



HAL
open science

**Distribution des faunes vivantes, mortes et fossiles de
foraminifères benthiques sur la marge portugaise :
impact des apports fluviatiles et de la qualité de la
matière organique**

Pierre-Antoine Dessandier

► **To cite this version:**

Pierre-Antoine Dessandier. Distribution des faunes vivantes, mortes et fossiles de foraminifères benthiques sur la marge portugaise : impact des apports fluviatiles et de la qualité de la matière organique. Sciences de la Terre. Université de Bordeaux, 2015. Français. NNT : 2015BORD0351 . tel-01294954

HAL Id: tel-01294954

<https://theses.hal.science/tel-01294954v1>

Submitted on 30 Mar 2016

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

PRÉSENTÉE POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE

L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE : SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

SPÉCIALITÉ : SEDIMENTOLOGIE MARINE ET PALEOCLIMATS

Par Pierre-Antoine DESSANDIER

**DISTRIBUTION DES FAUNES VIVANTES, MORTES ET
FOSSILES DE FORAMINIFÈRES BENTHIQUES DE LA MARGE
PORTUGAISE : IMPACT DES APPORTS FLUVIATILES ET DE
LA QUALITE DE LA MATIERE ORGANIQUE.**

Sous la direction de : Bruno MALAIZÉ et Jérôme BONNIN

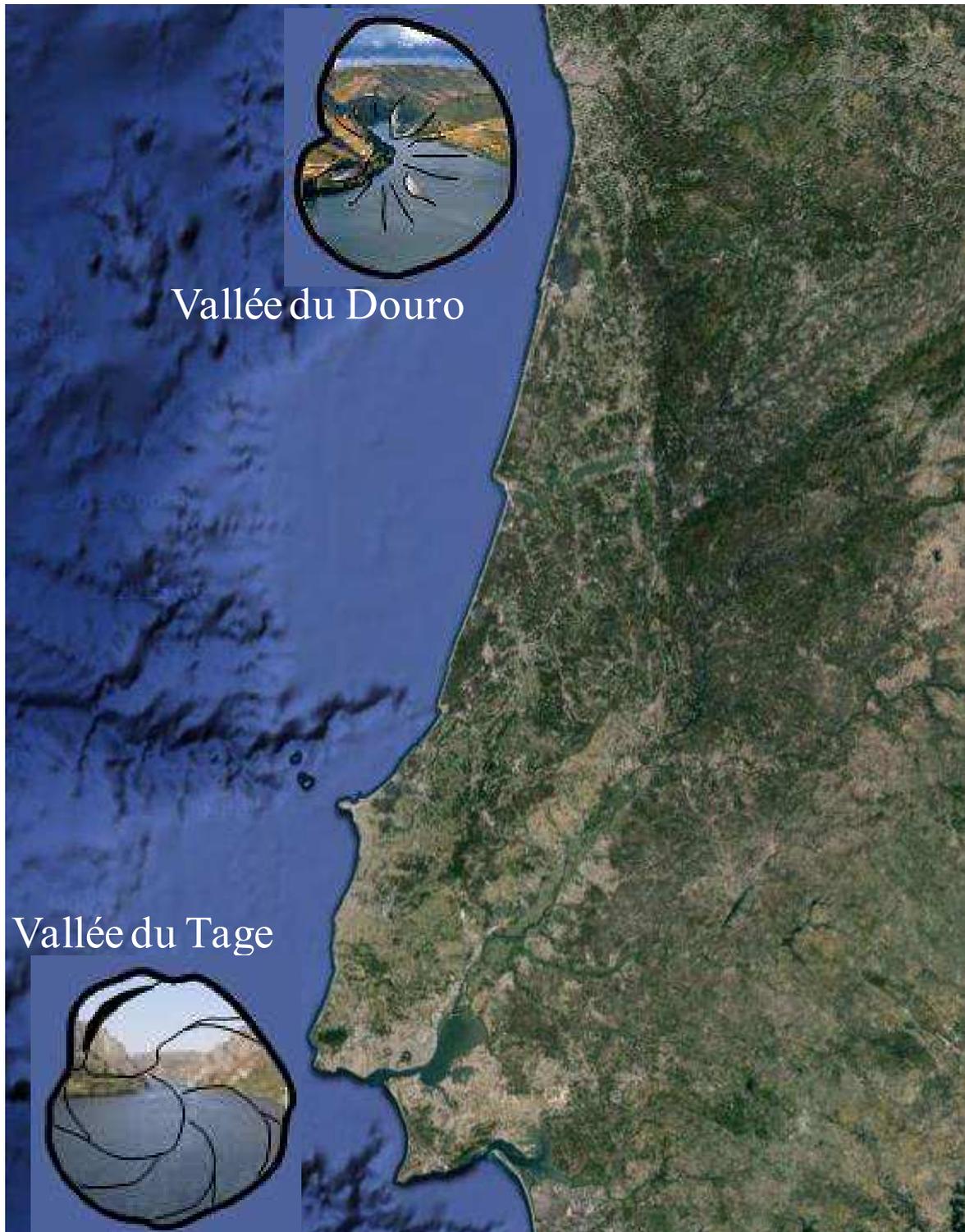
Soutenue le 11 Décembre 2015

Membres du jury:

M. JORISSEN, Frans, Professeur (Université d'Angers)
Mme ABRANTES, Fatima, Professeur (IPMA, Lisbonne)
M. MARTINEZ, Philippe, Professeur (Université de Bordeaux)
Mme KIM, Jung-Hyun, Professeur (Université d'Hanyang, Corée du Sud)
M. MALAIZÉ, Bruno, Maître de Conférences (Université de Bordeaux)
M. BONNIN, Jérôme, Maître de Conférences (Université de Bordeaux)
Mme VENEC-PEYRÉ, Marie-Thérèse, Directeur de recherche (MNHN)

Rapporteur
Rapporteur
Examinateur
Examinateur
Directeur de thèse
Co-directeur de thèse
Invitée

“Ce n'est pas que je sache bien employer mon temps, mais c'est que je sais bien le perdre ; et,
soit dit sans me vanter, c'est peut-être la première de toutes les sciences”
Duchesse de Choiseul



“C'est l'incertitude qui nous charme. Tout devient merveilleux dans la brume”
Oscar Wilde / Le Portrait de Dorian Gray

Remerciements

Il est coutume de dire que la partie remerciements est la plus difficile à écrire, ... Mmmhh ?! Cela tient probablement d'une légende ancienne ou d'une amnésie post-soutenance qui s'étendrait sur les 3 dernières années... C'est sans difficultés et avec grand plaisir que j'écris les dernières pages de ce manuscrit, qui symbolisent l'aboutissement et me permettent d'exprimer ma gratitude à tous ceux qui m'ont aidé et partagé mon quotidien au cours de cette thèse. Comme dirait Lambert : « voilà ».

Je vais commencer par remercier les membres du jury qui ont accepté d'évaluer mon travail et de faire partie de cette journée qui restera dans ma mémoire. Merci donc à Fatima Abrantes, Marie-Thérèse Venec-Peyré, Frans Jorissen, Philippe Martínez et Jung-Hyun Kim.

A Jérôme Bonnin (avec 2 n, ne le fâchez pas !), né en 1983 ou 1973 selon l'officialité des documents... Je pourrais te dire merci pour m'avoir proposé ce sujet de thèse et bien sûr pour toute l'aide apportée durant ces 5 ans. Pour les : « bon je relis et je te dis quoi ». Mais non. Je vais te remercier pour ta porte. Et là tu te dis, ça y est, ce final de thèse l'a complètement fusillé. Cette porte toujours ouverte, avant ou après braquage... Merci pour m'avoir donné envie de me lancer là-dedans, pour les barbec, saint aubin, ping-pongs, Caïpirinha, Pisco, ... (je précise à ma chère mère que tout ça n'est que du travail !). Merci pour le Chili, la mission, la Corée (2 fois !), le screen golf, les débats Roland Garros, musique... Bref, merci surtout pour ton humour. J'ai la chance de pouvoir dire aujourd'hui, avec mon directeur de thèse ? Bah on a bien rigolé !

Un immense merci à Bruno, désolé de t'avoir fait lire autant de pages sur les forams benthiques... Merci pour tes précieux conseils, corrections et pour ta gentillesse. Je t'assure, ce n'est pas grave de me dire de refaire l'intro de ma présentation !

Merci à Kim, tu m'as toujours répondu avec une rapidité et une efficacité incroyable et ton aide m'a énormément apporté scientifiquement. Merci encore de m'avoir accueilli au NIOZ et de m'avoir éclairé dans les chemins obscurs de la géochimie organique. Merci pour la visite en Corée, j'espère pouvoir revenir prendre un soju bientôt !

Je remercie tous ceux qui m'ont aidé à acquérir, comprendre et exploiter mes données. Sabrina et Laurence pour mes escapades arcachonnaises, votre accueil chaleureux, votre humour et votre aide précieuse sur les acides aminés. Henko de Stigter et Jaap Sinnighe Damsté pour les corrections des papiers. Bruno (Deflandre), pour ton aide sur les profils d'oxygène, ta disponibilité et tes corrections (jusque parfois très tard, désolé pour le match de rugby). Merci à Antoine Grémare pour tes lumières sur les stats. Merci à Seb pour la mission dans le grand Nord, n'oublie pas qu'on doit aller voir Machete 3.

Je remercie toute l'équipe Paléo pour avoir intégré un foraminifériste écologue, qui a beaucoup bossé sur de l'actuel... Honte à lui. Non mais la finalité c'est un outil paléo je vous jure ! Merci pour cette bonne ambiance, Xavier et Philippe, on retourne se faire une belote en terrasse avant que je ne m'en aille.

A L'équipe Sédimento, « le transfuge » comme dirait Jean-Luc Schneider vous salue, malgré vos : « on accueille même des paléos... ; vous là, avec vos courbes où on y comprend rien ; est-ce que ça sert vraiment à quelque chose tes foram-trucs là ? », je suis resté solide. Cette thèse n'aurait pas été la même sans ces cafés et midis de déconne. Merci donc à Manue, Mari-Claire, Hervé, Thierry, Gégé, Jean-Luc, ... J'espère pouvoir repasser de temps en temps pour le café, ça pourrait bien me manquer.

Merci aux doctorants du labo, anciens, nouveaux, de passage, pour les bons moments passés. Comment ne pas parler des membres du bureau Caraïbes ? Phil, tes répliques des films de Steven Seagal resteront gravées dans ma mémoire. Nono, on était large finalement tu vois, continue de bosser la guitare, on se fera un groupe quand t'en auras marre de faire des simus-modèle-truc wooo ! Calme-toi un peu. Dr H. unforgettable Panda : Respire, prouve que tu existes ! Un peu spéciale elle est publicitaire... J'en pleure encore. Tu la connais cette chanson de Georges ? C'est la 7^{ème} fois que tu la passes cette semaine Hélène !! Attition ! Utilisons les termes idoines, notre accord princeps disait qu'on fait toujours la route ensemble ! A Mélanie Hélène Principaud, bien que de l'époque des digiteles, tu es une source d'inspiration inépuisable pour moi et tellement plus encore... Ton caractère est loin d'être aussi incontrôlable que ça tant qu'on a des cacahouètes en poche ! Je vais donc veiller à en garder sur moi, le plus longtemps possible.

Merci à la dream team des happy saint aub, la suite, chuchumbe: trop de sensations et tuti quanto... euh quanti ma gueule ?! O₂, Pauline, Fanny, Sabou, Marti, Ludo, Aurél, Jo, Charles-doudou, Sébi. Comme dirait A. Astier : « Je gueule... souvent. Mais pour quelqu'un comme moi qui ai une forte tendance à la dépression, ce que vous faites là tous, c'est hyper important pour la santé... du cigare ». Merci à Lara qui m'a poussé à faire cette thèse et qui m'a permis de garder confiance en moi.

Pour terminer, je remercie mes sœurs et l'équipe des ancêtres aux grand complet pour m'avoir soutenu dans « les cailloux », pour avoir fait si bien semblant de s'intéresser à ce que je disais quand j'expliquais ma thèse et pour leur confiance inébranlable en ma réussite. Bridget et Mamie, je vais revenir plus souvent promis. Papa, je suis enfin dispo pour acheter la péniche, t'es toujours chaud ?

Ouf, j'ai fini là ? ah oui, j'oubliais : « Soyons désinvolte, n'ayons l'air de RIEN!!!! »

Table des matières

Chapitre I. Introduction	11
I.1 Introduction générale	13
I.2 Les Foraminifères benthiques.....	15
I.2.1 Généralités	17
I.2.2 Concepts biologiques.....	18
I.2.3 L'application en tant que bio-indicateur environnemental	19
I.2.4 L'application isotopique paléoenvironnementale	23
I.3 Zone d'étude	25
I.3.1 Les marges continentales	27
I.3.2 Caractérisation des milieux côtiers sous influence fluviale.....	27
I.3.3 La marge ibérique	29
I.3.3.1 <i>Les bassins versants</i>	30
I.3.3.2 <i>Contexte océanographique</i>	34
I.3.3.2 <i>Couvert sédimentaire</i>	36
I.4 Forçages climatiques holocènes affectant la marge ibérique	38
I.4.1 L'Holocène	38
I.4.2 L'oscillation Nord Atlantique.....	40
I.4.3 Les "radiations" solaires	42
Chapitre II. Lateral and vertical distributions of living benthic foraminifera off the Douro River (Western Iberian Margin): Impact of the organic matter quality	49
Abstract	51
II.1 Introduction	52
II.2 Study area.....	53
II.3 Material and methods	54
II.3.1 Sample collection	54
II.3.2 Sedimentary analyses	56
II.3.2.1 <i>Grain size analyses</i>	56
II.3.2.2 <i>²¹⁰Pb analyses and sediment accumulation rate</i>	56
II.3.3 Geochemical analyses	57
II.3.3.1 <i>Oxygen measurements</i>	57
II.3.3.2 <i>Elemental and $\delta^{13}C_{TOC}$ analyses</i>	57
II.3.3.3 <i>Pigments analysis</i>	58
II.3.3.4 <i>Amino acids analysis</i>	58
II.3.4 Live (stained) benthic foraminiferal faunal analysis.....	58
II.4 Results.....	59
II.4.1 Sedimentary features	59

II.4.1.1 Grain size	59
II.4.1.2 ²¹⁰ Pb and sediment accumulation rate.....	60
II.4.2 Porewater and sediment geochemistry	61
II.4.2.1 Oxygen concentrations	61
II.4.2.3 Vertical profiles of TOC, TN, $\delta^{13}C_{TOC}$ and C/N ratio	61
II.4.2.3 Vertical profiles of pigments	62
II.4.2.3 Amino acids.....	63
II.4.3 Live benthic foraminiferal assemblage	64
II.4.3.1 Bathymetrical distribution	64
II.4.3.2 Vertical distribution	66
II.4.3.3 Average living depth (ALD)	67
II.5 Discussion	69
II.5.1 Environmental settings	69
II.5.2 Benthic foraminiferal distribution	73
II.5.2.1 Foraminiferal density and diversity.....	73
II.5.2.1 Foraminiferal faunal composition and microhabitats	74
II.6 Synthesis and concluding remarks	78
Acknowledgements	79
Chapitre III. Impact of organic matter source and quality on living benthic foraminiferal distribution on a river-dominated continental margin: A study of the Portuguese Margin	81
Abstract	83
III.1 Introduction.....	84
III.2 Study area	85
III.3 Material and methods.....	87
III.3.1 Collection and processing of samples	87
III.3.2 Sedimentological and geochemical analyses	89
III.3.3 Living (stained) benthic foraminiferal analysis	90
III.3.4 Statistical analyses	90
III.4 Results.....	91
III.4.1 Sediment grain size distribution and geochemical parameters	91
III.4.2 Living benthic foraminifera	93
III.4.2.1 Spatial density and diversity.....	94
III.4.2.2 Composition of fauna.....	95
III.4.2.3 Vertical distribution.....	98
III.4.3 Multivariate analyzes on environmental parameters and benthic fauna	98

III.5 Discussion	100
III.5.1 Sediment characteristics and organic matter distributions.....	101
III.5.2 Faunal response	104
III.5.2.1 Faunal density, diversity and microhabitats	104
III.5.2 Faunal groups' distribution.....	106
III.6 Synthesis and conclusion	112
Acknowledgments	113
Chapitre IV. Dead-living comparison of benthic foraminifera from the Portuguese Margin: Seasonal impact Vs taphonomical processes	115
Abstract	117
IV.1 Introduction	117
IV.2 Study area	119
IV.3 Material and methods	120
IV.3.1 Sample collection.....	120
IV.3.2 Dead benthic foraminiferal analysis and statistics.....	122
IV.4 Results	124
IV.4.1 Spatial dead faunal distribution (4-5 cm layer).....	124
IV.4.2 Dead faunal distribution with sediment depth	128
IV.5 Discussion.....	130
IV.5.1 Comparison between living and dead faunal density and diversity.....	130
IV.5.2 Comparison between dead and living species distributions	133
<i>IV.5.2.1 Preservation of dead benthic foraminiferal test</i>	133
<i>IV.5.2.2 Production rates of benthic foraminiferal test</i>	135
<i>IV.5.2.3 Seasonal response and river discharges</i>	136
<i>IV.5.2.4 Synthesis of major species behavior</i>	138
IV.5.3 Variation of dead faunal composition with sediment depth	138
IV.5.4 Implications for paleoenvironmental studies	140
IV.6 Conclusions	141
Acknowledgments	142
Chapitre V. Reconstruction of the Tagus River discharges (Western Iberian Margin) during the last 5700 years: The contribution of benthic foraminifera	145
Abstract	147
V.1 Introduction.....	147
V.2 Study area.....	148
V.3 Late Holocene climatic conditions.....	150

V.4 Material and Methods	150
V.5 Results.....	153
V.5.1 Sedimentological features and age model.....	153
V.5.2 Environmental settings.....	154
V.5.3 Faunal distribution over the last 5750 years.....	157
V.5.4 Statistical approach	158
V.6 Discussion	160
V.6.1 Benthic foraminifera as a bio-incator of Tagus discharge and upwelling events	160
V.6.2 Changes in environmental conditions	162
V.6.3 Comparison of the bio-indicator response with climatic changes.....	163
<i>V.6.3.1 First phase (5700-2250 cal. yr. BP): High Tagus regime</i>	<i>163</i>
<i>V.6.3.2 Second phase (2250-1250 cal. yr. BP): High upwelling intensity.....</i>	<i>165</i>
<i>V.6.3.3 Third phase (2250 cal. yr. BP to present): Intense upwelling and Tagus discharges with anthropogenic influence</i>	<i>167</i>
V.7 Synthesis and Conclusions.....	168
Aknowledgments	170
Données supplémentaires à l'étude paléoenvironnementale : le Douro	173
Chapitre VI. Conclusions	185
VI.1 Synthèse.....	187
VI.2 Conclusion générale.....	199
VI.3 Perspectives	201
Références bibliographiques	207
Annexes	239
Références taxonomiques et planches des espèce de l'étude	241
Spectres granulométriques du transect Douro	243
Living/(Living+Dead) calculations on major species for all stations.....	244
Posters présentés lors de la thèse	247
Tableaux de comptages de l'étude	251

Chapitre I

Introduction

I.1 Introduction générale

Les écosystèmes marins des milieux côtiers représentent des habitats parmi les plus riches et diversifiés, représentant un maillon essentiel de la vie aquatique et une ressource vitale pour les populations humaines.

A l'origine de ce travail de thèse, le programme PACEMAKER visait à étudier les connexions océans-continent présentes et passées, notamment à travers le transport fluvial de matière organique terrestre sur la marge portugaise. Au sein de ce programme, l'étude des foraminifères benthiques a permis d'évaluer la qualité du milieu, associant la réponse des faunes aux conditions environnementales. Elle a également aidé à calibrer "l'outil" foraminifère benthique comme bio-indicateur de l'influence fluviale, ce qui a déterminé l'intérêt de cette thèse.

Les foraminifères ont été très largement utilisés en océanographie du fait de leur très grande répartition dans les océans du monde, de leur sensibilité aux changements environnementaux et de leur grande capacité de fossilisation. Les foraminifères dits "benthiques", c'est-à-dire vivant sur ou au sein des sédiments marins, répondent aux variations climatiques et sont également de plus en plus utilisés pour étudier la qualité des écosystèmes vivant au fond de nombreux milieux aquatiques. Ils sont notamment très présents dans les sédiments côtiers des plate-formes continentales, zones extrêmement riches et diversifiées mais toutefois les plus sensibles aux variations climatiques et aux pollutions issues de l'activité humaine. Les faunes de foraminifères benthiques apportent, en particulier dans ces milieux, la possibilité de suivi environnementaux et climatiques, permettant d'enregistrer l'évolution de la qualité du milieu. Néanmoins, l'utilisation de ces organismes nécessite une très bonne connaissance de leur écologie et des paramètres contrôlant leur distribution. Il apparaît donc essentiel de « calibrer » l'utilisation de ces outils dans l'actuel, ce qui permet de mesurer leurs paramètres de contrôle et d'approfondir les connaissances sur l'écologie des espèces étudiées.

