



HAL
open science

La biomasse des foraminifères planctoniques actuels et son impact sur la pompe biologique de carbone

Aurore Movellan

► **To cite this version:**

Aurore Movellan. La biomasse des foraminifères planctoniques actuels et son impact sur la pompe biologique de carbone. Sciences de la Terre. Université d'Angers, 2013. Français. NNT: . tel-00950433

HAL Id: tel-00950433

<https://theses.hal.science/tel-00950433>

Submitted on 21 Feb 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.

Thèse de Doctorat

Aurore Movellan

*Mémoire présenté en vue de l'obtention
du grade de Docteur de l'Université d'Angers
Sous le label de l'Université Nantes Angers Le Mans*

Discipline : Sciences de la Terre
Spécialité : Biogéosciences
Laboratoire : CNRS UMR 6112 LPGN-BIAF

Soutenue le 26 septembre 2013

École doctorale : VENAM
Thèse N° 1267

La biomasse des foraminifères planctoniques actuels et son impact sur la pompe biologique de carbone

JURY

Rapporteurs : **M. Luc BEAUFORT**, Directeur de recherche, CEREGE, Université Aix-Marseille.
Mme. Christine DUPUY, Professeur, Université de la Rochelle.

Examineurs : **Mme. Emmanuelle GESLIN**, Maître de conférences, Université d'Angers.
M. Frédéric QUILLVERE, Maître de conférences, Université de Lyon.
M. Ian SALTER, Physicien Adjoint (CNAP), UMPC Paris 6.

Invité : **M. Frans JORISSEN**, Professeur, Université d'Angers.

Directeur de Thèse : **M. Ralf SCHIEBEL**, Professeur, Université d'Angers.

Co-directeur de Thèse : **Mlle. Hélène HOWA**, Professeur, Université d'Angers.

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier ceux sans qui cette thèse n'aurait pas été possible : mes deux directeurs.

Ralf, merci pour ton enthousiasme démesuré, ton soutien, ton immense expérience. Merci de m'avoir préparée à être un chercheur et pas seulement une étudiante en thèse. Merci de m'avoir toujours traitée en égale, d'avoir su écouter mes avis et laissé la liberté d'apprivoiser mon sujet de la manière que je souhaitais.

Hélène, merci pour tes avis toujours aussi pertinents, ton point de vue objectif et parfois un peu plus distant, lorsque Ralf et moi avions le « nez dans le guidon ». Merci aussi pour tes coups de gueule (si, si, je le pense !), et pour m'avoir toujours poussée en avant.

Merci à tous les deux pour votre confiance.

Je tiens également à remercier les rapporteurs ainsi que les membres du jury pour leurs commentaires et remarques qui m'ont été très utiles pour améliorer le manuscrit.

Merci à Frans pour avoir cru en moi, également en me confiant ce projet de thèse, et en m'accueillant au sein du laboratoire pendant 3 ans. Bon, d'accord : plutôt 4 ans...

Au cours de ma thèse, j'ai eu l'immense chance de participer à deux missions en mer.

Je tiens à remercier les membres de l'équipage et les scientifiques rencontrés à bord du *Meteor*. Je souhaite remercier en particulier Sascha Flögel pour m'avoir permis d'échantillonner autant que je le souhaitais. Merci également au docteur du bord, Michael Hinz, pour avoir collé des patches magiques derrière mon oreille pendant trois semaines...

Merci à Henry et Sven, pour avoir pris soin de nous pendant toute la mission. Merci à Kai pour les découvertes musicales, et pour le petit cadeau qu'il a confectionné pour moi.

Un merci tout spécial à toutes les personnes à bord pour m'avoir fait passer un anniversaire que je n'oublierai pas de sitôt !

Et pour terminer, merci à Ronan et Claudio, mes « bro's », pour m'avoir tenu compagnie, fait rire et aidée au cours de cette aventure ! Merci à Ronan pour son langage fleuri, et son coup de pouce miraculeux à coup de pipettes et de vortex à 2 heures du matin, et la contemplation d'un orage en pleine nuit pendant que le bateau dormait. Merci à Claudio pour les petites séances de lecture dans le silence, cachés entre le ciel et la mer.

En ce qui concerne la mission TOMBI, je tiens à remercier tout particulièrement Takashi Toyofuku, le chef de mission, pour sa gentillesse, son professionnalisme, son soutien et ses discussions sur les mangas. Je tiens à remercier tout l'équipage, et les scientifiques à bord, en particulier le jeune Stewart qui m'a servi mon déjeuner sur le pont ! Merci également au capitaine du bateau pour sa gentillesse et les quelques mots que nous avons échangé à plusieurs reprises.

En ce qui concerne les expériences en laboratoire, je tiens à remercier Christine Barras, Mariéva Denoyelle et Emmanuelle Geslin pour m'avoir initiée à l'art délicat de l'échantillonnage et de la culture des foraminifères benthiques grâce à leurs conseils.

Je tiens à remercier les personnes impliquées dans le sujet de stage d'Eric Jourden : Emmanuelle Geslin, Christine Dupuy et Sonia Gasmi.

Merci à Lara Le Villain pour m'avoir aidée à faire un marathon de deux jours intensifs de piquage intensif d'*Ammonia* alors qu'elle était en fin de Master 2 !

Un grand merci également à Ewa Lukomska et Gael Bougaran de l'IFREMER Nantes de m'avoir permis d'effectuer des mesures de carbone organique et d'azote sur mes petits foraminifères, et pour m'avoir conseillée et guidée tout au long de ces mesures.

Merci à tous les membres du laboratoire, permanents, membres administratifs et techniciens, anciens thésards et stagiaires. Un merci tout particulier à Sophie Terrien, Soso, qui est une vraie maman pour nous !

Un grand merci à tous mes co-bureaux, par ordre d'ancienneté :

Merci à Christine, pour avoir partagé avec nous l'instauration des tout premiers 4 heures du labo. . .

Merci à Pauline, ma Popo, pour avoir illuminé notre bureau, et tout le labo de ta bonne humeur constante pendant mes deux premières années de thèse !

Merci à Dewi pour ton aide avec les stats, les partages kinders, et tout un tas de petites attentions dont tu es le spécialiste (en particulier la « redécoration » de bureau. . .).

Merci à Florian, Flofounet, d'être aussi déglingué (sorry, mais c'est un peu vrai quand même !), et de m'avoir fait danser la Mazurka !

Merci à Aurélie, d'avoir fait le facteur pour Tobias, heureusement que tu étais là, sinon je n'aurais jamais eu ses petits mots !

Merci à Aubin. . . qui pourrait être résumé par ce titre de chanson « ça plane pour moi », et apporte sa bonne humeur dans le bureau !

Je remercie également toute l'équipe des « jeunes » : Pia-pia, Clémence (Cloumcloum !), Jennifer (La mouette, *a.k.a.* professeur Tournesol). Merci à vous pour la bonne ambiance que vous apportez au labo !

Un merci tout particulier à Julie, mon *padawan*, pour m'avoir apporté une bouffée d'air frais à la fin de ma thèse. Merci à toi pour avoir eu une aussi mauvaise influence sur moi ! Merci de m'avoir aidé à tourner mon regard vers l'avenir.

Un grand merci à la *Compagnie Franche du Khatovar* dans son ensemble pour m'avoir accueillie dans leur grande famille, m'avoir mis des coups d'épée dans la gueule, et pour m'avoir fourni un défouloir digne de ce nom ! Un merci tout particulier Aurélien pour m'avoir présenté tous ces joyeux drilles, et à Pierre et Cécile qui sont bien plus que des compagnons d'armes pour moi. Merci à Nico pour la jolie cicatrice discrète qui me rappellera à vie mon premier combat !

Je pourrais remercier beaucoup d'amis, mais il y en a deux pour qui je pourrais écrire des pages entières (non, je ne le ferais pas, ça tuerait des arbres) : ma Jessy, et mon Seb. Jessy (honneur aux dames), à la fois la plus intelligente, la plus acharnée, la plus brillante, mais également la plus girly, la plus attentionnée, la plus tête en l'air. Présente chaque jour (littéralement, dans mon téléphone, sur mon ordinateur, et dans mon cœur). Seb, présent dans ma vie depuis plus de dix ans. Seb et ses dons surnaturels pour savoir quand j'ai besoin d'un petit message d'encouragement. Seb, qui partage mes rires et mes pleurs, avec qui je partage si peu, mais tant à la fois. Merci à tous les deux pour vos petits cadeaux, votre présence tout au long de cette thèse et qui l'ont rendue plus facile. Pour moi, vous faites partie de ma famille.

Je ne peux pas oublier de mentionner ici 4 autres nanas très chères à mon cœur : Klervia, Cécile, Dédé et Fleur. Toutes les quatre si loin... On dit que la distance ne peut pas briser une amitié, et vous êtes là pour le prouver !

Enfin, je remercie mes parents, Patrick et Christiane, pour leur présence constante pendant mes longues années d'étude. Pour leur soutien, leurs encouragements, leur amour. Cette thèse a été possible seulement grâce à vous, qui m'avez transmis l'amour de la connaissance.

Merci également à mes deux « sisterz » : Laetitia et Edwige. Ma Lilou et ma Doudoue ! Merci à vous deux pour vos petits mots d'encouragement, votre présence constante malgré vos vies bien remplies. Merci à vos petites familles, qui sont également la mienne et rendent nos réunions de famille tellement vivantes : Francis, Pedro, Miss Lala et Noé.

Un merci tout spécial à tonton Denis, pour son aide envers ma famille, et qui m'a lui aussi d'une certaine manière permis de faire ces études, et d'arriver où je suis aujourd'hui.

Pour finir, en vrac, je remercie les chocolats Kinder (Maxi, Surprise et Bueno), Haagen Dazs, Nutella et Ovomaltine pour m'avoir soutenue au cours de mes longues journées de travail (en revanche je ne les remercie pas de s'être attardés un peu trop sur ma personne).

A Damien... ma moitié, mon bouclier, mon chevalier, mon roi. Merci d'avoir été à mes côtés tout au long des cinq dernières années.

Table des matières

Remerciements	i
Introduction	1
1 État de l'art	3
1.1 Rôle des océans dans l'absorption du CO ₂ atmosphérique	5
1.1.1 La pompe physico-chimique de carbone	5
1.1.2 La pompe biologique de carbone	5
1.2 Rôle des foraminifères dans la pompe biologique de carbone	6
1.3 Approche méthodologique	8
2 Mise au point et validation du protocole de mesure de biomasse par nano-spectrophotométrie	11
2.1 Introduction	13
2.2 Quantification par nano-spectrophotométrie de la biomasse	14
2.3 Comparaison de deux proxys de biomasse	26
2.3.1 Introduction	26
2.3.2 Matériel	27
2.3.3 Méthodes	27
2.3.4 Résultats	29
2.3.5 Discussion	30
2.3.6 Conclusion	32
3 Approche expérimentale : Impact de la concentration de nourriture sur la biomasse du foraminifère benthique <i>Ammonia tepida</i>	33
3.1 Introduction	35
3.2 Matériel et méthodes	35
3.2.1 Lieu d'échantillonnage et prélèvement des foraminifères	36
3.2.2 Prélèvement du microphytobenthos et préparation des solutions nutritives	36
3.2.3 Expériences de nutrition	36
3.2.4 Mesures de protéines par nano-spectrophotométrie	38
3.2.5 Modèle statistique	38
3.3 Résultats	38
3.3.1 Contenu protéique pour chaque condition expérimentale	38
3.3.2 Évolution de la biomasse protéique au cours du temps en fonction des trois conditions de régime nutritif	38
3.4 Discussion	40
3.5 Conclusion	41

4	Approche <i>in situ</i> : La biomasse des foraminifères planctoniques actuels, variabilité interspécifique, métabolisme et impact du lieu d'échantillonnage	43
4.1	Introduction	45
4.2	Matériel et Méthodes	45
4.2.1	Échantillonnage	45
4.2.2	Mesure des protéines par nano-spectrophotométrie	45
4.2.3	Mesures morphométriques et pesées individuelles des tests des foraminifères	46
4.2.4	Validation de la qualité des données	46
4.2.5	Analyse des données	48
4.3	Résultats	49
4.3.1	Rendement de l'extraction de protéines sur les foraminifères planctoniques	49
4.3.2	Corrélations entre les paramètres étudiés, toutes espèces confondues	50
4.3.3	Variations interspécifiques	51
4.3.4	Évolution de la biomasse lors d'un changement de morphologie lié à l'ontogénie	62
4.3.5	Résultats de l'analyse en composantes principales	62
4.4	Discussion	62
4.5	Conclusion	66
5	Estimation de premier ordre de la biomasse des foraminifères planctoniques dans l'océan actuel à l'échelle globale	69
5.1	Introduction	71
6	Distribution verticale du carbone dans la colonne d'eau : variations saisonnières et latitudinales dans la zone du Front des Açores	89
6.1	Introduction	91
6.2	Matériel et Méthodes	91
6.2.1	Missions océanographiques	91
6.2.2	Assemblages	92
6.2.3	Densité, biomasse et masse de calcite des assemblages	95
6.3	Résultats	97
6.3.1	Comparaison de la biomasse totale des assemblages, en fonction de la position des stations par rapport au front des Açores	97
6.3.2	Variations saisonnières	97
6.3.3	Variations latitudinales	98
6.3.4	Budget de carbone organique et inorganique dans la colonne d'eau	100
6.3.5	Comparaison des masses de calcite calculées à partir de différentes valeurs	102
6.4	Discussion	102
6.5	Conclusions et perspectives	104
	Synthèse et perspectives	107
	Bibliographie	119
	Liste des annexes	121

Introduction

Le CO₂ est un gaz à effet de serre important, et la compréhension du cycle du carbone est un sujet crucial dans le contexte actuel de réchauffement climatique global. Les océans jouent un rôle important dans l'absorption du CO₂ en excès dans l'atmosphère, et ce, en partie grâce aux organismes qui le peuplent. Les foraminifères planctoniques jouent un rôle majeur dans le cycle des carbonates (Schiebel, 2002), mais leur contribution à la pompe biologique de carbone n'a encore jamais été quantifiée. En effet, à cause de leur petite taille (~100 µm), aucune tentative de mesure de la biomasse individuelle de ces organismes n'a été faite depuis les travaux d'Altenbach (1985, 1987).

Dans la première partie de cette thèse, nous avons adapté spécifiquement une méthode de colorimétrie préexistante (Smith et al., 1985) afin de mesurer la biomasse des foraminifères et ce, tout en préservant leur test calcitique pour des mesures additionnelles. Cette nouvelle méthode nous a permis de tester l'influence de la quantité de nourriture sur la biomasse de foraminifères benthiques en laboratoire, dans des conditions de culture.

Nous avons également utilisé cette méthode afin de mesurer la biomasse de foraminifères planctoniques prélevés lors de campagnes en mer, et pour la première fois, nous avons quantifié la corrélation qui existe entre la biomasse, la taille et le poids de ces organismes. Nous avons ainsi pu étudier l'impact sur la biomasse du lieu de prélè-

vement, de la forme du test, de l'ontogénie ainsi que les variations interspécifiques des foraminifères planctoniques.

Ces travaux ont permis la quantification de la biomasse moderne des assemblages de foraminifères à l'échelle de l'océan global, afin de la comparer aux autres groupes de planctons modernes (Buitenhuis et al., 2012c). Grâce aux corrélations que nous avons établies entre la taille et la biomasse des foraminifères planctoniques, nous avons pu comparer le budget de carbone organique (compris dans la cellule de l'organisme) et le carbone inorganique (contenu dans le test calcitique) dans la colonne d'eau, et ainsi montrer qu'il existe un export avéré de carbone vers l'océan profond.

L'ensemble de ces données contribue à une meilleure connaissance des interactions entre l'atmosphère et les océans, et du rôle des foraminifères planctoniques dans le cycle du carbone. Ce travail de thèse apporte également des clés de compréhension quant à la séquestration du CO₂ par les foraminifères planctoniques et leur action et rétroaction dans la pompe biologique de carbone à différentes échelles de temps.

Enfin, l'export de carbone par le biais des foraminifères planctoniques est discuté pour sa potentielle utilisation en tant que paléo-proxy de la pompe biologique de carbone globale dans les océans passés.

Chapitre 1

État de l'art



L'océan est en contact permanent avec l'atmosphère, et de nombreux échanges relient ces deux immenses réservoirs. Dans le contexte actuel de réchauffement climatique, il est crucial de comprendre et de quantifier ces échanges. Photo : Mission R/V *Meteor* 84/5, juin 2011.

1.1 Rôle des océans dans l'absorption du CO₂ atmosphérique

Dans le contexte actuel de changement climatique et d'augmentation des gaz à effets de serre dans l'atmosphère liée aux activités anthropiques, une forte attention est portée sur les océans. En effet, les océans jouent un rôle majeur dans l'absorption du CO₂ atmosphérique en excès (Riebesell et al., 2007). L'océan absorbe le carbone par différents processus, certains indépendants de toute présence biologique, il s'agit de la pompe physico-chimique de carbone. Les organismes calcifiants marins jouent également un rôle très important dans l'absorption du carbone par le biais de la pompe biologique de carbone.

La colonne d'eau se compose de plusieurs tranches distinctes. En surface, au-dessus de la thermocline (en moyenne 100 mètres de profondeur) se trouve la zone de production : il s'agit de la tranche d'eau où la lumière rend possible la photosynthèse (ou zone euphotique), et où une majorité du carbone est fixé. Entre 100 et 1000 mètres de profondeur, se trouve la « twilight zone » (Buesseler et al., 2007). Cette « zone de pénombre » est la tranche d'eau où se produisent les plus grands changements au niveau de la reminéralisation du carbone. La twilight zone et tout ce qui se trouve en dessous (de 1000 m de profondeur jusqu'aux fonds marins) constituent la zone d'export de matière (Koeve, 2002).

Lorsque le carbone, organique ou inorganique, atteint cette zone d'export (au dessous de 100 m de profondeur), il est isolé de l'océan de surface, et donc également de l'atmosphère. Grâce à ces processus, le carbone est enfoui pour des périodes allant de la décennie au millénaire (Falkowski et al., 1998).

1.1.1 La pompe physico-chimique de carbone

Les océans contribuent à l'absorption du dioxyde de carbone atmosphérique par des processus physico-chimiques ne nécessitant aucunement la présence d'organismes (par ex.

Sarmiento and Gruber, 2006). Les $p\text{CO}_2$ (pression partielle en dioxyde de carbone) de l'océan et de l'atmosphère sont en équilibre constant. Ainsi, les zones de l'océan qui contiennent une concentration de CO₂ dissous plus élevée que celle de l'atmosphère relarguent du CO₂ dans l'atmosphère, et sont appelées des sources de carbone (Figure 1.1). A l'inverse, les zones océaniques qui contiennent moins de CO₂ dissous que l'atmosphère absorbent du CO₂, et sont appelées des puits de carbone (Takahashi et al., 2002; Khatiwala et al., 2009).

Le refroidissement des eaux de surface augmente la capacité à rendre soluble le CO₂. La circulation des eaux océaniques de surface transporte globalement les eaux chaudes équatoriales vers les pôles, où elles se refroidissent. Au cours de ce trajet, elles se chargent en CO₂ et plongent vers l'océan profond (Takahashi et al., 2002). C'est cet enfouissement qui contribue à la séquestration du carbone.

1.1.2 La pompe biologique de carbone

Dans l'océan de surface, le CO₂ est utilisé par le phytoplancton pour produire du carbone organique par le biais de la photosynthèse (Figure 1.2). Une partie de ce carbone organique est consommée par le zooplancton. Lorsque ces organismes meurent, leurs corps sédimentent dans la colonne d'eau. Lorsqu'ils atteignent l'océan profond, ce carbone est isolé de l'atmosphère et sera séquestré (Falkowski et al., 1998; Falkowski, 2012). Ce processus s'appelle la pompe biologique de carbone (Emerson et al., 1997). De nombreux processus entrent en jeu dans cette pompe biologique de carbone, tels que la respiration et l'excrétion des différents organismes, ainsi que la formation d'agrégats qui vont avoir un effet de lest et augmenter la vitesse de sédimentation (Klaas and Archer, 2002; Ridgwell, 2003; Passow, 2004).

Durant ces dernières décennies, les images satellites ont permis le calcul des quantités de carbone produites dans l'océan de surface, et ensuite exportées dans l'océan profond (Antoine and Morel, 1996; Antoine et al., 1996;

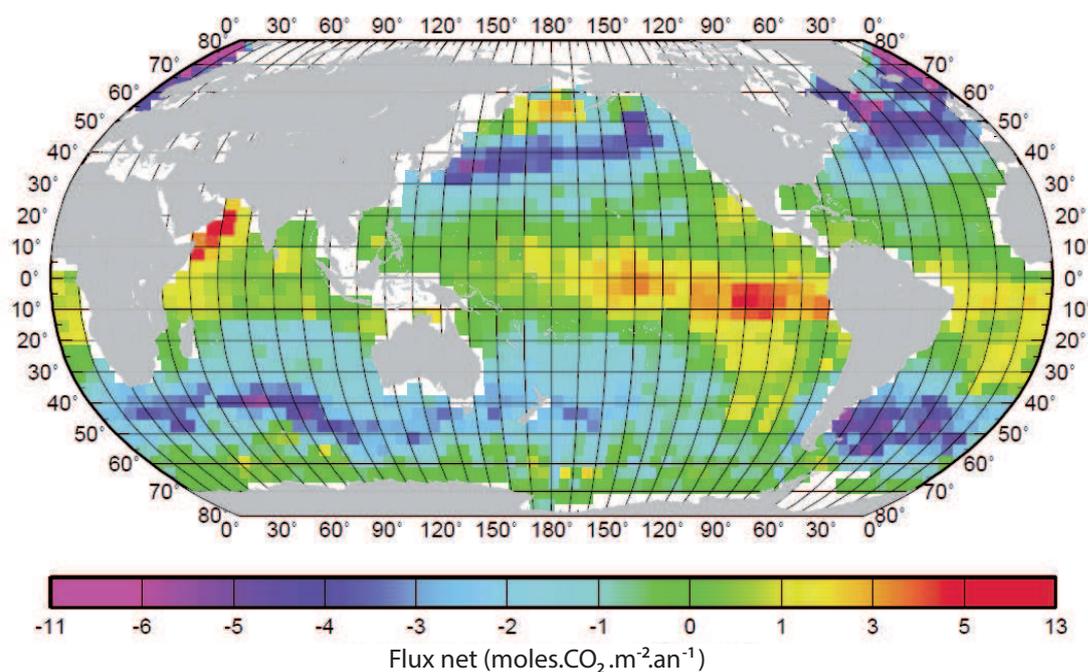


FIGURE 1.1: Flux moyen annuel net pour le CO_2 pour l'année 1995. Les régions rouges à jaunes indiquent que l'océan est une source de CO_2 atmosphérique, et les zones violettes à bleues indiquent que l'océan est un puits de CO_2 (figure modifiée d'après Takahashi et al., 2002).

Falkowski et al., 1998). Ces données ont permis d'estimer la production primaire globale à 45 Gt.C.an^{-1} , desquels 16 Gt.C.an^{-1} sont exportés vers l'océan profond (Falkowski et al., 1998).

1.2 Rôle des foraminifères dans la pompe biologique de carbone

Les organismes à test carbonaté tiennent un rôle particulier au sein de la pompe biologique de carbone qui est encore aujourd'hui peu connu. Schiebel (2002) a montré que la productivité primaire et l'export de carbone sont corrélés avec les flux de calcite des tests de foraminifères dans la colonne d'eau. Il a estimé que la contribution des foraminifères planctoniques varie entre 30% et 80% du budget total de calcite. Les foraminifères planctoniques jouent donc un rôle dans la pompe biologique de carbone, mais celui-ci n'est pour le moment que peu compris. De plus, grâce au potentiel fossilifère de ces organismes, ils pourraient apporter des informations essentielles à la reconstruction de la pompe biologique de carbone dans

le passé.

Dans les eaux de surface, les foraminifères planctoniques produisent de la matière organique en consommant du zoo- et du phytoplancton (Figure 1.3). Le carbone organique des foraminifères planctoniques vient donc principalement de la nourriture de l'organisme, et ainsi dépend du régime alimentaire de celui-ci (Anderson et al., 1979; Larkin, 2006). De ce fait, ils participent à la pompe biologique de carbone.

Cependant, la calcification relargue du CO_2 dans l'atmosphère (Erez, 2003). Pour chaque atome de carbone utilisé dans la formation d'une molécule de calcite, un atome de carbone est relargué sous forme de CO_2 . Ce CO_2 dissous peut être réutilisé par le phytoplancton au cours de la photosynthèse ou être libre de retourner dans l'atmosphère, (Figure 1.3).

Sur une échelle de temps courte, la calcification a donc un effet neutre sur la pompe biologique de carbone : pour chaque atome de carbone

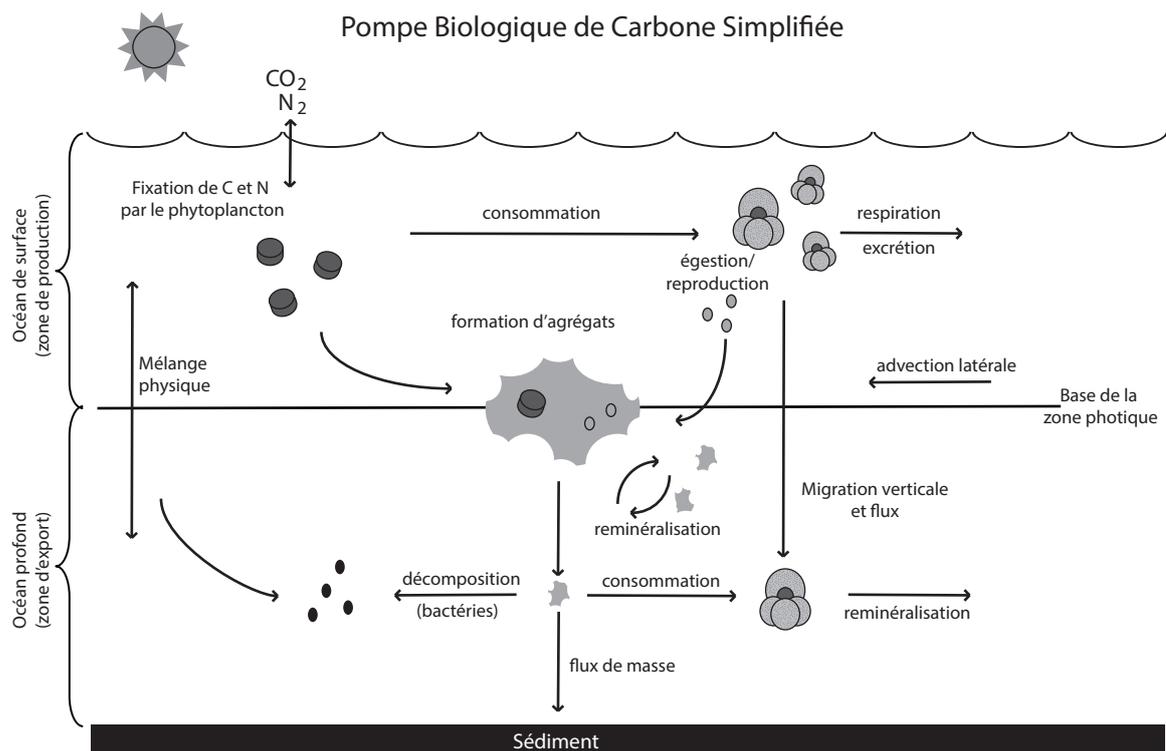


FIGURE 1.2: Schéma simplifié de la pompe biologique de carbone. Le CO_2 atmosphérique (et l'azote) fixé par les organismes photosynthétiques est transporté vers l'océan profond (sous la zone euphotique) par divers processus. Le phytoplancton meurt et coule sous forme d'agrégats, ou est consommé par des organismes zooplanctoniques ou nectoniques. Les agrégats peuvent ensuite être décomposés par des bactéries, ou être consommés par d'autres organismes. La matière organique dissoute produite par le phytoplancton ou par l'excrétion de divers organismes peut également être transportée vers le bas durant des épisodes de mélange. La pompe biologique de carbone inclut également l'export du carbone inorganique sous la forme de particules d'origine biologique (calcite et aragonite, *i.e.* la pompe des carbonates). Modifié d'après *Biological Pump Working Group Summary* (http://www.msrb.sunysb.edu/octet/biological_pump.html).

fixé dans la calcite, un atome de carbone est relargué dans le milieu. En revanche, sur des échelles de temps plus longues, le carbone peut être exporté et sera alors séquestré dans l'océan profond. Qu'il soit organique ou inorganique, ce carbone sera isolé de l'atmosphère. Le carbone qui sera reminéralisé au cours de la sédimentation (donc dans la colonne d'eau au dessous de 100 m de profondeur), sera séquestré pour des dizaines à des milliers d'années, en fonction de la circulation thermohaline, circulation des eaux profondes de l'océan global. En ce qui concerne les individus qui atteignent les fonds marins, et sont enfouis dans le sédiment, le temps de recyclage du carbone sera de très long terme, à l'échelle géologique (Figure 1.3).

La contribution totale des foraminifères planctoniques à la pompe biologique de carbone dépendra finalement du ratio entre les tissus organiques et le test calcitique « inorganique ».

Une des conséquences directe de l'augmentation du CO_2 atmosphérique lié au réchauffement climatique est une augmentation de l'acidité des océans. Plusieurs types d'organismes, dont les foraminifères planctoniques, pourraient montrer une baisse de calcification dans un environnement plus acide (Riebesell et al., 2000; Orr et al., 2005; Moy et al., 2009). Selon Riebesell et al. (2000), une calcification réduite pourrait avoir une rétroaction négative sur le CO_2 atmosphérique. L'impact du réchauffement climatique sur les foraminifères planctoniques, et sur la pompe biologique

de carbone en général, n'est pas encore entièrement compris.

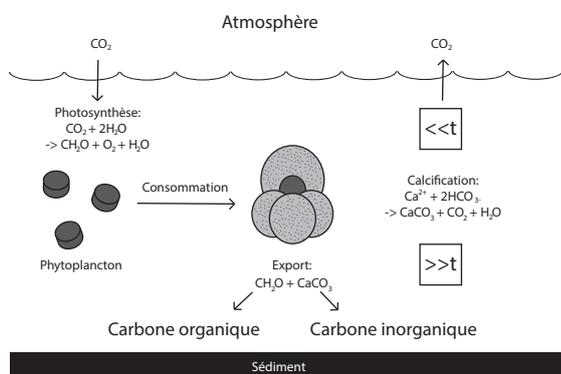


FIGURE 1.3: Schéma simplifié de la contribution des foraminifères planctoniques à la pompe biologique de carbone. Les foraminifères planctoniques consomment et produisent de la matière organique, et donc exportent à leur mort une partie du carbone organique contenu dans celle-ci. Au cours de la calcification, du CO₂ est relargué dans l'atmosphère. Pour chaque atome de carbone fixé dans la calcite, un atome de carbone est relargué dans le milieu. Ce CO₂ peut de nouveau être utilisé par les organismes photosynthétiques afin de produire du carbone organique : il s'agit d'un cycle à échelle de temps relativement courte [«t]. Le carbone contenu dans la calcite quant à lui va être potentiellement exporté vers l'océan profond, et sera séquestré pour des périodes allant de la décennie aux millénaires [»t].

1.3 Approche méthodologique

Afin de quantifier la contribution des foraminifères planctoniques à la pompe biologique de carbone, il est nécessaire de quantifier à la fois la masse de calcite des tests, mais également la masse de matière vivante qu'ils produisent.

La biomasse d'un organisme est le volume de matière vivante dont il est constitué. Pour de nombreux organismes, ce concept de biomasse est très difficilement directement mesurable. Ainsi, plusieurs moyens indirects, ou proxies, permettent de mesurer cette biomasse. Le carbone organique est un proxy très utilisé comme unité de biomasse pour les organismes marins (Hillebrand et al., 1999; Menden-Deuer and Lessard, 2000; Madin et al.,

2001; Pakhomov et al., 2002; Sun and Liu, 2003; Dubischar et al., 2006; Cornet-Barthaux et al., 2007; Leblanc et al., 2012; Moriarty et al., 2012; Steinberg et al., 2012; Vogt et al., 2012).

Afin de quantifier à la fois la biomasse (carbone organique) et le carbone inorganique sur des foraminifères planctoniques individuels, il est nécessaire de préserver le test de ces organismes au cours des différentes mesures effectuées. Avant cette thèse, aucune méthodologie ne permettait de préserver le test pour toutes ces mesures. Grâce à un matériel de pointe, nous avons pu travailler à une échelle individuelle et ainsi obtenir des données plus abondantes permettant des interprétations statistiquement plus robustes.

Simon and Azam (1989) et Zubkov and Sleight (1995) ont montré que les mesures de protéines avec la méthode BCA (Bincinchoninic Acid, Smith et al., 1985), chez des protistes sont un bon proxy afin d'estimer le contenu en carbone organique de ceux-ci. Cette méthode a été utilisée avec succès sur des bactéries et amibes marines (Zubkov and Sleight, 1995, 1998; Zubkov et al., 1999). Cette méthode a été utilisée également sur des foraminifères benthiques, mais en détruisant le test calcitique des individus (Mojtahid et al., 2011). A cause de la présence de leur test calcitique, cette méthode a dû être adaptée spécifiquement pour l'usage sur des foraminifères planctoniques tout en préservant leur test (Chapitre 2, Movellan et al., 2012). Cette méthode nous permet donc de mesurer pour la première fois depuis Altenbach (1985, 1987), les protéines contenues dans un individu particulier et ainsi de quantifier la biomasse produite par un foraminifère.

Afin de calculer le contenu en carbone inorganique des foraminifères planctoniques, il est possible d'analyser les masses des tests. Le poids des tests de foraminifères a été analysé par de nombreux scientifiques (Barker and Elderfield, 2002; Gonzalez-Mora et al., 2008; De Moel et al., 2009; Moy et al., 2009; Beer et al., 2010), mais dans aucune de ces études les individus n'ont été analysés individuellement. Dans l'ensemble de ces études, la masse d'un individu a été calculée comme la moyenne du poids d'un groupe

d'individus (environ une cinquantaine à la fois) pesés tous ensembles. Tous les résultats de cette thèse concernent des individus qui ont été pesés individuellement. Après les mesures de biomasse, les tests ont été attentivement nettoyés, séchés et pesés individuellement dans des capsules en aluminium à l'aide d'une balance (Mettler Toledo XP2U). La morphométrie des foraminifères

planctoniques étudiés a été également quantifiée individuellement avec une grande précision grâce à un microscope automatisé (logiciel *analySIS*®, Bollmann et al., 2004; Clayton et al., 2009). Sur la base de mesures d'un grand nombre d'individus, des corrélations statistiquement robustes ont pu être calculées entre le poids, la taille et la biomasse des foraminifères.

Chapitre 2

Mise au point et validation du protocole de mesure de biomasse par nano-spectrophotométrie



Platier tidal de la Baie de l'Aiguillon (environ 10 kilomètres au nord de La Rochelle, France). Échantillonnage du 16 avril 2012 : le sédiment a été prélevé à l'aide de spatules, afin d'échantillonner des individus d'*Ammonia tepida*, pour les mesures de protéines et de carbone organique présentées en deuxième partie de ce chapitre. Crédit photo : Fabrice Redois.

2.1 Introduction

Ce chapitre présente le protocole de mesure de biomasse développé au cours de cette thèse. Le but des expériences était de développer une méthode permettant de quantifier la biomasse des foraminifères (1) à l'échelle individuelle, (2) de manière à préserver le test calcitique afin de pouvoir effectuer d'autres mesures sur ce même test après la mesure de biomasse, (3) de valider l'utilisation de ce proxy en le comparant avec des mesures de carbone organique (proxy le plus utilisé dans les études de biomasse).

Ce chapitre s'articule autour de deux parties. La première partie décrit la série d'expériences qui a permis de valider le protocole visant à adapter une méthode préexistante (méthode Bicinchoinic Acid, BCA, Smith et al., 1985) pour une application spécifique sur les foraminifères. Dans cette première partie, différentes méthodes permettant de rompre la membrane plasmique des individus ont été testées, afin de permettre une extraction du cytoplasme sans endommager la

coquille. Au total, 591 individus de l'espèce de foraminifère benthique calcaire *Ammonia tepida* ont été analysés. Cette première partie se présente sous la forme d'un article qui a été publié dans *Biogeosciences* en septembre 2012. La méthode mise au point permet d'obtenir des résultats fiables et robustes, et d'analyser un grand nombre d'individus en peu de temps.

La deuxième partie de ce chapitre a pour but de valider la quantification de protéines en tant que proxy de biomasse, en comparant des mesures obtenues grâce à la méthode BCA avec des mesures de carbone organique obtenues grâce à un analyseur CN. Ces différentes mesures ont été effectuées sur trois classes de tailles d'individus (au total 1286 spécimens) de l'espèce *A. tepida*, provenant d'un unique échantillon. Les mesures de carbone et d'azote ont été effectuées en collaboration avec l'IFREMER Nantes. Cette expérience a permis de quantifier le rapport protéines-carbone organique, et ainsi permettra à l'avenir la comparaison entre des études utilisant les deux proxies.

2.2 Quantification par nano-spectrophotométrie de la biomasse en protéines chez des foraminifères individuels intacts

Ce manuscrit a été publié le 12 septembre 2012 dans la revue *Biogeosciences*.

Résumé en français :

Le rôle écologique des foraminifères reste très peu connu à cause des difficultés méthodologiques dans la détermination de leur biomasse individuelle, bien que ces organismes soient abondants dans les sédiments marins de surface. Cette étude présente une méthode fiable et abordable basée sur la nano-spectrophotométrie pour la quantification du contenu protéique de foraminifères à test calcitique en tant que mesure de biomasse, tout en préservant les tests pour des analyses ultérieures (*e.g.*, morphométrie, isotopes stables). La biomasse protéique est significativement corrélée à la taille et au poids d'*Ammonia tepida* ($n = 102$, $p < 0.00001$, $R_2 = 0.462$, and $n = 181$, $p < 0.00001$, $R_2 = 0.855$). La variabilité observée entre la taille du test, le poids et la biomasse de la cellule peut résulter d'une variabilité naturelle verticale et horizontale dans les micro-environnements englobant l'état métabolique, ainsi que de la variabilité dans la morphométrie du test et de la masse de calcite (*i.e.* poids du test). De plus, connaître la biomasse spécifique à chaque foraminifère en fonction de sa taille et de son espèce apporte une information importante sur les conditions trophiques et écologiques des environnements marins actuels et anciens, en particulier pour la reconstruction de la paléoproduktivité régionale et les flux de carbone organique.



Protein biomass quantification of unbroken individual foraminifers using nano-spectrophotometry

A. Movellan¹, R. Schiebel¹, M. V. Zubkov², A. Smyth³, and H. Howa¹

¹LUNAM Université, Université d'Angers, Laboratoire des Bio-Indicateurs Actuels et Fossiles, CNRS UMR6112
LPGN-BIAF, 2 Boulevard Lavoisier, 49045 Angers CEDEX 01, France

²National Oceanography Centre, Southampton, University of Southampton, European Way, Southampton SO14 3ZH, UK

³Department of Physics, University of Malta, Msida, MSD 2080, Malta

Correspondence to: A. Movellan (aurore.movellan@etud.univ-angers.fr)

Received: 9 May 2012 – Published in Biogeosciences Discuss.: 7 June 2012

Revised: 14 August 2012 – Accepted: 19 August 2012 – Published: 12 September 2012

Abstract. The ecological role of foraminifers has been largely unknown partly owing to difficulties in determining their individual biomass, although foraminifers are abundant in surface marine sediments. The present study provides a reliable and inexpensive method for the quantification of the protein content of hard-shelled foraminifers as a measure of biomass while preserving the tests for later analyses (e.g. morphometry, stable isotopes), using nano-spectrophotometry. The protein biomass, is significantly correlated with size, and shell weight of *Ammonia tepida* ($n = 102$, $p < 0.00001$, $R^2 = 0.462$, and $n = 181$, $p < 0.00001$, $R^2 = 0.855$). Variability in the relation between test size and weight, and cell biomass may result from natural variability in horizontal and vertical microenvironments encompassing metabolic state, as well as variability in test morphometry and calcite mass (i.e. test weight). In turn, knowing the size- and species-specific biomass of foraminifers adds valuable information on the trophic and ecologic conditions of modern and ancient marine environments, in particular on the reconstruction of the regional palaeoproductivity and flux of organic matter.

of marine environmental conditions from mud-flats to the deepest parts of the world's oceans, constituting a significant part of the meiobenthos abundance and biomass (e.g. Moodley et al., 2000; Witte et al., 2003; Murray, 2006; Gooday et al., 2008). Food provides energy to heterotrophic organisms, including foraminifers, and organic carbon supply is considered the single most important factor limiting the growth of foraminifers in well-oxygenated normal marine environments (e.g. Lutze and Coulbourn, 1984; Jorissen et al., 1995). The export production and flux of particulate organic matter in the deep-water column and at the sea floor are known from empirical relations (e.g. Suess, 1980), and are better constrained since less variable in the deep sea than at shallow water depth (cf. Murray, 2001). Large ranges of primary production and organic carbon flux seem to be related to benthic foraminifer faunas, which are characterized by different species assemblages (Altenbach et al., 2003). While standing stocks seem to be controlled by the abundance of food (i.e. organic carbon flux), the distribution of foraminifers at the species level is much less well constrained (Altenbach et al., 1999; Murray, 2001). The relation of food supply and the distribution of foraminifers at the species level is anecdotal, in particular at shallow waters, and much better estimates of primary productivity and modern organic carbon flux are required to improve the reconstruction of past flux rates (Altenbach et al., 1988; Lutze and Altenbach, 1988; Murray, 2001). Consequently, the relation between food availability and the biomass of foraminifers needs to be calibrated at the species level and for a wide range of modern shallow- to deep-water environments to facilitate a much more accurate

1 Introduction

Due to their abundance and the high fossilization potential, foraminifers are among the most utilized proxies in palaeoceanography and marine environmental reconstruction (Fischer and Wefer, 1999). The abundance of benthic foraminifers is attributed to their tolerance of a broad range

reconstruction of regional and basin-scale palaeoproductivity using transfer functions.

The ecological role of foraminifers in modern and past oceans has been largely unknown, partly owing to methodological difficulties in determining their individual biomass (Murray, 2006). No attempt was taken to measure individual foraminifer biomass since the work of Altenbach (1985, 1987). Using the method of Altenbach (1985), the foraminifer test needs to be disintegrated to measure the organic carbon content though, impeding further analyses of the test, the latter being important for further palaeoceanographic interpretation of the biomass data. As such, it is important to preserve the tests for further analysis during the procedure of biomass analysis.

We have developed and calibrated a new, non-destructive technique for protein biomass analysis of foraminifers, applying nano-spectrophotometry. The method is inexpensive, reliable, and easy to apply at any land-based and sea-going laboratory. Experiments were designed both to quantitatively analyse foraminifers for their protein biomass and to preserve the foraminifer test for morphometric analyses and calcite weight. The new method is quick and easy to apply in the laboratory and even on small research vessels, and the data are reproducible. In addition, we present ~600 new data on cytoplasm and test mass of the neritic benthic foraminifer species *Ammonia tepida* from the French Atlantic coast and laboratory cultures. The species has been chosen because it has been intensely studied (Morvan et al., 2006), and growth and reproduction rates are known (Bradshaw, 1957; Goldstein and Moodley, 1993). In turn, the solid shell and small aperture of *Ammonia tepida* impedes easy access of the analytical chemicals to the cytoplasm, and we present alternative methods (osmotic shock, ultrasonication, and NaOH treatment) to quantitatively measure the foraminifer cytoplasm. As such, *Ammonia tepida* constitutes a worst-case study, and the methods presented here could possibly be successfully applied to most of the common foraminifer species for quantitative biomass analyses. The final aim of this study is to provide a new technique and data to facilitate calibration of the modern foraminifer biomass for the application to paleoecological and palaeoceanographic reconstruction.

2 Materials and methods

A series of experiments was conducted with the aim to optimize a protocol of foraminifer cytoplasm measurement with a standard bicinchoninic method for protein quantification (Smith et al., 1985), in connection with analyses of the foraminifer test size and weight. The first experiments were designed to find a method alternative to crushing of the foraminifer shells to access the cytoplasm. *Ammonia tepida* are relatively thick-walled and have small apertures causing limited contact of analytical chemicals and cytoplasm. The easiest method to sidestep this problem is to crush the shell,

but this would impede later analyses of the test morphology. Therefore, different methods were tested to break the cellular membrane for cytoplasm analyses, such as osmotic shock (with Milli-Q water and micro-filtered tap water), ultrasound treatment (for 2 and 5 s), and NaOH treatment. All experiments were designed to compare protein content of unbroken individuals with the protein content of crushed individuals, the latter of which served as a control group (see tables for a global overview of the different experiments). After the experiments, the presence of biases (1) linked to the small amount of proteins measured, and biases due to (2) variation in the duration of incubation time of foraminifer sample solution (FSS) between the first and the last measurements was checked. The preservation of tests was continuously assessed in all experiments. A detailed protocol of the preparation of foraminifers with the different treatments is given below. Finally, the relation between the foraminifer protein content and test size was assessed, as well as a potential impact of cultivation time (laboratory conditions and feeding combined) on protein content.

The chemical reagent used for the analyses of foraminifer protein content is a mixture of copper solution (Sigma-Aldrich) and bicinchoninic acid (BCA, Sigma-Aldrich) solution (Smith et al., 1985; Zubkov et al., 1999; Mojtahid et al., 2011). The Cu^{2+} contained in the copper solution is reduced to Cu^+ by the proteins. The newly formed Cu^+ reacts with the BCA and a strong purple colour is produced. The intensity of the colour increases proportionally with protein concentration, and the absorbance of the 562-nm wavelength was measured with a nano-spectrophotometer (NanoDrop 2000, Thermo Scientific). Analysis with a NanoDrop 2000 requires only 2 μl of solution, which allows several measurements of each standard and FSS (including BCA solution). Each standard and FSS was measured in triplicate.

Morphometric analyses of the foraminifer tests were carried out with an automated incident light microscope driven by *analySIS*[®] software (Bollmann et al., 2004; Clayton et al., 2009), installed at the University of Angers. A microbalance (Mettler Toledo XP2U) with a precision of 0.1 μg was employed to weigh the dry and empty individual foraminifer tests. The microbalance was used in an air-conditioned room at constant temperature and humidity. Each test was acclimatized in the weighing room for at least 12 h before weighing.

The software R (v.12.2.1) was used for analysis of the data and calculation of the regressions. All comparisons of the protein distributions were carried out using variance analyses. All regressions presented are exponential functions following the allometric development of *A. tepida*.

2.1 Sampling, cultivation, and preparation of the foraminifers

Ammonia tepida were sampled from the mud flats of the Baie de l'Aiguillon, 10 km north of La Rochelle, French Atlantic coast, 46°15'17" N, 1°8'27" W, on 13 May, 20 July,

and 23 November 2010 (Table 1). The sampling site was chosen because of the high abundance of the benthic foraminifer species *A. tepida*. The samples were transferred (~ 2 h drive) to the laboratory at Angers University in a cool box, and washed through a 63- μm sieve with 0.45- μm micro-filtered seawater. Microfiltration of the water ensured that the bacteria were removed and contamination was avoided. In May, July, and November, first batches of 45, 60, and 104 specimens, respectively, were immediately picked after sampling, cleaned, and measured for their protein biomass (Table 1). The spare individuals were cultivated for later analysis. For cultivation, specimens were placed in an incubator at 20 °C and repeatedly subsampled (Table 1). The seawater was changed twice a week to maintain good oxygenation. The foraminifers were first fed after 10 days, and from then on (1) once per week with 1 ml of dried *Chlorella* algae, and (2) twice per week with two strains of *Phaeodactylum* (1 ml of each).

Each analysed individual of *A. tepida* was carefully selected for its coloration indicating the presence of live cytoplasm or for the presence of a cyst indicating that they were feeding or reproducing and hence alive and healthy. Specimens that contained no measurable proteins were assumed dead and were not included in any of the following calculations relative to the protein content. Specimens were picked from all size classes (> 100 μm) to ensure that our data represent the in-situ assemblage of *A. tepida* and to enable identification of ontogenetic changes of the size-to-biomass relation. Each foraminifer was transferred into a bath of micro-filtered seawater and gently cleaned with a brush to remove all particles stuck to the specimen including organic matter. Subsequently, specimens were washed for one second in de-ionized water to remove the seawater. Each foraminifer was then stored individually in an Eppendorf cup and frozen at -80 °C to prevent disintegration of the proteins. For each of the different preparation methods, foraminifers were unfrozen and divided randomly between (1) the specimens that were crushed and served as control, and (2) the specimens used for testing one of the five preparation methods on the entire foraminifer tests. This insured that the two subsamples were representative of the original sample and that the protein content depended only on the preparation method and not on the order in which the foraminifers were processed.

To establish the relationship between protein content and test size, 104 foraminifer specimens from the November sampling campaign were analysed (Table 1). Each specimen was morphometrically analysed before deep-freezing. The foraminifers were then unfrozen and crushed, and the cytoplasm protein content was analysed.

Table 1. Dates of sampling and sample processing in 2010, cultivation periods (days), and number of specimens of *A. tepida* picked from each sample at different cultivation times.

Sampling Date	Processing Date	Cultivation Period	Number of Specimens
13/05	14/05	1	45
13/05	17/05	4	52
13/05	19/05	6	49
13/05	25/05	12	42
13/05	21/06	39	60
13/05	24/06	42	31
20/07	21/07	1	60
20/07	04/08	15	29
20/07	05/08	16	30
23/11	24/11	1	104
23/11	02/12	9	30
23/11	08/12	15	29
23/11	15/12	22	29

2.2 Analytical protocol

2.2.1 Preparation of the “working reagent” (WR)

The WR was produced by mixing 50 parts of BCA with 1 part of copper solution. The BCA solution was composed of bicinchoninic acid, sodium carbonate, sodium tartrate, and sodium bicarbonate in 0.1 N sodium hydroxide. The copper solution was composed of 4% (*w/v*) copper (II) sulphate pentahydrate (kit number BCA-1, Sigma). Mixing the two reagents produces a solution of light green colour. The WR is stable over 24 h at ambient temperature, and could thus be prepared long before the addition of the proteins.

2.2.2 Preparation of the protein standards set (StS)

A protein StS was prepared using a solution of bovine serum albumin (BSA; Sigma-Aldrich) at a protein concentration of 1.0 mg ml⁻¹. Different concentrations of protein standards were produced by dilution with de-ionized (Milli-Q) water or micro-filtered tap water to a certain volume of protein-BSA solution (Table 2). For each concentration, three replicates were produced by adding 20 μl of the protein solution to 18 Eppendorf cups. 400 μl of WR were added to each cup containing protein solution. Protein standards and WR were mixed for 3 s using a vortex (Lab Dancer, LaboTech).

The protein standards were incubated to obtain a coloration of the solution resulting from the protein concentration. The chemical reaction and resulting coloration depend on incubation time and temperature, which needed to be adjusted to the application to foraminifer protein contents and to produce a solution of measurable differences in colour intensity. Different incubation times and temperatures were tested on several protein StSs. An optimum colour spectrum was obtained at an incubation time of 24 h at room

Table 2. Volumes of BSA and MilliQ- or tap water used to prepare the StS. For analyses of the specimens treated with an osmotic shock and ultrasonication, StSs of 0–20 µg protein concentration were used. For NaOH treatment and for specimens sampled in November, standards of 0–10 µg of protein concentration were used.

Final protein content (µg)	Protein standard BSA (µl)	Milli-Q or micro-filtered tap water (µl)	Total volume (µl)	StS from 0 to 20 µg of proteins	StS from 0 to 10 µg of proteins
0	0	80	80	yes	yes
2	8	72	80	yes	yes
4	16	64	80	no	yes
5	20	60	80	yes	no
6	24	56	80	no	yes
8	32	48	80	yes	yes
10	40	40	80	yes	yes
15	60	20	80	yes	no
20	80	0	80	yes	no

Table 3. Equations of the regressions of the StS of each experiment (Exp.), number of standards (# std.) analysed, standard deviation (R^2), probability (p), and standard error of the residuals (SE res.) associated with the regression.

Exp.	# std.	Equation of the Regression	R^2	p	SE res.
(1)	63	$y = -5.103 \times 10^{-5}x^2 + 1.001 \times 10^{-2}x + 3.706 \times 10^{-3}$	0.9965	< 0.001	0.003559
(2) and (3)	63	$y = -5.124 \times 10^{-5}x^2 + 1.081 \times 10^{-2}x + 2.664 \times 10^{-3}$	0.9935	< 0.001	0.005281
(4)	63	$y = -1.012 \times 10^{-4}x^2 + 1.260 \times 10^{-2}x + 3.517 \times 10^{-3}$	0.9901	< 0.001	0.00704
(5)	54	$y = 1.508 \times 10^{-4}x^2 + 3.495 \times 10^{-3}x - 4.127 \times 10^{-4}$	0.9638	< 0.001	0.003351
Nov. 1	54	$y = 9.276 \times 10^{-5}x^2 + 9.663 \times 10^{-3}x - 3.456 \times 10^{-3}$	0.9944	< 0.001	0.002753
Nov. 9, 15, 22	54	$y = 9.970 \times 10^{-5}x^2 + 9.059 \times 10^{-3}x - 4.560 \times 10^{-3}$	0.9893	< 0.001	0.003607

temperature (20 ± 2 °C). After incubation, each cup was centrifuged for 3 s at 5000 rpm, and the absorbance was measured.

The WR turns very dark at high concentrations of proteins, and its absorbance is affected both by colour and brightness. Polynomial regressions have been used to account for these two factors. Table 3 shows the regression results for the StSs absorbance data ($R^2 > 0.95$; Table 3).

It is important to note that the WR needs to be added to the protein StS and FSS at exactly the same time to make sure that the incubation time and temperature are identical.

2.2.3 Five different preparation methods for the measurement of the foraminifer cytoplasm protein content

Five different preparation methods, an osmotic shock with Milli-Q water or micro-filtered tap water, ultrasonication for 2 or 5 s, and NaOH treatment were applied to the foraminifers in different experiments (Table 4). All the specimens were frozen at -80 °C before protein measurement. In each of the different methods, crushed foraminifers served as control group, assuming that the proteins contained in the cytoplasm were quantitatively released to the chemical reagent.

