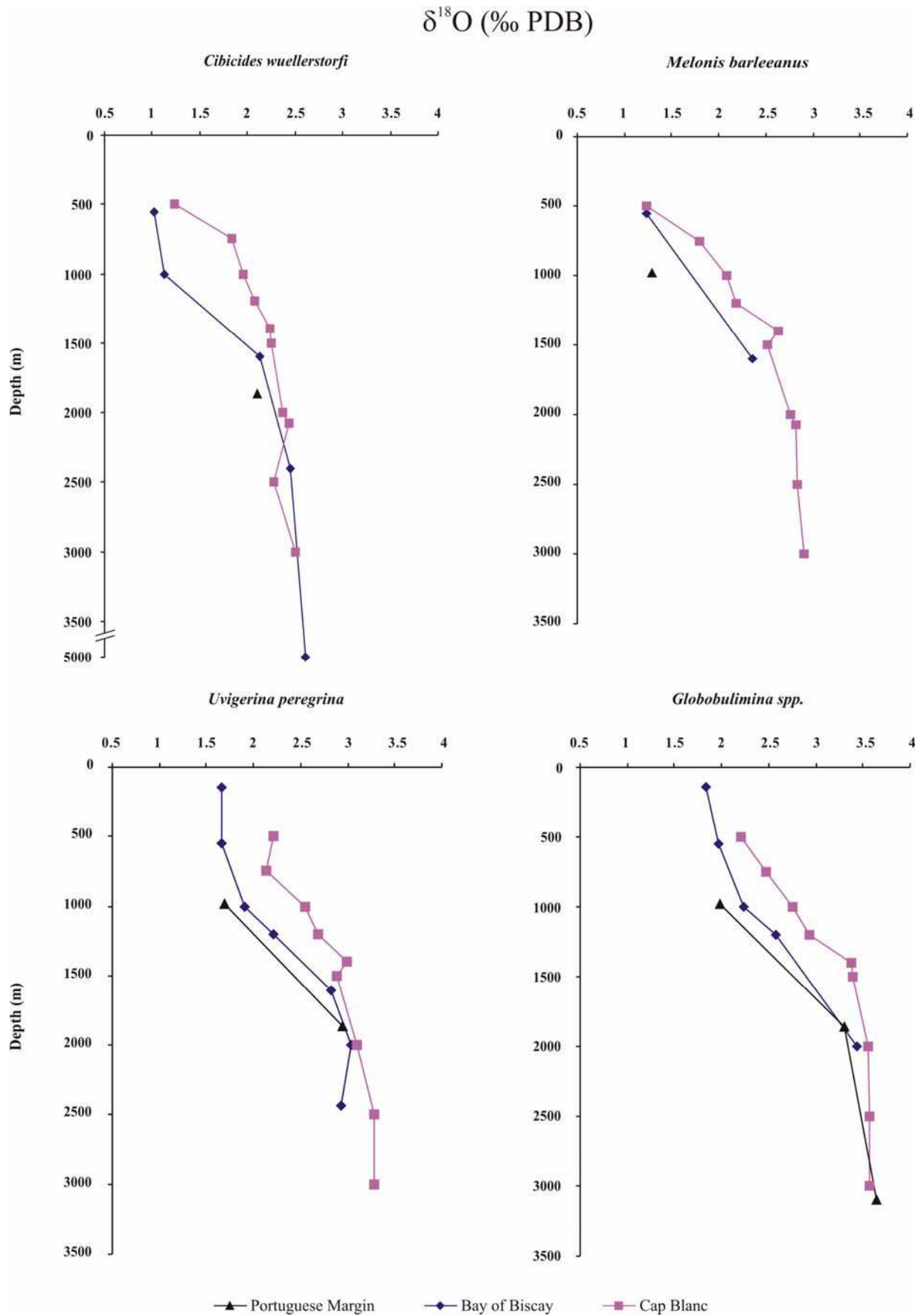


Figure 7. $\delta^{18}\text{O}$ values of the four species *Cibicides wuellerstorfi*, *Melonis barleeanus*, *Uvigerina peregrina* and *Globobulimina* spp. in function of water depth in the three investigated areas

At 2000 m and below, on the contrary, the offset in $\delta^{18}\text{O}$ of equilibrium calcite between our three areas is much reduced; it witnesses the presence of a similar water mass (NADW) at this depth in the three areas.

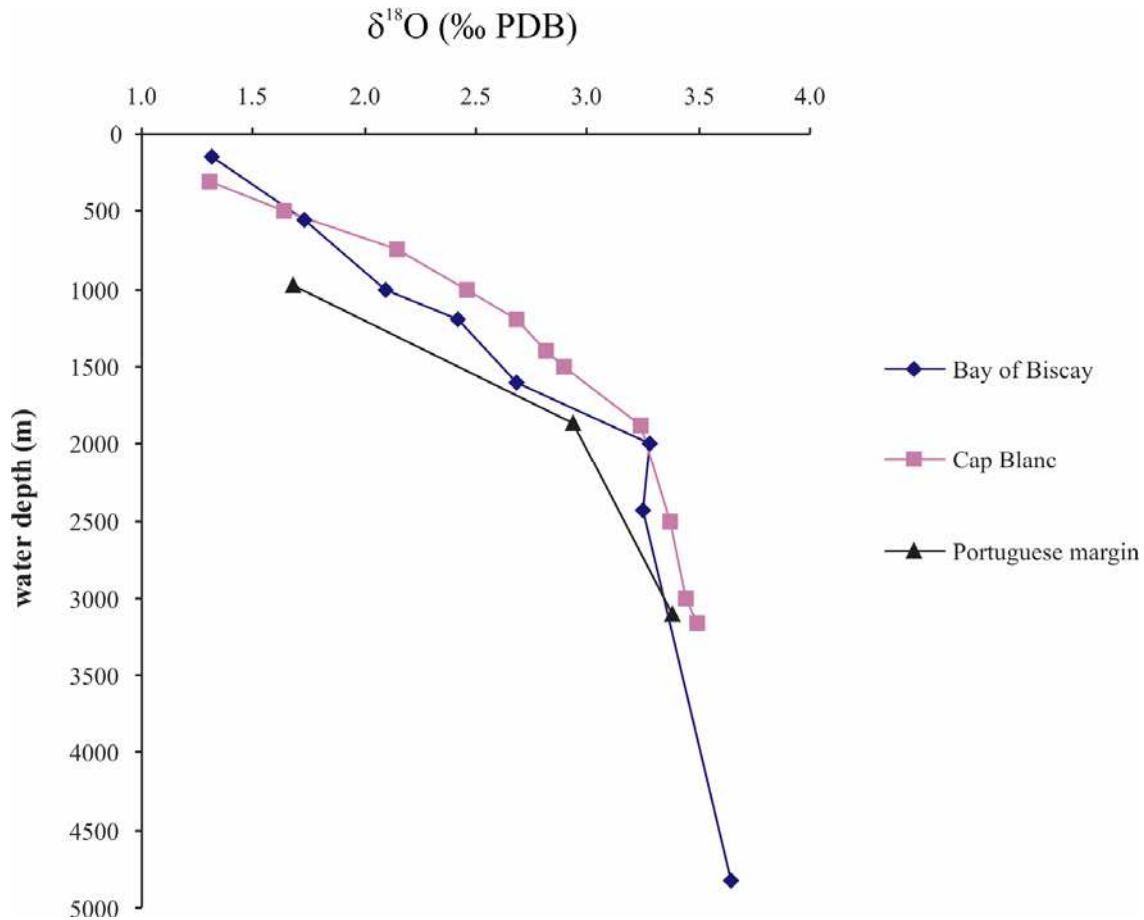


Figure 8. $\delta^{18}\text{O}$ values of equilibrium calcite in function of water depth in the three investigated areas.

4.3. Carbon isotopic composition

4.3.1. $\delta^{13}\text{C}$ along the transects

The evolution of the $\delta^{13}\text{C}$ of the four main species along our three bathymetric transects has been plotted on Fig. 9. As for the $\delta^{18}\text{O}$, we applied a correction factor of +0.29 ‰ to the $\delta^{13}\text{C}$ values of *Cibicides kullenbergi* in stations where *C. wuellerstorfi* $\delta^{13}\text{C}$ was not measured to obtain more values for the *C. wuellerstorfi* curve. This correction factor has been calculated in the area of Cap Blanc where both species occur together at several water depths (see chapter 5). Even if this correction induces probably a slight uncertainty, it strengthens the overall tendency of the *C. wuellerstorfi* $\delta^{13}\text{C}$ curve.

The $\delta^{13}\text{C}$ of *C. wuellerstorfi* is rather similar in the three investigated areas (Fig. 9). It varies between +0.4 and +1.0 ‰ and is rather stable along the water column. The superficial

microhabitat of this taxon makes that it more or less reflects the bottom water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$. In the area of Cap Blanc, below 1000 m there is significant deviation towards more negative values.

The average offset between *C. wuellerstorfi* and bottom water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ is -0.20‰ off Cap blanc (only stations below 1000 m considered), -0.25‰ in the Bay of Biscay and -0.20‰ in the Portuguese margin. With the exception of the stations shallower than 1000 m off Cap Blanc, there is a systematic offset, suggesting that this species is a reliable recorder of the bottom water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$.

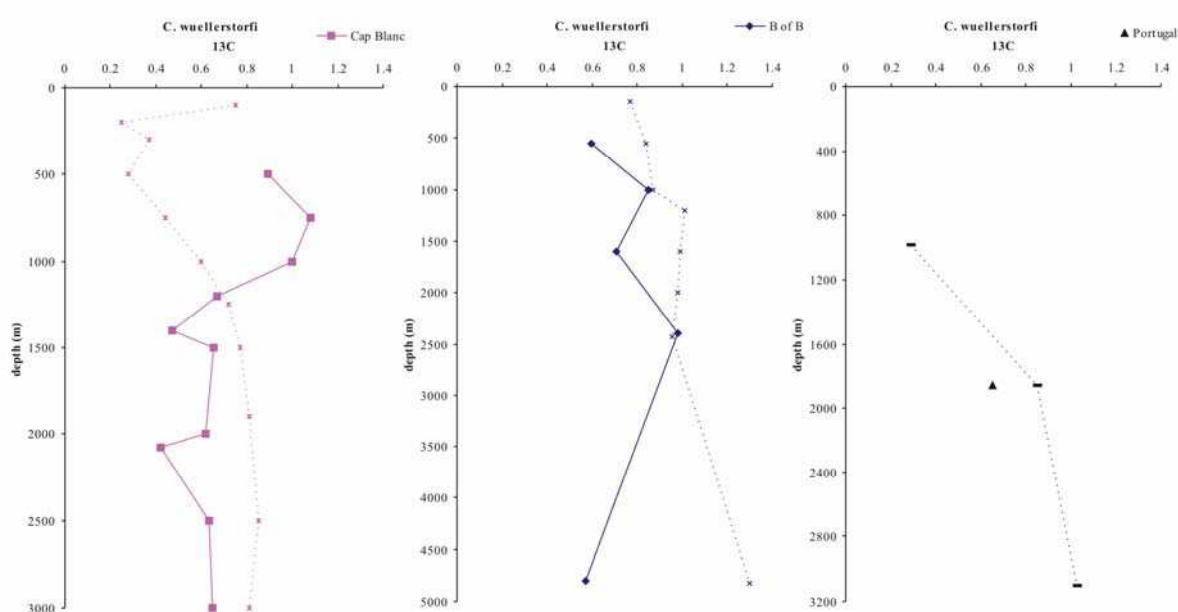


Figure 9. Comparison between the $\delta^{13}\text{C}$ of *C. wuellerstorfi* and the $\delta^{13}\text{C}$ of bottom water DIC in the three areas (Left: Cap Blanc; middle: Bay of Biscay; right : Portuguese margin)

The comparison of the four main species in the three areas reveals that the $\delta^{13}\text{C}$ of shallow infaunal and epifaunal species (*U. peregrina* and *C. wuellerstorfi*, respectively) is rather similar in different trophic regimes. On the contrary, the $\delta^{13}\text{C}$ of infaunal species (*M. barleeanus* and *Globobulimina*) shows significant differences between the three areas. There is a strong depletion of the $\delta^{13}\text{C}$ in the more oligotrophic area (Portuguese margin) compared to the eutrophic area (Cap Blanc). These observations contrast with the observations of Eberwein & Mackensen (2006) in bathymetrical transects off Morocco, who showed strong depletion of mean $\delta^{13}\text{C}$ values of superficial species in eutrophic regions compared to oligotrophic regions.

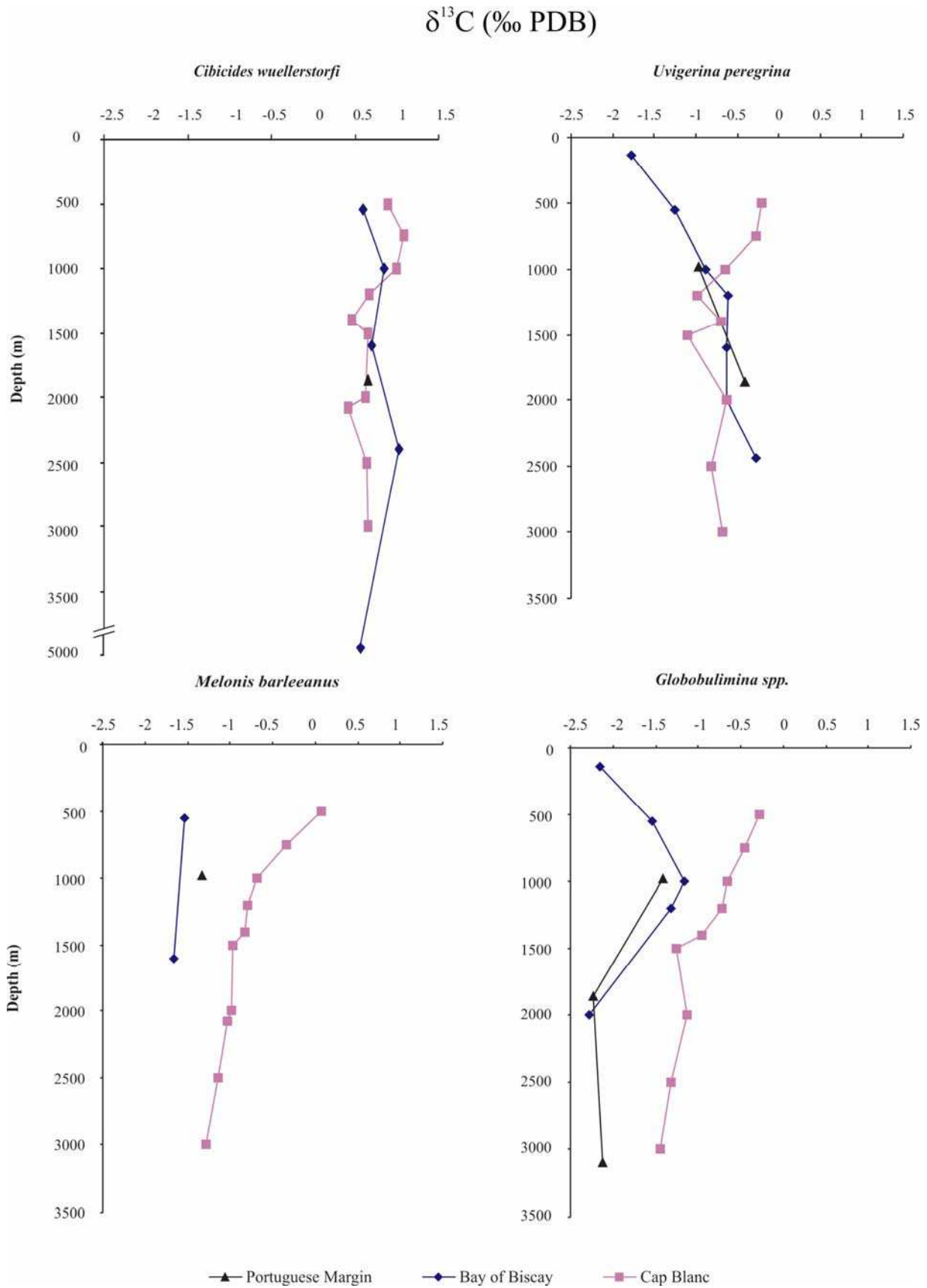


Figure 9: $\delta^{13}\text{C}$ values of *Cibicides wuellerstorfi*, *Melonis barleeanus*, *Uvigerina peregrina* and *Globobulimina* spp. in function of water depth in the three investigated areas

4.3.2. Relationship between foraminiferal $\delta^{13}\text{C}$ and microhabitats

Our data from the Portuguese margin show depletions in the $\delta^{13}\text{C}$ of all foraminiferal taxa compared to bottom water $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$. The $\delta^{13}\text{C}$ difference between infaunal species and bottom water DIC reflects the pore water gradient (McCorkle *et al.*, 1997). Moreover, the amplitude of the depletion basically reflects the vertical distribution of the foraminifera in the sediment, with a shift towards lighter $\delta^{13}\text{C}$ values with an increasingly deeper microhabitat (e.g. Woodruff *et al.*, 1980; Mackensen *et al.*, 2000; Holsten *et al.*, 2004). In our study, shallow infaunal *Uvigerina mediterranea* and *U. peregrina* have a heavier $\delta^{13}\text{C}$ than intermediate infaunal *Melonis barleeanus* that has a heavier $\delta^{13}\text{C}$ than deep infaunal *Globobulimina affinis*. This observation is in good agreement with previous studies that related the $\delta^{13}\text{C}$ of species with their microhabitat (e.g. Fontanier *et al.*, 2006a).

We also notice that the offset between *U. peregrina* and *G. affinis* increases between 980 m and 1860 m, from 0.44 to 1.84 ‰. This increasing offset in $\delta^{13}\text{C}$ is accompanied by a slight increase of the difference in Average Living Depth of these two species (3.4 cm at station FP8 to 4.8 cm at station FP10). Since the microhabitat tends to become deeper at a greater water depth, and thus, with a lower organic flux, we suspect that there may be a consistent relationship between the organic flux and the isotopic offset between surface dwellers and deep infaunal taxa. In the following paragraphs we will investigate this relationship.

In order to explore how the foraminiferal microhabitat is related to the downward flux of organic matter, we plot in Fig. 10 for three couples of species the difference in microhabitat (ΔALD_{10}) against the estimated value of J_z .

In fig. 10a, where the ΔALD_{10} between the shallow infaunal *U. peregrina* and the deep infaunal *G. affinis* is plotted in function of J_z , we see a very clear linear tendency to a lower ΔALD_{10} with a higher J_z , in the range of 0 to 10 g C/m²/yr. At still higher flux levels, the ΔALD_{10} remains stable at about 1.5 to 2 cm (but we only have a single observation above 15 g/m²/yr). This means that in case of decreasing, the microhabitats from these two species become more and more separated, and they will probably calcify in progressively more different biogeochemical conditions. Towards higher flux levels, on the contrary, their microhabitats will become less and less separated, and they calcify in more and more similar biogeochemical conditions. At a flux rate of about 10 g C/m²/yr a status quo is reached, where *U. peregrina* lives preferentially in the topmost layer of the sediment, whereas *G. affinis* lives

slightly deeper, at the basis of the oxic layer. In these highly eutrophic sites, it can not be excluded that the $\delta^{13}\text{C}$ of the usually deep infaunal *G. affinis* at least partly registers a bottom water imprint. Such a possibility is strengthened by observations of Fontanier *et al.* (2002) of important quantities of juvenile *G. affinis* close to the sediment water interface, suggesting reproduction and early calcification in the upper part of the vertical distributional range of this taxon.