Cette thèse a pour objectif d'évaluer l'influence de la qualité de la matière organique sur les faunes de foraminifères benthiques aux débouchés des fleuves ouest-ibériques. Cela nécessite tout d'abord d'étudier l'écologie des foraminifères benthiques de la marge portugaise, aux débouchés des quatre fleuves ouest-ibériques majeurs. Le second objectif est de calibrer le bio-indicateur foraminifère benthique comme marqueur des apports continentaux à travers les décharges de rivières. Enfin le dernier objectif consiste en

l'application paléoenvironnementale du bio-indicateur, de manière à évaluer l'influence des variations climatiques de l'Holocène terminal sur les écosystèmes benthiques de la plateforme portugaise. Cette thèse a été réalisée dans le cadre d'un partenariat avec les laboratoires du NIOZ (Pays-Bas) et du LNEG (Portugal), à l'origine de la mission 64PE332 PACEMAKER durant laquelle l'ensemble des échantillons de cette thèse ont été prélevés.

Ce travail s'appuie sur une approche chronologique en trois étapes : les faunes actuelles (biocénose), récentes (thanatocénose) et fossiles (taphocénose). L'étude des faunes vivantes (colorées au rose Bengal) de foraminifères benthiques permet de calibrer le bio-indicateur grâce à la mesure des conditions de la période d'échantillonnage. Les faunes mortes récentes permettent d'évaluer les variations saisonnières ainsi que la capacité de fossilisation des différentes espèces. Enfin, l'analyse des assemblages de faunes fossiles permet l'interprétation paléoenvironnementale des enregistrements sédimentaires, grâce à la calibration préalable basée sur les faunes récentes.

Un large spectre de descripteurs de la matière organique a été utilisé pour préciser les caractéristiques écologiques des communautés de foraminifères benthiques. L'influence de la quantité et qualité de la matière organique n'a été que très peu étudiée aux débouchés des fleuves ibériques. Pourtant, les enregistrements paléoclimatiques, basés pour certains, sur des faunes de foraminifères benthiques, ont été largement étudiés dans la zone. Cette étude est la première à calibrer sur des données actuelles la réponse de foraminifères benthiques aux apports de quatre fleuves couvrant une grande partie de la côte ouest-ibérique. La comparaison des faunes mortes et vivantes est nécessaire à la calibration du bio-indicateur mais permet également une approche plus méthodologique. La variation verticale des faunes récentes est ici évaluée délivrant ainsi une information quant à l'effort d'analyse nécessaire à une bonne représentativité de la thanatocénose très rarement évaluée. Enfin, l'étude des faunes fossiles du débouché du Tage, le plus long fleuve ibérique, couvrant les derniers 5 700 ans, apporte un jeu de données facilement comparable aux études paléoclimatiques de la zone pour les 2 000 dernières années mais inédit sur la période précédente.

La côte ouest-ibérique sur laquelle se concentre l'intégralité des travaux présentés dans ce mémoire comprend de larges bassins versants en Espagne et au Portugal qui sont impactés par une agriculture et une industrialisation intenses. Les débouchés des fleuves drainant la région sont caractérisés par une forte urbanisation à l'image des deux fleuves ibériques principaux : le Tage et le Douro, dont les embouchures sont respectivement localisées au niveau des deux principales villes portugaises Lisbonne et Porto. L'analyse des

foraminifères vivants, au large de ces fleuves n'a jamais été menée. De plus, la qualité de la matière organique dans cette zone n'a jamais été déterminée. Le plateau continental de la marge portugaise faisant face à ces fleuves est en conséquence une zone sensible directement soumise aux apports fluviaux et à l'anthropisation. Cette zone apparaît donc tout à fait adaptée pour caractériser l'impact des rivières et des apports de matière organique d'origine continentale sur les faunes de foraminifères benthiques. La marge ibérique est riche de travaux basés sur les polluants présents au sein des estuaires portugais. Cette région peut donc servir de zone atelier où l'écologie des foraminifères benthiques pourra être étudiée en profondeur. Dans ce contexte, les objectifs majeurs de ce travail de thèse s'articulent autour de trois axes :

Tout d'abord, il s'agit de définir l'écologie des espèces majeures de foraminifères benthiques vivants sur la marge portugaise, depuis le débouché des principaux fleuves ibériques jusqu'en bas de pente, en période de maxima pluviométriques. Ceci implique de définir le rôle de la quantité et de la qualité de la matière organique marine ou continentale sur ces faunes majeures grâce à un panel de descripteurs de la matière organique sédimentaire. Enfin, nous comparerons les différents fleuves ibériques en termes d'apports de matière organique et de développement associé des faunes vivantes de foraminifères benthiques en milieu anthropisé.

Dans un second temps, nous analyserons les faunes mortes de foraminifères benthiques et différencierons les espèces dominantes sous fort régime fluvial des espèces plus influencées par l'upwelling côtier. Nous déterminerons méthodologiquement l'effort d'échantillonnage vertical de la thanatocénose, nécessaire à la comparaison des communautés vivantes et mortes. Enfin, les processus taphonomiques et les différents biais pouvant affecter l'interprétation paléoenvironnementale des faunes de foraminifères benthiques fossiles seront identifiés.

Dans le dernier axe, nous étudierons les variations des apports du Tage et de l'activité de l'upwelling lors des derniers 5 700 ans grâce à l'analyse des foraminifères benthiques en lien avec les variations climatiques abruptes de l'Holocène terminal. Nous définirons finalement comment les foraminifères benthiques réagissent aux variations des apports continentaux, à celles du régime des décharges du fleuve, à l'intensité de l'upwelling côtier et à l'anthropisation progressive des côtes portugaises, sur une période représentant un jeu de données inédit. Ces données seront comparées à une étude équivalente préliminaire, au débouché du Douro.

I.2 Les Foraminifères benthiques

I.2.1 Généralités

Les foraminifères sont des micro-organismes unicellulaires eucaryotes, essentiellement marins. Ils représentent aujourd'hui plus de 3 000 espèces vivantes et environ 40 000 espèces de foraminifères benthiques et planctoniques fossiles ont été recensées jusqu'à nos jours (Murray, 2006). Les premiers foraminifères modernes ont été décrits par Beccarius en 1793, bien que le terme foraminifère n'ait été réellement introduit qu'en 1830 (Loeblich et Tappan, 1964). Les études pionnières à l'origine du développement des connaissances sur les foraminifères ont été menées au cours du 19^{ème} et du 20^{ème} siècle par Williamson, Carpenter, Brady, d'Orbigny ou encore Cushman. En termes de classification systématique, les foraminifères sont des protozoaires rhizopodes apparus au Cambrien, qui font partie de l'embranchement Granuloreticulosa, du règne Protocista et de la classe Foraminifera (Gupta et Barun, 1999). Cette classification est uniquement phénétique, c'est-à-dire basée sur la morphologie de leur coquille appelée test. Une classification phylogénétique, basée sur l'étude de l'ADN de ces organismes est en cours d'établissement, il reste encore cependant de nombreuses incertitudes dans ce domaine (Pawlowski et al., 1997). Leur taille varie de quelques dizaines à plusieurs centaines de micromètres. Ils portent un *foramen* (orifice) et sont constitués d'une ou plusieurs chambres ou loges dans lesquelles ils vivent.

Ce sont des organismes essentiellement hétérotrophes et leur nutrition est dans la plupart des cas le facteur limitant à leur développement dans un milieu de vie. Les formes planctoniques colonisent la partie euphotique de la colonne d'eau où ils peuvent capter la matière organique nécessaire à leur développement, majoritairement issue de la production primaire phytoplanctonique (i.e., les micro-algues autotrophes à l'origine de la création de matière organique à partir de matière minérale et d'énergie lumineuse par photosynthèse). Les formes benthiques vivent à l'interface eau-sédiment, sur ou au sein du sédiment dans lequel ils peuvent vivre jusqu'à une dizaine de centimètres de profondeur. Ce sont ces derniers qui constituent l'objet d'étude principal de cette thèse. Ils sont capables de coloniser de très vastes étendues géographiques depuis les marais saumâtres jusqu'aux plaines abyssales oligotrophes en passant par les lagunes hypersalées, estuaires, canyons, eaux douces ou encore zones de résurgence hydrothermales (Murray, 2006). Cette adaptation à tout type de milieux permet une répartition géographique exceptionnelle, couplée à une très forte capacité de fossilisation, représentant dès lors une source d'information très importante en océanographie.

La majorité des formes benthiques précipite du carbonate de calcium sous forme calcitique ou aragonitique pour fabriquer un test (correspondant à la coquille de ces organismes) qui sera perforé ou porcelané. Une autre stratégie consiste, chez les foraminifères benthiques appelés agglutinés, à récupérer les éléments biogènes ou clastiques présents sur le substratum pour les agglutiner autour d'une membrane vivante. Les familles, genres et espèces ont le plus souvent été déterminés suivant la structure du test (unisérié, bisérié, trisérié, spiralé, planispiralé, trochospiralé, biloculin, triloculin ou quinqueloculin), à partir des premières observations de ces organismes, et présentés dans des travaux de classification qui font toujours référence (Murray et al., 1891; Loeblich et Tappan, 1988). Le test sert de protection à l'organisme au cours de son existence mais possède également une très forte capacité de préservation bien après la mort de celui-ci sous forme fossile (à l'exception de certaines espèces agglutinées ou aragonitiques). Certaines caractéristiques environnementales de la période de vie des spécimens fossilisés sont mesurables sur le test. L'analyse des assemblages d'espèces ainsi que les mesures chimiques sur les tests font des foraminifères benthiques des outils très utilisés depuis des décennies en stratigraphie, paléoclimatologie ou paléobathymétrie (Jorissen et al., 2007).

Les foraminifères benthiques sont organo-hétérotrophes détritivores, mais les différentes espèces ont adopté plusieurs stratégies trophiques liées à la façon dont elles vont capter la nourriture (Fig. I.1). Leur nutrition se fait grâce à des pseudopodes, qui sont des extensions dites "granuloréticulées" du protoplasme, servant à capter les particules ainsi qu'à se déplacer sur le sédiment ou au sein de celui-ci. C'est également grâce aux pseudopodes qu'ils peuvent être fixés de manière temporaire ou continue sur le sédiment. C'est notamment le cas des suspensivores, qui captent les particules en suspension ou celles piégées dans des courants de fond. Les dépositivores consomment les particules organiques déposées sur et dans le sédiment. D'autres espèces prolifèrent plus en profondeur dans le sédiment grâce à la consommation de bactéries endopéliques ou profitent d'échanges symbiotiques avec des bactéries chimiolithotrophes qui pré-dégradent le matériel organique (Fontanier et al., 2002). Le microhabitat de ces différentes espèces est donc verticalement contrôlé par la stratégie trophique adoptée. Les espèces fixées en surface sont dites épiphytes, elles peuvent être épibiontes ou épilithes, c'est-à-dire fixées sur des particules biogènes ou lithiques en surface. Ces espèces ont une affinité pour les milieux bien oxygénés et peuvent tolérer de forts courants de fond (Schönfeld, 2002a). Les individus vivants à quelques millimètres sous l'interface eau-sédiment forment l'habitat des endofaunes superficielles. Les

épifaunes regroupent ces deux catégories et sont plutôt associées aux dépositivores. Les endofaunes intermédiaires ou profondes peuvent consommer une matière organique plus dégradée et supporter de faibles oxygénations, voire l'anoxie, ainsi que des conditions physico-chimiques variables inhérentes aux processus biogéochimiques, liés à la minéralisation de la matière organique (Kitazato, 1994). D'une manière générale, leurs préférences nutritives vont vers les flagellés et les algues ou micro-algues marines (Kitazato et al., 2000).

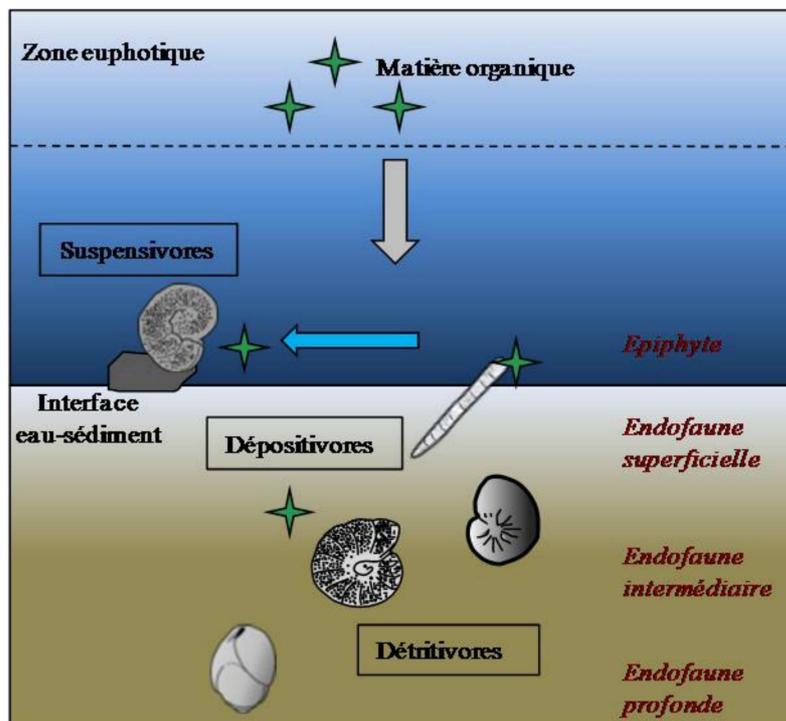


Figure I.1 : Stratégies trophiques principales et microhabitats des espèces de foraminifères benthiques.

I.2.2 Concepts biologiques

La partie organique protégée par le test des foraminifères benthiques est composée de deux membranes cytoplasmiques distinctes. En périphérie, un ectoplasme pouvant être considéré comme un squelette intra-cytoplasmique, est à l'origine de leurs pseudopodes. Ces pseudopodes peuvent atteindre plus d'un centimètre de long, en plus des fonctions de motricité et nutrition décrites précédemment, ils permettent l'éjection des déchets organiques et clastiques internes ainsi qu'à la construction du test (Murray, 2006). La partie organique la plus importante est l'endoplasme toujours protégé à l'intérieur du test. La reproduction des foraminifères benthiques est régie par 2 processus, l'un sexué et l'autre asexué. Pour la

majorité des espèces, le cycle classique de vie consiste en une alternance de ces deux modes de reproduction. Le mode de reproduction sexué consiste en une gamétogenèse. Les gamètes sont issus de gamontes qui sont des cellules sexuées spécialisées. Dans ce cas, une fusion entre deux gamètes a lieu pour créer un individu diploïde (deux lots de chromosomes) à l'origine des zygotes. La croissance de ces zygotes donnera des agamontes, la reproduction asexuée est alors possible par méiose puis fissions multiples qui donnera plusieurs individus juvéniles haploïdes (un seul lot de chromosomes). Ces modes de reproduction laissent une empreinte morphologique qui permet dans certains cas d'identifier ce dernier. Le proloculus qui correspond à la loge initiale des foraminifères sera microsphérique dans le cas d'une simple fusion de gamètes lors de la reproduction sexuée alors qu'il sera mégalosphérique lorsque les juvéniles héritent d'une partie du noyau et du cytoplasme parental lors de la reproduction asexuée. Deux modes de croissance sont possibles après la reproduction, une croissance continue engendrera des individus uniloculaires (monothalame) et une forme de croissance discontinue donnera des tests pluriloculaires (ou polythalame). La durée de vie des foraminifères benthiques varie de plusieurs semaines dans la majorité des cas à plusieurs années dans des conditions particulièrement favorables.

I.2.3 L'application en tant que bio-indicateur environnemental

Les foraminifères benthiques sont particulièrement sensibles aux conditions environnementales et s'adaptent en conséquence. Les microhabitats de ces organismes ont été reliés aux conditions physico-chimiques du sédiment (Corliss, 1985). Il est admis que la distribution des faunes est contrôlée par des paramètres biotiques et abiotiques tels que la température, la salinité, la concentration en oxygène du fond et des eaux interstitielles, la quantité et qualité de la matière organique, le pH, la granulométrie des sédiments, la vitesse du courant, etc. (Gooday, 2003 ; Jorissen et al., 2007). La variabilité de ces différents paramètres crée des instabilités au niveau des biotopes, la biocénose associée peut alors répondre de manière différente selon la capacité des différentes espèces à s'adapter. Ainsi, les espèces dites opportunistes vont réagir extrêmement rapidement aux nouvelles conditions environnementales et se développer avec un très grand nombre d'individus, à durée de vie restreinte. D'autres espèces sont spécialisées à des conditions de vie particulières et vont pouvoir se développer à plus long terme si les conditions se stabilisent. Certaines espèces développent des tolérances à la variabilité environnementale, comme des courtes périodes

d'anoxie ou des apports de matière organique variables en quantité et qualité. Après une forte perturbation du milieu, certains taxa sont considérés comme recolonisateurs, ils apparaissent les premiers avant la période de stabilité environnementale. La nécessité de connaître au mieux les préférences écologiques de ces espèces et leurs comportements est donc primordiale pour leur utilisation en tant que bio-indicateurs environnementaux. Depuis une trentaine d'années, l'étude de plus en plus précise de l'écologie des faunes vivantes de foraminifères benthiques, associée à des jeux de données physico-chimiques, ne cessent d'apporter des informations supplémentaires quant à ces préférences écologiques. Il apparaît essentiel de travailler sur des faunes vivantes en vue de les associer directement avec les paramètres environnementaux mesurés, de manière à appliquer le bio-indicateur aux paléo-environnements à partir du principe d'actualisme.

Les méthodes de reconnaissance des faunes vivantes les plus couramment utilisées dans ce domaine sont la coloration au rose Bengal (Walton, 1952) ou la fluorescence par *Cell-Tracker Green* (Bernhard et al., 2006). Le rose Bengal va colorer les protéines, vivantes au moment de l'échantillonnage, à l'intérieur du test des foraminifères en rose. Il a été largement utilisé dans le domaine parce qu'il est peu coûteux et relativement pratique à utiliser (Murray et Bowser, 2000). Le rose Bengal peut cependant réagir avec les protéines du cytoplasme des organismes récemment morts, en particulier dans les environnements anoxiques, où le cytoplasme est bien conservé (Bernhard, 2000). Cette méthode peut donc, dans certains cas, surévaluer le nombre de spécimens vivants (Bernhard et al., 2006). Néanmoins, la majeure partie des études effectuées sur les faunes vivantes a été effectuée grâce à la coloration au rose Bengal. Dans des conditions d'oxygénation "classiques" (i.e., des sédiments de surface oxygénés), le rose Bengal donne des résultats comparables à ceux des autres techniques (Murray et Bowser, 2000). Puisque les masses d'eau de fond de la marge portugaise sont actuellement bien oxygénées, pour l'aspect pratique et dans une volonté de cohérence avec la majorité des études traitant de l'écologie des foraminifères benthiques, cette méthode a été appliquée. Une stricte reconnaissance de la coloration de toutes les loges à l'exception de la dernière a été considérée comme recevable pour considérer les spécimens vivants au cours de l'échantillonnage (e.g., Fontanier et al., 2002 ; Phipps et al., 2012).

Dans la majorité des milieux, deux paramètres ont été décrits comme prépondérants au contrôle de la distribution des faunes de foraminifères benthiques : la concentration en oxygène et la disponibilité de la matière organique. Ce modèle (Fig. I.2) considère plusieurs

classes trophiques traduisant la quantité disponible de matière organique dans le sédiment sous les termes : oligotrophe, mésotrophe, eutrophe.

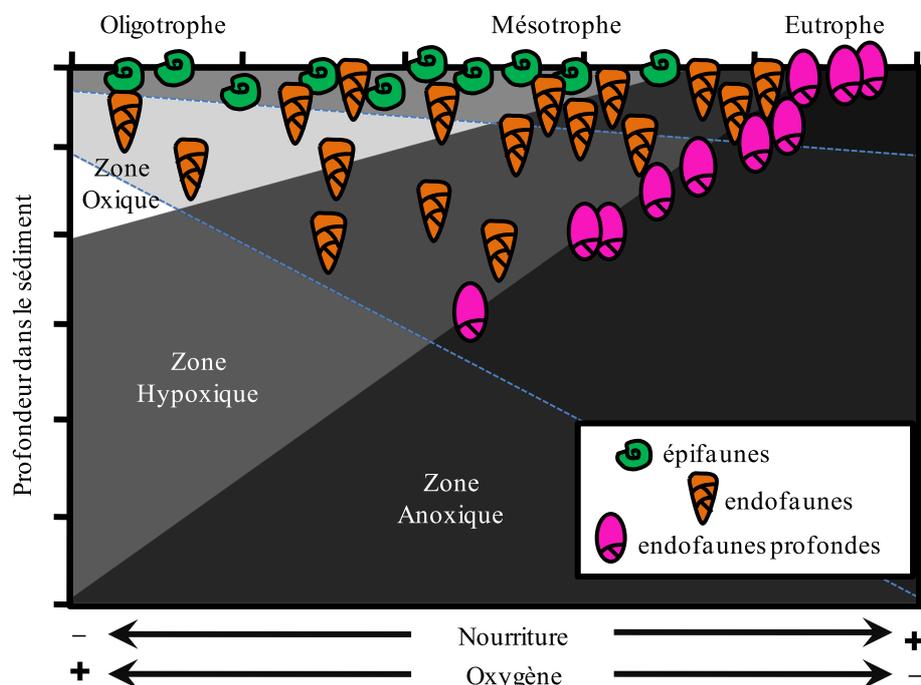


Figure I.2 : Modèle TROX représentant le microhabitat des foraminifères benthiques en fonction des paramètres de contrôle (disponibilité de la nourriture et concentration en oxygène, d'après Jorissen et al, 1995).