For each of the foraminifer preparation methods tested, the same amount of crushed foraminifers was produced from the same sampling period and cultivation time. For measurement of the protein biomass of crushed specimens, Eppendorf cups with single foraminifers were unfrozen. 20 µl of either de-ionized water or micro-filtered tap water (depending on what was used for the StS and the FSS) and 400 µl of WR were added to each Eppendorf cup. Foraminifers were then individually crushed with a clean needle to ensure that all the proteins would be released into the solution.

1. Osmotic shock with Milli-Q water

Out of 187 specimens of *A. tepida* sampled in May 2011, 93 specimens were exposed to Milli-Q water to break the membrane of the cytoplasm by osmotic shock (Table 4). Eppendorf cups with single foraminifers were unfrozen, and 20 µl of Milli-Q water were added to each cup. We then allowed 30 minutes for the osmotic shock to take place. Then, 400 µl of WR were added. Each FSS was mixed for 3 s with a vortex and incubated for 24 h at room temperature. Before spectrophotometric measurement, each cup was centrifuged for 3 s at 5000 rpm to remove any particles from the liquid. The remaining 94 specimens were crushed and analysed for

Table 4. Overview of the five processing methods for protein quantification plus control group of crushed tests. Specimens submitted to ultrasonication for 5 s were severely damaged, and the original test weight could not be determined. All specimens that were not crushed were weighed and analysed for their morphometry.

Sampling period + cultivation time (days)	Treatment	Number of foram.	Foram. preparation	Protein content	Weight	Size	Comments
May 1, 4, 6, 12	Crush	92	Wash, freeze, crush after adding WR	Yes	No	No	–
	(1) Osmotic shock	96	Wash, freeze, add 20 µl of Milli-Q water 30 min before adding WR	Yes	Yes	Yes	Signs of dissolution and/or first chamber damaged, probably due to low pH = 6.21 of Milli-Q water
May 39, 42	Crush	30	Wash, freeze, crush after adding WR	Yes	No	No	–
	(2) Osmotic shock	31	Wash, freeze, add 20 µl of micro-filtered tap water 30 min before adding WR	Yes	Yes	Yes	–
	(3) Ultra-sonication 2 s	30	Wash, freeze, ultrason. for 2 s after adding WR	Yes	No	Yes	Time of ultrason. too short to break cell membrane
July 1	Crush	30	Wash, freeze, crush after adding WR	Yes	Yes	Yes	–
	(4) Ultra-sonication 5 s	30	Wash, freeze, ultrason. for 5 s after adding WR	Yes	No	Yes	Time of ultrason. too long, and tests broken
July 15, 16	Crush	29	Wash, freeze, crush after adding WR	Yes	Yes	Yes	–
	(5) 10 % NaOH	30	10 µl of Milli-Q water plus 10 µl of 10 % NaOH in the StS and FSS	Yes	Yes	Yes	NaOH seemed to have interfered with WR
November 1	Crush	104	Wash, freeze, crush after adding WR	Yes	No	Yes	–
November 9, 15, 21	Crush	88	Wash, freeze, crush after adding WR	Yes	No	Yes	–

their protein content (Table 4). The individuals submitted to an osmotic shock were analysed for their protein content, cleaned, dried, photographed and weighed (Table 4).

2. Osmotic shock with micro-filtered tap water

This method is similar to the previous one, but micro-filtered tap water was used instead of Milli-Q water. The osmotic shock was applied in the same way, and the FSS preparation was the same. We analysed 46 specimens from the May sample (Table 4). 28 specimens were crushed, and 18 specimens

were submitted to an osmotic shock from micro-filtered tap water (0.2-µm polycarbonate membrane filter, Whatman). The tap water had a higher pH (pH = 8.18) than Milli-Q water (pH = 6.21) and was thus less corrosive to the calcareous foraminifer shells. In this experiment, micro-filtered tap water was also used for the preparation of the StS. The protein content from the two batches of entire and crushed individuals was measured (Table 5). The individuals submitted to an osmotic shock were weighed and analysed for their morphometry.

Table 5. Comparison of protein concentrations analysed with different preparation methods. Protein concentrations are compared within each experiment, and not between experiments. Specimens with no measurable protein content were interpreted as dead and data were not further used. The mean protein content of all individuals is given along with the standard deviation. The probability (p) is associated with the variance analysis comparing each treatment to the control (crushed individuals). Values marked with an asterisk (*) are significantly different from the control group of crushed individuals.

Sampling period and cultivation time (days)	Number of specimens	Treatment	Mean protein content	Standard deviation	p Comp. control
May 1, 4, 6, 12	90	Crush	2.040	1.084	Control
	93	(1) Osmotic shock (Milli-Q water)	1.491	1.140	< 0.001*
May 39, 42	28	Crush	1.020	0.715	Control
	18	(2) Osmotic shock (micro-filtered tap water)	0.428	0.282	< 0.01*
	28	(3) Ultra-sonication (2 s)	0.886	0.812	0.348
July 1	23	Crush	0.682	0.641	Control
	21	(4) Ultra-sonication (5 s)	0.410	0.259	0.122
July 15, 16	29	Crush	1.588	0.835	Control
	9	(5) 10 % NaOH	2.589	2.604	0.075

3. Ultrasonication for 2 s

Ultrasonication for 2 s was applied to 31 specimens from the May sample (Table 4). This experiment was conducted in parallel to the previous experiment (2), and the same control group of crushed specimens was used (Table 4). Foraminifers were unfrozen, 20 μ l of micro-filtered tap water were added to each Eppendorf cup, WR was added, and the FSSs were submitted to ultrasonication for 2 s. They were vortexed several times over a 24-h incubation period at room temperature. The FSSs were then centrifuged. The protein content of ultrasonicated individuals was measured, and the tests were weighed and analysed for their morphometry.

4. Ultrasonication for 5 s

Foraminifers were unfrozen and prepared in the same way as for the previous experiment, but were ultrasonicated for 5 s. 60 individuals from July were analysed. Half of the specimens were crushed, and the remaining 30 specimens were ultrasonicated. The protein content of the ultrasonicated foraminifers was measured and compared with the crushed specimens. The uncrushed tests were morphometrically analysed.

5. NaOH treatment

A solution of 10 % sodium hydroxide (NaOH) was applied to break the cellular membranes of *A. tepida* and to release the cytoplasm content to the WR (Piña-Ochoa et al., 2010). Due to a known interaction with the BCA solution, the final concentration of sodium hydroxide had to be maintained below 100 mM (BCA technical bulletin, Sigma-Aldrich). For this purpose, the Eppendorf cups containing foraminifers were unfrozen, and 10 μ l of 10 % NaOH and 10 μ l of Milli-Q water were added. The FSSs were vortexed and 400 μ l of WR were added. After a 24-h incubation period at room temperature, the FSSs were centrifuged and the absorbance of the 562-nm wavelength was measured. Note that for this treatment, 10 μ l of the Milli-Q water of each standard of the protein standard set had to be replaced by the same volume of 10 % NaOH to take the interaction between the NaOH and the BCA solution into account.

The NaOH method was applied to 59 specimens from the July sampling campaign. About half of the specimens were crushed (29), and 30 specimens were analysed with complete tests (Table 4). Both the crushed and complete specimens were treated with a solution of 10 μ l of Milli-Q water plus 10 μ l of a 10 % NaOH solution, and the protein content was analysed. The foraminifers submitted to 10 % NaOH were weighed and morphometrically analysed.

2.3 Effect of cultivation on protein content

Large *A. tepida* (88 specimens > 250 μm) from the November campaign were picked at different cultivation times (30 specimens after 9 days, 29 sp. after 15 days, and 29 sp. after 21 days; see Table 1) to analyse the effect of cultivation on the protein content. Each specimen was photographed and measured before deep-freezing. The foraminifers were then unfrozen and crushed for the protein measurement, and compared to the specimens sampled at different cultivation intervals (May and July batches; Table 4).

3 Results

3.1 Protein data produced with the different preparation methods

1. The mean protein contents of crushed specimens (2.040 μg) and specimens submitted to an osmotic shock using Milli-Q water (1.491 μg) were significantly different ($p < 0.001$; Table 5). Some of the foraminifer tests were damaged by the Milli-Q water, i.e. tests were partly dissolved, and the last chamber was broken in several specimens, probably because of test dissolution at the low pH of the Milli-Q water (pH = 6.21).
2. The mean protein content of the crushed foraminifers was 1.020 μg , and 0.428 μg for foraminifers submitted to an osmotic shock using micro-filtered tap water, being significantly different between the two batches ($p < 0.01$; Table 5). In contrast to the treatment with Milli-Q water (see above) the tests of *A. tepida* were not damaged by the use of micro-filtered tap water.
3. The mean protein content was 0.886 μg for individuals ultrasonicated for 2 s, and not significantly different from the crushed foraminifers (1.020 μg , $p = 0.348$; Table 5). Some of the ultrasonicated individuals were partly broken, though, which would explain why their protein content was not significantly different from the crushed individuals. In turn, some of the individuals submitted to ultrasonication were still filled with cytoplasm after treatment, indicating that the proteins were partly not measured.
4. Most of the individuals showed damaged tests after 5 s of ultrasonication. The last chamber was missing in many specimens, and in some individuals several chambers were broken (see Fig. 1). The morphometry of the broken individuals could hence not be compared with that of the other experiments and was not used in the following discussion about protein-to-size relation. The mean protein content was 0.682 μg for the crushed foraminifers and 0.410 μg for the ultrasonicated foraminifers, being not significantly different ($p = 0.122$; Table 5).

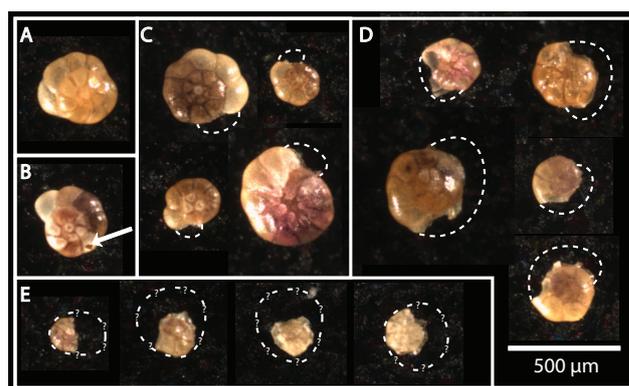


Fig. 1. Examples of the different levels of damaged *A. tepida* submitted to ultrasonication for 5 s. Dashed lines give a reconstruction of the damaged parts of the test. (A) Test of *A. tepida* with an intact test. (B) Test with a hole in the middle of a chamber. (C) Individuals with the last chamber missing. (D) Individuals with several external chambers missing. (E) Individuals with only the inner chambers intact, making it difficult to reconstruct the original shape and size of the test.

5. The mean protein content of the crushed foraminifers was 1.588 μg , and 2.589 μg for the specimens submitted to NaOH treatment, being significantly different ($p = 0.075$; Table 5). The strong interaction between the WR and 10 % NaOH seems to increase the variability of the intensity of the colour between the different replicates of the StS, and this might be also true for the FSS. When measuring small protein quantities, a strong variability between the replicates indicated that the quality of the data must be considered less good than in the other methods.

3.2 Effect of cultivation on protein content

The mean protein contents of *A. tepida* from each sampling campaign in May, July, and November, and for each cultivation interval between 1 and 42 days are shown in Fig. 2a. Only the protein contents of the crushed specimens are compared, to avoid any effect due to differences between analytical methods. The test size distribution for each sampling and cultivation time for all uncrushed specimens submitted to an osmotic shock (both Milli-Q and micro-filtered tap water), ultrasonication for 2 s, and 10 % NaOH treatment is shown in Fig. 2b. Given that these two groups of crushed and uncrushed foraminifers belong to the same population, we assume that the size distribution was similar for the crushed and uncrushed foraminifers and that differences in protein content can be related to test size.

Protein content and minimum test diameter for each sampling batch vary over the duration of cultivation (Table 1, Fig. 2, and Table 6). The minimum test diameter is used as a measure of size to allow comparability of our data

Table 6. Development of protein content and size (minimum diameter) of *A. tepida* from the three sampling campaigns in May, July, and November 2010, and for all cultivation intervals between 1 and 42 days. Specimens with no measurable proteins were interpreted as dead and were not used for the variance analysis. The probability (*p*) associated with the variance analysis between the subsample of the cultivation time and the previous subsample. Values marked with an asterisk (*) are significantly different from the previous subsample.

Sampling Date	Time of Culturing	Protein content (µg)				Size (µm)			
		Number of Specimens	Mean	Standard Deviation	<i>p</i> Comp. Previous	Number of Specimens	Mean	Standard Deviation	<i>p</i> Comp. Previous
13/05	1	29	1.909	1.129	–	14	352.34	73.14	–
	4	51	2.130	1.110	0.397	0	–	–	–
	6	0	–	–	–	48	348.44	70.44	0.857
	12	10	1.960	0.843	0.647	31	361.25	49.95	0.382
	39	18	0.898	0.562	< 0.001*	39	370.55	42.52	0.403
	42	10	1.238	0.924	0.235	20	340.11	42.71	0.012*
20/07	1	23	0.682	0.641	–	0	–	–	–
	15	14	1.361	0.689	< 0.005*	15	372.62	62.13	–
	16	15	1.800	0.925	0.161	15	354.74	61.91	0.437
23/11	1	102	0.723	0.513	–	104	243.5	52.89	–
	9	25	0.414	0.282	0.004*	30	283.31	36.17	< 0.001*
	15	25	0.622	0.415	0.043*	29	289.42	30.32	0.486
	22	24	0.477	0.416	0.228	29	293.91	26.42	0.550

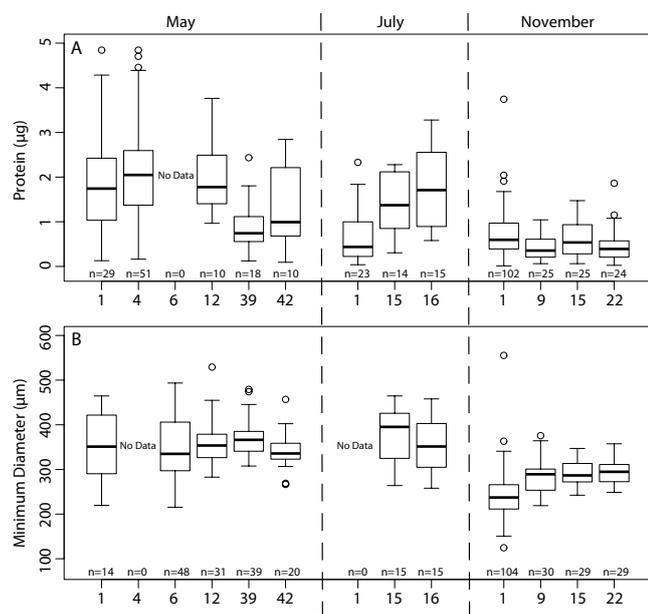


Fig. 2. (A) Protein content of crushed *A. tepida* of the three sampling campaigns in May, July, and November 2010, and for all cultivation intervals of 1 to 42 days ($n = 373$). (B) Development of the minimum diameter of non-crushed *A. tepida* of the different sampling campaigns and cultivation intervals. Individuals represented here are all the non-crushed individuals, i.e. the specimens treated here with an osmotic shock, ultrasonication for 2 s, and 10% NaOH ($n = 374$).

to size fractions of sieved foraminifers. Freshly sampled foraminifers (incubation interval = 1 day) from the three different sampling campaigns were significantly different regarding their mean protein content ($p < 0.001$) and test size ($p < 0.001$), and can hence not be directly compared. In the May samples, the only significant decrease in protein content occurred between 12 and 39 days of incubation (Table 6), and the only significant change in size occurred between 39 and 42 days of incubation (Fig. 2). In the July samples, a significant increase in protein content occurred between 1 and 15 days of incubation. In the November samples, a significant decrease in protein content occurred between 1 and 9 days, and 9 and 15 days of incubation, and a significant increase in size occurred between 1 and 9 days of incubation (Fig. 2 and Table 6).

3.3 Relation between foraminifer protein content, test size, and test weight

The protein content of the 104 specimens of *A. tepida* sampled in November 2010 (Tables 1 and 4) was correlated to a minimum test diameter with an $R^2 = 0.462$ ($p < 0.00001$; residual standard error = 0.626; Fig. 3). The correlation between protein content and minimum test diameter is described by the equation

$$y = 5.537 \times 10^{-8} x^{2.941}, \quad (1)$$

with y being the protein content (μg) per individual and x being the diameter (μm) of the test.

The size of *A. tepida* ranged from 124 to 555 μm . The mean test weight of *A. tepida* with a minimum diameter of

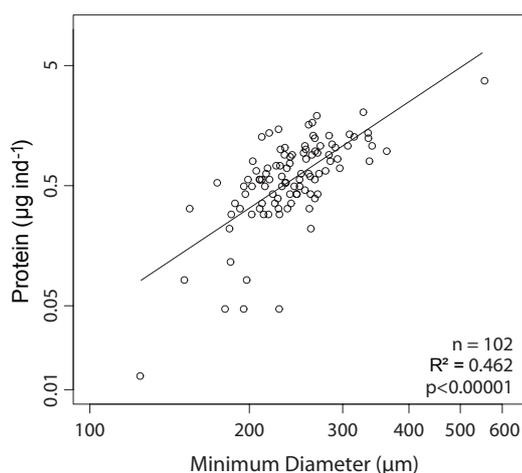


Fig. 3. Correlation between protein content and minimum test diameter of *A. tepida*. Residual standard error=0.626. Without the single large specimen > 500 μm , the correlation is still significant ($R^2 = 0.439$, $p < 0.00001$, residual standard error=0.626, exponential fit).

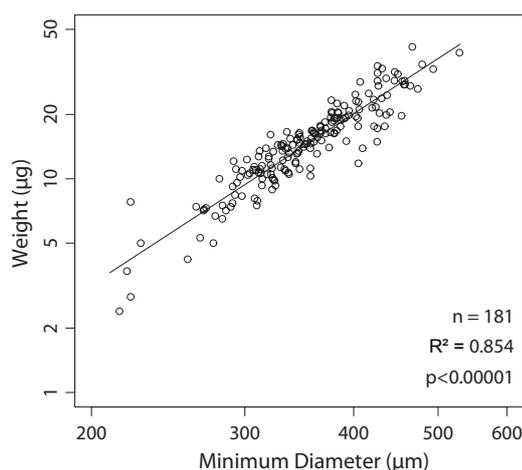


Fig. 4. Correlation between minimum test diameter of *A. tepida* and shell weight. All individuals measured and weighed during this study are shown (residual standard error = 0.181, exponential fit).

124–250 μm was 4.3 μg , 9.13 μg in the > 250–315 μm size class, 18.1 μg in the > 315–500 μm size class, and 38.9 μg in the > 500 μm size class (one specimen only).

The ultrasonicated individuals were not weighed, because a majority of the tests were partly broken. Similarly, foraminifers that were crushed were not weighed. In the other experiments, 181 tests were both measured for their size and weighed. The relation between minimum test diameter and weight is shown in Fig. 4. Both parameters, minimum test diameter and test weight, are correlated with an $R^2 = 0.855$ ($p < 0.00001$; residual standard error=0.181). The correlation between test weight and minimum diameter is described

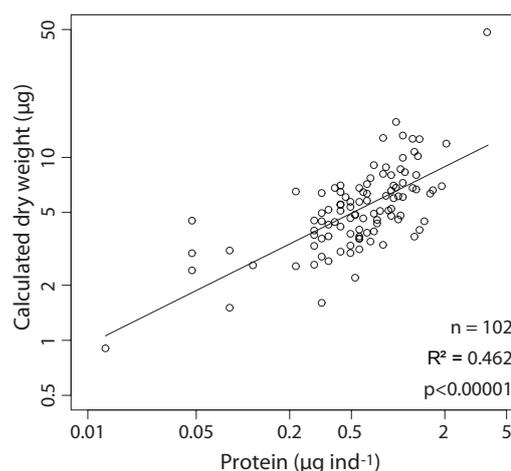


Fig. 5. Calculated dry weight (Eq. 3) calculated for individuals of *A. tepida* sampled in November 2010 (residual standard error = 0.387, exponential fit).

by the equation

$$y = 2.424 \times 10^{-6} x^{2.661}, \quad (2)$$

with y being the dry weight (μg) of the empty test and x being the diameter (μm) of the test.

Equation (2) was used to calculate the weight of the individuals analysed using size and protein content of *A. tepida*. Test weight and protein content are correlated (Fig. 5) with an $R^2 = 0.462$ ($p < 0.00001$; residual standard error = 0.387), described by the equation

$$y = 6.638x^{0.423}, \quad (3)$$

with y being the calculated dry weight (μg) of the test and x being the protein content (μg) per individual.

4 Discussion

4.1 Foraminifer preparation

Different methods – (1) osmotic shock, (2) ultrasonication, and (3) NaOH treatment – were applied for protein quantification of hard-shelled foraminifers while maintaining the foraminifer tests for further analyses of, for example, test morphometry and allometric development, and chemical composition. Since all specimens were frozen at -80°C before protein measurement, formation of ice crystals could have damaged the cellular membrane and contributed to cytoplasm exposure to the analytical reagents.

1. An osmotic shock with Milli-Q water or micro-filtered tap water did not heavily damage the tests of *A. tepida* but did also not produce complete release of the proteins to the analytical chemicals (WR). The low efficiency of the method might be caused by restricted

penetration of the Milli-Q water and WR through the small apertures of *A. tepida*. The method might work better on foraminifer species with larger apertures, for example, most planktic foraminifer species. However, we recommend the use of micro-filtered tap water instead of Milli-Q water to avoid any dissolution of the test.

2. Ultrasonication appeared to break the tests. Time and intensity of ultrasonication could not be sufficiently adjusted to the shell thickness of each specimen analysed, though. The use of the method should be restricted to well-defined samples, and would need to be calibrated to each foraminifer species and robustness of its test to ultrasonication. Some species with very thin tests would probably be destroyed even at lower intensities and shorter time intervals of ultrasonication, for example, planktic foraminifers.
3. 10% NaOH appears to interact with the working reagent (WR). This experiment shows a regression curve that is less good than in the other experiments (see Table 3). The replicates differ in absorbance values, and the standards for 4 and 6 μg of protein overlap for a small range of absorbance values between 0.017 and 0.019. This could be due to the interference of 10% NaOH with the WR. The different replicates bear a larger variability and lower accuracy than the other StS.

4.2 Protein content, morphometric parameters, and seasonal variations

Quantification of individual foraminifer cytoplasm protein content is presented for the first time after Altenbach (1985), and relations between protein content, test morphometry, and test weight are established (Figs. 3, 4 and 5). Based on the specimens analysed here, the average protein content of *A. tepida* from the mudflats of the Baie de l'Aiguillon ranges at $\sim 1.1 \mu\text{g}$. The mean protein content obtained for *A. tepida* in this study is consistent with that obtained with the same BCA method for *Haynesina germanica* and *Ammonia beccarii* (0.6 to 1.4 μg) from the Hamble estuary at Warsash, Hampshire, UK (Mojtahid et al., 2011).

Significant variations in test size between the sampling batches analysed here are related to variations in protein content. In May, the average protein content and test size were slightly higher than in November (Fig. 2 and Table 6). Since *A. tepida* is directly exposed to a wide range of environmental changes in the temperate intertidal oceans, such as changes in water temperature, salinity, and abundance of prey, which affect its growth (Bradshaw, 1957, 1961, 1968), changes in test size and volume of cytoplasm are interpreted as seasonal signals. Variation in protein content observed for similar test sizes of *A. tepida* from similar sampling batches could be explained by the fact that the last chamber was filled

with cytoplasm in some individuals and empty in others, and the relation of test size to cytoplasm volume would diverge.

4.3 Effect of cultivation on protein content

Considering the different sampling times (i.e. seasons) and possible differences in the metabolic state and timing within the reproduction cycle of *A. tepida* (Bradshaw, 1957, 1961), we can not unequivocally conclude on a systematic increase or decrease in protein content with increasing incubation time (Table 6, Fig. 2). Further analyses would be needed to unravel the waxing and waning of cytoplasm biomass of *A. tepida* in laboratory cultures with controlled environmental parameters to assess the effect of different parameters on the test growth and changes in cytoplasm volume and protein concentration of *A. tepida*. In addition, feeding experiments would need to be carried out with different types and quantities of food.

5 Summary and conclusion

Quantification of the protein biomass of individual *Ammonia tepida* (benthic foraminifera) using bicinchoninic acid and nano-spectrophotometry has been tested and improved. Different methods, i.e. osmotic shock and ultrasonication, are now ready to be applied to protein quantification of benthic and planktic foraminifers. Successful quantification of protein content crucially depends on the complete exposure of cytoplasm to the analytical chemicals, while preserving the foraminifer test for later biogeochemical and morphometric analyses. We suggest exposing foraminifer species with large apertures and forams (easy penetration of chemicals into the test and complete cytoplasm exposure; i.e. most globigerinids) to an osmotic shock sufficient for quantitative protein analysis. Species with small apertures and robust shells should be processed using ultrasonication for cytoplasm exposure. Specimens with fragile shells should be ultrasonicated with care. NaOH treatment is not recommended, because it reacts with the analytical chemicals when using the bicinchoninic acid method.

A systematic increase of protein biomass with test size and shell weight of the benthic foraminifer *Ammonia tepida* is shown. Additional data of different species from a wide variety of ecological conditions would be needed, though, to assess the biogeochemical role of foraminifers in benthic and planktic ecosystems at a regional scale.

Acknowledgements. We are grateful to Mariéva Denoyelle and Christine Barras for their help with sampling and culturing the *A. tepida*, and to Dewi Langlet and Meryem Mojtahid for helpful discussions on analytical aspects of our work. We thank Takashi Toyofuku, an anonymous reviewer, and the editor Hiroshi Kitazato for their support in improving the manuscript. This project was financially supported by the Regional Council of the Pays de La Loire, France, to AM.

Edited by: H. Kitazato



The publication of this article is financed by CNRS-INSU.

References

- Altenbach, A. V.: Die Biomasse der benthischen Foraminiferen, Ph.D. Thesis, Kiel University, 167 pp., 1985.
- Altenbach, A. V.: The measurement of organic carbon in foraminifera, *J. Foramin. Res.*, 17, 106–109, doi:10.2113/gsjfr.17.2.106, 1987.
- Altenbach, A. V., Unsöld, G., and Walger, E.: The hydrodynamic environment of *Saccorhiza ramosa* (Brady), *Meyniana*, 40, 119–132, 1988.
- Altenbach, A. V., Pflaumann, U., Schiebel, R., Thies, A., Timm, S., and Trauth, M.: Scaling percentages and distributional patterns of benthic foraminifera with flux rates of organic carbon, *J. Foramin. Res.*, 29, 173–185, 1999.
- Altenbach, A. V., Lutze, G. F., Schiebel, R., and Schönfeld, J.: Impact of interrelated and interdependent ecological controls on benthic foraminifera: an example from the Gulf of Guinea, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol.*, 197, 213–238, doi:10.1016/S0031-0182(03)00463-2, 2003.
- Bollmann, J., Quinn, P., Vela, M., Brabec, B., Brechner, S., Cortés, M., Hilbrecht, H., Schmidt, D., Schiebel, R., and Thierstein, H.: Automated particle analysis: calcareous microfossils, in *Image Analysis, Sediments and Palaeoenvironments*, 229–252, Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publishers, 2004.
- Bradshaw, J. S.: Laboratory Studies on the Rate of Growth of the Foraminifer, *Streblus beccarii* (Linné) var. *tepida* (Cushman), *J. Paleontol.*, 31, 1138–1147, 1957.
- Bradshaw, J. S.: Laboratory experiments on the ecology of foraminifera, *Contributions from the Cushman Foundation for Foraminiferal research*, 12, 87–106, 1961.
- Bradshaw, J. S.: Environmental parameters and marsh foraminifera, *Limnol. Oceanogr.*, 13, 26–38, 1968.
- Clayton, C. R. I., Abbireddy, C. O. R., and Schiebel, R.: A method of estimating the form of coarse particulates, *Geotechnique*, 59, 493–501, 2009.
- Fischer, G. and Wefer, G.: Use of proxies in paleoceanography: examples from the South Atlantic, Springer Verlag, Berlin, 1999.
- Goldstein, S. T. and Moodley, L.: Gametogenesis and the life cycle of the foraminifer *Ammonia beccarii* (Linné) forma *tepida* (Cushman), *J. Foramin. Res.*, 23, 213–220, 1993.
- Gooday, A., Todo, Y., Uematsu, K., and Kitazato, H.: New organic-walled Foraminifera (Protista) from the ocean's deepest point, the Challenger Deep (western Pacific Ocean), *Zool. J. Linn. Soc.-Lond.*, 153, 399–423, 2008.
- Jorissen, F. J., de Stigter, H. C., and Widmark, J. G. V.: A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats, *Mar. Micropaleontol.*, 26, 3–15, 1995.
- Lutze, G. F. and Coulbourn, W. T.: Recent benthic foraminifera from the continental margin of northwest Africa: Community structure and distribution, *Mar. Micropaleontol.*, 8, 361–401, doi:10.1016/0377-8398(84)90002-1, 1984.
- Lutze, G. and Altenbach, A.: *Rupertina stabilis* (Wallich), a highly adapted, suspension feeding foraminifer, *Meyniana*, 40, 55–69, 1988.
- Mojtahid, M., Zubkov, M. V., Hartmann, M., and Gooday, A. J.: Grazing of intertidal benthic foraminifera on bacteria: Assessment using pulse-chase radiotracing, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 399, 25–34, 2011.
- Moodley, L., Boschker, H., Middelburg, J., Pel, R., Herman, P., de Deckere, E., and Heip, C.: Ecological significance of benthic foraminifera: 13C labelling experiments, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 202, 289–295, 2000.
- Morvan, J., Debenay, J. P., Jorissen, F., Redois, F., Bénéteau, E., Delplancke, M., and Amato, A. S.: Patchiness and life cycle of intertidal foraminifera: implication for environmental and paleoenvironmental interpretation, *Mar. Micropaleontol.*, 61, 131–154, 2006.
- Murray, J. W.: The niche of benthic foraminifera, critical thresholds and proxies, *Mar. Micropaleontol.*, 41, 1–7, 2001.
- Murray, J. W.: Ecology and applications of benthic foraminifera, Cambridge Univ. Pr., Cambridge, 2006.
- Piña-Ochoa, E., Høgsund, S., Geslin, E., Cedhagen, T., Revsbech, N. P., Nielsen, L. P., Schweizer, M., Jorissen, F., Rysgaard, S., and Risgaard-Petersen, N.: Widespread occurrence of nitrate storage and denitrification among Foraminifera and Gromiida, *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 107, 1148–1153, 2010.
- Smith, P. K., Krohn, R. I., Hermanson, G. T., Mallia, A. K., Provenzano, M. D., Fujimoto, E. K., Goeke, N. M., Olson, B. J., and Klenk, D. C.: Measurement of protein using bicinchoninic acid, *Anal. Biochem.*, 150, 76–85, 1985.
- Suess, E.: Particulate organic carbon flux in the oceans—surface productivity and oxygen utilization, *Nature*, 288, 260–263, 1980.
- Witte, U., Wenzhöfer, F., Sommer, S., Boetius, A., Heinz, P., Aberle, N., Sand, M., Cremer, A., Abraham, W. R., Jørgensen, B., and Pfannkuche, O.: In situ experimental evidence of the fate of a phytodetritus pulse at the abyssal sea floor, *Nature*, 424, 763–766, 2003.
- Zubkov, M. V., Fuchs, B. M., Eilers, H., Burkill, P. H., and Amann, R.: Determination of total protein content of bacterial cells by SYPRO staining and flow cytometry, *Appl. Environ. Microb.*, 65, 3251–3257, 1999.

2.3 Comparaison de deux proxys de biomasse chez les foraminifères : contenu protéique et carbone organique

2.3.1 Introduction

Le carbone est un élément chimique d'importance capitale pour un grand nombre de processus biotiques et abiotiques. Ainsi, le cycle du carbone (sous forme de CO_2) joue un rôle majeur dans la régulation du climat. La vie sur Terre étant basée sur le carbone, lorsqu'on cherche à quantifier la matière vivante, c'est-à-dire la biomasse, le proxy « carbone organique » est très souvent utilisé. Ainsi, de nombreuses études portant sur des organismes marins variés tels que les tuniciers et le krill (Pakhomov et al., 2002; Dubischar et al., 2006), les prymnésiphycées (Vogt et al., 2012), les diatomées (Hillebrand et al., 1999; Cornet-Barthaux et al., 2007; Leblanc et al., 2012), les dinoflagellés (Menden-Deuer and Lessard, 2000), ainsi que des études plus générales focalisées sur l'ensemble du phytoplancton (Sun and Liu, 2003), du macrozooplancton (Moriarty et al., 2012) ou encore sur tous les types de plancton sans distinction (Madin et al., 2001; Steinberg et al., 2012) utilisent cette unité. La biomasse des foraminifères a très peu été étudiée (Murray, 2006). Murray and Alve (2000), mentionnent la difficulté de mesurer la biomasse des foraminifères, principalement liée à la présence d'un test calcitique. Au cours de sa thèse, Altenbach (1985) a développé une méthode permettant de mesurer le contenu en carbone organique de foraminifères isolés. Néanmoins, la plupart des études portant sur la biomasse des foraminifères sont basées sur des calculs de biovolumes, qui, à l'aide d'hypothèses sur la densité du cytoplasme et du pourcentage de carbone sont ensuite convertis en quantités de carbone organique (Gerlach, 1971; Gerlach et al., 1985; Korsun et al., 1998; Murray and Alve, 2000). La plupart de ces études ne sont donc pas basées sur des mesures directes de carbone.

L'utilisation du carbone organique en tant que proxy de biomasse pour les foraminifères est sou-

mise à plusieurs contraintes. La première de ces contraintes est le nombre d'individus nécessaires à la mesure. En effet, le seuil de détection d'un grand nombre d'analyseurs CHN est d'environ 100 μg de carbone, ce qui implique d'analyser environ une centaine d'individus en moyenne, en fonction de la classe de taille étudiée. De ce fait, un nombre limité de mesures seulement peut être effectué, et dans certaines études plusieurs espèces sont mesurées simultanément par manque de matériel (Michaels et al., 1995). Dans le cas de mesures par analyseur infrarouge (Altenbach, 1987), les foraminifères peuvent être mesurés individuellement. Selon l'auteur, une cinquantaine d'échantillons peuvent être analysés en une journée, mais la description de la méthode permet de supposer que la préparation des individus pour les mesures est assez longue et complexe. Dans cet article ainsi que dans la thèse associée à la publication (Altenbach, 1985), les courbes de biomasse (carbone organique dans ce cas) en fonction de la taille ne sont basées que sur 10 à 20 individus. De plus, la précision de cette méthode n'est que de 1 μg de carbone organique. Le manque de points de données rend difficile l'application de tests statistiques, et donc la robustesse des jeux de données est difficilement évaluable. La deuxième contrainte liée aux mesures de carbone organique, que ce soit par analyseur infra-rouge ou analyseur CHN, est le fait que ces techniques sont destructrices. En effet, si l'on veut mesurer uniquement le carbone organique, le test calcitique doit préalablement être dissous à l'acide. La destruction de ce test rend impossible toutes études supplémentaires telles que des analyses morphométriques, des analyses de poids ou encore des analyses de la chimie du test.

L'utilisation du contenu protéique en tant que proxy de biomasse permet d'éviter ces contraintes. Grâce aux petits volumes utilisés, les mesures sont effectuées sur des foraminifères isolés, et permettent ainsi d'accéder à la variabilité inter-individuelle. De plus, le nouveau protocole développé permet d'analyser plusieurs centaines d'individus par jour, la préparation de ces individus est rapide et simple, et la méthode est non destructive dans la mesure où un choc osmotique peut être appliqué aux espèces ayant de grandes

ouvertures et un test fin. Une ultrasonication peut être envisagée avec précaution pour les autres espèces.

Un des désavantages de la méthode BCA est que, étant donné la rapide dégradation des protéines, les individus doivent être congelés à -80°C si ils ne peuvent pas être analysés immédiatement. L'équipement nécessaire n'est pas toujours disponible, lors de missions en mer par exemple. Cet obstacle peut être facilement contourné, le matériel nécessaire pour les mesures de protéines (NanoDrop principalement) étant très transportable grâce à sa petite taille et son faible poids, et pouvant être utilisé également à bord d'un bateau. Des études précédentes effectuées sur des bactéries marines (Simon and Azam, 1989; Zubkov et al., 1999) et sur des ciliés (Zubkov and Sleight, 1995) ont montré que le rapport entre le contenu protéique et le contenu en carbone organique est équivalent (1 : 1). Ces études laissent a priori penser que chez les foraminifères, ce rapport pourrait être le même.

On peut néanmoins se demander : quel est exactement le lien entre ces deux mesures chez les foraminifères ? Est ce qu'une étude basée sur des mesures de carbone organique est comparable à une étude basée sur le contenu protéique ? Afin de répondre à ces questions, nous avons mesuré sur deux groupes d'individus de taille similaire d'une part le carbone organique, et d'autre part le contenu protéique. Les mesures de protéines ont été effectuées au laboratoire BIAF, selon le protocole mis au point dans la première partie de ce chapitre. Les mesures de carbone organique ont été effectuées à l'IFREMER Nantes.

2.3.2 Matériel

Le premier millimètre de sédiment a été échantillonné sur le platier tidal de la Baie de l'Aiguillon (10 km au nord de La Rochelle). De retour à l'Université d'Angers, les sédiments ont été tamisés et les foraminifères ont été prélevés dans trois classes de tailles : $>150\text{-}200\ \mu\text{m}$, $>200\text{-}250\ \mu\text{m}$ et $>315\ \mu\text{m}$. Des spécimens vivants d'*Ammonia tepida* ont été sélectionnés sur la base de leur couleur jaune vif, et sur la présence d'un

kyste, indicateurs de leur vitalité et de leur santé. Chaque foraminifère a été transféré dans plusieurs bains successifs d'eau de mer micro-filtrée, et nettoyés avec attention à l'aide d'un pinceau afin de retirer la matière organique collée au test. Pour chaque classe de taille, une partie des foraminifères a été utilisée afin de mesurer le contenu protéique, et le reste a été utilisé afin de faire des mesures de carbone et d'azote (Tableau 2.1). Pour les trois fractions $>150\text{-}200\ \mu\text{m}$, $>200\text{-}250\ \mu\text{m}$ et $>315\ \mu\text{m}$, un total de 428, 454 et 404 spécimens respectivement ont été prélevés. Les mesures de protéines ont été effectuées à l'échelle individuelle, tandis que les mesures de carbone et d'azote ne pouvaient être effectuées que pour un minimum d'environ 100 individus. Par conséquent, les foraminifères destinés à être utilisés pour les mesures de protéines ont été stockés individuellement dans des tubes Eppendorf, et les foraminifères destinés aux mesures de carbone et d'azote ont été stockés par groupes (Tableau 2.1). Tous les spécimens ont ensuite été congelés à -80°C .

2.3.3 Méthodes

2.3.3.1 Mesures de protéines par nanospectrophotométrie

Les mesures de protéines ont été effectuées suivant le protocole décrit dans l'article présenté dans la première partie de ce chapitre 2. Nous avons démontré précédemment, section 2.2, que pour l'espèce *A. tepida*, l'extraction du cytoplasme est incomplète avec l'usage d'un choc osmotique. Afin d'être certains que toutes les protéines aient été mesurées, nous avons choisi d'écraser les individus. Pour cette expérience, les foraminifères ont donc été écrasés à l'aide d'une aiguille juste après l'ajout du réactif. Pour la classe de taille $>150\text{-}200\ \mu\text{m}$, 18 spécimens ont été analysés. Pour les classes de taille $>200\text{-}250\ \mu\text{m}$ et $>315\ \mu\text{m}$, respectivement 15 et 19 individus ont été étudiés.

2.3.3.2 Mesures élémentaires de carbone et d'azote

Les mesures de carbone et d'azote ont été effectuées grâce à un analyseur élémentaire (Thermo

TABLE 2.1: Nombre d'individus de l'espèce *Ammonia tepida* analysés pour chaque classe de taille et type de mesures effectuées. Échantillons prélevés le 16 avril 2012 à la baie de l'Aiguillon.

Classe de taille (μm)	Mesures	Nombre de spécimens
150-200	C_{org}, N	211
	C_{org}, N	199
	Protéines	18
200-250	C_{org}, N	150
	C_{org}, N	95
	C_{org}, N	93
	C_{org}, N	101
	Protéines	15
>315	C_{org}, N	195
	C_{org}, N	190
	Protéines	19

EA1112, Thermo Scientific Flash 2000). Pour cela, les échantillons sont déposés dans des nacelles en argent (sauf pour le carbone total où une nacelle en étain a été utilisée) et placés dans l'appareil. L'échantillon contenu dans la capsule d'argent est introduit automatiquement dans une colonne en acier inoxydable maintenue à la température de 950°C et dans lequel passe un courant d'hélium. A l'introduction de l'échantillon, le courant d'hélium est automatiquement enrichi par une quantité déterminée d'oxygène pur, provoquant ainsi la combustion flash à une température d'environ 1800°C de la capsule et de l'échantillon. Les gaz de combustion entraînés par le courant d'hélium passent sur un catalyseur d'oxydation qui les transforme en CO_2 , H_2O , $\text{N}_x\text{O}_y\dots$. Ces gaz passent alors par un tube en quartz maintenu à la température de 750°C sur un deuxième catalyseur (cuivre réduit) qui va réduire les oxydes d'azote en azote élémentaire et piéger l'excès d'oxygène. A la sortie du tube, on trouve en plus du gaz vecteur hélium, les gaz N_2 , CO_2 et H_2O . Les produits non dosés sont piégés. Les gaz obtenus sont séparés dans une colonne de chromatographie et quantifiés par un détecteur à conductibilité thermique. Le signal obtenu est comparé à une courbe d'étalonnage pré-

ablement établie (même méthode que dans les études sur le phytoplancton de Bougaran et al., 2010; Marchetti et al., 2012).

Les spécimens d'*A. tepida* ont été analysés par groupes (Tableau 2.1). Pour chaque échantillon, le carbone et l'azote ont été mesurés simultanément. Pour un des échantillons (classe de taille >200-250 μm), le carbone total a été mesuré : c'est-à-dire que les individus ont été mesurés entiers, avec leur test. Pour le reste des échantillons, le test calcareux a été dissous à l'acide chlorhydrique (HCl), les foraminifères ont été placés dans les nacelles en argent, et 30 μL d'HCl ont été ajoutés. Cette étape a été répétée plusieurs fois, jusqu'à l'arrêt de l'ébullition, indiquant que la totalité des tests ait été dissous. Pour la fraction >150-200 μm , le carbone organique de 410 individus a été mesuré (deux groupes de 211 et 199 spécimens). Pour la fraction 200-250 μm , un total de 245 individus a servi pour les mesures de carbone organique (2 mesures), et 194 individus ont été utilisés pour les mesures de carbone total (2 mesures). Pour la fraction >315 μm , le carbone organique de deux groupes d'individus, 195 et 190 individus, a été mesuré.

TABLE 2.2: Valeurs moyennes et écarts types obtenus pour les différentes mesures (carbone organique, carbone total, azote et protéines) effectuées sur des individus d'*Ammonia tepida*. Pour chaque mesure d'azote, une valeur de carbone organique totale théorique a été calculée d'après les résultats obtenus par Michaels et al. (1995).

Classe de taille (μm)	Mesures	Nombre de spécimens	Nombre de mesures	Valeur moyenne des mesures ($\mu\text{g.ind}^{-1}$)
150-200	C_{org}	410	2	0,596
	$C_{org}^{Théor}$	410	2	0,275
	N	410	2	0,048
	Protéines	18	18	0,288
200-250	C_{org}	338	3	0,911
	$C_{org}^{Théor}$	439	4	0,612
	C_{tot}	194	1	1,416
	N	439	4	0,106
	Protéines	15	15	0,758
>315	C_{org}	385	2	3,234
	$C_{org}^{Théor}$	385	2	1,773
	N	385	2	0,306
	Protéines	19	19	2,115

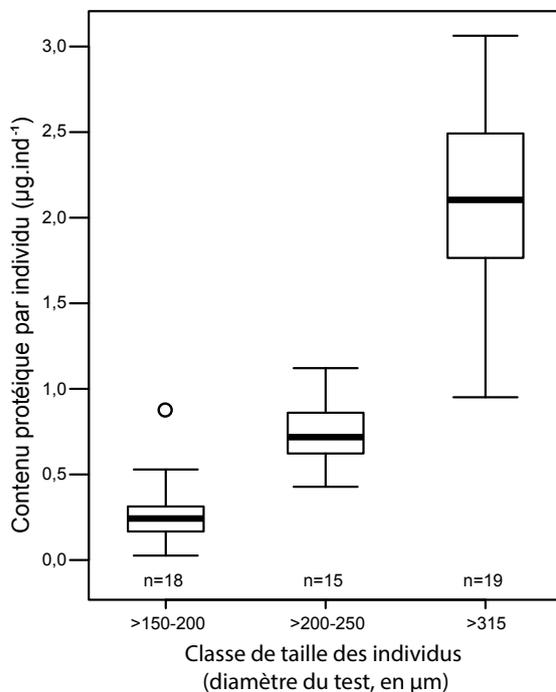


FIGURE 2.1: Contenu protéique individuel chez *Ammonia tepida* pour trois classes de taille (150-200 μm , 200-250 μm , >315 μm). Pour chaque classe de taille sont représentés la plus petite observation, le quartile inférieur, la médiane, le quartile supérieur, et la plus grande observation. On note la présence d'un point extrême pour la classe de taille 150-200 μm (rond noir). Les échelles pour les trois classes de taille sont différentes.

2.3.4 Résultats

2.3.4.1 Mesures de protéines : comparaison des trois classes de taille

La figure 2.1 présente le contenu protéique des individus des trois classes de taille. Les individus dont la taille est comprise entre 150 et 200 μm ont un contenu protéique qui varie entre 0,026 et 0,529 μg (on observe néanmoins une valeur extrême de 0,873 μg), avec une moyenne de 0,288 μg (Tableau 2.2). Les individus de la classe de taille supérieure (200-250 μm), ont un contenu protéique qui varie entre 0,428 et 1,121 μg , et une moyenne de 0,758 μg . Enfin, les individus dont la taille dépasse 315 μm ont un contenu protéique entre 0,951 et 3,063 μg , et une moyenne de 2,115 μg .

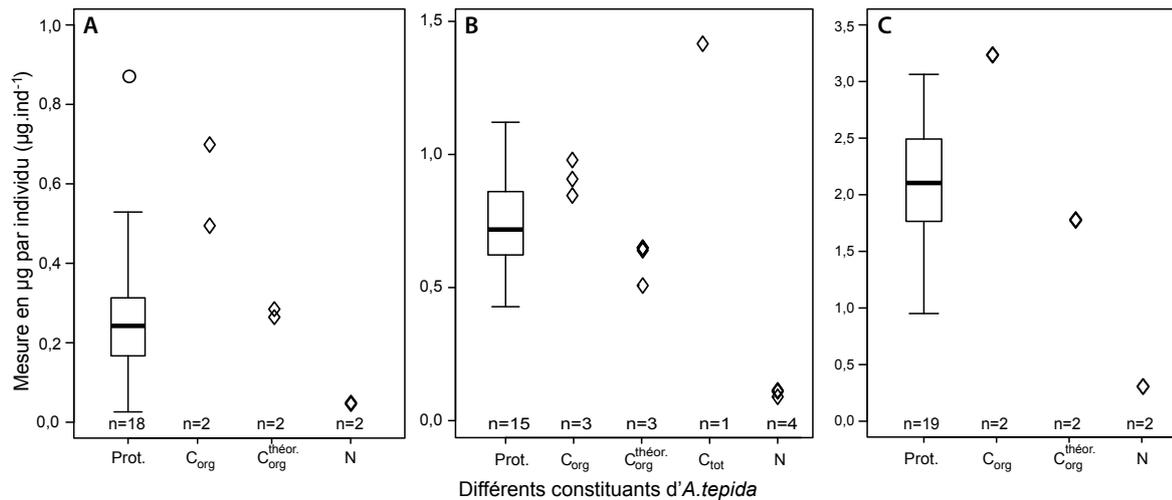


FIGURE 2.2: Comparaison des différentes mesures effectuées sur le foraminifère *Ammonia tepida* pour chaque classe de taille : (A) 150-200 µm, (B) 200-250 µm et (C) >315 µm. Les mesures de protéines sont représentées sous forme de boxplot : plus petite observation, quartile inférieur, médiane, quartile supérieur, et plus grande observation. On note la présence d'un point extrême pour la classe de taille 150-200 µm (rond noir). Les données élémentaires (carbone et azote) sont représentées par des losanges. Chaque losange correspond à une mesure (voir tableau 2.2 pour le nombre d'individus par mesure).

2.3.4.2 Comparaison des mesures de protéines et des mesures de carbone et d'azote

Les figures 2.2A, 2.2B et 2.2C permettent de comparer les mesures de protéines, et les mesures élémentaires (carbone organique, carbone total et azote) qui ont été analysées pour *A. tepida*. Sur ces figures, les protéines sont représentées à gauche sous forme de boxplots. Dans la partie de droite, sont représentées avec des losanges les mesures élémentaires. Pour les trois classes de taille, le carbone organique et l'azote ont été mesurés. Pour la classe de taille 200-250 µg, une mesure de carbone total additionnelle a été effectuée. Il a été démontré que le rapport $C : N$ des foraminifères est de 5,8 (Michaels et al., 1995). D'après ces données, une valeur de carbone organique théorique a été calculée pour chaque mesure d'azote qui a été faite sur les foraminifères pour chaque classe de taille. Ces valeurs de carbone organique théorique sont également représentées sur les figures 2.2A, 2.2B et 2.2C. Pour les trois classes de taille, on peut voir une nette différence entre les valeurs de carbone organique mesurées et les valeurs théoriques.

2.3.5 Discussion

Les individus des trois classes de taille présentent des contenus protéiques très différents, et cela malgré une certaine variabilité au sein de chaque classe de taille (Fig. 2.1). La classe de taille la plus grande présente une plus grande variation des contenus protéiques par rapport aux deux autres. Ceci peut facilement s'expliquer par le fait que cette classe de taille n'a pas de « borne » supérieure, et peut contenir aisément des individus dépassant les 500 µm de diamètre. La taille des individus étant corrélée au volume de ces organismes, nous pouvons donc interpréter les différences observées dans les trois classes de taille comme résultant des variations de la biomasse.

Lorsqu'on compare les mesures de carbone organique « théoriques » avec les mesures carbone organique mesurées (Figures 2.2A, 2.2B et 2.2C), on observe que ces dernières sont systématiquement supérieures, pour chaque classe de taille. Cela signifie que nous avons mesuré plus de carbone que ce qui est prédit d'après les données de Michaels et al. (1995). De plus, entre deux mesures pour une même classe de taille, les mesures d'azote présentent des valeurs extrêmement

proches comparées aux valeurs de carbone organique mesurées qui présentent une plus grande disparité, pour les trois classes de taille. Ces deux arguments permettent de penser que lors des mesures de carbone organique, les tests calcitiques des individus d'*A. tepida* n'ont pas été entièrement dissous. Il est probable que les chambres internes de l'organisme n'aient pas été en contact avec l'HCl. Une partie du carbone inorganique aurait donc été mesurée en même temps que le carbone organique présent dans la cellule. Il est donc conseillé de n'utiliser cette méthode qu'avec précautions. Les valeurs « théoriques » de carbone organique calculées sont probablement plus proches des valeurs réelles dans l'organisme et sont donc considérées plus fiables que les valeurs de carbone organique mesurées après dissolution du test.

Les valeurs calculées de carbone organique « théorique », malgré le fait que seulement 2 ou 3 mesures aient été effectuées, représentent 410, 338 et 385 individus (pour les classes de taille de 150-200 μm , 200-250 μm et >315 μm respectivement). Chaque point représente donc une valeur moyenne pour l'ensemble des individus mesurés. Pour toutes les classes de taille, toutes les valeurs de carbone organique calculées à partir du contenu en azote sont au milieu de la gamme de valeurs mesurées de protéines (Figures 2.2A, 2.2B et 2.2C). Ces deux mesures s'exprimant dans la même unité, nous pouvons en déduire que ces deux proxys de biomasse sont comparables et donnent des résultats quantitativement similaires. Lors des mesures de biomasse, plusieurs facteurs peuvent expliquer la variance de la biomasse observée pour des individus de taille similaire, ainsi que les valeurs différentes entre ces deux méthodes :

- Les foraminifères produisent une matrice organique qui sert de support lors de la calcification (Hemleben et al., 1989). Les parts solubles et insolubles de cette matrice comptent pour 0,1% à 0,2% du poids total du test (Weiner and Erez, 1984; Langer, 1992). Cette matrice est constituée principalement de polysaccharides (glycosaminoglycans), ainsi que d'une faible quantité de protéines, environ 0,5% du poids de la matrice. Les quantités de carbone orga-

nique et de protéines contenues dans cette matrice étant incontestablement en dessous des seuils de détection des appareils utilisés, il est peu plausible qu'un contact d'une partie de ces protéines avec le réactif de la méthode BCA engendre un biais dans les mesures.

- Il est possible qu'une infime part des quantités mesurées (protéines et carbone organique) soit liée à l'activité de nutrition de l'organisme. En effet, lors de l'ingestion, la nourriture du foraminifère est stockée dans des vacuoles digestives. La quantité et le type de nourriture ingérée par l'organisme avant son prélèvement sont donc susceptibles d'avoir un impact sur les mesures de biomasse.
- Lors de la préparation des foraminifères, chaque individu est nettoyé consciencieusement afin d'éviter toute contamination liée à de la matière organique accumulée sur le test. Néanmoins, il est possible que dans certains cas, une faible quantité de matière organique ait été piégée au niveau de l'ouverture du test et ait été mesurée en même temps que la biomasse de l'organisme.
- Les foraminifères présentent un test plus ou moins concentré (*cf.* Hamilton et al., 2008) : chez certains individus, l'endoplasme n'occupe pas toutes les chambres, et chez de nombreux organismes, la dernière chambre semble visuellement vide, ne contenant que de l'ectoplasme qui semble moins concentré en matière organique.
- La présence de symbiontes chez certaines espèces peut introduire des différences de biomasses de part (1) la mesure directe de la biomasse des symbiontes, et (2) l'effet de l'interaction entre l'hôte et les symbiontes peut entraîner des différences de densité du cytoplasme entre des individus avec et sans symbiontes. Cette hypothèse sera discutée dans le chapitre 4.