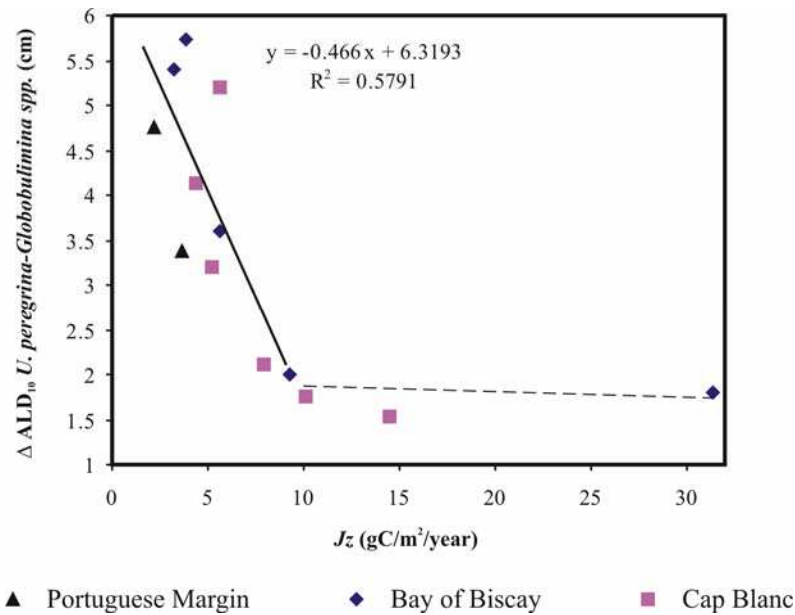


Figure 10a . ΔALD_{10} (cm) between the shallow infaunal *U. peregrina* and the deep infaunal *Globobulimina affinis* in function of the estimated export flux J_z .

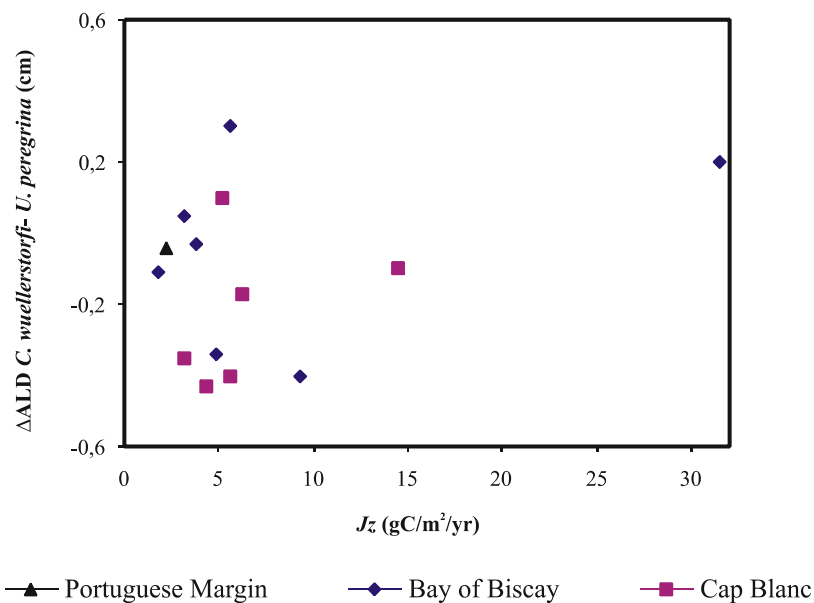


Figure 10b. ΔALD_{10} (cm) between the epifaunal *C. wuellerstorfi* and the shallow infaunal *U. peregrina* in function of the estimated export flux J_z .

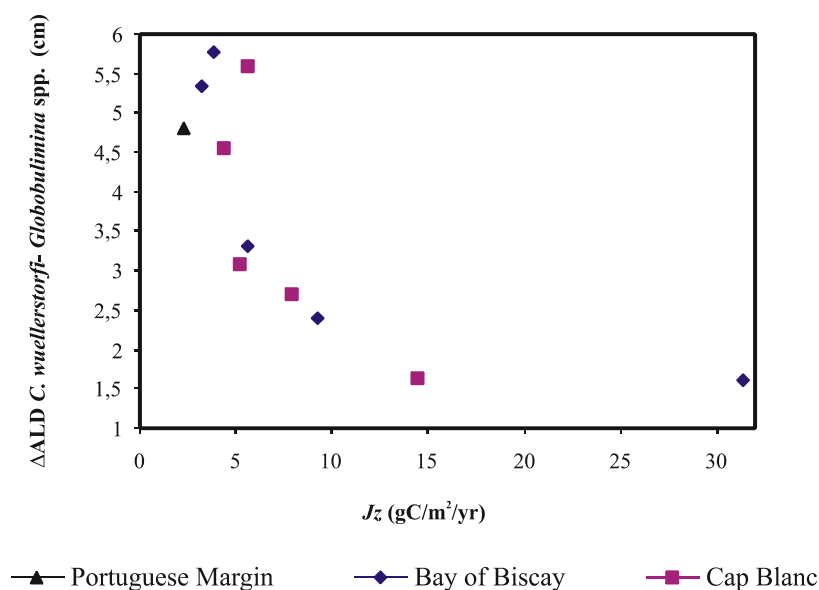


Figure 10c. Δ ALD₁₀ (cm) between the epifaunal *C.wuellerstorfi* and the deep infaunal *Globobulimina* in function of the estimated export flux J_z .

Rather surprisingly, no such trend is visible in fig. 10b, where the Δ ALD₁₀ between the supposedly epifaunal *C. wuellerstorfi* and the shallow infaunal *U. peregrina* is plotted against estimated J_z . This picture clearly shows that there is no systematical change in the microhabitat of these two superficial taxa in response to changing organic flux rates.

Fig. 10c, which shows the Δ ALD₁₀ between the supposedly epifaunal *C. wuellerstorfi* and the deep infaunal *G. affinis* against the estimated J_z shows a rather similar relation as that between *U. peregrina* and *G. affinis*.

The patterns shown in fig. 10a-c confirm that there is indeed a relationship between the organic flux to the ocean floor, and the difference in microhabitat depth between surface dwellers and deep infaunal taxa. In high flux regimes, deep infaunal taxa may calcify relatively close to the sediment-water interface, and have at least a partial bottom water signature. Towards deeper, more oligotrophic sites, they will calcify deeper and deeper in the sediment, in progressively more ¹³C-depleted pore waters.

In order to further explore this relationship between the total organic flux to the ocean floor (J_z total), the foraminiferal microhabitat and the foraminiferal $\delta^{13}\text{C}$, we plot in fig 11 the $\Delta\delta^{13}\text{C}$ between *U. peregrina* and *G. affinis* in function of J_z . Fig. 11 shows a clear linear relationship, with a decreasing $\Delta\delta^{13}\text{C}$ with an increasing J_z , in the range of 0 to about 7 g C/m²/yr. At higher J_z values, there is no apparent relationship between the two parameters.

Towards lower J_z values, the $\Delta\delta^{13}\text{C}$ between *U. peregrina* and *Globobulimina affinis* increases, reflecting the better established microhabitat separation between the two species.

The $\Delta\delta^{13}\text{C}$ decreases from about 1.8 ‰ at a J_z of 2 g C/m²/yr to about -0.2 at 7 g C/m²/yr. This means that there is a 0.4 ‰ decrease in $\Delta\delta^{13}\text{C}$ per 1 g C/m²/yr increase of carbon export to the ocean floor.

These data corroborate observations of Mackensen and Licari (2004), who showed that the offsets between deep infaunal *Globobulimina affinis* and epifaunal *C. wuellerstorfi* increase along a south-north transect in the south Atlantic, in parallel with increasing rates of organic matter decomposition. In our dataset, the $\Delta\delta^{13}\text{C}$ between these two species (Fig. 11b) shows a similar tendency as that of *U. peregrina* and *G. affinis*, but with a considerably larger scatter. We have a lack of data towards high export fluxes, because *C. wuellerstorfi* is an oligotrophic species.

It appears that the $\Delta\delta^{13}\text{C}$ between *U. peregrina* and *G. affinis* is a promising tool to reconstruct the flux of organic matter to the ocean floor in mesotrophic areas, with J_z varying from 2 to 7 g C/m²/yr. It should be realized, however, that our estimations of J_z are subject to a large uncertainty. Before formalizing a paleoproductivity proxy based on the $\Delta\delta^{13}\text{C}$ between surface dwellers and deep infaunal taxa, the present data should be substantiated, by 1) similar observations in other flux regimes, 2) better quantifications of export production to the ocean floor, and 3) modeling exercises, that can elucidate the complex relationships between J_z , the foraminiferal microhabitat and the $\delta^{13}\text{C}$.

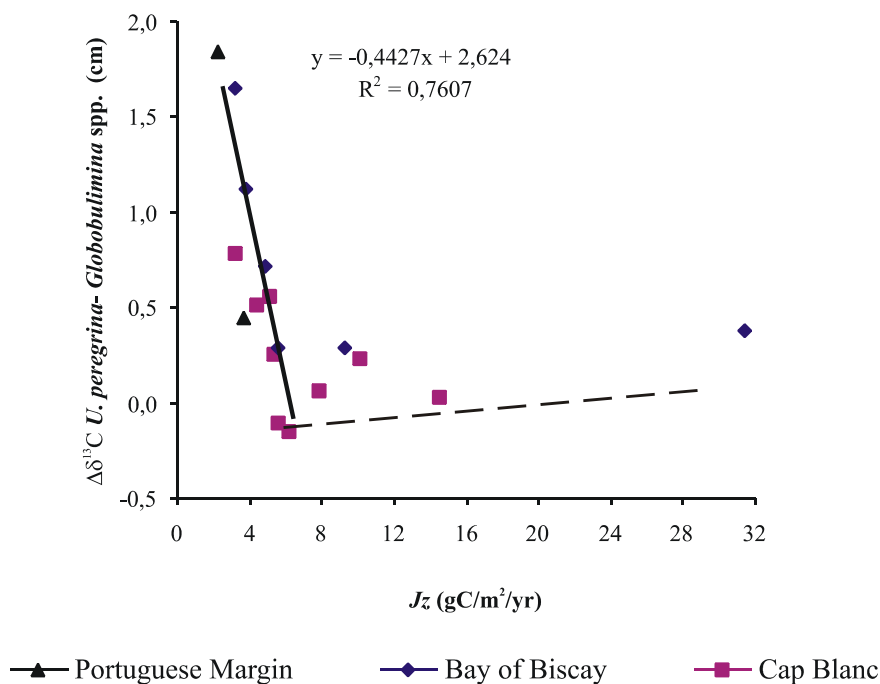


Figure 11a. $\Delta\delta^{13}\text{C}$ between the shallow infaunal *U. peregrina* and the deep infaunal *Globobulimina affinis* in function of the export flux.

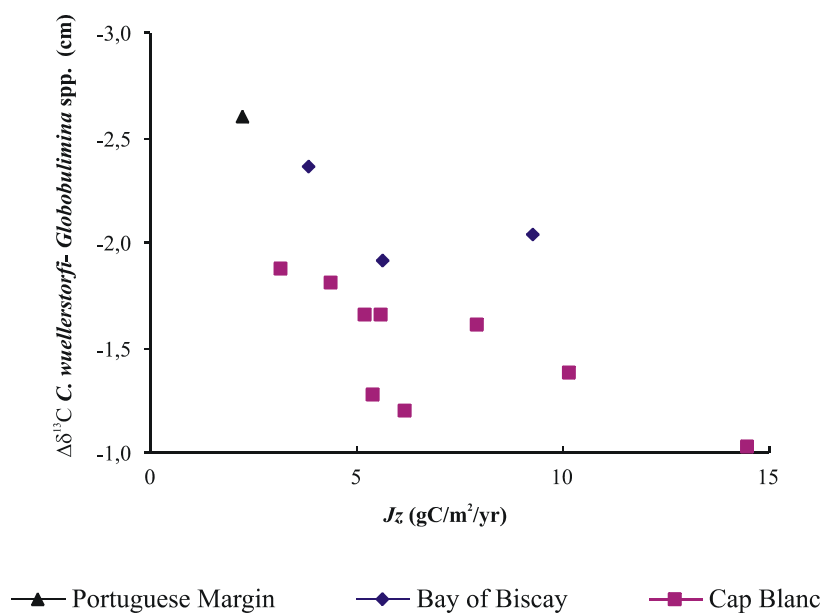


Figure 11a. $\Delta\delta^{13}C$ between the shallow infaunal *C. wuellerstorfi* and the deep infaunal *Globobulimina affinis* in function of the export flux.

4.3.3. Relationship between foraminiferal $\delta^{13}C$ and bottom water oxygenation

Fontanier *et al.* (2006a) and McCorkle *et al.* (1990, 1997) found a very good correlation between bottom water oxygenation and the $\delta^{13}C$ of the deep infaunal *Globobulimina* spp. McCorkle & Emerson (1988) previously argued that bottom water oxygenation influences the intensity of organic matter degradation at the surface sediments, with a more intense oxic degradation in sediments below high bottom water oxygen concentration. As a result, the pore water $\delta^{13}C_{DIC}$ would be lower in case of higher oxygenation because of a higher degradation of ^{13}C -depleted organic matter. Therefore, deep infaunal species such as *Globobulimina* spp. should record a lower pore water $\delta^{13}C$ at the depth of oxygen zero in case of higher bottom water oxygenation.

We also found a very good correlation between the $\Delta\delta^{13}C$ of *Globobulimina* spp. and bottom water oxygenation (Fig. 12).

The main problem is that bottom water oxygenation and the organic flux are closely related, as discussed in previous chapters. Therefore, it is very difficult to deconvolute these two signals. Experimental work is needed to better differentiate which is the main factor influencing the isotopic composition of benthic foraminifera, to allow the development of more performing proxies.

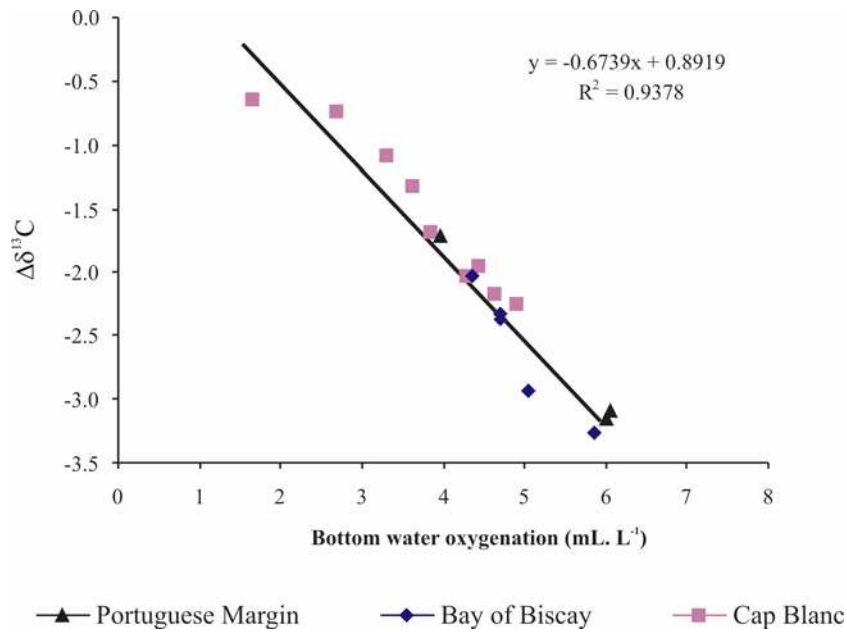


Figure 12. $\Delta\delta^{13}\text{C}$ between the deep infaunal *Globobulimina affinis* and the bottom water DIC in function of bottom water oxygenation.

5. CONCLUSIONS

We analyzed and compared the oxygen and carbon isotopic composition of different taxa living at different depths in the sediment, in three bathymetric transects from areas of the North-eastern Atlantic with different organic matter flux. Our main conclusions are:

1. Systematic offsets between the $\delta^{18}\text{O}$ of the various species and equilibrium calcite support the hypothesis that species-specific vital effects are important. In case of the application of the O'Neil fractionation factor (1969), $\delta^{18}\text{O}$ values of *U. peregrina* are close to the equilibrium calcite, *Globobulimina* species show a slight positive deviation (+0.25-0.35 ‰), while *Melonis barleeanus*, *Cibicidoides kullenbergi* and *Cibicides wuellerstorfi* have negative deviations (from -0.40 to -0.55 ‰, from -0.52 to -0.80 ‰ and from -0.6 to -0.90 ‰ respectively).
2. Measurements of different size classes of *Uvigerina mediterranea* shows an ontogenic enrichment of about +0.50 ‰ in $\delta^{13}\text{C}$ between 125 μm and >425 μm . It supports the observations of Schmiiedl *et al.* (2004) who hypothesized that the ^{13}C -depletion in juvenile tests is caused by higher metabolic rates. We did not observe a

significant enrichment in $\delta^{18}\text{O}$, which may be due to the lack of measurements above the size range of 425 μm .

3. On the basis of changes in the $\Delta\delta^{18}\text{O}$ between surface dwelling and intermediate and deep infaunal taxa, we were capable to estimate a carbonate ion effect of about +0.60‰ (in $\delta^{18}\text{O}$) per 100 $\mu\text{mol/kg CO}_3^{2-}$. For $\delta^{13}\text{C}$ this effect should be about three times higher. Because of the increasingly light $\delta^{13}\text{C}$ found in infaunal taxa, it appears that this carbonate ion effect is more than compensated by the microhabitat effect, i.e. the integration of ^{13}C - depleted DIC resulting from the degradation of organic detritus.
4. The $\Delta\delta^{13}\text{C}_{U.peregrina-Globobulimina}$ shows a good correlation with the organic flux. When the organic flux is low, benthic foraminiferal microhabitats are extended. Therefore, shallow infaunal species and deep infaunal species calcify in geochemically different environments, and show a high $\Delta\delta^{13}\text{C}$. On the contrary, when the organic flux is high, microhabitats are much more compressed and *U. peregrina* and *Globobulimina* live in an isotopically similar environment. Their $\Delta\delta^{13}\text{C}$ is in that case close to zero. We assess that $\Delta\delta^{13}\text{C}_{U.peregrina-Globobulimina}$ is a promising proxy of paleoexport flux.
5. It is evident that the pore water chemistry plays an important role in determining the isotopic composition of infaunal taxa. Unfortunately, pore water chemistry is very complex, because many parameters interact. The microhabitat selection of infaunal foraminifera, that decides in how far their isotopic composition is determined by pore waters, or by a mixture of pore and bottom waters, is another complicated parameter. In order to advance in the application of foraminiferal stable isotopes as paleoceanographical proxies, it is necessary to devise studies in which all parameters (e.g. pore water carbonate chemistry and stable isotopes, benthic foraminiferal microhabitat and stable isotopic composition, organic flux to the ocean floor J_z) are precisely known. Only when such complete data sets will be available for areas with different organic flux regimes, will it be possible to fully understand the benthic foraminiferal $\delta^{13}\text{C}$, and, eventually, to develop reliable proxies for paleoproductivity and/or paleo bottom water oxygenation.