Ces zones trophiques, pour les systèmes marins côtiers et estuariens, peuvent être exprimées en flux de carbone d'après Nixon, (1995) comme représenté dans le Tableau I.1. Oxygène et matière organique ont donc des concentrations opposées, du simple fait de la granulométrie d'une part, mais aussi du fait de la minéralisation de la matière organique qui consomme de l'oxygène préférentiellement avant tout autre processus anaérobie d'autre part (Froelich et al., 1979). La concentration d'oxygène des eaux de fond est un facteur limitant dans de très rares cas, d'autant plus que l'habitat des faunes s'étend en profondeur dans le sédiment. Un habitat hypoxique ($>2 \text{ mg L}^{-1}$ d'oxygène) est toléré par une grande majorité d'endofaunes profondes. Beaucoup d'espèces sont capables de tolérer une anoxie ponctuelle (0 mg L^{-1}) en utilisant la dénitrification (i.e., dégradation des nitrates NO_3^- en diazote N_2) pour minéraliser la matière organique (Piña-Ochoa et al., 2010). Certains auteurs se sont également intéressés à la qualité de la matière organique comme paramètre important de cette distribution (e.g., Rathburn et Corliss, 1994 ; Licari et al., 2003 ; Fontanier et al., 2008). Ainsi, l'éventail de paramètres organiques permettant d'étudier les préférences écologiques en

terme de qualité de matière organique est déterminé par les outils qui permettent de différencier quantité et qualité de la matière organique.

Tableau I.1 : Définition quantitative des conditions trophiques en milieu côtier, d'après Nixon (1995).

Conditions trophiques	Flux de carbone
Oligotrophe	<100 gC m ⁻² an ⁻¹
Mésotrophe	100-300 gC m ⁻² an ⁻¹
Eutrophe	301-500 gC m ⁻² an ⁻¹
Hypertrophe	>500 gC m ⁻² an ⁻¹

De manière générale, la quantité globale de carbone organique est utilisée depuis des dizaines d'années pour caractériser la quantité de nourriture pour les foraminifères benthiques. La biologie des macrofaunes benthiques a démontré que certains paramètres, tels que la quantité d'azote, les sucres totaux ou encore les lipides pouvaient indiquer une qualité supérieure de nourriture ayant un impact sur certaines espèces de la macrofaune (Mayer et al., 1995). Les sucres et lipides ont également montré une influence sur certaines espèces de foraminifères benthiques (Fontanier et al., 2008). L'utilisation des acides aminés, et en particulier le ratio d'acides aminés enzymatiquement hydrolysables sur acides aminés totaux a été décrit comme l'un des meilleurs descripteurs de cette qualité (Grémare et al., 2003). En milieu côtier, la quantité de matière phytodétritique mesurée indirectement grâce à la chlorophylle a, est bien souvent le paramètre le plus déterminant pour contrôler les distributions des individus étudiés (e.g., Koho et al., 2007; Phipps et al., 2012). Le ratio de cette chlorophylle a sur les phaeopigments fournit également une information sur la qualité et notamment l'état de dégradation du produit organique phytoplanctonique (Grémare et al., 1998).

Le suivi de la qualité des environnements porteurs d'écosystèmes est au cœur de nombreuses études en biologie marine. Ce suivi s'est principalement concentré sur la méiofaune et a permis de construire des indices de qualité d'environnement dont l'un des plus utilisés est l'indice AMBI, (Borja et al., 2000). La méiofaune et la macrofaune benthique sont

classiquement utilisées dans les domaines de suivi de zones anthropisées (Warwick, 1988; Mucha et al., 2003). Ces études, basées sur l'influence des polluants sur la diversité des communautés benthiques nécessitent cependant une expertise et un temps d'analyse conséquents. La microfaune benthique, souvent déconnectée des analyses environnementales, tend à être de plus en plus étudiée de manière à compléter ces suivis d'écosystèmes et à obtenir un nouvel outil efficace marquant l'évolution de la qualité du milieu côtier. Les foraminifères benthiques, du fait de leur cycle de vie court (de quelques mois à un an), de leur grande sensibilité aux variations environnementales et de leur très bonne capacité de fossilisation, sont particulièrement adaptés pour ce type d'étude (Murray, 2006). L'utilisation des foraminifères benthiques, en tant que bio-indicateur de la qualité du milieu nécessite cependant une calibration prenant en compte une étude précise des faunes vivantes d'un milieu, couplée à des analyses environnementales qui permettent de préciser l'écologie des espèces.

L'utilisation des foraminifères benthiques comme outil du bio-monitoring environnemental, notamment des environnements côtiers, se développe de plus en plus compte tenu des avantages que ces micro-organismes apportent. D'un point de vue pratique, un grand nombre d'individus peuvent être échantillonnés dans un petit volume et leur forte capacité de fossilisation permet d'enregistrer l'information sur de longues périodes de temps. Grâce à cela, l'analyse des foraminifères a permis de développer les études d'impact anthropique (Alve, 1995) ainsi que des indices de qualité sur les écosystèmes basés sur la diversité des faunes (Bouchet et al., 2012). Des études récentes ont mesuré la chute de densité et de diversité des communautés de foraminifères benthiques inféodées à des pollutions anthropiques de leur milieu de vie (Bergamin et al., 2009 ; Celia Magno et al., 2012 ; Barras et al., 2014). Barras et al. (2014) ont identifié des espèces tolérantes et sensibles à des pollutions anthropiques telles que le rejet de métaux traces, permettant ainsi d'améliorer les connaissances sur l'écologie des espèces comme outil de bio-monitoring environnemental.

I.2.4 L'application isotopique paléoenvironnementale

Le test carbonaté (CaCO_3) des foraminifères permet la mesure des isotopes stables du carbone et de l'oxygène (Fig. I.3). Cette mesure est particulièrement intéressante compte tenu de l'état d'équilibre dans lequel les foraminifères précipitent leur test avec le milieu aquatique environnant. Des reconstructions de températures océaniques grâce à la composition

isotopique de l'oxygène ont été proposées depuis de nombreuses années (Urey, 1947). Cette composition isotopique mesurée sur les tests des foraminifères planctoniques (FP) dépend à la fois de la température de surface de l'océan, des changements locaux du $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ de l'eau de mer, reliée à la salinité de surface par la balance évaporation-précipitation et décharges des rivières) et des variations globales du volume des glaces continentales lors de changements entre périodes glaciaires et interglaciaires (Shackleton et Opdyke, 1973). Ces processus affectent la part de l'isotope lourd ^{18}O par rapport à l'isotope léger ^{16}O des atomes d'oxygène. L'unité de mesure du $\delta^{18}\text{O}$ est exprimée par la formule suivante : $\delta^{18}\text{O} = \left(\frac{^{18}\text{O}/^{16}\text{O}_{\text{échantillon}}}{^{18}\text{O}/^{16}\text{O}_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 1000$. L'utilisation de cette formule permet une normalisation par un standard, pour les carbonates, il s'agit du VPDB pour Vienne Pee Dee Belemnite.

La mesure sur les foraminifères benthiques (FB) est le plus souvent considérée comme uniquement influencée par les variations glaciaires/interglaciaires du volume des glaces continentales, définissant les variations climatiques quaternaires (Lisiecki et Raymo, 2005).

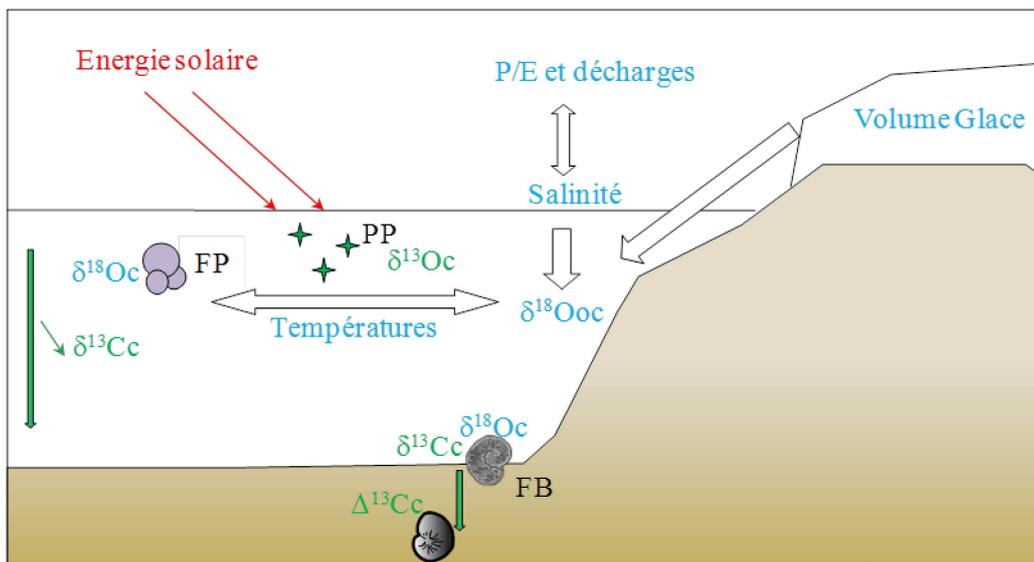


Figure I.3 : Paramètres majeurs influençant la composition isotopique des carbonates $\delta^{13}\text{C}_c$ et $\delta^{18}\text{O}_c$ des tests de foraminifères planctoniques (FP) et benthiques (FB) et de celle de l'océan $\delta^{13}\text{C}_c$ et $\delta^{18}\text{O}_c$. D'après Malaizé et Caley (2009) et Mackensen et al. (1993).

De la même manière, il est également possible de mesurer le $\delta^{13}\text{C}_c$ des foraminifères benthiques (Fig. I.3). Il a été notamment utilisé pour estimer les flux de matière organique exportée au fond des océans, issus de la production primaire phytoplanctonique (PP). Le ^{12}C

est préférentiellement prélevé par les organismes photosynthétiques lors de la photosynthèse, ce qui enrichit la proportion de ^{13}C dans les eaux de surface. La chute des particules phytodétritiques, enrichies en ^{12}C , va donc provoquer une diminution du $\delta^{13}\text{C}_{\text{Coc}}$ au fond de l'océan (Curry et al., 1988). D'une manière générale, le $\delta^{13}\text{C}$ est inversement proportionnel à la quantité exportée de phytodétritus. La circulation océanique est également un facteur influençant cette valeur. En effet, la diminution de l'oxygénation progressive des masses d'eau plongeant vers le fond est identifiable par leur diminution en $\delta^{13}\text{C}$ (Kroopnick, 1985), enregistrée par les foraminifères benthiques. Finalement, le microhabitat des espèces sur lesquelles est mesuré le $\delta^{13}\text{C}_{\text{C}}$ est essentiel à son interprétation. La mesure isotopique sur une épifaune est directement liée au $\delta^{13}\text{C}_{\text{Coc}}$ du CO_2 dissout dans l'eau de fond, alors indicatrice de la production exportée et/ou de la ventilation des eaux de fond. Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{C}}$ de certaines endofaunes profondes (e.g., *Globobulimina affinis*) peut dans certains cas être affecté par des processus biogéochimiques inhérents à la minéralisation de la matière organique au sein du sédiment. La différence entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{C}}$ d'une endofaune profonde et celui d'une épifaune à un même site ($\Delta^{13}\text{C}_{\text{C}}$), va alors quantifier l'intensité de la minéralisation de la matière organique interne au sédiment. Cette valeur pourra donc servir à identifier les variations de production exportée, y compris à l'échelle saisonnière (Mackensen et al., 1993).

I.3 Zone d'étude

I.3.1 Les marges continentales

La zone concernée par ce travail de thèse s'étend entre 38° et 42° Nord le long de la marge ouest-ibérique sur les côtes portugaises, à proximité de Porto au nord et de Lisbonne au sud. Le plateau continental de la marge portugaise est une zone riche et productive, sous une influence fluviale importante, caractérisée par des exports massifs de carbone continental et marin vers le large (Thomsen et al., 2002). L'importance de la production de la marge portugaise a été identifiée très tôt, les premiers prélèvements d'échantillons ont été fait dans la zone lors de la célèbre mission HMS Challenger en 1872, où des foraminifères planctoniques et benthiques ont été étudiés (Murray et al., 1891).

D'une manière générale, les milieux côtiers sont caractérisés par une très forte productivité et jouent un rôle essentiel dans le cycle du carbone en recevant plus d'une gigatonne de carbone par an, d'origine continentale ou issue de la production biologique

marine (Walsh, 1991 ; Wollast, 1991 ; Hedges et Keil, 1995 ; Wefer et al., 2003). Les plateformes continentales représentent des écosystèmes extrêmement productifs où la biodiversité est l'une des plus importantes (Bauer et Druffel, 1998). Si ces zones ne représentent que 10% de la surface océanique totale, 30% de la production primaire mondiale y est concentrée et 80% de l'enfouissement de carbone organique a lieu dans ces zones côtières (Wollast, 1991 ; Smith et Hollibaugh, 1993 ; Hedges et Keil, 1995). Ils représentent de ce fait, et de par leur faible profondeur, des niches écologiques particulièrement riches pour les organismes benthiques. Comparativement aux milieux marins francs, la production biologique y est largement activée par les apports massifs de nutriments depuis les continents, via les transports fluviaux ou encore grâce aux transferts d'autres nutriments depuis les masses d'eau profondes jusqu'au niveau de la rupture de pente à travers les zones à upwelling (Wefer, 2003). Sur les plateaux continentaux, la matière organique est rapidement consommée par les organismes benthiques (Wollast, 1988). Les zones côtières soumises à de fortes conditions hydrodynamiques (Fig. I.4) sont directement impactées par la houle, la circulation des vents et les tempêtes associées, les upwellings et downwellings (Vitorino et al., 2002a, 2002b), les apports d'eau douce des fleuves, les courants côtiers (Oliveira et al., 1982) ou à plus long terme, les variations du niveau marin (Wefer, 2003).

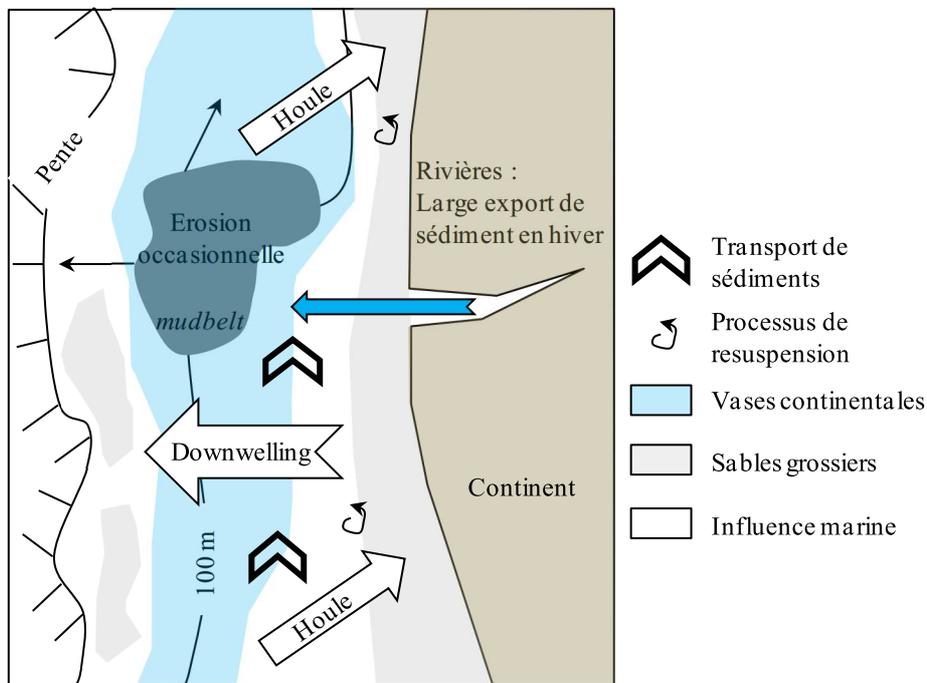


Figure I.4 : Influences dynamiques affectant les marges continentales, exemple de la marge ibérique (d'après Dias et al., 2002 et Schmidt et al., 2010).

L'activité anthropique, à travers la colonisation urbaine à proximité des côtes, la prise de contrôle des fleuves ou encore la déforestation qui fragilise la stabilité des côtes (Wefer, 2003), influence également largement ces systèmes. Depuis les premières activités minières jusqu'à l'industrialisation des deux derniers siècles, des traces de l'activité anthropique sont retrouvées dans les fleuves et sont naturellement stockées sur les plateaux continentaux en milieu marin (Brewer, 1975). Cette anthropisation des systèmes côtiers représente la fragilisation la plus importante de la biodiversité marine (Ellingsen, 2002). L'étude de ces systèmes permet donc d'évaluer les pollutions issues de l'activité anthropique du continent vers le milieu marin et leurs conséquences.

I.3.2 Caractérisation des milieux côtiers sous influence fluviale

Les apports de matière organique continentale issus du transport fluviale représentent une question prépondérante à l'étude des plate-formes continentales. Leur quantité et qualité peuvent être liées à leur géochimie intrinsèque mais aussi au sédiment qui les transportent. Ils impliquent directement les écosystèmes marins côtiers et sont bien souvent impactés par l'activité anthropique. D'un point de vue géochimique, les apports de matériel continental ont été le plus souvent étudiés par la mesure du ratio Carbone/Azote (i.e., carbone organique (TOC)/azote total (TN), souvent simplifié par le symbole C/N) et par le $\delta^{13}\text{C}$ de la matière organique (Fig. I.5).

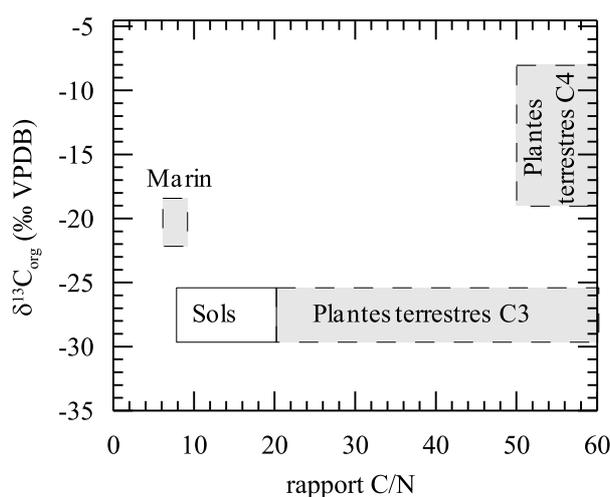


Figure I.5: Identification de la source de la matière organique dans les sédiments par la mesure du $\delta^{13}\text{C}$ et du rapport C/N, (d'après Kim et al., 2006).

Le rapport C/N est plus important chez les plantes terrestres et plus faible dans le domaine marin. Cependant, il peut être largement impacté par la reminéralisation de l'azote dans les sédiments marins et par l'adsorption de celui-ci dans les minéraux argileux (Schmidt et al., 2010). Le $\delta^{13}\text{C}$ organique présente classiquement des valeurs entre -29 et -24‰ pour les plantes vasculaires terrestres, entre -29 et -27‰ pour le matériel issu du lessivage des sols, entre -29 et -22‰ pour le phytoplancton d'eau douce et entre -23 et -18‰ pour le phytoplancton marin (Gordon et Goñi, 2003). Les milieux côtiers sont caractérisés par une production primaire marine d'origine phytoplanctonique, offrant une importante source de matière organique considérée fraîche et de très bonne qualité. Pour les organismes benthiques, la qualité organique est associée à la digestibilité, donc au potentiel hydrolysable (Mayer et al., 1995). Lorsque la source considérée est facilement hydrolysable, la matière organique est dite labile (i.e., de bonne qualité), que l'on oppose à la matière organique réfractaire, plus dégradée ou au potentiel moins énergétique.

La matière organique d'origine marine contient une importante fraction hydrolysable (Etcheber et al., 1999). Les apports de nutriments du continent (fer, azote, phosphore) et des zones d'upwelling côtier, d'où remontent ces mêmes nutriments depuis l'océan profond, participent au développement de cette production primaire en milieu côtier (Dagg et al., 2004). Le traçage de l'influence d'upwelling côtier par l'étude des foraminifères benthiques est possible grâce à l'identification d'espèces opportunistes, répondant aux apports ponctuels de l'upwelling, comme au large du Sénégal (Debenay et Redois, 1997) ou au nord de la péninsule ibérique (Martins et al., 2006a). Les apports via le panache des fleuves sont à l'origine de cellules locales à forte productivité et d'importants flux de matière organique exportée vers le sédiment (Lohrenz et al., 1990). La production phytoplanctonique peut tout aussi bien être d'origine estuarienne, ajoutant ainsi une quantité de matériel végétal transporté par les fleuves jusqu'aux plateformes marines (Mopper et Degens, 1979 ; Eppley et al., 1985). La dégradation progressive de la matière organique dans la colonne d'eau joue sur la qualité de celle-ci et va dépendre de la distance entre sa source et sa zone de dépôt sur le sédiment (Fig. I.6).