Il est difficile d'évaluer dans quelle mesure ces facteurs peuvent introduire une variabilité dans des mesures de biomasse, quelle que soit la méthode utilisée.

2.3.6 Conclusion

L'usage de la méthode BCA pour mesurer les protéines chez des foraminifères isolés présente divers avantages dont la rapidité de la préparation des échantillons, et la précision des résultats. Elle permet également d'analyser individuellement un plus grand nombre de spécimens, ce qui augmente la robustesse des données.

Dans la suite de cette thèse, la méthode BCA sera utilisée afin de mesurer la biomasse de foraminifères benthiques dans le cadre d'expériences de culture, et de foraminifères planctoniques issus

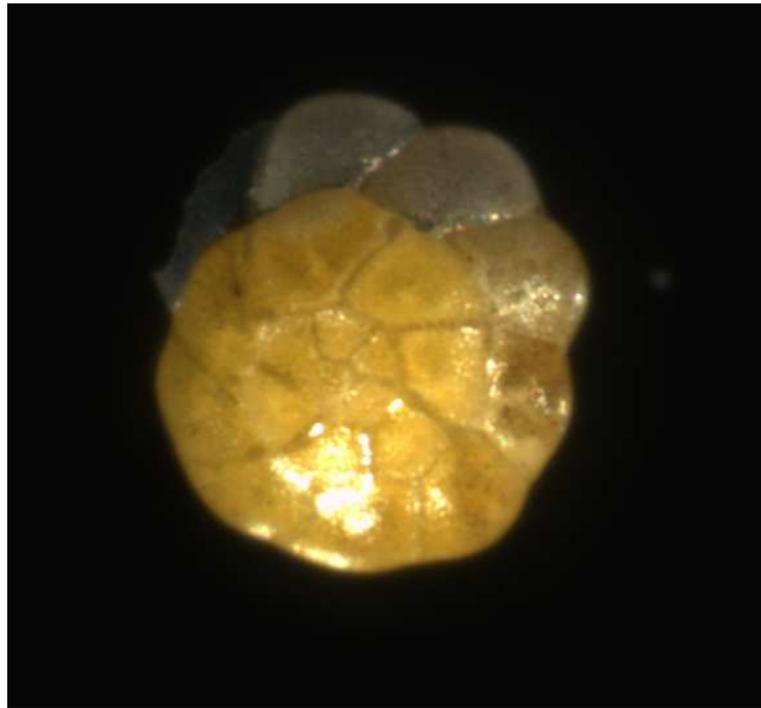
de prélèvements *in situ*.

Nos résultats suggèrent que les valeurs de protéines obtenues grâce à la méthode BCA peuvent être extrapolées à des valeurs de carbone organique et ainsi permettre l'utilisation du contenu protéique en tant que proxy de biomasse.

Les données obtenues à l'aide de la méthode BCA seront donc interprétées sans facteur de correction en tant qu'équivalentes aux mesures de carbone organique.

Chapitre 3

Approche expérimentale : Impact de la concentration de nourriture sur la biomasse du foraminifère benthique *Ammonia tepida*



Foraminifère benthique *Ammonia tepida*, individu vivant échantillonné à la Baie de l'Aiguillon, 10km au nord de La Rochelle, France. Diamètre de l'individu : 555 μm .

3.1 Introduction

La nutrition des foraminifères benthiques est un sujet important ayant fait l'objet de nombreuses études (e.g. Lutze and Coulbourn, 1984). Les premières expériences de culture de foraminifères benthiques ont été effectuées par Myers (1935). Le travail de Kitazato (1981) depuis les années 1980, ainsi que de nombreuses autres études (Nyholm, 1961; Gross, 1998; Stouff, 1998; Heinz et al., 2002) ont permis de montrer la faisabilité des cultures de foraminifères, et en affinant les techniques de cultures, ont pu observer la croissance et la reproduction de ces organismes. Moodley et al. (2000) ont montré l'importance des foraminifères benthiques dans les réseaux trophiques benthiques, en participant de manière significative à la fixation et au recyclage du carbone, de l'azote et du phosphore issus de la matière organique détritique (e.g. Murray and Murray, 1973). L'étude de Witte et al. (2003) a confirmé le rôle essentiel que jouent les foraminifères benthiques dans la dégradation et le recyclage de la matière organique au niveau de la surface des sédiments, notamment après un pulse de phytodétritus (Lampitt et al., 1993), malgré le fait que la méiofaune ne compte que pour 0,5 à 0,8 % (Heip et al., 2001). D'autres études ont permis de montrer une sélection préférentielle de certains types de nourriture chez les foraminifères benthiques, de comparer l'ingestion entre différentes espèces, le comportement après l'apport de matière organique labile, ou encore la réponse à différents types de nourriture (Heinz et al., 2002; Larkin, 2006; Nomaki et al., 2005a,b, 2006; Suhr et al., 2003).

L'espèce de foraminifère benthique *Ammonia tepida* a été intensément étudiée dans son milieu naturel par le biais de nombreuses études d'écologie et de paléoécologie (Brooks, 1967; Bradshaw, 1968; Debenay et al., 1998; Armynot du Chatelet et al., 2005; Morvan et al., 2004, 2006; Toyofuku et al., 2011). Les études en laboratoire menées sur cette espèce ont permis d'apporter des éléments importants concernant sa croissance (Bradshaw, 1957; Stouff, 1998), son mode de reproduction (Goldstein and Moodley, 1993; Stouff, 1998) ainsi que ses tolérances écologiques et physiologiques (Schnitker, 1974;

Bradshaw, 1961; Morvan et al., 2004). L'abondance et la robustesse de cette espèce en fait l'outil idéal pour des expériences de nutrition en laboratoire.

Pour cette étude, nous avons choisi de tester l'influence de la quantité des apports nutritifs sur la biomasse d'individus d'*A. tepida*. Nous avons utilisé le microphytobenthos comme source d'éléments nutritifs dans notre étude car il joue un rôle crucial dans les chaînes trophiques des environnements côtiers (Orvain et al., 2003). Le microphytobenthos est l'assemblage de microalgues vivant dans la partie supérieure du sédiment (principalement diatomées et cyanobactéries). La biomasse des individus a été mesurée au bout de différents temps d'incubation avec différentes concentrations de microphytobenthos.

Ces premières expériences ont ainsi permis de vérifier la validité d'une application de la méthode BCA dans des expériences de culture chez les foraminifères (Jourden, 2012). Une partie des expériences a été effectuée à l'Université de La Rochelle, Laboratoire Littoral, ENvironnement et Sociétés (LIENSs), Pr. C. Dupuy.

3.2 Matériel et méthodes

Nous avons soumis les individus d'*A. tepida* à trois conditions expérimentales différentes : sans nourriture, incubés dans une solution à faible concentration en microphytobenthos, et incubés dans une solution à forte concentration en microphytobenthos. Les différentes concentrations en microphytobenthos ont été choisies afin de simuler des périodes de faible et forte productivité primaire (Pascal et al., 2008a,b).

L'assimilation de la nourriture par *A. tepida* étant relativement rapide (3 à 53 heures, Moodley et al., 2000), une vingtaine d'individus ont été prélevés au bout de trois temps d'incubation pour chaque condition expérimentale, entre 6 et 46 heures. La biomasse des individus a été mesurée grâce à la méthode BCA, et elle a été comparée à la biomasse d'un groupe d'individus prélevés au début de l'expérience (groupe de

contrôle). Les expériences de nutrition en culture ont été conduites à l'Université de La Rochelle, les mesures de biomasse par la méthode BCA ont été effectuées à l'Université d'Angers.

3.2.1 Lieu d'échantillonnage et prélèvement des foraminifères

Les individus d'*A. tepida* ont été prélevés le 19 mars 2012 sur le platier tidal de la Baie de l'Aiguillon, au nord de La Rochelle, France. Pour cela, le demi centimètre supérieur de sédiment a été échantillonné. Le sédiment a ensuite été lavé entre deux tamis de 200 et 315 μm de maille, afin de prélever uniquement des individus adultes de taille moyenne. A l'aide d'une loupe binoculaire (Leica, grossissement $\times 125$), les individus d'*A. tepida* ont été sélectionnés d'après leur couleur jaune vif, ainsi que sur la présence d'un kyste attestant de la vitalité de l'individu (Gross, 1998). Chaque foraminifère a été prélevé et nettoyé avec attention à l'aide d'un pinceau afin d'éviter toute contamination en matière organique, c'est à dire éliminer toute source d'apport de nourriture provenant du milieu naturel. Les individus ont ensuite été conservés dans de l'eau de mer microfiltrée dans des plaques munies de puits (Thermo Fisher Scientific, Multidish 6 Wells) pour l'expérience de nutrition. Le nettoyage des centaines d'individus requis pour l'expérience a pris plusieurs jours. Les individus ont été échantillonnés et nettoyés près de 48h avant le début de l'expérience de nutrition, et ont conséquemment été privés de nourriture pendant ce laps de temps.

3.2.2 Prélèvement du microphytobenthos et préparation des solutions nutritives

Pendant la même campagne d'échantillonnage (même lieu et même date), les deux premiers millimètres du sédiment ont été échantillonnés sur une surface de 1 m^2 . Afin de récolter le microphytobenthos (protocole détaillé dans Orvain et al. (2003)), nous utilisons sa propriété naturelle à migrer verticalement dans le sédiment pour se concentrer à la surface au moment de la marée haute. Ainsi, de retour au laboratoire de La Rochelle, le sédiment a été étalé dans des bacs, et trois couches superposées de filets (maille

200 μm) ont été disposées à la surface. A l'heure de la marée haute suivante, le microphytobenthos a migré vers la surface, et s'est retrouvé piégé dans les filets. Les filets ont ensuite été lavés dans de l'eau de mer microfiltrée (0,2 μm). Après extraction des pigments dans l'acétone, la solution obtenue a été dosée en chlorophylle *a* au spectrophotomètre. A partir de cette solution mère, deux solutions de différentes concentrations en chlorophylle *a* ont été préparées. La première solution représente des conditions environnementales de faible productivité primaire, avec une concentration en chlorophylle *a* de 6,3 $\mu\text{g/mL}$ (Pascal et al., 2008a,b; MacIntyre et al., 1996). La seconde solution simule des conditions de forte productivité primaire, avec une concentration en chlorophylle *a* de 63 $\mu\text{g/ml}$ de sédiment.

3.2.3 Expériences de nutrition

Au cours de nos expériences, trois conditions de nutrition ainsi que trois temps d'incubation ont été testés (Tableau 3.1). Pour le temps T0 (contrôle), 40 spécimens d'*A. tepida* ont été prélevés dès le début de l'expérience. Ils serviront de témoin de la biomasse protéique des foraminifères au début de l'expérience, soit environ 48h après l'échantillonnage. Ces individus ont été immédiatement congelés à -80°C pour être conservés jusqu'à ce que leur biomasse soit analysée.

Les autres 540 spécimens ont été placés dans des plaques munies de puits de 5 ml en volume utile. Vingt individus ont été placés dans chaque puits. Les individus d'*A. tepida* ont été soumis à trois conditions de régime nutritif :

- 180 individus ont été placés dans des puits avec 5mL d'eau de mer microfiltrée, sans aucune nourriture. Ce groupe a permis de quantifier l'évolution de la biomasse des individus en l'absence d'apports nutritifs.
- 180 individus ont été placés dans des puits remplis de 5mL de la solution de microphytobenthos à faible concentration en chlorophylle *a* (6,3 $\mu\text{g/ml}$).
- 180 individus ont été placés dans des puits remplis de 5mL de la solution de microphytobenthos à forte concentration en chlorophylle *a* (63 $\mu\text{g/ml}$).

TABLE 3.1: Contenu protéique moyen d'*Ammonia tepida* pour chaque temps (T) de culture et chaque condition de l'expérience. Pour chaque temps de culture, trois réplicats (R1-R3) ont été effectués.

Conditions de culture	Temps de culture	Nombre d'individus	Réplicat	Contenu protéique (μg) :		
				Moyenne	Écart type	
-	T0	40	-	1,611	0,323	
Non nourris	T1	20	R1	1,309	0,413	
		20	R2	1,486	0,307	
		20	R3	1,206	0,377	
	T2	20	R1	1,538	0,350	
		20	R2	1,397	0,213	
		20	R3	1,300	0,376	
	T3	20	R1	0,957	0,311	
		20	R2	0,748	0,400	
		20	R3	1,078	0,319	
	Microphytobenthos : Basse concentration 6,3 $\mu\text{g}/\text{mL}$ de chlorophylle <i>a</i>	T1	20	R1	1,243	0,336
			20	R2	1,318	0,538
			20	R3	1,483	0,335
T2		20	R1	1,428	0,696	
		20	R2	1,432	0,445	
		20	R3	1,211	0,260	
T3		20	R1	1,452	0,389	
		20	R2	1,581	0,403	
		20	R3	1,548	0,593	
Microphytobenthos : Forte concentration 63 $\mu\text{g}/\text{ml}$ de chlorophylle <i>a</i>		T1	20	R1	1,406	0,488
			20	R2	1,599	0,561
			20	R3	1,631	0,513
	T2	20	R1	1,423	0,514	
		20	R2	1,513	0,649	
		20	R3	1,179	0,516	
	T3	20	R1	1,859	0,528	
		20	R2	1,830	0,418	
		20	R3	1,483	0,643	

Pour chaque condition expérimentale, un tiers des individus (60) ont été prélevés à chaque temps (T) d'incubation : 6, 22 et 46 heures de culture (T1, T2 et T3 respectivement). Ces groupes de 60 individus, provenant de 3 puits différents (20 ind. par puits), constituent des séries de 3 réplicats pour chaque temps d'incubation et chaque condition de régime nutritif.

A la fin de chaque temps d'incubation, les individus prélevés ont été nettoyés avec attention dans plusieurs bains d'eau de mer microfiltrée. Après avoir été rincés une dernière fois dans une goutte d'eau Milli-Q, ils ont ensuite été immédiatement congelés à -80°C afin de les préserver pour la mesure de biomasse.

Un total de 580 individus (40 pour T0 ; et 20 individus pour chacun des 3 temps d'incubation et chacune des 3 conditions de nourriture, répliqué 3 fois) a été analysé lors de cette expérience (Tableau 3.1).

3.2.4 Mesures de protéines par nanospectrophotométrie

Au cours de ces expériences, des individus adultes appartenant à la même classe de taille (200 à 315 μm) ont été utilisés. La biomasse initiale de ces individus est donc sensée présenter des valeurs sensiblement proches entre les différents individus. Le contenu protéique a été mesuré grâce à la méthode BCA développée par Smith et al. (1985) et spécialement adaptée pour l'usage sur les foraminifères (cf. Chapitre 2, section 2.2, Movellan et al., 2012). Pour cette expérience, le test de chaque foraminifère a été écrasé à l'aide d'une aiguille afin de s'assurer que le cytoplasme ait été libéré, et que toutes les protéines contenues dans la cellule soient en contact avec le réactif.

3.2.5 Modèle statistique

Un modèle global a été créé afin de tester des différences en contenu protéique pour (1) les différents réplicats, (2) les différents temps d'incubation et (3) les trois conditions de régime nutritif. Ce modèle a été créé grâce au logiciel R (version 2.12.1). L'utilisation d'un modèle global présente

l'avantage de limiter le nombre de tests, et ainsi réduit le risque d'erreurs d'interprétation.

Pour la construction de ce modèle la condition expérimentale avec faible quantité de microphytobenthos a été choisie comme référentiel car elle est intermédiaire aux deux autres. C'est-à-dire que les différents paramètres testés seront donc comparés systématiquement à cette condition intermédiaire. Le modèle a été créé afin de montrer les corrélations entre le contenu protéique et le logarithme du temps, afin de mieux prendre en compte les écarts hétérogènes entre les différents temps d'incubation. Le modèle créé est polynomial d'ordre deux, afin de prendre en compte les interactions entre les temps d'incubation et les conditions de régime nutritif. Enfin, pour le temps T0, un seul prélèvement de 40 individus a été effectué. Afin de simuler un échantillonnage constitué de 3 réplicats d'une quinzaine d'individus pour chaque condition expérimentale, les contenus protéiques d'individus ont été simulés statistiquement en respectant la moyenne et l'écart type de l'échantillonnage initial.

3.3 Résultats

3.3.1 Contenu protéique pour chaque condition expérimentale

L'évolution de la biomasse pour chaque condition, chaque temps d'incubation et chaque réplicat est illustrée par les figures 3.1, 3.2 et 3.3. Les valeurs extrêmes de biomasse mesurées sur l'ensemble des individus d'*Ammonia tepida* varient de 0,058 à 3,315 μg de protéines, avec une biomasse moyenne de 0,748 à 1,859 μg de protéines. Les valeurs moyennes et écarts types pour chaque condition, chaque réplicat et chaque condition expérimentale sont présentés en détail Tableau 3.1.

3.3.2 Évolution de la biomasse protéique au cours du temps en fonction des trois conditions de régime nutritif

Sur la figure 3.4 sont représentés les contenus protéiques d'*A. tepida* en fonction des temps d'incubation pour les trois conditions de régime nutritif. Chaque marque représente la moyenne des

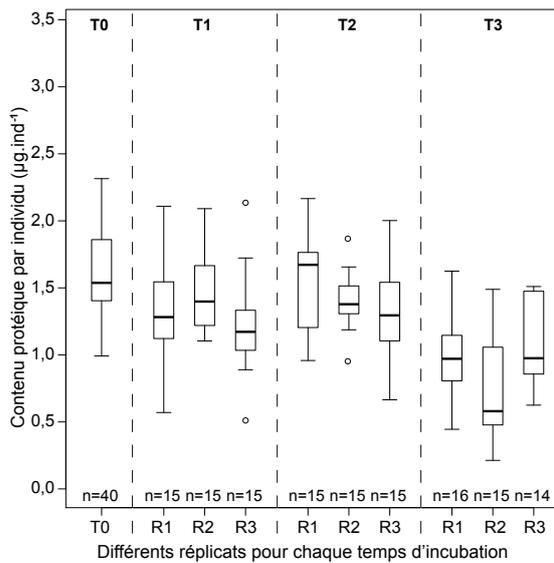


FIGURE 3.1: Biomasse protéique d'*Ammonia tepida* incubée sans nourriture pour chaque réplicat et chaque temps d'incubation (T1=6 heures, T2=22 heures, T3=46 heures). Le nombre d'individus retrouvés dans le puits en fin d'expérience a été indiqué pour chaque réplicat.

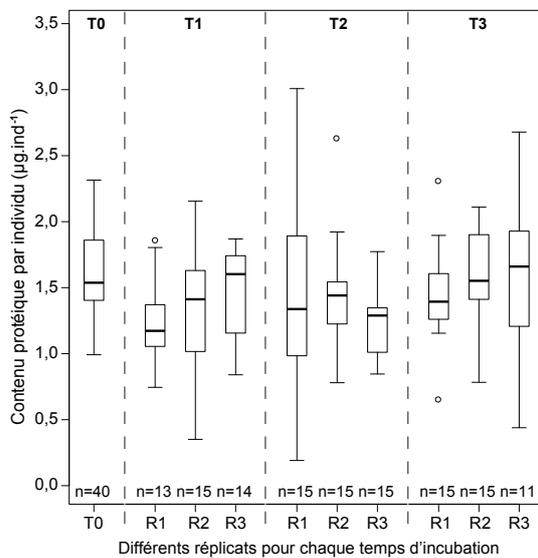


FIGURE 3.2: Biomasse protéique d'*Ammonia tepida* incubée avec une faible concentration en microphytobenthos pour chaque réplicat et chaque temps d'incubation (T1=6 heures, T2=22 heures, T3=46 heures). Le nombre d'individus retrouvés dans le puits en fin d'expérience a été indiqué pour chaque réplicat.

trois réplicats de chaque condition expérimentale (encadrée de la barre d'erreur associée).

Le modèle global a permis de quantifier les relations entre les temps d'incubation et la quantité de protéines mesurée chez les individus d'*A. tepida* pour les trois conditions de régime nutritif. Le contenu protéique (y , en μg par individu) prédit par le modèle pour chaque condition est décrit par les trois équations des courbes représentées Fig.3.4 :

— sans nourriture :

$$y_A = -0,110\ln(5+x)^2 + 0,363\ln(5+x) + 1,254 \quad (3.1)$$

— faible concentration de microphytobenthos :

$$y_B = 0,19\ln(5+x) - 1,091\ln(5+x) + 2,884 \quad (3.2)$$

— forte concentration de microphytobenthos :

$$y_C = 0,146\ln(5+x) - 0,77\ln(5+x) + 2,456 \quad (3.3)$$

avec :

— y_A : contenu protéique ($\mu\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}$) en l'absence d'apports nutritifs.

— y_B : contenu protéique ($\mu\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}$) lorsque les spécimens sont nourris avec une solution faiblement concentrée en microphytobenthos.

— y_C : contenu protéique ($\mu\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}$) lorsque les individus sont nourris avec une solution fortement concentrée en microphytobenthos.

— x : temps d'incubation exprimé en heures.

Le modèle statistique ne permet de montrer aucune différence significative ($p > 0,1$) entre les réplicats de chaque condition expérimentale.

Dans les trois conditions de nutrition, on observe une baisse de la biomasse protéique initiale jusqu'au temps T2 (22 heures). Lorsque les foraminifères n'étaient pas nourris, cette baisse de biomasse est continue jusqu'au temps T3 (46 heures). Au contraire, pour les deux autres conditions expérimentales, la biomasse augmente à la fin de l'expérience entre les temps T2 et T3. L'évolution de la biomasse au cours du temps est significativement différente entre les individus cultivés sans nourriture et les deux autres conditions ($p < 0,01$). A la fin de l'expérience, nous

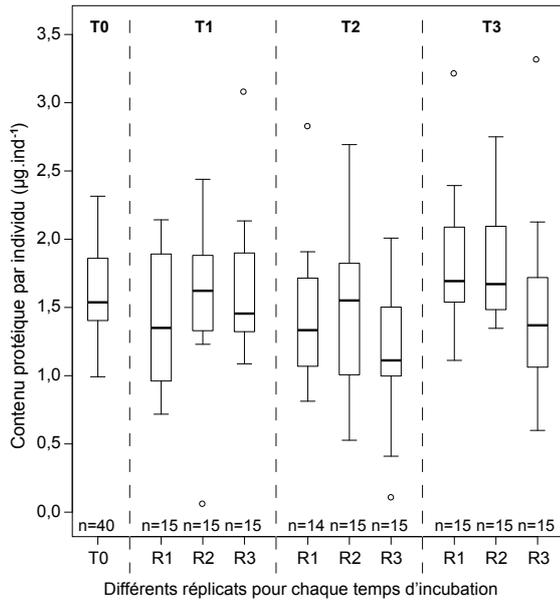


FIGURE 3.3: Biomasse protéique d'*Ammonia tepida* incubée avec une forte concentration en microphyto-benthos pour chaque réplicat et chaque temps d'incubation (T1=6 heures, T2=22 heures, T3=46 heures). Le nombre d'individus retrouvés dans le puits en fin d'expérience a été indiqué pour chaque réplicat.

observons que les individus d'*A. tepida* nourris avec une solution à forte concentration en microphytobenthos présentent une biomasse en moyenne supérieure aux individus nourris avec une solution faiblement concentrée, cependant cette différence n'est pas significative statistiquement ($p > 0,05$).

3.4 Discussion

Le modèle mis en place a permis de montrer que les réplicats n'ont pas d'influence significative sur le contenu protéique. Cela confirme qu'entre les réplicats, les contenus protéiques sont similaires pour des individus ayant un diamètre semblable et soumis au même contexte nutritif. Les variations de biomasse observées peuvent ainsi être interprétées en tant que résultat des trois conditions expérimentales de nutrition auxquelles les individus ont été soumis.

Dans les trois conditions expérimentales, on observe une baisse de la biomasse au début de l'expérience entre T0 et T2 (22h). Cette baisse

de biomasse peut être liée soit au stress dû à la manipulation de l'individu : extraction du milieu naturel, changement de température et d'humidité du sédiment, épuisement du stock de nourriture, soit plus simplement au fait qu'entre le prélèvement de l'échantillon et le début de l'expérience, environ 48 heures, les individus ont été privés de nourriture. Cela signifierait qu'au début de l'expérience, les individus étaient en train de « consommer » leur biomasse, et qu'un certain temps est nécessaire avant l'assimilation de nourriture et l'augmentation de la biomasse.

Cependant, Heinz et al. (2012) ont mis en évidence la production d'une protéine de stress (Hsp70) chez différentes espèces de foraminifères benthiques, dont *A. tepida*. Ici il s'agit d'une protéine dont la production est induite par un stress thermique. Si les conditions expérimentales de notre étude étaient suffisamment stressantes pour qu'*A. tepida* produise des protéines de stress (quelles qu'elles soient), cela voudrait dire que parmi les protéines mesurées figurent des protéines produites à cause du stress et non pas en lien avec l'alimentation. Néanmoins, lors des conditions certainement très stressantes de mise en place de nos cultures (entre T0 et T1), la biomasse protéique d'*A. tepida* a diminué, même en présence de forte concentration de nourriture. Donc si *A. tepida* est sujette à produire des protéines de stress, la quantité de ces protéines est minimale par rapport à la somme totale des protéines des individus étudiés.

Les trois conditions expérimentales (1) sans nourriture, (2) faible concentration en nourriture, (3) forte concentration en nourriture, montrent un lien entre la disponibilité en nourriture et la biomasse pour des individus de la même espèce et de la même taille. En l'absence d'apports nutritifs, la biomasse diminue significativement et rapidement. En effet, le contenu protéique est réduit d'1/3 en 24h (entre T2 et T3). Ces résultats sont cohérents avec la baisse de contenu protéique observée en cas de déficit en nutriments chez le phytoplancton (Moal et al., 1987).

Au contraire, en présence de nourriture, on observe une augmentation significative de la bio-

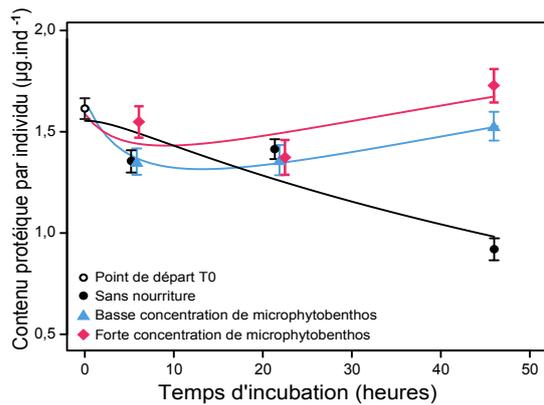


FIGURE 3.4: Comparaison de l'évolution de la biomasse protéique pour les trois conditions de culture. Les courbes représentent l'évolution de la biomasse pour chaque condition expérimentale telle que prédite par le modèle statistique mis en place. Les paramètres des régressions pour chaque condition expérimentale sont données dans les équations 3.1, 3.2 et 3.3.

masse en 24h (entre T2 et T3) , qui correspond à un accroissement de 12 à 25% du contenu protéique.

L'expérience n'a pas permis de mettre en évidence une différence significative entre des apports nutritifs de faible et forte concentration. Les temps d'incubation choisis sont donc vraisemblablement trop courts pour distinguer des impacts différents entre les deux concentrations en microphytobenthos choisies sur l'augmentation de biomasse chez *A. tepida*. Une expérience avec des temps d'incubation plus longs permettrait de tester si (1) la différence entre les biomasses mesurées en présence de faible et forte concentration en microphytobenthos s'accroît et devient significative au cours du temps, et si (2) la biomasse des individus nourris continue à augmenter, et jusqu'à quelle limite, et si elle se stabilise pour atteindre un plateau.

L'augmentation de biomasse observée en présence de nutriments nous permet de déduire que

les individus ont ingéré une partie du microphytobenthos au cours de l'expérience. Cependant, cette expérience ne nous permet pas de distinguer l'ingestion de l'assimilation du microphytobenthos : la méthode BCA mesure de la même manière la biomasse réellement assimilée et le contenu des vacuoles nutritives et donc ne permet pas de différencier ces deux paramètres.

L'augmentation de biomasse observée peut être liée soit (1) à une augmentation de la taille des individus par ajout de nouvelles loges, soit (2) à une augmentation de la concentration en protéines du cytoplasme. Cette deuxième hypothèse semble plus probable, étant donné la durée réduite de l'expérience. Bradshaw (1957) et Stouff (1998) ont montré que les taux de croissance (ajout de nouvelles loges) chez *A. tepida* sont lents par rapport à la durée de notre expérience.

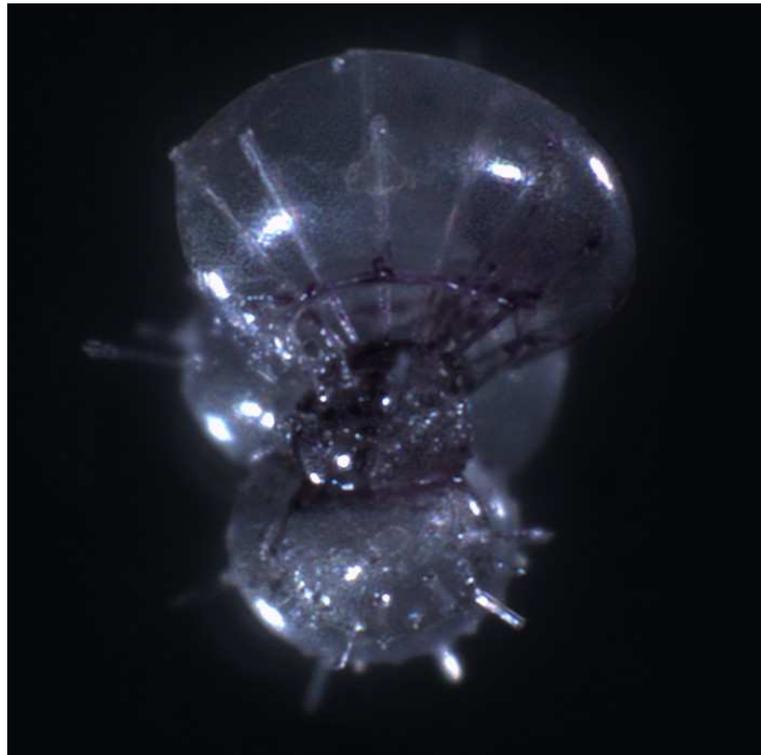
3.5 Conclusion

Cette expérience préliminaire a permis de montrer l'utilité de la méthode BCA dans le cadre d'expériences de culture, et ouvre la porte à un grand nombre de nouvelles études.

Il serait par exemple pertinent de compléter rapidement nos résultats par de nouvelles expériences à temps d'incubation plus longs, pour tester différentes concentrations de microphytobenthos. Il serait aussi très facile de mettre en œuvre des expérimentations avec différentes classes de taille, pour tester la réaction d'individus à des stades plus précoces de leur ontogénie. En effet, il est possible qu'ils aient des taux de croissance et d'assimilation des nutriments différents des spécimens adultes que nous avons analysés. Un large champ est ouvert aussi pour des expérimentations sur différentes espèces avec différents types de nutriments...

Chapitre 4

Approche *in situ* : La biomasse des foraminifères planctoniques actuels, variabilité interspécifique, métabolisme et impact du lieu d'échantillonnage



Hastigerina pelagica, 2011, Golfe de Gascogne, R/V *Meteor* 84/5. Diamètre minimum : 844 μm . La coloration violette est due à l'utilisation d'acide bicinchoninique lors de la mesure de protéines. Cette photo a été utilisée en couverture du journal scientifique *Marine Micropaleontology* de septembre 2012.

4.1 Introduction

Les foraminifères planctoniques jouent un rôle majeur dans le cycle des carbonates marins (Schiebel and Movellan, 2012; Buitenhuis et al., 2012c). Leur biomasse reste encore très peu comprise. Si de nombreuses études ont été effectuées sur la biomasse des foraminifères benthiques (e.g. Gerlach et al., 1985; Korsun et al., 1998; Murray and Alve, 2000), très peu d'entre elles traitent de la biomasse des foraminifères planctoniques. Michaels et al. (1995) a quantifié la biomasse de foraminifères planctoniques d'échantillons prélevés avec une pompe dans la zone des Bermudes. Ces mesures, ont été réalisées à l'aide d'un analyseur CHN, sur des groupes d'individus (de 8 individus à 112) de même espèce, mais également d'espèces différentes mélangées. Aucune mesure de biomasse n'a été effectuée jusqu'ici sur ces organismes à l'échelle individuelle. De ce fait, la variabilité interspécifique, ainsi que les paramètres, tels que les apports en nutriments ou la saison d'échantillonnage, pouvant avoir un impact sur la biomasse, sont encore méconnus.

Dans l'étude proposée dans ce chapitre nous présentons des données de biomasse et morphologiques, mesurées sur des foraminifères planctoniques individuels échantillonnés au cours de quatre missions océanographiques. Ces échantillons ont été prélevés dans différents bassins océaniques, à différentes stations, différentes profondeurs, et différentes saisons. Dans le chapitre 2, nous avons adapté une méthode préexistante afin de mesurer la biomasse protéique de foraminifères individuels. Dans ce chapitre, nous avons testé cette même méthode sur des foraminifères planctoniques, afin de quantifier le rendement sur ces organismes. Le but de cette étude est de comparer les biomasses de foraminifères planctoniques échantillonnés et de mettre en évidence la présence éventuelle de différences (1) interspécifiques, (2) liées à la présence ou non de symbiotes, (3) liées au lieu (position géographique et profondeur) et à la période d'échantillonnage.

4.2 Matériel et Méthodes

4.2.1 Échantillonnage

Les foraminifères planctoniques vivants ont été prélevés au cours de 4 missions en mer : R/V *Poseidon* 349 et R/V *Poseidon*377 (Açores, 2007 et 2008), R/V *Meteor* 84/5 (2011) et R/V *Tansei-Mar*u KT11-20 (2011). Pour chaque campagne, plusieurs stations ont été échantillonnées à différentes profondeurs allant de 0 à 2500 mètres (Tableau 4.1). Les échantillons de plancton ont été prélevés à l'aide d'un multinet Hydrobios-midi (R/V *Poseidon* 349 et 377), d'un filet simple (R/V *Meteor* 84/5) ou d'un filet avec étrangleur (R/V *Tansei-Mar*u KT11-20). Chaque échantillon de plancton a été prélevé avec un filet de 100 µm de maille. Un total de 952 individus a été prélevé au cours de ces 4 missions océanographiques, appartenant à 26 espèces différentes (Tableau 4.2). Pour chaque mission, les individus sélectionnés ont été nettoyés avec un pinceau avec attention, puis transférés dans plusieurs bains successifs d'eau de mer micro-filtrée. Enfin, ils ont été rincés une seconde dans de l'eau Milli-Q puis stockés individuellement dans des tubes Eppendorf (1,5 ml). Pour les missions R/V *Poseidon* 349 et 377, ces tubes ont été congelés à -80°C afin de préserver les organismes, et ramenés au laboratoire d'Angers afin d'être analysés (protéines, morphométrie et poids). Pour les missions R/V *Meteor* 84/5 et R/V *Tansei-Mar*u KT11-20, les protéines ont été mesurées directement à bord du navire au cours de la campagne, et les tests des individus ont été transférés à l'Université d'Angers dans des cellules afin d'être mesurés et pesés.

4.2.2 Mesure des protéines par nanospectrophotométrie

La biomasse protéique des individus de foraminifères planctoniques a été mesurée selon la méthode BCA (Smith et al., 1985) adaptée aux foraminifères dans le chapitre 2 de cette thèse (Movellan et al., 2012). Les individus ont été soumis à un choc osmotique afin de briser la membrane cellulaire et libérer le contenu cytoplasmique dans le réactif. L'efficacité et le rendement de la méthode a été testée sur 25 spécimens de *Globorotalia hirsuta*, *Globorotalia scitula*, and *Globigerinella siphonifera* de la mission R/V *Poseidon* 349. Les trois espèces pré-

TABLE 4.1: Date, position géographique et échantillonnage des missions océanographiques ayant permis d'échantillonner les foraminifères planctoniques présentés dans ce chapitre.

Mission	R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	R/V 84/5	<i>Meteor</i>	R/V 349	<i>Poseidon</i> 377
Année	2011	2011		2007	2008
Mois	Août	Juin		Avril	Décembre
Lieu	Pacifique ouest	Nord	Golfe de Gascogne	Açores	Açores
Latitude (°N)	40,5-41,1	42,6-46,1		30-37	29,1-35
Longitude (°W/°E)	141,5-142,6°E	2,4-9,4°W		20-22°W	15-22°W
Profondeur des filets (m)	0-500	0-100		0-2000	0-2000
Nombre de stations	3	9		7	5
Nombre d'échantillons	9	9		42	22
Nombre d'individus analysés	216	413		231	92

sentent une architecture du test différente : globulaire avec de larges ouvertures (*G. siphonifera*), discoïdal avec des ouvertures de taille intermédiaires (*G. hirsuta*) et discoïdal avec de petites ouvertures (*G. scitula*). Les tests de ces individus ont été écrasés avec une aiguille, et leur biomasse protéique a été mesurée avec la méthode BCA. Leur biomasse a été ensuite comparée à celle d'individus intacts (soumis à un choc osmotique) provenant des mêmes populations. A l'issue des mesures protéiques, chaque test a été récupéré à l'aide d'une pipette pasteur, et rincé à l'eau douce. Ensuite, chaque organisme a été rangé individuellement dans une cellule pour les mesures morphométriques ultérieures.

4.2.3 Mesures morphométriques et pesées individuelles des tests des foraminifères

Pour les analyses morphométriques, chaque individu a été photographié à l'aide d'un microscope semi-automatisé à lumière incidente (Bollmann et al., 2004). Les photographies ont ensuite été analysées avec le logiciel analySIS® (Bollmann et al., 2004; Clayton et al., 2009) afin d'obtenir les paramètres morphométriques. Les

pesées ont été réalisées avec une microbalance d'une précision de 0,1 µg (Mettler Toledo XP2U). La microbalance a été utilisée dans une pièce à humidité et température constantes. Les tests ont été pesés une fois vides et séchés suite à la mesure de protéines effectuée précédemment. Chaque test a été acclimaté au moins 12 heures dans la salle de pesée avant d'être pesé.

4.2.4 Validation de la qualité des données

Chaque point de données a été vérifié individuellement. Toutes les valeurs anormales de protéines liées à des problèmes de préservation de l'individu (individu ayant été préservés dans du formaldéhyde, ou problèmes liés à l'échantillonnage) ont été retirées de la base de données. Les individus donnant des valeurs de protéines nulles ont été considérés comme morts, et n'apparaissent donc dans aucun de nos graphiques ni dans les analyses statistiques en ce qui concerne la biomasse. La préservation de chaque test a été vérifiée sous loupe binoculaire avant chaque mesure morphométrique et chaque pesée. Il a été décidé au cas par cas si l'individu pouvait être pesé et/ou mesuré sans risque de biais dans l'acquisition des données (individus dont le test était endommagé).

TABLE 4.2: Résumé des 916 individus appartenant à 26 espèces et provenant de 4 missions océanographiques analysés pour leur biomasse protéique, morphométrie et masse du test. Les individus ont été identifiés selon la taxonomie de Hemleben et al. (1989)

Mission	Profondeur des filets	Espèce	Nombre de spécimens
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Biorbulina</i>	1
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	0-500	<i>Globigerina bulloides</i>	7
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Globigerina bulloides</i>	57
R/V <i>Poseidon</i> 377	60-700	<i>Globigerina bulloides</i>	3
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Globigerina falconensis</i>	2
R/V <i>Poseidon</i> 377	80-2000	<i>Globigerina falconensis</i>	6
R/V <i>Poseidon</i> 349	300-500	<i>Globigerinella calida</i>	1
R/V <i>Poseidon</i> 349	0-200	<i>Globigerinella siphonifera</i>	3
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Globigerinella siphonifera</i>	3
R/V <i>Poseidon</i> 377	0-2000	<i>Globigerinella siphonifera</i>	10
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Globigerinita glutinata</i>	7
R/V <i>Poseidon</i> 377	20-2000	<i>Globigerinita glutinata</i>	12
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Globigerinita uvula</i>	10
R/V <i>Poseidon</i> 349	100-200	<i>Globigerinoides ruber</i>	1
R/V <i>Poseidon</i> 377	0-2000	<i>Globigerinoides ruber</i>	14
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	80-200	<i>Globigerinoides sacculifer trilobus</i>	1
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Globigerinoides sacculifer trilobus</i>	24
R/V <i>Poseidon</i> 377	20-100	<i>Globigerinoides sacculifer trilobus</i>	5
R/V <i>Poseidon</i> 349	0-2000	<i>Globorotalia hirsuta</i>	212
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-50	<i>Globorotalia hirsuta</i>	1
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	0-500	<i>Globorotalia inflata</i>	8
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Globorotalia inflata</i>	69
R/V <i>Poseidon</i> 377	300-500	<i>Globorotalia inflata</i>	1
R/V <i>Poseidon</i> 349	300-1000	<i>Globorotalia scitula</i>	2
R/V <i>Poseidon</i> 377	0-2000	<i>Globorotalia scitula</i>	3
R/V <i>Poseidon</i> 349	200-700	<i>Globorotalia truncatulinoides</i>	3
R/V <i>Poseidon</i> 349	20-700	<i>Globorotalia truncatulinoides</i>	6
R/V <i>Poseidon</i> 377	20-80	<i>Globoturborotalia rubescens</i>	2
R/V <i>Poseidon</i> 377	0-2000	<i>Globoturborotalia tenella</i>	8
R/V <i>Poseidon</i> 349	0-700	<i>Hastigerina pelagica</i>	6
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Hastigerina pelagica</i>	31
R/V <i>Poseidon</i> 377	100-700	<i>Hastigerina pelagica</i>	4
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	0-500	<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>	8
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>	2
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	0-500	<i>Neogloboquadrina incompta</i>	120
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Neogloboquadrina incompta</i>	20
R/V <i>Poseidon</i> 377	300-500	<i>Neogloboquadrina incompta</i>	1
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	0-500	<i>Neogloboquadrina pachyderma</i>	45
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Neogloboquadrina pachyderma</i>	42
R/V <i>Poseidon</i> 377	0-200	<i>Neogloboquadrina pachyderma</i>	4
R/V <i>Poseidon</i> 349	500-700	<i>Orbulina universa</i>	2
R/V <i>Meteor</i> 84/5	0-100	<i>Orbulina universa</i>	71
R/V <i>Poseidon</i> 377	60-2000	<i>Orbulina universa</i>	7

TABLE 4.2: (suite)

Mission	Profondeur des filets	Espèce	Nombre de spécimens
R/V <i>Meteor 84/5</i>	0-100	<i>PD intergrade</i>	30
R/V <i>Poseidon 377</i>	20-40	<i>Foraminifère planctonique non identifié</i>	1
R/V <i>Meteor 84/5</i>	1,5	<i>Streptochilus globigerus</i>	2
R/V <i>Meteor 84/5</i>	1,5	<i>Tenuitella fleisheri</i>	1
R/V <i>Poseidon 377</i>	20-40	<i>Turborotalita humilis</i>	1
R/V <i>Tansei-Maruru KT11-20</i>	0-200	<i>Turborotalita quinqueloba</i>	4
R/V <i>Poseidon 349</i>	300-500	<i>Turborotalita quinqueloba</i>	1
R/V <i>Meteor 84/5</i>	0-100	<i>Turborotalita quinqueloba</i>	30
R/V <i>Poseidon 377</i>	500-700	<i>Turborotalita quinqueloba</i>	1

4.2.5 Analyse des données

4.2.5.1 Normalisation de la biomasse

Afin de pouvoir comparer la « densité » de biomasse entre des individus de différentes tailles, et à différents stades de croissance, il est nécessaire de s'affranchir de l'effet de la taille sur la biomasse des individus. Pour cela, l'idéal serait de normaliser la biomasse par le biovolume, afin d'obtenir une quantité de biomasse exprimée en microgrammes de protéines par micromètre cube. Les calculs de biovolumes sur des foraminifères restent assez rares dans la bibliographie. Par exemple, Hannah et al. (1994) ont calculé des biovolumes pour cinq espèces de foraminifères benthiques à partir de formes simples. Les calculs de biovolumes de foraminifères benthiques de Altenbach (1985), Gerlach et al. (1985), et de Geslin et al. (2011), sont également basés sur ces mêmes formes géométriques simplifiées (par exemple cylindre, demi sphère, sphéroïde). Il en est de même pour un grand nombre d'autres organismes marins tels que le phytoplancton (Hillebrand et al., 1999; Sun and Liu, 2003) ou encore les diatomées (Cornet-Barthaux et al., 2007). Un grand nombre de foraminifères planctoniques présentent des formes plus complexes, et les biovolumes des individus appartenant à ces espèces sont difficiles à quantifier (Beer et al., 2010). Calculer le biovolume à partir de formes géométriques simples n'est donc pas approprié pour ces organismes. Les chercheurs travaillant sur des pro-

blématiques de masse chez les foraminifères sont confrontés aux mêmes soucis de normalisation. Barker and Elderfield (2002), ainsi que Beer et al. (2010) utilisent une normalisation par le diamètre de l'individu, ou la surface du test (SNW, Size Normalized Weight). Ce faisant, ils font l'hypothèse que le diamètre, la surface et le volume du test calcitique sont proportionnels les uns aux autres pour des individus de même taille. Parmi les données dont nous disposons, la masse individuelle des tests, exprimé en microgrammes, semble être le meilleur paramètre pour normaliser la biomasse (elle aussi exprimé en microgrammes de protéines), et ainsi disposer d'un nouveau paramètre sans unité. Ce calcul se base sur l'hypothèse que l'épaisseur du test pour une espèce donnée est toujours la même entre les différentes zones échantillonnées. En revanche, la calcification peut être influencée par la concentration en carbone et en ions carbonates dans les eaux de surface. L'ouvrage de Sarmiento and Gruber (2006), ainsi que les articles de Takahashi et al. (2002) et Khatiwala et al. (2009) permettent de penser que ces valeurs de pCO_2 sont suffisamment proches pour justifier une calcification similaire.

4.2.5.2 Analyses statistiques et choix des variables à analyser

Dans cette étude nous comparons la biomasse des individus afin de mettre en évidence les paramètres qui l'influencent grâce à une analyse multifactorielle.

Afin d'évaluer l'impact du lieu d'échantillonnage et de la campagne océanographique sur la biomasse des individus de foraminifères planctoniques, nous avons choisi 9 paramètres : la mission, le bassin océanique (les campagnes R/V *Poseidon* 349 et 377 ont eu pour cible le même lieu d'échantillonnage), la saison (les missions R/V *Poseidon* 349 et R/V *Meteor* 84/5 ont eu lieu toutes les deux au printemps), l'année, le jour d'échantillonnage (jour de l'année, permettant également d'évaluer l'impact des stations, la majorité des stations étant échantillonnées des jours différents), la position géographique (latitude et longitude), la profondeur de la colonne d'eau, et la profondeur d'échantillonnage. Enfin, la préservation des individus a été prise en compte également : pour deux campagnes les individus ont été congelés avant d'être analysés. La présence de cristaux de glace pourrait avoir contribué à endommager la membrane cellulaire, et ainsi augmenter l'exposition aux réactifs utilisés. Les paramètres quantitatifs, tels que la température, la salinité ou encore la concentration en chlorophylle *a* n'étaient disponibles que pour certaines missions et certaines profondeurs, et n'ont donc pas pu être utilisés.

Le métabolisme pouvant aussi influencer la biomasse, nous avons choisi deux paramètres : l'espèce à laquelle appartiennent les individus et la présence ou non de symbiotes. Pour ce dernier point, nous avons choisi de comparer uniquement les espèces pour lesquelles la présence ou l'absence de symbiotes a été prouvée, sur la base de Hemleben et al. (1989). Parmi les espèces que nous n'avons pas analysé pour la présence/absence de symbiotes figurent les espèces pour lesquelles la symbiose est facultative, les espèces qui possèdent des organismes commensaux (ou symbiose non prouvée), et enfin les espèces pour lesquelles aucune donnée n'est disponible à notre connaissance. Dans notre base de données, les espèces ne possédant pas de symbiotes sont : *Globigerina bulloides*, *Globorotalia hirsuta*, *Globorotalia scitula*, *Globorotalia truncatulinoides*, *Hastigerina pelagica*, et *Neogloboquadrina pachyderma*. Celles possédant des symbiotes sont : *Borbulina*, *Globigerinella siphonifera*, *Globigerinoides ruber*, *Globigerinoides sacculifer*, *Orbu-*

lina universa, et *Turborotalita humilis*.

Nous avons choisi également de comparer les espèces à test globulaire et les espèces à test aplati (principalement appartenant au genre *Globorotalia*) : des différences de biomasse pourraient être observées, un artefact lié au fait que les dimensions morphométriques que nous utilisons sont bidimensionnelles et non tridimensionnelles.

Enfin, la base de données comprend toutes les mesures que nous avons effectuées sur les individus : contenu protéique, biomasse normalisée par le poids sec, diamètre, surface, et masse du test.

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été effectuée avec le logiciel SyStat (version 9). Cette analyse nous a permis d'une part de quantifier la contribution de chaque paramètre à la variance de la base de données, et d'autre part de déterminer quels paramètres sont corrélés entre eux. Toutes les régressions présentées ainsi que les analyses de variances ont été effectuées sur le logiciel R (version 2.12.1).

4.3 Résultats

4.3.1 Rendement de l'extraction de protéines sur les foraminifères planctoniques

Les mesures de protéines effectuées sur les individus soumis à un choc osmotique ont été comparées à des données pour des spécimens écrasés afin de vérifier le rendement de la méthode sur les foraminifères planctoniques. En effet, sur l'espèce de foraminifère benthique *Ammonia tepida*, le rendement de la méthode avec un choc osmotique n'était pas optimal. Nous avons postulé que sur des foraminifères planctoniques, possédant pour la plupart des tests plus fins et des ouvertures plus grandes, ce rendement serait optimal (voir Chapitre 2).

Pour comparer les rendements des deux méthodes nous avons effectué des analyses de variance. Pour chacune des trois espèces, *Globorotalia hirsuta*, *Globorotalia scitula*, et *Globigerinella siphonifera*, les résultats obtenus ne sont

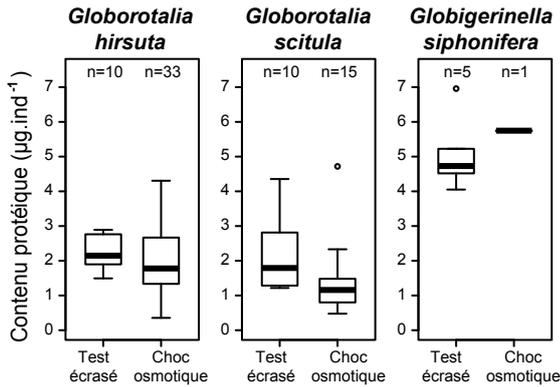


FIGURE 4.1: Biomasse protéique de trois espèces de foraminifères planctoniques présentant des architectures de test différentes, comparaison des résultats obtenus en écrasant le test avec ceux obtenus en soumettant l'individu à un choc osmotique. Pour l'espèce *Globorotalia hirsuta*, la probabilité $p = 0,594$ (erreur standard résiduelle = 1,02). Pour l'espèce *Globorotalia scitula*, la probabilité $p = 0,0667$ (erreur standard résiduelle = 1,091). Pour l'espèce *Globigerinella siphonifera*, la probabilité $p = 0,625$ (erreur standard résiduelle = 1,123). Pour cette espèce, seulement un unique individu a été soumis à un choc osmotique pour la mission R/V *Poseidon* 349. Néanmoins, étant donné que cette espèce présente des ouvertures plus grandes que celles des deux autres espèces utilisées, il est probable que ce résultat soit fondé.

pas significativement différents entre les deux méthodes, tests écrasés et choc osmotique (Figure 4.1).

Étant donné que ce test n'a montré aucune différence significative entre les deux variantes de la méthode, nous n'appliquerons aucun facteur de correction pour le rendement sur les mesures de biomasse acquises sur les individus soumis à un choc osmotique.

4.3.2 Corrélations entre les paramètres étudiés, toutes espèces confondues

L'ensemble des paramètres mesurés montrent de fortes relations entre eux. La biomasse protéique présente une corrélation positive fortement significative avec le diamètre du test (figure 4.2A ; $r_2 = 0,69$; $p < 0,00001$; erreur standard résiduelle = 0,5346). Cette corrélation est décrite

par l'équation :

$$y = 3,889.10^{-04}x^{1,480} \quad (4.1)$$

avec y , le contenu protéique exprimé en microgrammes par individu, et x , le diamètre minimum du test en micromètres.

La biomasse protéique présente également une corrélation positive fortement significative avec la masse du test (figure 4.2B ; $r_2 = 0,40$; $p < 0,00001$; erreur standard résiduelle = 0,7387). Cette corrélation est décrite par l'équation :

$$y = 0,671x^{0,506} \quad (4.2)$$

avec y , le contenu protéique exprimé en microgrammes par individu, et x , la masse du test en microgrammes.

Ces deux derniers paramètres, poids et taille du test présentent eux aussi une très forte corrélation (figure 4.2C ; $r_2 = 0,7502$; $p < 0,00001$; erreur standard résiduelle = 0,6095). Cette corrélation est décrite par l'équation suivante :

$$y = 6,774.10^{-05}x^{1,997} \quad (4.3)$$

avec y , la masse du test en microgrammes, et x , le diamètre minimum du test en micromètres.

La biomasse normalisée par le poids sec du test montre une corrélation fortement significative avec la taille de l'organisme (figure 4.2D ; $p < 0,00001$; $r_2 = 0,059$; erreur standard résiduelle = 0,9174). La droite calculée présente une pente très faible, et un r_2 très proche de 0 dû à la forte variance du contenu protéique des individus pour une taille donnée. Cette corrélation est décrite par l'équation :

$$y = 3,998x^{-0,441} \quad (4.4)$$

avec y , la biomasse protéique normalisée par le poids sec, et x , le diamètre minimum du test en micromètres.