Station FP8 (980 m)					
	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$
<i>U. mediterranea</i>	1,75	-0,71	<i>G. affinis</i>	2,04	-1,36
	1,70	-0,89		1,97	-1,44
	1,74	-0,73		2,01	-1,51
	1,65	-0,29		1,92	-1,70
	1,78	-0,45		1,99	-1,43
	1,67	-0,52		2,05	-1,39
	1,83	-0,12		2,00	-1,41
	1,75	-0,40		1,99	-1,55
	1,78	-0,27		2,06	-1,53
	1,83	-0,38		1,95	-1,36
	1,71	-0,14		1,97	-1,51
	1,67	-0,42		2,08	-1,53
	1,92	-0,06		1,98	-1,33
	1,64	-0,47		1,97	-1,39
	1,97	0,10		1,87	-1,47
	1,68	-0,62		2,02	-1,43
	1,88	-0,27		2,09	-1,21
	1,76	-0,59		<i>M. barleeanus</i>	1,15
	1,75	-0,50	1,29		-1,48
	1,63	-0,27	1,29		-1,56
1,87	-0,29	1,29	-1,06		
1,64	-0,63	1,35	-1,58		
1,64	-0,23	1,31	-1,36		
1,72	-0,66	<i>U. peregrina</i>	1,73	-0,86	
1,75	-0,45		1,63	-1,04	
1,61	-0,06		1,71	-1,01	
1,82	-0,34				
1,62	-0,44				
1,66	0,11				
1,86	-0,23				
1,87	-0,46				
1,56	-0,33				
1,89	-0,16				
1,85	-0,11				

Appendix 1. Isotopic measurements of species performed at station FP8 (980 m), Portuguese margin.

FP10 (1860 m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$
<i>C. kullenbergi</i>	2,28	0,35
	2,19	0,43
	2,26	0,29
	2,29	0,09
	2,16	0,65
<i>C. robertsonianus</i>	2,35	0,21
<i>G. affinis</i>	3,30	-2,18
	3,31	-2,35
	3,36	-2,15
	3,29	-2,25
	3,28	-2,24
<i>U. peregrina</i>	2,86	-0,71
	3,18	-0,37
	2,69	-0,58
	2,98	-0,01
	2,99	-0,34

Appendix 2. Isotopic measurements of species performed at station FP10 (1860 m), Portuguese margin.

Station FP9 (3100 m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$
<i>G. affinis</i>	3,61	-2,19
	3,68	-2,06

Appendix 3. Isotopic measurements of species performed at station FP9 (3100 m), Portuguese margin.

Station FP11 (1600 m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$
<i>C. kullenbergi</i>	2,30	0,35
	2,37	0,50
	2,13	0,85
	2,29	0,34
<i>C. kullenbergi</i>	2,18	0,76
	2,34	0,31
	2,41	0,28
	2,28	0,29
	2,33	0,32
	2,15	0,28
	2,26	0,30
<i>M. barleeanus</i>	2,36	-1,66
<i>U. peregrina</i>	2,84	-0,65
	2,86	-0,64
	2,85	-0,75
	2,68	-0,58
	2,95	-0,61
	2,79	-0,46
<i>C. robertsonianus</i>	2,34	0,04

Station FP1 (2400m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$
<i>C. kullenbergi</i>	2,50	0,52
	2,60	0,47
	2,74	0,73
	2,80	0,79
	2,62	0,69
<i>C. wuellerstorfi</i>	2,40	1,03
<i>U. peregrina</i>	2,93	-0,27

Station FP2 (4800m)	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$
<i>C. wuellerstorfi</i>	2,54	0,57
<i>M. pompiliodes</i>	2,70	0,54

Appendix 4. Isotopic measurements of species performed at station FP11 (1600 m), FP1 (2400 m) and FP2 (4800 m) of the Bay of Biscay.

SYNTHESE ET CONCLUSIONS

SYNTHESE ET CONCLUSIONS

Le but de cette thèse était d'investiguer l'influence des paramètres écologiques sur la composition isotopique des tests de foraminifères benthiques vivants, afin d'améliorer l'utilisation de ces tests en tant que proxies de paléoproduktivité et, par conséquent, de permettre une meilleure interprétation des signaux fossiles. Pour atteindre notre objectif, nous avons mené notre travail en trois phases :

- 1) Une étude taxonomique pragmatique
- 2) Une étude poussée de l'écologie dans trois zones avec différents contextes trophiques de surface
- 3) Une étude isotopique dans les même trois zones de l'Atlantique Nord-Est :

la Marge du Portugal, un milieu oligotrophe (production primaire d'environ 100 gC/m²/an), le Golfe de Gascogne, méso-oligotrophe (PP d'environ 100-150 gC/m²/an), et Cap Blanc, zone eutrophe à upwelling au large de la Mauritanie (PP > 250 gC/m²/an).

L'étude taxonomique du chapitre 1 a permis de définir les groupements d'espèces ou de genres pertinents pour l'analyse isotopique en fonction de leur similitudes morphologiques et écologiques. Nous avons précisé la taxonomie des quatre principaux genres de foraminifères étudiés dans ce manuscrit.

Ensuite, l'étude écologique détaillée dans les chapitres 2, 3 et 4 des faunes vivantes de foraminifères dans les trois zones (étude des exigences trophiques, des microhabitats, de la variabilité spatiale, ce en regard du rôle du flux de matière organique exporté) a permis de mettre en évidence les spécificités écologiques de chaque espèce et d'en déduire les espèces les plus à même d'être utilisées comme proxies de paléoproduktivité.

Enfin, nous avons tenté de déterminer dans les chapitre 5 et 6 comment l'analyse isotopique simultanée de plusieurs espèces de microhabitats différents permet de reconstituer un paléo-profil de $\delta^{13}\text{C}$ dans le sédiment, et éventuellement d'en déduire la paléo-productivité.

Ci-dessous sont exposées les principales conclusions obtenues au cours de cette étude.

Synthèse sur la taxonomie des foraminifères benthiques (chapitre 1)

Nous avons étudié en détail la taxonomie de quatre genres de foraminifères (*Cibicides/Cibicidoides*, *Uvigerina*, *Melonis* et *Globobulimina*) utilisés couramment en paléocéanographie. Dans la mesure où nous avons observé une grande variabilité

CONCLUSION

morphologique, écologique, et isotopique au sein d'un même genre, notre étude a révélé qu'une distinction générique n'est en général pas suffisante pour les analyses isotopiques.

Dans le premier groupe étudié (*Cibicides/Cibicidoides*), nous avons fait la distinction entre le genre *Cibicides* de Montfort 1808 (test planoconvexe) et le genre *Cibicidoides* Thalmann 1939 (biconvexe). Nous avons pu différencier cinq morphotypes : *wuellerstorfi*, *ungerianus*, *kullenbergi*, *pachyderma* et *robertsonianus*. Nous avons identifié comme espèces à part entière *Cibicides wuellerstorfi*, facilement reconnaissable par ses sutures très recourbées et son test très aplati, et *Cibicidoides roberstonianus*, dont le test est très convexe et dont les sutures sont très peu courbées. Par contre, les trois morphotypes *pachyderma*, *kullenbergi* et *ungerianus* sont très similaires et font à notre avis partie d'une seule espèce. Leur différence morphologique est associée à une différence de répartition bathymétrique : le morphotype *pachyderma* vit en haut de la pente continentale (dans le Golfe de Gascogne, entre 500 et 1200 m environ), alors que le morphotype *kullenbergi* vit en bas de pente en milieu mésotrophe (entre 1600 et 2000 m environ). Les mesures isotopiques de ces deux morphotypes ont été directement reliées le long du transect bathymétrique du Golfe de Gascogne. Le morphotype minoritaire *ungerianus* est caractérisé par un test plus aplati ; il a été retrouvé avec les morphotypes *pachyderma* et *kullenbergi*. La plupart des morphotypes du groupe *Cibicides/Cibicidoides* ont un microhabitat endopélique superficiel, c'est à dire qu'ils vivent dans la partie supérieure du sédiment, dans le premier cm environ, sauf *C. robertsonianus* qui est toujours un peu plus en profondeur.

Parmi le deuxième genre étudié, *Uvigerina* d'Orbigny 1826, l'espèce *U. peregrina* est celle qui possède la plus grande variabilité morphologique. Cette variabilité reflète en fait une succession de nombreux morphotypes le long d'un gradient bathymétrique, voire trophique. L'espèce *Uvigerina mediterranea* est très différente morphologiquement de *U. peregrina*, et ne présente pas de grande variabilité si ce n'est dans la taille des individus qui peuvent atteindre 800 µm environ. Les deux espèces vivent dans le premier centimètre de sédiment, dans des conditions eutrophes pour *U. mediterranea*, et eutrophes à oligotrophes pour *U. peregrina*.

Le troisième genre étudié, *Melonis* de Montfort 1808, présente trois espèces qui se différencient morphologiquement par le niveau de compression de leur test. *Melonis zaandamae*, bien que souvent minoritaire, est une espèce intermédiaire morphologiquement entre *M. barleeanus* et *M. pompilioides*. Ces trois espèces ont des microhabitats distincts :

alors que *M. barleeanus* vit en profondeur dans le sédiment (microhabitat endopélique intermédiaire), *M. pompilioides* est une espèce de surface ; *M. zaandamae* a un microhabitat intermédiaire. De plus, ces deux dernières espèces sont trouvées à des grandes profondeurs, en milieu oligotrophe, alors que *M. barleeanus* vit préférentiellement dans des milieux eutrophes à mésotrophes.

Enfin, le genre *Globobulimina* Cushman 1927, présente une variabilité morphologique très importante. Nous avons identifié deux extrêmes morphologiques que nous avons appelés *affinis* et *pyrula*, mais il existe une multitude d'intermédiaires. Nous n'avons cependant pas pu mettre en évidence des différences claires de répartition ou de microhabitat entre ces deux morphotypes, ni de différences dans leur composition isotopique. En effet, tous les *Globobulimina* vivent en profondeur dans le sédiment (microhabitat endopélique profond) et dans des milieux eutrophes à mésotrophes. Nous pensons donc que le genre *Globobulimina* est peut-être monospécifique, et qu'il est possible de regrouper les différents morphotypes pour des analyses isotopiques.

Notre étude a donc montré la complexité de la taxonomie des foraminifères benthiques que nous avons rencontrés. Des analyses génétiques sont évidemment essentielles pour différencier définitivement les espèces les unes des autres et restent donc en perspective.

Synthèse sur l'écologie des foraminifères benthiques : Influence de la matière organique (chapitres 2, 3, 4)

L'étude de faunes de foraminifères benthiques au niveau de la Marge du Portugal, du Golfe de Gascogne et leur comparaison avec les faunes au large de Cap Blanc nous a révélé l'impact majeur du flux de matière organique sur les densités, la composition spécifique et la répartition verticale (microhabitat) des foraminifères dans le sédiment.

Une diminution du flux de matière organique entraîne une chute des densités totales de foraminifères. Ainsi, au niveau du Golfe de Gascogne comme au niveau de la marge du Portugal, les densités de foraminifères diminuent progressivement selon un gradient bathymétrique associé à un flux décroissant de matière organique. Au large de Cap Blanc, où les conditions hydrologiques sont plus complexes, on observe la même tendance même si les estimations de flux de matière organique sont moins fiables (chapitre 4).

CONCLUSION

Nous avons généralement observé que chaque espèce est inféodée à un éventail de flux donné. Par exemple, l'espèce *Uvigerina mediterranea* préfère des milieux riches en matière organique (milieux eutrophes), l'espèce *Cibicidoides kullenbergi* des milieux moins riches (mésotrophes), et l'espèce *Melonis pompilioides* des milieux très pauvres (oligotrophes). L'espèce *Uvigerina peregrina* est une espèce ubiquiste pouvant s'adapter à des milieux eutrophes, mésotrophes, voire oligotrophes.

Les apports en matière organique influencent également la répartition des espèces dans la colonne du sédiment, définissant ainsi des microhabitats spécifiques. Chaque espèce de foraminifère, dans le sédiment, appartient à une niche écologique donnée pour laquelle elle est la mieux adaptée. Ainsi certaines espèces préfèrent vivre sur le sédiment ou juste en dessous de l'interface (dans le premier cm), comme *Uvigerina mediterranea* et *U. peregrina*, qui se nourrissent de matière organique fraîche, facilement dégradable. En milieu moins riche, *Hoeglundina elegans* et *C. kullenbergi* se nourrissent également de phytodétritus en surface. Au contraire, *Melonis barleeanus* semble être adaptée à une matière plus dégradée, elle vit toujours juste au-dessus de la limite oxygène zéro. Les *Globobulimina* spp. sont toujours retrouvées à plusieurs centimètres dans le sédiment, juste sous le niveau oxygéné du sédiment.

Une observation importante a été l'évolution du microhabitat de ces espèces endopéliques en fonction de la profondeur de pénétration de l'oxygène, et donc du flux de matière organique. Effectivement, l'oxygène est épuisé plus rapidement par la respiration lorsque la quantité de matière organique dégradable disponible est plus importante. Les *Globobulimina* et *Melonis barleeanus*, dont le microhabitat est relié à la limite d'oxygène zéro, vivent plus en profondeur en milieu mésotrophe qu'en milieu eutrophe (Fig. 1). Nous avons observé un seuil critique de flux de matière organique à environ $2 \text{ gC/m}^2/\text{an}$ en dessous duquel le développement des endofaunes est impossible ; les faibles quantités de matière organique sont totalement utilisées par les faunes de surface et aucune nourriture n'est disponible pour les niveaux inférieurs du sédiment. Ces résultats illustrent parfaitement le modèle TROX de Jorissen *et al.* (1995) selon lequel, en milieu oligotrophe, l'oxygène n'est pas le facteur limitant du développement des endofaunes, il s'agit plutôt de la matière organique.

Nous avons également mis en évidence une spéciation de la matière organique . Alors que les espèces de surface comme *Uvigerina mediterranea* répondent directement au flux de

matière organique labile (phytodétritus), les endofaunes telles que *Globobulimina* spp. sont plutôt influencées par les apports en matière organique plus réfractaire.

De plus, la répartition de la matière organique en milieu profond n'est pas uniforme. Ainsi la comparaison des faunes de six carottes distantes de plusieurs décimètres (chapitre 3) nous a permis de constater l'existence d'une microvariabilité dans la répartition des densités de foraminifères de surface (épifaunes) et d'en déduire une répartition hétérogène des phytodétritus sur le plancher océanique (patchiness). Nous avons pu observer le caractère opportuniste de l'espèce *Uvigerina mediterranea*. A méso-échelle (à quelques dizaines ou centaines de mètres de distance), ce sont plutôt les endobiontes, réactives aux apports de matière organique plus réfractaire, qui présentent des variations de densités.

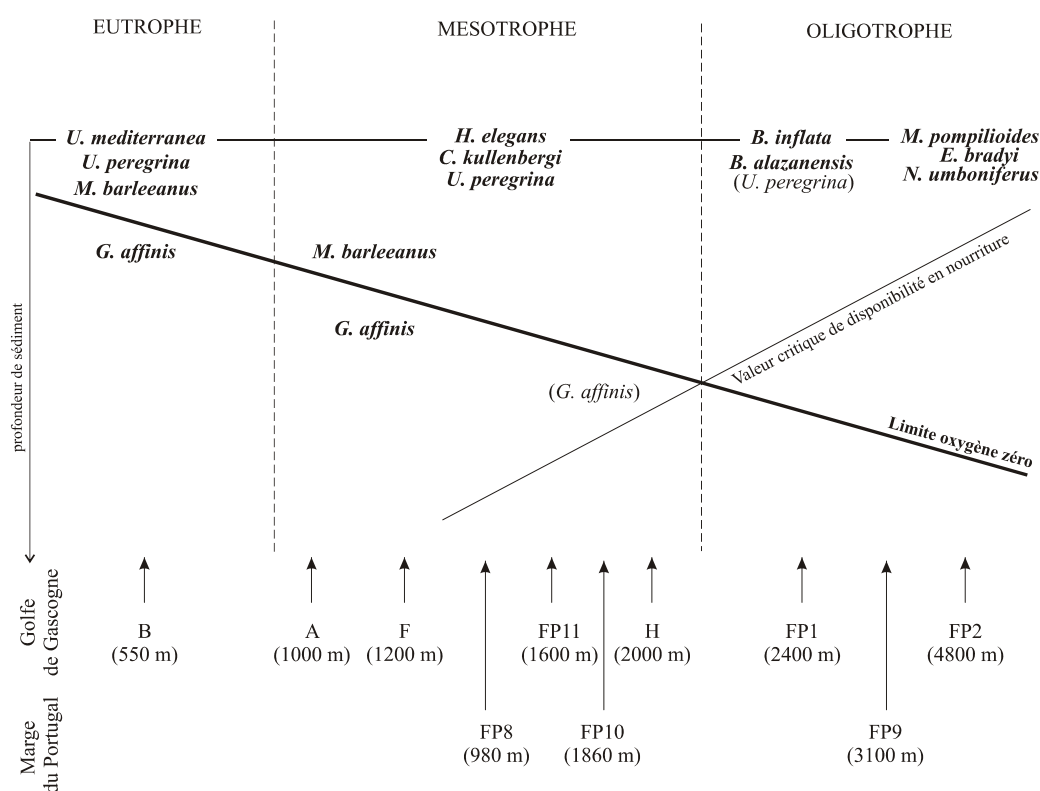


Figure 1. Distribution et microhabitats des foraminifères le long d'un gradient trophique (eutrophe, mésotrophe et oligotrophe). Les stations étudiées sont indiquées approximativement. Les parenthèses signifient des très faibles densités.

D'après nos résultats, la matière organique semble donc être le facteur majeur influençant la répartition des foraminifères en milieu benthique profond. Mais les écosystèmes benthiques profonds sont des systèmes dynamiques, en perpétuelle évolution, dont les biocénoses réagissent rapidement aux variations locales et saisonnières d'apports en phytodétritus pélagiques. Les microhabitats des espèces dans le sédiment sont également

CONCLUSION

déterminés par les apports en matière organique, aussi bien en fonction de leur quantité que de leur qualité (matière labile ou réfractaire). Nous ne négligeons cependant pas le fait que d'autres facteurs, tels que l'oxygénation, la courantologie et la granulométrie, jouent probablement un rôle à prendre en compte pour comprendre parfaitement la répartition des foraminifères benthiques en milieu profond. La Figure 1 résume les microhabitats et la répartition des faunes de foraminifères dans le Golfe de Gascogne et la marge du Portugal. Nous avons indiqué approximativement à quel niveau trophique se trouvent les stations étudiées dans les chapitres précédents.

Synthèse sur les isotopes des foraminifères benthiques : utilisation potentielle en tant que proxies de paléoproduction et de paléoxygénation (chapitres 5 et 6)

Dans les chapitres 5 et 6, nous avons discuté la composition isotopique de nos espèces majoritaires.

À cause de la dégradation de la matière organique pauvre en C^{13} à l'interface eau-sédiment, la composition de l'eau interstitielle diminue en profondeur du sédiment, et les endofaunes (*M. barleeanus*, *Globobulimina* spp.) ont systématiquement présenté des valeurs en $\delta^{13}C$ plus faibles que celles des faunes de surface (e.g. *U. mediterranea*, *C. kullenbergi*). Cet 'effet de microhabitat' semble être le facteur prédominant gouvernant le $\delta^{13}C$ des foraminifères. D'autres facteurs influençant la composition isotopique des foraminifères ont pourtant été mis en évidence.