Les apports de matière organique directement issus du continent et transportés par les fleuves sont le plus souvent considérés réfractaires, donc de faible qualité du fait d'une hydrolyse plus difficile des éléments organiques (Berger et al., 1989; Grémare et al., 2002). Il s'agit dans la plupart des cas, de cuticules de feuilles, de fragments de tissus vasculaires de plantes supérieures ou encore de grains de pollens. Ils peuvent cependant montrer une forte

valeur nutritionnelle (Grémare et al., 2003; Mayer et al., 2008). Les études portant sur les faunes de foraminifères benthiques aux débouchés des fleuves (e.g., Guadiana, Loire, Rhône) ont pu montrer que les apports continentaux permettaient le développement de faunes tolérantes à la matière organique continentale (e.g., Mendes et al., 2004 ; Duchemin et al., 2008 ; Mojtahid et al., 2009 ; Goineau et al., 2011).

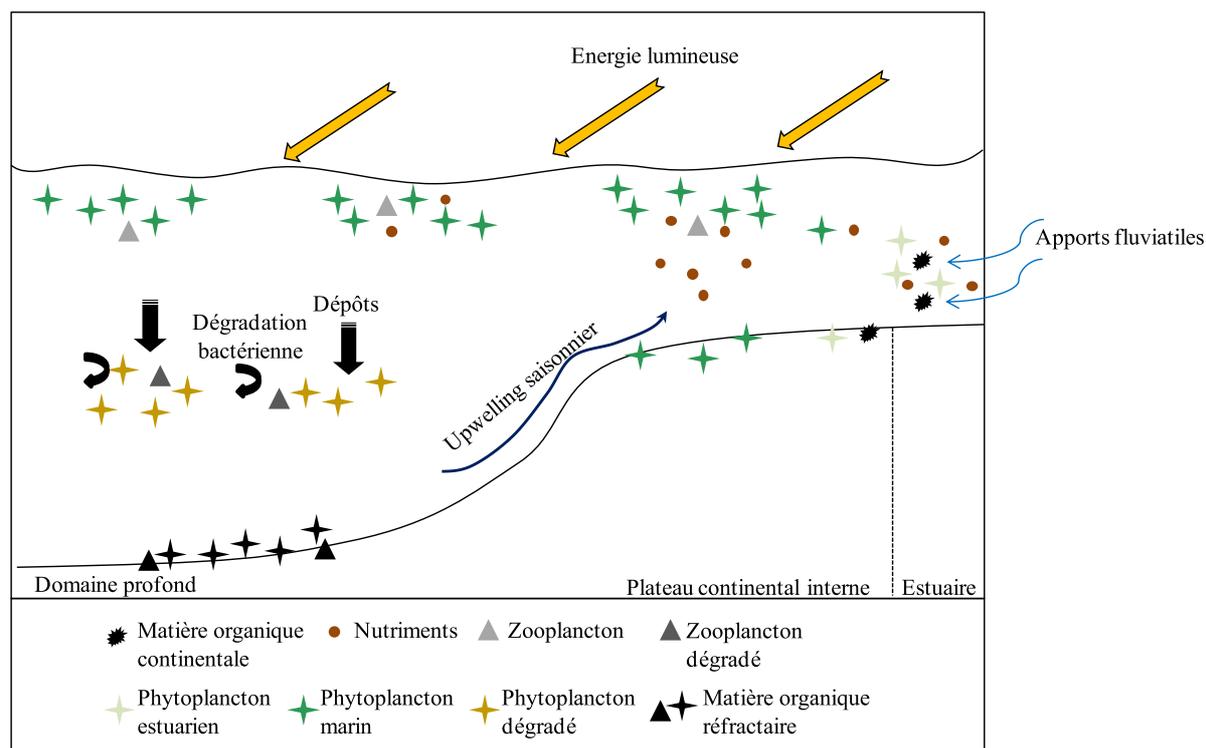


Figure I.6 : Répartition schématique des sources organiques sur une plateforme continentale sous influence fluviale.

Dans certains cas, les apports de matériels fins issus des rivières permettaient un stock efficace de nourriture et donc un excellent développement des faunes (Mendes et al., 2012). Les paramètres sédimentaires sont cruciaux pour la distribution des faunes vivantes de foraminifères benthiques. Celle-ci est principalement inféodée à la concentration en oxygène des sédiments et au stock de matière organique comme source nutritive (Jorissen et al., 1995). La taille des particules va directement jouer un rôle sur la porosité des sédiments, ainsi, une forte granulométrie comme celle des sables permettra une forte pénétration de l'oxygène sous l'interface eau-sédiment qui pourra atteindre plusieurs centimètres. A l'inverse, les sédiments les plus fins retiendront préférentiellement la matière organique du fait de l'adsorption

préférentielle des particules organiques aux argiles, notamment grâce à leur importante surface spécifique. Néanmoins, le stock de la matière organique va permettre une plus importante dégradation de celle-ci faisant directement diminuer sa qualité. D'un point de vue sédimentaire, les zones côtières comprennent, au plus près des côtes (0-20 m de profondeur), des sédiments grossiers, principalement des sables. Cette granulométrie est directement liée aux fortes vitesses de courants, notamment à l'influence de la houle et des ondes internes qui remobilisent les sédiments et érodent les roches du continent (Vittorino et al., 2002a ; Dias et al., 2002). La présence de fleuves au débit important peut faire varier l'étendue des zones côtières et amener des particules grossières à plus de 50 m de profondeur. Le plateau continental (jusqu'à 200 m de profondeur), est caractérisé par une pente très faible et des dépôts généralement très fins silto-argileux. Il peut être ponctuellement alimenté par des apports fluviaux lors de fortes tempêtes hivernales et alors stocker des sédiments continentaux. Ces apports sont principalement composés de particules fines, les particules les plus grossières étant déposées dans les zones plus proximales. Selon la morphologie de la côte, le talus et le glacis peuvent être observés à différentes profondeurs, ils marquent une augmentation brutale de la pente pouvant entraîner une chute des particules en bas de pente sur le glacis. Ces zones ne sont pas alimentées par les apports continentaux car trop éloignées, à moins de fortes perturbations sédimentaires comme des écoulements gravitaires importants. Les plaines abyssales possèdent les sédiments aux granulométries les plus fines, largement dominés par des argiles.

Les écosystèmes benthiques côtiers sont donc influencés par des processus complexes qui rendent les conditions du milieu variables au cours des différentes saisons. Le mélange des sources d'apports, du continent, de l'upwelling et des blooms phytoplanctoniques printanier peut rendre complexe l'identification des transferts de matière organique sur le plateau, qui sont alors, de sources, de quantités et de qualités différentes. Cet habitat à l'interface entre le milieu marin et continental permet le développement d'espèces tolérantes à ces variations environnementales. L'étude de l'écologie de ces espèces apparaît donc primordiale pour calibrer les foraminifères benthiques en tant que bio-indicateurs des apports continentaux et de la qualité de la matière organique sous influence fluviale.

Dans ce contexte, ce travail de thèse s'attachera à prendre en compte la granulométrie des sédiments, la quantité, la qualité et la source de la matière organique de ceux-ci, grâce à la mesure du carbone, de l'azote, des isotopes stables de la matière organique, des pigments et des acides aminés.

I.3.3 La marge ibérique

I.3.3.1 Les bassins versants

Les précipitations moyennes annuelles du pays varient entre 500 et 900 mm par an avec des maxima survenant aux mois de Février et Mars (Atlas Nacional de España, 1993 ; Fig. I.7). Cette saisonnalité a induit le choix de la période d'échantillonnage des carottes sédimentaires au mois de Mars, suivant les maxima de précipitations et débits des fleuves ibériques. La répartition de ces précipitations montre un gradient nord-sud, 65% des précipitations de la péninsule ibérique étant localisées au nord du Tage (Martins et al., 2012).

Le Douro prend sa source dans les montagnes espagnoles et se jette au nord, dans l'estuaire de Porto. Il est long de 897 km, pour un bassin versant de 95 700 km² et possède un débit annuel moyen de 500 m³ s⁻¹ (Van der Leeden, 1975). Ce bassin versant draine 17% de la péninsule ibérique (Magalhães et al., 2007). L'estuaire du Douro exporte une large quantité de phytoplancton avec une moyenne annuelle de 2 600 tonnes de carbone par an (Saraiva et al., 2007). Depuis la construction de barrages, les apports sableux transportés par le Douro se sont réduits de 80%, favorisant ainsi les apports sédimentaires de particules fines (Dias et al., 2002). Le Douro est responsable de 79% des apports de sédiments au plateau continental de la partie nord-ibérique, ce qui représente 2,25 millions de tonnes par an (Oliveira et al., 1982).

Le Tage est le plus long fleuve de la péninsule ibérique avec 1 008 km de long et un bassin versant de 80 600 km² (Fig. I.7). Il prend sa source en Espagne et se jette dans l'océan Atlantique via l'estuaire de Lisbonne. Le débit annuel moyen du Tage est de 360 m³ s⁻¹, mais connaît de larges variations selon les années avec un débit moyen annuel pouvant aller de 80 à 720 m³ s⁻¹. La région connaît des variations d'humidité saisonnière très prononcées : à l'échelle du mois, le débit moyen peut passer de 1 à 2 200 m³ s⁻¹. L'estuaire du Tage est l'un des plus vaste d'Europe, avec une superficie d'environ 320 km² (Caçador et al., 1996). La quantité de matière en suspension rejetée par le fleuve vers le plateau continental est estimée entre 0,4 et 1 million de tonnes par an (Jouanneau et al., 1998). La grande majorité des matières en suspension est exportée par la couche turbide vers le nord et par la couche néphéloïde de surface en été et de fond en hiver, dirigée vers le sud où elle peut atteindre la rupture de pente (Jouanneau et al., 1998).

Le Mondego s'écoule uniquement au Portugal sur 234 km avec un bassin versant de 6 644 km² et possède un débit moyen de 82 m³ s⁻¹ (Van der Leeden, 1975). Le Sado s'écoule

également, sur 175 km, uniquement entre les frontières portugaises drainant un bassin de 7 600 km² pour un débit annuel moyen inférieur à 10 m³ s⁻¹ (Loureiro et al., 1986).

Le bassin versant du Douro est fortement industrialisé, comprenant Porto, la deuxième ville la plus peuplée du Portugal, il est largement occupé par des terres agricoles (Araújo et al., 2002). Une chute de la diversité du macrobenthos au sein de l'estuaire a été reliée à des concentrations importantes de métaux traces comme l'arsenic, le plomb, le zinc, le cuivre ou encore le cadmium (Mucha et al., 2003, 2004). La forte anthropisation du Douro est responsable, comme d'autres estuaires anthropisés à l'image de l'Escault en Belgique, d'une plus grande production primaire dans les eaux douces, exportée vers l'aval (Wefer et al., 2003). Ces mêmes éléments ont été mesurés en excès dans l'estuaire du Tage (Caçador et al., 1996 ; Jouanneau et al., 1998).

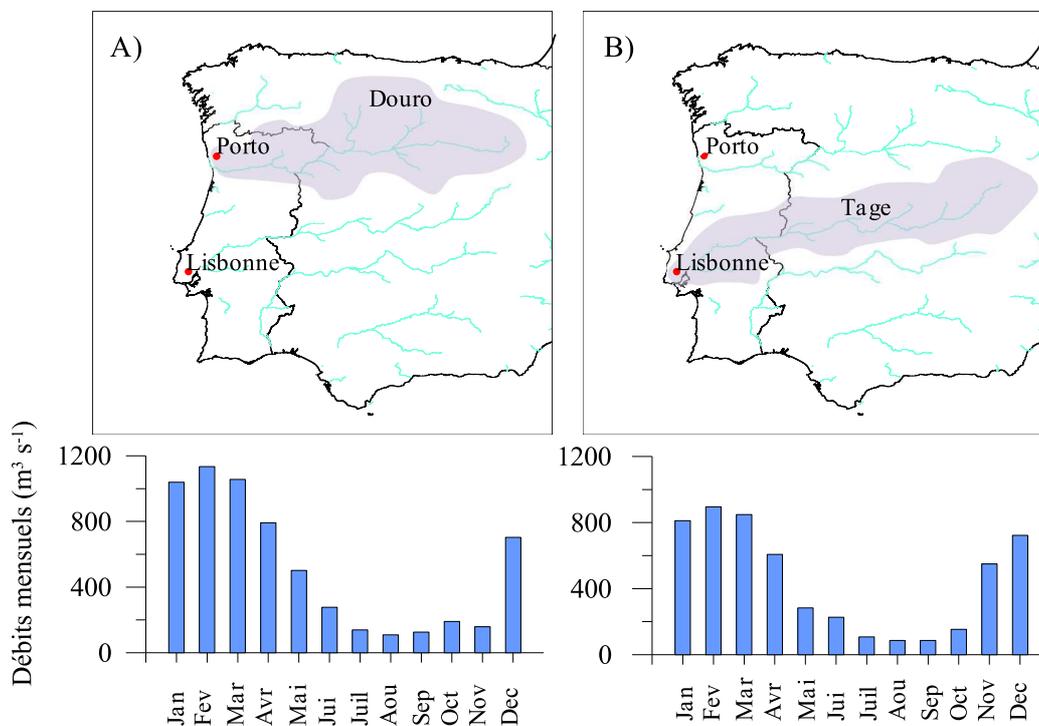


Figure 1.7 : Bassins versants et précipitations moyennes mensuelles des fleuves A) Douro et B) Tage (Atlas nacional de España 1993).

Le bassin versant du Tage comprend la capitale du Portugal, Lisbonne, ainsi que de nombreuses industries de pétrochimie, de fertilisants, des fonderies, etc. (Carvalho, 1997). Bien qu'il existe, au sein du bassin versant du Sado, une réserve naturelle, elle est voisine d'une zone particulièrement peuplée et industrialisée. Le meilleur exemple est l'utilisation du Sado comme source d'eau pour l'activité minière (notamment de cuivre) de la ville de

Setúbal. C'est également une zone à forte production agricole (Caeiro et al., 2009). Des concentrations supérieures à la norme de cadmium, cuivre, zinc et arsenic ont été mesurées dans les sédiments internes à l'estuaire du Sado, ainsi que des pesticides (Caeiro et al., 2009). Finalement l'estuaire du Mondego est également soumis à d'importantes activités humaines, industrielles et agricoles (Castro et al., 2007). L'aquaculture intensive a provoqué un apport exceptionnel d'azote catalysant ainsi la production algale jusqu'à une forte eutrophisation de tout l'estuaire (Marques et al., 2003). La péninsule ibérique est donc fortement anthropisée, les bassins versants sont tous drainés par des fleuves, dans ces zones urbaines et industrialisées, qui se jettent au niveau de la plate-forme portugaise et aux débouchés desquels, les sites d'échantillonnage de cette thèse ont été choisis (Fig. I.8).

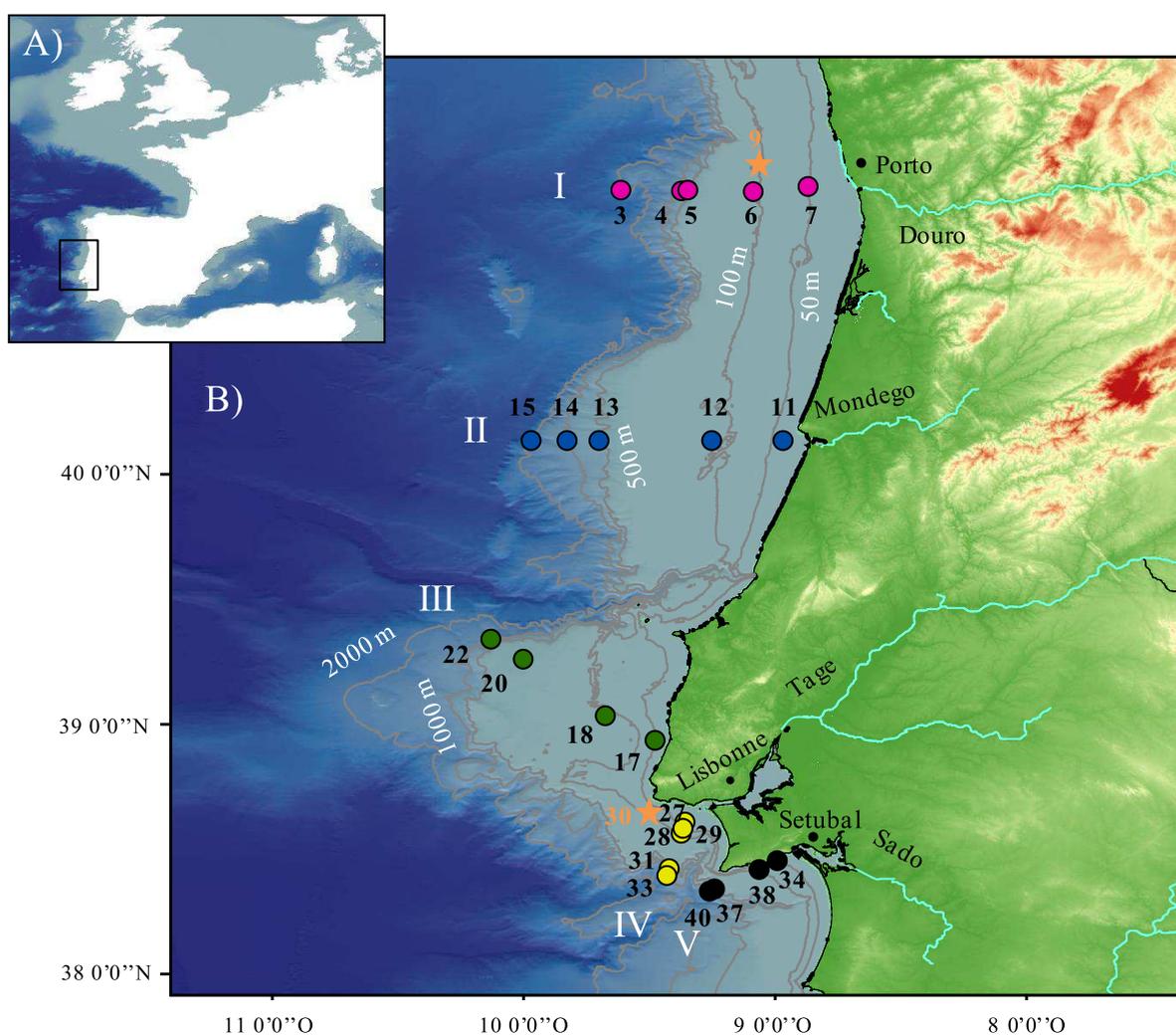


Figure I.8 : A) Carte de localisation de la zone d'étude. B) Présentation des 23 carottes de surface et des 2 carottes à piston (en orange). Les couleurs correspondent aux différents transects (I : Douro, II : Mondego, III : Estremadura, IV : Tage, V : Sado), les numéros de chaque station sont reportés sur la carte.

Les sites échantillonnés sont répartis depuis le plateau continental interne jusqu'au bas de pente atteignant 2 000 m de profondeur, à presque 80 km de la côte. 23 carottes sédimentaires ont été prélevées sur cinq transects côte-large. Ces carottes sont labellisées 64PE332-n° de la station de 3 à 40 correspondant aux stations inscrites sur la carte (Fig. I.8). Quatre de ces transects sont localisés face aux quatre fleuves ouest-ibériques principaux : le Douro, le Tage, le Mondego et le Sado ont été sélectionnés pour étudier l'impact éventuel des apports continentaux sur la distribution des foraminifères benthiques. Un dernier transect a été effectué dans la région d'Estremadura, située au nord du Tage, et déconnectée des apports fluviaux de ce dernier.

I.3.3.2 Contexte océanographique

Le plateau est soumis à de forts régimes hydrodynamiques, directement exposé à la houle d'orientation nord-ouest issue de la dérive Nord Atlantique. La côte Sud est soumise à un régime beaucoup plus calme caractérisé par des houles sud-ouest à sud-est. La circulation de surface est dominée par le Courant Portugal (*Portugal Current* ou PC), une branche du courant Nord Atlantique s'écoulant vers le Sud rejoignant le Courant des Canaries (Fig. I.9). Le long de la côte, le courant ibérique (*Iberian Poleward Current*, IPC) s'écoule dans la direction opposée, restreint aux couches de subsurface entre 300 et 400 m (Barton, 2001). Enfin, l'influence des vents est à l'origine de courants côtiers saisonniers, en surface, principalement vers le sud en été (*summer southward shelf current*, Guerreiro et al., 2015).