Lorsqu'on normalise la masse par la surface de la silhouette du test, aucune corrélation avec la taille du test n'est observée ($p = 0,358$). Cela signifie que la calcification (structure et épaisseur du test) ne dépend pas de la taille de l'organisme.

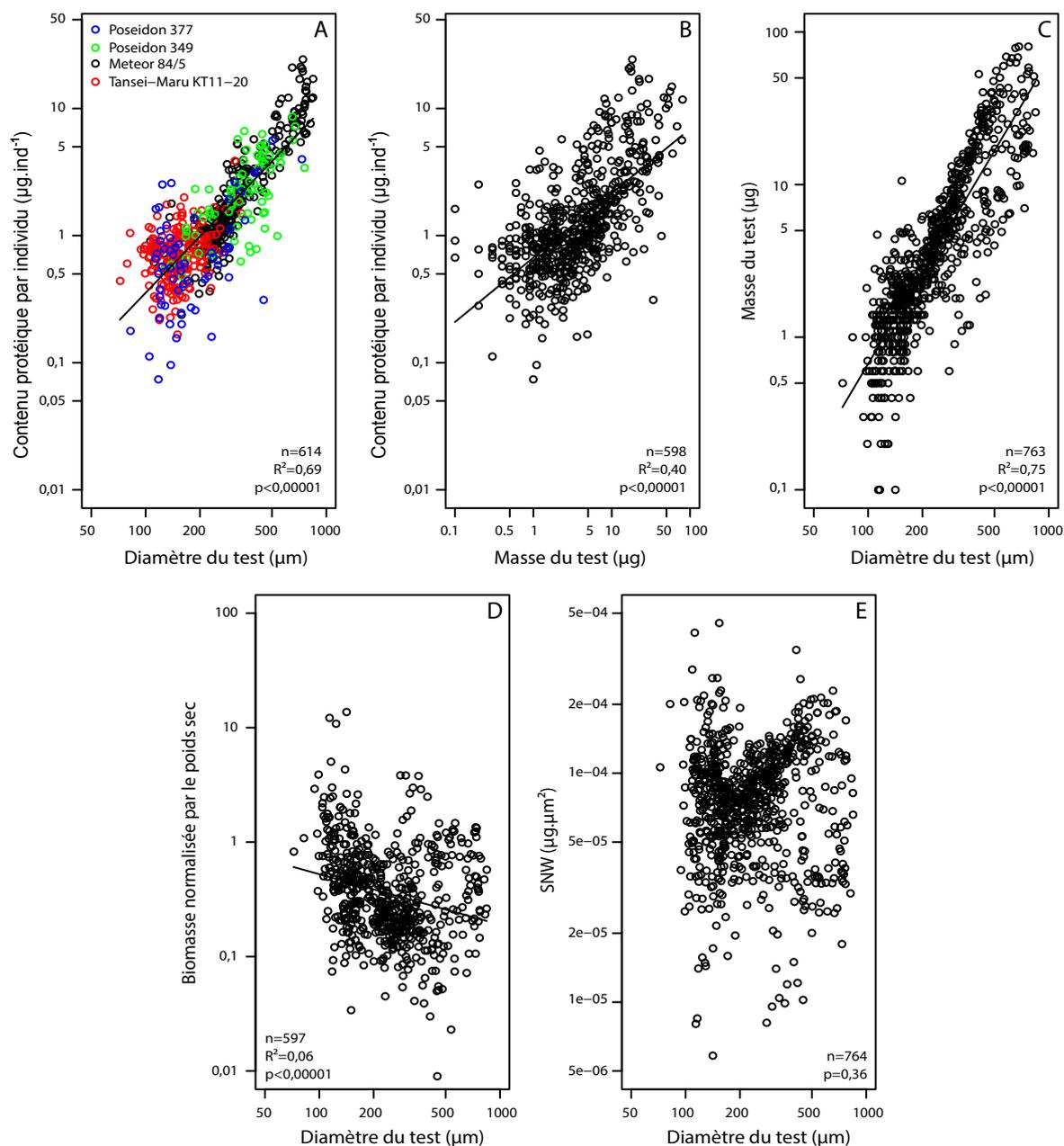


FIGURE 4.2: (A) Variation du contenu protéique avec la taille dans le Golfe de Gascogne (R/V *Meteor* 84/5), la région des Açores (R/V *Poseidon* 349 et 377), et le Pacific Ouest (R/V *Tansai-Maru* KT11-20). (B) Variation du contenu protéique en fonction de la masse du test. (C) Variation de la masse du test en fonction de la taille. (D) Variation de la biomasse normalisée par le poids sec en fonction de la taille de l'organisme (sans unité). (E) Variation de la masse normalisée par la surface de l'individu (SNW = Size Normalized Weight), en fonction de la taille.

4.3.3 Variations interspécifiques

La biomasse protéique en fonction de la taille a été représentée pour chaque espèce (figure 4.3). Pour chacune d'entre elles, une régression a été calculée. Lorsque celle-ci était significative, la

droite de régression correspondante a été tracée. Sur 21 espèces, 11 présentent une corrélation positive significative entre la biomasse protéique et la taille de l'organisme, et aucune corrélation négative n'a été observée (Tableau 4.3, Figure 4.6 A).

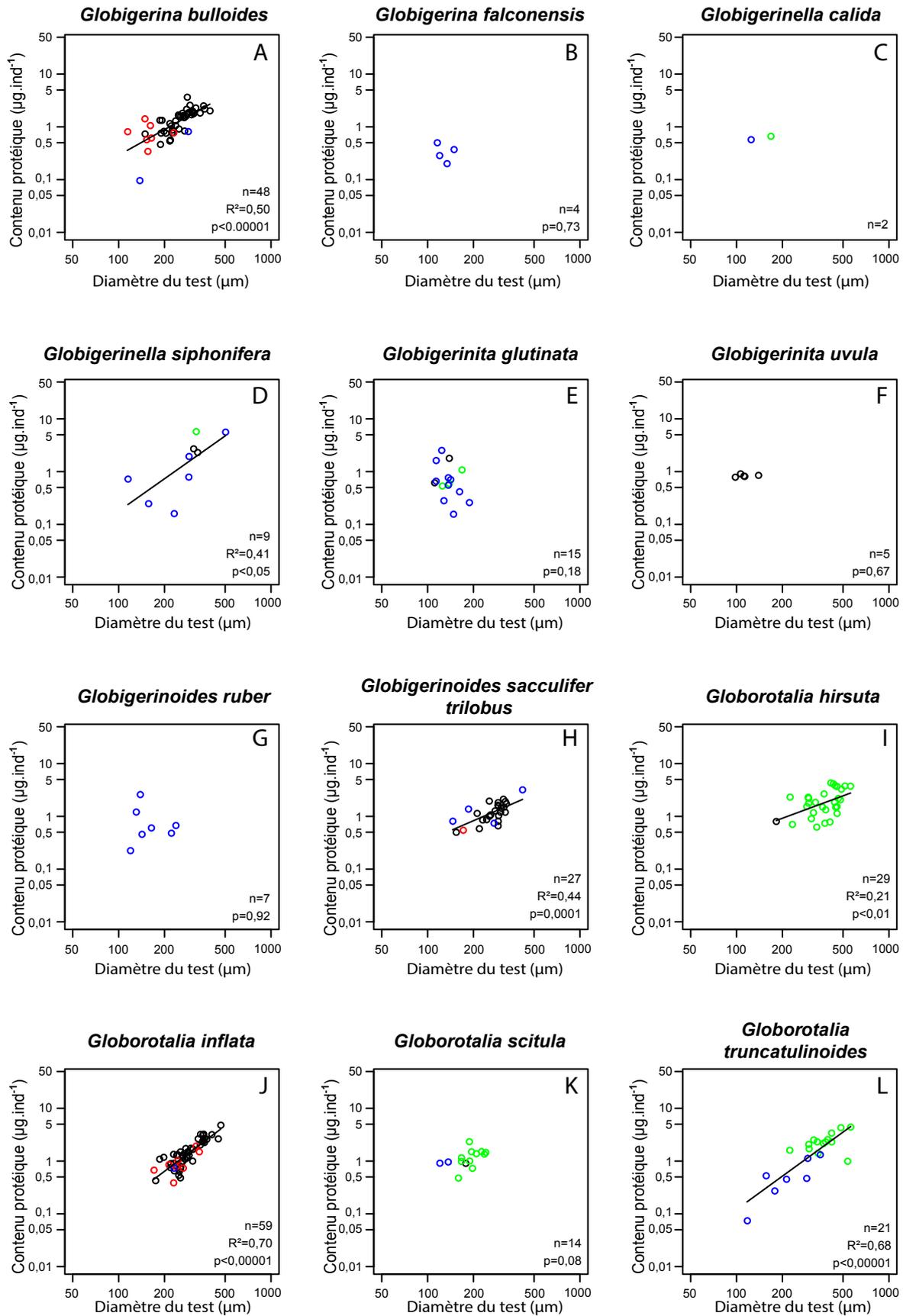


FIGURE 4.3: Variation du contenu protéique en fonction de la taille pour chaque espèce. Les valeurs des équations associées aux régressions sont données Tableau 4.3.

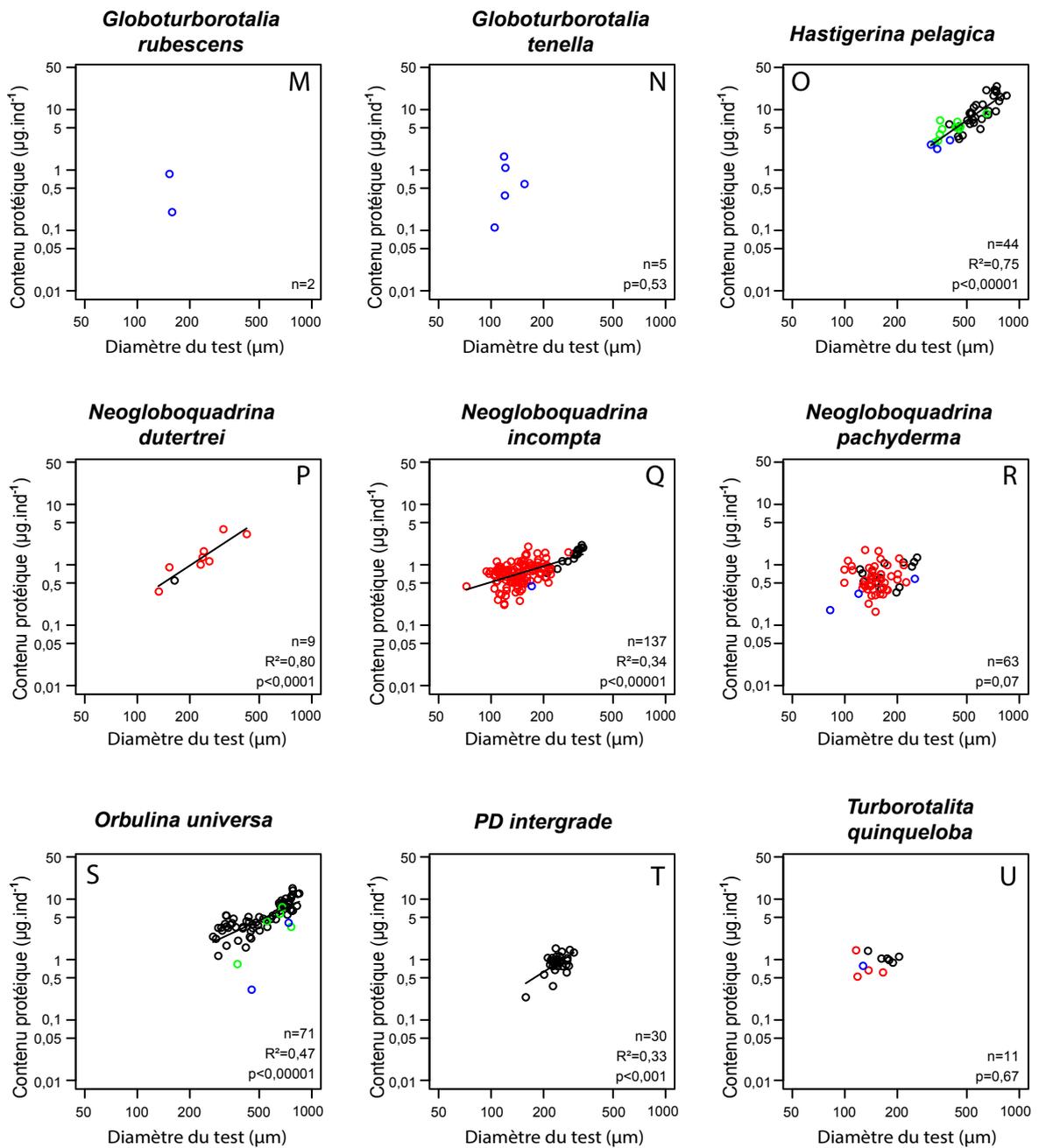


FIGURE 4.3: (suite)

TABLE 4.3: Résultats des régressions calculées pour chaque espèce individuellement du contenu protéique en fonction de la taille. Le contenu protéique individuel peut être déterminé à partir de la taille selon l'équation $y(\text{prot.ind}^{-1}) = bx^a$, où b est l'intercept, et a la pente.

Espèce	n	b	a	r^2	p	Erreur standard résiduelle
<i>Globigerina bulloides</i>	48	$1,68 \times 10^{-04}$	1,62	0,50	<0,00001	0,45
<i>Globigerina falconensis</i>	4	-	-	-	0,73	-
<i>Globigerinella calida</i>	2	-	-	-	-	-
<i>Globigerinella siphonifera</i>	9	$1,49 \times 10^{-05}$	2,04	0,41	<0,05	0,99
<i>Globigerinita glutinata</i>	15	-	-	-	0,18	-
<i>Globigerinita uvula</i>	5	-	-	-	0,67	-
<i>Globigerinoides ruber</i>	7	-	-	-	0,92	-
<i>Globigerinoides sacculifer trilobus</i>	27	$1,09 \times 10^{-03}$	1,25	0,44	0,0001	0,34
<i>Globorotalia hirsuta</i>	29	$3,20 \times 10^{-03}$	1,07	0,21	<0,01	0,52
<i>Globorotalia inflata</i>	59	$6,51 \times 10^{-06}$	2,17	0,70	<0,00001	0,31
<i>Globorotalia scitula</i>	14	-	-	-	0,08	-
<i>Globorotalia truncatulinoides</i>	21	$7,66 \times 10^{-06}$	2,10	0,68	<0,00001	0,56
<i>Globoturborotalia rubescens</i>	2	-	-	-	-	-
<i>Globoturborotalia tenella</i>	5	-	-	-	0,53	-
<i>Hastigerina pelagica</i>	44	$2,34 \times 10^{-05}$	2,02	0,75	<0,00001	0,32
<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>	9	$4,30 \times 10^{-05}$	1,89	0,80	<0,0001	0,34
<i>Neogloboquadrina incompta</i>	137	$9,27 \times 10^{-03}$	0,87	0,34	<0,00001	0,38
<i>Neogloboquadrina pachyderma</i>	63	-	-	-	0,07	-
<i>Orbulina universa</i>	71	$9,87 \times 10^{-04}$	1,35	0,47	<0,00001	0,49
<i>PD intergrade</i>	30	$3,77 \times 10^{-05}$	1,83	0,33	<0,001	0,31
<i>Turborotalita quinqueloba</i>	11	-	-	-	0,67	-

Pour chaque espèce, la masse du test est représentée en fonction de la taille (Figure 4.4). Sur chaque graphique, lorsqu'une régression était significative, la droite correspondante a été représentée. Sur l'ensemble des espèces, 15 montrent une corrélation positive significative entre la masse et le diamètre du test, et la masse du test ne diminue chez aucune espèce avec la taille (Tableau 4.4, Figure 4.6B).

La figure 4.5 présente la biomasse protéique normalisée par le poids sec en fonction de la taille de l'organisme. Pour chaque espèce, lorsque la régression calculée était significative, la droite a été figurée sur le graphique correspondant. Sur les 21 espèces, 8 présentent une corrélation négative significative entre la biomasse protéique normalisée et la taille de l'organisme (Tableau 4.5, Figure 4.6 C). Aucune espèce ne présente de corrélation positive entre la biomasse normalisée et la taille.

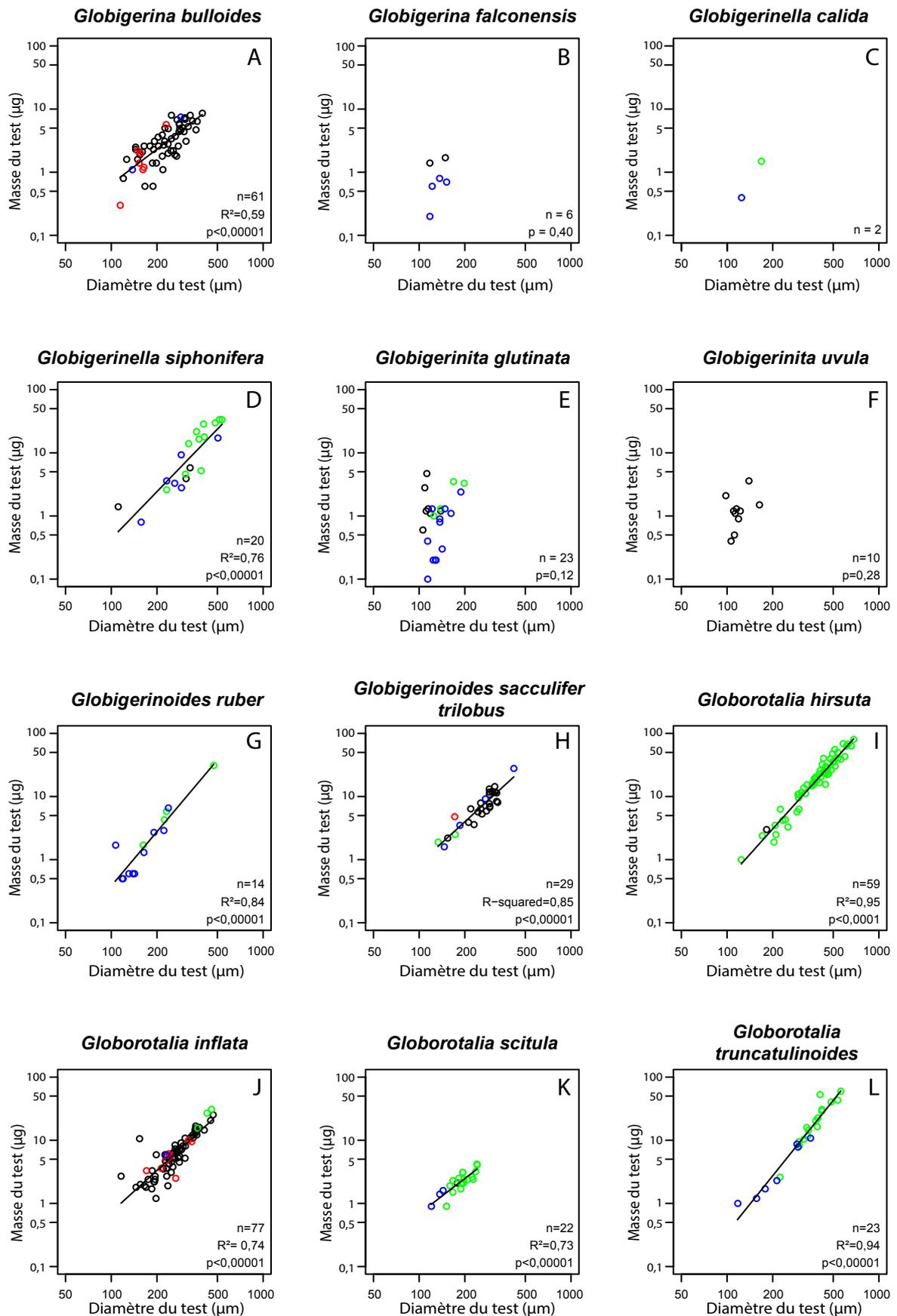


FIGURE 4.4: Variation de la masse du test en fonction de la taille pour chaque espèce. Les valeurs des équations associées aux régressions sont données Tableau 4.4.

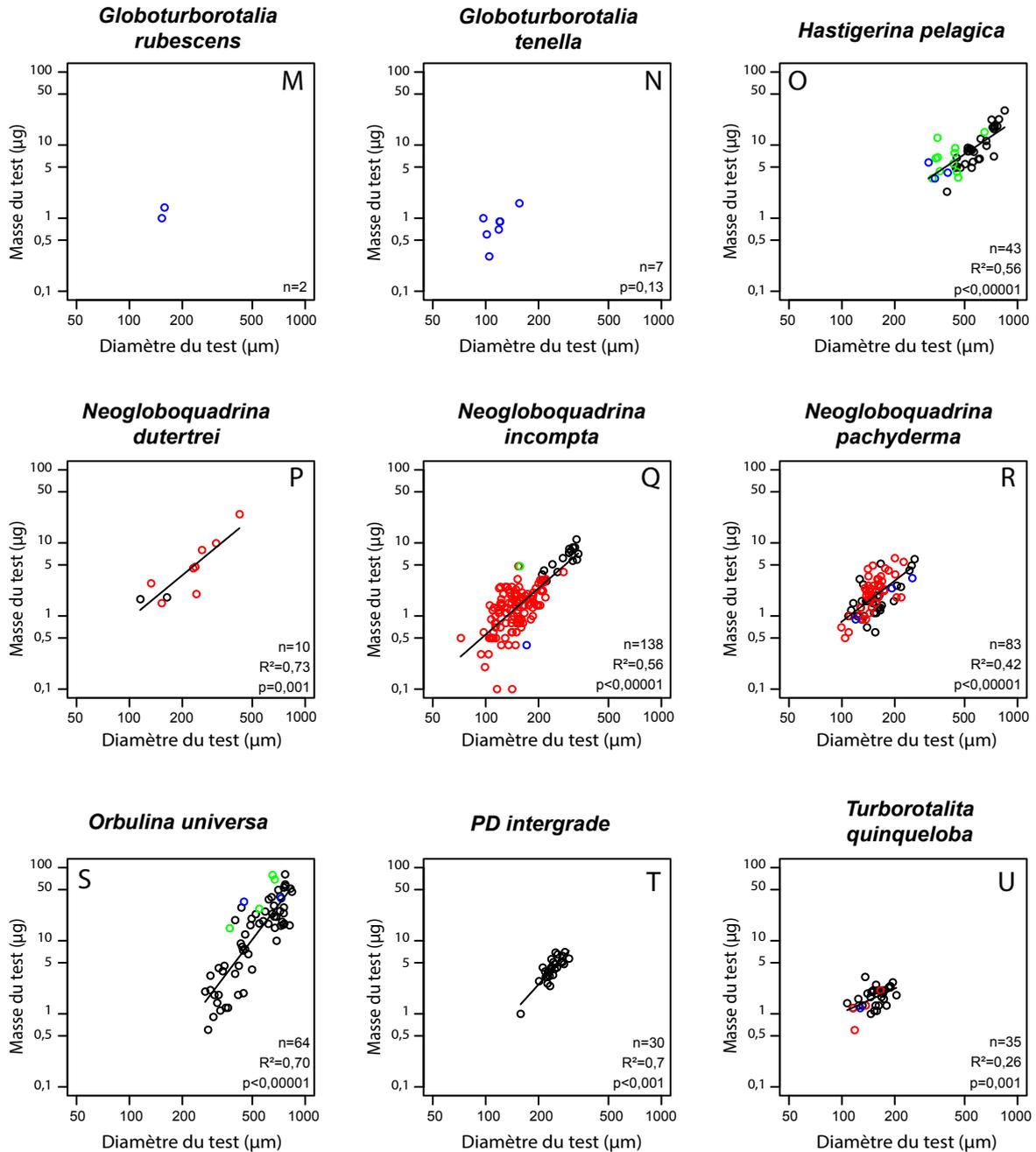


FIGURE 4.4: (suite)

TABLE 4.4: Résultats des régressions calculées pour chaque espèce individuellement de la masse du test en fonction de la taille. La masse du test individuel peut être déterminée à partir de la taille selon l'équation $y(\text{prot.ind}^{-1}) = bx^a$, où b est l'intercept, et a la pente.

Espèce	n	b	a	r^2	p	Erreur standard résiduelle
<i>Globigerina bulloides</i>	61	0,000135208	1,84	0,59	<0,00001	0,47
<i>Globigerina falconensis</i>	4	-	-	-	0,40	-
<i>Globigerinella calida</i>	2	-	-	-	-	-
<i>Globigerinella siphonifera</i>	20	$4,57 \times 10^{-06}$	2,49	0,76	<0,00001	0,55
<i>Globigerinita glutinata</i>	23	-	-	-	0,12	-
<i>Globigerinita uvula</i>	10	-	-	-	0,28	-
<i>Globigerinoides ruber</i>	14	$7,45 \times 10^{-07}$	2,86	0,84	<0,00001	0,49
<i>Globigerinoides sacculifer trilobus</i>	29	$3,33 \times 10^{-05}$	2,21	0,85	<0,00001	0,26
<i>Globorotalia hirsuta</i>	59	$2,10 \times 10^{-06}$	2,68	0,95	<0,0001	0,23
<i>Globorotalia inflata</i>	77	$2,94 \times 10^{-05}$	2,20	0,74	<0,00001	0,38
<i>Globorotalia scitula</i>	22	$1,35 \times 10^{-04}$	1,85	0,73	<0,00001	0,21
<i>Globorotalia truncatulinoides</i>	23	$3,50 \times 10^{-07}$	3,00	0,94	<0,00001	0,28
<i>Globoturborotalia rubescens</i>	2	-	-	-	-	-
<i>Globoturborotalia tenella</i>	7	-	-	-	0,13	-
<i>Hastigerina pelagica</i>	43	$3,37 \times 10^{-04}$	1,61	0,56	<0,00001	0,39
<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>	10	$9,98 \times 10^{-05}$	1,98	0,73	0,001	0,48
<i>Neogloboquadrina incompta</i>	138	$3,35 \times 10^{-05}$	2,11	0,56	<0,00001	0,57
<i>Neogloboquadrina pachyderma</i>	83	$1,64 \times 10^{-04}$	1,85	0,42	<0,00001	0,44
<i>Orbulina universa</i>	64	$2,73 \times 10^{-08}$	3,18	0,70	<0,00001	0,70
<i>PD intergrade</i>	30	$1,94 \times 10^{-06}$	2,66	0,7	<0,001	0,21
<i>Turborotalita quinqueloba</i>	35	$6,69 \times 10^{-03}$	1,10	0,26	0,001	0,29

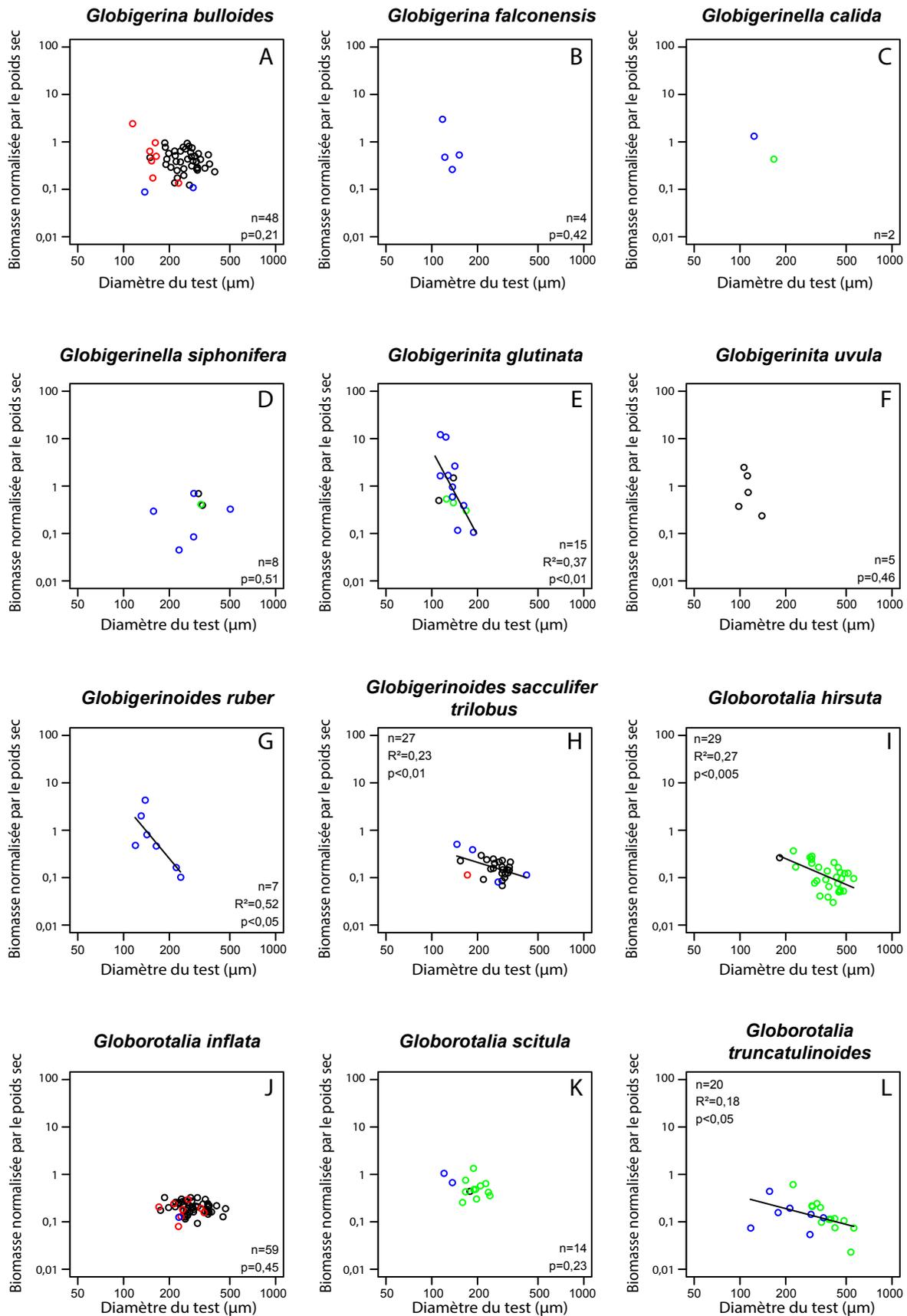


FIGURE 4.5: Variation de la biomasse normalisée par le poids sec en fonction de la taille pour chaque espèce. Les valeurs des équations associées aux régressions sont données Tableau 4.5.

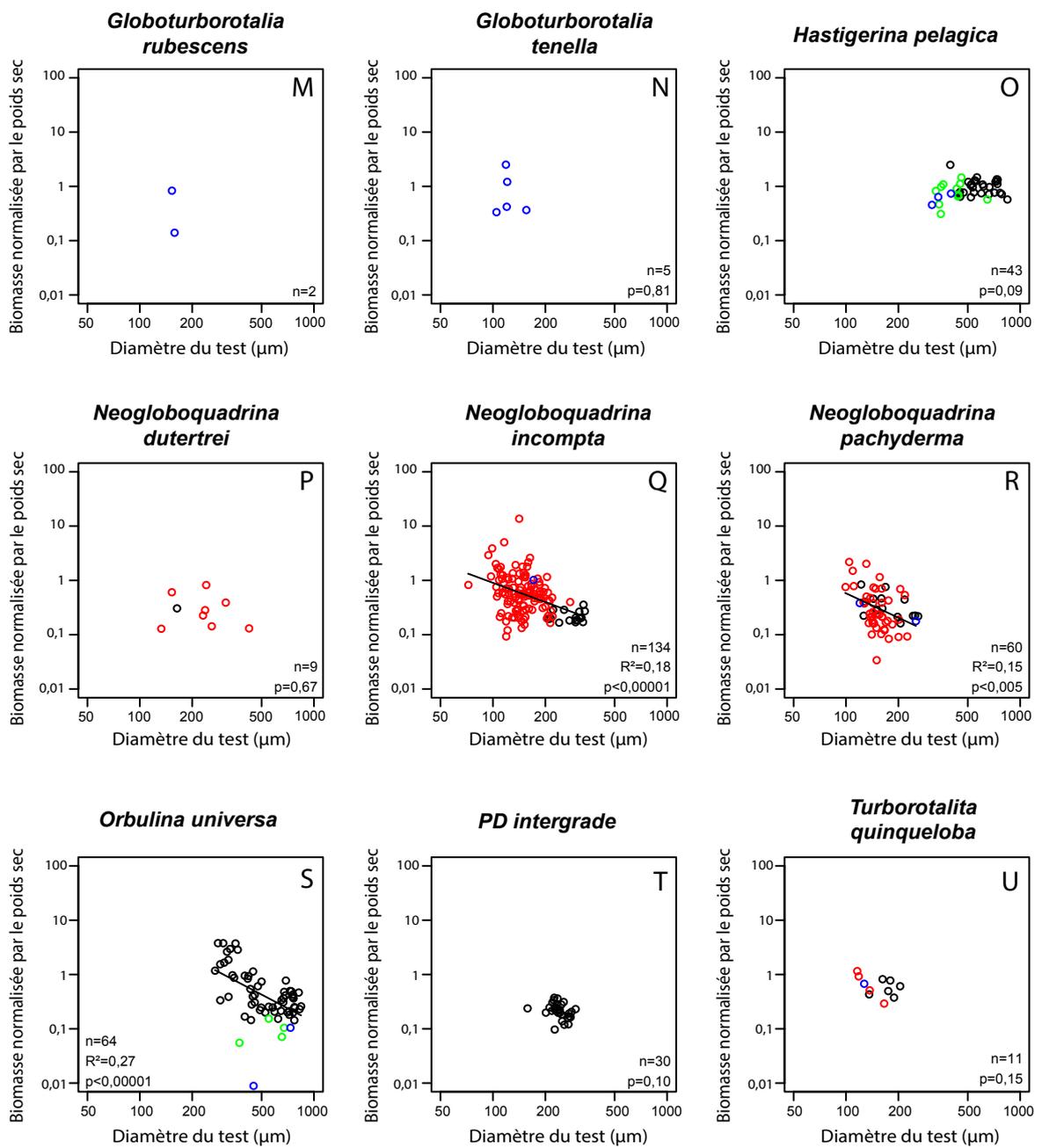


FIGURE 4.5: (suite)

TABLE 4.5: Résultats des régressions calculées pour chaque espèce individuellement de la biomasse normalisée par le poids sec en fonction de la taille. La biomasse normalisée par le poids sec individuelle peut être déterminée à partir de la taille selon l'équation $y(\text{prot.ind}^{-1}) = bx^a$, où b est l'intercept, et a la pente.

Espèce	n	b	a	r^2	p	Erreur standard résiduelle
<i>Globigerina bulloides</i>	48	-	-	-	0,21	-
<i>Globigerina falconensis</i>	4	-	-	-	0,42	-
<i>Globigerinella calida</i>	2	-	-	-	-	-
<i>Globigerinella siphonifera</i>	8	-	-	-	0,51	-
<i>Globigerinita glutinata</i>	15	$5,45 \times 10^{12}$	-5,99	0,37	<0,01	1,10
<i>Globigerinita uvula</i>	5	-	-	-	0,46	-
<i>Globigerinoides ruber</i>	7	172171219	-3,84	0,52	<0,05	0,91
<i>Globigerinoides sacculifer trilobus</i>	27	39,34622	-0,99	0,23	<0,01	0,42
<i>Globorotalia hirsuta</i>	29	358,8125	-1,37	0,27	<0,005	0,57
<i>Globorotalia inflata</i>	59	-	-	-	0,45	-
<i>Globorotalia scitula</i>	14	-	-	-	0,23	-
<i>Globorotalia truncatulinoides</i>	20	16,18686	-0,84	0,18	<0,05	0,66
<i>Globoturborotalia rubescens</i>	2	-	-	-	-	-
<i>Globoturborotalia tenella</i>	5	-	-	-	0,81	-
<i>Hastigerina pelagica</i>	43	-	-	-	0,09	-
<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>	9	-	-	-	0,67	-
<i>Neogloboquadrina incompta</i>	134	206,7065	-1,18	0,18	<0,00001	0,76
<i>Neogloboquadrina pachyderma</i>	60	560,4836	-1,49	0,15	<0,005	0,75
<i>Orbulina universa</i>	64	15608,95	-1,69	0,27	<0,00001	0,93
<i>PD intergrade</i>	30	-	-	-	0,10	-
<i>Turborotalita quinqueloba</i>	11	-	-	-	0,15	-

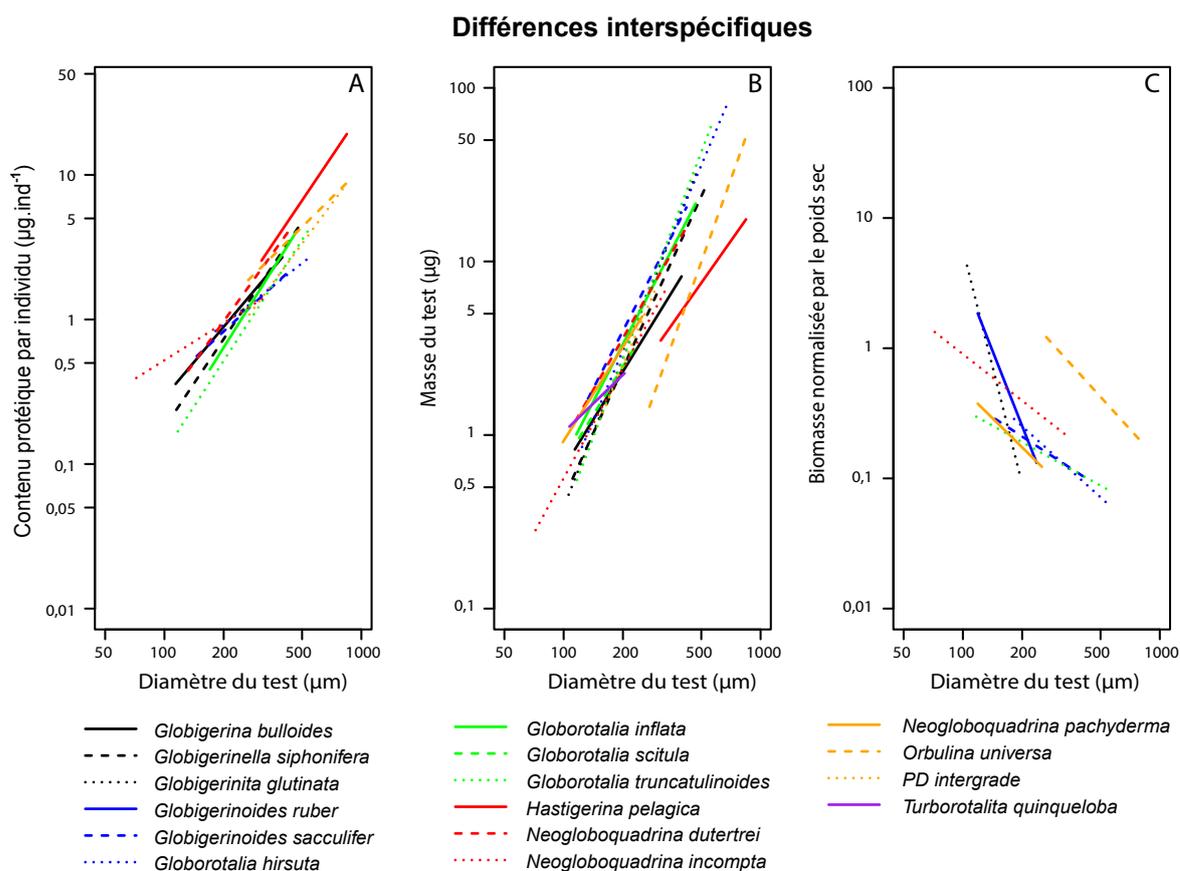


FIGURE 4.6: Variations de la biomasse protéique (A), de la masse du test (B) et de la biomasse normalisée par le poids sec (C) en fonction de la taille du test. Les droites de régression obtenues pour chaque espèce ont été représentées (équations Tableaux 4.3, 4.4, 4.5).

4.3.4 Évolution de la biomasse lors d'un changement de morphologie lié à l'ontogénie

Lors de la formation de sa dernière loge, le foraminifère *Orbulina universa* change radicalement de morphologie. L'organisme juvénile présente un test trochospiralé et globuleux, alors que l'adulte présente une dernière loge sphérique. La formation de cette loge provoque un brusque accroissement de la taille de l'organisme. De plus, lors de l'échantillonnage de l'individu adulte vivant, le cytoplasme de cette dernière loge semble parfois ne pas occuper toute la loge. La relation entre la biomasse protéique et la taille de l'organisme pourrait donc être différente entre des spécimens juvéniles et des adultes. La figure 4.7 montre les corrélations entre la biomasse protéiques, la masse du test et la biomasse normalisée par le poids sec avec la taille des individus adultes et juvéniles. Nous observons une très nette différence de taille entre les individus juvéniles et adultes à partir d'environ 400 μm . Très peu d'individus juvéniles analysés ici dépassent cette taille, et inversement, peu d'individus atteignent le stade adulte avant ce seuil de taille. Nous avons calculé les droites de régression pour les spécimens juvéniles et adultes, en utilisant un modèle linéaire et faisant la distinction entre les deux stades morphologiques (Figure 4.7).

4.3.5 Résultats de l'analyse en composantes principales

Le Tableau 4.6 présente les résultats de l'ACP. Trois axes ont été retenus, et expliquent un total de 72% de la variance observée dans la base de données (sur la base des 18 paramètres étudiés).

Sur l'axe 1, les paramètres qui présentent les valeurs propres les plus élevées ($> \pm 0,8$) sont majoritairement liés directement au lieu d'échantillonnage : mission, bassin océanique, année, latitude, profondeur de la colonne d'eau. La préservation de l'individu est également bien représentée sur cet axe : ce fait est peu surprenant étant donné que pour deux campagnes les individus ont été congelés, et pour les deux autres ils ont été analysés directement. La forme du test est également bien représentée sur cet axe, certainement

parce que les espèces à test aplati (principalement du genre *Globorotalia*) se trouvent seulement à certaines profondeurs, dans certaines stations. Tous ces paramètres présentant des valeurs propres élevées sur cet axe, cela signifie qu'ils sont fortement corrélés, positivement ou négativement. Ici, il s'agit donc principalement d'un axe représentant le lieu et la date de l'échantillonnage.

Sur l'axe 2, les paramètres qui présentent les valeurs propres les plus élevées sont les paramètres que nous avons mesurés : biomasse protéique, surface et diamètre du test, et enfin masse du test. Cet axe représente donc la morphologie/biologie de l'organisme. Tous ces paramètres présentent donc une forte corrélation.

L'axe 3 quand à lui n'explique que 14% de variance, et seuls deux paramètres ont des valeurs propres élevées (> 0.80) : la saison et la longitude. Les stations qui présentent des longitudes les plus différentes des autres sont celles de la mission R/V *Tansei-Marui* KT11-20, qui est également la seule mission à avoir eu lieu en été.

Il est important de noter que les paramètres représentés sur l'axe 1 et ceux représentés sur l'axe 2 ne sont pas corrélés entre eux. On observe donc un découplage entre le lieu/moment d'échantillonnage et la biomasse/morphologie des foraminifères planctoniques dans notre base de données. Les paramètres « espèce », « symbiotes » et « biomasse normalisée » présentent des valeurs propres extrêmement faibles sur les trois axes et ne semblent pas être corrélés avec les autres paramètres.

4.4 Discussion

Les quatre missions ont permis d'échantillonner 3 zones océaniques différentes, au cours de différentes saisons. Des différences dans les abondances, la diversité et la taille des individus de foraminifères planctoniques ont été observées entre les différentes campagnes océanographiques. Cette hétérogénéité au niveau de l'échantillonnage pourrait engendrer des variations de biomasse.

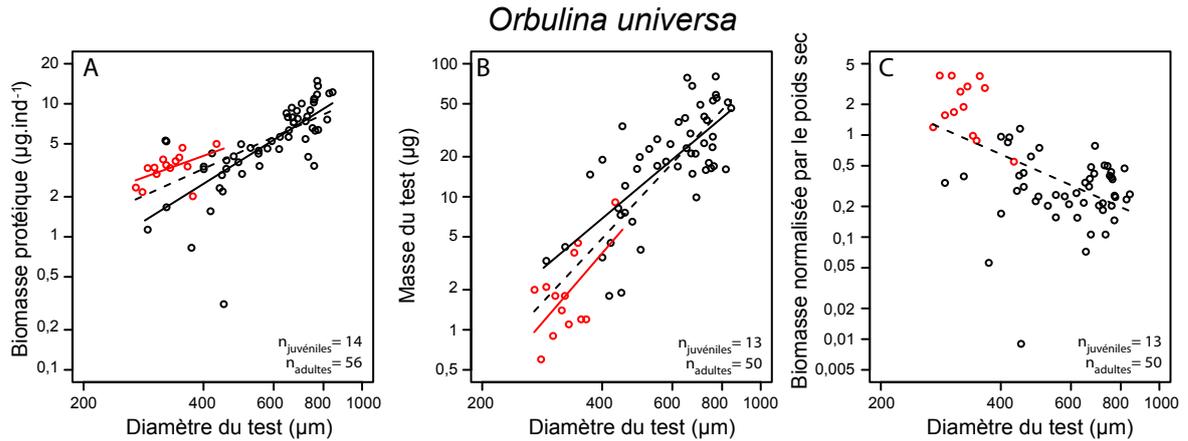


FIGURE 4.7: Comparaison des individus adultes et juvéniles d'*Orbulina universa*. Corrélation entre (A) la biomasse protéique, (B) la masse du test, (C) la biomasse normalisée par le poids sec et le diamètre du test. Rouge : individus juvéniles ; noir : individus adultes. Les droites de régressions continues rouges et noires correspondent aux individus juvéniles et adultes respectivement, et les droites pointillées noires correspondent à l'ensemble des individus de l'espèce telle qu'illustrées Figures 4.3S, 4.4S et 4.5S. Lorsque nous comparons les paramètres de la régression du contenu protéique en fonction de la taille, pour les individus juvéniles et les adultes, nous n'obtenons pas de résultats significatifs, ni pour l'ordonnée à l'origine ($p = 0,39$), ni pour la pente de la droite ($p = 0,45$). Nous n'observons pas non plus de différence entre les individus juvéniles et adultes pour la masse en fonction de la taille (ordonnée à l'origine : $p = 0,48$; pente de la droite : $p = 0,54$). Les droites de régression pour la biomasse normalisée en fonction de la taille ne sont pas significatives lorsque seuls les individus juvéniles (ordonnée à l'origine : $p = 0,26$; pente de la droite : $p = 0,33$), ou seuls les adultes (ordonnée à l'origine : $p = 0,93$; pente de la droite : $p = 0,70$) sont pris en compte.

Les individus prélevés au cours de la mission R/V *Meteor* 84/5 sont de grande taille, et diversifiés (19 espèces). La mission a eu lieu en juin 2011, dans la province océanique North Atlantic Drift Province (NADR, Longhurst, 2007). L'échantillonnage a eu lieu juste après un pic de productivité primaire, ce qui pourrait expliquer la présence d'individus de grande taille, qui auraient donc grandi dans des conditions favorables mais ne se seraient pas reproduits (Schiebel and Hemleben, 2000; Schiebel et al., 2011).

Les missions R/V *Poseidon* 349 et 377 ont eu lieu dans les Açores, dans la province océanique NAST-E (North Atlantic Subtropical Gyral Province East, Longhurst, 2007).

La mission R/V *Poseidon* 349 a eu lieu au mois d'avril, donc à la fin d'une période de relative forte productivité primaire (chlorophylle *a*, voir les données satellite MODIS, <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>), et présente

une bonne diversité spécifique (13 espèces), ainsi que des individus adultes et de grande taille.

La mission R/V *Poseidon* 377 a eu lieu en décembre, pendant une période de production primaire très faible, avec de très faibles apports en nutriments pour les foraminifères planctoniques. Les abondances de foraminifères planctoniques sont en conséquence également très faibles (Storz et al., 2009) malgré un grand nombre d'espèces (18 espèces morphologiques), les individus sont majoritairement de petite taille et un grand nombre de juvéniles sont observés.

La mission R/V *Tansei-Maru* KT11-20 a eu lieu dans la zone océanique Kuroshio Current Province (KURO, Longhurst, 2007). La campagne a eu lieu fin août, pendant une période de productivité minimale. De plus, la zone échantillonnée au large de Hachinohe est baignée par un reflux des eaux de la mer de Chine, très oligotrophes et peu favorables à la croissance des foraminifères planctoniques. Par conséquent, les échan-

TABLE 4.6: Résultats de l'Analyse en Composantes Principales : Variance totale et pourcentage de variance expliquée par chaque axe, variance expliquée par chaque paramètre sur chaque axe et communalités. Les paramètres qui ont des pourcentages de variance expliquée supérieurs à $\pm 0,8$; et qui contribuent le plus aux différents axes sont indiqués.

	Axe 1	Axe2	Axe3	Communalités
Variance totale expliquée	6,831	3,538	2,608	-
Pourcentage de variance expliquée	37,952	19,657	14,489	-
Paramètres :				
Mission	0,825*	0,108	0,53	0,973
Bassin océanique	-0,961*	0,118	0,171	0,967
Saison	0,171	0,188	0,839*	0,769
Année	0,966*	0,009	0,227	0,985
Jour julien	0,226	0,213	0,49	0,337
Latitude	0,948*	-0,051	0,023	0,902
Longitude	0,2	0,239	0,932*	0,966
Préservation de l'individu	-0,961*	0,005	-0,228	0,976
Profondeur d'échantillonnage	-0,628	0,112	0,016	0,407
Profondeur de la colonne d'eau	-0,922*	-0,06	-0,16	0,879
Espèce	-0,28	-0,379	0,385	0,370
Symbiontes	-0,356	0,332	0,199	0,276
Forme du test	-0,872*	-0,041	-0,195	0,800
Contenu protéique	0,183	-0,834*	-0,119	0,743
Surface de la silhouette	0,092	-0,949*	-0,174	0,939
Diamètre du test	0,083	-0,928*	-0,266	0,939
Masse du test	-0,228	-0,802*	-0,077	0,701
Biomasse normalisée	0,2	0,029	0,09	0,049

tillons prélevés présentent une très faible abondance en foraminifères planctoniques, et les individus échantillonnés sont globalement de très petite taille, et peu diversifiés (7 espèces).

Sur la base des 952 individus prélevés au cours des quatre campagnes océanographiques, les relations entre la biomasse, la taille, la masse du test et la biomasse normalisée par le poids sec ont été quantifiées. L'ensemble de ces paramètres est fortement corrélé. Nous observons une corrélation positive entre la biomasse, le poids et la taille des individus.

Lorsque l'on analyse les espèces individuellement (Figure 4.3), on observe que certaines espèces ne présentent pas de corrélations entre la biomasse et la taille/masse de l'individu. Pour cer-

taines d'entre elles, l'explication réside dans le fait que les individus prélevés sont de taille relativement similaire (*e.g. Globigerinella calida*, *Globigerinita glutinata*, Figures 4.3C, E et K). Les espèces dont le test est compact et globulaire (*e.g. Neogloboquadrina pachyderma*, Figure 4.3R) grandissent relativement « peu » (taille et biovolume) lors de l'ajout d'une nouvelle loge, par comparaison aux espèces dont les loges sont plus découpées, et la spirale plus haute (*e.g. Globigerinoides sacculifer*, 4.3D). La conséquence pourrait être un accroissement de la biomasse plus ou moins découplé de l'âge de l'organisme, *i.e.* la phase ontogénique.

La biomasse normalisée par le poids sec est quand à elle anti-corrélée avec la taille, *i.e.* les petits individus ont une biomasse relative plus éle-

vée que les grands. Cette corrélation, bien que de très faible pente et présentant une grande variance, est statistiquement très robuste. Lorsqu'on observe les données espèce par espèce, huit espèces présentent une forte corrélation négative entre la biomasse normalisée et la taille (4.6C). On peut observer des différences dans les pentes des régressions, mais la tendance semble être générale. Ce résultat, bien que jamais démontré sur des foraminifères planctoniques, n'est pas surprenant. En effet, Mullin et al. (1966) ont montré pour la première fois une relation négative entre le ratio carbone/biovolume et le biovolume chez divers groupes d'organismes phytoplanctoniques. Cette même relation a été observée à nouveau par plusieurs auteurs sur divers organismes marins planctoniques tels que les diatomées (Strathmann, 1967), les dinoflagellés (Menden-Deuer and Lessard, 2000), divers groupes de nanoplancton photosynthétique (Verity et al., 1992), de phytoplancton (Moal et al., 1987), de bactéries planctoniques (Simon and Azam, 1989), ou encore des larves d'échinodermes (Strathmann and Vedder, 1977).

Moal et al. (1987) ont mesuré chez plusieurs groupes de phytoplancton marin la composition en carbone, azote, chlorophylle *a*, amidon, glucides et protéines. L'azote et le carbone ont été mesurés avec un analyseur HCN, et les protéines grâce à une méthode de colorimétrie analogue à la méthode BCA que nous utilisons sur les foraminifères planctoniques (Lowry et al., 1951). Cette étude montre que lorsque le volume de l'organisme augmente, la concentration de tous les éléments organiques diminue, y compris les protéines.

Pourquoi la biomasse est-elle moins concentrée chez les grands individus de foraminifères planctoniques que chez les petits? Deux hypothèses sont à envisager : (1) le cytoplasme des grands individus ne remplirait pas la totalité du test calcitique, (2) les constituants organiques de la cellule seraient moins concentrés.

Dans le but de vérifier la première hypothèse, il serait intéressant de noter au moment du prélèvement de chaque individu ceux qui présentent

une à plusieurs loges vraisemblablement vides de tout cytoplasme afin de voir s'il existe une différence de biomasse quantifiable entre les différents groupes.

La seconde hypothèse quant-à elle, serait soutenue par les observations de Simon and Azam (1989) et de Verity et al. (1992) selon lesquelles les cellules de petite taille auraient une concentration en eau cellulaire plus faible que les grandes (observations sur des bactéries marines et du nanoplancton).