Nous avons observé un enrichissement isotopique ontogénique (avec la croissance) en carbone et en oxygène (même si de moindre ampleur) pour l'espèce *Uvigerina mediterranea* au niveau de la marge du Portugal ($\delta^{13}C$ augmente de +0.51 ‰ entre une taille de 150-200 μm une taille > 425 μm). Ces observations soulignent l'importance de choisir une fourchette de taille d'individus très restreinte pour faire des mesures isotopiques.

Nous avons également constaté dans nos données de Cap Blanc que la concentration en ion carbonate [CO_3^{2-}] dans l'eau interstitielle a une influence sur le $\delta^{18}O$ des espèces endopéliques (*Cibicides robertsonianus*, *Melonis barleeanus*, *Globobulimina* spp.). Lorsque que [CO_3^{2-}] diminue, le $\delta^{18}O$ des foraminifères augmente. Dans le sédiment superficiel où la respiration aérobie est dominante, la diminution de [CO_3^{2-}] se traduit par une augmentation de l'écart en $\delta^{18}O$ entre les endofaunes et les faunes de surface vers les grandes profondeurs. Cette observation suggère que l'ion [CO_3^{2-}] a également un effet sur le $\delta^{13}C$ des

endofaunes, mais que cet effet est caché par l'effet microhabitat, effet opposé de plus grande ampleur.

L'écart en C^{13} entre l'endobionte profonde *Globobulimina* spp. et l'espèce de surface *Uvigerina peregrina* ($\Delta\delta^{13}C_{\text{Globobulimina spp.} - \text{Uvigerina peregrina}}$) est relié au flux de matière organique : sous un certain seuil de flux total de matière organique (environ 6-7 g C/m²/an), l'écart important en $\delta^{13}C$ reflète une différence de microhabitat importante. Cet écart $\Delta\delta^{13}C$ diminue progressivement jusqu'à ce seuil où les microhabitats sont tellement comprimés que ces deux espèces se trouvent dans des milieux géochimiques comparables. Au-delà de ce niveau, le $\Delta\delta^{13}C_{\text{Globobulimina spp.} - \text{Uvigerina peregrina}}$ reste stable (Fig. 2).

Cette observation nous permet de considérer l'utilisation du $\Delta\delta^{13}C_{\text{Globobulimina spp.} - \text{Uvigerina peregrina}}$ comme :

- 1) Un moyen de différencier un milieu eutrophe ($\Delta\delta^{13}C$ faible) d'un milieu oligotrophe ($\Delta\delta^{13}C$ important)
- 2) Un moyen de reconstituer le Jz dans des milieux méso- à oligotrophe

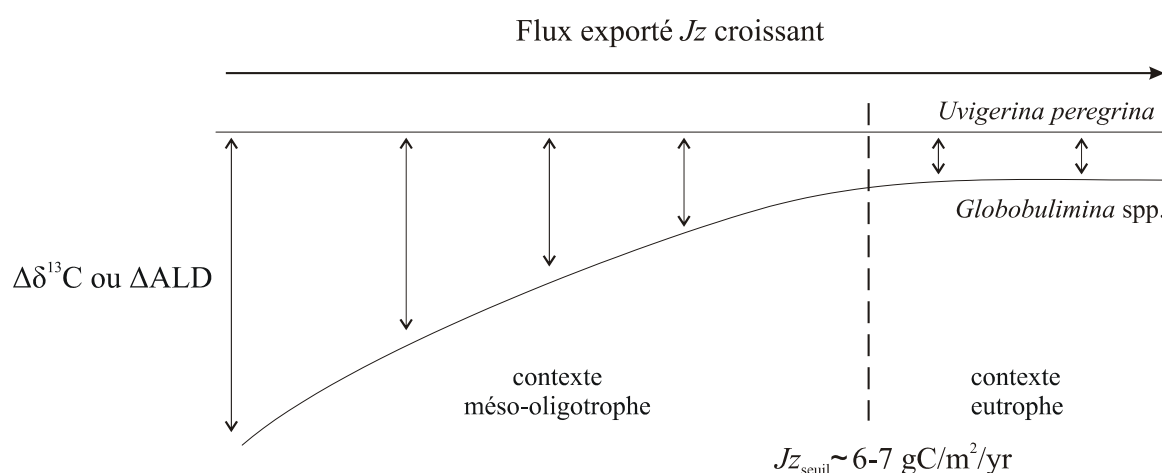


Figure 2. Schéma indiquant la diminution de l'écart entre le $\delta^{13}C$ de l'espèce de surface *Uvigerina peregrina* et l'espèce endobionte *Globobulimina* spp. en fonction du flux croissant Jz de matière organique. Cette diminution de $\Delta\delta^{13}C$ est accompagnée d'une diminution de l'écart de la profondeur de vie moyenne (ALD, Average Living Depth) entre ces deux espèces. Le Jz seuil représente le seuil de flux de matière organique exporté au-delà duquel les microhabitats n'évoluent plus et les $\Delta\delta^{13}C$ sont stables

En perspective, nous pouvons donc envisager l'utilisation du $\Delta\delta^{13}C_{\text{Globobulimina spp.} - \text{Uvigerina peregrina}}$ comme proxy de paléo-flux exporté, et donc de paléoproduktivité, mais cela nécessite une meilleure quantification des écarts de $\delta^{13}C$ en fonction du flux de matière organique. Il faut calibrer la composition isotopique en fonction des écarts de microhabitats. De plus, il faut chercher si le seuil observé est constant d'une étude à l'autre. Pour cela, de meilleures estimations du flux de matière organique sont nécessaires.

CONCLUSION

BIBLIOGRAPHIE

- ABRANTES, F. G. 1988. Diatom assemblages as upwelling indicators in surface sediments off Portugal. *Marine Geology* **85**: 15-39.
- AGIP. 1982. Foraminiferi Padani. Milan.
- ALLER, J. Y. 1982. The effect of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water, p. 53-102. In P. C. McCall and M. J. S. Tevesz [eds.], Animal-sediment relations. Plenum Press, New-York.
- ALLER, J. Y., and R. C. ALLER. 1986. Evidence for localized enhancement of biological activity associated with tube and burrow structures in the deep-sea sediments at the HEBBLE site, western North Atlantic. *Deep-Sea Research* **33** (6).
- ALTENBACH, A. V. 1985. Die Biomasse der benthische Foraminiferen, Auswertungen von "Meteor"-Expeditionen im stliche Nordatlantik. University of Kiel, Ph.D. diss.
- . 1988. Deep-sea foraminifera and flux rates of organic carbon. *Revue de Paléobiologie* Volume spécial **2**: 719-720.
- . 1992. Short term processes and patterns in the foraminiferal response to organic flux rates. *Marine Micropaleontology* **19**: 119-129.
- ALTENBACH, A. V., and M. SARNTHEIN. 1989. Productivity Record in Benthic Foraminifera, p. 255-269. In W. H. Berger, V. S. Smetacek and G. Wefer [eds.], Productivity of the Ocean: Present and Past. John Wiley & Sons, New York.
- ALTENBACH, A. V., U. PFLAUMANN, R. SCHIEBEL, A. THIES, S. TIMM, and M. TRAUTH. 1999. Scaling percentages and distributional patterns of benthic foraminifera with flux rates of organic carbon. *Journal of Foraminiferal Research* **29** (3): 173-185.
- ALTENBACH, A. V., G. F. LUTZE, R. SCHIEBEL, and J. SCHÖNFELD. 2003. Impact of interrelated and interdependent ecological controls on benthic foraminifera: an example from the Gulf of Guinea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **197** (3-4): 213-238.
- ALVE, E. 1994. Opportunistic features of the foraminifer *Stainforthia fusiformis* (Williamson): evidence from Frierfjord, Norway. *Journal of Micropaleontology* **13**: 24.
- ALVE, E., and J. M. BERNHARD. 1995. Vertical migratory response of benthic foraminifera to controlled oxygen concentrations in an experimental mesocosm. *Marine Ecology Progress Series* **116**: 137-151.
- ALVEIRINHO-DIAS, J. M., J. H. MONTEIRO, and L. C. GASPAS. 1980. Potencialides em cascalhos e areias da plataforma continental portuguesa.
- AMBAR, I., M. R. HOWE, and M. I. ABDULLAH. 1976. A physical and chemical description of the Mediterranean outflow in the Gulf of Cadiz. *Deutsche Hydrographische Zeitschrift* **29**: 58-68.
- ANDERSON, L. 1979. Simultaneous spectrophotometric determination of nitrite and nitrate by flow injection analysis. *Analytica Chimica Acta* **110**: 123-128.

BIBLIOGRAPHIE

- ANSCHUTZ, P., C. HYACINTHE, P. CARBONEL, J. M. JOUANNEAU, and F. JORISSEN. 1999. La distribution du phosphore inorganique dans les sédiments modernes du Golfe de Gascogne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* **328**: 765-771.
- ANTOINE, D., J. M. ANDRE, and A. MOREL. 1996. Oceanic primary production 2. Estimation at a global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll. *Global Biogeochemical cycles* **10** (1): 57-69.
- ARHAN, M., A. COLIN DE VERDIÈRE, and L. MEMERY. 1994. The eastern boundary of the subtropical North Atlantic. *Journal of Physical Oceanography* **24** (1295-1316).
- BAAS, J. H., J. SCHONFELD, and R. ZAHN. 1998. Mid-depth oxygen drawdown during Heinrich events: evidence from benthic foraminiferal community structure, trace-fossil tiering, and benthic $\delta^{13}\text{C}$ at the Portuguese Margin. *Marine Geology* **152** (1-3): 25-55.
- BAILEY, J. W. 1851. Microscopical examination of soundings made by the United States Coast Survey, off the Atlantic Coast of the United States. *Smithsonian Contributions to Knowledge* **2**.
- BARKER, R. W. 1960. Taxonomic notes on the Species Figured by H. B. Brady in his Report on the Foraminifera Dredged by H.M.S. Challenger during the Years 1873-1876. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication* **9**.
- BARMAWIDJAJA, D. M., F. J. JORISSEN, S. PUSKARIC, and G. J. VAN DER ZWAAN. 1992. Microhabitat selection by benthic foraminifera in the northern Adriatic sea. *Journal of Foraminiferal Research* **22** (4): 297-317.
- BARNETT, P. R. O., J. WATSON, and D. CONNELLY. 1984. A multiple corer for taking virtually undisturbed sample from shelf, bathyal and abyssal sediments. *Oceanologica Acta* **7**: 399-408.
- BAUCH, D., H. ERLLENKEUSER, H. WINCKLER, G. PAVLOVA, and J. THIEDE. 2002. Carbon isotopes and habitat of polar planktic foraminifera in the Okhotsk Sea: the "carbonate ion effect" under natural conditions. *Marine Micropaleontology* **871**: 1-17.
- BELANGER, P. E., W. B. CURRY, and R. K. MATTHEWS. 1981. Core-top evaluation of benthic foraminiferal isotopic ratios for Paleo-oceanographic interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **33**: 205-220.
- BEMIS, B. E., H. J. SPERO, J. BIJMA, and D. W. LEA. 1998. Reevaluation of the oxygen isotopic composition of planktonic foraminifera: Experimental results and revised paleotemperature equations. *Paleoceanography* **13** (2): 150-160.
- BEMIS, B. E., H. J. SPERO, D. W. LEA, and J. BIJMA. 2000. Temperature influence on the carbon isotopic composition of *Globigerina bulloides* and *Orbulina universa* (planktonic foraminifera). *Marine Micropaleontology* **38** (3-4): 213-228.
- BERGER, W. H., J. S. KILLINGLEY, and E. VINCENT. 1978. Stable isotopes in deep-sea carbonates : Box core ERDC-92, west equatorial Pacific. *Oceanologica Acta* **1**: 203-216.

- BERGER, W. H., and E. VINCENT. 1986. Deep-sea carbonates; reading the carbon isotope signal. *Geologische Rundschau* **75**: 249-269.
- BERGER, W. H., K. FISCHER, C. LAI, and G. WU. 1987. Ocean productivity and organic carbon flux. Part I. Overview and maps of primary production and export production. *SIO Ref. Ser.* **87-30**: 1-67.
- BERGER, W. H., and G. WEFER. 1988. Benthic deep-sea foraminifera: possible consequences of infaunal habitat for paleoceanographic interpretation. *Journal of Foraminiferal Research* **18** (2): 147-150.
- BERGER, W. H., V. S. SMETACEK, and G. WEFER. 1989. Ocean productivity and paleoproductivity - an overview, p. 1-34. In W. H. Berger, V. S. Smetacek and G. Wefer [eds.], *Productivity of the Ocean : present and past*. John Wiley & Sons, New-York.
- BERGER, W. H., and G. WEFER. 1990. Export productivity : seasonality and intermittency, and paleoceanographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **89**: 245-254.
- BERNHARD, J. M. 1988. Postmortem vital staining in benthic foraminifera: duration and importance in population and importance in population and distributional studies. *Journal of Foraminiferal Research* **18** (2): 143-146.
- . 1989. The distribution of benthic Foraminifera with respect to oxygen concentration and organic carbon levels in shallow-water Antarctic sediments. *Limnology and Oceanography* **34** (6): 1131-1141.
- . 1992. Benthic foraminiferal distribution and biomass related to porewater oxygen content: central California continental slope and rise. *Deep-Sea Research* **39**: 585-605.
- . 1993. Experimental and field evidence of Antarctic foraminiferal tolerance to anoxia and hydrogen sulfide. *Marine Micropaleontology* **20**: 203-213.
- . 2000. Distinguishing live from dead foraminifera: Methods review and proper applications. *Micropaleontology* **46** (supplement n°1): 38-46.
- BERNHARD, J. M., and C. E. REIMERS. 1991. Benthic foraminiferal population fluctuations related to anoxia: Santa Barbara Basin. *Biogeochemistry* **15**: 127-149.
- BERNHARD, J. M., B. K. SEN GUPTA, and P. F. BONNE. 1997. Benthic foraminiferal proxy to estimate dysoxic bottom-water oxygen concentrations: Santa Barbara Basin, U.S. Pacific continental margin. *Journal of Foraminiferal Research* **27** (4): 301-310.
- BERNHARD, J. M., and B. K. SEN GUPTA. 1999. Foraminifera of oxygen-depleted environments., p. 201-216. In B. K. Sen Gupta [ed.], *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- BERNHARD, J. M., K. R. BUCK, and J. P. BARRY. 2001. Monterey Bay cold-seep biota: Assemblages, abundance, and ultrastructure of living foraminifera. *Deep-Sea Research I* **48**: 2233-2249.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNSTEIN, B. B., R. HESSLER, R. SMITH, and P. JUMARS. 1978. Spatial dispersion of benthic foraminifera in the abyssal central North Pacific. *Limnology and Oceanography* **23**: 401-416.
- BICKERT, T., and G. WEFER. 1996. Late Quaternary deep water circulation in the South Atlantic: reconstruction from carbonate dissolution and benthic stable isotopes, p. 599-620. *In* G. Wefer, W. H. Berger, G. Siedler and D. Webb [eds.], *The South Atlantic: Present and Past Circulation*. Springer, Berlin Heidelberg New-York.
- . 1999. South Atlantic and benthic foraminifer $\delta^{13}\text{C}$ deviations: implications for reconstructing the Late Quaternary deep-water circulation. *Deep-Sea Research II* **46**: 437-452.
- BIJMA, J., C. HEMLEBEN, B. T. HUBER, H. ERLLENKEUSER, and D. KROON. 1998. Experimental determination of the ontogenetic stable isotope variability in two morphotypes of *Globigerinella siphonifera* (d'Orbigny). *Marine Micropaleontology* **35** (34): 141-160.
- BIJMA, J., H. J. SPERO, and D. W. LEA. 1999. Reassessing foraminiferal stable isotope geochemistry: Impact of the oceanic carbonate system (experimental results), p. 489-512. *In* K. Fischer and G. Wefer [eds.], *Use of Proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic*. Springer, Berlin.
- BIZON, G., and J. J. BIZON. 1985. Distribution des foraminifères sur le plateau continental du Rhône. *ECOMED*. 84-94.
- BOERSMA, A. 1984. Handbook of common Tertiary *Uvigerina*. Microclimates press, Stony Point, New-York.
- BOLTOVSKOY, E., and H. LENA. 1969. Seasonal occurrences, standing crop and production in benthic foraminifera of Puerto Deseado. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research Contributions* **20** (3): 87-95.
- BORSETTI, A. M., S. IACCARINO, F. J. JORISSEN, A. POIGNANT, K. SZTRAKOS, G. J. VAN DER ZWAAN, and P. J. J. M. VERHALLEN. 1986. The Neogene development of *Uvigerina* in the Mediterranean. *Utrecht Micropaleontological Bulletins* **35**: 183-235.
- BOUVIER-SOUMAGNAC, Y., and J.-C. DUPLESSY. 1985. Carbon and oxygen isotopic composition of planktonic foraminifera from laboratory culture, plankton tows and recent sediment : implications for the reconstruction of paleoclimatic conditions and the global carbon cycle. *Journal of Foraminiferal Research* **15**: 302-320.
- BOYLE, E. A. 1992. Cadmium and $\delta^{13}\text{C}$ paleochemical ocean distributions during the stage 2 glacial maximum. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* **20**: 245-287.
- BOYLE, E. A., and Y. ROSENTHAL. 1996. Chemical hydrography of the South Atlantic during the last glacial maximum: Cd vs. $\delta^{13}\text{C}$, p. 423-443. *In* G. Wefer, W. H. Berger, G. Siedler and D. J. Webb [eds.], *The South Atlantic: Present and Past circulation*. Springer, Berlin.
- BRADY, H. B. 1881. Notes on some of the Reticularian Rhizopoda of the "Challenger" Expedition. *Quarterly Journal of Microscopical Science* **21**: 31-71.

- . 1884. Report on the Foraminifera dredged by H.M.S.Challenger, during the years 1873-1876. In J. Murray [ed.], Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S.Challenger, during the years 1873-1876 **9**. Neill and Company, Edinburgh.
- BUZAS, M. A. 1965. The distribution and abundance of Foraminifera in Long Island Sound. *Smithsonian Misc.Coll.* **149**: 1-89.
- . 1968. On the spatial distribution of foraminifera. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research Contributions* **19** (1).
- . 1970. Spatial homogeneity: statistical analyses of unispecies and multispecies populations of Foraminifera. *Ecology* **51**: 874-879.
- BUZAS, M. A., S. J. CULVER, and F. J. JORISSEN. 1993. A statistical evaluation of the microhabitats of living (stained) infaunal benthic foraminifera. *Marine Micropaleontology* **20**: 311-320.
- CARALP, M. H. 1989. Size and morphology of the benthic foraminifer *Melonis barleeanum*: relationships with marine organic matter. *Journal of Foraminiferal Research* **19** (3): 235-245.
- CARNEY, R. S. 1989. Examining relationship between organic carbon flux and deep-sea deposit feeding. In G. Lopez, G. Taghon and J. Levington [eds.], Ecology of Marine Deposit Feeders, Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies **31**. Springer, Berlin.
- CEARRETA, A. 1986. Distribution and ecology of benthic foraminifera in the Rias of Santo^a and San Vicente de la Barquera. *Memoria de Tesis Doctoral, University of Exeter (UK)*: 1-307, Inédita.
- CHANDLER, G. T., D. F. WILLIAMS, H. J. SPERO, and XIAODONG. 1996. Sediment microhabitat effects on carbon stable isotopic signatures of microcosm-cultured benthic foraminifera. *Limnology and Oceanography* **41**: 680-688.
- CIFELLI, R., and S. L. RICHARDSON. 1990. A History of the Classification of Foraminifera (1826-1933). *Cushman Foundation for Foraminiferal Research Special Publication* **27**: 1-119.
- COLOM, G. 1952. Foraminiferos de las costas de Galicia (Campanas del 'Xauen' en 1949 y 1950). *Boletin del Insituto Español de Oceanografía* **51**: 1-58.
- COPLEN, T. B. 1988. Normalization of oxygen and hydrogen isotope data. *Chemical Geology* **72**: 293-297.
- CORLISS, B. H. 1979. Taxonomy of recent deep-sea benthonic foraminifera from the southeast Indian Ocean. *Micropaleontology* **25** (1): 1-19.
- . 1985. Microhabitats of benthic foraminifera within deep-sea sediments. *Nature* **314**: 435-438.
- . 1991. Morphology and microhabitat preferences of benthic foraminifera from the northwest Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology* **17**: 195-236.