En dessous, la masse d'eau Centre Est Nord Atlantique (*Eastern North Atlantic Central Water*, ENACW) forme, le long de la côte portugaise, la couche supérieure (van Aken, 2001). Elle présente un maximum de salinité autour de 100 m et un minimum à environ 500-600 m dans la colonne d'eau. A cette profondeur, la limite avec la veine d'eau méditerranéenne (*Mediterranean Outflow Water*, MOW) plus salée et de température très proche (Fig. I.10) située entre 500 et 1500 m, provoque une zone de mélange très dynamique des deux masses d'eau de densité différentes. Cette zone est ponctuellement responsable de la formation d'ondes internes à l'origine de l'augmentation de l'hydrodynamisme remettant en suspension les sédiments (Fiúza et al., 1998). Cette couche de mélange explique localement une augmentation de la granulométrie entre 400 et 600 m de profondeur.

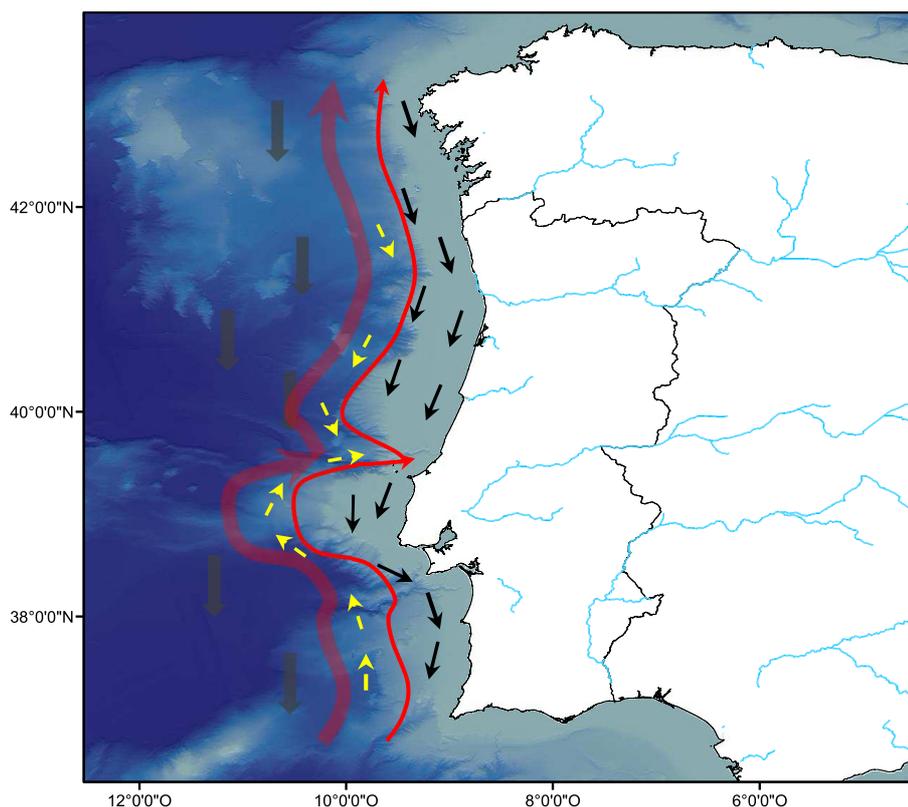


Figure I.9 : Contexte océanographique de la zone d'étude. Flèches grises : PC, flèches rouges fines : IPC, flèches noires : SSC, flèches jaunes : ENACW, flèches rouges épaisses : MOW. D'après Guerreiro et al., 2015.

A 2000 m de profondeur s'écoule la masse d'eau nord-est Atlantique de fond (*North East Atlantic Deep Water*, NEADW) en direction du nord, le long de la côte ouest-ibérique (Paillet et Mercier, 1997). Enfin en dessous de 4000 m de profondeur, on retrouve la dernière masse d'eau profonde (*Lower Deep Water*, LDW) décrite par van Aken, (2000a, 2000b, Fig. I.10).

La circulation de surface en hiver est régit par un régime de basse pression des Açores hivernal. Celui-ci restreint les courants côtiers le long de la marge portugaise vers le pôle nord s'accompagnant de vents orientés en direction de l'équateur créant ainsi un downwelling côtier. Ce downwelling entraîne régulièrement des exports de sédiments provenant du continent alimentant la *mudbelt* ibérique (Frouin et al., 1990).

En été (de mai à septembre), le système de haute pression des Açores est contraint près de la côte et associé aux vents orientés nord créant ainsi un upwelling côtier (Fiúza, 1983). Cette masse d'eau, qui remonte entre 60 et 120 m dans la colonne d'eau, refroidit et enrichit la

zone en nutriments déclenchant une augmentation forte et ponctuelle de la production primaire marine sur une zone de 50 km de large (Vitorino et al., 2002b).

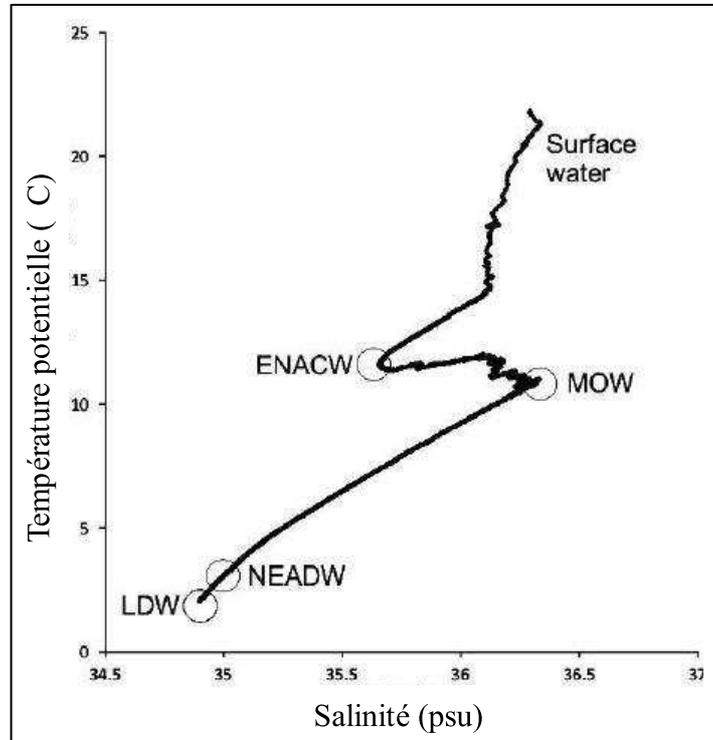


Figure 1.10 : Profils Températures/Salinités des différentes masses d'eau de la zone d'étude. D'après van Aken (2000a, 2000b).

L'intensification des vents est maximale de juin à août, en connexion avec l'anticyclone des Açores et la migration du front subtropical. Son action sur l'upwelling côtier est décalée d'un mois dans le temps, l'activité maximale de celui-ci étant entre juillet et septembre. Un plus léger upwelling peut survenir certaines années entre décembre et janvier, l'upwelling cependant, est toujours inactif entre mars et mai (Fiúza, 1983). La production primaire le long de la marge ibérique est largement influencée par ces remontées d'eaux froides très riches en nutriments, elle est logiquement maximale au mois d'août pour cette raison ainsi que pour l'augmentation de l'intensité des radiations solaires (Varela et al., 2005 ; Prieto et al., 2009). D'autres blooms phytoplanctoniques surviennent cependant dans l'année, le plus important au printemps survenant en avril-mai et un second beaucoup moins développé en automne, centré sur le mois de novembre (Ferreira et Duarte, 1994). D'importants blooms peuvent également survenir en hiver, entre décembre et mars, et sont

associés aux décharges des rivières qui apportent des nutriments en grande quantité (Álvarez–Salgado et al., 2005 ; Varela et al., 2005 ; Prieto et al., 2009), ainsi que du phytoplancton estuarien aux débouchés des fleuves (Saraiva et al., 2007). Le phytoplancton de la zone est dominé par des cyanobactéries et des diatomées dont la concentration est très bien quantifiée grâce à la mesure de la chlorophylle a (Tilstone et al., 2003).

I.3.3.3 Couvert sédimentaire

Le plateau ibérique est relativement étroit, entre 31 et 45 km, bordé d'affleurements agissant comme des barrières naturelles. La majorité des rivières portugaises drainent des roches métamorphiques protérozoïques et paléozoïques, des granitoïdes varisques des montagnes portugaises et, dans une moindre mesure, des formations sédimentaires méso-cénozoïque des bassins Lusitaniens et d'Algarve. L'érosion des falaises et la remobilisation des dépôts du plateau sont des sources additionnelles de sédiments pour la marge. Cela s'ajoute à la production de sédiments biogéniques *in situ* (Oliveira et al., 2007). Les apports de sédiments terrigènes sont relativement limités, particulièrement depuis la construction de barrages sur les fleuves principaux Douro, Tage et Minho (Dias et al., 2002). Les sédiments qui composent le couvert du substrat du plateau interne sont relativement jeunes, datés de moins de 20 000 ans et d'âge holocène pour la grande majorité (Jouanneau et al., 1998).

Sur le plateau interne, à proximité de la limite des côtes à moins de 60 m de profondeur, les courants de fond et l'hydrodynamique fluviale ne permettent que le dépôt de sables, créant un front de delta. Avec la décélération des courants, un stock de matériel continental fin est déposé aux débouchés des fleuves sur le plateau interne aux alentours de 100 m de profondeur (Fig. I.4). Ces dépôts sont principalement constitués de vases et silts où s'accumulent des sédiments expulsés lors des forts débits fluviaux hivernaux et périodes de tempêtes (Jouanneau et al., 1998 ; Dias et al., 2002). Ces dépôts sont localement appelés dans la zone *mudbelt* ou *mudpatch*. Ils sont relativement récents, datés d'environ 1 400 ans pour le *mudpatch* du Douro (Dias et al., 2002) et d'un maximum de 20 000 ans sur 25 m de dépôts dans la *mudbelt* du Tage (Jouanneau et al., 1998). De larges dépôts de sables et graviers s'étendent sur le plateau externe à proximité de la rupture de pente entre 400 et 600 m de profondeur. L'hydrodynamisme plus intense est responsable de la remobilisation des particules fines aux alentours de 500 m de profondeur (Oliveira et al., 2007).

Les dépôts plus au large sont très fins et marquent une sédimentation héli-pélagique marine calme à partir de 1 000 m de fond (Dias et al., 2002 ; Jouanneau et al., 2002). Le panel de stations représente différents milieux de la marge ibérique, illustrant la variabilité liée aux changements de profondeur et de nature de sédiments (Tableau I.2).

Tableau I.2 : Tableau récapitulatif des 23 sites d'échantillonnage de carottes d'interface et des deux carottes longues attribuées à l'étude paléoclimatologique. Les différents transects sont nommés en fonction du fleuve ou de la région au large desquels les carottes sédimentaires ont été échantillonnées.

Transect	Station	Longitude	Latitude	Profondeur (m)	Date d'échantillonnage
		°O	°N		
Douro	3	9,61	41,14	1989	17/03/2011
Douro	4	9,37	41,13	1007	17/03/2011
Douro	5	9,34	41,14	506	17/03/2011
Douro	6	9,08	41,13	110	16/03/2011
Douro	7	8,87	41,15	51	16/03/2011
Paléo	9	9,07	41,25	104	18/03/2011
Mondego	11	8,97	40,13	28	19/03/2011
Mondego	12	9,25	40,13	108	19/03/2011
Mondego	13	9,7	40,13	505	19/03/2011
Mondego	14	9,83	40,13	981	19/03/2011
Mondego	15	9,97	40,13	1808	20/03/2011
Estremadura	17	9,48	38,93	48	21/03/2011
Estremadura	18	9,67	39,03	116	21/03/2011
Estremadura	20	10	39,26	308	21/03/2011
Estremadura	22	10,13	39,34	1100	22/03/2011
Tagus	27	9,36	38,61	20	24/03/2011
Tagus	28	9,37	38,56	94	24/03/2011
Tagus	29	9,36	38,58	48	25/03/2011
Paléo	30	9,47	38,65	82	25/03/2011
Tagus	31	9,42	38,42	479	25/03/2011
Tagus	33	9,43	38,39	1000	26/03/2011
Sado	34	8,99	38,45	48	26/03/2011
Sado	37	9,24	38,34	516	28/03/2011
Sado	38	9,06	38,42	98	28/03/2011
Sado	40	9,26	38,33	979	29/03/2011

I.4 Forçages climatiques holocènes affectant la marge ibérique

I.4.1 L'Holocène

La période climatique qui intègre les données de cette étude est l'Holocène du grec ancien *holos* (entier) et *kainos* (récent). Elle fait partie du Quaternaire et suit le Pléistocène, période incluant des variations glaciaires/interglaciaires et notamment le dernier maximum glaciaire. L'Holocène, daté de 11 700 ans BP (Before Present, i.e., depuis 1950 par convention) à l'actuel (Gradstein et al., 2004) est la dernière période interglaciaire. Longtemps considérée comme une période climatique relativement stable, les travaux des dernières décennies ont cependant montré une variabilité importante des conditions climatiques pendant l'Holocène à l'échelle globale (e.g., Alley et al., 1997 ; Mayewski et al., 2004 ; Renssen et al., 2009). La caractéristique principale de l'Holocène par rapport à la dernière période glaciaire est l'augmentation de la formation d'eau profonde (*North Atlantic Deep Water*, NADW) en Atlantique Nord, principalement en mer du Labrador (e.g., Oppo et al., 2003 ; Thornalley et al., 2011). La création de la NADW dans les hautes latitudes est l'un des paramètres essentiel régissant la circulation thermohaline globale et le climat global de la planète (Broecker, 1991). Il existe une variabilité de cette formation sur des échelles centennales à millénaires.

De plus, l'Atlantique Nord est soumis au cours de l'Holocène à une variabilité régionale provenant de la fonte non simultanée des calottes glaciaires nord européennes et nord-américaines: Fennoscandie et Laurentide (de Vernal et Hillaire-Marcel, 2006). Au début de l'Holocène, dans l'Atlantique Nord, la calotte Laurentide, située au nord du Canada persiste contrairement à la calotte fennoscandienne (de Vernal et Hillaire-Marcel, 2006). Le maximum thermique holocène (*Holocene Thermal Maximum*, HTM), globalement estimé entre 11 000 et 5 000 ans BP, n'a pas lieu partout au même moment du fait de l'influence des calottes glaciaires (Renssen et al., 2009).

Une courte période de refroidissement brutal a marqué le réchauffement holocène, il s'agit de l'événement "8.2" ans BP (Alley et al., 1997 ; Thornalley et al., 2011). Cet événement serait lié à une décharge d'eau douce massive dans l'Atlantique Nord. En effet, il est probable que la débâcle de la calotte Laurentide située au nord du Canada, et surtout la rupture des barrages retenant les lacs proglaciaires Agassiz et Ojibway, aient entraîné cette décharge d'eau douce ayant pour conséquence la chute de la formation de la NADW (Oppo et al., 2003; Rohling et Pälike, 2005) ainsi qu'une diminution de la ventilation océanique

(Mayewski et al., 2004). Le drainage de ces deux importants lacs proglaciaires a probablement affecté la Circulation Méridionale Atlantique (*Atlantic Meridional Overturning Circulation*, AMOC) qui permet habituellement le transport de chaleur du Sud vers le Nord de l'Atlantique Nord. A la fin de l'HTM, autour de 5 000 ans BP, les chutes de températures coïncident avec un ralentissement de la formation de la NADW (Oppo et al., 2003) et une diminution générale des températures dans l'Atlantique Nord (Marchal et al., 2002 ; Kim et al., 2004).

L'Holocène récent est considéré comme relativement stable. Cependant, plusieurs événements climatiques non-négligeables ont été identifiés durant cette période. Deux épisodes sont mis particulièrement en avant : une période plus chaude comprise entre 1 000 et 550 ans BP appelée période chaude médiévale (*Medieval Warm Period* ou MWP, Broecker, 2001) et le petit âge glaciaire (*Little Ice Age* ou LIA), une période plus froide située entre 300 et 600 BP (Bradley, 2000). D'après Trouet et al. (2009), ces événements seraient dus aux phases de l'Oscillation Nord Atlantique (*North Atlantic Oscillation*, NAO), bien que l'influence du volcanisme a été récemment soulignée (Swingedouw et al., 2015). Des événements climatiques de plus petite envergure ont été observés sur la période d'étude, entre 2 925 et 2 200 ans BP, une période froide dite subatlantique relativement humide a été associée à une baisse de l'activité humaine (van Geel et al., 1996). Elle est suivie d'une période toujours humide plus chaude, dite période romaine entre 1 950 et 1 450 ans BP (Martinez-Cortizas et al., 1999), associée à une forte activité minière dans la zone ibérique, notamment de l'or, de déforestation intense et d'augmentation du débit des fleuves portugais (Bernárdez et al., 2008). Entre 1 500 et 1 000 ans BP, une période plus froide a été décrite sous le nom de *Dark Age* (Lamb, 1985). Au cours de ces périodes, l'essentiel de l'activité humaine de la zone ibérique au cours des derniers millénaires a été relaté par (Desprat et al., 2003), qui mettent notamment en évidence les périodes de production minière ou encore la chute de l'activité humaine due à une grande épidémie au XVIII^{ème} siècle. Au cours de la seconde moitié de l'Holocène, l'évolution climatique semble principalement dirigée par deux phénomènes majeurs : la NAO et l'activité solaire responsable de la variation des radiations solaires (Lebreiro et al., 2006).

I.4.2 L'oscillation Nord Atlantique

La NAO est le résultat d'une différence de pression atmosphérique entre le nord et le sud de l'océan Atlantique Nord. Elle est régie par des fortes dépressions dans la région islandaise et des hautes pressions dues à l'anticyclone des Açores à l'ouest des côtes portugaises (Fig. I.11). L'indice NAO est donc calculé grâce à la différence de pression mesurée entre Lisbonne, au Portugal, et Reykjavik, en Islande entre janvier et mars, période durant laquelle les pressions sont les plus variables aux moyennes latitudes. Cette différence est comparée à une moyenne intégrée sur une longue période donnant une valeur normalisée. Une phase positive et une phase négative sont associées à ces oscillations. Lors de la phase positive, l'Europe du nord est sous influence de pluies importantes alors que la Méditerranée connaît un climat sec. En phase négative, cette tendance s'inverse et les températures hivernales sont plus froides (Fig. I.11).

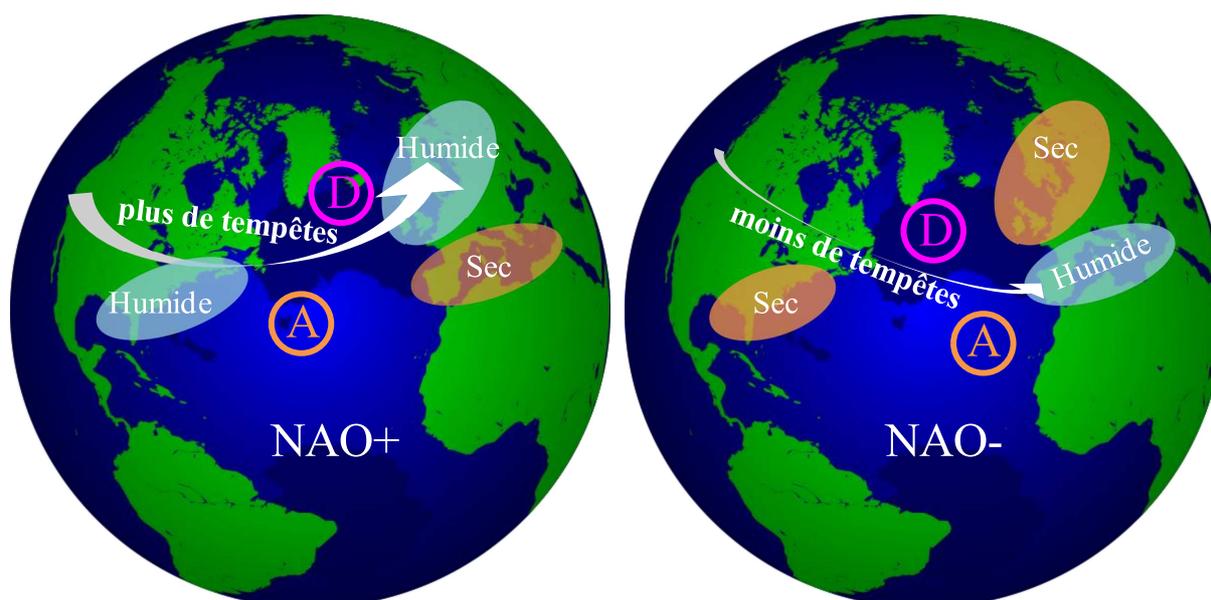


Figure I.11 : Schéma des phases positives et négatives de l'Oscillation Nord Atlantique. A représente l'anticyclone des Açores, et D les dépressions atmosphériques islandaises, inspiré de Martin Visbeck et Heidi Cullen, Lamont Doherty Earth Observatory, NOAA (<http://www.ldeo.columbia.edu/res/pi/NAO/>).