Lorsque nous comparons les régressions obtenues pour les différents paramètres pour chaque espèce (Figure 4.6), nous observons que si certaines pentes diffèrent, les tendances sont systématiquement les mêmes. Les résultats de l'ACP montrent que le paramètre « espèce » ne se prononce que peu dans notre base de données par rapport aux autres variables étudiées. Cela semble confirmer l'idée que les différences observées ne sont pas suffisamment importantes pour justifier de réelles différences interspécifiques.

L'ACP que nous avons effectuée montre clairement un découplage entre les paramètres liés au lieu/moment d'échantillonnage (exprimés sur l'axe 1), et les paramètres morphologiques et biologiques de l'organisme (exprimés sur l'axe 2). Cela signifie que, sur la base de nos données, la biomasse dépend principalement de la taille de l'organisme (et sera donc corrélée également avec la masse) indépendamment du lieu d'échantillonnage. Autrement dit, il est probable que le lieu et le moment d'échantillonnage aient un impact sur le nombre d'individus, ou la composition faunistique, mais d'après nos données, cela n'a pas d'impact sur la biomasse des individus.

Si la biomasse ne semble pas dépendre du lieu/moment d'échantillonnage, cela soulève également la question de savoir si apports en nutriments ont un impact sur la biomasse? Dans le chapitre 3, nous avons vu qu'en laboratoire, un déficit en nutriments induisait une diminution de la biomasse chez le foraminifère benthique *Ammonia tepida*. L'étude de Moal et al. (1987) montre qu'une diminution du contenu protéique

en cas de déficit en nutriments est également observée chez le phytoplancton. Ici, il semble que les différences régionales entre les bassins océaniques étudiés n'induisent pas de variations de biomasse quantifiable. Ceci pourrait être dû au fait que les environnements échantillonnés ne sont pas suffisamment différents.

Nous avons également observé que les paramètres « espèce », « symbiontes » et « biomasse normalisée » sont très peu représentatifs dans la base de données. Cela signifie qu'il n'y a pas de différence majeure de biomasse entre les espèces, mais également aucune différence significative entre des espèces avec des symbiontes ou sans (Tableau 4.6). De plus, la biomasse des symbiontes semble négligeable par rapport à celle de l'hôte. Pour ce qui est de la biomasse normalisée, l'ACP nous montre qu'elle n'est que peu corrélée avec les autres paramètres. Nous pouvons en déduire que bien que la biomasse soit corrélée avec la taille tel que montré Figure 4.2 C et Figure 4.6 C, la relation de dépendance est peu importante comparée aux corrélations des autres paramètres entre eux. Plus important, ces résultats suggèrent que la biomasse normalisée n'est pas dépendante du lieu et du moment d'échantillonnage. Cela implique qu'un individu d'une taille donnée n'aura en théorie pas une « concentration » en éléments organiques différente en fonction du lieu d'échantillonnage, ou de la saison.

4.5 Conclusion

Cette étude a permis de quantifier et de mieux comprendre la biomasse de différentes espèces de foraminifères planctoniques. Nous avons pu montrer que la biomasse est fortement corrélée à la taille de l'organisme ainsi qu'à sa masse. Par contre, la biomasse n'est pas significativement corrélée avec le lieu et le temps (année, saison) d'échantillonnage. Nous ne montrons également aucune différence significative de biomasse entre les différentes espèces, ni d'influence de la forme du test, ou de la présence de symbiontes.

Nos résultats indiquent que, quel que soit le lieu d'échantillonnage, la saison, la profondeur

d'habitat dans la colonne d'eau, et quelle que soit l'espèce, la forme ou la présence ou absence de symbiontes, la biomasse sera corrélée en premier lieu avec la taille de l'individu.

Néanmoins, afin de pouvoir déterminer avec plus de certitude statistique l'influence de l'environnement sur la biomasse des foraminifères planctoniques, il est nécessaire d'analyser des individus prélevés systématiquement et de manière répétée dans la même région par saison, et à des profondeurs identiques. Notre base de données regroupe des stations provenant de quatre campagnes différentes, ayant toutes eu lieu dans l'hémisphère nord. Il serait pertinent de comparer nos données avec des données acquises dans des environnements différents, incluant des zones oligotrophes et eutrophes.

Les données présentées dans cette partie, et en particulier les équations fournies pour les calculs de biomasse, présentent potentiellement un grand intérêt pour les scientifiques travaillant sur des modèles basés sur l'océan, par exemple afin de mieux comprendre l'interaction entre les organismes pélagiques et le climat.

Nous avons montré qu'il existe peu de différences interspécifiques dans la biomasse des foraminifères planctoniques, ce qui implique qu'il est possible de quantifier la biomasse d'individus uniquement sur la base de la taille du test.

En appliquant les équations fournies dans cette partie, nous pouvons désormais calculer la biomasse théorique d'individus provenant d'études pour lesquelles la taille des individus est le seul paramètre disponible, qu'ils soient vivants ou morts. Il est désormais également possible de quantifier la biomasse d'individus fossiles quelle que soit leur espèce. Ainsi, aucune hypothèse actualiste n'est nécessaire sur les préférences écologiques de l'organisme par analogie à des espèces actuelles, et les équations fournies peuvent être appliquées à des espèces/genres éteints et sans équivalent actuel.

La biomasse des individus de foraminifères planctoniques sera donc reconstituée à partir de la taille du test uniquement, à l'aide de l'équation générale calculée toutes espèces confondues :

$$y = 3,889.10^{-04}x^{1,480}$$

Chapitre 5

Estimation de premier ordre de la biomasse des foraminifères planctoniques dans l'océan actuel à l'échelle globale



Nettoyage du filet à plancton juste après un échantillonnage. Photographie prise au cours de la mission R/V *Meteor* 84/5 en juin 2011.

5.1 Introduction

Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article qui a été publié dans la revue *Earth System Science Data* en septembre 2012. Cet article a été publié dans un numéro spécial intitulé "*MAREDAT - Towards a world atlas of marine plankton functional types*". Le but de cette issue est de proposer un collectif d'articles traitant de la biomasse globale de différents types de plancton. À terme, cet ouvrage regroupera 10 articles spécialisés chacun sur un type de plancton particulier. Ces données auront pour but d'être utilisées dans de futures approches de modélisation numérique. Il s'agit d'un projet sur le long terme, et les bases de données produites pour cette issue sont archivées sur la plate forme PANGAEA. Elles seront complétées à l'avenir au fur et à mesure de nouvelles collections de données.

Les différents groupes examinés sont les diazotrophes (Luo et al., 2012), les diatomées (Leblanc et al., 2012), le macrozooplancton (Moriarty et al., 2012), le picophytoplancton (Buitenhuis et al., 2012b), les bactéries et archées (Buitenhuis et al., 2012a), les ptéropodes (Bednaršek et al., 2012), *Phaeocystis sp.* (algues nanoplanctoniques marines, Vogt et al., 2012), les coccolithophores (O'Brien et al., 2012), le mesozooplancton (Moriarty and O'Brien, 2012), et enfin les foraminifères planctoniques (Schiebel and Movellan, 2012), *i.e.* notre contribution à ce projet. Une analyse globale des pigments a également fait l'objet d'un article (Peloquin et al., 2012), et le projet est finalement complété par un article regroupant et comparant les résultats de tous les auteurs (Buitenhuis et al., 2012c). Toutes ces études ont permis de faire un inventaire de la biomasse totale des différents types de plancton de différentes tailles, et présentant des distributions géographiques variées dans l'océan actuel. Cette synthèse a permis entre autres de comparer la biomasse des organismes hétérotrophes et autotrophes, et de relier la taille de l'organisme à la manière dont ce type d'organisme est réparti géographiquement. La comparaison de toutes ces données (Buitenhuis et al., 2012c) a également permis de mettre en évidence l'importance des foraminifères planctoniques en comparaison avec les autres groupes : leur abondance dans les premiers 200 mètres supérieurs de la colonne d'eau est la plus élevée parmi les groupes étudiés. Ils font également partie des organismes qui présentent la répartition géographique la plus uniforme et ubiquiste, et il est d'autant plus important de les intégrer dans de futurs modèles numériques.

Note : Les données qui sont présentées dans ce chapitre sont une partie seulement de la base de données présentée dans le Chapitre 4. L'article qui compose ce chapitre a été écrit avant que la totalité des données ne soit acquise. Cette section présente les mesures effectuées sur 754 individus (916 individus ont été présentés Chapitre 4).

Résumé en français : Les foraminifères planctoniques sont des organismes mézozooplanctoniques hétérotrophes abondants dans l'océan à l'échelle globale. La position des foraminifères planctoniques dans la chaîne alimentaire marine est différente de celle des autres protozoaires et est au dessus de celle des consommateurs hétérotrophes. Étant des producteurs secondaires avec un régime omnivore, allant des algues aux petits métazoaires, les foraminifères planctoniques ne sont pas limités à une seule source de nourriture, et sont supposés avoir une abondance distribuée de manière équilibrée qui reflète la productivité marine biologique globale à l'échelle régionale. Grâce à un nouveau protocole de nanospectrophotométrie non destructif développé à partir de la méthode Bincinchoninic Acid (BCA), nous avons analysé la biomasse protéique, ainsi que la taille et le poids du test, de 754 foraminifères planctoniques individuels de 21 espèces et morphotypes différents. D'après des analyses CHN additionnelles, nous pouvons supposer que la biomasse protéique est équivalente à la biomasse carbonique. Par conséquent, la biomasse protéique et carbonique moyenne d'un foraminifère planctonique individuel est de 0,845 µg. Les échantillons incluent des espèces avec et sans symbiontes depuis la surface de la colonne d'eau jusqu'à 2500 m de profondeur. Des facteurs de conversion entre la biomasse individuelle et la biomasse des assemblages ont été calculés pour des tests de tailles allant de 72 à 845 µm (diamètre minimum

du test). Les données de biomasse des assemblages présentés ici incluent 1128 sites et intervalles de profondeur. La couverture régionale des données inclut l'Atlantique Nord, la mer d'Arabie, la mer Rouge, les Caraïbes, ainsi que des données de la littérature du Pacifique Nord Est et Nord Ouest, et couvre une large gamme d'eaux oligotrophes à eutrophes, sur six ordres de magnitudes de biomasse d'assemblages de foraminifères planctoniques (Planktic Foraminifer Assemblage-Biomass, PFAB). Une estimation de premier ordre de la production moyenne de biomasse globale de foraminifères planctoniques (>125 µm) varie de 8,2 à 32,7 Tg.C.an⁻¹ (*i.e.* 0,008-0,033 Gt.C.an⁻¹), et pourrait être plus de trois fois plus élevée en incluant les individus de stades néaniques et juveniles, allant jusqu'à 25–100 Tg.C.an⁻¹. Cependant, il s'agit d'une première estimation de la PFAB régionale extrapolée à l'échelle globale, et des estimations futures basées sur des jeux de données plus grands pourraient dévier considérablement de celle présentée ici. Cet article est supporté par, et est une contribution du Marine Ecosystem Data project (MAREDAT). Les données sont disponibles à partir de <http://www.pangaea.de> (<http://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.777386>).



First-order estimate of the planktic foraminifer biomass in the modern ocean

R. Schiebel and A. Movellan

LUNAM Université, Université d'Angers, UMR6112, CNRS LPGN-BIAF, Laboratoire des Bio-Indicateurs Actuels et Fossiles, 2 Boulevard Lavoisier, 49045 Angers CEDEX 01, France

Correspondence to: R. Schiebel (ralf.schiebel@univ-angers.fr)

Received: 20 March 2012 – Published in Earth Syst. Sci. Data Discuss.: 27 April 2012

Revised: 10 July 2012 – Accepted: 14 August 2012 – Published: 3 September 2012

Abstract. Planktic foraminifera are heterotrophic mesozooplankton of global marine abundance. The position of planktic foraminifera in the marine food web is different compared to other protozoans and ranges above the base of heterotrophic consumers. Being secondary producers with an omnivorous diet, which ranges from algae to small metazoans, planktic foraminifera are not limited to a single food source, and are assumed to occur at a balanced abundance displaying the overall marine biological productivity at a regional scale. With a new non-destructive protocol developed from the bichinchonic acid (BCA) method and nano-photospectrometry, we have analysed the protein-biomass, along with test size and weight, of 754 individual planktic foraminifera from 21 different species and morphotypes. From additional CHN analysis, it can be assumed that protein-biomass equals carbon-biomass. Accordingly, the average individual planktic foraminifer protein- and carbon-biomass amounts to 0.845 μg . Samples include symbiont bearing and symbiont-barren species from the sea surface down to 2500 m water depth. Conversion factors between individual biomass and assemblage-biomass are calculated for test sizes between 72 and 845 μm (minimum test diameter). Assemblage-biomass data presented here include 1128 sites and water depth intervals. The regional coverage of data includes the North Atlantic, Arabian Sea, Red Sea, and Caribbean as well as literature data from the eastern and western North Pacific, and covers a wide range of oligotrophic to eutrophic waters over six orders of magnitude of planktic-foraminifer assemblage-biomass (PFAB). A first order estimate of the average global planktic foraminifer biomass production ($> 125 \mu\text{m}$) ranges from 8.2–32.7 Tg C yr^{-1} (i.e. 0.008–0.033 Gt C yr^{-1}), and might be more than three times as high including neanic and juvenile individuals adding up to 25–100 Tg C yr^{-1} . However, this is a first estimate of regional PFAB extrapolated to the global scale, and future estimates based on larger data sets might considerably deviate from the one presented here. This paper is supported by, and a contribution to the Marine Ecosystem Data project (MAREDAT). Data are available from <http://www.pangaea.de> (<http://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.777386>).

1 Introduction

Planktic foraminifera are marine protozoans with calcareous shells and chambered tests. Most of the ~ 50 modern (morpho-) species live in surface waters down to the deep chlorophyll maximum of the ocean, and in marginal seas like the Caribbean and Red Sea (Bijma and Hemleben, 1994; Schmuker and Schiebel, 2002). Planktic foraminifera are largely absent from shallow marginal seas like the North Sea (Hemleben et al., 1989). Most of the modern morpho-species

are ubiquitous. The highest diversity is recorded from temperate to subtropical waters. Due to meso-scale and local hydrographic features, the distribution of planktic foraminifera is patchy on various temporal and spatial scales (e.g. Siccha et al., 2012). Margins of subtropical gyres and hydrographic fronts are characterized by allochthonous species expatriated by currents (Weyl, 1978).

Planktic foraminifera are affected by the availability of food, and the range of temperature and salinity as well as

chemistry of the ambient seawater (e.g. Bé, 1977; Hemleben et al., 1989; Bijma et al., 1990; Ortiz et al., 1995; Schiebel et al., 2001; Lombard et al., 2011). Species abundance varies with season, water mass, and water depth (e.g. Schiebel et al., 2001). The vertical separation of species is more evident in the tropics than in polar regions, owing to a wider diversity of hydrographic and biotic variables from surface to depth at low latitudes compared to the more uniform water column at high latitudes (Schiebel and Hemleben, 2005, and references therein). The seasonal distribution pattern of planktic foraminifers is most pronounced in high and mid-latitudes, following phytoplankton succession and availability of food. In polar oceans, a single maximum of planktic foraminiferal production occurs during summer, when euphotic conditions allow for enhanced primary production (Spindler and Dieckmann, 1986; Volkman, 2000). In mid-latitudes, two seasons of enhanced production occur during spring and fall (Schiebel and Hemleben, 2005). At low latitudes, seasonality is low, and productivity follows regional conditions, such as monsoonal activity and upwelling intensity (Hemleben et al., 1989).

At a global scale, the abundance of planktic foraminifers follows the overall pattern of primary productivity (Schiebel, 2002). In turn, non-lagged correlations of primary productivity and planktic foraminiferal abundance are weak at a regional scale (Schiebel, 2002), possibly because of the omnivorous diet of planktic foraminifers in the marine food web, and phase shifts in the production of phytoplankton and zooplankton (Hemleben et al., 1989). Non-spinose species are largely herbivorous, and spinose species accept a wide variety of animal prey, including larger metazoans, such as copepods, pteropods, and ostracods (Anderson et al., 1979; Caron and Bé, 1984; Spindler et al., 1984). Intermediate-dwelling species are believed to feed on settling organic matter (Itou et al., 2001). Predators specialised on planktic foraminifers have not yet been identified.

Shallow-dwelling species are shown to reproduce once or twice (one species only) per month. Intermediate to deep-dwelling species reproduce less often (Hemleben et al., 1989). Not all specimens reach the reproductive ontogenetic stage during one reproductive cycle and may reproduce later. Growth and abundance of juveniles depends on ecological conditions. Fast growth and high survival rates occur if diet is abundant. The prolocular ontogenetic stage consists of a first chamber built of calcite and ranges from 12–25 μm in diameter (Brummer and Kroon, 1988). The first juvenile chambers are formed on a sub-daily rate, and during ontogeny the speed of chamber formation gradually decreases. The neanic stage is marked by a change in depth habitat, and occasional changes in the selection of diet (Brummer and Kroon, 1988). Adult specimens consist of 10–20 chambers, and tests are between 100 and 1000 μm in size (on average $\sim 250 \mu\text{m}$).

The intra-shell cytoplasm of planktic foraminifers is differentiated from reticulate and rhizopodial cytoplasm outside of the test (Hemleben et al., 1989). Cytoplasm reaches far into the ambient seawater along spines, and occasionally forms a rhizopodial net. Food in form of lipids and starch is stored in special vacuoles (Schiebel and Hemleben, 2005). Symbiont-bearing species depend on light and are bound to the euphotic layer, and subsurface to deep-dwelling species are symbiont-barren (e.g. Bé, 1982).

Although planktic foraminifers constitute only a minor portion of the total zooplankton, they are major producers of marine calcareous shells (called tests). Consequently, planktic foraminifers have been a major target of research in geology and paleoceanography since the 1960s (e.g. Bé, 1977; Vincent and Berger, 1981; Hemleben et al., 1989; and references therein). Planktic foraminifer carbon-biomass was first analysed for three species and 112 individuals from surface water pump samples off Bermuda in 1991 and 1992 (Michaels et al., 1995). The species analysed by Michaels et al. (1995) are also present in our data set, and our new protein-biomass data are discussed to equal carbon-biomass. Conversion factors between carbon-biomass and volume range between 0.018 and 0.18 $\text{pg C } \mu\text{m}^{-3}$ with an average of $0.089 \pm 0.055 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$, and an average C : N of 5.8 (Michaels et al., 1995).

The objective of this paper is the construction of a database on live planktic foraminifer abundance and biomass, which includes a wide range of water depths and modern productivity regimes between the tropical and polar oceans, and finally an estimate of the planktic foraminifer biomass. The conversion from abundance to assemblage-biomass is based on a first data set on the species- and size-specific protein-biomass. Extrapolating from the resulting regional and seasonal biomass data, a first-order global estimate of the modern planktic-foraminifer assemblage-biomass (PFAB; $\mu\text{g C m}^{-3}$) and biomass production (Tg C yr^{-1}) is given.

2 Material and methods

Planktic-foraminifer assemblage-biomass (PFAB) was calculated for 6100 size fractions from 1057 plankton net samples from the North Atlantic Ocean, Caribbean, Arabian Sea and Gulf of Aden, and Red Sea (Table 1), comprising faunal data from the equatorial to polar oceans (Fig. 1), obtained between 1989 and 1999 (Fig. 2). A large part of the samples were obtained as part of the German contribution to the Joint Global Ocean Flux Studies in the 1990s at stations and transects in the North Atlantic (BIOTRANS) and Arabian Sea repeatedly sampled at seasonal and regional resolution, over a wide range of global marine primary productivity from oligotrophic to eutrophic conditions. In addition, 71 data-points on live planktic foraminifer assemblages ($> 125 \mu\text{m}$) are included from Ortiz et al. (1995) and Kuroyanagi and

Table 1. Summary of 1128 data points on population dynamics of live planktic foraminifers ($> 125 \mu\text{m}$) m^{-3} , used for the calculation of assemblage biomass. Each data point consists of five test size fractions of planktic foraminifers classified at the species level. All data are available from www.pangaea.de (Schiebel, 2002). Samples around $47^\circ \text{N}/20^\circ \text{W}$ (BIOTRANS Station) in the North Atlantic, and in the Arabian Sea were obtained within the JGOFS Program.

Cruise/Ref.	Year	Month	Location	Lat. ($^\circ \text{N}$)	Long. ($^\circ \text{W}^\circ \text{E}$)	Water Depth (m)	No. of Samples
R/V <i>Meteor</i> 10/1	1989	April	N Atlantic	18.5	30.5°W	100–500	3
R/V <i>Meteor</i> 12/3	1990	June	N Atlantic	47–47.5	$19.5\text{--}20^\circ \text{W}$	0–500	26
R/V <i>Meteor</i> 21/1	1992	March–April	N Atlantic	47	19.5°W	0–2500	62
R/V <i>Meteor</i> 21/2	1992	April–May	N Atlantic	47	19.5°W	0–2500	89
R/V <i>Meteor</i> 21/3	1992	May	N Atlantic	47–47.5	$19.5\text{--}20^\circ \text{W}$	0–2500	18
R/V <i>Meteor</i> 21/3	1992	May	N Atlantic	57.5	20°W	0–700	9
R/V <i>Meteor</i> 21/5	1992	July	N Atlantic	67–72.5	$8.5^\circ \text{W}\text{--}3^\circ \text{E}$	0–2500	62
R/V <i>Poseidon</i> 200/6	1993	June	N Atlantic	44.8	19.8°W	0–100	5
R/V <i>Meteor</i> 26/1	1993	September	N Atlantic	47.8	19.8°W	0–2000	12
R/V <i>Meteor</i> 27/2	1994	January	N Atlantic	47–47.5	$17.5\text{--}18.5^\circ \text{W}$	0–2500	18
R/V <i>Meteor</i> 36/2	1996	June	N Atlantic	33	22°W	60–80	1
R/V <i>Meteor</i> 36/5	1996	September	N Atlantic	46–48.5	$17.5\text{--}22.3^\circ \text{W}$	0–2500	176
R/V <i>Meteor</i> 36/6	1996	October	N Atlantic	47.2	19.5°W	0–2500	26
FC <i>Archipelago</i> 3/97	1997	August	N Atlantic	32–35	$29.2\text{--}31.7^\circ \text{W}$	0–1500	26
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	1997	August	N Atlantic	33–36	$22\text{--}30.8^\circ \text{W}$	0–2500	23
R/V <i>Meteor</i> 42/3	1998	August	N Atlantic	32.1–36	$28.9\text{--}31.6^\circ \text{W}$	0–2500	51
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	1999	January	N Atlantic	32.1–35.8	$20.5\text{--}31.6^\circ \text{W}$	0–2500	91
R/V <i>Meteor</i> 35/1	1996	April–May	Caribbean	12–19	$61.2\text{--}79.2^\circ \text{W}$	0–2500	129
R/V <i>Meteor</i> 31/2	1995	February–March	Red Sea	15.5–27.6	$34.5\text{--}41.7^\circ \text{E}$	0–700	50
R/V <i>Meteor</i> 31/3	1995	March	Arabian Sea	16.2	59.7°E	0–2500	32
R/V <i>Meteor</i> 32/2	1995	May	Arabian Sea	3	65°E	0–2500	13
R/V <i>Meteor</i> 32/5	1995	August	Arabian Sea	17.1	60°E	0–100	5
R/V <i>Meteor</i> 33/1	1995	September–October	Arabian Sea	10–16.1	$60.5\text{--}68.5^\circ \text{E}$	0–2500	53
R/V <i>Sonne</i> 117	1997	March	Arabian Sea	10–16.3	$60.3\text{--}65^\circ \text{E}$	0–2500	26
R/V <i>Sonne</i> 118	1997	April–May	Arabian Sea	10–16.2	$60.2\text{--}65^\circ \text{E}$	0–2500	26
R/V <i>Sonne</i> 119	1997	May–June	Arabian Sea	10–20.5	$58.5\text{--}65^\circ \text{E}$	0–2500	25
Ortiz et al. (1995)	1990	September	NE Pacific	41.5–42.2	$125.7\text{--}131.1^\circ \text{W}$	0–200	15
Kuroyanagi and Kawahata (2004)	2002	May–June	NW Pacific	32.2–41.6	$131.7\text{--}143.4^\circ \text{E}$	0–200	56

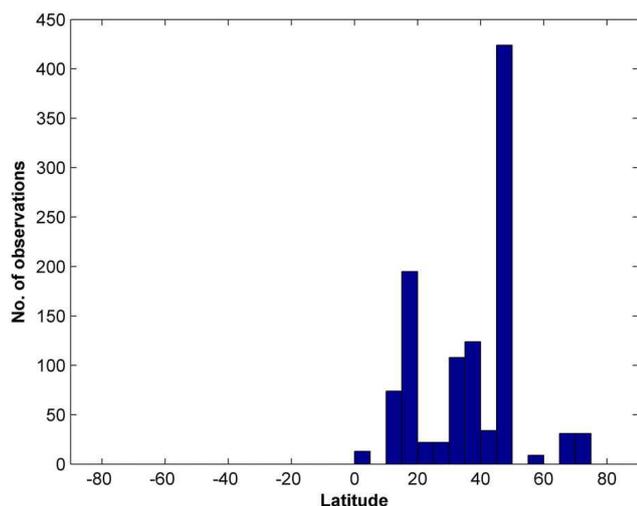


Figure 1. Latitudinal distribution (Northern Hemisphere) of the planktic foraminifer assemblage data. $n = 1128$.

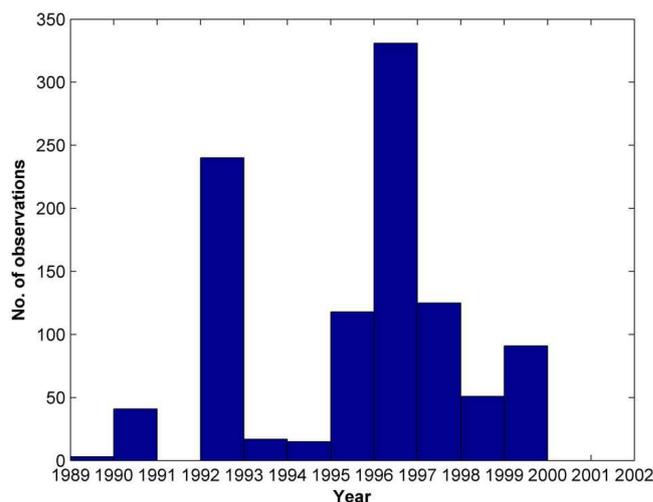


Figure 2. Distribution of the planktic foraminifer assemblage data according to year. $n = 1128$.

Table 2. Summary of 754 specimens of 21 planktic foraminifer taxa, ontogenetic stages (of *O. universa*), and 30 unidentified specimens analysed for their protein biomass from three cruises.

Cruise	Year	Month	Location	Water Depth (m)	Taxa	No. of Specimens
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Borbulina</i> sp.	1
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Globigerina bulloides</i>	57
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	2011	August	NW Pacific	0–500	<i>Globigerina bulloides</i>	7
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Globigerina falconensis</i>	2
R/V <i>Poseidon</i> 349	2007	April	Azores	500–700	<i>Globigerinella calida</i>	1
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Globigerinella siphonifera</i>	3
R/V <i>Poseidon</i> 349	2007	April	Azores	100–1500	<i>Globigerinella siphonifera</i>	7
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Globigerinita glutinata</i>	7
R/V <i>Poseidon</i> 349	2007	April	Azores	0–700	<i>Globigerinita glutinata</i>	6
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Globigerinita uvula</i>	10
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Globigerinoides sacculifer</i>	20
R/V <i>Poseidon</i> 349	2007	April	Azores	500–700	<i>Globigerinoides sacculifer</i>	1
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Globigerinoides trilobus</i>	4
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	2011	August	NW Pacific	80–200	<i>Globigerinoides trilobus</i>	1
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–50	<i>Globorotalia hirsuta</i>	1
R/V <i>Poseidon</i> 349	2007	April	Azores	100–1000	<i>Globorotalia hirsuta</i>	46
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Globorotalia inflata</i>	69
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	2011	August	NW Pacific	0–500	<i>Globorotalia inflata</i>	8
R/V <i>Poseidon</i> 349	2007	April	Azores	100–1500	<i>Globorotalia scitula</i>	26
R/V <i>Poseidon</i> 349	2007	April	Azores	100–700	<i>Globorotalia truncatulinoides</i>	14
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Hastigerina pelagica</i>	31
R/V <i>Poseidon</i> 349	2007	April	Azores	0–700	<i>Hastigerina pelagica</i>	15
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>	2
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	2011	August	NW Pacific	0–500	<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>	8
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Neogloboquadrina incompta</i>	20
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	2011	August	NW Pacific	0–500	<i>Neogloboquadrina incompta</i>	120
R/V <i>Poseidon</i> 349	2007	April	Azores	200–300	<i>Neogloboquadrina incompta</i>	1
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Neogloboquadrina pachyderma</i>	42
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	2011	August	NW Pacific	0–500	<i>Neogloboquadrina pachyderma</i>	45
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	planktic foraminifer	9
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	2011	August	NW Pacific	0–200	planktic foraminifer	21
R/V <i>Poseidon</i> 349	2007	April	Azores	0–700	<i>Orbulina universa</i>	12
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Orbulina universa</i> (pre-spherical)	14
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Orbulina universa</i> (spherical)	57
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	p/d-intergrade	30
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	1.5	<i>Tenuitella fleisherii</i>	1
R/V <i>Meteor</i> 84/5	2011	June	Bay of Biscay	0–100	<i>Turborotalita quinqueloba</i>	30
R/V <i>Tansei-Maru</i> KT11-20	2011	August	NW Pacific	0–200	<i>Turborotalita quinqueloba</i>	5

Kawahata (2004), from waters off Oregon (US) and Japan, respectively.

Planktic foraminifer protein-biomass was obtained from 754 individuals, including 21 species and morphotypes from all ontogenetic stages (Table 2). The average PFAB was calculated for average test-size frequencies in seven test-size bins (Table 3), and standing stocks at water-depths intervals between the surface ocean and 2500 m depth (Table 4). Construction of the data-set is explained in Fig. 3.

2.1 Sampling and faunal counts

A multinet with five 100- μm and a rectangular opening of 0.25 m² (HYDROBIOS midi[®]) was applied for vertical hauls at 0.3–0.5 m s⁻¹ towing speed (cf. Schiebel et al., 1995). Standardized water depth intervals of 0–20–40–60–80–100–200–300–500–700–1000–1500–2000–2500 m allowed direct comparison of data from different sampling campaigns (Schiebel, 2002). Samples were preserved in a 4 % formalin-seawater solution and buffered with hexamine at a pH of 8.2. Classification and faunal counts were carried out on test size fractions > 100–125–150–200–250–315 μm and > 315 μm

Table 3. Average protein-biomass (arithmetic mean) per planktic foraminifer test-size bin ($> 100 \mu\text{m}$), average frequency of specimens per size bin after Schiebel and Hemleben (2000), and protein content per size bin assuming average planktic foraminifer frequency.

Size bin (μm)	Average protein biomass (μg)	Average frequency (%)	Biomass (μg) per size bin
$> 100\text{--}125$	0.700	50	0.35
$> 125\text{--}150$	0.700	25	0.175
$> 150\text{--}200$	0.838	12.5	0.10475
$> 200\text{--}250$	0.982	6.25	0.061375
$> 250\text{--}315$	1.540	3.125	0.048125
$> 315\text{--}400$	2.627	1.6	0.042032
$> 400\text{--}500$	3.416	0.8	0.027328
> 500	9.152	0.4	0.036608
Total	–	99.675	0.845218

with an incident binocular microscope using the taxonomy of Hemleben et al. (1989). Live individuals were differentiated from empty tests according to the presence or absence of cytoplasm, respectively. Daily to interannual data sets were combined, and regional data sets from different ocean basins were calibrated for their taxonomy and processing method. To avoid bias in the faunal data resulting from possible under-sampling close to the mesh-size ($100 \mu\text{m}$) of the plankton net, the faunal data analysed here ($n = 6100$) refer to the size fraction $> 125 \mu\text{m}$. Census data are available from the Pangaia database (Bremerhaven, Germany, www.pangaia.de).

2.2 Protein measurement

2.2.1 Sampling of live planktic foraminifers for protein measurement

Live planktic foraminifers were sampled on three research-cruises in the subtropical to temperate eastern North Atlantic and temperate western North Pacific (Table 2). From R/V *Poseidon* cruise 349 in waters off the Azores Islands from 5 to 24 April, 2007, 133 live specimens of planktic foraminifers from seven stations were sampled from discrete water depth intervals, classified, and deep-frozen individually before analyses in the laboratory. From the R/V *Meteor* cruise 84/5, 31 May to 21 June 2011, in the Bay of Biscay, 413 live planktic foraminifers were analysed. From the R/V *Tansei-Mar*u cruise KT11-20, 21–25 August 2011, in the Pacific off northeastern Honshu, Japan, 213 live foraminifers were analysed. Specimens sampled during the latter two cruises were analysed for their protein content on board the research vessel immediately after sampling. Analyses of the test morphometry and weight were carried out at the University of Angers.

A total of 754 foraminifers were analysed from 18 sites and water depths ranging from 0 to 1500 m (Table 2). Specimens were classified and processed individually. Each

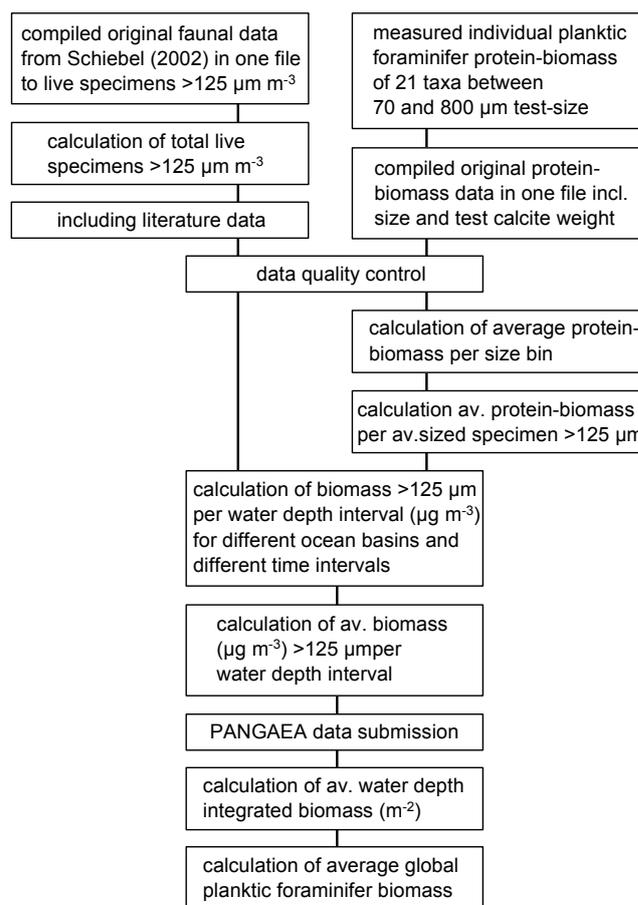


Figure 3. Flow chart of the methodology used to construct a data set on planktic foraminifer biomass estimates from abundance data from www.pangaia.de (Schiebel, 2002), Ortiz et al. (1995), Kuroyanagi and Kawahata (2004), and individual species protein-biomass data.

foraminifer was transferred into a bath of micro-filtered seawater, gently cleaned with a brush to remove all particles stuck to the specimen including organic matter. Subsequently, specimens were immersed in deionized water for less than a second to remove the seawater. Each foraminifer was individually stored in an Eppendorf cup, and frozen at -80°C (R/V *Poseidon* 349), or immediately analysed for protein content (R/V *Meteor* 84/5 and *Tansei-Mar*u KT11-20).

2.2.2 Planktic foraminifer protein analyses using nano-spectrophotometry

Protein-biomass of planktic foraminifers was analysed with the bicinchoninic acid (BCA) method developed by Smith (1985), using a mix of copper solution (4% (w/v) $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ solution; Sigma-Aldrich) and BCA (Sigma) solution (Smith et al., 1985; Zubkov and Sleight, 1999; Mojtahid et al., 2011). In contact with proteins the Cu^{2+} ions of

Table 4. Average (arithmetic mean and geometric mean) planktic foraminifer (> 125 μm) protein biomass m^{-3} , and integrated over water depth intervals (m^{-2}) from arithmetic mean, and annual biomass production (Tg C yr^{-1}). Zero values excluded, $n = 1087$. Global annual biomass production is given for $322 \times 10^6 \text{ km}^2$ and 9 month yr^{-1} .

Water depth (m)	Protein biomass ($\mu\text{g m}^{-3}$) arithmetic	Protein biomass* ($\mu\text{g m}^{-2}$)	Protein biomass ($\mu\text{g m}^{-3}$) geometric	Protein biomass** ($\mu\text{g m}^{-2}$)
0–20	70.04 (29.94–135.74)	1400.80	27.69	553.83
20–40	51.54 (22.50–85.82)	1030.77	20.07	401.32
40–60	51.09 (22.77–89.19)	1021.71	16.48	329.50
60–80	46.44 (16.74–84.69)	928.73	9.87	197.36
80–100	37.48 (12.29–66.26)	749.57	8.03	160.64
100–200	26.40 (7.34–44.51)	2640.20	3.90	390.14
200–300	11.16 (2.81–14.87)	1116.19	2.04	204.07
300–500	4.52 (1.34–5.00)	903.24	1.02	203.02
500–700	3.08 (0.89–3.32)	616.36	0.60	120.79
700–1000	0.96 (0.37–0.98)	289.03	0.39	117.83
1000–1500	0.42 (0.16–0.42)	208.71	0.18	92.28
1500–2000	0.34 (0.15–0.34)	169.20	0.16	81.40
2000–2500	0.38 (0.14–0.38)	190.62	0.16	81.93
Total	– –	11 265.13	–	2934.11
Global (Tg C yr^{-1})	– –	32.7 (11.1–51.3)	–	8.5

* From mean arithmetic mean, ** from geometric mean.

the copper solution are reduced to Cu^+ . The Cu^+ ions react with the BCA, and a strong purple color is produced. The intensity of the color increases proportionally with the protein concentration, and the absorbance of the 562 nm wave length was measured with a nano-spectrophotometer on 2 μl of sample or standard solution (NanoDrop 2000[®], Thermo Scientific). Protein standard solution consists of bovine serum albumin (BSA) of known concentration. Each sample and standard solution was measured in triplicate (Movellan et al., 2012). Foraminifer samples and protein standard solutions were prepared at the same time to make sure that the incubation time and temperature were identical.

Immediately after the foraminifers were cleaned and stored in Eppendorf cups (*Meteor 84/5* and *Tansei-Maru KT11-20*), or after being unfrozen in the case of the R/V *Poseidon 349* samples, 20 μl micro-filtered tap water was added to each Eppendorf cup for 30 min to allow for an osmotic shock to quantitatively expose the foraminifer cytoplasm, and 400 μl of working reagent (WR) was added (Movellan et al., 2012).

The reaction and resulting coloration of the sample solution depends on incubation time and temperature, which was adjusted to the foraminifer protein contents. An optimum color spectrum was obtained at an incubation time of 24 h at room temperature ($20 \pm 2^\circ\text{C}$). After incubation, each tube was centrifuged for 3 seconds at 5000 rpm, and the absorbance at 562 nm was measured with a NanoDrop 2000[®] nano-spectrophotometer. The absorbance of the WR is affected both by color and brightness resulting from the concentration of proteins. Each absorbance value was mea-

sured three times, and standard curves were constructed using polynomial regression.

The efficiency and yield of the osmotic shock method for cytoplasm exposure was tested on 24 specimens of *Globorotalia hirsuta*, *Globorotalia scitula*, and *Globigerinella siphonifera* from the R/V *Poseidon 349* samples. The three species were chosen for their different test architectures and apertures, i.e. globular with wide apertures (*G. siphonifera*), discoidal with intermediate-sized apertures (*G. hirsuta*), and discoidal with small apertures (*G. scitula*). Cytoplasm and proteins were exposed to the WR by crushing the foraminifer tests, and compared to specimens from the same populations, which were subjected to an osmotic shock (not crushed) for cytoplasm exposure.

2.3 Morphometric analyses and weight of the foraminifer test

After protein analyses, the foraminifer tests were carefully cleaned with tap water to remove particles and stains of the WR. The tests were then stored individually in micro-slides. Each test was photographed from the apertural side with an automated incident light microscope installed at the University of Angers, and driven by analySIS[®] software (Bollmann et al., 2004; Clayton et al., 2009), at a resolution of $1.4 \mu\text{m}^2$ (pixel size), and images were analysed for their two-dimensional (silhouette) morphometry. Minimum diameter and silhouette area were used for analyses of the protein-to-size relation of the planktic foraminifer tests (Figs. 4 and 5).

A microbalance (Mettler Toledo XP2U, readability of 0.1 μg) was employed to weigh individual foraminifer tests.

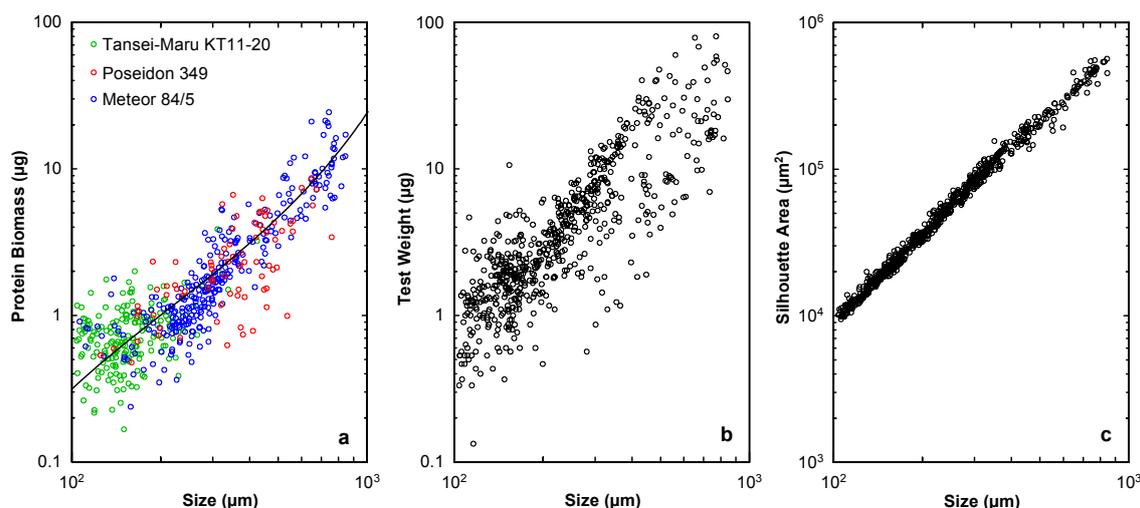


Figure 4. (a) Variation of planktic foraminifer protein content with size (minimum diameter) at the Bay of Biscay (R/V *Meteor* 84/5), the Azores region (R/V *Poseidon* 349), and the western Pacific (R/V *Tansai-Mar* KT11-20). $n = 561$, $r^2 = 0.745$ (exponential fit), $p < 0.00001$, standard deviation of the residuals = 1.612. (b) Variation of test weight with size (minimum diameter) of the total data set ($n = 646$). Different size-to-weight ratios of different species result in a low $r^2 = 0.571$ (linear fit), $p < 0.00001$, standard deviation of the residuals = 6.623. (c) Relation of size (minimum diameter) and silhouette area, the latter of which has been shown to constrain size-and-weight changes to a high degree (Beer et al., 2010): $n = 660$, $r^2 = 0.974$, $p < 0.00001$.

Weighing was carried out in an air-conditioned weighing-room at constant temperature and humidity. Each foraminifer was individually stored in an aluminium capsule and weighed after > 12 h of acclimatisation in the weighing room. All foraminifer tests were weighed three times, at an overall average precision of $\pm 0.17 \mu\text{g}$.

2.4 Quality control

Most of the data points on planktic-foraminifer assemblage-biomass (PFAB) presented here are calculated from own data on population dynamics (faunal data, standing stocks), and individual protein-biomass data. All of our own data points on standing stocks and protein-biomass were individually verified. In case any data point deviated from data points of similar context, i.e. protein-biomass data from similar species and size, and faunal data from similar locations and water depths, those data were rejected (6 out of 762). All zero values (i.e. empty tests) were removed from the individual protein-biomass data, as well as protein-biomass values, which were unreasonable considering the size and test-weight of a species. In turn, zero values were kept in the data set on standing stocks, since the water column (in particular at greater depth) can be devoid of live planktic foraminifers. We did not apply Chauvenet's criterion to remove outliers from our data set, because (i) we could verify all of the data presented here, which were all produced at our laboratory and assumed reliable, and (ii) the maximum values are included in the natural variability of standing stocks and assemblage-biomass. In addition to own data, we have

carefully chosen literature data of similar sampling (i.e. gear, depth intervals, and live specimens > 125- μm test-size) and storing method (buffered formaldehyde). All of those criteria could be applied to the data of Kuroyanagi and Kawahata (2004) and Ortiz et al. (1995).

3 Results

3.1 Efficiency of the BCA method for planktic foraminifer protein-biomass determination

The protein data derived from specimens treated with an osmotic shock (standard method) were compared to data from 24 crushed specimens of *G. hirsuta*, *G. scitula*, and *G. siphonifera* from the same samples (R/V *Poseidon* 349) using variance analysis (performed with the software R v.12.2.1). The protein contents of crushed specimens of *G. hirsuta* and *G. siphonifera* are not significantly different from the specimens submitted to an osmotic shock ($p = 0.5929$ and 0.3312 , respectively). We hence conclude that the standard BCA method (i.e. osmotic shock) provides reliable protein data for these two species representative of all species of the data set including 704 individuals (i.e. 94.7 % of the data set on protein-biomass; Table 2). In contrast, the protein content of *G. scitula* was significantly larger for crushed specimens (average $2.416 \mu\text{g}$) than for the specimens subjected to an osmotic shock (average $2.238 \mu\text{g}$; $p = 0.02465$), i.e. the method resulted in a yield 92.59 %. The slight underestimation of the measured protein content of *G. scitula* using the osmotic shock method may result from the compact test architecture and the small aperture of this small globorotalid species. The

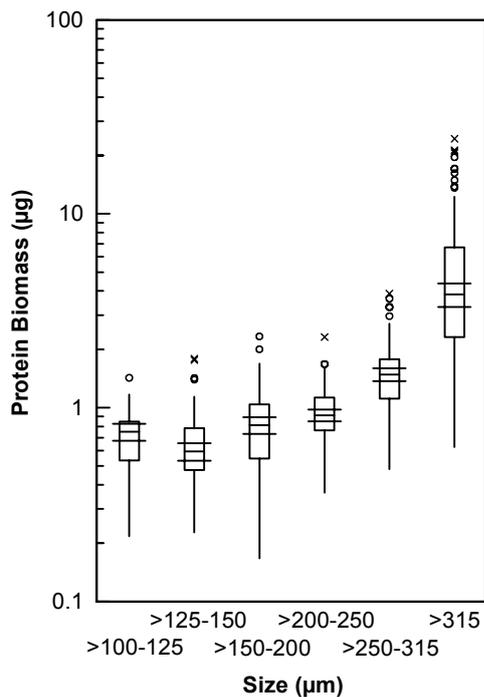


Figure 5. Average protein-biomass versus minimum diameter displayed as median values, notches, and the upper and lower quartiles for the respective size bins. The arithmetic mean of protein-biomass of the two smallest size bins is similar at $0.7 \mu\text{g C}$ per specimen. Circles and crosses indicate outside and far outside values, respectively.

same might be true for the globorotalid species *G. truncatulinoides*. Since both species *G. scitula* and *G. truncatulinoides* include only 5.3 % of the biomass data set, and < 1 % of the faunal data, we did not correct the following assemblage-biomass calculations for this bias.

3.2 Planktic foraminifer biomass, test size, and weight

Individual planktic foraminifer biomass is related to test size (Fig. 4). In turn, the size-normalised protein-biomass of different species, and the planktic-foraminifer assemblage-biomass (PFAB) from different latitudes (Fig. 6) and different months and seasons (Fig. 7) are similar. The average protein-biomass of the two smallest planktic foraminifer test size bins $> 100\text{--}125 \mu\text{m}$ and $> 125\text{--}150 \mu\text{m}$ is similar at $0.7 \mu\text{g}$ per specimen (Table 3), and significantly ($t_{99\%}$) increases in the larger size bins (Table 3, Fig. 5). In turn, the small size bins contribute more to the PFAB (Table 3) because of a much higher frequency of small than large specimens to the overall standing stocks (Peeters et al., 1999; Schiebel and Hemleben, 2000). The average global individual planktic foraminifer protein-biomass is calculated at $0.845 \mu\text{g}$ (Table 3).

PFAB as a function of water depth is highest in the upper 60 m of the water column, and decreases by two orders

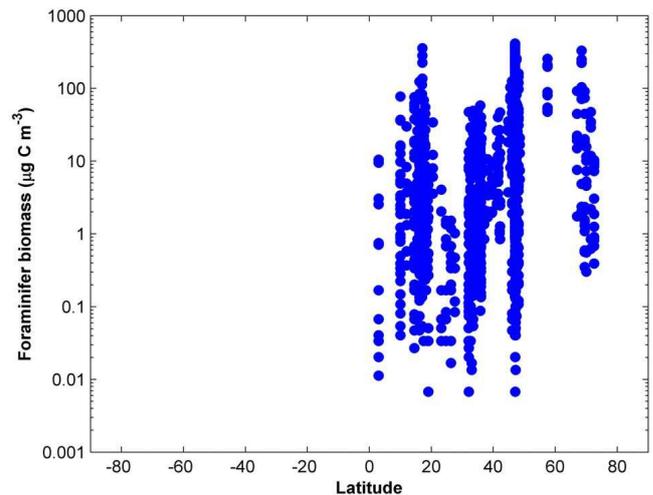


Figure 6. Distribution of log-normalised planktic foraminifer cytoplasm-carbon biomass ($\text{Log}_{10} \mu\text{g C m}^{-3}$) as a function of latitude ($n = 1016$; without zero values).

of magnitude to a water depth of 1000 m (Table 4, Fig. 8). The highest variation in individual protein-biomass occurs at intermediate water depths from 100–700 m (Fig. 8). In turn, species- and size-specific individual biomass is not related to water depth, as shown for *Globorotalia hirsuta* (Fig. 9). The average global depth-integrated protein-biomass of planktic foraminifers per square meter down to 2500 m water depth is 11.27 mg (Table 4).

The CaCO_3 mass (i.e. weight) of planktic foraminifer tests analysed here was on average three times as high as the protein-biomass (Fig. 4a and b). Given a theoretical CaCO_3 mass of planktic foraminifer tests of $100.09 \text{ g mol}^{-1}$, and a calcite-carbon mass of 12.01 g mol^{-1} , the planktic foraminifer test calcite-carbon mass resembles $\sim 36 \%$ of the protein-biomass, but which is not included in the biomass data presented in the following.

3.3 Seasonal development of the planktic-foraminifer assemblage-biomass (PFAB)

Seasonal changes in PFAB are most pronounced in surface waters. The highest PFAB in the temperate North Atlantic at BIOTRANS (around 47°N , 20°W) occurred in spring (March and April), and affected waters down to 300 m water depth (Fig. 10). Intermediate PFAB occurred in surface waters during summer, and lowest PFAB occurred in surface and deep waters in fall and later winter (Fig. 10).

Highest PFAB in the Arabian Sea occurred in July and August, i.e. during the fully developed SW monsoon (Fig. 11), with concentrations similar to those during spring in the North Atlantic (Fig. 10). In contrast to the North Atlantic, very high PFAB in the Arabian Sea was more restricted to the surface 100 m of the water column (Fig. 11). Lowest PFAB in the Arabian Sea occurred in late March to April, i.e. during

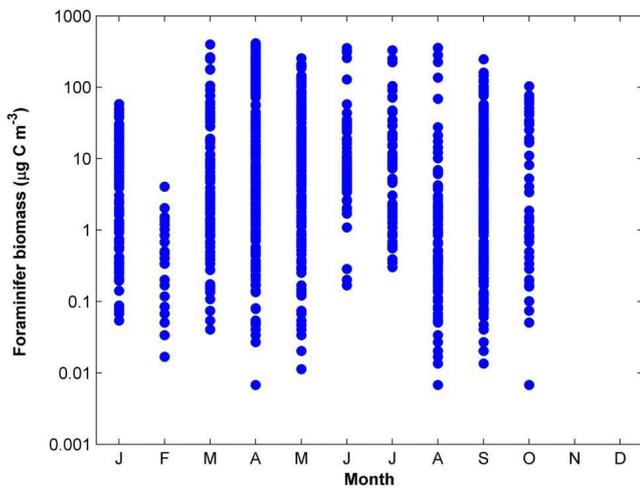


Figure 7. Distribution of log-normalised planktic foraminifer cytoplasm-carbon biomass ($\text{Log}_{10} \mu\text{g C m}^{-3}$) as a function of time, i.e. months and Northern Hemisphere seasons ($n = 1087$; without zero values).

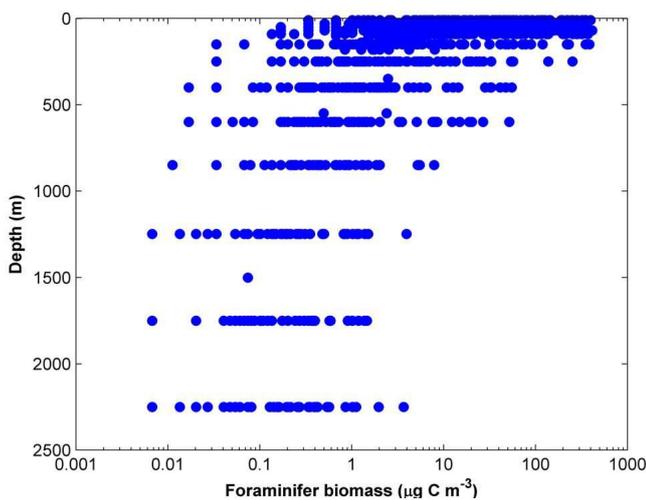


Figure 8. Log-normalised carbon-biomass ($\text{Log}_{10} \mu\text{g m}^{-3}$) given for the total planktic foraminifer assemblage $> 125 \mu\text{m}$ (<http://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.777386>). Data are calculated from average individual protein-biomass data and faunal counts from the eastern North Atlantic, Caribbean, and Arabian Sea ($n = 1087$; without zero values). All data given for the mid-points of the sampled water depth intervals. The assemblage protein-biomass data of surface and deep waters cover about three orders of magnitude, and five orders of magnitude of variation in intermediate water depths (i.e. 100–500 m).

the spring intermonsoon. During the late NE monsoon (early to mid March), PFAB in the Arabian Sea was slightly higher than during the intermonsoon (Fig. 11).