BIBLIOGRAPHIE

- CORLISS, B. H., and C. CHEN. 1988. Morphotype patterns of Norwegian Sea deep-sea benthic foraminifera and ecological implications. *Geology* **16**: 716-719.
- CORLISS, B. H., and S. EMERSON. 1990. Distribution of Rose Bengal stained deep-sea benthic foraminifera from the Nova Scotian continental margin and Gulf of Maine. *Deep-Sea Research* **37** (3): 381-400.
- CORLISS, B. H., and K. A. SILVA. 1993. Rapid growth of deep-sea benthic foraminifera. *Geology* **21**: 991-994.
- CORLISS, B. H., and T. C. E. VAN WEERING. 1993. Living (stained) benthic foraminifera within surficial sediments of the Skagerrak. *Marine Geology* **111**: 323-335.
- CORLISS, B. H., D. C. MCCORKLE, and D. M. HIGDON. 2002. A time series study of the carbon isotopic composition of deep-sea benthic foraminifera. *Paleoceanography* **17** (3): 8_1-8_17.
- CORLISS, B. H., X. SUN, C. W. BROWN, and W. J. SHOWERS. 2006. Influence of seasonal primary productivity on $\delta^{13}\text{C}$ of North Atlantic deep-sea benthic foraminifera. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **53** (4): 740-746.
- CORYELL, H. N., and F. C. DE RIVERO. 1940. A Miocene microfauna of Haiti. *Journal of Paleontology* **14** (4): 324-344.
- CURRY, W. B., J.-C. DUPLESSY, L. D. LABEYRIE, and N. J. SHACKLETON. 1988. Changes in the distribution of $\delta^{13}\text{C}$ of deep water ΣCO_2 between the last glaciation and the Holocene. *Paleoceanography* **3**: 317-341.
- CUSHMAN, J. A. 1921. Foraminifera from the north coast of Jamaica. *Proceedings of the United States Natural History Museum* **59**: 47-82.
- . 1922. The foraminifera of the Atlantic Ocean 3: Textulariidae. *United States National Museum Bulletin* **104**: 1-149.
- . 1923. The foraminifera of the Atlantic Ocean 4 : Lagenidae. *United States National Museum Bulletin* **104**: 1-228.
- . 1927. An outline of reclassification of the Foraminifera. *Contributions from the Cushman Laboratory for Foraminiferal Research* **3** (1): 1-105.
- . 1928. Foraminifera- Their Classification and Economic Use. *Cushman Laboratory for Foraminiferal Research, Special Publication* **1**: 401 pp.
- CUSHMAN, J. A., and R. TODD. 1941. Notes on the species *Uvigerina* and *Angulogerina* described from the Pliocene and Pleistocene. *Contributions from the Cushman Laboratory for Foraminiferal Research* **17**: 53-86.
- DE RIJK, S., F. J. JORISSEN, E. J. ROHLING, and S. R. TROELSTRA. 2000. Organic flux control on bathymetric zonation of Mediterranean benthic foraminifera. *Marine Micropaleontology* **40** (3): 151-166.

- DE STIGTER, H. C. 1996. Recent and fossil foraminifera in the Adriatic Sea: distribution patterns in relation to organic carbon flux and oxygen concentration at the seabed. *Geologica Ultraiectina* **144**.
- DE STIGTER, H. C., F. J. JORISSEN, and G. J. VAN DER ZWAAN. 1998. Bathymetric distribution and microhabitat partitioning of live (Rose Bengal stained) benthic foraminifera along a shelf to bathyal transect in the southern Adriatic Sea. *Journal of Foraminiferal Research* **28** (1): 40-65.
- DE STIGTER, H. C., G. J. VAN DER ZWAAN, and L. LANGONE. 1999. Differential rates of benthic foraminiferal test production in surface and subsurface sediment habitats in the southern Adriatic Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **149** (1-4): 67-88.
- DEBENAY, J.-P., J. PAWLOWSKI, and D. DECROUEZ. 1996. Les Foraminifères Actuels. Masson, Paris. 329 pp.
- DEN DULK, M. 2000. Benthic foraminiferal response to Late Quaternary variations in surface water productivity and oxygenation in the northern Arabian Sea. *Geologica Ultraiectina* **188**.
- DEN DULK, M., G. J. REICHART, G. M. MEMON, E. M. P. ROELOFS, W. J. ZACHARIASSE, and G. J. VAN DER ZWAAN. 1998. Benthic foraminiferal response to variations in surface water productivity and oxygenation in the northern Arabian Sea. *Marine Micropaleontology* **35**: 43-66.
- DEN DULK, M., G. J. REICHART, S. VAN HEYST, W. J. ZACHARIASSE, and G. J. VAN DER ZWAAN. 2000. Benthic foraminifera as proxies of organic matter flux and bottom water oxygenation? A case history from the northern Arabian Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **161**: 337-359.
- DIGGLE, P. J. 1983. Statistical analysis of spatial point patterns. Academic Press, London.
- D'ORBIGNY, A. 1826. Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes. *Annales des Sciences naturelles* **7**: 245-314.
- . 1839a. Foraminifères, p. 1-224. In R. De la Sagra [ed.], Histoire physique, politique et naturelle de l'île de Cuba. Arthus Bertrand, Paris.
- . 1839b. Foraminifères, Voyage dans l'Amérique méridionale.
- . 1846. Foraminifères fossiles du bassin tertiaire de Vienne (Autriche). Classics in Paleontology, McLean Paleontological Laboratory. Gide et Cie, Alexandria, Virginia. 303 pp.
- DOUGLAS, R. G. 1981. Paleocology of continental margin basins: a modern case history from the borderland of Southern California, p. 121-156. In R. G. Douglas [ed.], Depositional Systems of Active Continental Margin Basins. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Bakersfield, California.

BIBLIOGRAPHIE

- DOUGLAS, R. G., and H. L. HEITMAN. 1979. Slope and basin benthic foraminifera of the California Borderland, p. 231-246. *In* C. J. Doyle and O. H. Pilkey [eds.], *Geology of continental slopes* Special Publication 27. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists.
- DOUGLAS, R. G., and F. WOODRUFF. 1981. Deep-Sea Benthic Foraminifera, p. 1233-1327. *In* E. Emiliani [ed.], *the Oceanic Lithosphere*. The Sea 7. John Wiley and Sons, New-York.
- DUIJNSTEE, I., I. DE LUGT, H. VONK NOORDEGRAAF, and B. VAN DER ZWAAN. 2004. Temporal variability of foraminiferal densities in the northern Adriatic Sea. *Marine Micropaleontology* **50**: 125-148.
- DUNBAR, R. B., and G. WEFER. 1984. Stable isotope fractionation in benthic foraminifera from the Peruvian continental margin. *Marine Geology* **59**: 215-225.
- DUPLESSY, J.-C., N. J. SHACKLETON, R. K. MATTHEWS, W. PRELL, W. F. RUDDIMAN, M. H. CARALP, and C. H. HENDY. 1984. ^{13}C record of benthic foraminifera in the last interglacial ocean: implications for the carbon cycle and the global deep water circulation. *Quaternary Research* **21**: 225-243.
- DUPLESSY, J.-C., N. J. SHACKLETON, R. G. FAIRBANKS, L. D. LABEYRIE, D. W. OPPO, and N. KALLEL. 1988. Deepwater source variations during the last climatic cycle and their impact on the global deepwater circulation. *Paleoceanography* **3** (3): 343-360.
- EBERWEIN, A., and A. MACKENSEN. 2006. Regional primary productivity differences off Morocco (NW-Africa) recorded by modern benthic foraminifera and their stable carbon isotopic composition. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **53** (8): 1379-1405.
- ECHOLS, R. J. 1971. Distribution of foraminifera in sediments of the Scotia Sea area, Antarctic waters, p. 93-168. *In* J. L. Reid [ed.], *Antarctic Oceanology* Antarctic Research Series **15**. American Geophysical Union, Washington, D. C.
- EICHWALD, C. E. 1930. *Zoologica specialis*. *Vilna* **1**.
- ELDERFIELD, H., M. VAUTRAVERS, and M. COOPER. 2002. The relationship between shell size and Mg/Ca, Sr/Ca, $\delta^{18}\text{O}$, and $\delta^{13}\text{C}$ of species of planktonic foraminifera. *Geochemistry Geophysics Geosystems* **3** (8).
- EMILIANI, C. 1949. Studio micropaleontologico di una serie calabriana. *Rivista italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **55** (1): 17 pp.
- EPSTEIN, S., R. BUCHSBAUM, H. A. LOWENSTAM, and H. C. UREY. 1953. Revised carbonate-water isotopic temperature scale. *Geological Society of America Bulletin* **64**: 1315-1326.
- EREZ, J. 1978. Vital effect on stable-isotope composition seen in foraminifera and coral skeletons. *Nature* **273**: 199-202.

- ERNST, S. R. 2002. An experimental study on the proxy value of benthic foraminifera. *Geologica Ultraiectina* **220**.
- ERTAN, K. T., V. HEMLEBEN, and C. HEMLEBEN. 2004. Molecular evolution of some selected benthic foraminifera as inferred from sequences of the small subunit ribosomal DNA. *Marine Micropaleontology* **53** (3-4): 367-388.
- FARIDUDDIN, M., and P. LOUBERE. 1997. The surface ocean productivity response of deeper water benthic foraminifera in the Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology* **32**: 289-310.
- FICHTEL VON, L., and J. P. C. MOLL VON. 1798. Testacea microscopica aliaque minuta ex generibus Argonauta et Nautilus ad naturam delineata et descripta. Anton Pichler, Vienna. 124 pp.
- FIUZA, A. F. D. G. 1983. Upwelling patterns off Portugal, p. 85-98. In J. Thiede and E. Suess [eds.], Coastal upwelling: its sediment record. Plenum Press, New-York.
- FONTANIER, C. 2003. Ecologie des foraminifères benthiques du Golfe de Gascogne : Etude de la variabilité spatiale et temporelle des faunes de foraminifères benthiques et de la composition isotopique ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) de leur test. PhD thesis, Bordeaux. 471 pp.
- FONTANIER, C., F. J. JORISSEN, L. LICARI, A. ALEXANDRE, P. ANSCHUTZ, and P. CARBONEL. 2002. Live benthic foraminiferal faunas from the Bay of Biscay: faunal density, composition, and microhabitats. *Deep-Sea Research I* **49**: 751-785.
- FONTANIER, C., F. J. JORISSEN, G. CHAILLOU, C. DAVID, P. ANSCHUTZ, and V. LAFON. 2003. Seasonal and interannual variability of benthic foraminiferal faunas at 550 m depth in the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research I* **50**: 457-494.
- FONTANIER, C., F. J. JORISSEN, G. CHAILLOU, P. ANSCHUTZ, A. GREMARE, and C. GRIVEAUD. 2005. Live foraminiferal faunas from a 2800 m deep lower canyon station from the Bay of Biscay: Faunal response to focusing of refractory organic matter. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **52** (7): 1189-1227.
- FONTANIER, C., A. MACKENSEN, F. J. JORISSEN, P. ANSCHUTZ, L. LICARI, and C. GRIVEAUD. 2006a. Stable oxygen and carbon isotopes of live benthic foraminifera from the Bay of Biscay : Microhabitat impact and seasonal variability. *Marine Micropaleontology* **58** (3): 159-183.
- FONTANIER, C., F. J. JORISSEN, P. ANSCHUTZ, AND G. CHAILLOU. 2006b. Seasonal variability of benthic foraminiferal faunas at 1000 m depth in the Bay of Biscay. *Journal of Foraminiferal Research* **36** : 61-76.
- FREW, R. D., P. F. DENNIS, K. J. HEYWOOD, M. P. MEREDITH, and S. M. BOSWELL. 2000. The oxygen isotope composition of water masses in the northern North Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **47**: 2265-2286.
- FRIEDMAN, I., and J. R. O'NEIL. 1977. Compilation of stable isotope fractionation factors of geochemical interest, p. 1-12. In M. Fleischer [ed.], Data of Geochemistry. U.S. Government Printing Office, Washington D.C.

BIBLIOGRAPHIE

- FROELICH, P. N., G. P. KLINKHAMMER, M. L. BENDER, N. A. LUEDKE, G. R. HEATH, D. CULLEN, P. DAUPHIN, D. HAMMOND, B. HARTMAN, and V. MAYNARD. 1979. Early oxydation of organic matter in pelagic sediments of the Eastern Equatorial Atlantic : suboxic diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **43**: 1075-1090.
- FÜTTERER, D. 1983. The modern upwelling record off Northwest Africa, p. 105-121. In J. Thiede and E. Suess [eds.], Coastal Upwelling. Its Sediment Record. Part B. Sedimentary Records of Ancient Coastal Upwellings IV, Marine Sciences, vol 10B, Nato Conference Series.
- GABRIC, A. J., L. GARCIA, L. VAN CAMP, L. NYKJAER, W. EIFLER, and W. SCHRIMPF. 1993. Offshore export of shelf production in the Cape Blanc (Mauritania) giant filament as derived from coastal zone color scannery imagery. *Journal of Geophysical Research* **96**: 4697-4712.
- GANSSEN, G. 1983. Dokumentation von küstennahem Auftrieb anhand stabiler Isotope in rezenten Foraminiferen vor Nordwest-Africa. *"Meteor" Forschung Ergebnisse* **37**: 1-46.
- GEHLEN, M., A. MUCCI, and B. BOUDREAU. 1999. Modelling the distribution of stable carbon isotopes in porewaters of deep-sea sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **63** (18): 2763-2773.
- GIESEL, W., and E. SEIBOLD. 1968. Sedimentechogramme vom ibero-marokkanischen Kontinentalrand. *'Meteor' Forschung Ergebnisse C* (1): 53-75.
- GOLDSTEIN, S. T. 1999. Foraminifera: a biological overview, p. 7-55. In B. K. Sen Gupta [ed.], Modern Foraminifera. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- GOLDSTEIN, S. T., and B. H. CORLISS. 1994. Deposit feeding selected deep-sea and shallow-water benthic foraminifera. *Deep-Sea Research I* **41** (2): 229-241.
- GONZALEZ-DONOSO, J. M., and D. LINARES. 1970. Datos sobre los foraminiferos del Tortonense de Alcala la Real (Jaen). *Revista Española de Micropaleontologia* **2** (3): 235-242.
- GOODAY, A. J. 1986. Meiofaunal foraminiferans from the bathyal Porcupine seabight (northeast Atlantic): Size structure, standing stock, species diversity and vertical distribution in the sediment. *Deep Sea Research* **33**: 1345-1373.
- . 1988. A response by benthic foraminifera to the deposition of phytodetritus in the deep-sea. *Nature* **332**: 70-73.
- . 1994. The biology of deep-sea foraminifera: a review of some advances and their applications in paleoceanography. *Advances in deepsea paleoecology*.
- . 2003. Benthic Foraminifera (Protista) as Tools in Deep-water Paleoceanography: Environmental influences on Faunal Characteristics. *Advances in Marine Biology* **46**: 1-90.

- GOODAY, A. J., and J. D. LAMBSHEAD. 1989. Influence of seasonally deposited phytodetritus on benthic foraminiferal populations in the bathyal northeast Atlantic: the species response. *Marine Ecology Progress Series* **5**: 53-67.
- GOODAY, A. J., and C. TURLEY. 1990. Responses by benthic organisms to inputs of organic material to the ocean floor : a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Series A)* **331**: 119-138.
- GOODAY, A. J., and A. E. RATHBURN. 1999. Temporal variability in living deep-sea foraminifera: a review. *Earth-Science Reviews* **46**: 187-212.
- GOODAY, A. J., J. M. BERNHARD, L. A. LEVIN, and S. B. SUHR. 2000. Foraminifera in the Arabian Sea oxygen minimum zone and other oxygen-deficient settings: taxonomic composition, diversity, and relation to metazoan faunas. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **47**: 25-54.
- GOODAY, A. J., J. A. HUGHES, and L. A. LEVIN. 2001. The foraminiferan macrofauna from three North Carolina (USA) slope sites with contrasting carbon flux: a comparison with the metazoan macrofauna. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **48** (7): 1709-1739.
- GOODAY, A. J., and J. A. HUGHES. 2002. Foraminifera associated with phytodetritus deposits at a bathyal site in the northern Rockall Trough (NE Atlantic): seasonal contrasts and a comparison of stained and dead assemblages. *Marine Micropaleontology* **46** (1-2): 83-110.
- GRAF, G. 1989. Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community. *Nature* **341**: 437-439.
- GRAHAM, D. W., B. H. CORLISS, M. L. BENDER, and L. D. J. KEIGWIN. 1981. Carbon and Oxygen isotopic disequilibria of recent Deep-sea Benthic Foraminifera. *Marine Micropaleontology* **6**: 483-497.
- GRASSLE, J. F. 1989. Species diversities in deep-sea communities. *Trends in Ecology and Evolution* **4**: 12-16.
- GRASSLE, J. F., and J. P. GRASSLE. 1994. Notes from the Abyss: the effects of organic material and larvae on soft-sediment benthic communities, p. 499-515. In P. S. Giller [ed.], *Aquatic Ecology*. Proc. BES symposium, Cork.
- GRASSLE, J. F., and L. MORSE-PORTEOUS. 1987. Macrofaunal colonization of disturbed deep-sea environments and the structure of deep-sea benthic communities. *Deep-Sea Research* **34**: 1911-1950.
- GROSSMAN, E. L. 1984a. Stable isotope fractionation in live benthic foraminifera from the Southern California Borderland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **47**: 301-327.
- . 1984b. Carbon isotopic fractionation in live benthic foraminifera - comparison with inorganic precipitate studies. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **48**: 1505-1512.