Ces oscillations ont montré des cyclicités décennales marquant des variations climatiques en Atlantique Nord, notamment de températures et de précipitations (Hurrell, 1995). Les variations de la NAO ont également montré une cyclicité d'environ 700 ans (Barlow et al., 1993). Au-delà de la manifestation régionale, le phénomène pourrait être lié un

processus plus global à l'échelle des hautes latitudes. L'oscillation arctique (AO) décrite par Thompson et Wallace (1998), serait un mode atmosphérique « seesaw », i.e., un état d'équilibre en vases communiquant, entre l'arctique et les moyennes latitudes atlantiques et pacifiques, dont la NAO serait la branche atlantique. L'impact climatique global de la NAO est principalement lié à la formation d'eau profonde atlantique. Les variations de précipitations inféodées à la NAO jouent sur la salinité en Atlantique Nord à l'instar de la période dite de la grande anomalie de salinité entre 1968 et 1982 (Dickson et al., 1988). Ces variations de salinité font fluctuer l'intensité de la NADW en raison de sa formation perturbée aux hautes latitudes.

Dans nos régions, la NAO est considérée comme la source majeure de variabilité interannuelle climatique et météorologique (Wefer, 2002). Au niveau des côtes ouest-ibériques, la phase négative a été associée à une augmentation des apports continentaux, transportés par les fleuves et dus à une forte intensification des pluies (Abrantes et al., 2005 ; Bernárdez et al., 2008). Différentes phases négatives de la NAO mesurées ont ainsi pu être associées à des paléo-inondations des fleuves ibériques, notamment avec des maxima à 6 750, 410 et entre 170 et 80 ans BP (Benito et al., 2003). Dans le golfe de Gascogne, la phase NAO négative entre 4 000 et 2 000 ans BP est responsable d'une eutrophisation du milieu côtier déclenchée par les apports de nutriments du continent suite à l'augmentation des pluies (Mojtahid et al., 2013). C'est également le cas au débouché du Tage sur quelques décennies au cours du XX^{ème} siècle (Rodrigues et al., 2009).

I.4.3 Les "radiations" solaires

L'activité solaire est considérée comme l'un des facteurs déterminant pour expliquer la variabilité climatique de ces derniers millénaires. Le soleil, la principale source d'énergie que reçoit la Terre, impacte directement les climats de la planète à travers son rayonnement qui frappe le sol terrestre sous différentes longueurs d'onde. L'énergie reçue est soit emmagasinée dans le sol, soit réfléchi. Une partie va alors sortir de l'atmosphère et être perdue et une autre va être emmagasinée par les gaz à effet de serre, dont l'ozone de la stratosphère, la vapeur d'eau et le dioxyde de carbone de la troposphère ou encore le méthane. Ces gaz à effet de serre retiennent les rayons UV de l'énergie solaire, qui sont ensuite réémis vers les basses couches de l'atmosphère, participant ainsi au réchauffement. Comme toute étoile active magnétiquement, le soleil possède des périodes caractérisées par la genèse de

pics d'énergie libérés sur une cyclicité de 11 ans à l'origine de son rayonnement. Le passage des rayons cosmiques dans l'atmosphère produit notamment les isotopes ^{14}C et ^{10}Be dans l'atmosphère (Wefer, 2002). La mesure de ces éléments permet donc d'identifier les différentes variations de l'activité solaire, responsables de ce que l'on nomme l'irradiance, à savoir l'accumulation des rayons solaires à l'origine du réchauffement par effet de serre. Son influence directe est simple : une baisse d'activité entraîne une baisse de températures comme avec le *Maunder Minimum* entre les années 1 645 et 1 715 (Maunder, 1890 ; Eddy, 1976). Des variations du bouclier magnétique terrestre peuvent aussi influencer la quantité de rayonnement solaire vers les basses couches de l'atmosphère. De manière plus complexe, l'activité solaire est probablement liée aux phases de la NAO. En effet, certaines études ont montré sur la marge ibérique, une corrélation entre maxima de radiations solaire et phase positive de la NAO ou minima d'irradiance et phase négative de la NAO. Cela a notamment été identifié lors des changements climatiques les plus prononcés de la fin de l'Holocène, comme le *Grand Solar Minimum* associé à une NAO négative entre 850 et 700 ans BP (Bernárdez et al., 2008) ou la MWP entre 1 000 et 550 ans BP, où forte activité solaire, NAO positive et intensification de l'upwelling côtier ibérique sont identifiés (Diz et al., 2002 ; Abrantes et al., 2005 ; Rodrigues et al., 2009).

Il est donc possible de se demander comment ces forçages climatiques ont pu influencer la sédimentation au large du Portugal et donc la faune benthique. L'application paléoenvironnementale, possible grâce à l'échantillonnage d'une carotte sédimentaire longue de 10 m au débouché du Tage (carotte 30), représente la dernière étape de ce travail de thèse. Elle a été prélevée au sein de la *mudbelt* à environ 100 m de profondeur (Fig. I.3). La datation au carbone 14 place la base de cette carotte il y a 5 700 ans. L'ensemble des processus décrits dans cette introduction sont donc au cœur des questionnements de ce travail de thèse, portant le titre :

**DISTRIBUTION DES FAUNES VIVANTES, MORTES ET
FOSSILES DE FORAMINIFERES BENTHIQUES DE LA MARGE
PORTUGAISE : IMPACT DES APPORTS FLUVIATILES ET DE
LA QUALITE DE LA MATIERE ORGANIQUE.**

Ce travail s'articule autour de 3 axes de recherche, les chapitres II et III représentent le premier axe visant à étudier l'écologie des faunes vivantes, le chapitre IV comprend la comparaison des faunes mortes et vivantes du second axe, enfin l'application paléoenvironnementale du troisième axe est portée par le chapitre V. Ces chapitres correspondent à des publications scientifiques acceptées, soumises ou en cours de soumissions, dont les objectifs d'étude sont les suivants :

Chapitre II. Distribution des foraminifères benthiques vivants au large du Douro : le rôle de la qualité de la matière organique.

Ce chapitre porte sur l'étude conjointe des microhabitats des foraminifères benthiques vivants (>150 μm) et des profils verticaux des paramètres environnementaux, définissant le milieu de vie des faunes au sein du sédiment, le long d'un transect au large du Douro. L'intégralité des faunes vivantes des dix premiers centimètres sous l'interface eau-sédiment est prise en compte. Ce travail tend à mettre en évidence la distribution verticale des espèces en fonction de la concentration en oxygène des eaux interstitielles, de la quantité de nourriture disponible, de la quantité de phytodétritus et de la valeur nutritionnelle de la matière organique en présence. Ce chapitre prend également en compte l'influence fluviale grâce à la comparaison faunistique et environnementale de carottes sédimentaires issues de cinq stations composant un transect côte-large, de 50 à 2 000 m au large du fleuve Douro, au nord des côtes portugaises. Bien que l'étude des apports continentaux soit limitée par le nombre de stations, la majorité de ces apports est classiquement déposée au sein de la *mudbelt* du Douro, vers 100 m de fond. Le Douro est le second fleuve ibérique le plus long et celui qui possède le plus fort débit associé au plus grand export de matières en suspension vers le plateau continental. Le premier objectif de ce chapitre est donc d'étudier précisément, pour la première fois au débouché du Douro, l'ensemble des foraminifères benthiques vivants dans la colonne sédimentaire. De cette manière, il est possible de connaître les paramètres responsables de la distribution des faunes dans la zone et l'importance de la nature du sédiment (granulométrie), de l'oxygénation, de la quantité et de la qualité de la matière organique sur les espèces dominantes de la zone. La source de la matière organique continentale est tracée grâce au $\delta^{13}\text{C}$ organique sur un profil vertical. Un second objectif, plus méthodique, consiste en l'utilisation des cinq stations pour déterminer l'effort analytique des paramètres environnementaux nécessaire à la compréhension du milieu et de leur influence sur les foraminifères benthiques vivants.

Chapitre III. Etude d'impact des fleuves ouest-ibériques majeurs sur les foraminifères benthiques vivants : contrôle et qualité environnementale.

Le troisième chapitre porte sur l'intégralité des carottes d'interface de la zone d'étude, élargissant l'étude précédente (Douro) à trois autres transects côte-large aux débouchés des fleuves Mondego, Tage et Sado, ainsi qu'un transect faisant face à la région Estremadura, déconnectée des apports fluviaux directs. L'ensemble des foraminifères benthiques vivants (>150 μm) des 23 carottes est étudié et confronté aux paramètres environnementaux contrôlant la distribution des faunes. Cette étude est la première mettant en œuvre des outils permettant d'établir la valeur nutritionnelle de la matière organique et sa source, aux débouchés de tous les fleuves majeurs de la côte ouest-ibérique. Ce travail se concentre sur l'impact de cette valeur nutritionnelle de matière organique sur les faunes vivantes de foraminifères benthiques sur une très large étendue géographique représentant une très grande partie de la marge portugaise. La densité et la diversité des faunes permettent l'étude de l'impact des différences de qualité du milieu aux débouchés de fleuves aux apports très différents. L'écologie des espèces vivantes majeures est associée aux conditions environnementales mesurées à partir des carottes issues des mêmes prélèvements multi-tubes. La comparaison des différents transects permet une évaluation de l'influence des différents fleuves. Enfin ce chapitre apporte des informations nécessaires à la calibration des taxa comme bio-indicateurs environnementaux et marqueurs de l'évolution de la marge ibérique avant l'étude paléoenvironnementale portant sur les derniers millénaires du plateau continental ibérique.

Chapitre IV. Comparaison des faunes mortes et vivantes de la marge portugaise : Variabilité verticale, saisonnière et processus taphonomiques.

Ce chapitre entreprend de comparer les faunes vivantes et mortes de foraminifères benthiques (>150 μm) des mêmes carottes sédimentaires, qui composent les 23 carottes d'interface de l'étude. Les objectifs de ce chapitre sont tout d'abord d'évaluer la variabilité verticale de la distribution des faunes mortes au sein des dix premiers centimètres du sédiment. En effet, selon le taux de sédimentation des différents sites de prélèvements, un centimètre de carotte peut représenter plusieurs saisons, voire plusieurs années. Les échantillons analysés (de 0,5 à 1 cm d'épaisseur) sont donc des représentations intégrant plusieurs saisons. Celles-ci comprennent plusieurs blooms phytoplanctoniques, plusieurs périodes d'upwelling et de downwelling ou encore plusieurs phases de tempêtes hivernales

pouvant influencer sur la distribution des faunes. La variabilité verticale des faunes mortes, représentant plusieurs saisons, implique donc des changements sur une échelle de temps supérieure à la saison. Il s'agit donc de déterminer s'il existe une variabilité faunistique pluriannuelle afin de choisir efficacement la résolution verticale des faunes mortes nécessaire à la comparaison des communautés vivantes et mortes. Le second objectif est de préciser l'impact saisonnier sur la distribution des foraminifères benthiques. Les données faunistiques vivantes représentent une illustration ponctuelle du mois de Mars 2011 des faunes de la zone. Ainsi, la représentation hivernale, impliquant de forts exports fluviatiles en condition de downwelling est étudiée. La comparaison de ces données avec celles des faunes mortes permet donc de connaître les différences faunistiques entre ces conditions hivernales et les conditions du reste de l'année, marquées par l'upwelling estival associé au bloom phytoplanctonique majeur de la zone. Enfin, le dernier objectif de ce chapitre vise à connaître les possibles biais liés à l'application paléoenvironnementale des espèces de foraminifère benthique. Il s'agit ici d'évaluer si l'enregistrement des données faunistiques n'est pas altéré au fur et à mesure du temps. La non-fossilisation de certaines espèces entre directement en conflit avec l'enregistrement de l'information faunistique, ce qui implique de bien connaître la capacité de fossilisation des espèces. Enfin, il apparaît nécessaire de prendre en considération la proportion que représentent les taxa influencés par les apports des rivières en hiver, par rapport à la totalité des espèces considérées sur plusieurs saisons. Ainsi, l'application paléoenvironnementale pourra être effectuée avec une référence, qui permettra de déterminer quelles étaient les proportions des espèces sensibles aux apports de matière organique continentale, en s'affranchissant des taxa non liés à ces conditions.

Chapitre V. Variations des assemblages de foraminifères benthiques dans la *mudbelt* du Tage aux cours des derniers 5 700 ans : Influence des décharges du Tage.

Le cinquième chapitre est basé sur les carottes longues de la *mudbelt*, représentant un enregistrement des 5 700 dernières années de la marge ibérique. Dans ce chapitre, l'application des outils calibrés dans les trois chapitres précédents servent à l'étude des variations des apports fluviatiles sur le plateau continental portugais, ainsi qu'à l'évaluation de l'impact de l'anthropisation progressive de la marge. Les assemblages de foraminifères benthiques au cours de cette période sont analysés et couplés aux isotopes ($\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$) mesurés sur l'espèce *Nonion scaphum*, présente en abondance tout le long de la carotte. Ces mesures permettent la reconstruction des variations climatiques et de la productivité de la

zone. Le suivi environnemental de la zone est également possible grâce aux mesures du carbone organique total, de l'azote total, du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ organique. Les mesures XRF d'éléments marqueurs de la pollution anthropique sur la marge ibérique sont un indicateur temporel du changement environnemental lié à l'activité humaine. Elles pointent dans ce chapitre les périodes d'adaptation des faunes benthiques à l'évolution de leur environnement. Enfin, un regard particulier est porté sur les variations de l'Oscillation Nord Atlantique. Les différentes phases de la NAO ont une influence importante sur les températures et l'humidité globale du sud de l'Europe. Les précipitations, érosions du continent et apports des fleuves sont directement sous influence de cette oscillation. L'objectif final de ce chapitre est donc de lier ces paramètres de mesure environnementale à la distribution des faunes fossiles de foraminifères benthiques. Se faisant, il permet de connaître l'influence de la variabilité climatique de courte échelle temporelle sur ces organismes, de préciser l'impact des apports continentaux et celui de l'anthropisation progressive du plateau continental sur la qualité de l'écosystème benthique.

Ce chapitre se poursuit avec des données supplémentaires à l'étude paléocéanographique, basée sur une seconde carotte prélevée au large du Douro. L'évolution de la distribution des faunes fossiles et des éléments majeurs mesurés sur cette carotte est comparée aux signaux du prodelta du Tage, de manière à évaluer la chronologie des événements entre la partie nord et la partie sud de la marge portugaise.

Chapitre II

Distributions latérales et verticales des foraminifères benthiques vivants au large du Douro (marge Ouest-Ibérique) : Impact de la qualité de la matière organique.

Lateral and vertical distributions of living benthic foraminifera off the Douro River (Western Iberian Margin): Impact of the organic matter quality

Pierre-Antoine Dessandier^{a,*}, Jérôme Bonnin^a, Jung-Hyun Kim^{b,c}, Sabrina Bichon^a, Antoine Grémare^a, Bruno Deflandre^a, Henko de Stigter^b, Bruno Malaizé^a

^aUMR-EPOC 5805 CNRS, Université de Bordeaux, Allée Geoffroy St Hilaire, 33615 Pessac, France

^bNIOZ Royal Netherlands Institute for Sea Research, NL-1790 AB Den Burg, the Netherlands

^cDepartment of Marine Science and Convergence Technology, Hanyang University ERICA campus, 55 Hanyangdaehak-ro, Sangnok-gu, Ansan-si, Gyeonggi-do 426-791, South Korea.

Ce chapitre correspond à un article publié dans la revue *Marine Micropaleontology*, volume 120, Octobre 2015, Pages 31-45.

Key words: Living benthic foraminifera, Organic matter, Douro River, Portuguese margin.

Résumé

Dans cette étude, nous évaluons l'impact de la quantité et de la qualité de la matière organique sur la distribution des foraminifères benthiques vivants, le long d'un transect bathymétrique au large du Douro (marge Ouest-Ibérique). Les sédiments des 10 premiers cm de 5 stations, allant de 50 à 2 000 m de profondeur ont été collectés en mars 2011, à la fin de la période de maxima pluviométrique de la zone, de manière à mieux estimer l'importance des apports du continent. Les assemblages (>150 μm) de foraminifères vivants (colorés au rose Bengal) et les paramètres environnementaux (granulométrie, carbone organique (TOC), azote total (TN), rapport C/N, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, pigments et acides aminés) ont été investigués. La quantité de matière organique apparaît être contrôlée par la granulométrie, montrant de plus importantes concentrations dans les sédiments fins, elle est corrélée aux fortes densités de faunes, à l'exception de la station la plus côtière qui présente un TOC faible et une densité faunistique très importante. Sur ce site, un dépôt sableux massif a été identifié et associé à une très faible diversité de faune. La matière organique labile est la plus riche aux stations du plateau continental où les faunes vivantes sont les plus présentes. Cela est parfaitement illustré au cœur de la *mudbelt* du Douro où densité et diversité de faunes sont les plus fortes. Les faunes vivantes de plateau sont dominées par des espèces (e.g., *Nonion scaphum*, *Ammonia beccarii* *Bulimina aculeata* and *Eggerella scabra*) caractéristiques de conditions trophiques riches, où la matière organique est issue d'un mélange de source marine et continentale. Une très faible densité de faunes sur la pente supérieure a été observée où les sables grossiers, résultant probablement de forts courants de fond à cette profondeur, sont responsables de très faibles conditions trophiques. Les environnements les plus profonds sont caractérisés par les espèces (e.g., *Hoeglundina elegans*, *Uvigerina mediterranea* et *Reophax scoriurus*) indicatrices de quantité relativement abondante de matière organique mais de faible qualité. Finalement, les différences faunistiques entre les stations du plateau peuvent refléter des stades successifs : un premier stade à 50 m où des conditions instables ont été observées, avec des faunes dominées par des espèces tolérantes aux conditions drastiques ; et des faunes de plus en plus mature au sein de la *mudbelt* du Douro où des conditions plus stables prévalent.

Abstract

In this study, we assess the impact of the quantity and quality of the organic matter on the distribution of live benthic foraminifera on a cross-margin transect off the Douro River (Western Iberian Margin). Surface sediments from five stations ranging from 50 to 2000 m water depth were collected in March 2011 at the end of the period of maximal river runoff, in order to better evaluate the importance of terrestrial input. Living (stained) benthic foraminiferal assemblages (>150 μm) and environmental parameters (grain size, total organic carbon (TOC), total nitrogen (TN), C/N ratio, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, pigments and amino acids) were investigated. Organic matter amounts follow the sediment grain size pattern with higher concentration in fine sediments and seem to control faunal density, except at the shallowest station where TOC is low and faunal density high. At this coastal site, a massive sandy deposit is identified and associated with very low faunal diversity. Labile organic matter is richest at the shelf stations where benthic foraminifera standing stocks are high. This is particularly evident on the Douro mudbelt where both density and diversity are high. Foraminiferal faunas living at the shelf stations are dominated by species (e.g., *Nonion scaphum*, *Ammonia beccarii*, *Bulimina aculeata* and *Eggerella scabra*) characteristic of the rich trophic conditions, with organic matter of mixed estuarine and marine origin. Very low total standing stocks on the upper slope are associated with coarse sediments, probably resulting from intense bottom currents at this depth resulting in poor trophic conditions. Deeper environments are characterized by species (e.g., *Hoeglundina elegans*, *Uvigerina mediterranea* and *Reophax scoriurus*) indicative of fairly abundant but low-quality organic matter. Finally, the faunal differences between the shelf stations may reflect different successional stages: an early stage at 50 m water depth where unstable conditions are observed, with faunas dominated by opportunistic species and a more mature fauna in the mudpatch where more stable conditions prevail.

II.1. Introduction

Benthic foraminifera are present in a wide range of marine and estuarine environments where they represent an important part of benthic biodiversity and play a major role in organic matter cycling (e.g., Altenbach and Sarnthein, 1989; Gooday et al., 1992). The distribution and composition of benthic foraminiferal assemblages are dependent on environmental parameters such as sediment type, oxygen and organic matter availability or salinity. Benthic foraminifera are therefore extensively used as bioindicators of environmental quality and in paleoenvironmental studies worldwide (Murray, 2006; Jorissen et al., 2007 and references therein). Dissolved oxygen concentration and organic carbon flux are generally considered to be the main factors controlling the depth distribution of benthic foraminifera in the sediment (Jorissen et al., 1995). The quality of organic matter also has been shown to be essential for their distribution of benthic foraminiferal communities, in terms of the density and diversity of benthic foraminiferal communities (Schönfeld, 2001; Fontanier et al., 2002). Recent studies in the Rhône prodelta (Mojtahid et al., 2009; Goineau et al., 2011) and in the northern Gulf of Cadiz (Mendes et al., 2012) have shown the influence of fluvial supplies of terrestrial organic matter on the distribution of benthic foraminifera. Hence, in marginal marine environments, the food source for benthic foraminifera can be, under river influence, a mixture of terrestrial, estuarine and marine organic matter. As a consequence, investigating the various sources of organic matter and associated food quality appears essential to better understand the benthic foraminiferal ecology and, therefore, their potential as an indicator of river discharge in the past. However, studies on the control of the organic matter quality on the distribution of benthic foraminifera are still scarce in areas under the fluvial influence.