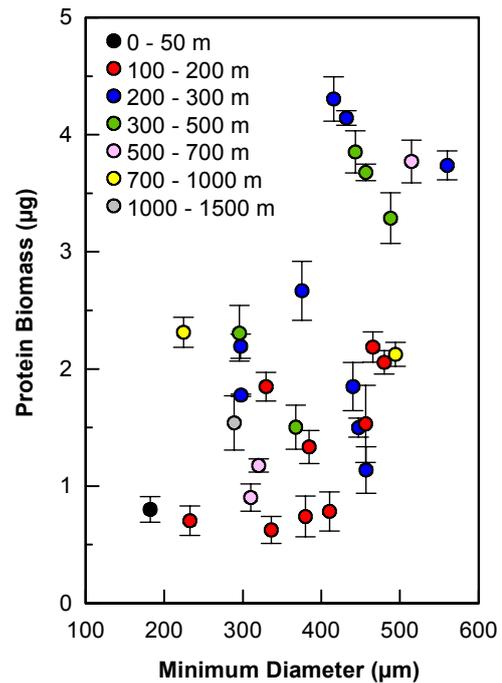


Figure 9. Protein-biomass of *Globorotalia hirsuta* from different water depth is largest between 200–700 m water depth, but is in general rather correlated to individual size ($n = 30$). The largest individuals (adults) are known to dwell at subsurface depth. *Globorotalia hirsuta* has been selected for the analyses of depth dependant biomass changes because the species frequently occurs over a large water depth interval and are easily analysed for their protein content.

3.4 Regional differences in PFAB

Lowest average PFAB occurred in the subtropical North Atlantic, in the central and equatorial Arabian Sea, and in the Red Sea (Fig. 12). Average PFAB in the subtropical gyre south of the Azores Islands in the eastern North Atlantic was one order of magnitude lower than the PFAB at mid-latitudes (Fig. 12). The further north in the eastern North Atlantic the more limited is the PFAB to the short productive season. The maximum PFAB concentration of $> 200 \mu\text{g m}^{-3}$ at 68°N in July was quantitatively similar to that in spring at 47°N (Fig. 12). Highest PFAB concentration of $> 100 \mu\text{g m}^{-3}$ in the Arabian Sea around 17°N , 60°E occurred in surface waters at the upwelling region off Oman, and affected also the subsurface ($> 100 \text{m}$ depth) water column (Figs. 11 and 12). PFABs in the eastern and western Pacific range at medium values in comparison to PFABs in the Atlantic and Arabian Sea. In general, average PFAB exponentially decreases with water depth between 100–1500 m (Fig. 8) in regions and during times of low biological productivity, and is enhanced down to water depth $> 1000 \text{m}$ in regions and at times of high productivity (Figs. 10 to 12).

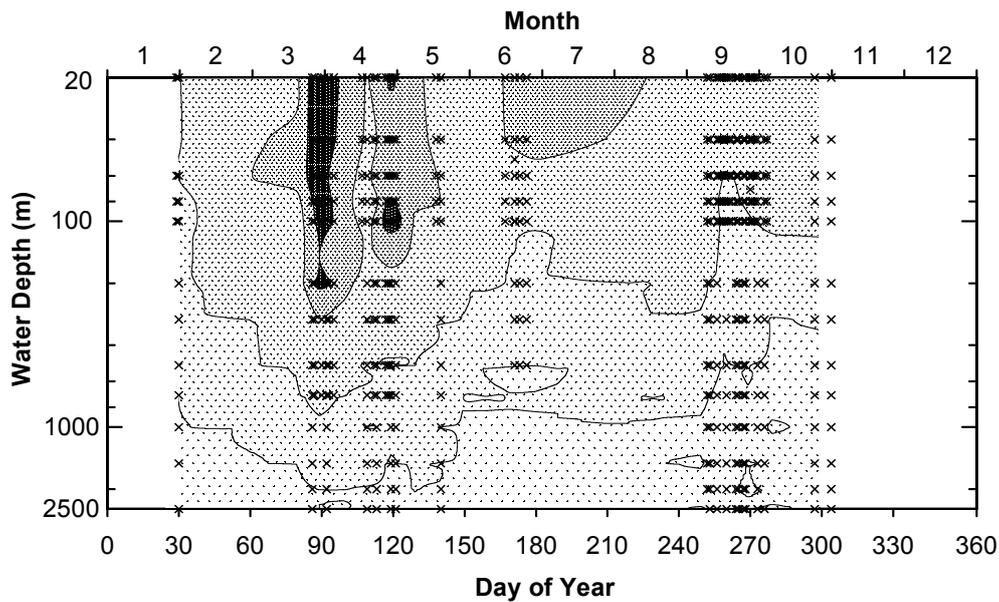


Figure 10. Average temporal development of planktic foraminifer assemblage $> 125 \mu\text{m}$ protein-biomass at BIOTRANS, North Atlantic at 47°N , 20°W . $n = 428$ data points (0–2500 m) between 1990 and 1996 (Table 1). Water depths refer to the lower limits of the sampled water depth intervals. Grey levels correspond to > 200 , $> 100\text{--}200$, $> 10\text{--}100$, $> 1\text{--}10$, $> 0\text{--}1$, and $0 \mu\text{g C m}^{-3}$. White = time interval not sampled. Resolution: $z = 20 \text{ m}$ water depth, $t = 10$ days, using quadrant interpolation.

4 Biomass conversion factors

The protein-biomass of planktic foraminifers measured by nano-spectrophotometry, and the resulting biomass conversion factors calculated from our data are similar to those given by Michaels et al. (1995) from CHN analysis. An average species of $315\text{-}\mu\text{m}$ minimum test diameter contains about $2.2 \mu\text{g}$ protein-biomass (Fig. 4a), which amounts to $2.2 \mu\text{g}$ per $10^5 \mu\text{m}^2$ silhouette area (Fig. 4b), the latter being a reliable measure of the foraminifer test volume (Beer et al., 2010). The resulting conversion factor between biomass and volume of $0.092 \pm 0.070 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$ is similar to the average value of $0.089 \pm 0.055 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$ given by Michaels et al. (1995) without specifying the size of the analysed specimens. However, Michaels et al. (1995) analysed the same species *O. universa* and *H. pelagica*, which are also frequent in our data on larger subtropical species (Table 2). Based on this inter-comparison, we conclude that the protein-biomass equals the amount of cytoplasm carbon (see also Zubkov et al., 1999, on bacteria). In addition, CHN data on the (benthic) foraminifer *Ammonia tepida* indicate that foraminifer protein-biomass equals carbon-biomass (Movellan, 2012).

Smaller planktic foraminifer specimens have much higher average conversion factors of $0.413 \pm 0.040 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$ (at $100 \mu\text{m}$ minimum test diameter) than larger specimens (deduced from Fig. 4a and b). Consequently, we have based our biomass calculations on average biomass conversion factors for different test-size bins (Table 3), resembling those also applied to the analyses of the live planktic foraminifer popu-

lation dynamics (e.g. Schiebel and Hemleben, 2000). We assume that the individual planktic foraminifer cytoplasm (including the reticulate and rhizopodial cytoplasm) was quantitatively sampled, and we do not account for any symbiont-biomass. Individual planktic foraminifer biomass appears to be independent of water depth (Fig. 9), though, and the same biomass conversion factors per size bin are applied to all analysed water depth intervals (Table 4).

4.1 First-order estimates of the global planktic foraminifer biomass stock and biomass production

The majority of planktic foraminifers is living in the surface oceans, hemipelagic oceans, and marginal ocean basin (e.g. Vincent and Berger, 1981; Schiebel et al., 1995; Peeters and Brummer, 2002; Kuroyanagi and Kawahata, 2004; Loncaric et al., 2006; Retaillieu et al., 2011), i.e. above and within the seasonal pycnocline and associated deep chlorophyll maximum (DCM). Accordingly, the largest regional and temporal variation in population dynamics occurs in surface waters (Schiebel, 2002). Diversity and turnover rates of the subsurface and deep dwelling fauna are much smaller than those of the surface dwelling fauna (Schiebel and Hemleben, 2005). Consequently, our calculation of the surface water PFAB is based on a data set of higher resolution than that of the subsurface to deep PFAB (Tables 1 and 2, Fig. 8).

Our data on the planktic foraminifer population dynamics in the eastern North Atlantic, Caribbean, Red Sea, and Arabian Sea (Table 1) cover a wide range of productivity regimes (Berger et al., 1988; Berger, 1989; Yoder et al., 1993; Antoine

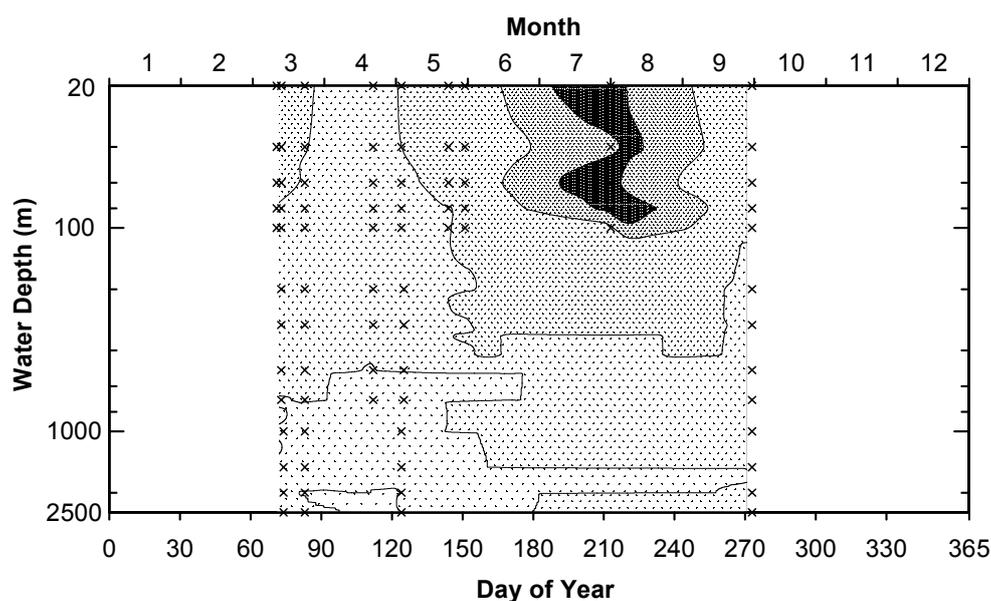


Figure 11. Average temporal development of planktic foraminifer assemblage $> 125 \mu\text{m}$ protein-biomass at WAST, Arabian Sea at 20°N , 60°E . $n = 80$ data points (0–2500 m water depth) in 1995 and 1997 (Table 1). Water depths refer to the lower limits of the sampled water depth intervals. Gray levels correspond to > 200 , > 100 – 200 , > 10 – 100 , > 1 – 10 , > 0 – 1 , and $0 \mu\text{g C m}^{-3}$. White = time interval not sampled. Resolution: $z = 20 \text{ m}$ water depth, $t = 10$ days, using quadrant interpolation.

et al., 1996; Longhurst, 2007; the MODIS web site) from equatorial to subpolar latitudes, including oligotrophic waters of the subtropical gyres and upwelling regions (Fig. 12), and facilitate a first-order estimate of the global planktic foraminifer biomass. However, being omnivorous zooplankton, the production of planktic foraminifers is not directly related to primary production (Schiebel, 2002). We have hence calculated the PFAB from regional data sets on population dynamics (numbers per m^3) available from <http://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.777386>.

Considering the good data coverage between the tropical and polar oceans (Figs. 1 and 6), oligotrophic to eutrophic waters (Fig. 12; cf. Schiebel, 2002), and over the productive seasons (Fig. 7; cf. Obata et al., 1996, for seasonal changes in the surface ocean productivity) between 1989 and 1999 (Fig. 2), the average PFAB $> 125 \mu\text{m}$ test-size sums up to a global average of 2.93 – $11.27 \text{ mg C m}^{-2}$ (geometric mean and arithmetic mean, respectively) at any point of time (Table 4: 2934.11 – $11265.13 \mu\text{g C m}^{-2}$). Planktic foraminifer biomass at waters deeper than 2500 m is assumed negligible here (cf. Schiebel, 2002).

To extrapolate from regional to global planktic foraminifer biomass, the absolute surface area of the global deep ocean is taken as $290 \times 10^6 \text{ km}^2$ (Milliman and Droxler, 1996; total area = $362.03 \times 10^6 \text{ km}^2$, cf. Dietrich et al., 1975). This excludes areas of the global ocean, in which planktic foraminifer reproduction, and hence foraminifer production, is supposed to be inhibited due to, for example, shallow water depths, turbidity of the ambient seawater, or ice cover (Hem-

leben et al., 1989). The resulting global planktic foraminifer biomass would hence add up to 0.85 – 3.27 Tg C at any point of time. Assuming a global deep ocean surface of $290 \times 10^6 \text{ km}^2$ inhabited by fully developed planktic foraminifer faunas might be a rather conservative guess, though, since Retailleau et al. (2009, 2011) presented fully developed faunas in the marginal Bay of Biscay, like in all other marginal basins included in our estimate. Including marginal basins increases the ocean area inhabited by planktic foraminifers by $32 \times 10^6 \text{ km}^2$ to $322 \times 10^6 \text{ km}^2$ (Milliman and Droxler, 1996), resulting in a global planktic foraminifer biomass of 0.94 – 3.63 Tg C at any point of time.

The average turnover time, i.e. the synodic lunar reproduction cycle of surface dwelling planktic foraminifer species is assumed to be one month (e.g. Schiebel and Hemleben, 2005, and references therein). The abundant shallow dwelling species *Globigerinoides ruber* (fortnightly reproduction) and possibly all deep dwelling globorotalids (up to annual reproduction cycles) are exceptions. Excluding aphotic (winter) conditions in mid to high latitudes, and assuming nine complete reproduction cycles per year on average, the global planktic foraminifer biomass production ($> 125 \mu\text{m}$) amounts to 8.5 – $32.7 \text{ Tg C yr}^{-1}$ (geometric mean and arithmetic mean, respectively; Table 4). Interannual variations in regional planktic foraminifer production (Schiebel and Hemleben, 2000) are assumed compensated at the global scale.

The above calculations include only the planktic foraminifer fauna $> 125 \mu\text{m}$, though, excluding smaller

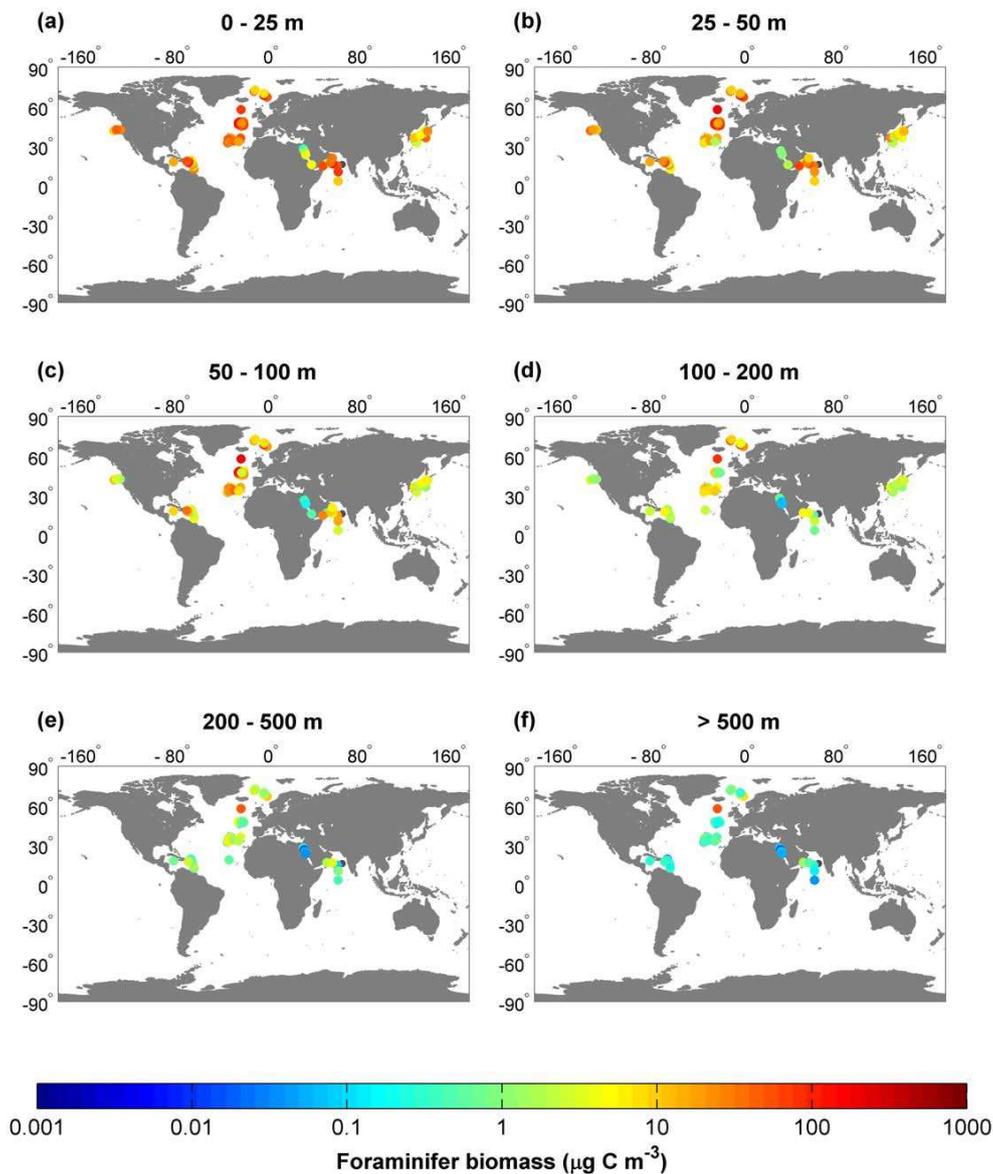


Figure 12. Log-normalised average depth related PFAB ($\text{Log}_{10} \mu\text{g C m}^{-3}$) binned on a $3 \times 3^\circ$ grid, comprising the North Atlantic Ocean, Caribbean, Arabian Sea and Gulf of Aden, and Red Sea.

individuals of $\sim 12\text{--}125 \mu\text{m}$ in size (cf. Brummer and Kroon, 1988). Given that the number of individuals of a population decreases over time, and assuming that the average faunal contribution of individuals $> 100\text{--}125 \mu\text{m}$ in size amounts to 50 % of the total fauna $> 100 \mu\text{m}$ (Table 3; Schiebel and Hemleben, 2000), the numbers given above ($> 125 \mu\text{m}$) would possibly be twice as high when including individuals $> 100\text{--}125 \mu\text{m}$, and more than three times as high for the entire planktic foraminifer fauna including juvenile and neanic individuals. A conservative first-order estimate of the entire global planktic foraminifer biomass production might hence range at $\sim 25\text{--}100 \text{Tg C yr}^{-1}$, which is about half that of the estimated diazotroph biomass (Luo et

al., 2012: $40\text{--}200 \text{Tg C}$), and $\sim 3\text{--}5 \%$ the biomass of diatoms (Leblanc et al., 2012: $\sim 500\text{--}3000 \text{Tg C}$).

4.2 Uncertainties of the PFAB estimates

This paper presents a first estimate of regional PFAB extrapolated to the global scale, and future estimates based on larger data sets might considerably deviate from the one presented here. We will therefore regularly update our data to improve spatial coverage. Although including wide geographical and ecological ranges, our data set lacks data from the Southern Hemisphere, and in particular data from the Southern Ocean would considerably improve our PFAB estimate. In addition, we will try to include data on biomass and standing

stocks of small (including juvenile and neanic) specimens, as well as on the biomass of the symbionts of the symbiont-bearing planktic foraminifer species. So far, conversion of protein biomass to cytoplasm carbon has only been verified by comparison with literature data (Michaels et al., 1995), and would need to be confirmed by species- and size-specific data from different seasons and regions. Finally, intercomparison of planktic foraminifer biomass data from laboratories using different methods of biomass analyses would be needed to verify the data presented here to enlarge the so far rather limited data set. Considering all of the uncertainties, the numbers given above need to be used with care, but seem to be reasonable in comparison to the estimates of other groups of plankton, for example, diazotrophs and diatoms presented by Luo et al. (2012) and Leblanc et al. (2012).

5 Conclusions

The protein biomass analysed with the bicinchoninic acid (BCA) method using nano-spectrophotometry is assumed a reliable measure of the individual planktic foraminifer cytoplasm carbon content. From 754 cytoplasm carbon data of 21 planktic foraminifer species and morphotypes we have constructed a data set on the assemblage biomass carbon of the fauna > 125 μm in test size for a total of 1128 samples including 13 water-depth intervals between the ocean surface and 2500 m water depth. Samples from the North Atlantic, Caribbean, Red Sea, and Arabian Sea cover oligotrophic to eutrophic sites from equatorial to subpolar latitudes from different years and seasons. Assuming an ocean area of $322 \times 10^6 \text{ km}^2$, which supports planktic foraminifer production over nine month per year results in a global planktic foraminifer biomass of $\sim 8.5\text{--}32.7 \text{ Tg C yr}^{-1}$. Including juvenile and neanic planktic foraminifers < 125 μm in test size the total planktic foraminifer biomass production is assumed at $\sim 25\text{--}100 \text{ Tg C yr}^{-1}$.

Acknowledgements. We thank crew and shipboard scientific parties for their help in sampling. We are particularly grateful to the chief scientists Sascha Flögel (R/V *Meteor* 84/5) and Takashi Toyofuku (R/V *Tansei-Maru* KT11-20) for their support in sampling. Chris Beer helped with sampling and sample processing on R/V *Poseidon* cruise 349. We are grateful to Fabien Lombard and Meike Vogt who inspired the paper as a contribution to the ESSDD special issue on plankton biomass. Meike and other contributors to the ESSDD issue did a great job in organizing a large group of contributors, communicating the methodology, and practical support. We thank Stéphane Pesant for integrating our data in the Pangaea data archive, Erik Buitenhuis for the gridding of our data, Collen O'Brien for creating the standard set of MAREDAT plots, and Frans Jorissen for his helpful comments on an earlier version of our manuscript. We are grateful to Fabien Lombard and Takashi Toyofuku for two detailed and constructive reviews, which helped to improve this paper. The work of AM was financially supported by the Regional Council of the Pays de La Loire, France.

Edited by: S. Pesant

References

- Anderson, O. R., Spindler, M., Bé, A. W. H., and Hemleben, C.: Trophic activity of planktonic foraminifera, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 59, 791–799, 1979.
- Antoine, D., André, J.-M., and Morel, A.: Oceanic primary production, 2, Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll, *Global Biogeochem. Cy.*, 10, 57–69, 1996.
- Bé, A. H. W.: An ecological, zoogeographic and taxonomic review of Recent planktonic Foraminifera, in: *Oceanic Micropaleontology*, edited by: Ramsay, A. T. S., London, Academic Press, 1, 1–100, 1977.
- Bé, A. W. H.: Biology of Planktonic Foraminifera, *Foraminifera: Notes for a Short Course*, in: *Studies In Geology*, edited by: Broadhead, T. W., Univ. Tennessee, 6, 51–92, 1982.
- Beer, C. J., Schiebel, R., and Wilson, P. A.: Technical Note: On methodologies for determining the size-normalised weight of planktic foraminifera, *Biogeosciences*, 7, 2193–2198, doi:10.5194/bg-7-2193-2010, 2010.
- Berger, W. H.: Global Maps of Ocean Productivity, in: *Productivity of the Ocean: Present and Past*, Dahlem Workshop Reports, edited by: Berger, W. H., Smetacek, V. S., and Wefer, G., *Life Sci. R.*, John Wiley, New York, 44, 429–455, 1989.
- Berger, W. H., Fischer, K., Lai, C., and Wu, G.: Ocean carbon flux: Global maps of primary production and export production, in: *Biogeochemical Cycling and Fluxes Between the Deep Euphotic Zone and Other Oceanic Realms*, edited by: Agegian, C., NOAA Natl. Undersea Res. Prog. Res. Rep., 88, 131–176, 1988.
- Bijma, J. and Hemleben, Ch.: Population dynamics of the planktic foraminifer *Globigerinoides sacculifer* (Brady) from the central Red Sea, *Deep-Sea Res. Pt. I*, 41, 485–510, 1994.
- Bijma, J., Faber, W. W., and Hemleben, C.: Temperature and salinity limits for growth and survival of some planktonic foraminifera in laboratory cultures, *J. Foramin. Res.*, 20, 95–116, 1990.
- Bollmann, J., Quinn, P. S., Vela, M., Brabec, B., Brechner, S., Cortés, M. Y., Hilbrecht, H., Schmidt, D. N., Schiebel, R., and Thierstein, H. R.: Automated particle analysis: Calcareous microfossils, in: *Image Analysis, Sediments and Paleoenvironments*, edited by: Francus, P., Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 229–252, 2004.
- Brummer, G. J. A. and Kroon, D.: Planktonic foraminifera as tracers of ocean-climate history, Ph.D. Thesis, Amsterdam, Free University Press, 346 pp., 1988.
- Caron, D. A. and Bé, A. W. H.: Predicted and observed feeding rates of the spinose planktonic foraminifer *Globigerinoides sacculifer*, *B. Mar. Sci.*, 35, 1–10, 1984.
- Clayton, C. R. I., Abbireddy, C. O. R., and Schiebel, R.: A method of estimating the form of coarse particulates, *Geotechnique*, doi:10.1680/geot.2007.00195, 2009.
- Dietrich, G., Kalle, K., Krauss, W., and Siedler, G.: *Allgemeine Meereskunde*, 3, Auflage, Gebrüder Bornträger, Berlin, Stuttgart, 593 pp., 1975.
- Hemleben, C., Spindler, M., and Anderson, O. R.: *Modern planktonic Foraminifera*, New York, Springer, 363 pp., 1989.
- Itou, M., Ono, T., Oba, T., and Noriki, S.: Isotopic composition and morphology of living *Globorotalia scitula*: a new proxy of sub-intermediate ocean carbonate chemistry, *Mar. Micropaleontol.*, 42, 189–210, 2001.

- Kuroyanagi, A. and Kawahata, H.: Vertical distribution of living planktonic foraminifera in the seas around Japan, *Mar. Micropaleontol.*, 53, 173–196, 2004.
- Leblanc, K., Arístegui, J., Armand, L., Assmy, P., Beker, B., Bode, A., Breton, E., Cornet, V., Gibson, J., Gosselin, M.-P., Kocpczynska, E., Marshall, H., Peloquin, J., Piontkovski, S., Poulton, A. J., Quéguiner, B., Schiebel, R., Shipe, R., Stefels, J., van Leeuwe, M. A., Varela, M., Widdicombe, C., and Yallop, M.: A global diatom database – abundance, biovolume and biomass in the world ocean, *Earth Syst. Sci. Data Discuss.*, 5, 147–185, doi:10.5194/essdd-5-147-2012, 2012.
- Lombard, F., Labeyrie, L., Michel, E., Bopp, L., Cortijo, E., Retaillieu, S., Howa, H., and Jorissen, F.: Modelling planktic foraminifer growth and distribution using an ecophysiological multi-species approach, *Biogeosciences*, 8, 853–873, doi:10.5194/bg-8-853-2011, 2011.
- Loncaric, N., Peeters, F. J. C., Kroon, D., and Brummer, G. J. A.: Oxygen isotope ecology of recent planktic foraminifera at the central Walvis Ridge (SE Atlantic), *Paleoceanography*, 21, PA3009, doi:10.1029/2005PA001207, 2006.
- Longhurst, A. R.: *Ecological Geography of the Sea*, 2nd Ed., Academic Press, 560 pp., 2007.
- Luo, Y.-W., Doney, S. C., Anderson, L. A., Benavides, M., Bode, A., Bonnet, S., Boström, K. H., Böttjer, D., Capone, D. G., Carpenter, E. J., Chen, Y. L., Church, M. J., Dore, J. E., Falcón, L. I., Fernández, A., Foster, R. A., Furuya, K., Gómez, F., Gundersen, K., Hynes, A. M., Karl, D. M., Kitajima, S., Langlois, R. J., LaRoche, J., Letelier, R. M., Marañón, E., McGillicuddy Jr., D. J., Moisaner, P. H., Moore, C. M., Mouríño-Carballido, B., Mulholland, M. R., Needoba, J. A., Orcutt, K. M., Poulton, A. J., Raimbault, P., Rees, A. P., Riemann, L., Shiozaki, T., Subramaniam, A., Tyrrell, T., Turk-Kubo, K. A., Varela, M., Villareal, T. A., Webb, E. A., White, A. E., Wu, J., and Zehr, J. P.: Database of diazotrophs in global ocean: abundances, biomass and nitrogen fixation rates, *Earth Syst. Sci. Data Discuss.*, 5, 47–106, doi:10.5194/essdd-5-47-2012, 2012.
- Michaels, A. F., Caron, D. A., Swanberg, N. R., Howse, F. A., and Michaels, C. M.: Planktonic sarcodines (Acantharia, Radiolaria, Foraminifera) in surface waters near Bermuda: abundance, biomass and vertical flux, *J. Plankton Res.*, 17, 131–163, 1995.
- Milliman, J. D. and Droxler, A. W.: Neritic and pelagic carbonate sedimentation in the marine environment: Ignorance is not bliss, *Geol. Rundsch.*, 85, 496–504, 1996.
- Mojtahid, M., Zubkov, M., Hartmann, M., and Gooday, A.: Grazing of intertidal benthic foraminifera on bacteria: Assessment using pulse-chase radiotracing, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 399, 25–34, 2011.
- Movellan, A.: Planktic foraminifer biomass and its effect on the biological carbon pump, Ph.D. thesis, University of Angers, in preparation, 2012.
- Movellan, A., Schiebel, R., Zubkov, M. V., Smyth, A., and Howa, H.: Quantification of protein biomass of individual foraminifera using nano-spectrophotometry, *Biogeosciences Discuss.*, 9, 6651–6681, doi:10.5194/bgd-9-6651-2012, 2012.
- Obata, A., Ishizaka, J., and Endoh, M.: Global verification of critical depth theory for phytoplankton bloom with climatological in situ temperature and satellite ocean color data, *J. Geophys. Res.*, 101, 20657–20667, 1996.
- Ortiz, J. D., Mix, A. C., and Collier, R. W.: Environmental control of living symbiotic and asymbiotic Foraminifera of the California Current, *Paleoceanography*, 10, 987–1009, 1995.
- Peeters, F. J. C. and Brummer, G.-J. A.: The seasonal and vertical distribution of living planktic foraminifera in the NW Arabian Sea, *Geol. Soc. Spec. Publ.*, 195, 463–497, doi:10.1144/GSL.SP.2002.195.01.26, 2002.
- Peeters, F., Ivanova, E., Conan, S., Brummer, G.-J., Ganssen, G., Troelstra, S., and van Hinte, J.: A size analysis of planktic foraminifera from the Arabian Sea, *Mar. Micropaleontol.*, 36, 31–63, 1999.
- Retaillieu, S., Howa, H., Schiebel, R., Lombard, F., Eynaud, F., Schmidt, S., Jorissen, F., and Labeyrie, L.: Planktic foraminiferal production along an offshore-onshore transect in the southeastern Bay of Biscay, *Cont. Shelf Res.*, 29, 1123–1135, doi:10.1016/j.csr.2008.12.021, 2009.
- Retaillieu, S., Schiebel, R., and Howa, H.: Population dynamics of living planktic foraminifera in the hemipelagic southeastern Bay of Biscay, *Mar. Micropaleontol.*, 80, 89–100, 2011.
- Schiebel, R.: Planktic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget, *Global Biogeochem. Cy.*, 16, 1065, doi:10.1029/2001GB001459, 2002.
- Schiebel, R. and Hemleben, C.: Interannual variability of planktic foraminiferal populations and test flux in the eastern North Atlantic Ocean (JGOFS), *Deep-Sea Res. Pt. II*, 47, 1809–1852, 2000.
- Schiebel, R. and Hemleben, C.: Modern Planktic Foraminifera, *Palaeont. Z.*, 79, 135–148, 2005.
- Schiebel, R., Hiller, B., and Hemleben, C.: Impacts of storms on recent planktic foraminiferal test production and CaCO₃ flux in the North Atlantic at 47° N, 20° W (JGOFS), *Mar. Micropaleontol.*, 26, 115–129, 1995.
- Schiebel, R., Waniek, J., Bork, M., and Hemleben, C.: Planktic foraminiferal production stimulated by chlorophyll redistribution and entrainment of nutrients, *Deep-Sea Res. Pt. I*, 48, 721–740, 2001.
- Schmuker, B. and Schiebel, R.: Spatial and temporal distribution of planktic foraminifera in the eastern Caribbean, *Mar. Micropaleontol.*, 46, 387–403, 2002.
- Siccha, M., Schiebel, R., Howa, H., and Schmidt, S.: Short-term and small scale variability in planktic foraminifera test flux rates in the Bay of Biscay, *Deep-Sea Res. Pt. I*, 64, 146–156, 2012.
- Smith, P., Krohn, R., Hermanson, G., Mallia, A., Provenzano, M., Fujimoto, E., Goeke, N., Olson, B. J., and Klenk, D.: Measurement of protein using bicinchoninic acid, *Anal. Biochem.*, 150, 76–85, 1985.
- Spindler, M. and Dieckmann, G. S.: Distribution and abundance of the planktic foraminifer *Neogloboquadrina pachyderma* in sea ice of the Weddell Sea (Antarctica), *Polar Biol.*, 5, 185–191, 1986.
- Spindler, M., Hemleben, C., Salomons, J. B., and Smit, L. P.: Feeding-behavior of some planktonic foraminifera in laboratory cultures, *J. Foramin. Res.*, 14, 1–3, 1984.
- Vincent, E. and Berger, W. H.: Planktonic Foraminifera and their use in paleoceanography. The Oceanic Lithosphere, in: *The Sea*, edited by: Emiliani, C., 7, 1025–1119, 1981.
- Volkman, R.: Planktic foraminifera in the outer Laptev Sea and Fram Strait - modern distribution and ecology, *J. Foramin. Res.*, 30, 157–176, 2000.

- Weyl, P. K.: Micropaleontology and the ocean surface climate, *Science*, 202, 475–481, 1978.
- Yoder, J. A., McClain, C. R., Feldman, G. C., and Esaias, W. E.: Annual cycles of phytoplankton chlorophyll concentrations in the global ocean: a satellite view, *Global Biogeochem. Cy.*, 7, 181–193, 1993.
- Zubkov, M. V. and Sleigh, M. A.: Growth of Amoebae and Flagellates on Bacteria Deposited on Filters, *Microb. Ecol.*, 37, 107–115, 1999.
- Zubkov, M. V., Fuchs, B. M., Eilers, H., Burkill, P. H., and Amann, R.: Determination of Total Protein Content of Bacterial Cells by SYPRO Staining and Flow Cytometry, *Appl. Environ. Microb.*, 65, 3251–3257, 1999.

Chapitre 6

Distribution verticale du carbone dans la colonne d'eau : variations saisonnières et latitudinales dans la zone du Front des Açores



Tri et identification des foraminifères au laboratoire, sous loupe binoculaire. Photo : janvier 2010, avec de gauche à droite : Mark Phipps, Aurore Movellan, Yannick Bayona, Christine Barras et Sophie Retailleau.

6.1 Introduction

Le courant des Açores est la branche sud-est du Gulf Stream. Il apporte dans la région des Açores une masse d'eau chaude, de température moyenne à 18°C, qui reste en surface (SMW, Subtropical Mode Water). Ces eaux chaudes passent en biseau au dessus des eaux tempérées nord atlantiques (NATW, North Atlantic Temperate Water), constituant ainsi le Front des Açores (Figure 6.1). Ce front est également marqué par un fort gradient de chlorophylle *a*. La zone de front hydrographique, *sensus stricto*, se trouve en profondeur en dessous du SMW, et est définie par l'isotherme à 15°C (Gould, 1985). Un isotherme à 15°C au dessus de 200 m de profondeur indique des eaux au nord du front, tandis qu'un isotherme à 15°C au dessous de 300 m de profondeur indique des eaux océaniques au sud du front (Figure 6.1 ; Gould, 1985). Le front des Açores est présent tout au long de l'année, centré sur 34°N, mais qui oscille actuellement entre 32° à 36°N (Gould, 1985).

La zone des Açores a fait l'objet de précédentes études sur les foraminifères planctoniques aussi bien actuels (Schiebel et al., 2002b; Storz et al., 2009), que fossiles (Schiebel et al., 2002a). Ces études avaient pour but d'évaluer l'impact du front des Açores sur les assemblages spécifiques de foraminifères planctoniques, afin de créer un proxy paléocéanographique qui permette de retracer les variations latitudinales du front des Açores au cours des périodes glaciaires-interglaciaires.

Schiebel et al. (2002b) ont observé des abondances faibles de foraminifères planctoniques sur la zone du front des Açores, tandis que de fortes abondances sont observées au nord du front, au-dessus de la thermocline. Cette étude présente les distributions verticales de chaque espèce dans la colonne d'eau, à deux périodes contrastées de l'année (Août et Janvier).

Dans ce chapitre, nous avons utilisé les données faunistiques collectées au cours de 6 missions océanographiques qui ont eu lieu entre 1993 et 2008. Cet ensemble de données permettent une meilleure compréhension de la dynamique de population des foraminifères planctoniques autour

du front des Açores, au cours de différentes saisons. Des données de biomasse ont été également acquises au cours de cette thèse, en provenance de cette zone géographique (campagnes R/V *Poseidon 349* et R/V *Poseidon 377*). Nous disposons ainsi d'un grand nombre de données de biomasse pour les foraminifères planctoniques actuels dans cette zone océanique fortement dynamique.

Nous avons utilisé les données de biomasse présentées Chapitre 4, section 4.3.2 sur notre set de données faunistiques, nous avons pu calculer les biomasses totales des assemblages de foraminifères planctoniques sur l'ensemble de la zone des Açores, avec des échantillonnages répartis tout au long de l'année. Pour chaque assemblage, des valeurs de calcite totale ont été également calculées.

Le but de ce chapitre est d'évaluer l'impact du front des Açores sur la distribution de la biomasse des foraminifères planctoniques utilisant ces nouvelles données afin d'une part d'étudier la distribution verticale du carbone organique (biomasse) et inorganique (calculé à partir des poids de calcite) dans la colonne d'eau, et d'autre part de calculer des budget totaux de carbone pour l'ensemble de la colonne d'eau entre la zone productive et la zone méso-bathyale (<2500 m).

6.2 Matériel et Méthodes

6.2.1 Missions océanographiques

Les données utilisées ont été collectées au cours des campagnes *Arquipelago FCA97C*, R/V *Poseidon 231/3*, et R/V *Poseidon 247/2* de Schiebel et al. (2002b). Nous les avons complétées par des données faunistiques acquises au cours de trois campagnes supplémentaires effectuées en mai 1992 (R/V *Meteor 31-3*), juin 1996 (R/V *Meteor 36-2*) et décembre 2007 (R/V *Poseidon 377*). Les données de la mission R/V *Poseidon 377* (piquage, identification, mesures de la taille des tests individuels) ont été acquises au cours de cette thèse. Au cours de ces missions, 20 stations ont été échantillonnées dans la zone des Açores (Tableau 6.1, Figure 6.2). A partir des profils de température et conductivité (sonde

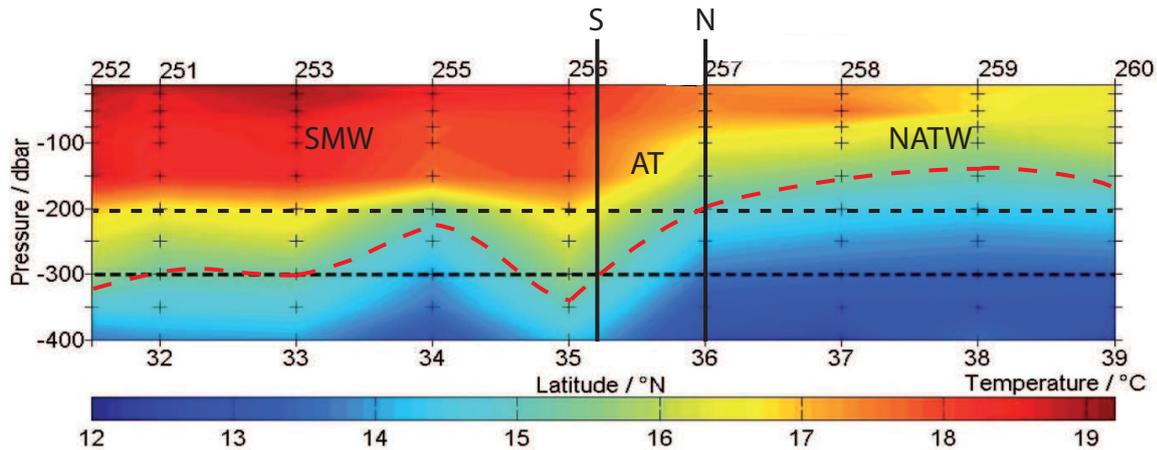


FIGURE 6.1: Distribution verticale des températures le long du transect 22°W, de 31.5°N à 39°N, basé sur des données CTD au cours de la mission R/V *Poseidon* 349. La ligne hachurée rouge indique la position approximative de l'isotherme 15°C définissant le front des Açores. Les barres noires verticales indiquent les limites Nord et Sud du front, lorsque l'isotherme est situé entre 200 et 300 m de profondeur. Au moment de la mission, le front était donc situé entre 35° et 36°N de latitude (figure modifiée d'après Waniek and Party, 2007).

CTD) réalisés à chaque station et chaque mission, la position du Front des Açores a été déterminée (par ex. Schiebel et al., 2002b). La position relative de chaque station par rapport à ce front océanique à chaque saison d'échantillonnage est donc connue. Seulement les deux Stations 694 et 696 (Tableau 6.1, Figure 6.2) sont situées en permanence au sud du Front (30 et 31°N), tout au long de l'année. Toutes les autres stations échantillonnées sont balayées par le front au cours de l'année (32 à 36°N). Nous ne disposons d'aucune station qui soit située en permanence au nord du front (Schiebel et al., 2002b; Waniek and Party, 2007).

Au cours de chacune de ces missions, les échantillons de plancton ont été prélevés avec un multinet Hydrobios-midi (maille 100 μm , 50x50 cm d'ouverture). La colonne d'eau a été échantillonnée depuis la surface, jusqu'à 2500 m de profondeur pour les missions R/V *Meteor* 21-3, R/V *Poseidon* 231/3, R/V *Poseidon* 247/2. Pour la mission B/O *Arquipelago* FCA97C, la colonne d'eau a été échantillonnée entre 0 et 700 m de profondeur, de la surface à 2000 m de profondeur pour la mission R/V *Poseidon* 377, et de la surface à 100 m de profondeur pour la mission R/V *Meteor* 36-2 (Tableau 6.1).

De la surface à 100 m de profondeur, les échantillons ont été prélevés selon des intervalles de profondeur de 20 m (0-20-40-60-80-100 m). Le bas de la colonne d'eau a été échantillonné selon les intervalles 100-200-300-500-700-1000-1500-2000-2500 m de profondeur. Les échantillons ont été préservés dans une solution de 4% de formaldéhyde tamponnée à l'hexaméthyltétramine à un pH de 8,2.

6.2.2 Assemblages

De retour en laboratoire, les foraminifères planctoniques ont été individuellement prélevés à l'aide d'un pinceau. Chaque individu a été identifié à un niveau spécifique, et les vivants (porteurs d'un cytoplasme) ont été distingués des morts (tests vides).

Pour l'ensemble des missions, à l'exception de la mission R/V *Poseidon* 377, les foraminifères ont été identifiés selon les classes de taille suivantes : <100-125-150-200-250-315 et >315 μm . Pour la mission R/V *Poseidon* 377, chaque individu a été photographié et mesuré grâce à un microscope semi automatisé à lumière incidente (logiciel analySIS®, Bollmann et al., 2004; Clayton et al., 2009). On connaît donc la taille exacte de chaque individu.

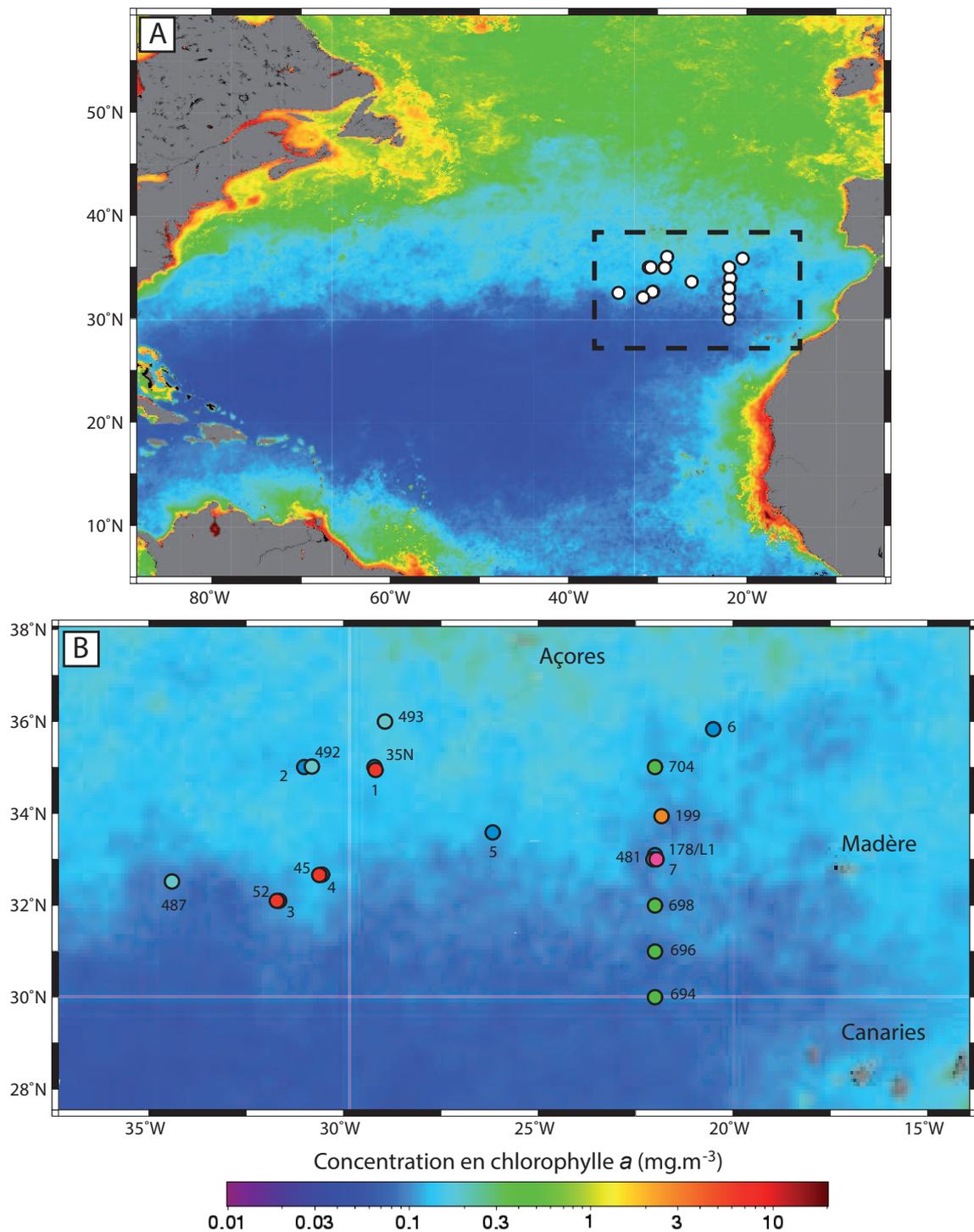


FIGURE 6.2: Position géographique des 20 stations échantillonnées au cours des 6 campagnes océanographiques dans la zone des Açores dans l'Atlantique Nord (Tableau 6.1). (A) Le gradient de couleur représente la concentration en chlorophylle a. On observe un fort gradient de chlorophylle a sur la zone du front des Açores. (B) Chaque campagne océanique a été représentée selon un motif différent : R/V *Meteor* 21-3 (orange), R/V *Meteor* 36-2 (rose), B/O *Arquipelago* FCA97C (rouge), R/V *Poseidon* 231/3 (turquoise), R/V *Poseidon* 247/2 (bleu), R/V *Poseidon* 377 (vert). Concentration de chlorophylle a modifiées d'après cartes du site internet MODIS, <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>.

TABLE 6.1: Liste des stations échantillonnées au cours des 6 campagnes océanographiques, avec les dates, coordonnées géographiques et les différentes profondeurs échantillonnées. (*) stations pour lesquelles nous disposons de mesures de biomasse de certains individus selon la méthode BCA. (**) stations pour lesquelles nous disposons à la fois de comptages des individus dans la colonne d'eau, ainsi que de mesures de biomasse pour un certain nombre d'individus. Pour toutes les autres stations, les individus ont été comptés et leur distribution verticale dans la colonne d'eau est connue.

Mission	Date	Stations	Latitude (°N)	Longitude (°W)	Profondeur des filets (m)
R/V <i>Meteor</i> 21-3	11/05/1992	199	33°56,392	21°50,180	0–100
R/V <i>Meteor</i> 21-3	11/05/1992	199	33°56,434	21°50,321	100–700
R/V <i>Meteor</i> 21-3	11/05/1992	199	33°56,564	21°50,304	700–2500
R/V <i>Meteor</i> 36-2	25/06/1996	178/L1	33°00,163	22°00,031	0–100
<i>Arquipelago</i> FCA97C	01/08/1997	45	32°39,7'	30°35,01'	0–100
<i>Arquipelago</i> FCA97C	01/08/1997	45	32°39,735'	30°35,273'	100–700
<i>Arquipelago</i> FCA97C	02/08/1997	52	32°05,752'	31°41,226'	0–100
<i>Arquipelago</i> FCA97C	02/08/1997	52	32°06,115'	31°39,887'	100–700
<i>Arquipelago</i> FCA97C	04/08/1997	35-N	34°55,867'	29°10,7'	100–700
<i>Arquipelago</i> FCA97C	04/08/1997	35-N	34°56,488'	29°10,677'	0–100
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	06/08/1997	481	32°59,738'	21°59,065'	700–2500
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	06/08/1997	481	32°59,768'	21°59,957'	100–700
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	06/08/1997	481	33°00,007'	21°59,957'	0–100
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	11/08/1997	487	32°30,851'	34°24,197'	100–700
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	11/08/1997	487	32°30,921'	34°24,197'	700–2500
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	11/08/1997	487	32°31,048'	34°24,038'	0–100
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	11/08/1997	487	32°310'	34°240'	0–3784
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	13/08/1997	492	35°00,567'	30°48,562'	0–120
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	13/08/1997	492	35°00,857'	30°48,622'	0–100
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	14/08/1997	493	35°59,985'	28°56,046'	0–100
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	14/08/1997	493	36°00,411'	28°55,822'	100–700
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	14/08/1997	493	36°01,099'	28°55,57'	700–2500
R/V <i>Poseidon</i> 231/3	14/08/1997	493	36°01,694'	28°56,063'	0–3000
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	17/01/1999	1	35°00,032'	29°12,401'	700–2500
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	17/01/1999	1	35°00,041'	29°12,311'	100–700
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	17/01/1999	1	35°00,101'	29°12,218'	0–100
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	18/01/1999	2	34°58,367'	31°03,127'	700–2500
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	18/01/1999	2	34°59,574'	31°00,571'	100–700
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	18/01/1999	2	35°00,003'	31°00,068'	0–100
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	19/01/1999	3	32°06,15'	31°39,213'	0–100
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	19/01/1999	3	32°06,221'	31°39,553'	100–700
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	19/01/1999	3	32°06,545'	31°40,929'	700–2500
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	19/01/1999	4	32°40,153'	30°33,182'	0–100
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	19/01/1999	4	32°40,189'	30°32,937'	100–700
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	20/01/1999	4	32°40,276'	30°32,325'	700–2500
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	21/01/1999	5	33°34,948'	26°10,031'	0–100
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	21/01/1999	5	33°35,767'	26°09,432'	100–700
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	21/01/1999	5	33°36,31'	26°08,778'	700–2500
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	22/01/1999	6	35°49,725'	20°29,374'	100–700
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	22/01/1999	6	35°49,979'	20°30,055'	0–100

TABLE 6.1: (suite)

Mission	Date	Stations	Latitude (°N)	Longitude (°W)	Profondeur des filets (m)
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	23/01/1999	6	35°49,009'	20°27,257'	700–2500
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	24/01/1999	7	33°04,014'	22°00,873'	700–2500
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	24/01/1999	7	33°04,574'	22°00,251'	100–700
R/V <i>Poseidon</i> 247/2	24/01/1999	7	33°04,954'	21°59,913'	0–100
R/V <i>Poseidon</i> 349	10/04/2007	254*	32°59,990'	22°00,037'	0-1500
R/V <i>Poseidon</i> 349	11/04/2007	256*	34°59,98'	22°00,05'	0-2000
R/V <i>Poseidon</i> 349	12/04/2007	258*	37°00 ;001'	22°00,067'	100-2000
R/V <i>Poseidon</i> 349	16/04/2007	263*	34°59,910'	20°0,069'	0-700
R/V <i>Poseidon</i> 349	17/04/2007	265*	33°1,468'	21°58,737'	100-2000
R/V <i>Poseidon</i> 349	18/04/2007	267*	32°0,010'	19°59,998'	0-1000
R/V <i>Poseidon</i> 349	20/04/2007	270*	29°59,99'	21°59,79'	0-700
R/V <i>Poseidon</i> 377	10/12/2008	694**	29°59,98'	21°56,98'	0-2000
R/V <i>Poseidon</i> 377	11/12/2008	696**	30°59,90'	21°559,73'	0-700
R/V <i>Poseidon</i> 377	11/12/2008	698**	32°00'	22°00,01'	0-700
R/V <i>Poseidon</i> 377	13/12/2008	704**	35°00,05'	21°59,64'	0-2000

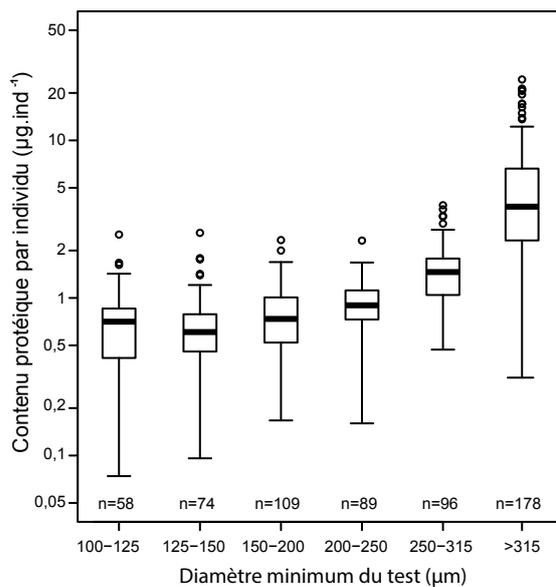


FIGURE 6.3: Distribution du contenu protéique pour chaque classe de taille (diamètre minimum) de foraminifères planctoniques d'après l'ensemble des données présentées Chapitre 4, section 4.3.2. Pour chaque classe de taille sont représentés la plus petite observation, le quartile inférieur, la médiane, le quartile supérieur, et la plus grande observation ; Les valeurs extrêmes sont représentées par des ronds vides. Les valeurs moyennes et écart types sont donnés Tableau 6.2.