BIBLIOGRAPHIE

- . 1987. Stable isotopes in modern benthic foraminifera : a study of vital effect. *Journal of Foraminiferal Research* **17** (1): 48-61.
- GROSSMAN, E. L., and T.-L. KU. 1986. Oxygen and Carbon isotope fractionation in biogenic aragonite: temperature effects. *Chemical Geology (Isotopes Geoscience Section)* **59**: 59-74.
- GUICHARD, S., F. JORISSEN, and J.-P. PEYPOUQUET. 1999. Late Quaternary benthic foraminiferal records testifying lateral variability of the Cape Blanc upwelling signal. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* **329** (4): 295-301.
- HAAKE, F.-W. 1977. Living benthic foraminifera in the Adriatic Sea : influence of water depth and sediment. *Journal of Foraminiferal Research* **7** (1): 62-75.
- . 1980. Benthische Foraminiferen in Oberflächen- Sedimenten und Kernen des Ostatlantiks vor Senegal/Gambia (Westafrika). *"Meteor" Forschung-Ergebnisse* **32** (Reihe C): 1-29.
- HALLOCK, P., T. L. COTTEY, L. B. FORWARD, and J. HALAS. 1986. Population biology and sediment production of *Archaias angulatus* (Foraminiferida) in Largo sound, Florida. *Journal of Foraminiferal Research* **16**: 1-8.
- HARLOFF, J., and A. MACKENSEN. 1997. Recent benthic foraminiferal associations and ecology of the Scotia Sea and Argentine Basin. *Marine Micropaleontology* **31** (1-2): 1-29.
- HAYWARD, B. W., H. R. GRENFELL, A. T. SABAA, and H. L. NEIL. Factors influencing the distribution of Subantarctic deep-sea benthic foraminifera, Campbell and Bounty Plateaux, New Zealand. *Marine Micropaleontology* **In Press, Corrected Proof**.
- HAYWARD, B. W., H. NEIL, R. CARTER, H. R. GRENFELL, and J. J. HAYWARD. 2002. Factors influencing the distribution patterns of Recent deep-sea benthic foraminifera, east of New Zealand, Southwest Pacific Ocean. *Marine Micropaleontology* **46** (1-2): 139-176.
- HELDER, W., and J. F. BAKKER. 1985. Shipboard comparison of micro- and mini- electrodes for measuring oxygen in marine sediments. *Limnology and Oceanography* **30**: 1106-1109.
- HERGUERA, J. C. 1992. Deep-sea foraminifera and biogenic opal : Glacial to postglacial productivity changes in the western Pacific. *Marine Micropaleontology* **19**: 79-98.
- HERGUERA, J. C., E. JANSEN, and W. H. BERGER. 1992. Evidence for a bathyal front at 2000 m depth in the glacial Pacific, based on a depth transect on Otong Java Plateau. *Paleoceanography* **7**: 273-288.
- HERMELIN, J. O. R. 1989. Pliocene Benthic Foraminifera from the Ontong-Java Plateau (Western Equatorial Pacific Ocean) : Faunal response to changing paleoenvironment. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research Special Publication* **26**: 1-143.

- HESS, S. 1998. Distribution patterns of recent benthic foraminifera in the South China Sea. *Berichte Report aus dem Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum Christian-Albrechts-Universität-Kiel, Deutschland* **91**: 1-173.
- HILL, T. M., J. P. KENNET, and H. J. SPERO. 2003. Foraminifera as indicators of methane-rich environments: A study of modern methane seeps in Santa Barbara Channel, California. *Marine Micropaleontology* **49**: 123-138.
- HOFKER, J. 1951. The foraminifera of Siboga expedition, 3: Ordo Dentata, sub-ordines Protoforaminiata, Biforaminata, Deuteroforaminata, Siboga Expeditie. Brill, Leiden.
- HOHENEGGER, J., W. PILLER, and C. BAAL. 1993. Horizontal and vertical spatial microdistribution of foraminifers in the shallow subtidal Gulf of Trieste, northern Adriatic Sea. *Journal of Foraminiferal Research* **23**: 79-101.
- HOLBOURN, A. E., and A. HENDERSON. 2002. Re-illustration and revised taxonomy for selected deep-sea benthic foraminifers. *Paleontologia Electronica* **4** (2): 34 pp; http://paleo-electronica.org/paleo2001_2002/foram/issue2002_2001.htm.
- HOLSTEN, J., L. STOTT, and W. BERELSON. 2004. Reconstructing benthic carbon oxidation rates using $\delta^{13}\text{C}$ of benthic foraminifers. *Marine Micropaleontology* **53**: 117-132.
- HOTTINGER, L. C. 2000. Functional morphology of benthic foraminiferal shell, envelopes beyond measure. *Micropaleontology* **46** (Supplement 1): 57-86.
- HUGHES, J. A., A. J. GOODAY, and J. W. MURRAY. 2000. The distribution of live benthic foraminifera at three oceanographically dissimilar sites in the northeast Atlantic : preliminary results. In: Jones, M.B. *et al.* [eds.], Island, Ocean and Deep-Sea Biology: Proceedings of the 34th European Marine Biology Symposium, held in Ponta Delgada (Azores), Portugal, 13-17 September 1999. *Developments in Hydrobiology*, 152: pp. 227-238.
- HUNT, A. S., and B. H. CORLISS. 1993. Distribution and microhabitats of living (stained) benthic foraminifera from the Canadian Arctic Archipelago. *Marine Micropaleontology* **20**: 321-345.
- HYACINTHE, C., P. ANSCHUTZ, P. CARBONEL, J.-M. JOUANNEAU, and F. J. JORISSEN. 2001. Early diagenetic processes in the muddy sediments of the Bay of Biscay. *Marine Geology* **177** (1-2): 111-128.
- ICZN. 2000. International Code on Zoological Nomenclature. International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- IMBRIE, J., J. D. HAYS, D. G. MARTINSON, A. MCINTYRE, A. C. MIX, J. J. MORLEY, N. G. PISIAS, W. L. PRELL, and N. J. SHACKLETON. 1984. The orbital theory of Pleistocene Climate: support from a revised chronology of the Marine $\delta^{18}\text{O}$ record, p. 269-305. In A. Berger, J. Imbrie, J. Hays, G. Kukla and B. Saltzman [eds.], *Milankovitch and Climate, Part 1*. Reidel Publishing Co., Dordrecht.

BIBLIOGRAPHIE

- INGLE, J. C., G. KELLER, and R. L. KOLPACK. 1980. Benthic foraminiferal biofacies, sediments and water masses of the southern Peru-Chile Trench area, southeastern Pacific Ocean. *Micropaleontology* **26** (2): 113-150.
- JAHNKE, R. A., D. B. CRAVEN, and J.-F. GAILLARD. 1994. The influence of organic matter diagenesis on CaCO₃ dissolution at the deep-sea floor. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **58**: 2799-2809.
- JANNINK, N. T. 2001. Seasonality, biodiversity and microhabitats in benthic foraminiferal communities. *Geologica Ultraiectina* **203**.
- JANNINK, N. T., W. J. ZACHARIASSE, and G. J. VAN DER ZWANN. 1998. Living (Rose Bengal stained) benthic foraminifera from the Pakistan continental margin (northern Arabian Sea). *Deep-Sea Research I* **45**: 1483-1513.
- JIAN, Z., L. WANG, M. KIENAST, M. SARTHEIN, W. KUHN, H. LIN, and P. WANG. 1999. Benthic foraminiferal paleoceanography of the South China Sea over the last 40,000 years. *Marine Geology* **156**: 159-186.
- JONES, R. W. 1994. *The Challenger Foraminifera*. Oxford University Press, 149 pp.
- JORISSEN, F. J. 1987. The distribution of benthic foraminifera in the Adriatic Sea. *Marine Micropaleontology* **12**: 21-48.
- . 1988. Benthic foraminifera from the Adriatic Sea: principles of phenotypic variation. *Utrecht Micropaleontological Bullentins* **37**: 1-174.
- . 1999. Benthic foraminiferal microhabitats below the sediment-water interface, p. 161-179. In B. K. Sen Gupta [ed.], *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- JORISSEN, F. J., M. A. BUZAS, S. J. CULVER, and S. A. KUEHL. 1992. Vertical distribution of living benthic foraminifera in submarine canyons off New Jersey. *Journal of Foraminiferal Research* **24** (1): 28-36.
- JORISSEN, F. J., H. C. DE STIGTER, and J. G. V. WIDMARK. 1995. A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Marine Micropaleontology* **26**: 3-15.
- JORISSEN, F. J., I. WITTLING, J. P. PEYPOUQUET, C. RABOUILLE, and J. C. RELEXANS. 1998. Live benthic faunas off Cap Blanc, NW-Africa: Community structure and microhabitats. *Deep-Sea Research I* **45**: 2157-2188.
- JORISSEN, F. J., and I. WITTLING. 1999. Ecological evidence from live-dead comparisons of benthic foraminiferal faunas off Cape Blanc (Northwest Africa). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **149**: 151-170.
- JOURABCHI, P., P. VAN CAPPELLEN, and P. REGNIER. 2005. Quantitative interpretation of pH distribution in aquatic sediments : a reaction-transport modeling approach. *American Journal of Science* **305**: 919-956.

- KIM, S.-T., and J. R. O'NEIL. 1997. Equilibrium and nonequilibrium oxygen isotope effects in synthetic carbonates. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **61** (16): 3461-3475.
- KITAZATO, H. 1994. Foraminiferal microhabitats in four marine environments in Japan. *Marine Micropaleontology* **24**: 29-41.
- KITAZATO, H., and T. OHGA. 1995. Seasonal changes in deep-sea foraminiferal populations: Results of long-term observations at Sagami Bay, Japan, p. 331-342. In H. S. a. Y. Nozaki [ed.], *Biogeochemical Processes and Ocean Flux in the Western Pacific*. Terra Scientific Publishing Company (TERRAPUB), Tokyo.
- KITAZATO, H., Y. SHIRAYAMA, T. NAKATSUKA, S. FUJIWARA, M. SHIMANAGA, Y. KATO, Y. OKADA, J. KANDA, A. YAMAOKA, T. MASUZAWA, and K. SUZUKI. 2000. Seasonal phytodetritus deposition and responses of bathyal benthic foraminiferal populations in Sagami Bay, Japan: preliminary results from "Project Sagami 1996-1999". *Marine Micropaleontology* **40** (3): 135-149.
- KROOPNICK, P., R. F. WEISS, and H. CRAIG. 1972. Total CO₂, ¹³C, and dissolved oxygen-¹⁸O at GEOSECS II in the North Atlantic. *Earth and Planetary Science Letters* **16**: 103-110.
- KROOPNICK, P. M. 1985. The distribution of ¹³C of ΣCO₂ in the world oceans. *Deep-Sea Research I* **32** (1): 57-84.
- KUDRASS, H. R. 1973. Sedimentation am Kontinentalhang vor Portugal und Marokko im Spätpleistozän und Holozän. *'Meteor' Forschung Ergebnisse C* (13): 1-63.
- KUHNT, W., S. HESS, and Z. JIAN. 1999. Quantitative composition of benthic foraminiferal assemblages as a proxy indicator for organic carbon flux rates in the South China Sea. *Marine Geology* **156**: 123-157.
- KURBJEWIT, F., G. SCHMIEDL, R. SCHIEBEL, C. HEMLEBEN, O. PFANNKUCHE, K. WALLMANN, and P. SCHAFER. 2000. Distribution, biomass and diversity of benthic foraminifera in relation to sediment geochemistry in the Arabian Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **47** (14): 2913-2955.
- LABORDE, P., J. URRUTIA, and V. VALENCIA. 1999. Seasonal variability of primary production in the Cap-Ferret Canyon area (Bay of Biscay) during the ECOFER cruises. *Deep-Sea Research II* **46**: 2057-2079.
- LANGENZAAL, A. M. 2003. The foraminiferal-bacterial connection: an interdisciplinary study of meiofaunal behaviour in the deeper marine redox zone. *Geologica Ultraiectina* **229**: 239 pp.
- LANGENZAAL, A. M., F. J. JORISSEN, B. BRAUN, G. CHAILLOU, C. FONTANIER, P. ANSCHUTZ, and G. J. VAN DER ZWAAN. 2006. The influence of seasonal processes on geochemical profiles and foraminiferal assemblages on the outer shelf of the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research* **26** (15): 1730-1755.
- LARKIN, K. E., A. J. GOODAY, D. W. POND, and B. J. BETT. 2005. Fatty acid analysis unravels the role of benthic foraminifera in carbon cycling within the Pakistan margin oxygen minimum zone. *The Micropaleontological Society's Foraminifera and Nannofossil*

BIBLIOGRAPHIE

Groups Joint Spring Meeting: 15th-17th June 2005, National Oceanography Center, Southampton, UK.

- LE FLOCH, J. 1968. Sur la circulation de l'eau d'origine méditerranéenne dans le Golfe de Gascogne et ses variations à courtes périodes. *Cahiers Océanographiques* **XX** (7): 653-661.
- LEAR, C. H., Y. ROSENTHAL, and N. SLOWEY. 2002. Benthic foraminiferal Mg/Ca-paleothermometry : A revised core-top calibration. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **66** (19): 3375-3387.
- LEE, J. J., and O. R. ANDERSON. 1991. *Biology of Foraminifera*. Academic, London.
- LEE, J. J., J. MORALES, A. SYMONS, and P. HALLOCK. 1995. Diatom symbionts in larger foraminifera from Caribbean hosts. *Marine Micropaleontology* **26**: 99-105.
- LEUTENEGGER, S., and H. J. HANSEN. 1979. Ultrastructural and Radiotracer Studies of Pore Function in Foraminifera. *Marine Biology* **54**: 11-16.
- LEVIN, L. A., and J. D. GAGE. 1998. Relationships between oxygen, organic matter and the diversity of bathyal macrofauna. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **45**: 129-163.
- LEVY, A., R. MATHIEU, A. POIGNANT, M. ROSSET-MOULINER, M. L. UBALDO, and D. AMBROISE. 1993. Recent foraminifera from the margin of Portugal. *Micropaleontology* **39**: 75-87.
- LEVY, A., R. MATHIEU, A. POIGNANT, M. ROSSET-MOULINIER, M. L. UBALDO, and S. LEBREIRO. 1995. Foraminifères actuels de la marge continentale portugaise - inventaire et distribution. *Memorias do Instituto Geologico e Mineiro* **32**: 1-116.
- LICARI, L., and A. MACKENSEN. 2005. Benthic foraminifera off West Africa (1°N to 32°S): Do live assemblages from the topmost sediment reliably record environmental variability? *Marine Micropaleontology* **55** (3-4): 205-233.
- LICARI, L. N., S. SCHUMACHER, F. WENZHÖFER, M. ZABEL, and A. MACKENSEN. 2003. Communities and microhabitats of living benthic foraminifera from the tropical east Atlantic: impact of different productivity regimes. *Journal of Foraminiferal Research* **33** (1): 10-31.
- LINKE, P., and G. F. LUTZE. 1993. Microhabitat preferences of benthic foraminifera - a static concept or a dynamic adaptation to optimize food acquisition? *Marine Micropaleontology* **20**: 215-234.
- LINNÉ, C. 1766. *Systema Naturae Per Regna Tria Naturae*. Editio duodecima reformata (12th edition). Salvius, Holmiae.
- LOEBLICH, A. R., and H. TAPPAN. 1964. *Sarcodina, chiefly Thecamoebians and Foraminiferida*. R. C. Moore. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America/University of Kansas, New-York.

- . 1988. Foraminiferal Genera and their Classification. Von Nostrand Reinhold, New-York.
- . 1992. Present status of foraminiferal classification, p. 93-102. In Y. Takayanagi and T. Saito [eds.], Studies in benthic foraminifera: Proceedings of the Fourth International Symposium on Benthic Foraminifera, Sendai, 1990. Tokai University Press, Tokyo.
- LOHMANN, G. P. 1978. Abyssal benthonic foraminifera as hydrographic indicators in the Western South Atlantic Ocean. *Journal of Foraminiferal Research* **8** (1): 6-34.
- LOUBERE, P. 1989. Bioturbation and sedimentation rate control of benthic microfossil taxon abundances in surface sediments: a theoretical approach to the analysis of species microhabitats. *Marine Micropaleontology* **14**: 317-325.
- . 1991. Deep-sea benthic foraminiferal assemblage response to a surface ocean productivity gradient: a test. *Paleoceanography* **6** (2): 193-204.
- . 1994. Quantitative estimation of surface ocean productivity and bottom water oxygen concentration using benthic foraminifera. *Paleoceanography* **9** (5): 723-737.
- LOUBERE, P., A. GARY, and M. LAGOE. 1993. Benthic foraminiferal microhabitats and the generation of a fossil assemblage: theory and preliminary data. *Marine Micropaleontology* **20**: 165-181.
- LOUBERE, P., P. MEYERS, and A. GARY. 1995. Benthic foraminiferal microhabitat selection, carbon isotope values and association with larger animals: a test with *Uvigerina peregrina*. *Journal of Foraminiferal Research* **25** (1): 83-95.
- LUTZE, G. F. 1980. Depth distribution of benthic foraminifera on the continental margin off NW Africa. *"Meteor" Forschung-Ergebnisse C* (32): 31-80.
- . 1986. *Uvigerina* species of the eastern north Atlantic. *Utrecht Micropaleontological Bulletins* **35**: 21-46.
- LUTZE, G. F., and W. T. COULBOURN. 1984. Recent benthic Foraminifera from the continental margin off Northwest Africa: Community structure and distribution. *Marine Micropaleontology* **8**: 361-401.
- LUTZE, G. F., and H. THIEL. 1989. Epibenthic foraminifera from elevated microhabitats: *Cibicidoides wuellerstorfi* and *Planulina ariminensis*. *Journal of Foraminiferal Research* **19** (2): 153-158.
- LYNTS, G. W. 1966. Variation of foraminiferal standing crop over short lateral distances in Buttonwood Sound, Florida Bay. *Limnology and Oceanography* **11**: 562-566.
- MACKENSEN, A. 1987. Zur Paläozeanographie hoher Breiten : Stellvertreterdaten aus Foraminiferen. *Berichte zur Polar und Meeresforschung* **243**: 1-146.
- MACKENSEN, A., H. P. SEJRUP, and E. JANSEN. 1985. The distribution of living benthic foraminifera on the continental slope and rise off southwest Norway. *Marine Micropaleontology* **9**: 275-306.