Sedimentary organic matter represents a food source for benthic foraminifera and controls the faunal distribution (Corliss and Emerson, 1990). Therefore, organic fluxes and TOC contents are often used in ecological studies of benthic foraminifera (e.g., Corliss and Chen, 1988; Rathburn and Corliss, 1994; Fontanier et al., 2008). However, more specific organic indicators are necessary to estimate food available to benthic foraminifera. Phytodetritus, considered as fresh organic matter, has been studied because of its influence on some opportunistic species (Gooday, 1988). Pigments have been generally used as indicators of rapidly available food for benthic foraminifera (e.g., Contreras-Rosales et al., 2012; Phipps et al., 2012). Chl-a concentrations in seawater are commonly used as a measure of the standing stocks of primary producers while phaeopigments are interpreted as chlorophyll degradation product coming from copepod pellets in areas where phytodetritic consumption is

important (Boon et al., 1998). Consequently, Chl-a and phaeopigments represent phytodetritus with different degrees of degradation, and the quality and freshness of phytodetritus can be measured by the Chl-a/Phaeopigments ratio (Grémare et al., 1998). Organic matter quality is crucial for benthic organisms and thus has been largely investigated. The nitrogen content was one of the first element considered as a nutritional indicator in the sediment (Tenore, 1988). Next, efforts were made to quantify the part of TN, which is actually available for animals (Mayer et al., 1995). The Total/Enzymatically Hydrolysable Amino Acids ratio (EHAA/THAA) is currently one of the most useful tools to describe the nutritional value of organic matter (Grémare et al., 2003).

In this study, we investigated living (stained) benthic foraminiferal assemblages in a cross-margin section off the Douro River on the western Iberian margin. We studied the impact of organic matter quantity and quality on benthic foraminiferal communities by analyzing TOC, TN, stable carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$), pigments (Chl-a, phaeopigments) and amino acids (THAA, EHAA). The main objectives are to determine the distribution of living benthic foraminifera both geographically and vertically (within the sediment) in order (1) to assess the microhabitat and thus the ecology of the various species, (2) to link benthic faunal assemblages to environmental parameters, and (3) to show the different adaptations of species in a context with variable organic matter quantity and quality.

II.2. Study area

The marine sediment distribution along the Northern Iberian shelf is mainly influenced by sediment supplied by three main rivers: Douro, Tagus, and Sado (Dias et al., 2002; Jouanneau et al., 1998). The sediment dynamics on the inner shelf is mainly driven by the river input and local hydrodynamics. Particle size gradients on the shelf predominantly reflect the decreasing intensity of waves and currents with water depth or are inherited from patterns formed during previous sea level lowstands. Hence, sediments are generally coarser in most coastal waters. Around 100 m water depth, the finest particles are deposited in mud patch areas where the river flow decreases (Dias et al., 2002; Jouanneau et al., 1998). The dominant regional surface current (Portugal Current) flows southward. The East North Atlantic Central Water (ENACW) is dominant between 100 m and 500 m water depth (van Aken, 2001) where a mixing zone with the Mediterranean Outflow Water (MOW) is responsible for intensified hydrodynamics (Fiúza et al., 1998). This mixing zone between ENACW and MOW

corresponds to a local maximum of buoyancy. This leads to the suspicion that internal waves are responsible for resuspension at this level (McCave and Hall, 2002). Van Weering et al. (2002) have shown that velocities on the upper slope, in the range of 10 to 20 cm s⁻¹, were sufficient not only to keep relatively large particles in suspension, but also to resuspend particles at the seabed. Consequently, sandy sediments are dominant at 500 m water depth. The MOW flows northward between 500 m and 1600 m water depth. The North Atlantic Deep Water (NADW) flows southward below 1600 m water depth. The winds dynamics causes major upwelling events in summer and downwelling conditions in winter. The Portuguese margin is affected, in winter, by strong episodic storm events which remobilize fine sediment from the mud patch (Vitorino et al., 2002).

This study concerns the northern part of the Portuguese margin adjacent to the Douro River mouth (Fig. II.1). The Douro River is located in the north of the Iberian Peninsula; it has a drainage basin of 95,700 km² and an annual mean water discharge of 500 m³ s⁻¹ (Van der Leeden, 1975). The river impacts sediment deposition mainly by the formation of the Douro mud patch around 100 m water depth (Dias et al., 2002) where fine sediments (<63 µm) are associated with high organic matter contents. This high organic content may result from enhanced marine productivity in this area where terrestrial-derived nutrients are abundant (e.g., Saraiva et al., 2007). However, Azevedo et al. (2006) have shown that estuarine phytoplankton in the Douro estuary is not negligible with an average production 300 mgC m⁻² d⁻¹. Furthermore, short residence times in the estuary (Saraiva et al., 2007) enable a rapid export of this estuarine phytoplankton to the Douro mud patch, the main depocenter in this area. Sediments at 1000 m and 2000 m water depths are composed of relatively fine material. Since the dam constructions in the main Portuguese watersheds, sands input by the Douro River have decreased by about 80 % (Dias et al., 2002).

II.3. Material and methods

II.3.1 Sample collection

Sediment cores were retrieved along a E-W transect at five stations off the Douro River using an Oktopus GmbH 8+4 multicorer during the PACEMAKER 64PE332 cruise with the R/V Pelagia between 14 and 29 March 2011 (Table II.1, Fig. II.1). At all sampling sites, a first core was used for oxygen profiles and living benthic foraminifera, and a second

one was dedicated to geochemical analyses. The sampling campaign took place after a period of maximal river runoff (Azevedo et al., 2008; Garel et al., 2009) and before the phytoplankton spring bloom and seasonal upwelling events prevailing in this area (Vitorino et al., 2002). For geochemical and faunal analyses, sediment cores of 9.6 cm diameter were sliced on board every 0.5 cm from the surface to 2 cm and every cm down to 10 cm. For organic geochemical analyses, all samples were frozen immediately after sampling. Grain size analyses were performed on the top two centimeters only of the core used for geochemical analyses (0-2 cm).

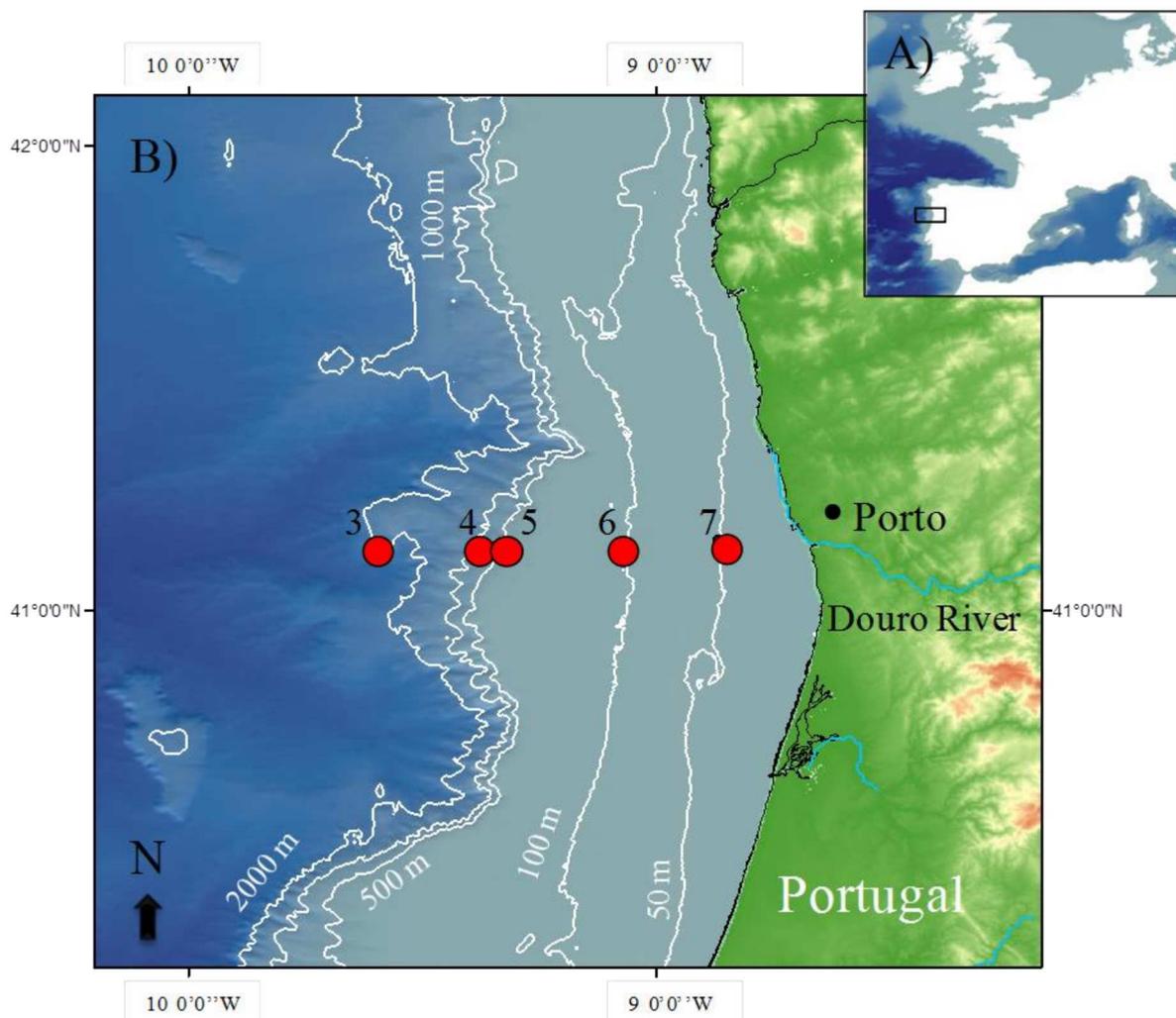


Figure II.1: A) General map of the study area and B) detailed geographic setting with sampling locations of multicores studied. Bathymetry is from Gebco, WGS84, unit is meters. Onshore topography is derived from Shuttle Radar Topography Mission elevation model.

II.3.2 Sedimentary analyses

II.3.2.1 Grain size analysis

The grain size analysis was performed with a Malvern™ Mastersizer S laser diffractometer which measures particles up to 880 μm large at EPOC. Measurements were performed on the surface sediment only (0-2 cm), except for station 7 where grain size was measured down to 10 cm. Grain size spectra (Appendix 2) show all unimodal distribution. Therefore we choose to present only the Q_{50} statistical mode that represents the mean grain size of each sampling station.

Table II.1. Information on the sampling station of the multicores along the Douro transect on the Portuguese margin and oxygen concentration of the bottom water, oxygen penetration depth, salinity and grain size at each station. *Note that the grain size was analyzed for the integrated samples from 0-2 cm.

Cruise	Sample station	Long.	Lat.	Water depth (m)	Sampling date (dd/mm/yyyy)	Oxygen concentration of the bottom water ($\mu\text{mol kg}^{-1}$)	Grain size Q_{50} (μm)*
64PE332	7-2	-8.87	41.15	51	17/03/2011	218	104
64PE332	6-1	-9.08	41.13	110	17/03/2011	220	32
64PE332	5-2	-9.34	41.14	506	17/03/2011	180	190
64PE332	4-1	-9.37	41.13	1007	16/03/2011	150	17
64PE332	3-7	-9.61	41.14	1989	16/03/2011	150	7

II.3.2.2 ^{210}Pb analysis and sediment accumulation rate

Sediment mass accumulation rates (MARs) were calculated from sediment profiles of ^{210}Pb , a radioisotope with a half-life of 22.3 years. ^{210}Pb activity was determined by alpha-spectrometry via its granddaughter isotope ^{210}Po at NIOZ. Using the cumulative mass depth (cmd) scale instead of a linear depth scale, the effects of different sediment compaction on the MARs calculation were avoided. ^{210}Pb profiles were fitted with a conventional one-dimensional, two-layer, vertical eddy diffusion model assuming constant ^{210}Pb flux and constant sedimentation (Carpenter et al., 1982; Nittrouer et al., 1984). For profiles in which a notable bend in slope reflected the presence of a surface mixed layer (SML), MARs were calculated from the slope of the ^{210}Pb profile below the SML. Where no such SML could be distinguished, MARs were calculated from the slope of the entire ^{210}Pb profile, assuming of

negligible mixing. MARs should in this case be regarded as maximum estimates. Details of sample preparation, analysis and modeling are described by de Stigter et al. (2011) and Duros et al. (2012).

II.3.3 Geochemical analyses

II.3.3.1 Oxygen measurement

Bottom water oxygen concentrations were measured at about 1 m above the seabed with a Sea-Bird SBE43 CTD sensor. Profiles of oxygen were measured on board using Clark's type microelectrodes of 100 μm diameter, immediately after core retrieval, in a temperature controlled container stabilized at bottom water temperature. Microelectrodes were connected to a high-sensitivity picoammeter (PA2000, Unisense) via an A/D converter. Linear calibrations were performed between the bottom-water oxygen content, precisely determined by the CTD value and the zero oxygen in the anoxic part of the sediment. Microelectrodes were mounted on a motor-controlled micromanipulator (MC-232, Unisense) connected to a PC. The position of the sediment-water interface was determined from the break in the oxygen concentration gradient. The observed change of slope is due to the increased diffusion coefficient in the sediment, compared to the diffusive boundary layer (DBL) (Jørgensen and Revsbech, 1985; Revsbech, 1989; Sweerts et al, 1989). Oxygen profiles were processed using PRO2FLUX software (Deflandre and Duchêne, 2010). Due to the failure of the A/D converter during measurement, no data could be obtained for stations 3 and 5.

II.3.3.2 Elemental and $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ analyses

Prior to the geochemical analyses, sediments were freeze-dried and ground. TN and TOC were measured with a Thermo Flash EA 1112 Elemental Analyzer interfaced with a Thermo Finnigan Delta^{Plus} mass spectrometer. TOC and stable carbon isotope analysis of TOC ($\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$) were analyzed after being decarbonated with 2 mol L⁻¹ HCl overnight at 50°C. For all samples, TN and TOC are expressed as the weight percentage of dry sediment (wt. %). Isotope values were calibrated to a benzoic acid standard ($\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}} = -27.8$ ‰ with respect to Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) calibrated on NBS-22) and corrected for blank contribution. The analyses were determined at least in duplicate, and the analytical error was

on average better than ± 0.1 wt. % for TN and TOC contents and ± 0.2 ‰ for $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$. The C/N ratio was calculated by dividing TOC by TN.

II.3.3.3 Pigment analysis

The photosynthetic pigments were analyzed for the upper 10 cm of the sediment. Pigments were extracted with 1 mL 98 % acetone solvents in an ultrasonic generator and centrifuged at 2500 rpm for 8 min. The supernatant was filtered over a small PTFE filter (0.5 μm , 47 mm). 150 μL of the extract and 54 μL of water were mixed and an aliquot of 100 μL of this mixture was immediately injected into a high performance liquid chromatography (HPLC) system (Berghuis et al., 1993). Pigment samples were separated using ion paired reverse phase HPLC according to the method of Van Leeuwe et al. (2006).

II.3.3.4 Amino acids analysis

Total hydrolysable amino acids (THAA) and enzymatically hydrolysable amino acids (EHAA) were measured in the top 2 cm only. Freeze-dried bulk sediments were ground prior the analysis. All biochemical assays were triplicated; amino acids were analyzed in sediment samples from each station. Details of amino acid analyses are described by Fontanier et al. (2013).

II.3.4 Live (stained) benthic foraminiferal faunal analysis

Benthic foraminiferal samples were preserved in 96 % ethanol with 1 g L⁻¹ rose Bengal in order to stain endoplasm of living benthic foraminifera (Walton, 1952). Samples were wet sieved through 63 and 150 μm meshes sieves. Only the fraction >150 μm was used for this study. Wet samples were hand sorted under a binocular microscope and stained benthic foraminifera were collected and stored in micropaleontological slides. Unfortunately, Rose Bengal may also stain protoplasm of well-preserved dead foraminifera in deep and anoxic environments (Corliss and Emerson, 1990; Bernhard et al., 2006). Nevertheless, results obtained with the Rose Bengal staining method are reliable and comparable to those obtained by other techniques (Murray and Bowser, 2000). If doubt about the stain of a specimen exists, a strict staining criterion was applied: all chambers except the last one have to be stained (Fontanier et al., 2002; Phipps et al., 2012). A comparison of staining of surface

and deep samples was done for some species. Some non-transparent tests (miliolids or agglutinated taxa) were broken to ensure that protoplasm was stained.

Faunal densities for each layer are standardized for a 50 cm³ sediment volume. Total standing stock for each station is presented as the total number of living fauna standardized for a sediment surface area of 100 cm². The observed number of species present in a sample was considered as specific richness S . Species diversity was determined with the Shannon index H' (Shannon and Weaver, 1949). In order to compare the distribution of species among samples, the evenness E as eH'/S after Buzas and Gibson (1969), was also calculated. Specific richness, Shannon index and Evenness index were calculated using the PAST software (Hammer et al., 2001). Specific richness does not take into account taxa abundance and is depending on the sample size, we therefore we also calculated a rarefaction curve for each station to highlight sample size on diversity.

In order to describe the vertical distribution of individual taxa, we calculated the Average Living Depth (ALD_x , Jorissen et al., 1995) which allows a rapid characterization of microhabitat patterns using the following formula:

$$ALD_x = \sum (n_i \times D_i) / N, i = 0, x \quad [1]$$

Where x describes the lower boundary of the deepest sample, n_i is the number of foraminifera in the interval i , D_i is mid-depth of the sample interval i and N is the total number of individuals for all levels. For all stations, ALD_{10} was calculated for individual taxa (Table II.2), on the basis of the numbers of stained individuals found in the successive sediment slides. This tool allows the distinction of three major microhabitats in the sediment defined by three types of ecological strategies: shallow infauna, intermediate infauna and deep infauna (Fontanier et al., 2002).

II.4. Results

II.4.1 Sedimentary features

II.4.1.1 Grain size

Median sediment grain size (Q_{50}) was calculated for all stations (Table II.1). Deep St. 3 and St. 4 have a Q_{50} in the clay to fine silt fraction (7 and 17 μm , respectively). At St. 6, the

sediment is characterized by a medium silt fraction (32 μm) while St. 5 and 7 show a medium sand to fine with 190 and 104 μm , respectively. Sediment at St. 7 also shows a minor mode in the fine silt ($\sim 15 \mu\text{m}$, Appendix 2).

II.4.1.2 ^{210}Pb and sediment accumulation rates

^{210}Pb activity measured at St. 3 (2000 m) to St. 6 (100 m) ranges between 200 and 400 mBq g^{-1} at the sediment-water interface. It decreases with depth in the sediment and attains constant background values between 25 and 50 mBq g^{-1} at 15-30 cm depth (Fig. II.2).

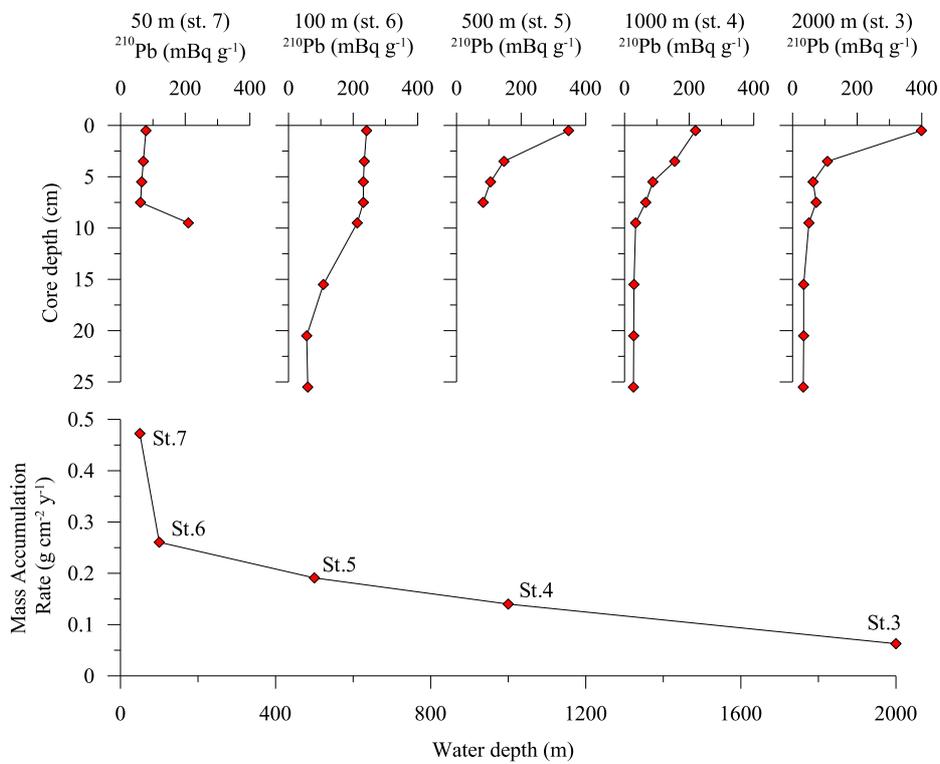


Figure II.2: A) ^{210}Pb activity profiles (mBq g^{-1}) of all stations in function of cumulative mass depth (cmd, g cm^{-2}). B) Mass accumulation rates (MAR, $\text{g cm}^{-2} \text{y}^{-1}$) for each station.