6.2.3 Densité, biomasse et masse de calcite des assemblages

Pour chaque station, chaque profondeur de chaque campagne, les densités de foraminifères vivants et morts ont été calculées par m^3 d'eau filtrée. Pour calculer ces densités, nous avons normalisé les abondances par le nombre de m^3 d'eau filtré par chaque filet à plancton de chaque mission.

La biomasse protéique totale de l'assemblage (équivalente au carbone organique, Chapitre 2) a été calculée selon les corrélations biomasse/taille mises au point au Chapitre 4 (Table 6.2, Figure 6.3). Tout individu d'une même classe de taille s'est vu attribuer la même biomasse, quelle que soit son espèce, étant donné que nous n'avons montré aucune différences inter-spécifiques statistiquement significatives (cf Chapitre 4). Pour calculer les biomasses totales de chaque assemblage, la densité des individus porteurs de cytoplasme de chaque classe de taille a été multipliée par le contenu protéique moyen des individus de cette classe de taille, puis la somme de la biomasse par m^3 de chaque classe de taille a permis d'obtenir une valeur totale pour l'assemblage.

TABLE 6.2: Contenu protéique moyen, et masse moyenne du test pour chaque classe de taille de foraminifères planctoniques. Ces valeurs sont issues des données présentées Chapitre 4, section 4.3.2.

Classe de taille (μm)	Contenu protéique (μg)		Masse du test (μg)	
	Moyenne	Écart type	Moyenne	Écart type
100-125	0,720	0,411	1,029	0,689
125-150	0,684	0,394	1,552	0,806
150-200	0,802	0,385	2,035	1,195
200-250	0,946	0,354	3,716	1,380
250-315	1,507	0,672	6,319	2,763
>315	5,269	4,353	20,499	16,451

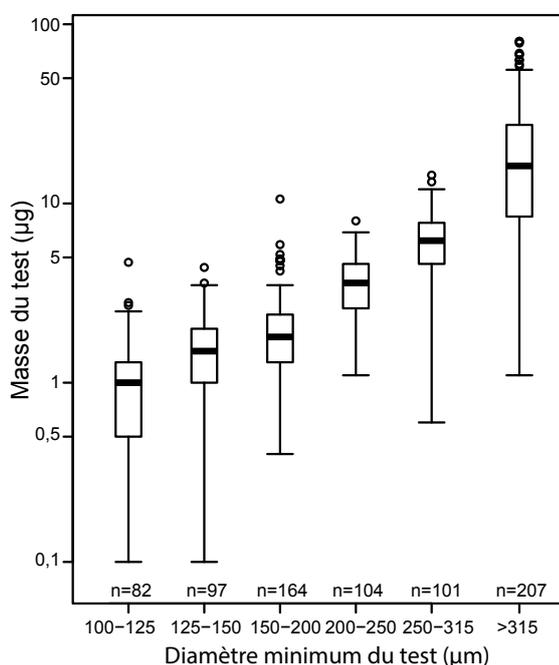


FIGURE 6.4: Distribution de la masse du test pour chaque classe de (diamètre minimum) de foraminifères planctoniques d'après l'ensemble des données présentées Chapitre 4, section 4.3.2. Pour chaque classe de taille sont représentés la plus petite observation, le quartile inférieur, la médiane, le quartile supérieur, et la plus grande observation ; Les valeurs extrêmes sont représentées par des ronds vides. Les valeurs moyennes et écart types sont donnés Tableau 6.2.

Pour chaque station et profondeur, la masse totale de calcite des tests de foraminifères planctoniques par m^3 d'eau a été calculée à partir de mesures de poids de deux origines différentes. Les masses de calcite ont été calculées en premier lieu avec les valeurs utilisées par Schiebel and Hemleben (2000), basées sur

des pesées de foraminifères effectuées dans les années 1990. Ces auteurs donnent des valeurs moyennes de masse de calcite par classe de taille pour 9 espèces majeures, et une valeur moyenne pour toutes les espèces. Les valeurs totales de calcite des assemblages ont été calculées en multipliant, pour chaque espèce et chaque classe de taille, la densité par les valeurs de masses données pour l'espèce donnée, ou la valeur moyenne pour l'ensemble des foraminifères planctoniques dans le cas où les valeurs exactes pour l'espèce n'étaient pas disponibles.

Une seconde valeur de calcite des assemblages a été calculée à partir des corrélations masse/taille présentées Chapitre 4, section 4.3.2 (Tableau 6.2, Figure 6.4). Pour chaque classe de taille, la densité de foraminifères a été multipliée par la masse moyenne des tests de foraminifères. Les masses de calcite ont été calculées sans distinction entre les espèces étant donné que nous n'avons mis en évidence aucune différences interspécifiques significatives (Chapitre 4, section 4.3.5). Le carbone inorganique contribuant à 12% d'une mole de calcite, la masse totale de carbone inorganique a été calculée pour chaque assemblage.

Dans un but d'homogénéisation des données, seule la valeur de calcite calculée à partir des poids de calcite de cette thèse sera utilisée, mais les résultats obtenus à partir des deux valeurs de calcite seront comparées, et les différences observées seront discutées.

Nous avons ensuite calculé le budget total moyen en carbone organique, inorganique et to-

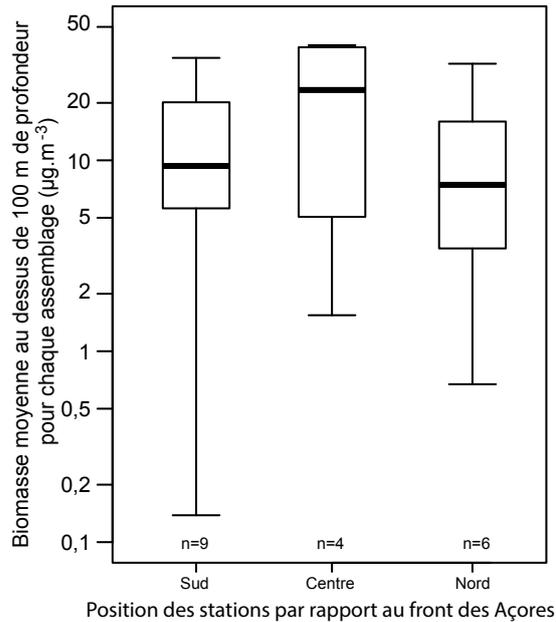


FIGURE 6.5: Distribution de la biomasse totale des assemblages en fonction de la position de la station par rapport au Front des Açores au moment de l'échantillonnage de chaque campagne. Pour chaque groupe de station (nord, centre et sud du front) sont représentés la plus petite observation, le quartile inférieur, la médiane, le quartile supérieur, et la plus grande observation ; Les valeurs extrêmes sont représentées par des ronds vides ; n est le nombre d'individus dont la biomasse a été mesurée. Les distributions des trois groupes ne sont pas significativement différentes ($p = 0,80$).

tal pour différents compartiments de la colonne d'eau : zone de production, twilight zone, zone profonde et enfin pour l'ensemble de la colonne d'eau échantillonnée. Pour cela nous avons calculé le carbone organique et inorganique par m^3 total moyen des assemblages de chaque tranche d'eau échantillonnée (0-20-40-60-80-100-200-300-500-700-1000-1500-2000-2500 m), et ensuite nous avons calculé des valeurs de carbone moyennes pour les différentes zones (production, twilight et profonde) étudiées.

6.3 Résultats

6.3.1 Comparaison de la biomasse totale des assemblages, en fonction de la position des stations par rapport au front des Açores

La production de biomasse étant concentrée dans les 100 premiers mètres de surface de la

colonne d'eau, nous avons calculé la biomasse moyenne sur cet intervalle de profondeur. Les biomasses totales de chaque assemblage prélevé aux différentes stations, pendant chaque mission, ont été comparées entre elles en fonction de leur position par rapport au Front des Açores au moment de leur échantillonnage (Figure 6.5). Les stations ont été classées dans trois groupes : les stations au Sud du front (11 stations), celles au Nord (6 stations), et enfin elles qui sont situées sur le front (4 stations). Les valeurs de biomasse des assemblages ont été comparées avec une ANOVA (logiciel R, v.2.15).

L'analyse n'a permis de montrer aucune corrélation entre la biomasse de surface (au dessus de 100 m) et la position du front ($p = 0,80$). Cela signifie que les données de biomasse totale des assemblages sont indépendantes de la position du front au moment de l'échantillonnage.

6.3.2 Variations saisonnières

Les valeurs de densité moyenne de foraminifères planctoniques ont été calculées sur toute la tranche d'eau à différentes périodes de l'année : janvier, mai, juin, août et décembre. Les valeurs de densité tout au long de l'année (Figures 6.6A et 6.6 C), de calcite et de biomasse (Figures 6.7 A et 6.7 C) ont été calculées à partir d'interpolations : sur 100 m de profondeur, 30 jours, et 1° de latitude. Les interpolations sont effectuées sur 4 mesures autour de chaque point (2 mesures verticales, et deux mesures horizontales).

On observe un grand nombre de foraminifères planctoniques au mois de janvier, qu'il s'agisse des assemblages totaux ($>50 \text{ ind.m}^{-3}$) ou des individus vivants uniquement ($>20 \text{ ind.m}^{-3}$, Figure 6A). Au printemps, en mai et juin, on observe de très faibles densités de foraminifères vivants ($<5 \text{ ind.m}^{-3}$), ainsi que peu de tests vides (assemblage total : $5-10 \text{ ind.m}^{-3}$). En août et décembre, le nombre d'individus vivants varie de 5 à 20 ind.m^{-3} , tandis que les assemblages totaux atteignent plus de 50 tests par m^3 . Globalement,

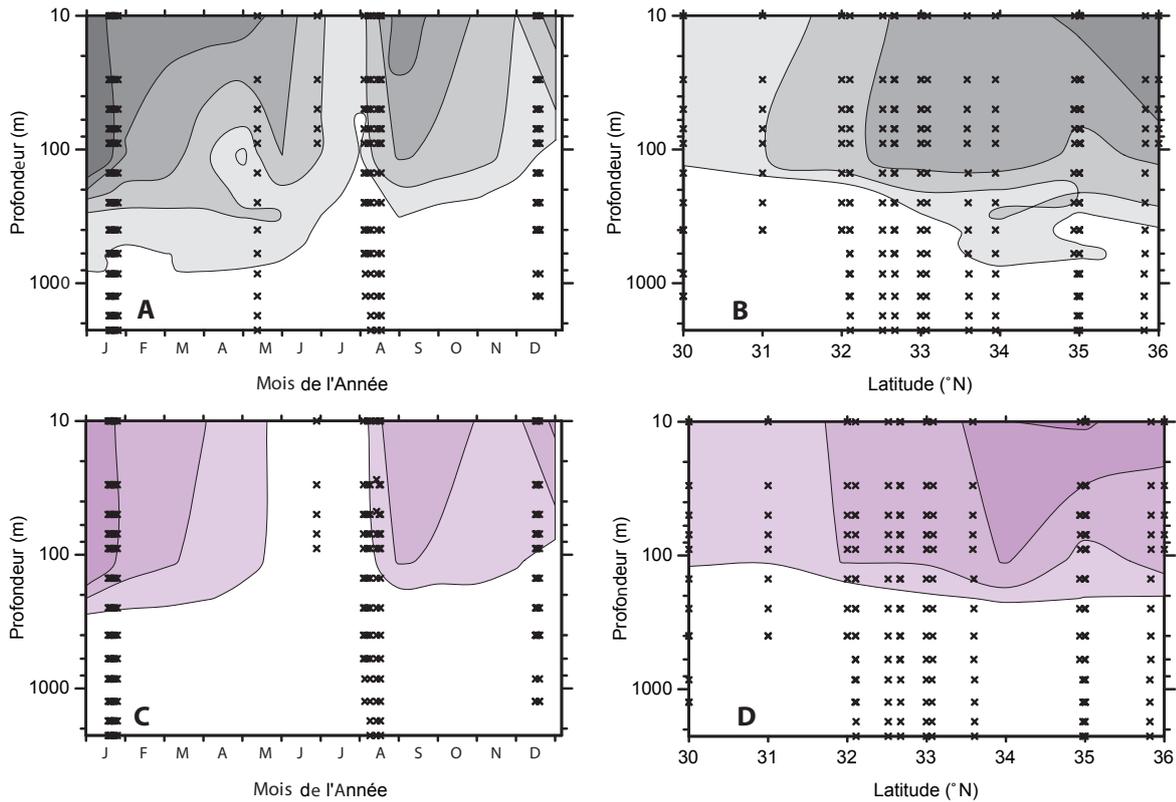


FIGURE 6.6: Densité par m^3 d'eau des tests de foraminifères planctoniques (A, B) et des individus vivants (C, D) dans la colonne d'eau au cours de l'année (A, C) et en fonction de la latitude (B, D). Pour la densité totale (individus morts + vivants), les densités sont indiquées en tons de gris qui correspondent à <5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-50 et >50 $ind.m^{-3}$. Les densités d'individus porteurs de cytoplasme sont indiqués en tons de violet correspondant à <5, 5-10, 10-20, 20-30, >30 $ind.m^{-3}$. Les différentes figures ont été réalisées à partir d'interpolations sur 100 mètres de profondeur, 30 jours, et 1° de latitude. Les interpolations sont effectuées sur 4 mesures autour de chaque point de données indiquées par des x. Isolignes arrondies.

les densités de foraminifères planctoniques varient donc beaucoup en fonction des saisons (Figures 6.6A et 6.6C).

Les valeurs de calcite et de biomasse observées suivent les mêmes tendances (Figures 6.7A et 6.7C) : les plus fortes valeurs sont observées au mois de janvier, avec des pics allant jusqu'à plus de $200 \mu g.m^{-3}$ pour la calcite, et plus de $20 \mu g.m^{-3}$ pour la biomasse. Les valeurs les plus faibles sont observées en avril et août, globalement en dessous de $5 \mu g.m^{-3}$ pour la biomasse, et en dessous de $100 \mu g.m^{-3}$ pour la calcite. Ces éléments sont présents essentiellement au dessus de 100 m dans la colonne d'eau, mais on observe également la présence de calcite et de biomasse en dessous de cette profondeur, donc en dessous de la thermocline.

6.3.3 Variations latitudinales

Les valeurs de densité tout en fonction de la latitude (Figures 6.6B et 6.6D), de calcite et de biomasse (Figures 6.7B et 6.7D) ont été calculées à partir d'interpolations : sur 100 m de profondeur, 30 jours, et 1° de latitude. Les interpolations sont effectuées sur 4 mesures autour de chaque point (2 mesures verticales, et deux mesures horizontales).

Les stations étudiées ont été échantillonnées entre $30^\circ N$ et $36^\circ N$ de latitude. Les deux stations les plus au Sud sont systématiquement, et tout au long de l'année au sud du Front. Le front se déplaçant entre $32^\circ N$ et $36^\circ N$, aucune des stations échantillonnées n'est systématiquement au Nord

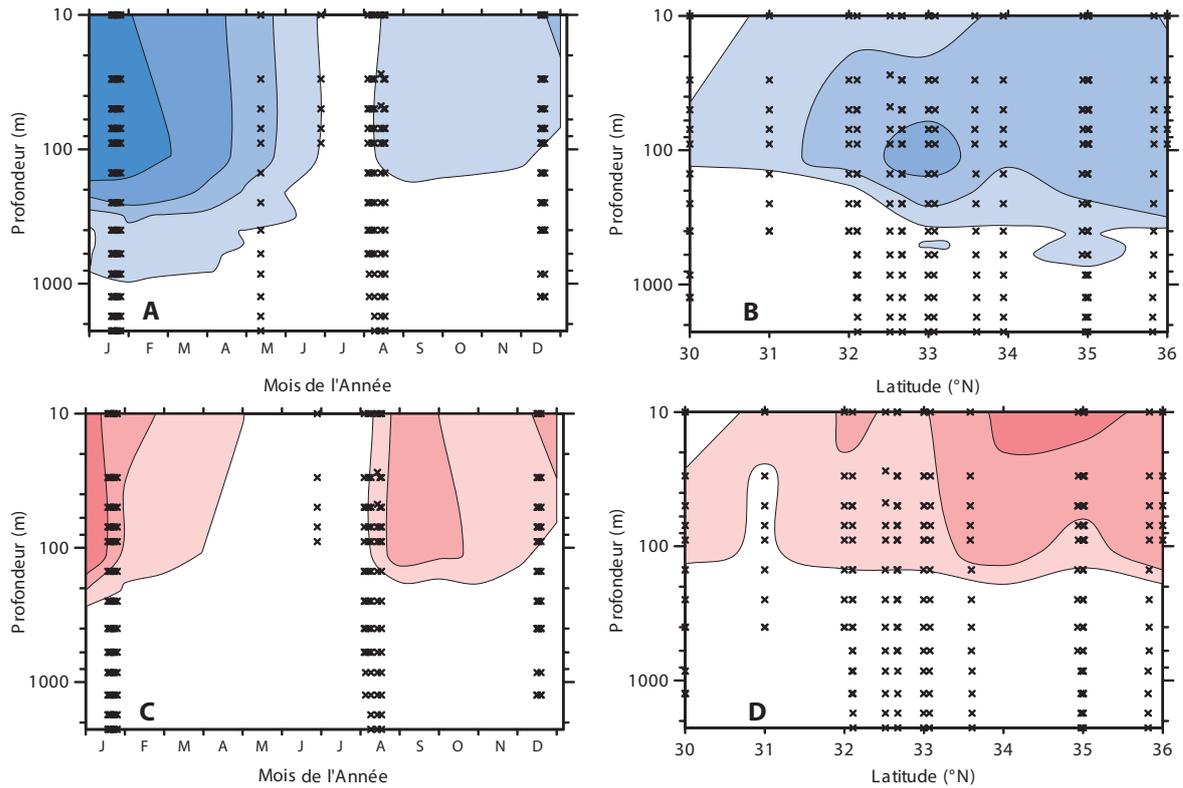


FIGURE 6.7: Concentration en $\mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ d'eau en calcite (A, B) et en biomasse (carbone organique, (C, D)) dans la colonne d'eau au cours de l'année (A, C) et en fonction de la latitude (B, D). Pour la calcite, les densités sont indiquées en tons de bleu qui correspondent à <20 , $20\text{-}50$, $50\text{-}100$, $100\text{-}200$, et $>200 \mu\text{g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-3}$. Les concentrations en carbone organique sont indiquées en tons de rose correspondant à <5 , $5\text{-}10$, $10\text{-}20$, $>20 \mu\text{g}\cdot\text{Corg}\cdot\text{m}^{-3}$. Les différentes figures ont été réalisées à partir d'interpolations sur 100 mètres de profondeur, 30 jours, et 1° de latitude. Les interpolations sont effectuées sur 4 mesures autour de chaque de données indiquées par des x . Isolignes arrondies.

du front, même si certaines étaient au nord au moment de l'échantillonnage. Les deux stations les plus au sud (30 et 31°N) se distinguent des autres. Le nombre d'individus vivants par mètre cube d'eau, la biomasse, ainsi que le nombre de tests calcitique, et la masse totale de calcite des tests pour chaque assemblage sont très faibles par rapport aux stations des latitudes plus élevées (Figures 6.6 et 6.7). Pour ces deux stations, le nombre d'individus total ou vivant des assemblages ne dépasse que rarement les $10 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$, la quantité de calcite est inférieure à $50 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$, et la biomasse inférieure à $10 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$. Cependant ces deux stations ont été échantillonnées en décembre 2007 (R/V *Poseidon* 377), et il est possible que ce que nous observons soit un effet de la saisonnalité.

Les autres stations plus au nord, qui sont balayées par le front des Açores au cours de l'année, montrent une présence plus forte des foraminifères planctoniques au dessus de la thermocline, aussi bien vivants que morts. On distingue principalement deux zones. Entre 32 et 34°N , les densités des assemblages totaux ou d'individus vivants varient entre 5 et $30 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$. La calcite présente un pic de concentration avec plus de $100 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ autour de 100 m de profondeur, mais reste globalement entre 20 et $100 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$, et la biomasse varie entre 5 et $20 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$. Au dessus de 34°N , la densité totale de foraminifères planctoniques, ainsi que le nombre d'individus vivants dépasse les $30 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ en surface, la calcite varie principalement entre 50 et $100 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$, et la biomasse excède les $20 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ en surface ($0\text{-}20 \text{ m}$ de profondeur) et varie entre 5 et $20 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ entre la surface et plus de 100 m de profondeur.

6.3.4 Budget de carbone organique et inorganique dans la colonne d'eau

La majorité des foraminifères vivent dans la partie supérieure de la colonne d'eau, au dessus de la thermocline (environ 100 m de profondeur). Il s'agit de la zone où nous observons la plus grande concentration de foraminifères vivants et morts (Figures 6.6 et 6.7). Par conséquent, les valeurs de biomasse et calcite moyennes des assemblages calculées sont les plus élevées dans cette tranche d'eau. Lorsqu'on observe les profils verticaux de carbone organique et inorganique dans la colonne d'eau (Figures 6.8 et 6.9), on voit que les valeurs sont plus faibles en profondeur, 3 à 4 ordres de grandeur de différence (Tableau 6.3).

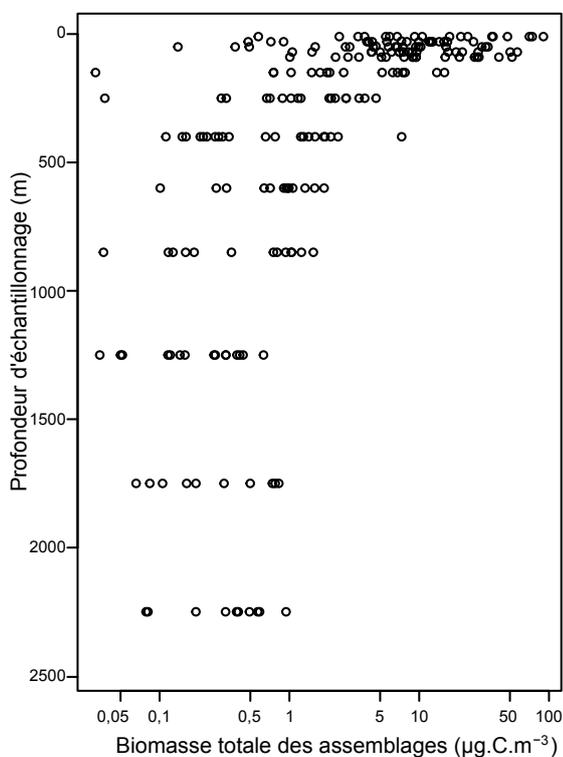


FIGURE 6.8: Distribution de la biomasse (carbone organique) totale des assemblages de foraminifères planctoniques en fonction de la profondeur. Chaque point est représenté au milieu de l'intervalle de profondeur échantillonné. n=206.

Afin d'observer la corrélation entre le carbone organique et inorganique des assemblages, nous avons distingué trois tranches d'eau (Figure 6.10) : la zone de production (au dessus de

100 m), la « twilight zone » (100-1000 m, d'après Buesseler et al., 2007), et l'océan « profond » (1000-2500 m). Ces deux dernières tranches d'eau forment la zone d'export de la matière produite depuis la couche productive de surface (cf. Koeve, 2002). Nous avons comparé les pentes et ordonnées à l'origine des trois droites de régression grâce à un modèle linéaire (logiciel R, v.2.15). Aucune différence significative n'est observée entre les droites de régression pour la twilight zone et l'océan profond, entre 100-1000 m et 1000-2500 m de profondeur ($p = 0,15$ pour l'ordonnée à l'origine, $p = 0,34$ pour la pente de la droite). En revanche, la zone de production (0-100 m) présente une ordonnée à l'origine significativement plus élevée ($p < 0,00001$), et une pente qui n'est pas statistiquement différente des deux autres ($p = 0,93$). Au final, nous observons une différence significative entre la zone de production et la zone d'export de la colonne d'eau.

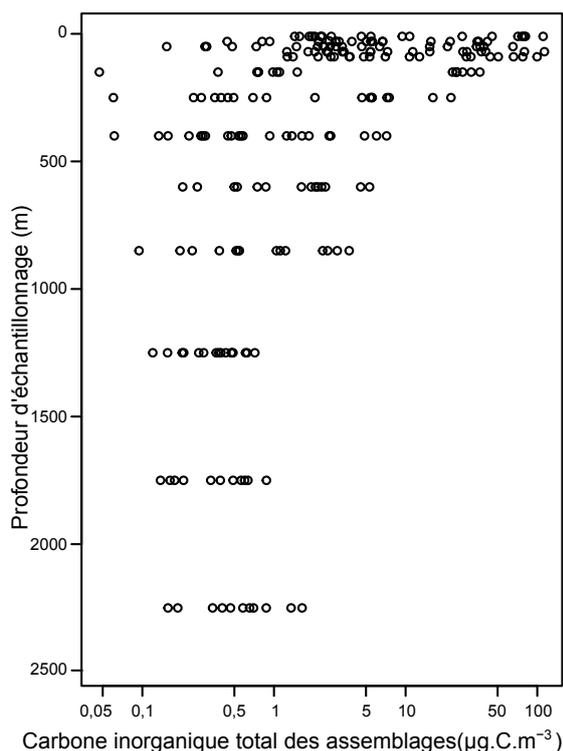


FIGURE 6.9: Distribution du carbone inorganique total des assemblages de foraminifères planctoniques en fonction de la profondeur. Chaque point est représenté au milieu de l'intervalle de profondeur échantillonné. n=218.

TABLE 6.3: Budget moyen du carbone organique, inorganique et total pour chaque tranche d'eau en moyenne dans la zone des Açores. Le budget total pour la zone de production, la twilight zone, la zone profonde et le budget total sur l'ensemble de la colonne d'eau ont été calculés. Le ratio de carbone organique/inorganique a également été calculé pour chaque tranche d'eau, et pour les différents compartiments de la colonne d'eau.

Tranche d'eau échantillonnée (m)	C_{org} ($\mu\text{g.C.m}^{-3}$)		C_{inorg} ($\mu\text{g.C.m}^{-3}$)		C_{tot} ($\mu\text{g.C.m}^{-3}$)	Ratio C_{org}/C_{inorg}
	Moyenne	Écart type	Moyenne	Écart type		
0-20	25,935	27,907	29,350	37,237	55,284	0,884
20-40	9,285	6,684	10,708	13,510	19,993	0,867
40-60	9,809	10,775	12,742	18,344	22,552	0,770
60-80	14,645	15,956	21,193	30,863	35,838	0,691
80-100	15,419	14,521	24,649	30,612	40,068	0,626
100-200	4,700	4,685	12,400	13,941	17,099	0,379
200-300	1,770	1,349	4,390	6,224	6,161	0,403
300-500	1,177	1,593	1,562	2,044	2,739	0,753
500-700	0,898	0,502	1,814	1,610	2,711	0,495
700-1000	0,640	0,501	1,264	1,225	1,904	0,506
1000-1500	0,249	0,173	0,373	0,170	0,622	0,667
1500-2000	0,377	0,308	0,396	0,244	0,773	0,950
2000-2500	0,406	0,263	0,647	0,485	1,054	0,627
Zone de production (0-100 m)	15,019	15,168	19,728	26,113	34,747	0,767
Twilight zone (100-1000 m)	1,837	1,726	4,286	5,009	6,123	0,507
Zone profonde (1000-2500 m)	0,344	0,248	0,472	0,300	0,816	0,748
Moyenne (0-2500 m)	6,562	6,555	9,345	12,039	15,907	0,663

Lorsqu'on observe la distribution de ce ratio (carbone organique/carbone inorganique des assemblages) en fonction de la profondeur d'échantillonnage (Figure 6.11), cette tendance est confirmée et la diminution est significative ($p < 0.0005$). Cette représentation permet également de voir que les données des tranches d'eau superficielles présentent une plus grande variance par rapport aux données de l'océan plus profond (Figure 6.11).

Le budget total de carbone a été calculé pour la zone des Açores (Tableau 6.3). Pour cela, les valeurs moyennes de carbone organique et inorganique par m^3 de chaque tranche d'eau ont été

calculées, et le budget total a été calculé pour différentes tranches d'eau.

On observe une reminéralisation du carbone total de 82% entre la zone de production, et la twilight zone, et une reminéralisation de 15% entre la twilight zone et la zone profonde.

Le budget total de carbone sur l'ensemble de la colonne d'eau à un instant donné est de 6,56 $\mu\text{g.C.m}^{-3}$ pour le carbone organique, 9,34 $\mu\text{g.C.m}^{-3}$ pour le carbone inorganique et 15,90 $\mu\text{g.C.m}^{-3}$ pour le carbone total. Le ratio entre le carbone organique et inorganique varie de

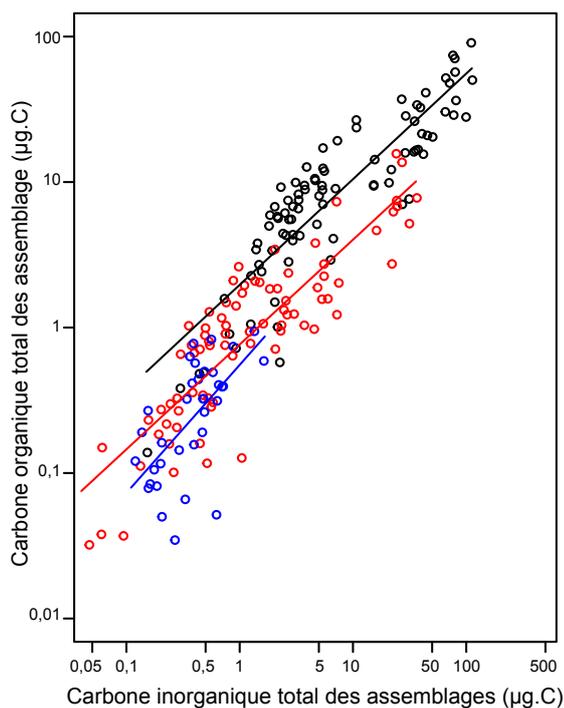


FIGURE 6.10: Corrélations entre le carbone organique et inorganique des assemblages pour trois zones de la colonne d'eau : zone de production (au dessus de 100 m, en noir), « twilight zone » (100-1000 m, en rouge), zone profonde (au dessous de 1000 mètres, en bleu). L'ordonnée à l'origine de la droite de régression de la zone de production, en noir, est significativement différente de celles des zones d'export ($p < 0,00001$), même si la pente n'est pas significativement différente ($p = 0,93$). Il n'y a pas de différences significatives entre les deux zones d'export, en bleu et en rouge (ordonnée à l'origine : $p = 0,16$; pente : $p = 0,34$).

0,38 à 0,95 sur l'ensemble des tranches d'eau étudiées, et présente une moyenne globale de 0,66 sur l'ensemble de la colonne d'eau (zone de production = 0,77, twilight zone = 0,51, zone profonde = 0,75). Le ratio C_{org}/C_{inorg} varie de 0,76 à 0,51 entre la zone de production et la twilight zone, mais la zone profonde présente le même ratio que la zone de production (0,75).

6.3.5 Comparaison des masses de calcite calculées à partir de différentes valeurs

Les masses totales de calcite pour chaque assemblage ont été calculées à partir des données de Schiebel and Hemleben (2000), ainsi qu'à par-

tir des données acquises au cours de cette thèse. Les valeurs obtenues diffèrent significativement ($p < 0,00001$). Les masses de calcite calculées à partir des données de Schiebel and Hemleben, 2000 présentent des valeurs systématiquement plus élevées de 20% (pente = 0,80) par rapport aux valeurs calculées à partir des données de cette thèse (Figure 6.12).

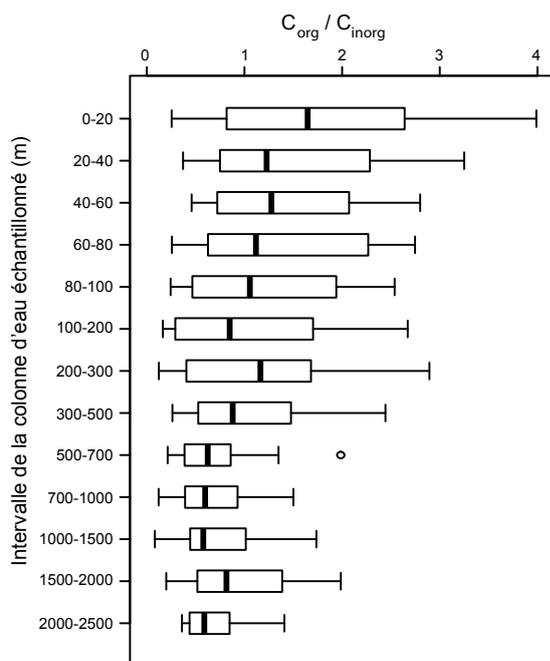


FIGURE 6.11: Distribution du ratio entre le carbone organique et le carbone inorganique des assemblages, en fonction de la profondeur. Le ratio diminue vers les profondeurs de manière significative ($p < 0,001$). Il y a une plus grande variance pour les assemblages de la zone la plus superficielle, et des variances plus faibles au fur et à mesure que la profondeur augmente.

6.4 Discussion

La biomasse des assemblages de foraminifères dans la colonne d'eau (de 0 à 2500 m) a été calculée, à 5 périodes de l'année, sur 20 sites de la zone des Açores. Nous n'avons pas trouvé de différences significatives de la biomasse des assemblages de foraminifères planctoniques en fonction de leur position par rapport au Front des Açores, et ce quelque soit la période de l'année considérée.

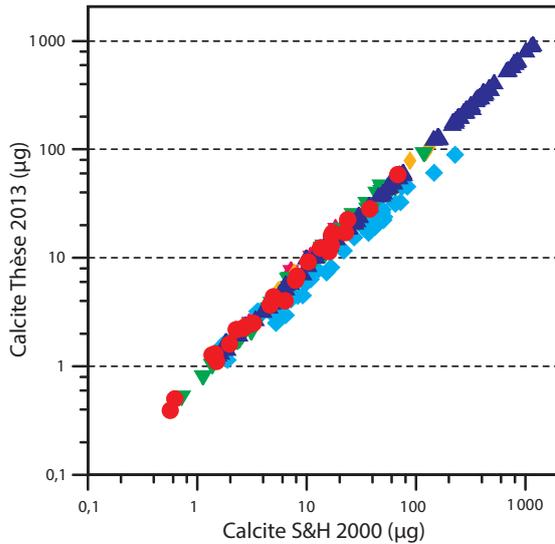


FIGURE 6.12: Corrélation entre les masses de calcite totales pour chaque assemblage calculées à partir des données de cette thèse, et à partir de Schiebel and Hemleben (2000). Chaque campagne océanique a été représentée selon un motif différent : R/V Meteor 21-3 (losanges oranges), R/V Meteor 36-2 (étoiles roses), B/O Arquipelago FCA97C (ronds rouges), R/V Poseidon 231/3 (losanges turquoise), R/V Poseidon 247/2 (triangles bleus), R/V Poseidon 377 (triangles inversés verts). Il y a une différence significative de 20% entre les valeurs calculées à partir des valeurs de Schiebel and Hemleben (2000) pour les années 1990 et les valeurs calculées ici pour les années 2010 (pente de la droite = 0,80).

Le front se situant en profondeur, sous la masse d'eau SMW, il est possible que son impact soit limité sur les couches superficielles de la colonne d'eau, où les foraminifères planctoniques sont abondants, et où les maxima de biomasse et de calcite sont concentrés. De plus, si les stations échantillonnées couvrent une large gamme de latitudes, nous ne disposons d'aucune station située en permanence au nord du front. Sur l'ensemble de la colonne d'eau, nous avons constaté que les deux stations qui sont en permanence au sud du front présentent des densités, ainsi que des concentrations en calcite et en carbone organique plus faibles que les stations qui se trouvent plus au Nord (Figures 6 et 7). De plus, les deux stations qui se trouvent en permanence au sud du front ont toutes les deux été échantillonnées au cours d'une seule et même mission (R/V *Poseidon* 377, décembre 2007). Il est donc complexe de conclure

de manière définitive quand à l'impact du front des Açores sur la biomasse totale des assemblages dans la tranche d'eau superficielle de 0 à 100 m.

Au cours de l'année, nous observons deux périodes présentant des fortes densités de foraminifères planctoniques vivants (Figure 6.6) : la première centrée sur le mois de janvier, la seconde centrée autour de septembre. A ces périodes de l'année, la combinaison d'un fort ensoleillement ainsi qu'un approfondissement de la zone de mélange provoque une remontée des nutriments de l'océan profond (Obata et al., 1996). De nombreux organismes pélagiques (Buitenhuis et al., 2012c), tels que les foraminifères planctoniques, profitent de cet apport de nourriture et ce qui provoque ainsi des périodes de forte croissance et reproduction.

Les distributions verticales du carbone organique et inorganique total des assemblages montrent des profils très similaires. L'essentiel du carbone se concentre au dessus de 100 m de profondeur, et diminue de trois à quatre ordres de magnitude jusqu'à 2500 m de profondeur. Ce profil vertical est très similaire aux profils de biomasse en fonction de la profondeur obtenus Chapitre 5.

En dessous de 100 mètres de profondeur, les foraminifères porteurs de cytoplasme sont soit vivants (espèces vivant en profondeur), soit leur matière organique n'a pas encore, ou partiellement, été dégradée par l'activité bactérienne. Les espèces profondes étant rares dans notre étude, les valeurs de carbone organique et inorganique faibles retrouvées sous 100 m de profondeur pourraient indiquer qu'une certaine quantité de carbone organique et inorganique associée aux foraminifères planctoniques est extraite de la zone de production (0-100 m) et est transmise vers les grands fonds. Un travail sur des calculs de biomasse spécifique reste encore à faire.

Les valeurs de carbone organique et inorganique ne sont pas nulles dans la zone d'export (en dessous de 100 mètres de profondeur), ce qui signifie que nous avons un export certain de carbone organique et inorganique grâce aux foraminifères planctoniques.

Les ratios de carbone organique et inorganique des assemblages sont fortement corrélés entre eux, et nous avons montré que ce ratio est significativement différent entre la zone de production (au dessus de 100 m de profondeur ; 0,77) et la twilight zone de 100 à 1000 m de profondeur (0,50). Néanmoins, ce ratio reste élevé dans la zone la plus profonde (1000-2500 m ; 0,75) où en moyenne le carbone organique représente 3/4 du carbone total des assemblages. Cela signifie qu'une partie du carbone organique des assemblages est dégradé au cours de la sédimentation des tests, mais la quantité de carbone organique dégradée par rapport au carbone inorganique reminéralisé est très faible.

Entre la zone de production et la zone profonde, nous observons une perte de près de 98% de carbone organique et inorganique. Ces données sont en adéquation avec celles de Schiebel (2002), qui a montré que 1 à 3% de la calcite produite en surface par les foraminifères planctoniques était exportée vers l'océan profond et les fonds marins. Nos résultats indiquent que le nombre de tests qui sont reminéralisés au cours de leur sédimentation est similaire entre les individus porteurs de cytoplasme, et les tests vides.

La comparaison des valeurs de calcite de chaque assemblage calculées à partir des données de cette thèse et des données de Schiebel and Hemleben (2000) a montré une différence systématique de 20% entre ces deux valeurs calculées (Figure 12). Il est possible que les écarts entre les deux bases de données soient dus à un biais expérimental. Schiebel and Hemleben (2000) ont effectué des mesures sur des groupes d'individus pour les espèces dominantes, et les poids des autres espèces ont été calculés à partir de valeurs moyennes pour les foraminifères planctoniques. Dans le cadre de cette thèse, les individus ont été pesés individuellement, grâce à une balance de précision (Mettler Toledo XP2U, précision 0,1 µg).

Ces différents protocoles pour les pesées pourraient justifier l'ensemble, ou une partie de l'écart observé. Cependant, il est possible que les 20%

d'écart que nous observons soient un fait réel. Cela signifierait que des tests de foraminifères formés dans les années 90 sont réellement 20% plus lourds que des tests formés en 2011 (et donc une vingtaine d'années plus tard) que nous avons étudiés. Dans ce cas, la différence de calcification observée pourrait être une des causes directes de l'augmentation de l'acidité des océans. De Moel et al. (2009) Moy et al. (2009) ont montré des écarts de 25% de la masse du test liés à l'acidification des océans chez l'espèce *Glorigerinoides ruber* dans l'océan indien (entre 1935 et 1970) et *Globigerina bulloides* au sud de la Tasmanie (entre des individus modernes prélevés dans des pièges à sédiment, et des individus de surface du sédiment holocène). Nos résultats sont cohérents avec ceux de De Moel et al. (2009) et de Moy et al. (2009), et permettent d'affirmer que l'hypothèse est plausible. Afin de la confirmer, il est nécessaire néanmoins d'écarter le biais méthodologique en effectuant des pesées de foraminifères planctoniques individuels prélevés dans les années 90 avec une balance de précision moderne pour pouvoir comparer avec les poids des individus plus récents étudiés dans cette thèse.

6.5 Conclusions et perspectives

La zone des Açores est le lieu de rencontre entre deux masses d'eau océaniques, cependant, nous n'avons pas mis en évidence d'impact du Front des Açores sur la biomasse des assemblages de foraminifères planctoniques.

Cette étude a permis de montrer, sur une zone océanique précise, que les foraminifères planctoniques jouent un rôle incontestable dans l'export de carbone organique et inorganique et donc dans la pompe biologique de carbone. Le ratio entre ce carbone organique et inorganique à l'échelle des assemblages reste très élevé, et ce, même dans l'océan profond, et très similaire au ratio observé en surface.

De plus, puisque ces organismes sont présents dans tous les bassins océaniques ouverts, et présentent une distribution géographique globalement uniforme, l'export de carbone lié à ces or-

ganismes est probablement important à l'échelle globale (Buitenhuis et al., 2012c).

Par conséquent, il est nécessaire d'intégrer les foraminifères planctoniques aux modèles climatiques prenant en compte l'activité des organismes biologiques dans l'océan global.

Grâce à cette étude, il est désormais possible de quantifier l'export de carbone dans l'océan profond lié aux foraminifères planctoniques de différentes tailles, à une échelle régionale. Se-

lon la même méthode que dans le Chapitre 5, il est réalisable d'effectuer une première estimation de l'export de carbone à une échelle globale.

Un écart systématique de 20% semble exister entre des foraminifères planctoniques prélevés en 2011, et des foraminifères planctoniques prélevés dans les années 90. Si cet écart s'avère réel, il pourrait être une des conséquences directes de l'augmentation de l'acidité des océans.

Synthèse et perspectives

Le but de cette thèse était d'apporter des éléments de réponse quant au rôle des foraminifères planctoniques dans la pompe biologique de carbone. Pour cela, il était nécessaire (1) d'être capable de quantifier le carbone produit par ces organismes à l'échelle individuelle, (a) du cytoplasme et (b) de la coquille. (2) Ensuite il a été essentiel de quantifier le carbone produit par les populations de foraminifères et sa répartition dans la colonne d'eau. (3) L'extrapolation à l'océan global de nos résultats a permis de proposer une première estimation des bilans de carbone organique dus à la production actuelle des foraminifères planctoniques. (4) Pour l'application des résultats des foraminifères vivants sur des organismes fossiles (paléocéanographie), il était également nécessaire de mesurer la taille (morphométrie) des coquilles individuelles.

La première partie de ce travail a été de mettre au point un protocole afin de mesurer la biomasse des foraminifères planctoniques (Chapitre 2). Pour la calibration de ce protocole, nous avons utilisé l'espèce de foraminifère benthique *Ammonia tepida*, idéale de part sa facilité d'échantillonnage. Nous avons adapté une méthode de colorimétrie (méthode BCA) permettant de mesurer avec précision le contenu protéique individuel des foraminifères par nano-spectrophotométrie. En parallèle, nous avons mesuré le carbone organique pour cette même espèce. Nous avons ainsi pu montrer que le contenu protéique est significativement corrélé avec la taille de l'individu et le poids de son test calcitique. De plus, nous avons montré que le contenu protéique et le contenu en carbone organique pour des individus de même taille est sensiblement identique, et que ces deux données sont par conséquent directement comparables. Le contenu protéique d'un individu constitue donc un bon proxy de sa biomasse. Ce nouveau protocole de mesure de biomasse à l'échelle

individuelle est facile à mettre en œuvre en laboratoire comme sur des navires océanographiques et permet à une seule personne d'analyser jusqu'à une centaine d'individus par jour. Les données produites montrent une excellente reproductibilité.

Cette méthode est aussi directement applicable dans des expériences de culture (Chapitre 3). Nous avons pu montrer un effet significatif de la concentration en nourriture sur la biomasse d'*A.tepida*. Cette méthode est idéale pour mesurer l'assimilation de nourriture par des foraminifères, et est donc parfaitement adaptée à des expériences de culture sur la nutrition des foraminifères. Cette méthode serait également utilisable dans le cadre d'expériences de culture visant à montrer l'effet de différents paramètres environnementaux sur la biomasse des foraminifères (production primaire et disponibilité de nourriture, température, salinité, acidification de l'eau de mer). Le fait que cette méthode soit non destructive permet en théorie de la combiner avec une étude chimique du test (mesures isotopiques entre autres), mais il est toutefois nécessaire de vérifier si les résidus du réactif utilisé pour la méthode BCA n'interagissent pas avec les méthodes de mesures isotopiques.

Nos résultats démontrent une forte corrélation entre la biomasse d'un foraminifère planctonique et la taille et la masse de son test calcitique (Chapitre 4). En revanche, la biomasse semble être découplée du lieu et moment d'échantillonnage (bassin océanique et profondeur). Cependant, nos échantillons ne couvrent que des régions tempérées et subtropicales. Il est nécessaire de comparer nos données avec des foraminifères planctoniques échantillonnés en régions tropicales et polaires/subpolaires. La biomasse des foraminifères planctoniques semble être également indépendante de l'espèce, ou de la forme du test, no-

tamment en ce qui concerne les espèces les plus abondantes dans les provinces océaniques prospectées. De plus, nous avons montré qu'au cours d'un changement morphologique lié à la croissance pour *Orbulina universa*, la corrélation entre la biomasse et la taille n'est pas significativement différente entre des individus adultes et des individus juvéniles. Sur la base de nos résultats, nous pouvons considérer que la biomasse d'un foraminifère planctonique dépend surtout de sa taille, ce qui permet de recalculer la biomasse d'un individu à partir de sa taille uniquement. En conséquence les équations que nous avons calculées pour les corrélations entre la biomasse et la taille des individus sont applicables à la fois sur des données de la bibliographie de populations modernes, mais aussi sur des assemblages fossiles pouvant inclure des espèces n'ayant pas d'équivalent actuel.

Ensuite, nous avons calculé la biomasse totale actuelle des foraminifères planctoniques à l'échelle globale en contribution à un numéro spécial du journal *Earth Science System Data* (Chapitre 5) : le projet MAREDAT. Pour cela, nous avons utilisé des données de foraminifères planctoniques de missions antérieures à cette thèse. Pour ces différentes missions, les foraminifères ont été échantillonnés à différentes profondeurs, identifiés et regroupés par classes de taille. Nous avons donc ainsi pu calculer la biomasse initiale totale de chaque échantillon à partir des corrélations biomasse/taille établies Chapitre 4. Ce travail nous a permis de mieux comprendre la distribution de la biomasse des foraminifères planctoniques dans la colonne d'eau, et de faire une première estimation de la biomasse totale des foraminifères planctoniques à l'échelle de l'océan mondial. Il s'agit d'une première estimation, car notre base de données ne contient que peu de points dans l'Océan Pacifique et aucun point dans l'hémisphère sud. L'extension de notre base de données à ces domaines océaniques est nécessaire pour préciser notre calcul de bilan global de biomasse et est à envisager dans un proche avenir. Les contributions des autres scientifiques du projet MAREDAT nous ont permis de comparer la biomasse des foraminifères planctoniques avec celle des autres organismes. Dans le cadre actuel

de réchauffement climatique, les données qui ont été acquises au cours de cette thèse et présentées Chapitres 4 et 5 peuvent être intégrées dans les modèles de prédiction de l'évolution du rôle des océans en tant que puits de carbone, et incluant un plus grand nombre de groupes planctoniques. Ces données permettront de mieux prédire l'évolution du rôle des océans en tant que puits de carbone.

Dans la zone des Açores (Chapitre 6), nous avons montré que la variabilité saisonnière de la biomasse totale des populations est similaire à celle de la production de calcite. Nous observons également des variations latitudinales, ici reflet d'un gradient de chlorophylle, donc de productivité. Le carbone organique produit par les foraminifères planctoniques présente une répartition verticale qui descend en dessous de 100 m, qui est la profondeur habituellement utilisée comme limite d'export vers les fonds. Les profils verticaux de carbone organique et inorganique dans la colonne d'eau (0-2500 m) présentent des tendances similaires. Le ratio entre le carbone organique et inorganique reste relativement constant à ~66% tout au long de la colonne d'eau, soit 1/3 de carbone organique pour 2/3 de carbone inorganique. Ces résultats prouvent qu'il y a un export de carbone lié aux foraminifères planctoniques, et qu'ils contribuent de manière active à la pompe biologique de carbone.

Afin de quantifier plus précisément l'export de carbone lié aux foraminifères planctoniques, il est nécessaire à l'avenir de calculer des flux de carbone. Étant donné que nous n'avons travaillé que sur des échantillons récoltés dans la colonne d'eau grâce à des filets, il serait également pertinent de comparer nos résultats avec des données de pièges à sédiment. Ainsi, nous pourrions avoir une meilleure compréhension de l'export et de la reminéralisation du carbone organique et inorganique dans la colonne d'eau. Ce travail de thèse a donc permis d'apporter des bases pour la compréhension de la biomasse des foraminifères : à l'échelle de l'individu et des populations, sa distribution à l'échelle du globe, ainsi que sa distribution verticale. Nos résultats permettent également une meilleure connaissance du rôle du foraminifère dans la pompe biologique de carbone,

en apportant des réponses quant à sa contribution aussi bien en carbone organique qu'inorganique.

Cette thèse a permis d'identifier la nécessité d'obtenir des données en provenance de l'hémisphère sud, et à l'Université d'Angers, un travail de thèse débuté en septembre 2012 a pour but d'étudier les variations de biomasse des foraminifères planctoniques dans l'Indien Sud, sur des zones de fronts océaniques (Thèse Julie Meilland). Ces nouvelles données de biomasse et de morphométrie acquises en zone subpolaire viendront donc compléter la base de données constituée au cours de cette thèse. De plus, la corrélation taille /biomasse établie sur nos échantillons modernes sera appliquée aux individus fossiles de carottes sédimentaires. Ainsi la biomasse des foraminifères pourra être utilisée en tant que proxy afin de reconstituer la pompe biologique de

carbone dans le passé.

Les résultats de cette thèse ont également contribué à initier un projet de demande de financement SCOR (Scientific Committee on Oceanic Research) qui vient d'être déposée. Le but de ce projet est d'élargir les bases de données produites au cours du projet MAREDAT, et de construire un atlas présentant la distribution biogéographique du plancton et leur biomasse.

Enfin, cette thèse a produit le premier jeu de données sur la biomasse individuelle des foraminifères planctoniques actuels, ce qui a eu pour conséquence de soulever plus de nouvelles questions et perspectives que celles incluses initialement dans le projet. Cette thèse peut ainsi être vue comme le commencement d'un nouveau champ de recherche sur les foraminifères planctoniques.