BIBLIOGRAPHIE

- MACKENSEN, A., and R. G. DOUGLAS. 1989. Down-core distribution of live and dead deep-water benthic foraminifera in boxes cores from the Weddell Sea and the California continental borderland. *Deep-Sea Research* **36** (6): 876-900.
- MACKENSEN, A., H.-W. HUBBERTEN, T. BICKERT, G. FISCHER, and D. K. FÜTTERER. 1993a. The $\delta^{13}\text{C}$ in benthic foraminiferal tests of *Fontbotia wuellerstorfi* (Schwager) relative to the $\delta^{13}\text{C}$ of dissolved inorganic carbon in Southern ocean deep water: implications for glacial ocean circulation models. *Paleoceanography* **8** (5): 587-610.
- MACKENSEN, A., D. FÜTTERER, H. GROBE, and G. H. SCHMIEDL. 1993b. Benthic foraminiferal assemblages from the eastern South Atlantic Polar Front region between 35° and 57°S: distribution, ecology and fossilization potential. *Marine Micropaleontology* **22**: 33-69.
- MACKENSEN, A., G. SCHMIEDL, J. HARLOFF, and M. GIESE. 1995. Deep-sea foraminifera in the South Atlantic Ocean: Ecology and assemblage generation. *Micropaleontology* **41** (4): 342-358.
- MACKENSEN, A., and T. BICKERT. 1999. Stable Carbon Isotopes in Benthic Foraminifera: Proxies for Deep and Bottom Water circulation and New Production, p. 229-254. In G. Fisher and G. Wefer [eds.], *Use of Proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- MACKENSEN, A., S. SCHUMACHER, J. RADKE, and D. N. SCHMIDT. 2000. Microhabitat preferences and stable isotopes of endobenthic foraminifera: clue to quantitative reconstruction of oceanic new production? *Marine Micropaleontology* **40**: 233-258.
- MACKENSEN, A., M. RUDOLPH, and G. KUHN. 2001. Late Pleistocene deep-water circulation in the subantarctic eastern Atlantic. *Global and Planetary Change* **30** (3-4): 197-229.
- MACKENSEN, A., and L. LICARI. 2004. Carbon isotopes of live benthic foraminifera from the South Atlantic Ocean: sensitivity to bottom water carbonate saturation state and organic matter rain rates, p. 623-644. In G. Wefer, S. Mulitza and V. Rathmeyer [eds.], *The South Atlantic in the Late Quaternary : Reconstruction of Material Budget and Current Systems* **261**. Springer-Verlag, New-York.
- MARGULIS, L., and K. V. SCHWARTZ. 1988. *Five Kingdoms. An illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth*. Freeman and Co., 376 pp.
- MASLIN, M. A., M. A. HALL, N. J. SHACKLETON, and E. THOMAS. 1996. Calculating surface water pCO₂ from foraminiferal organic $\delta^{13}\text{C}$. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **60** (24): 5089-5100.
- MATHEWS, R. D. 1945. *Rectuvigerina*, a new genus of Foraminifera from a restudy of *Siphogenerina*. *Journal of Paleontology* **19** (6): 588-606.
- MAYR, E. W. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. *Columbia Biological Series* **13**.
- MAZÉ, J.P., M. ARHAN, and H. MERCIER. 1997. Volume budget of the eastern boundary layer off the Iberian Peninsula. *Deep-Sea Research I* **44**: 1543-1574.

- McCONNAUGHEY, T. A. 1989a. ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibrium in biological carbonates: I. Patterns. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **53**: 151-162.
- . 1989b. ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibrium in biological carbonates: II. *In vitro* simulation of kinetic isotope effects.
- McCONNAUGHEY, T. A., J. BURDETT, J. F. WHELAN, and C. K. PAULL. 1997. Carbon isotopes in biological carbonates: Respiration and photosynthesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **61** (3): 611-622.
- McCORKLE, D. C., S. R. EMERSON, and P. D. QUAY. 1985. Stable isotopes in marine porewaters. *Earth and Planetary Science Letters* **74**: 13-26.
- McCORKLE, D. C., and S. R. EMERSON. 1988. The relationship between pore-water carbon isotopic composition and bottom water oxygen concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **52**: 1169-1178.
- McCORKLE, D. C., L. D. KEIGWIN, B. CORLISS, and S. R. EMERSON. 1990. The influence of microhabitats on the carbon isotopic composition of deep-sea benthic foraminifera. *Paleoceanography* **5** (2): 161-185.
- McCORKLE, D. C., P. A. MARTIN, D. W. LEA, and G. P. KLINKHAMMER. 1995. Evidence of a dissolution effect on benthic foraminiferal shell chemistry: $\delta^{13}\text{C}$, Cd/Ca, Ba/Ca, and Sr/Ca results from the Ontong Java Plateau. *Paleoceanography* **10** (4): 699-714.
- McCORKLE, D. C., B. H. CORLISS, and C. A. FARNHAM. 1997. Vertical distributions and stable isotopic compositions of live (stained) benthic foraminifera from the North Carolina and California continental margin. *Deep-sea Research* **44** (6): 983-1024.
- MEINCKE, J., G. SIEDLER, and W. ZENK. 1975. Some current observations near the continental slope off Portugal. *"Meteor" Forschung-Ergebnisse A* (16): 15-22.
- MEYERS, M. B., H. FOSSING, and E. N. POWELL. 1987. Microdistribution of interstitial meiofauna, oxygen and sulfide gradients, and the tubes of macro-infauna. *Marine Ecology Progress Series* **35**: 223-241.
- MEYERS, M. B., E. N. POWELL, and H. FOSSING. 1988. Movement of oxybiotic and thiobiotic meiofauna in response to changes in pore-water oxygen and sulfide gradients around macro-infaunal tubes. *Marine Biology* **98** (395-414).
- MIAO, Q., and R. C. THUNELL. 1996. Late Pleistocene-Holocene distribution of deep-sea benthic foraminifera in the South China Sea and Sulu Sea: Paleooceanographic implications. *Journal of Foraminiferal Research* **26** (1): 9-23.
- MICHEL, E., L. LABEYRIE, J. C. DUPLESSY, N. GORFTI, M. LABRACHERIE, and J. L. TURON. 1995. Could deep subantarctic convection feed the world deep basins during the last glacial maximum? *Paleoceanography* **10** (5): 927-942.
- MILLER, K. G., R. G. FAIRBANKS, and E. THOMAS. 1986. Benthic Foraminiferal carbon isotopic records and the development of abyssal circulation in the eastern north Atlantic, Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project **XCIV**, Washington.

BIBLIOGRAPHIE

- MILLER, K. G., and M. E. KATZ. 1987. Oligocene to Miocene benthic foraminifera and abyssal circulation changes in the North Atlantic. *Micropaleontology* **33** (2): 97-149.
- MILLER, K. G., and G. P. LOHMANN. 1982. Environmental distribution of Recent benthic foraminifera on the northeast United States continental slope. *Geological Society of America bulletin* **93**: 200-206.
- MINAGAWA, W., and M. MINAGAWA. 1997. Response of Benthic Foraminifera to Organic Carbon Accumulation Rates in the Okinawa Through. *Journal of Oceanography* **53**: 411-420.
- MITTELSTAEDT, E. 1983. The upwelling area off northwest Africa - A description of phenomena related to coastal upwelling. *Progress in Oceanography* **12**: 307-331.
- MONTEIRO, J. H., F. G. ABRANTES, J. M. ALVEIRINHO-DIAS, and L. C. GASPAR. 1983. Upwelling records in recent sediments from southern Portugal: a reconnaissance survey, p. 145-162. In J. T. a. E. Suess [ed.], Coastal upwelling: its sediment record, New-York and London.
- MONTEIRO, J. H., and I. M. MOITA. 1971. Morfologia e sedimentos da plataforma continental e vertente continental superior ao largo da Peninsula de Setubal, p. 301-330, I Congresso Hispano-Luso-Americano de Geologia Economica, Madrid and Lisboa.
- MORIGI, C., F. J. JORISSEN, A. GERVAIS, S. GUICHARD, and A. M. BORSETTI. 2001. Benthic Foraminiferal faunas in surface sediments off NW Africa: Relationship with organic flux to the ocean floor. *Journal of Foraminiferal Research* **31** (4): 350-368.
- MULLINEAUX, L. S., and G. P. LOHMANN. 1981. Late quaternary stagnations and recirculation of the eastern Mediterranean: changes in the deep water recorded by benthic foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research* **11**: 20-39.
- MURGESE, D. S., and P. DE DECKKER. The Late Quaternary evolution of water masses in the eastern Indian Ocean between Australia and Indonesia, based on benthic foraminifera faunal and carbon isotopes analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **In Press, Corrected Proof**.
- . 2005. The distribution of deep-sea benthic foraminifera in core tops from the eastern Indian Ocean. *Marine Micropaleontology* **56** (1-2): 25-49.
- MURRAY, J. W. 1983. Population dynamics of benthic foraminifera: results from the Exe estuary, England. *Journal of Foraminiferal Research* **13**: 1-12.
- . 1990. Ecology and distribution of benthic foraminifera: a review, p. 33-41, BENTHOS'90. Tokai University Press.
- . 1991. Ecology and Palaeoecology of benthic foraminifera. Longman, 397 pp.
- . 2001. The niche of benthic foraminifera, critical thresholds and proxies. *Marine Micropaleontology* **41**: 1-7.

- . 2007. *Ecology and Applications of Benthic Foraminifera*. Cambridge University Press, 426 pp.
- MURRAY, J. W., and S. S. BOWSER. 2000. Mortality, protoplasm decay rate, and reliability of staining techniques to recognize "living" foraminifera: a review. *Journal of Foraminiferal Research* **30** (1): 66-70.
- MYERS, E. H. 1943. Life activities of foraminifera in relation to marine ecology. *Proceedings of the American Philosophical Society* **86**: 439-458.
- NINNEMANN, U. S., and C. D. CHARLES. 2002. Changes in the mode of Southern Ocean circulation over the last glacial cycle revealed by foraminiferal stable isotopic variability. *Earth and Planetary Science Letters* **201**: 383-396.
- NOMAKI, H., P. HEINZ, C. HEMLEBEN, and H. KITAZATO. 2005. Behavior and response of deep-sea benthic foraminifera to freshly supplied organic matter: a laboratory feeding experiment in microcosm environments. *Journal of Foraminiferal Research* **35**: 103-113.
- NÜRNBERG, D., J. BIJMA, and C. HEMLEBEN. 1996. Assessing the reliability of magnesium in foraminiferal calcite as a proxy for water mass temperatures. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **60** (5): 803-814.
- NÜRNBERG, D., A. M-LLER, and R. R. SCHNEIDER. 2000. Paleo-sea surface calculations in the equatorial east Atlantic from Mg/Ca ratios in planktic foraminifera: A comparison to the sea surface temperature estimates from UK'37, oxygen isotopes, and foraminiferal transfer function. *Paleoceanography* **15** (1): 124-134.
- OGAWA, N., and P. TAUZIN. 1973. Contribution à l'étude hydrologique et géochimique du golfe de Cap-Breton. *Bulletin de l'Institut Géologique du Bassin d'Aquitaine, Bordeaux* **14**: 19-46.
- OHGA, T., and H. KITAZATO. 1997. Seasonal changes in bathyal foraminiferal populations in response to the flux of organic matter (Sagami Bay, Japan). *Terra Nova* **9**: 33-37.
- O'NEIL, J. R., R. N. CLAYTON, and T. K. MAYEDA. 1969. Oxygen Isotope Fractionation in Divalent Metal Carbonates. *The Journal of Chemical Physics* **51** (12): 5547-5558.
- OPPO, D. W., and R. G. FAIRBANKS. 1989. Carbon isotope composition of tropical surface water during the past 22,000 years. *Paleoceanography* **4** (333-351).
- OPPO, D. W., R. G. FAIRBANKS, A. L. GORDON, and N. J. SHACKLETON. 1990. Late Pleistocene southern ocean $\delta^{13}\text{C}$ variability. *Paleoceanography* **5** (1): 43-54.
- OSTERMANN, D. R., and W. B. CURRY. 2000. Calibration of stable isotopic data: an enriched $\delta^{18}\text{O}$ standard used for source gas mixing detection and correction. *Paleoceanography* **15** (3): 353-360.
- PARKER, F. L. 1958. Eastern Mediterranean Foraminifera. *Reports on the Swedish Deep-sea Expedition 1947-1948* **8** (2): 217-283.

BIBLIOGRAPHIE

- PAWLOWSKI, J. 2000. Introduction to the molecular systematics of foraminifera. *Micropaleontology* **46** (supplement 1): 1-12.
- . 2002. Phylogeny of allogromiid foraminifera inferred from SSU rRNA gene sequences. *Journal of Foraminiferal Research* **32** (4): 334-343.
- PFEIFER, K., C. HENSEN, M. ADLER, F. WENZHFER, B. WEBER, and H. D. SCHULZ. 2002. Modeling of subsurface calcite dissolution, including the respiration and reoxidation processes of marine sediments in the region of equatorial upwelling off Gabon. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **66** (24): 4247-4259.
- PFLUM, C. E., and W. E. FRERICHS. 1976. Gulf of Mexico deep-water Foraminifers. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research Special Publication* **14**: 1-125.
- PHLEGER, F. B. 1951. Ecology of foraminifera, northwest Gulf Mexico. *Geological Society of America* **46**: 1-88.
- PHLEGER, F. B., F. L. PARKER, and J. F. PEIRSON. 1953. North Atlantic Foraminifera. *Reports of the Swedish Deep-Sea Expedition* **7**: 1-122.
- PHLEGER, F. B., and A. SOUTAR. 1973. Production of benthic foraminifera in three east Pacific oxygen minima. *Micropaleontology* **19** (1): 110-115.
- PIERCE, J. W., and D. J. STANLEY. 1975. Suspended-sediment concentration and mineralogy in the central and western Mediterranean and mineralogic comparison with bottom sediment. *Marine Geology* **19** (2): M15-M25.
- PIERRE, C., A. VANGRIESHEIM, and E. LAUBE-LENFANT. 1994. Variability of water masses and of organic production-regeneration systems as related to eutrophic, mesotrophic and oligotrophic conditions in the northeast Atlantic Ocean. *Journal of Marine Systems* **5**: 159-170.
- PINGREE, R. D., G. T. MARDELL, and A. L. NEW. 1986. Propagation of internal tides from the upper slopes of the Bay of Biscay. *Nature* **321** (154-158).
- QUINTERNO, P. J., and J. V. GARDNER. 1987. Benthic foraminifers on the continental shelf and upper slope, Russian River area, Northern California. *Journal of Foraminiferal Research* **17** (2): 132-152.
- RATHBURN, A. E., and B. H. CORLISS. 1994. The ecology of living (stained) deep-sea benthic foraminifera from the Sulu Sea. *Paleoceanography* **9** (1): 87-150.
- RATHBURN, A. E., and Q. MIAO. 1995. The taphonomy of deep-sea benthic foraminifera: comparisons of living and dead assemblages from box and gravity cores taken in the Sulu Sea. *Marine Micropaleontology* **25**: 127-149.
- RATHBURN, A. E., B. H. CORLISS, K. D. TAPPA, and K. C. LOHMANN. 1996. Comparisons of the ecology and stable isotopic compositions of living (stained) benthic foraminifera from the Sulu and South China Seas. *Deep-Sea Research* **43** (10): 1617-1646.

- RATHBURN, A. E., and P. DE DECKKER. 1997. Magnesium and strontium compositions of Recent benthic foraminifera from the Coral Sea, Australia and Prydz Bay, Antarctica. *Marine Micropaleontology* **32**: 231-248.
- RATHBURN, A. E., L. A. LEVIN, Z. HELD, and K. C. LOHMANN. 2000. Benthic foraminifera associated with cold methane seeps on the northern California margin: Ecology and stable isotopic composition. *Marine Micropaleontology* **38**: 247-266.
- REICHART, G. J., F. JORISSEN, P. ANSCHUTZ, and P. R. D. MASON. 2003. Single foraminiferal test chemistry records the marine environment. *Geology* **31** (4): 355-358.
- RELEXANS, J.-C., J. DEMING, A. DINET, J.-F. GAILLARD, and M. SIBUET. 1996. Sedimentary organic matter and micro-meiofauna with relation to trophic conditions in the tropical northeast Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **43** (8): 1343-1368.
- RESIG, J. M. 1981. Biogeography of benthic foraminifera of the northern Nazca plate and adjacent continental margin. *Geological Society of America* **154**: 619-665.
- REUSS, A. E. 1851. Ueber die fossilen Foraminiferen und Entomostraceen der Septarienthore der Umgegend von Berlin. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*.
- REVSBECH, N. P. 1983. In-situ measurements of oxygen profiles of sediments by use of oxygen microelectrodes, p. 265-273, Ganuger Forstner, Polarographic Oxygen Sensors. Springer, Berlin.
- REVSBECH, N. P., and B. B. JØRGENSEN. 1986. Microelectrodes: their use in microbial ecology. *Advances in Microbial Ecology* **9**: 243-252.
- RICE, A. L., and J. D. LAMBSHEAD. 1994. Patch dynamics in the deep-sea benthos: the role of a heterogeneous supply of organic matter. *Aquatic ecology. Proc. BES symposium, Cork, 1992*: 469-497.
- RISGAARD-PETERSEN, N., A. M. LANGEZAAL, S. INGVARSEN, M. C. SCHMID, M. S. M. JETTEN, H. J. M. OP DEN CAMP, J. W. M. DERKSEN, E. PIÑA-OCHOA, S. P. ERIKSSON, L. P. NIELSEN, N. P. REVSBECH, T. CEDHAGEN, and G. J. VAN DER ZWAAN. 2006. Evidence for complete denitrification in a benthic foraminifer. *Nature* **443** (7): 93-96.
- ROHLING, E. J., and S. COOKE. 1999. Stable oxygen and carbon isotopes in foraminiferal carbonate shells, p. 239-258. In B. K. S. Gupta [ed.], *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- RZEHA, A. 1886. Die Foraminiferenfauna der Neogenformation der Umgebung von Mährisch Ostrau. *Verhandlung der Naturforschung Ver. Brünn* **24**: 77-126.
- SACKETT, W. M. 1989. Stable carbon isotope studies on organic matter in the marine environment, p. 139-169. In A. P. Fritz and J. C. Fontes [eds.], *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry: the Marine Environment* **3**. Elsevier, Amsterdam.