Bibliographie

- Altenbach, A., 1985. Die biomasse der benthischen foraminiferen. Ph.D. thesis, Ph.D. Thesis, Kiel University, 167pp.
- Altenbach, A. V., 1987. The measurement of organic carbon in foraminifera. *The Journal of Foraminiferal Research* 17 (2), 106–109.
URL <http://jfr.geoscienceworld.org/content/17/2/106>
- Anderson, O. R., Spindler, M., Be, A. W. H., Hemleben, C., 1979. Trophic activity of planktonic foraminifera. *J. mar. biol. Assoc. UK* 59 (3), 791–799.
URL <http://journals.cambridge.org/production/action/cjoGetFulltext?fulltextid=4386716>
- Antoine, D., André, J. M., Morel, A., 1996. Oceanic primary production 2. estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll. *Global Biogeochemical Cycles* 10 (1), 57–69.
- Antoine, D., Morel, A., 1996. Oceanic primary production, 1, adaptation of a spectral light-photosynthesis model in view of application to satellite chlorophyll observations. *Global Biogeochemical Cycles* 10 (1), 43–55.
- Armynot du Chatelet, E., Debenay, J. P., Degre, D., Sauriau, P. G., 2005. Utilisation des foraminifères benthiques comme indicateurs de paléo-niveaux marins ? étude du cas de l'anse de l'Aiguillon. *Comptes Rendus Palevol* 4 (1-2), 209–223.
- Barker, S., Elderfield, H., 2002. Foraminiferal calcification response to glacial-interglacial changes in atmospheric CO₂. *Science* 297 (5582), 833–836.
- Bednaršek, N., Možina, J., Vogt, M., O'Brien, C., Tarling, G. A., Dec. 2012. The global distribution of pteropods and their contribution to carbonate and carbon biomass in the modern ocean. *Earth System Science Data* 4 (1), 167–186.
URL <http://www.earth-syst-sci-data.net/4/167/2012/essd-4-167-2012.html>
- Beer, C., Schiebel, R., Wilson, P., 2010. Technical note : On methodologies for determining the size-normalised weight of planktic foraminifera. *Biogeosciences* 7, 2193–2198.
- Bollmann, J., Quinn, P., Vela, M., Brabec, B., Brechner, S., Cortés, M., Hilbrecht, H., Schmidt, D., Schiebel, R., Thierstein, H., 2004. Automated particle analysis : calcareous microfossils. In : *Image Analysis, Sediments and Paleoenvironments*. The Netherlands : Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 229–252.
- Bougaran, G., Bernard, O., Sciandra, A., Aug. 2010. Modeling continuous cultures of microalgae colimited by nitrogen and phosphorus. *Journal of Theoretical Biology* 265 (3), 443–454.
URL <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0022519310002018>
- Bradshaw, J., 1957. Laboratory studies on the rate of growth of the foraminifer, "*Streblus beccarii* (linné) var. *tepida* (cushman)". *Journal of Paleontology* 31 (6), 1138–1147.
- Bradshaw, J., 1961. Laboratory experiments on the ecology of foraminifera. *Contributions from the Cushman Foundation for Foraminiferal research* 12 (3), 87–106.
- Bradshaw, J., 1968. Environmental parameters and marsh foraminifera. *Limnology and Oceanography* 13 (1), 26–38.

- Brooks, A., 1967. Standing crop, vertical distribution, and morphometrics of *Ammonia beccarii* (linne). *Limnology and Oceanography* 12 (4), 667–684.
- Buesseler, K. O., Lamborg, C. H., Boyd, P. W., Lam, P. J., Trull, T. W., Bidigare, R. R., Bishop, J. K., Casciotti, K. L., Dehairs, F., Elskens, M., et al., 2007. Revisiting carbon flux through the ocean's twilight zone. *Science* 316 (5824), 567.
- Buitenhuis, E. T., Li, W. K. W., Lomas, M. W., Karl, D. M., Landry, M. R., Jacquet, S., Sep. 2012a. Picoheterotroph (*Bacteria* and *Archaea*) biomass distribution in the global ocean. *Earth System Science Data* 4 (1), 101–106.
URL <http://www.earth-syst-sci-data.net/4/101/2012/essd-4-101-2012.html>
- Buitenhuis, E. T., Li, W. K. W., Vaulot, D., Lomas, M. W., Landry, M. R., Partensky, F., Karl, D. M., Ulloa, O., Campbell, L., Jacquet, S., Lantoine, F., Chavez, F., Macias, D., Gosselin, M., McManus, G. B., Aug. 2012b. Picophytoplankton biomass distribution in the global ocean. *Earth System Science Data* 4 (1), 37–46.
URL <http://www.earth-syst-sci-data.net/4/37/2012/essd-4-37-2012.html>
- Buitenhuis, E. T., Vogt, M., Moriarty, R., Bednaršek, N., Doney, S. C., Leblanc, K., Le Quéré, C., Luo, Y.-W., O'Brien, C., O'Brien, T., Peloquin, J., Schiebel, R., Swan, C., Nov. 2012c. MAREDAT : towards a world ocean atlas of MARine ecosystem DATA. *Earth System Science Data Discussions* 5 (2), 1077–1106.
URL <http://www.earth-syst-sci-data-discuss.net/5/1077/2012/>
- Clayton, C. R. I., Abbireddy, C. O. R., Schiebel, R., 2009. A method of estimating the form of coarse particulates. *Geotechnique* 59 (6), 493–501.
- Cornet-Barthaux, V., Armand, L., Quéguiner, B., 2007. Biovolume and biomass estimates of key diatoms in the southern ocean. *Aquatic Microbial Ecology* 48 (3), 295–308.
URL <http://www.com.univ-mrs.fr/~queguiner/files/Cornet-Barthaux%20et%20al.,%202007.pdf>
- De Moel, H., Ganssen, G. M., Peeters, F. J. C., Jung, S. J. A., Brummer, G. J. A., Kroon, D., Zeebe, R. E., 2009. Planktic foraminiferal shell thinning in the arabian sea due to anthropogenic ocean acidification? *Biogeosciences Discussions* 6, 1811–1835.
- Debenay, J. P., Bénéteau, E., Zhang, J., Stouff, V., Geslin, E., Redois, F., Fernandez-Gonzalez, M., 1998. *Ammonia beccarii* and *Ammonia tepida* (foraminifera) : morphofunctional arguments for their distinction. *Marine micropaleontology* 34 (3-4), 235–244.
- Dubischar, C. D., Pakhomov, E. A., Bathmann, U. V., 2006. The tunicate *Salpa thompsoni* ecology in the southern ocean. II. proximate and elemental composition. *Marine biology* 149 (3), 625–632.
URL <http://www.springerlink.com/index/YR2HW2G38563R70W.pdf>
- Emerson, S., Quay, P., Karl, D., Winn, C., Tupas, L., Landry, M., 1997. Experimental determination of the organic carbon flux from open-ocean surface waters. *Nature* 389 (6654), 951–954.
URL http://ovidsp.tx.ovid.com.biblioplanets.gate.inist.fr/sp-2.3/ovidweb.cgi?&S=JNNPFPGADNDDPNJENCELKFDCAAEAAA00&Link+Set=S.sh.46|1|sl_10
- Erez, J., 2003. The source of ions for biomineralization in foraminifera and their implications for paleoceanographic proxies. *Reviews in mineralogy and geochemistry* 54 (1), 115–149.
- Falkowski, P., 2012. Ocean science : The power of plankton. *Nature* 483 (7387), S17–S20.
- Falkowski, P. G., Barber, R. T., Smetacek, V., 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science* 281 (5374), 200–206.
- Gerlach, S. A., 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia* 6 (2), 176–190.
URL <http://www.springerlink.com/index/G25208M4LQ7126T3.pdf>
- Gerlach, S. A., Hahn, A. E., Schrage, M., 1985. Size spectra of benthic biomass and metabolism. *Marine Ecology Progress Series* 26 (1-2), 161–173.

- Geslin, E., Risgaard-Petersen, N., Lombard, F., Metzger, E., Langlet, D., Jorissen, F., Jan. 2011. Oxygen respiration rates of benthic foraminifera as measured with oxygen microsensors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 396 (2), 108–114.
URL <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0022098110004168>
- Goldstein, S. T., Moodley, L., 1993. Gametogenesis and the life cycle of the foraminifer *Ammonia beccarii* (linné) forma *tepida* (cushman). *The Journal of Foraminiferal Research* 23 (4), 213.
- Gonzalez-Mora, B., Sierro, F. J., Flores, J. A., 2008. Controls of shell calcification in planktonic foraminifers. *Quaternary Science Reviews* 27, 956–961.
- Gould, W. J., 1985. Physical oceanography of the azores front. *Progress in Oceanography* 14, 167–190.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0079661185900102>
- Gross, O., 1998. Untersuchungen zur autökologie, wanderung und bioturbation lebender benthischer tiefsee-foraminiferen (protozoa). Ph.D. thesis, Hambourg.
- Hannah, F., Rogerson, R., Laybourn-Parry, J., 1994. Respiration rates and biovolumes of common benthic foraminifera (protozoa). *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 74 (02), 301–312.
- Heinz, P., Hemleben, C., Kitazato, H., Mar. 2002. Time-response of cultured deep-sea benthic foraminifera to different algal diets. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 49 (3), 517–537.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S096706370100070X>
- Heinz, P., Marten, R. A., Linshy, V. N., Haap, T., Geslin, E., Köhler, H.-R., Aug. 2012. 70 kD stress protein (hsp70) analysis in living shallow-water benthic foraminifera. *Marine Biology Research* 8 (7), 677–681.
URL <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/17451000.2011.650177>
- Heip, C., Duineveld, G., Flach, E., Graf, G., Helder, W., Herman, P., Lavaleye, M., Middelburg, J., Pfannkuche, O., Soetaert, K., et al., 2001. The role of the benthic biota in sedimentary metabolism and sediment-water exchange processes in the goban spur area (ne atlantic). *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 48 (14), 3223–3243.
- Hemleben, C., Spindler, M., Anderson, O. R., 1989. *Modern planktonic foraminifera*. Springer-Verlag Berlin, 363 pp.
- Hillebrand, H., Dürselen, C. D., Kirschtel, D., Pollinger, U., Zohary, T., 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35 (2), 403–424.
URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x/abstract>
- Jourdren, E., 2012. La biomasse des foraminifères benthiques et son effet sur l'Écologie des environnements intertidaux. Mémoire de master, Université d'Angers, Angers.
- Khatiwala, S., Primeau, F., Hall, T., 2009. Reconstruction of the history of anthropogenic CO₂ concentrations in the ocean. *Nature* 462 (7271), 346–349.
- Kitazato, H., 1981. Observation of behaviour and mode of life of benthic foraminifers in laboratory. *Geoscience Reports of Shizuoka University* 6, 61–71.
- Klaas, C., Archer, D. E., 2002. Association of sinking organic matter with various types of mineral ballast in the deep sea : Implications for the rain ratio. *Global Biogeochem. Cycles* 16 (4), 1116.
- Koeve, W., Dec. 2002. Upper ocean carbon fluxes in the atlantic ocean : The importance of the POC :PIC ratio. *Global Biogeochemical Cycles* 16 (4), 4–14–17.
URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2001GB001836>
- Korsun, S., Hald, M., Panteleeva, N., Tarasov, G., Baamstedt, U., 1998. Biomass of foraminifera in the st. anna trough, russian arctic continental margin. *Sarsia* 83 (5), 419–431.
URL <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00364827.1998.10413701>

- Lampitt, R. S., Hillier, W. R., Challenor, P. G., 1993. Seasonal and diel variation in the open ocean concentration of marine snow aggregates.
URL <http://www.nature.com/nature/journal/v362/n6422/abs/362737a0.html>
- Langer, M. R., 1992. Biosynthesis of glycosaminoglycans in foraminifera : a review. *Marine Micropaleontology* 19 (3), 245–255.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/037783989290031E>
- Larkin, K. E., 2006. Community and trophic responses of benthic foraminifera to oxygen gradients and organic enrichment. Ph.D. thesis, University of Southampton, Faculty of Engineering Science and Mathematics, School of Ocean and Earth Sciences, Doctoral Thesis, 323pp.
- Leblanc, K., Arístegui, J., Armand, L., Assmy, P., Beker, B., Bode, A., Breton, E., Cornet, V., Gibson, J., Gosselin, M.-P., Kopczynska, E., Marshall, H., Peloquin, J., Piontkovski, S., Poulton, A. J., Quéguiner, B., Schiebel, R., Shipe, R., Stefels, J., van Leeuwe, M. A., Varela, M., Widdicombe, C., Yallop, M., Nov. 2012. A global diatom database – abundance, biovolume and biomass in the world ocean. *Earth System Science Data* 4 (1), 149–165.
URL <http://www.earth-syst-sci-data.net/4/149/2012/>
- Longhurst, A. R., 2007. *Ecological geography of the sea*. Academic Press.
URL <http://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=QdJZeZzrCfQC&oi=fnd&pg=PP2&dq=ecological+geography+of+the+sea+longhurst&ots=4JNwtYL0vQ&sig=d5JJNlybZAdRHkm0L3Eg202IzH4>
- Lowry, O. H., Rosebrough, N. J., Farr, A. L., Randall, R. J., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J biol chem* 193 (1), 265–275.
URL <http://amirza.persiangu.com/other/protein%20measurement%20with%20the%20folin%20phenol%20reagent.pdf>
- Luo, Y.-W., Doney, S. C., Anderson, L. A., Benavides, M., Bode, A., Bonnet, S., Boström, K. H., Böttjer, D., Capone, D. G., Carpenter, E. J., Chen, Y. L., Church, M. J., Dore, J. E., Falcón, L. I., Fernández, A., Foster, R. A., Furuya, K., Gómez, F., Gundersen, K., Hynes, A. M., Karl, D. M., Kitajima, S., Langlois, R. J., LaRoche, J., Letelier, R. M., Marañón, E., McGillicuddy, D. J., Moisaner, P. H., Moore, C. M., Mouríño-Carballido, B., Mulholland, M. R., Needoba, J. A., Orcutt, K. M., Poulton, A. J., Raimbault, P., Rees, A. P., Riemann, L., Shiozaki, T., Subramaniam, A., Tyrrell, T., Turk-Kubo, K. A., Varela, M., Villareal, T. A., Webb, E. A., White, A. E., Wu, J., Zehr, J. P., Feb. 2012. Database of diazotrophs in global ocean : abundances, biomass and nitrogen fixation rates. *Earth System Science Data Discussions* 5 (1), 47–106.
URL <http://www.earth-syst-sci-data-discuss.net/5/47/2012/essdd-5-47-2012.html>
- Lutze, G., Coulbourn, W., May 1984. Recent benthic foraminifera from the continental margin of northwest africa : Community structure and distribution. *Marine Micropaleontology* 8 (5), 361–401.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0377839884900021>
- MacIntyre, H. L., Geider, R. J., Miller, D. C., 1996. Microphytobenthos : The ecological role of the “secret garden of unvegetated, shallow-water marine habitats. i. distribution, abundance and primary production. *Estuaries and Coasts* 19 (2), 186–201.
URL <http://www.springerlink.com/index/6643313063X7546K.pdf>
- Madin, L. P., Horgan, E. F., Steinberg, D. K., 2001. Zooplankton at the bermuda atlantic time-series study (BATS) station : diel, seasonal and interannual variation in biomass, 1994-1998. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 48 (8-9), 2063–2082.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0967064500001715>
- Marchetti, J., Bougaran, G., Le Dean, L., Mégrier, C., Lukomska, E., Kaas, R., Olivo, E., Baron, R., Robert, R., Cadoret, J., Jan. 2012. Optimizing conditions for the continuous culture of *Isochrysis affinis galbana* relevant to commercial hatcheries. *Aquaculture* 326-329, 106–115.
URL <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0044848611009094>

- Menden-Deuer, S., Lessard, E. J., 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*, 569–579.
URL <http://www.jstor.org/stable/10.2307/2670834>
- Michaels, A., Caron, D., Swanberg, N., Howse, F., Michaels, C., 1995. Planktonic sarcodines (acantharia, radiolaria, foraminifera) in surface waters near bermuda : abundance, biomass and vertical flux. *Journal of Plankton Research* 17 (1), 131–163.
- Moal, J., Martin-Jezequel, V., Harris, R. P., Samain, J. F., Poulet, S. A., 1987. Interspecific and intraspecific variability of the chemical composition of marine phytoplankton. *Oceanologica acta* 10 (3), 339–346.
URL <http://cat.inist.fr/?aModele=afficheN&cpsidt=7488511>
- Mojtahid, M., Zubkov, M. V., Hartmann, M., Gooday, A. J., 2011. Grazing of intertidal benthic foraminifera on bacteria : Assessment using pulse-chase radiotracing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 399 (1), 25–34.
- Moodley, L., Boschker, H., Middelburg, J., Pel, R., Herman, P., de Deckere, E., Heip, C., 2000. Ecological significance of benthic foraminifera : ¹³c labelling experiments. *Marine Ecology Progress Series* 202, 289–295.
- Moriarty, R., Buitenhuis, E. T., Le Quéré, C., Gosselin, M.-P., Apr. 2012. Distribution of known macrozooplankton abundance and biomass in the global ocean. *Earth System Science Data Discussions* 5 (1), 187–220.
URL <http://www.earth-syst-sci-data-discuss.net/5/187/2012/essdd-5-187-2012.html>
- Moriarty, R., O'Brien, T. D., Sep. 2012. Distribution of mesozooplankton biomass in the global ocean. *Earth System Science Data Discussions* 5 (2), 893–919.
URL <http://www.earth-syst-sci-data-discuss.net/5/893/2012/essdd-5-893-2012.html>
- Morvan, J., Debenay, J. P., Jorissen, F., Redois, F., Bénéteau, E., Delplancke, M., Amato, A. S., 2006. Patchiness and life cycle of intertidal foraminifera : implication for environmental and paleoenvironmental interpretation. *Marine Micropaleontology* 61 (1-3), 131–154.
- Morvan, J., Le Cadre, V., Jorissen, F., Debenay, J. P., 2004. Foraminifera as potential bio-indicators of the erika oil spill in the bay of bourgneuf : Field and experimental studies. *Aquatic living resources* 17 (3), 317–322.
- Movellan, A., Schiebel, R., Zubkov, M. V., Smyth, A., Howa, H., Sep. 2012. Protein biomass quantification of unbroken individual foraminifers using nano-spectrophotometry. *Biogeosciences* 9 (9), 3613–3623.
URL <http://www.biogeosciences.net/9/3613/2012/>
- Moy, A. D., Howard, W. R., Bray, S. G., Trull, T. W., 2009. Reduced calcification in modern southern ocean planktonic foraminifera. *Nature Geoscience* 2 (4), 276–280.
- Mullin, M. M., Sloan, P. R., Eppley, R. W., 1966. Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton. *Limnology and oceanography*, 307–311.
URL <http://www.jstor.org/stable/10.2307/2833438>
- Murray, J., 2006. *Ecology and applications of benthic foraminifera*. Cambridge Univ Pr, Cambridge.
- Murray, J. W., Alve, E., 2000. Major aspects of foraminiferal variability (standing crop and biomass) on a monthly scale in an intertidal zone. *The Journal of Foraminiferal Research* 30 (3), 177–191.
URL <http://jfr.geoscienceworld.org/content/30/3/177.short>
- Murray, J. W., Murray, J. W., 1973. *Distribution and ecology of living benthic foraminiferids*. Heinemann Educational London.
URL <http://www.getcited.org/pub/101350107>
- Myers, E. H., 1935. Culture methods for the marine foraminifera of the littoral zone. *Transactions of the American Microscopical Society* 54 (3), 264–267.
URL <http://www.jstor.org/stable/10.2307/3222138>

- Nomaki, H., Heinz, P., Hemleben, C., Kitazato, H., Apr. 2005a. Behavior and response of deep-sea benthic foraminifera to freshly supplied organic matter : A laboratory feeding experiment in microcosm environments. *The Journal of Foraminiferal Research* 35 (2), 103–113.
URL <http://jfr.geoscienceworld.org/content/35/2/103>
- Nomaki, H., Heinz, P., Nakatsuka, T., Shimanaga, M., Kitazato, H., 2005b. Species-specific ingestion of organic carbon by deep-sea benthic foraminifera and meiobenthos : In situ tracer experiments. *Limnology and Oceanography*, 134–146.
URL <http://www.jstor.org/stable/10.2307/3597887>
- Nomaki, H., Heinz, P., Nakatsuka, T., Shimanaga, M., Ohkouchi, N., Ogawa, N. O., Kogure, K., Ikemoto, E., Kitazato, H., 2006. Different ingestion patterns of ¹³C-labeled bacteria and algae by deep-sea benthic foraminifera. *MARINE ECOLOGY-PROGRESS SERIES-* 310, 95.
URL <http://www.ottokinne.de/articles/meps2006/310/m310p095.pdf>
- Nyholm, K.-G., 1961. Morphogenesis and biology of the foraminifer *cibicides lobatulus*. *Zoologiska Bidrag från Uppsala* 33.
URL <http://www.vliz.be/imis/imis.php?refid=133717>
- Obata, A., Ishizaka, J., Endoh, M., 1996. Global verification of critical depth theory for phytoplankton bloom with climatological in situ temperature and satellite ocean color data. *Journal of Geophysical Research* 101 (C9), 20657–20.
URL <http://www.agu.org/pubs/crossref/1996/96JC01734.shtml>
- O'Brien, C. J., Peloquin, J. A., Vogt, M., Heinle, M., Gruber, N., Ajani, P., Andruleit, H., Arístegui, J., Beaufort, L., Estrada, M., Karentz, D., Koczyńska, E., Lee, R., Pritchard, T., Widdicombe, C., Jul. 2012. Global marine plankton functional type biomass distributions : coccolithophores. *Earth System Science Data Discussions* 5 (2), 491–520.
URL <http://www.earth-syst-sci-data-discuss.net/5/491/2012/essdd-5-491-2012.html>
- Orr, J. C., Fabry, V. J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S. C., Feely, R. A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R. M., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R., Monfray, P., Mouchet, A., Najjar, R. G., Plattner, G.-K., Rodgers, K. B., Sabine, C. L., Sarmiento, J. L., Schlitzer, R., Slater, R. D., Totterdell, I. J., Weirig, M.-F., Yamanaka, Y., Yool, A., 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* 437 (7059), 681–686.
- Orvain, F., Galois, R., Barnard, C., Sylvestre, A., Blanchard, G., Sauriau, P.-G., Mar. 2003. Carbohydrate production in relation to microphytobenthic biofilm development : An integrated approach in a tidal mesocosm. *Microbial Ecology* 45 (3), 237–251.
URL <http://www.springerlink.com/index/10.1007/s00248-002-2027-7>
- Pakhomov, E. A., Froneman, P. W., Perissinotto, R., 2002. Salp/krill interactions in the southern ocean : spatial segregation and implications for the carbon flux. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 49 (9-10), 1881–1907.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0967064502000176>
- Pascal, P.-Y., Dupuy, C., Mallet, C., Richard, P., Niquil, N., Feb. 2008a. Bacterivory by benthic organisms in sediment : Quantification using ¹⁵N-enriched bacteria. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 355 (1), 18–26.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022098107005461>
- Pascal, P. Y., Dupuy, C., Richard, P., Niquil, N., 2008b. Bacterivory in the common foraminifer *Ammonia tepida* : Isotope tracer experiment and the controlling factors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 359 (1), 55–61.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022098108001263>
- Passow, U., 2004. Switching perspectives : Do mineral fluxes determine particulate organic carbon fluxes or vice versa. *Geochem. Geophys. Geosyst* 5, Q04002.

- Peloquin, J., Swan, C., Gruber, N., Vogt, M., Claustre, H., Ras, J., Uitz, J., Barlow, R., Behrenfeld, M., Bidigare, R., Dierssen, H., Ditullio, G., Fernandez, E., Gallienne, C., Gibb, S., Goericke, R., Harding, L., Head, E., Holligan, P., Hooker, S., Karl, D., Landry, M., Letelier, R., Llewellyn, C. A., Lomas, M., Lucas, M., Mannino, A., Marty, J.-C., Mitchell, B. G., Muller-Karger, F., Nelson, N., O'Brien, C., Prezelin, B., Repeta, D., Smith, W. O., Smythe-Wright, D., Stumpf, R., Subramaniam, A., Suzuki, K., Trees, C., Vernet, M., Wasmund, N., Wright, S., Dec. 2012. The MAREDAT global database of high performance liquid chromatography marine pigment measurements. *Earth System Science Data Discussions* 5 (2), 1179–1214.
URL <http://www.earth-syst-sci-data-discuss.net/5/1179/2012/essdd-5-1179-2012.html>
- Ridgwell, A. J., 2003. An end to the rain ratio reign. *Geochem. Geophys. Geosyst* 4 (6), 1051.
- Riebesell, U., Schulz, K. G., Bellerby, R. G. J., Botros, M., Fritsche, P., Meyerhöfer, M., Neill, C., Nondal, G., Oschlies, A., Wohlers, J., 2007. Enhanced biological carbon consumption in a high CO₂ ocean. *Nature* 450 (7169), 545–548.
URL <http://www.nature.com/nature/journal/vaop/ncurrent/full/nature06267.html>
- Riebesell, U., Zondervan, I., Rost, B., Tortell, P. D., Zeebe, R. E., Morel, F. M., 2000. Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature* 407 (6802), 364–367.
- Sarmiento, J. L., Gruber, N., 2006. *Ocean biogeochemical dynamics*. Princeton University Press.
- Schiebel, R., 2002. Planktic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget. *Global Biogeochemical Cycles* 16 (4), 13–1 – 13–21.
- Schiebel, R., Brupbacher, U., Schmidtke, S., Nausch, G., Waniek, J. J., Thierstein, H.-R., 2011. Spring coccolithophore production and dispersion in the temperate eastern north atlantic ocean. *Journal of Geophysical Research : Oceans* 116 (C8).
URL <http://onlinelibrary.wiley.com.biblioplanets.gate.inist.fr/doi/10.1029/2010JC006841/abstract>
- Schiebel, R., Hemleben, C., 2000. Interannual variability of planktic foraminiferal populations and test flux in the eastern north atlantic ocean (JGOFS). *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 47 (9-11), 1809–1852.
- Schiebel, R., Movellan, A., Sep. 2012. First-order estimate of the planktic foraminifer biomass in the modern ocean. *Earth System Science Data* 4 (1), 75–89.
URL <http://www.earth-syst-sci-data.net/4/75/2012/>
- Schiebel, R., Schmuker, B., Alves, M., Hemleben, C., 2002a. Tracking the recent and late pleistocene azores front by the distribution of planktic foraminifers. *Journal of marine systems* 37 (1), 213–227.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0924796302002038>
- Schiebel, R., Waniek, J., Zeltner, A., Alves, M., 2002b. Impact of the azores front on the distribution of planktic foraminifers, shelled gastropods, and coccolithophorids. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 49 (19), 4035–4050.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0967064502001418>
- Schnitker, D., 1974. Ecotypic variation in *Ammonia beccarii* (linné). *The Journal of Foraminiferal Research* 4 (4), 217.
- Simon, M., Azam, F., 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Marine ecology progress series*. Oldendorf 51 (3), 201–213.
- Smith, P. K., Krohn, R. I., Hermanson, G. T., Mallia, A. K., Provenzano, M. D., Fujimoto, E. K., Goeke, N. M., Olson, B. J., Klenk, D. C., 1985. Measurement of protein using bicinchoninic acid. *Analytical biochemistry* 150, 76–85.

- Steinberg, D. K., Lomas, M. W., Cope, J. S., 2012. Long-term increase in mesozooplankton biomass in the sargasso sea : Linkage to climate and implications for food web dynamics and biogeochemical cycling. *Global Biogeochemical Cycles* 26 (1), GB1004.
URL <http://www.agu.org/pubs/crossref/2012/2010GB004026.shtml>
- Storz, D., Schulz, H., Waniek, J. J., Schulz-Bull, D. E., Kuera, M., Jan. 2009. Seasonal and interannual variability of the planktic foraminiferal flux in the vicinity of the azores current. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 56 (1), 107–124.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0967063708001805>
- Stouff, V., 1998. Interêt des élevages de foraminifères en laboratoire : Etudes biologiques et ultrastructurales. Ph.D. thesis.
URL <http://cat.inist.fr/?aModele=afficheN&cpsidt=196745>
- Strathmann, R. R., 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnology and oceanography*, 411–418.
URL <http://www.jstor.org/stable/10.2307/2833336>
- Strathmann, R. R., Vedder, K., 1977. Size and organic content of eggs of echinoderms and other invertebrates as related to developmental strategies and egg eating. *Marine Biology* 39 (4), 305–309.
URL <http://www.springerlink.com/index/M62520P5Q6727747.pdf>
- Suhr, S. B., Pond, D. W., Gooday, A. J., Smith, C. R., 2003. Selective feeding by benthic foraminifera on phyto-detritus on the western antarctic peninsula shelf : evidence from fatty acid biomarker analysis. *Marine Ecology Progress Series* 262, 153–162.
- Sun, J., Liu, D., 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25 (11), 1331–1346.
URL <http://plankt.oxfordjournals.org/content/25/11/1331.short>
- Takahashi, T., Sutherland, S. C., Sweeney, C., Poisson, A., Metzl, N., Tilbrook, B., Bates, N., Wanninkhof, R., Feely, R. A., Sabine, C., 2002. Global sea–air CO₂ flux based on climatological surface ocean pCO₂, and seasonal biological and temperature effects. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 49 (9), 1601–1622.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0967064502000036>
- Toyofuku, T., Suzuki, M., Suga, H., Sakai, S., Suzuki, A., Ishikawa, T., de Nooijer, L. J., Schiebel, R., Kawahata, H., Kitazato, H., 2011. Mg/calcium and $\delta^{18}\text{O}$ in the brackish shallow-water benthic foraminifer *Ammonia* ‘*beccarii*’. *Marine Micropaleontology* 78 (3), 113–120.
URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0377839810001222>
- Verity, P. G., Robertson, C. Y., Tronzo, C. R., Andrews, M. G., Nelson, J. R., Sieracki, M. E., 1992. Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. *Limnology and Oceanography*, 1434–1446.
URL <http://www.jstor.org/stable/10.2307/2837961>
- Vogt, M., O’Brien, C., Peloquin, J., Schoemann, V., Breton, E., Estrada, M., Gibson, J., Karentz, D., Van Leeuwe, M. A., Stefels, J., Widdicombe, C., Peperzak, L., May 2012. Global marine plankton functional type biomass distributions : *Phaeocystis* sp. *Earth System Science Data Discussions* 5 (1), 405–443.
URL <http://www.earth-syst-sci-data-discuss.net/5/405/2012/essdd-5-405-2012.html>
- Waniek, Party, S. S., 2007. R/V poseidon 349 cruise report. Tech. rep.
- Weiner, S., Erez, J., 1984. Organic matrix of the shell of the foraminifer, *Heterostegina depressa*. *The Journal of Foraminiferal Research* 14 (3), 206–212.
URL <http://jfr.geoscienceworld.org/content/14/3/206.full.pdf+html>

- Witte, U., Wenzhöfer, F., Sommer, S., Boetius, A., Heinz, P., Aberle, N., Sand, M., Cremer, A., Abraham, W., Jorgensen, B., Pfannkuche, O., 2003. *In situ* experimental evidence of the fate of a phytodetritus pulse at the abyssal sea floor. *Nature* 424, 763–766.
- Zubkov, M. V., Fuchs, B. M., Eilers, H., Burkill, P. H., Amann, R., 1999. Determination of total protein content of bacterial cells by SYPRO staining and flow cytometry. *Applied and Environmental Microbiology* 65 (7), 3251–3257.
- Zubkov, M. V., Sleight, M. A., 1995. Ingestion and assimilation by marine protists fed on bacteria labeled with radioactive thymidine and leucine estimated without separating predator and prey. *Microbial Ecology* 30 (2), 157–170.
- Zubkov, M. V., Sleight, M. A., 1998. Growth of amoebae and flagellates on bacteria deposited on filters. *Microbial ecology* 37 (2), 107–115.

Liste des Annexes

Annexe A : Test de différents temps d'incubation, et différentes températures sur les standards de protéines (Chapitre 2).

Annexe B : Données brutes des différentes mesures effectuées sur *Ammonia tepida* pour la calibration du protocole (Chapitre 2).

Annexe C : Tableaux statistiques pour la calibration du protocole (Article *Biogeosciences*, Chapitre 2).

Annexe D : Données brutes : comparaison des mesures de protéines et de carbone organique chez *Ammonia tepida* (Chapitre 2).

Annexe E : Données brutes : mesures de protéines chez *Ammonia tepida* au cours des expériences de nutrition (Chapitre 3).

Annexe F : Résultats statistiques des expériences de nutrition chez *Ammonia tepida* (Chapitre 3).

Annexe G : Données brutes : mesures de protéines, taille et masse du test effectuées sur les foraminifères planctoniques (Chapitre 4).

Annexe H : Planches photos des différentes espèces de foraminifères planctoniques échantillonnés (Chapitres 4 et 5).

Annexe I : Statistiques relatives à l'analyse des foraminifères planctoniques actuels, variabilité interspécifique, métabolisme et impact du lieu d'échantillonnage (Chapitre 4).

Annexe J : Données brutes des populations de foraminifères étudiées dans la zone des Açores : densités, biomasse et volume de calcite (Chapitre 6).

Annexe K : Tableaux statistiques des analyses effectuées sur les données de populations de foraminifères dans la zone des Açores (Chapitre 6).

Annexe L : Diverses activités effectuées au cours de la thèse.

Table des figures

1.1	Flux moyen annuel net pour le CO ₂ pour l'année 1995. Les régions rouges à jaunes indiquent que l'océan est une source de CO ₂ atmosphérique, et les zones violettes à bleues indiquent que l'océan est un puits de CO ₂ (figure modifiée d'après Takahashi et al., 2002).	6
1.2	Schéma simplifié de la pompe biologique de carbone. Le CO ₂ atmosphérique (et l'azote) fixé par les organismes photosynthétiques est transporté vers l'océan profond (sous la zone euphotique) par divers processus. Le phytoplancton meurt et coule sous forme d'agrégats, ou est consommé par des organismes zooplanctoniques ou nectoniques. Les agrégats peuvent ensuite être décomposés par des bactéries, ou être consommés par d'autres organismes. La matière organique dissoute produite par le phytoplancton ou par l'excrétion de divers organismes peut également être transportée vers le bas durant des épisodes de mélange. La pompe biologique de carbone inclut également l'export du carbone inorganique sous la forme de particules d'origine biologique (calcite et aragonite, <i>i.e.</i> la pompe des carbonates). Modifié d'après <i>Biological Pump Working Group Summary</i> (http://www.msrc.sunysb.edu/octet/biological_pump.html).	7
1.3	Schéma simplifié de la contribution des foraminifères planctoniques à la pompe biologique de carbone. Les foraminifères planctoniques consomment et produisent de la matière organique, et donc exportent à leur mort une partie du carbone organique contenu dans celle-ci. Au cours de la calcification, du CO ₂ est relargué dans l'atmosphère. Pour chaque atome de carbone fixé dans la calcite, un atome de carbone est relargué dans le milieu. Ce CO ₂ peut de nouveau être utilisé par les organismes photosynthétiques afin de produire du carbone organique : il s'agit d'un cycle à échelle de temps relativement courte [$\ll t$]. Le carbone contenu dans la calcite quant à lui va être potentiellement exporté vers l'océan profond, et sera séquestré pour des périodes allant de la décennie aux millénaires [$\gg t$].	8
2.1	Contenu protéique individuel chez <i>Ammonia tepida</i> pour trois classes de taille (150-200 μm , 200-250 μm , >315 μm). Pour chaque classe de taille sont représentés la plus petite observation, le quartile inférieur, la médiane, le quartile supérieur, et la plus grande observation. On note la présence d'un point extrême pour la classe de taille 150-200 μm (rond noir). Les échelles pour les trois classes de taille sont différentes.	29
2.2	Comparaison des différentes mesures effectuées sur le foraminifère <i>Ammonia tepida</i> pour chaque classe de taille : (A) 150-200 μm , (B)200-250 μm et (C) >315 μm . Les mesures de protéines sont représentés sous forme de boxplot : plus petite observation, quartile inférieur, médiane, quartile supérieur, et plus grand observation. On note la présence d'un point extrême pour la classe de taille 150-200 μm (rond noir). Les données élémentaires (carbone et azote) sont représentées par des losanges. Chaque losange correspond à une mesure (voir tableau 2.2 pour le nombre d'individus par mesure).	30
3.1	Biomasse protéique d' <i>Ammonia tepida</i> incubée sans nourriture pour chaque réplicat et chaque temps d'incubation (T1=6 heures, T2=22 heures, T3=46 heures). Le nombre d'individus retrouvés dans le puits en fin d'expérience a été indiqué pour chaque réplicat.	39

3.2	Biomasse protéique d' <i>Ammonia tepida</i> incubée avec une faible concentration en microphytobenthos pour chaque réplicat et chaque temps d'incubation (T1=6 heures, T2=22 heures, T3=46 heures). Le nombre d'individus retrouvés dans le puits en fin d'expérience a été indiqué pour chaque réplicat.	39
3.3	Biomasse protéique d' <i>Ammonia tepida</i> incubée avec une forte concentration en microphytobenthos pour chaque réplicat et chaque temps d'incubation (T1=6 heures, T2=22 heures, T3=46 heures). Le nombre d'individus retrouvés dans le puits en fin d'expérience a été indiqué pour chaque réplicat.	40
3.4	Comparaison de l'évolution de la biomasse protéique pour les trois conditions de culture. Les courbes représentent l'évolution de la biomasse pour chaque condition expérimentale telle que prédite par le modèle statistique mis en place. Les paramètres des régressions pour chaque condition expérimentale sont données dans les équations 3.1, 3.2 et 3.3.	41
4.1	Biomasse protéique de trois espèces de foraminifères planctoniques présentant des architectures de test différentes, comparaison des résultats obtenus en écrasant le test avec ceux obtenus en soumettant l'individu à un choc osmotique. Pour l'espèce <i>Globorotalia hirsuta</i> , la probabilité $p = 0,594$ (erreur standard résiduelle = 1,02). Pour l'espèce <i>Globorotalia scitula</i> , la probabilité $p = 0,0667$ (erreur standard résiduelle = 1,091). Pour l'espèce <i>Globigerinella siphonifera</i> , la probabilité $p = 0,625$ (erreur standard résiduelle = 1,123). Pour cette espèce, seulement un unique individu a été soumis à un choc osmotique pour la mission R/V <i>Poseidon</i> 349. Néanmoins, étant donné que cette espèce présente des ouvertures plus grandes que celles des deux autres espèces utilisées, il est probable que ce résultat soit fondé.	50
4.2	(A) Variation du contenu protéique avec la taille dans le Golfe de Gascogne (R/V <i>Meteor</i> 84/5), la région des Açores (R/V <i>Poseidon</i> 349 et 377), et le Pacific Ouest (R/V <i>Tansei-Mar</i> u KT11-20). (B) Variation du contenu protéique en fonction de la masse du test. (C) Variation de la masse du test en fonction de la taille. (D) Variation de la biomasse normalisée par le poids sec en fonction de la taille de l'organisme (sans unité). (E) Variation de la masse normalisée par la surface de l'individu (SNW = Size Normalized Weight), en fonction de la taille.	51
4.3	Variation du contenu protéique en fonction de la taille pour chaque espèce. Les valeurs des équations associées aux régressions sont données Tableau 4.3.	52
4.3	(suite)	53
4.4	Variation de la masse du test en fonction de la taille pour chaque espèce. Les valeurs des équations associées aux régressions sont données Tableau 4.4.	55
4.4	(suite)	56
4.5	Variation de la biomasse normalisée par le poids sec en fonction de la taille pour chaque espèce. Les valeurs des équations associées aux régressions sont données Tableau 4.5.	58
4.5	(suite)	59
4.6	Variations de la biomasse protéique (A), de la masse du test (B) et de la biomasse normalisée par le poids sec (C) en fonction de la taille du test. Les droites de régression obtenues pour chaque espèce ont été représentées (équations Tableaux 4.3, 4.4, 4.5).	61

- 4.7 Comparaison des individus adultes et juvéniles d'*Orbulina universa*. Corrélation entre **(A)** la biomasse protéique, **(B)** la masse du test, **(C)** la biomasse normalisée par le poids sec et le diamètre du test. Rouge : individus juvéniles ; noir : individus adultes. Les droites de régressions continues rouges et noires correspondent aux individus juvéniles et adultes respectivement, et les droites pointillées noires correspondent à l'ensemble des individus de l'espèce telle qu'illustrées Figures 4.3S, 4.4S et 4.5S. Lorsque nous comparons les paramètres de la régression du contenu protéique en fonction de la taille, pour les individus juvéniles et les adultes, nous n'obtenons pas de résultats significatifs, ni pour l'ordonnée à l'origine ($p = 0,39$), ni pour la pente de la droite ($p = 0,45$). Nous n'observons pas non plus de différence entre les individus juvéniles et adultes pour la masse en fonction de la taille (ordonnée à l'origine : $p = 0,48$; pente de la droite : $p = 0,54$). Les droites de régression pour la biomasse normalisée en fonction de la taille ne sont pas significatives lorsque seuls les individus juvéniles (ordonnée à l'origine : $p = 0,26$; pente de la droite : $p = 0,33$), ou seuls les adultes (ordonnée à l'origine : $p = 0,93$; pente de la droite : $p = 0,70$) sont pris en compte. 63
- 6.1 Distribution verticale des températures le long du transect 22°W, de 31.5°N à 39°N, basé sur des données CTD au cours de la mission R/V *Poseidon* 349. La ligne hachurée rouge indique la position approximative de l'isotherme 15°C définissant le front des Açores. Les barres noires verticales indiquent les limites Nord et Sud du front, lorsque l'isotherme est situé entre 200 et 300 m de profondeur. Au moment de la mission, le front était donc situé entre 35° et 36°N de latitude (figure modifiée d'après Waniek and Party, 2007). 92
- 6.2 Position géographique des 20 stations échantillonnées au cours des 6 campagnes océanographiques dans la zone des Açores dans l'Atlantique Nord (Tableau 6.1). **(A)** Le gradient de couleur représente la concentration en chlorophylle a. On observe un fort gradient de chlorophylle a sur la zone du front des Açores. **(B)** Chaque campagne océanique a été représentée selon un motif différent : R/V *Meteor* 21-3 (orange), R/V *Meteor* 36-2 (rose), B/O *Arquipelago* FCA97C (rouge), R/V *Poseidon* 231/3 (turquoise), R/V *Poseidon* 247/2 (bleu), R/V *Poseidon* 377 (vert). Concentration de chlorophylle modifiées d'après cartes du site internet MODIS, <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>. 93
- 6.3 Distribution du contenu protéique pour chaque classe de taille (diamètre minimum) de foraminifères planctoniques d'après l'ensemble des données présentées Chapitre 4, section 4.3.2. Pour chaque classe de taille sont représentés la plus petite observation, le quartile inférieur, la médiane, le quartile supérieur, et la plus grande observation ; Les valeurs extrêmes sont représentées par des ronds vides. Les valeurs moyennes et écart types sont donnés Tableau 6.2. 95
- 6.4 Distribution de la masse du test pour chaque classe de (diamètre minimum) de foraminifères planctoniques d'après l'ensemble des données présentées Chapitre 4, section 4.3.2. Pour chaque classe de taille sont représentés la plus petite observation, le quartile inférieur, la médiane, le quartile supérieur, et la plus grande observation ; Les valeurs extrêmes sont représentées par des ronds vides. Les valeurs moyennes et écart types sont donnés Tableau 6.2. 96
- 6.5 Distribution de la biomasse totale des assemblages en fonction de la position de la station par rapport au Front des Açores au moment de l'échantillonnage de chaque campagne. Pour chaque groupe de station (nord, centre et sud du front) sont représentés la plus petite observation, le quartile inférieur, la médiane, le quartile supérieur, et la plus grande observation ; Les valeurs extrêmes sont représentées par des ronds vides ; n est le nombre d'individus dont la biomasse a été mesurée. Les distributions des trois groupes ne sont pas significativement différentes ($p = 0,80$). 97

6.6	Densité par m ³ d'eau des tests de foraminifères planctoniques (A, B) et des individus vivants (C, D) dans la colonne d'eau au cours de l'année (A, C) et en fonction de la latitude (B, D). Pour la densité totale (individus morts + vivants), les densités sont indiquées en tons de gris qui correspondent à <5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-50 et >50 ind.m ⁻³ . Les densités d'individus porteurs de cytoplasme sont indiqués en tons de violet correspondant à <5, 5-10, 10-20, 20-30, >30 ind. ⁻³ . Les différentes figures ont été réalisées à partir d'interpolations sur 100 mètres de profondeur, 30 jours, et 1° de latitude. Les interpolations sont effectuées sur 4 mesures autour de chaque point de données indiquées par des <i>x</i> . Isolignes arrondies.	98
6.7	Concentration en µg.m ⁻³ d'eau en calcite (A, B) et en biomasse (carbone organique, (C, D)) dans la colonne d'eau au cours de l'année (A, C) et en fonction de la latitude (B, D). Pour la calcite, les densités sont indiquées en tons de bleu qui correspondent à <20, 20-50, 50-100, 100-200, et >200 µg.CaCO ₃ .m ⁻³ . Les concentrations en carbone organique sont indiquées en tons de rose correspondant à <5, 5-10, 10-20, >20 µg.Corg.m ⁻³ . Les différentes figures ont été réalisées à partir d'interpolations sur 100 mètres de profondeur, 30 jours, et 1° de latitude. Les interpolations sont effectuées sur 4 mesures autour de chaque de données indiquées par des <i>x</i> . Isolignes arrondies.	99
6.8	Distribution de la biomasse (carbone organique) totale des assemblages de foraminifères planctoniques en fonction de la profondeur. Chaque point est représenté au milieu de l'intervalle de profondeur échantillonné. n=206.	100
6.9	Distribution du carbone inorganique total des assemblages de foraminifères planctoniques en fonction de la profondeur. Chaque point est représenté au milieu de l'intervalle de profondeur échantillonné. n=218.	100
6.10	Corrélations entre le carbone organique et inorganique des assemblages pour trois zones de la colonne d'eau : zone de production (au dessus de 100 m, en noir), « twilight zone » (100-1000 m, en rouge), zone profonde (au dessous de 1000 mètres, en bleu). L'ordonnée à l'origine de la droite de régression de la zone de production, en noir, est significativement différente de celles des zones d'export (p < 0,00001), même si la pente n'est pas significativement différente (p = 0,93). Il n'y a pas de différences significatives entre les deux zones d'export, en bleu et en rouge (ordonnée à l'origine : p = 0,16 ; pente : p = 0,34).	102
6.11	Distribution du ratio entre le carbone organique et le carbone inorganique des assemblages, en fonction de la profondeur. Le ratio diminue vers les profondeurs de manière significative (p < 0.001). Il y a une plus grande variance pour les assemblages de la zone la plus superficielle, et des variances plus faibles au fur et à mesure que la profondeur augmente.	102
6.12	Corrélation entre les masses de calcite totales pour chaque assemblage calculées à partir des données de cette thèse, et à partir de Schiebel and Hemleben (2000). Chaque campagne océanique a été représentée selon un motif différent : R/V Meteor 21-3 (losanges oranges), R/V Meteor 36-2 (étoiles roses), B/O Arquipelago FCA97C (ronds rouges), R/V Poseidon 231/3 (losanges turquoises), R/V Poseidon 247/2 (triangles bleus), R/V Poseidon 377 (triangles inversés verts). Il y a une différence significative de 20% entre les valeurs calculées à partir des valeurs de Schiebel and Hemleben (2000) pour les années 1990 et les valeurs calculées ici pour les années 2010 (pente de la droite = 0,80).	103

Liste des tableaux

2.1	Nombre d'individus de l'espèce <i>Ammonia tepida</i> analysés pour chaque classe de taille et type de mesures effectuées. Échantillons prélevés le 16 avril 2012 à la baie de l'Aiguillon.	28
2.2	Valeurs moyennes et écarts types obtenus pour les différentes mesures (carbone organique, carbone total, azote et protéines) effectuées sur des individus d' <i>Ammonia tepida</i> . Pour chaque mesure d'azote, une valeur de carbone organique totale théorique a été calculée d'après les résultats obtenus par Michaels et al. (1995).	29
3.1	Contenu protéique moyen d' <i>Ammonia tepida</i> pour chaque temps (T) de culture et chaque condition de l'expérience. Pour chaque temps de culture, trois réplicats (R1-R3) ont été effectués.	37
4.1	Date, position géographique et échantillonnage des missions océanographiques ayant permis d'échantillonner les foraminifères planctoniques présentés dans ce chapitre. . . .	46
4.2	Résumé des 916 individus appartenant à 26 espèces et provenant de 4 missions océanographiques analysés pour leur biomasse protéique, morphométrie et masse du test. Les individus ont été identifiés selon la taxonomie de Hemleben et al. (1989)	47
4.2	(suite)	48
4.3	Résultats des régressions calculées pour chaque espèce individuellement du contenu protéique en fonction de la taille. Le contenu protéique individuel peut être déterminé à partir de la taille selon l'équation $y(prot.ind^{-1}) = bx^a$, où b est l'intercept, et a la pente.	54
4.4	Résultats des régressions calculées pour chaque espèce individuellement de la masse du test en fonction de la taille. La masse du test individuel peut être déterminée à partir de la taille selon l'équation $y(prot.ind^{-1}) = bx^a$, où b est l'intercept, et a la pente.	57
4.5	Résultats des régressions calculées pour chaque espèce individuellement de la biomasse normalisée par le poids sec en fonction de la taille. La biomasse normalisée par le poids sec individuelle peut être déterminée à partir de la taille selon l'équation $y(prot.ind^{-1}) = bx^a$, où b est l'intercept, et a la pente.	60
4.6	Résultats de l'Analyse en Composantes Principales : Variance totale et pourcentage de variance expliquée par chaque axe, variance expliquée par chaque paramètre sur chaque axe et communalités. Les paramètres qui ont des pourcentages de variance expliquée supérieurs à $\pm 0,8$; et qui contribuent le plus aux différents axes sont indiqués.	64

6.1	Liste des stations échantillonnées au cours des 6 campagnes océanographiques, avec les dates, coordonnées géographiques et les différentes profondeurs échantillonnées. (*) stations pour lesquelles nous disposons de mesures de biomasse de certains individus selon la méthode BCA. (**) stations pour lesquelles nous disposons à la fois de comptages des individus dans la colonne d'eau, ainsi que de mesures de biomasse pour un certain nombre d'individus. Pour toutes les autres stations, les individus ont été comptés et leur distribution verticale dans la colonne d'eau est connue.	94
6.1	(suite)	95
6.2	Contenu protéique moyen, et masse moyenne du test pour chaque classe de taille de foraminifères planctoniques. Ces valeurs sont issues des données présentées Chapitre 4, section 4.3.2.	96
6.3	Budget moyen du carbone organique, inorganique et total pour chaque tranche d'eau en moyenne dans la zone des Açores. Le budget total pour la zone de production, la twilight zone, la zone profonde et le budget total sur l'ensemble de la colonne d'eau ont été calculés. Le ratio de carbone organique/inorganique a également été calculé pour chaque tranche d'eau, et pour les différents compartiments de la colonne d'eau.	101

Thèse de Doctorat

Movellan Aurore

La biomasse des foraminifères planctoniques actuels et son impact sur la pompe biologique de carbone

Résumé

Les foraminifères planctoniques (FP) sont des organismes hétérotrophes appartenant au méso-zooplankton, abondants dans tous les domaines marins et communément utilisés dans les reconstitutions paléo-environnementales. Pour quantifier la position des FP dans le cycle du carbone au sein du plancton à des échelles régionales et globales, il est nécessaire de connaître leur production en biomasse (C_{org}), jusque là très peu connue car très difficilement mesurable.

Dans ce travail, nous avons développé une nouvelle méthode analytique non destructive développée à partir de la méthode bicinchoninic acid (BCA), et mesuré la biomasse individuelle de 952 spécimens de 26 espèces de FP provenant de régions tempérées à subtropicales. Nos résultats indiquent que la biomasse moyenne d'un FP s'élève à 0,845 μg . Le protocole a été calibré sur l'espèce benthique *Ammonia tepida*, et au cours d'expériences en culture. L'analyse statistique des données ne fait ressortir aucune différence interspécifique, ni des conditions écologiques (niveau trophique, profondeur ou température). En revanche, nous avons démontré que la biomasse des FP est fortement corrélée avec la masse et la taille de leur test calcitique. Grâce à cette corrélation, les biomasses des populations de FP ont été calculées pour 1128 sites et profondeurs d'échantillonnage de l'Atlantique Nord, la mer d'Arabie, la mer Rouge, les Caraïbes, le Japon et l'Oregon. La production actuelle de biomasse par les FP a pu être estimée entre 25 et 100 Tg.C.an^{-1} , en incluant les individus juvéniles.

Le ratio carbone organique sur inorganique ($C_{org} : C_{inorg}$) des populations de FP entre la surface et 2500 m de profondeur semble rester constant à $\sim 2/3$, tel que montré dans la zone des Açores. Ces résultats prouvent qu'il y a un export de carbone à la fois organique et inorganique, et que les FP contribuent incontestablement à la pompe biologique de carbone.

Les résultats obtenus au cours de cette thèse font des FP de potentiels outils pour quantifier la biomasse initiale de paléo-assemblages, et améliorer notre compréhension du cycle du carbone et de la pompe biologique de carbone dans le passé.

Mots clés

Biomasse, foraminifères, biogéochimie, protéines, nano-spectrophotométrie, pompe biologique de carbone, climat, paléocéanographie.

Abstract

Planktic foraminifers (PF) are heterotrophic mesozooplankton of global marine abundance, being ubiquitous proxy in paleoceanography, and climate reconstruction. In turn, the individual and biomass (C_{org}) of PF was largely unknown due to methodological problems. To quantitatively understand the trophic position of PF within the regional and global plankton, we have developed a new analytical method, and quantified the individual biomass of 952 specimens of 26 PF species. The new non-destructive protocol is derived from the bicinchoninic acid (BCA) method, and a nano-photo-spectrometer is used to measure protein biomass. We tested the method on the benthic foraminifer *Ammonia tepida*, from fresh and frozen samples, and from culture experiments. We then applied the new method to measure PF protein-biomass of specimens from oligotrophic and eutrophic regions, including the subtropical to temperate ocean. The average individual PF biomass amounts to 0.845 μg . Our results indicate neither inter-specific differences nor any influence of the shape of test on the individual biomass. In turn, Individual PF biomass is highly correlated with test size and mass, and independent of ecologic conditions (i.e., e.g., trophic state, water depth, and temperature). Following our new method, the PF assemblage biomass was calculated from 1128 locations and water depth from the North Atlantic, Arabian Sea, Red Sea, and Caribbean, and literature data from off Japan and Oregon. A first-order estimate of the average global PF biomass production amounts to 25–100 Tg C yr^{-1} including juvenile individuals.

The organic to inorganic carbon ($C_{org} : C_{inorg}$) ratio of PF populations between the surface and subsurface water column down to 2500 m water depth seems to stay constant at $\sim 2/3$, as indicated by a case study from the Azores region. Those results show an export of both C_{org} and C_{inorg} to the deep ocean, making PF part of the biological carbon pump.

The results obtained in this thesis make PF a potential proxy to quantify the biomass of paleo-assemblages, and to improve our understanding of past carbon cycle and biological carbon pump.

Key Words

Biomass, foraminifers, biogeochemistry, proteins, nano-spectrophotometry, biological carbon pump, climat, paleoceanography