BIBLIOGRAPHIE

- SANDERS, H. L. 1960. Benthic studies in Buzzards Bay III. The structure of the soft-bottom community. *Limnology and Oceanography* **5**: 138-153.
- SARNTHEIN, M., J. THIEDE, U. PFLAUMANN, H. ERLLENKEUSER, D. FÜTTERER, B. KOOPMAN, H. LANGE, and E. SEIBOLD. 1982. Atmospheric and oceanic circulation patterns off Northwest Africa during the past 25 million years, p. 545-604. In U. Von Rad, K. Hinz, M. Sarnthein and E. Seibold [eds.], *Geology of the Norwest African Continental Margin*. Springer, Berlin.
- SARNTHEIN, M., and A. V. ALTENBACH. 1995. Late Quaternary changes in surface water and deep water masses of the nordic seas and northwestern North Atlantic- a review. *Geologische Rundschau* **84**: 89-107.
- SCHAFFER, C. T. 1971. Sampling and spatial distribution of benthonic foraminifera. *Limnology and Oceanography* **16**: 944-951.
- SCHEMAINDA, R., D. NEHRING, and S. SCHULZ. 1975. Ozeanologische Untersuchungen zum Produktionspotential der nordwestafrikanischen Wasserauftriebsregion 1970-1973. *Nationalkomitee für Geodäsie und Geophysik bei der Akademie der Wissenschaften der Deutschen Demokratischen Republik IV* (16): 85 pp.
- SCHIEBEL, R. 1992. Recent benthic foraminifera in sediments of the shelf and upper continental slope from the Gulf of Guinea (West Africa). *Berichte Report aus dem Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum Christian-Albrechts-Universität Kiel, Deutschland* **51**: 1-179.
- SCHMIEDL, G., and A. MACKENSEN. 1997. Late Quaternary paleoproductivity and deep water circulation in the eastern South Atlantic Ocean: Evidence from benthic foraminifera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **130**: 43-80.
- SCHMIEDL, G., A. MACKENSEN, and P. J. MÜLLER. 1997. Recent Benthic foraminifera from the South Atlantic Ocean: Dependence on food supply and water masses. *Marine Micropaleontology* **32**: 249-287.
- SCHMIEDL, G. H., F. DE BOVÉE, R. BUSCAIL, B. CHARRIERE, C. HEMLEBEN, L. MEDERNACH, and P. PICON. 2000. Trophic control of benthic foraminiferal abundance and microhabitat in the bathyal Gulf of Lions, western Mediterranean Sea. *Marine Micropaleontology* **40** (3): 167-188.
- SCHMIEDL, G., M. PFEILSTICKER, C. HEMLEBEN, and A. MACKENSEN. 2004. Environmental and biological effects on the stable isotope composition of recent deep-sea benthic foraminifera from the western Mediterranean Sea. *Marine Micropaleontology* **51**: 129-152.
- SCHMIEDL, G., and A. MACKENSEN. 2006. Multispecies stable isotopes of benthic foraminifera reveal past changes of organic matter decomposition and deepwater oxygenation in the Arabian Sea. *Paleoceanography* **21**.
- SCHNITKER, D. 1995. Deep-sea benthic foraminifera: food and bottom water masses, p. 539-544. In R. Zahn, T. Pederson, M. Kaminski and L. Labeyrie [eds.], *Carbon Cycling in*

- the Glacial Ocean: Constraints on the Oceans Role in Global Change. Springer, Berlin, Heidelberg.
- SCHÖNFELD, J. 1997. The impact of the Mediterranean Outflow Water (MOW) on benthic foraminiferal assemblages and surface sediments at the southern Portuguese continental margin. *Marine Micropaleontology* **29**: 211-236.
- . 2001. Benthic foraminifera and pore-water oxygen profiles; a re-assessment of species boundary conditions at the western Iberian margin. *Journal of Foraminiferal Research* **31**: 86-107.
- SCHÖNFELD, J., and R. ZAHN. 2000. Late Glacial to Holocene history of the Mediterranean Outflow. Evidence from benthic foraminiferal assemblages and stable isotopes at the Portuguese margin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **159** (1-2): 85-111.
- SCHÖNFELD, J., and A. V. ALTENBACH. 2005. Late Glacial to Recent distribution pattern of deep-water *Uvigerina* species in the north-eastern Atlantic. *Marine Micropaleontology* **57**: 1-24.
- SCHULTZE, M. S. 1854. Über den Organismus der Poluthalamien (Foraminiferen), nebst Bemerkungen über die Rhizopoden im Allgemeinen. Engelmann W., Leipzig.
- SCHUMACHER, S. 2001. Microhabitat preferences of benthic foraminifera in South Atlantic Ocean sediments. *Berichte zur Polar und Meeresforschung* **403**.
- SCHUMACHER, S., F. J. JORISSEN, D. DISSARD, K. E. LARKIN, and A. J. GOODAY. 2007. Live (Rose Bengal stained) and dead benthic foraminifera from the oxygen minimum zone of the Pakistan continental margin (Arabian Sea). *Marine Micropaleontology* **62**: 45-73.
- SCHWAGER, C. 1866. Fossile Foraminiferen von Kar Nikobar: Novara Expedition 1857-1859. *Geologischer Theil* **2**: 187-268.
- SCHWEIZER, M. 2006. Evolution and molecular phylogeny of *Cibicides* and *Uvigerina* (Rotaliida, Foraminifera). *Geologica Ultraiectina* **261**.
- SCHWEIZER, M., J. PAWLOWSKI, I. A. P. DUIJNSTEE, T. J. KOUWENHOVEN, and G. J. VAN DER ZWAAN. 2005. Molecular phylogeny of the foraminiferal genus *Uvigerina* based on ribosomal DNA sequences. *Marine Micropaleontology* **57** (3-4): 51-67.
- SEILER, W. C. 1975. Tiefenverteilung benthischer Foraminiferen am portugiesischen Kontinentalhang. *'Meteor' Forschung Ergebnisse C* (23): 47-97.
- SEJRUP, H. P., T. FJAERAN, M. HALD, L. BECK, J. HAGEN, I. MILJETEIG, I. MORVIK, and O. NORVIK. 1981. Benthonic foraminifera in surface samples from the Norwegian continental margin between 62°N and 65°N. *Journal of Foraminiferal Research* **11** (4): 277-295.

BIBLIOGRAPHIE

- SEJRUP, H. P., E. JANSEN, H. ERLÉNKEUSER, and H. HOLTEDAHL. 1984. New faunal and isotopic evidence on the Late Weichselian-Holocene oceanographic changes in the Norwegian Sea. *Quaternary Research* **21**: 74-84.
- SEN GUPTA, B. K. 1989. Morphology and generic placement of the foraminifera "*Anomalina wuellerstorfi*" Schwager. *Journal of Paleontology* **63** (5): 706-713.
- . 1999. Systematics of modern Foraminifera, p. 7-36. In B. K. Sen Gupta [ed.], *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- SEN GUPTA, B. K., and P. AHARON. 1994. Benthic foraminifera of bathyal hydrocarbon vents of the Gulf of Mexico: Initial report on communities and stable isotopes. *Geo-Marine Letters* **14**: 88-96.
- SEN GUPTA, B. K., and M. L. MACHAIN-CATILLO. 1993. Benthic foraminifera in oxygen-poor habitats. *Marine Micropaleontology* **20**: 183-201.
- SGARELLA, F., and M. MONTCHARMONT ZEI. 1993. Benthic Foraminifera of the Gulf of Naples (Italy): systematics and autoecology. *Bollettino della Paleontologica Italiana* **32** (2): 145-264.
- SHACKLETON, N. J. 1974. Attainment of isotopic equilibrium between ocean water and the benthonic foraminifera genus *Uvigerina* : isotopic changes in the ocean during the last glacial. *Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique* **219**: 203-210.
- . 1977. Carbon-13 in *Uvigerina*: Tropical Rainforest History and the Equatorial Pacific Carbonate Dissolution Cycles, p. 401-427. In N. R. Andersen and A. Malakoff [eds.], *The Fate of Fossil Fuel CO₂ in the Oceans*. Plenum Press, New-York.
- . 1987. Oxygen isotopes, ice volume and sea-level. *Quaternary Science Review* **6**: 183-190.
- SHACKLETON, N. J., and N. D. OPDYKE. 1973. Oxygen isotope and paleomagnetic stratigraphy of equatorial Pacific core V28-238 : oxygen isotope temperature and ice volumes on a 10⁵ year and 10⁶ year scale. *Quaternary Research* **3**: 39-55.
- SHIRAYAMA, Y. 1984. The abundance of deep-sea meiobenthos in the Western Pacific in relation to environmental factors. *Oceanologica Acta* **7** (1): 113-121.
- SILVA, K. A., B. H. CORLISS, A. E. RATHBURN, and R. C. THUNELL. 1996. Seasonality of living benthic foraminifera from the San Pedro Basin, California Borderland. *Journal of Foraminiferal Research* **26** (1): 71-93.
- SNELGROVE, P. V. R., J. F. GRASSLE, and R. F. PETRECCA. 1994. Macrofaunal response to artificial enrichments and depressions in the deep-sea habitat. *Journal of Marine Research* **52** (345-369).
- SPENCER, R. 1992. Quantified intraspecific variation of common benthic Foraminifera from the northwest Gulf of Mexico: a potential paleobathymetric indicator. *Journal of Foraminiferal Research* **22** (3): 274-292.

- SPERO, H. J., and D. W. LEA. 1996. Experimental determination of stable isotope variability in *Globigerina bulloides*: implications for paleoceanographic reconstructions. *Marine Micropaleontology* **28**: 231-246.
- SPERO, H. J., J. BIJMA, D. W. LEA, and B. E. BEMIS. 1997. Effect of seawater carbonate concentration on foraminiferal carbon and oxygen isotopes. *Nature* **390**: 497-500.
- STOTT, L., W. BERELSON, D. GORSLINE, and R. DOUGLAS. 2000. Increased dissolved oxygen in Pacific Intermediate waters due to lower rates of carbon oxidation in sediments. *Nature* **407**: 367-370.
- STOTT, L. D., T. BUNN, M. PROKOPENKO, C. MAHN, J. GIESKES, and J. M. BERNHARD. 2002. Does the oxydation of methane leave an isotopic fingerprint in the geologic record? *Geochemistry Geophysics Geosystems* **3** (2).
- STRICKLAND, J. D. H., and T. R. PARSONS. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin of Fisheries, Resource B Canada* **311**.
- SZAREK, R., W. KUHNT, H. KAWAMURA, and H. KITAZATO. 2006. Distribution of recent benthic foraminifera on the Sunda Shelf (South China Sea). *Marine Micropaleontology* **In Press, Corrected Proof**.
- TACHIKAWA, K., and H. ELDERFIELD. 2002. Microhabitat effects on Cd/Ca and $\delta^{13}\text{C}$ of benthic foraminifera. *Earth and Planetary Science Letters* **202**: 607-624.
- TAKAHASHI, T., W. S. BROECKER, A. E. BAINBRIDGE, and R. F. WEISS. 1980. Carbonate chemistry of the Atlantic, PACific and Indian Oceans: the results of the GEOSECS expeditions, 1972-1978. *Lamont-Doherty Geological Observatory Technical Report N°1*: 218 pp (unpublished document).
- THALMANN, H. E. 1939. Bibliography and index to new genera, species, and varieties of foraminifera for the year 1936. *Journal of Paleontology* **13** (4): 425-465.
- . 1952. Bibliography and index to new genera, species and varieties of foraminifera for the year 1950. *Journal of Paleontology* **26** (2): 265.
- THIEL, H., O. PFANNKUCHE, G. SCHRIEVER, K. LOCHTE, A. J. GOODAY, C. HEMLEBEN, R. F. G. MANTOURA, C. M. TURLEY, J. W. PATCHING, and F. RIEMANN. 1990. Phytodetritus on the deep-sea floor in a central oceanic region of the North Atlantic. *Biological Oceanography* **6**: 203-239.
- THOMSEN, L., and A. V. ALTENBACH. 1993. Vertical and areal distribution of foraminiferal abundance and biomass in microhabitats around inhabited tubes of marine echiurids. *Marine Micropaleontology* **20**: 303-309.
- TIMM, S. 1992. Recent deep-sea benthic foraminifera from surface sediment of the Gulf of Guinea (West Africa) - Taxonomy, Distribution, Ecology and Grain size fractions. *Berichte Report aus dem Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum Christian-Albrechts-Universität Kiel, Deutschland* **59**: 1-192.

BIBLIOGRAPHIE

- TRAUTH, F. 1918. Das Eozänvorkommen bei Radstadt im Pongau und seine Beziehungen zu den gleichalterigen Ablagerungen bei Kirschberg am Wechsel und Wimpassing am Leithagebirge. Hölder, Wien. 108 pp.
- TYSON, R. V., and T. H. PEARSON. 1991. Modern and ancient continental shelf anoxia: an overview., p. 1-24. *In* R. V. Tyson and T. H. Pearson [eds.], *Modern and Ancient Continental Shelf anoxia*. Geological society, London.
- UBALDO, M. L., and M. R. OTERO. 1978. Foraminiferos da costa sud-sudoeste de Portugal. *Garcia de Orta, Servicio Geologico* **2**: 77-130.
- UCHIO, T. 1960. Ecology of living benthonic foraminifera from the San Diego, California, area. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research Special Publication* **5**: 1-72.
- VAN AKEN, H. M. 2000a. The hydrography of the mid-latitude northeast Atlantic Ocean I: the deep water masses. *Deep-Sea Research I* **47**: 757-788.
- . 2000b. The hydrography of the mid-latitude Northeast Atlantic Ocean II : the intermediate water masses. *Deep-Sea Research I* **47**: 789-824.
- VAN DER ZWAAN, B. 1982. Paleoecology of Late Miocene Mediterranean foraminifera. *Utrecht Micropaleontological Bulletins* **25**: 1-202.
- VAN DER ZWAAN, G. J., I. A. P. DUIJNSTEE, M. DEN DULK, S. R. ERNST, N. T. JANNINK, and T. J. KOUWENHOVEN. 1999. Benthic foraminifers: proxies or problems ? A review of paleoecological concepts. *Earth-Science Reviews* **46**: 213-236.
- VAN DER ZWAAN, G. J., F. J. JORISSEN, P. J. J. M. VERHALLEN, and C. H. VON DANIELS. 1986. Atlantic-European Oligocene to Recent *Uvigerina* : taxonomy, paleoecology and paleobiogeography. *Utrecht Micropaleontological Bullentins* **35**: 1-240.
- VAN HINSBERGEN, D. J. J., T. J. KOUWENHOVEN, and G. J. VAN DER ZWAAN. 2005. Paleobathymetry in the backstripping procedure: Correction for oxygenation effects on depth estimates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **221**: 245-265.
- VAN LEEUWEN, R. J. W. 1986. The distribution of *Uvigerina* in the Late Quaternary sediments of the deep Eastern South Atlantic. *Utrecht Micropaleontological Bulletins* **35**: 47-65.
- . 1989. Sea-floor distribution and Late Quaternary faunal patterns of planktonic and benthic foraminifers in the Angola Basin. *Utrecht Micropaleontological Bulletins* **38**: 1-288.
- VAN MARLE, L. J. 1988. Bathymetric distribution of benthic foraminifera on the Australian-Irian Jaya continental margin, eastern Indonesia. *Marine Micropaleontology* **13** (2): 97-152.
- VAN MORKHOVEN, F. P. C. M., W. A. BERGGREN, and A. S. EDWARDS. 1986. Cenozoic cosmopolitan deep-water benthic foraminifera. Pau, Elf-Aquitaine.
- VAN VOORTHUYSEN, J. H. 1950. The quantitative distribution of the Plio-Pleistocene foraminifera of a boring at the Hague (Netherlands). *Mededelingen van de Geologische Stichting*. Haarlem.

- VAN WEERING, T. C. E., H. C. DE STIGTER, W. BOER, and H. DE HAAS. 2002. Recent sediment transport and accumulation on the NW Iberian margin. *Progress in Oceanography* **52**: 349-371.
- VANNEY, J. R., and D. MOUGENEOT. 1990. Un canyon sous-marin du type 'gouf' : le Canhao de Nazaré (Portugal). *Oceanologica Acta* **13**: 1-14.
- VERHALLEN, P. J. J. M. 1991. Late Pliocene to early Pleistocene Mediterranean mud-dwelling Foraminifera : influence of a changing environment on community structure and evolution. *Utrecht Micropaleontological Bulletins* **40**.
- WAELEBROECK, C., L. LABEYRIE, E. MICHEL, J. C. DUPLESSY, J. F. McMANUS, K. LAMBECK, E. BALBON, and M. LABRACHERIE. 2002. Sea-level and deep water temperature changes derived from benthic foraminifera isotopic records. *Quaternary Science Reviews* **21**: 295-305.
- WALTON, W. 1952. Techniques for recognition of living foraminifera. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research Contributions* **3** (2): 56-60.
- WEAVER, P. P. E., R. G. ROTHWELL, J. EBBING, D. GUNN, and P. M. HUNTER. 1992. Correlation, frequency of emplacement and source directions of megaturbidites on the Madeira Abyssal Plain. *Marine Geology* **109**: 1-20.
- WEFER, G., and W. H. BERGER. 1991. Isotope paleontology: growth and composition of extant calcareous species. *Marine Geology* **100**: 207-248.
- WEFER, G., W. H. BERGER, J. BIJMA, and G. FISCHER. 1999. Clues to Ocean History: a Brief Overview of Proxies, p. 1-68. In G. Fischer and G. Wefer [eds.], *Use of proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic*. Springer-Verlag, Berlin.
- WHITTAKER, J. E. 1988. Benthic Cenozoic foraminifera from Ecuador. London, British Museum.
- WILKE, I., T. BICKERT, and F. J. C. PEETERS. 2006. The influence of seawater carbonate ion concentration [CO_3^{2-}] on the stable carbon isotope composition of the planktic foraminifera species *Globorotalia inflata*. *Marine Micropaleontology* **58** (4): 243-258.
- WILSON-FINELLI, A., G. T. CHANDLER, and H. J. SPERO. 1998. Stable isotope behavior in paleoceanographically important benthic foraminifera: results from microcosm culture experiments. *Journal of Foraminiferal Research* **28** (4): 312-320.
- WOLF-GLADROW, D. A., J. BIJMA, and R. E. ZEEBE. 1999. Model simulation of the carbonate chemistry in the microenvironment of symbiont bearing foraminifera. *Marine Chemistry* **64** (3): 181-198.
- WOLLENBURG, J. E., and A. MACKENSEN. 1998a. Living benthic foraminifera from the central Arctic Ocean: faunal composition, standing stock and diversity. *Marine Micropaleontology* **34**: 153-185.
- . 1998b. On the vertical distribution of living (Rose Bengal stained) benthic foraminifera in the arctic ocean. *Journal of Foraminiferal Research* **28** (4): 268-285.

BIBLIOGRAPHIE

- WOODRUFF, F., and R. G. DOUGLAS. 1980. Response of deep-sea benthic foraminifera to Miocene paleoclimatic events, DSDP site 289. *Marine Micropaleontology* **6**: 617-632.
- WOODRUFF, F., S. M. SAVIN, and R. G. DOUGLAS. 1980. Biological fractionation of oxygen and carbon isotopes by recent benthic foraminifera. *Marine Micropaleontology* **5**: 3-11.
- YASSINI, I., and B. G. JONES. 1995. Foraminiferida and Ostracoda from Estuarine and Shelf Environments on the Southeastern Coast of Australia. University of Wollongong Press, Wollongong, NSW.
- ZACHARIASSE, W. J. 1975. Planktonic foraminiferal biostratigraphy of the late Neogene of Crete (Greece). *Utrecht Micropaleontological Bullentins* **11**: 1-171.
- ZACHOS, J., M. PAGANI, L. SLOAN, E. THOMAS, and K. BILLUPS. 2001. Trends, rythms, and aberrations in global climate change 65 Ma to Present. *Science* **292**: 686-693.
- ZAHN, R., K. WINN, and M. SARNTHEIN. 1986. Benthic foraminiferal $\delta^{13}\text{C}$ and accumulation rates of organic carbon: *Uvigerina peregrina* group and *Cibicidoides wuellerstorfi*. *Paleoceanography* **1** (1): 27-42.
- ZAHN, R., J. SCHÖNFELD, H.-R. KUDRASS, M.-H. PARK, H. ERLLENKEUSER, and P. GROOTES. 1997. Thermohaline instability in the north Atlantic during meltwater events: stable isotope and ice-rafted detritus record from core SO75-26KL, Portuguese margin. *Paleoceanography* **12** (5): 696-710.
- ZEEBE, R. E. 1999. An explanation of the effect of seawater carbonate concentration on foraminiferal oxygen isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **63** (13-14): 2001-2007.
- ZEEBE, R. E., J. BIJMA, and D. WOLF-GLADROW. 1999. A diffusion-reaction model of carbon isotope fractionation in foraminifera. *Marine Chemistry* **64** (3): 199-227.
- ZEEBE, R. E., D. A. WOLF-GLADROW, and H. JANSEN. 1999. On the time required to establish chemical and isotopic equilibrium in the carbon dioxide system in seawater. *Marine Chemistry* **65**: 135-153.
- ZEEBE, R. E., and D. WOLF-GLADROW. 2001. CO_2 in Seawater: Equilibrium, Kinetics, Isotopes. D. Halpern. Elsevier Oceanography Series 65. Elsevier, Amsterdam.
- ZENK, W., and L. ARMI. 1990. The complex spreading pattern of Mediterranean Water off the Portuguese continental slope. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **37** (12): 1805-1823.
- ZHANG, J., P. D. QUAY, and D. O. WILBUR. 1995. Carbon isotope fractionation during gas-water exchange and dissolution of CO_2 . *Geochimica et Cosmochimica Acta* **59** (1): 107-114.