The profile measured at St. 5 (500 m) appears too short to reach background values. Overall low ^{210}Pb activity of less than 100 mBq g^{-1} characterizes the sandy surface sediment at St. 7 (50 m), whilst distinctly higher activity was measured in the finer lower part of the core at that station. A change in slope in the ^{210}Pb profile was distinguished at 100 m and 1000 waters depth, reflecting the presence of an SML, whilst no SML could be distinguished

at the other sites. Assuming that the slopes of the ^{210}Pb profiles can be interpreted as being determined primarily by sediment accumulation, sediment MARs (Fig. II.2) show a decreasing trend from $0.47 \text{ g cm}^{-2} \text{ y}^{-1}$ at 50 m water depth on the shelf, to $0.03 \text{ g cm}^{-2} \text{ y}^{-1}$ at 2000 m water depth, However the MAR value at St. 7 should be considered with care in view of the awkward ^{210}Pb profile.

II.4.2 Porewater and sediment geochemistry

II.4.2.1 Oxygen concentrations

Bottom water oxygenation is high at coastal stations (50 m and 100 m) with values above $200 \mu\text{mol kg}^{-1}$. Deepest stations are characterized by lower oxygen concentration between 150 and $180 \mu\text{mol kg}^{-1}$ (Table II.1). Oxygen penetration depth (OPD) is given in Table II.1; it is maximal at 1000 m with 1.76 cm and minimal at 100 m with 0.64 cm. The OPD at St. 7 (50 m) is relatively deep with 1.2 cm, as a consequence of the permeable sandy substrate. At this site, vigorous hydrodynamics can force oxygen advection (Precht and Huettel, 2004, Rusch et al., 2006).

II.4.2.2 Vertical profiles of TOC, TN, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ and C/N ratio

Depth profiles of TOC, TN, C/N ratio and $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ in the sediment are shown for each station (Fig. II.3). The TOC content is very low ($<0.3 \text{ wt. } \%$) at 50 m and 500 m water depth but higher at the other stations. Maximal values are measured at the surface or subsurface except at 50 m water depth where a maximum is found below 5 cm. The highest content of TOC is measured at 100 m with a maximum of 1.9 wt. % between 1 and 1.5 cm. Similar trends are observed for the TN content, with maximum values in surface samples, especially at 2000 m where a maximum value of 0.17 wt. % is observed. The $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ is minimal at 100 m with values between -26 and -24 ‰ and reaches -22 ‰ at the deepest stations showing a clear outer shelf-deep sea trend. At 50 m, however, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ is about -22 ‰ in the upper 4 cm of the sediment depth and rapidly decreases to -25 ‰ below this depth. At 50 m water depth, all parameters present a marked shift at 4-5 cm, evidencing the presence of two different depositional sequences. The C/N ratio shows more variable vertical profiles with values around 5 at 500 m, 1000 m and 2000 m. At 100 m water depth, the C/N ratio varies between

7.5 and 12.2, while at 50 m it is extremely variable throughout the core with values between 3.7 and 9.6.

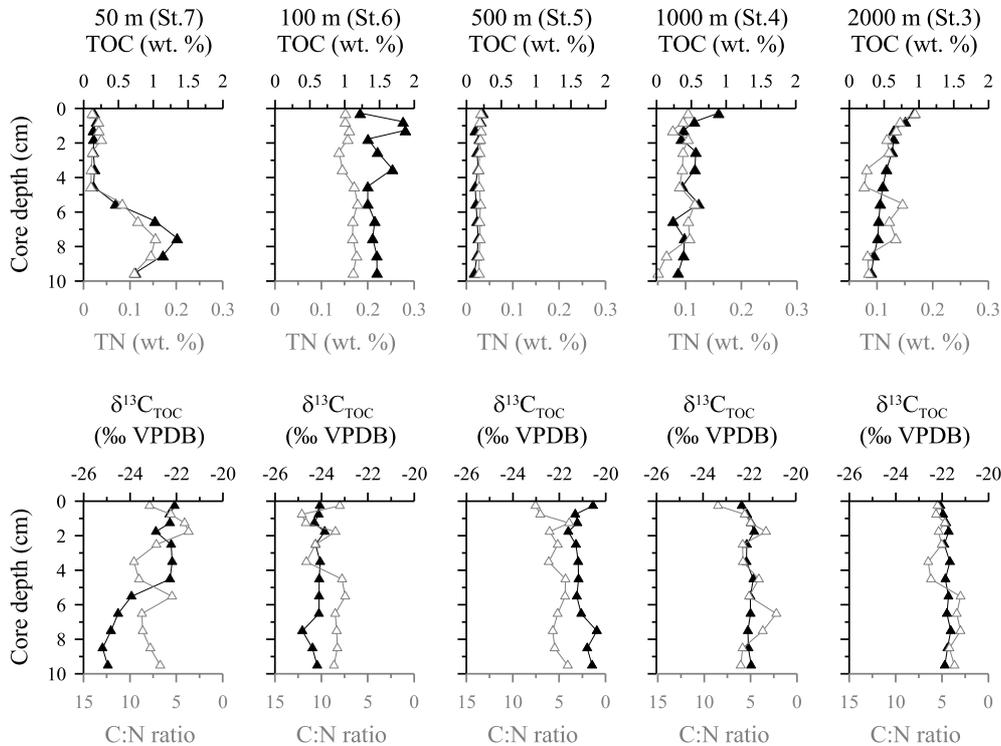


Figure II.3: Vertical profiles of total organic carbon (TOC, wt. %) content, Total nitrogen content (TN, wt. %), $\delta^{13}C_{TOC}$ (‰ VPDB) and C/N ratio concentrations in function of core depth for each station. TOC and C/N ratio are in black, TN and $\delta^{13}C_{TOC}$ are in gray.

II.4.2.3 Vertical profiles of pigments

The detailed phytopigments measured in each core are shown in Table II.3. We observe a decrease in diversity from the coast to deep environments with 11 different pigment types at 50 m and only 6 at 2000 m water depth. The algal groups associated with these phytopigments should logically follow the same decrease of diversity. Chl-a, Phaeopigments and the Chl-a/Phaeo. ratio values are shown for the sediment column in Fig. II.4. Chl-a and phaeopigments generally show similar variation in the sediment with highest concentrations in the upper 2 centimeters, except for St. 7 (50 m) where a maximum value is found at 7 cm below the surface. When considering the surface sample only, Chl-a and phaeopigments concentrations are lowest at 500 m and 1000 m, highest at 100 m and intermediate at 2000 m.

The Chl-a/Phaeo. ratio is maximum at coastal stations and similarly to TOC and TN a sharp shift is observed for pigments below 4 cm at St. 7 at 50 m.

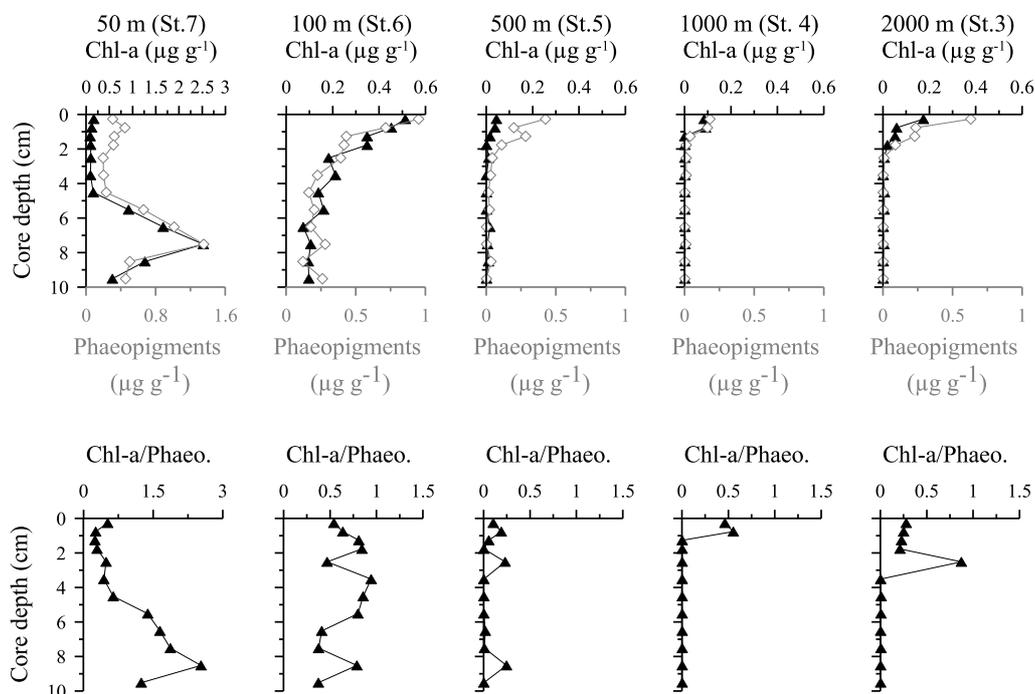


Figure II.4: Vertical profiles of Chlorophyll a (Chl-a), Phaeopigments (in $\mu\text{g g}^{-1}$), Chlorophyll a/Phaeopigments ratio and CaCO_3 (%) for each station. Chl-a and Chl-a/Phaeo. are in black and Phaeopigments are in grey.

II.4.2.4 Amino acids

Amino acids were measured every 0.5 cm in the top 2 cm of the sediment where most of the living benthic foraminifera are dwelling. The detailed values of THAA, EHAA and EHAA/THAA data are shown in Table II.4. In 3 of the 5 stations, the results show a decrease from the surface down to 2 cm. THAA and EHAA show maximum values at 100 m and 2000 m water depth. The minimum concentration of THAA was measured at 50 m and minimum EHAA is found at 500 m. The EHAA/THAA ratio, indicative of the labile part of organic matter (Grémare et al., 2005) is fairly constant from 2000 m to 100 m (11 to 16 %), but shows a considerable increase at 50 m where it reaches 34 %, mainly due to low THAA, mainly.

II.4.3 Live benthic foraminiferal assemblage

II.4.3.1 Bathymetrical distribution

Total faunal densities for each core (0-10 cm) are presented as the number of total living fauna per 100 cm² (Fig. II.5). Total faunal densities vary from ~50 ind. 100 cm⁻² at St. 5 (500 m) to ~3170 ind. 100 cm⁻² at St. 6 (100 m). The highest density is observed at the shelf stations (~2350 and ~3170 ind. 100 cm⁻² at St. 7 and 6, respectively), and a very low density is found at 500 m. The deepest stations (1000 m and 2000 m) have intermediate benthic foraminiferal densities with ~280 and ~320 ind. 100 cm⁻², respectively.

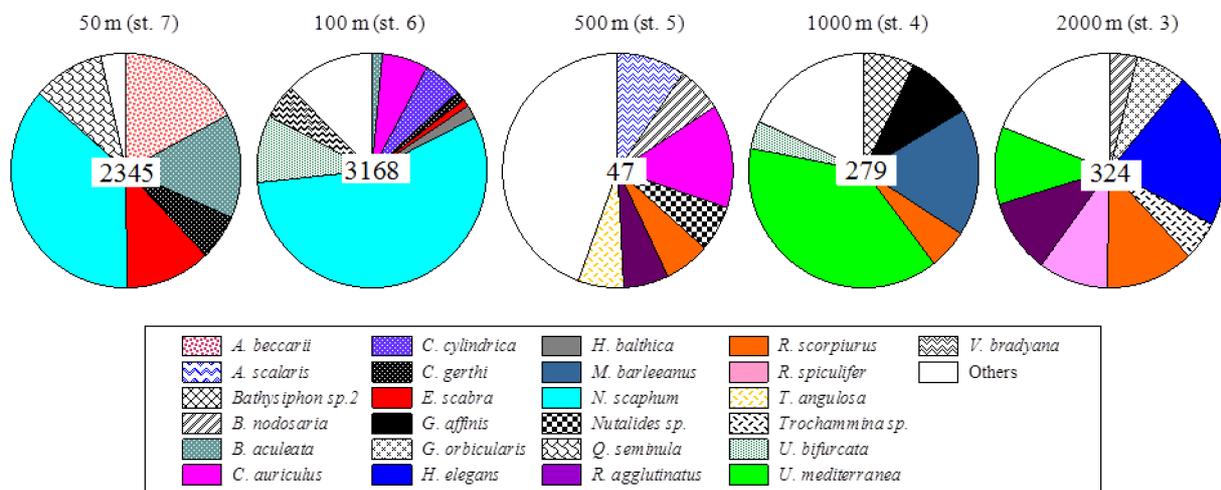


Figure II.5: Major species of living benthic foraminifera in the upper 10 cm of the sediment cores with total standing stock (given by the number in the center of the pie charts) expressed as the number of specimens per 100 cm².

For all stations, the relative abundance of the major species (>5 %) are shown in figure II.5. Species representing less than 5 % are grouped in the category "others". The faunas of the two shallowest stations are dominated by *Nonion scaphum*, which represents 37 and 56 % of the assemblages at 50 m and 100 m, respectively. Other important species present at 50 m water depth are *Ammonia beccarii* var. *tepida* (17 %), *Bulimina aculeata* (14 %) and *Eggerella scabra* (12 %). At 100 m water depth, the diversity is high and few species reach 5 %. *Uvigerina bifurcata* is the second dominant species with 9 %. St. 5 (500 m) is characterized by a low number of species with no clearly dominant taxa. St. 4 (1000 m) is dominated by *Uvigerina mediterranea* (39 %) and *Melonis barleeanus* (16 %). St. 3 is

dominated by *Hoeglundina elegans* (20 %), *U. mediterranea* (12 %) and *Reophax scorpiurus* (12 %).

Faunal diversity is shown from shelf to the deep sea (Fig. II.6A). Species richness is highest at St. 6 (100 m) with 33 species and lowest at St. 7 (50 m) with only 12 species. The Shannon index is maximum at St. 5 (500 m) (2.87) and minimum at St. 7 (50 m) and St. 6 (100 m) with 1.77 and 1.91, respectively. The Evenness index (E) is anti-correlated with faunal density as it shown in Fig. II.3. The highest value was obtained at St. 5 (0.88) and the lowest at St. 6 (0.21). At other stations, E is relatively similar with values of 0.49, 0.36 and 0.55 at St. 7, St. 4, and St. 3, respectively.

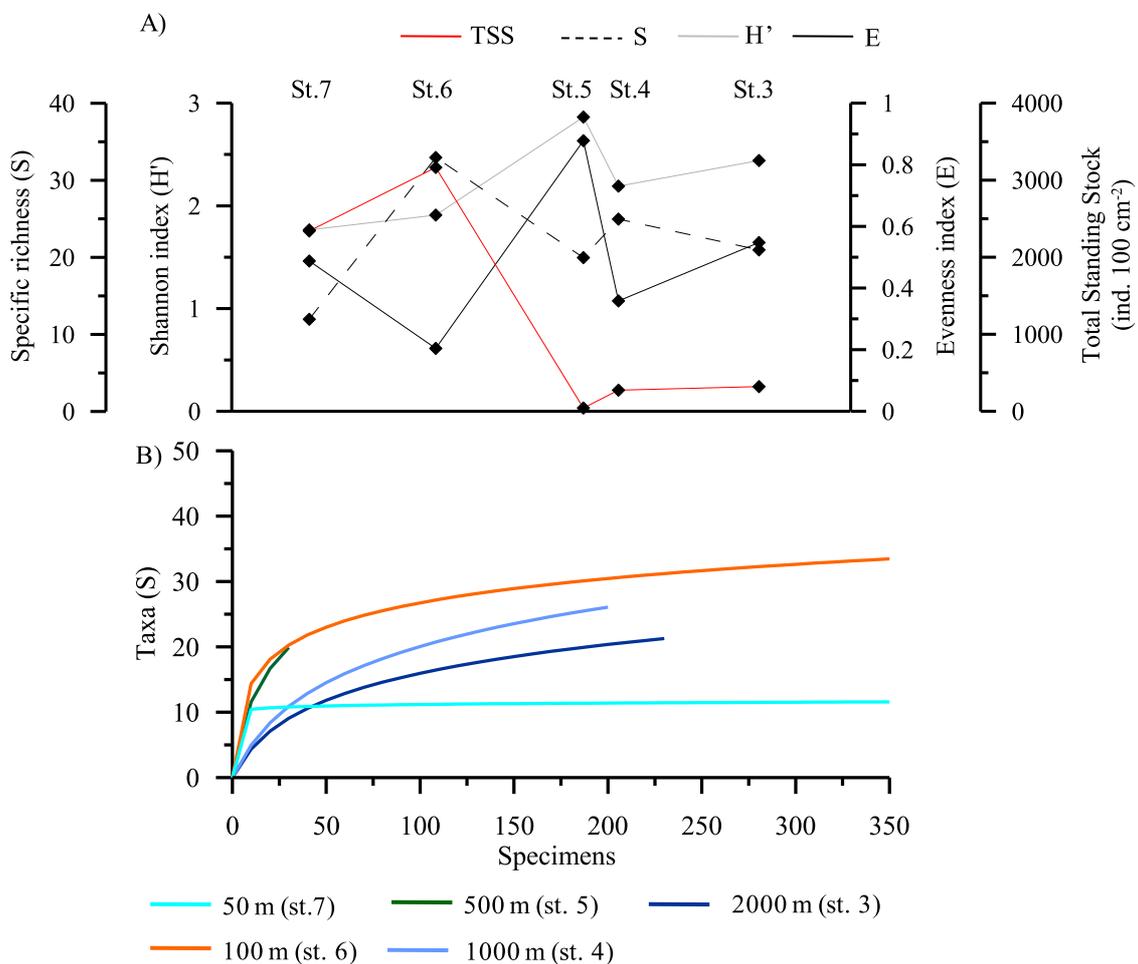


Figure II.6: A) Specific richness S (dashed line), Shannon index H' (grey line) and Evenness index E (black line) based on all the living individuals observed in the $>150 \mu\text{m}$ fraction. The redline shows the Total standing stock (TSS). B) Rarefaction curves for all stations.

Numbers of observed species at each station are presented in function of living specimens found (Fig. II.6B) in order to show if the specific richness is controlled by sample size and faunal density. At 50 m, the number of species rapidly reaches 12 indicating very poor species richness. At 100 m, the number of species is maximal but the curve flattens at about 30 taxa, suggesting that the counted species is large enough to correctly estimate the species richness. At 500 m, the curve has to be interpreted with caution since only 34 living specimens were found at this station. At 1000 m and 2000 m, the species number is still increasing, suggesting that the counted samples are too small to correctly estimate the species richness.

II.4.3.2 Vertical distribution

Vertical distribution of living benthic foraminifera for all stations is shown in Fig. II.7. For all stations, faunal density is highest in the upper 2 cm. At St. 7 (50 m), highest faunal density is observed in the top sample with 500 specimens 50 cm^{-3} . The dominant species *N. scaphum* is particularly abundant between 1 cm and 3 cm with densities higher than 100 ind. 50 cm^{-3} . All other species have their maxima in the surface sample even if *A. beccarii* and *B. aculeata* are surprisingly found in relative large amounts down to 10 cm with about 20 ind. 50 cm^{-3} . Nevertheless, these species show a clear decrease between 0.5 and 2 cm of sediment depth.

At St. 6 (100 m), a maximal density of 1040 ind. 50 cm^{-3} was found between 0.5 and 1 cm. As for St. 7, *N. scaphum* is the dominant species with maximum density observed between 0.5 and 2 cm with values higher than 600 ind. 50 cm^{-3} . *Cancris auriculus* is also abundant in this interval while *U. bifurcata* and *Clavulina cylindrica* are abundant in the surface sample with densities of 210 and 100 individuals 50 cm^{-3} respectively. *B. aculeata* is dominant in the deepest part of the core (between 3 and 10 cm) with densities between 3 and 20 ind. 50 cm^{-3} .

Station 5 (500 m) is particularly poor with a surface sample density of only 30 ind. 50 cm^{-3} . A major part of the taxa is present in the top layer.

At St. 4 (1000 m), the density is the highest in the 0-0.5 cm interval with 110 ind. 50 cm^{-3} where *U. mediterranea* is dominant (60 ind. 50 cm^{-3}). *Melonis barleeanus* dominates the fauna between 1 and 2 cm with a maximal value of 20 ind. 50 cm^{-3} . *Bathysiphon sp.2* and *R.*

scorpiurus are mainly present in the surface sediments albeit in low proportion with 17 and 7 ind. 50 cm⁻³ respectively.

At St. 3 (2000 m), maximal density was found between 0.5 and 1 cm (100 ind. 50 cm⁻³). There, a high proportion of agglutinated species such as *Reophax spp.* (25 ind. 50 cm⁻³) and *Bigenerina nodosaria* (6 ind. 50 cm⁻³) are found in the top sample. The calcareous taxon *H. elegans* (40 ind. 50 cm⁻³) is found down to 1.5 cm.

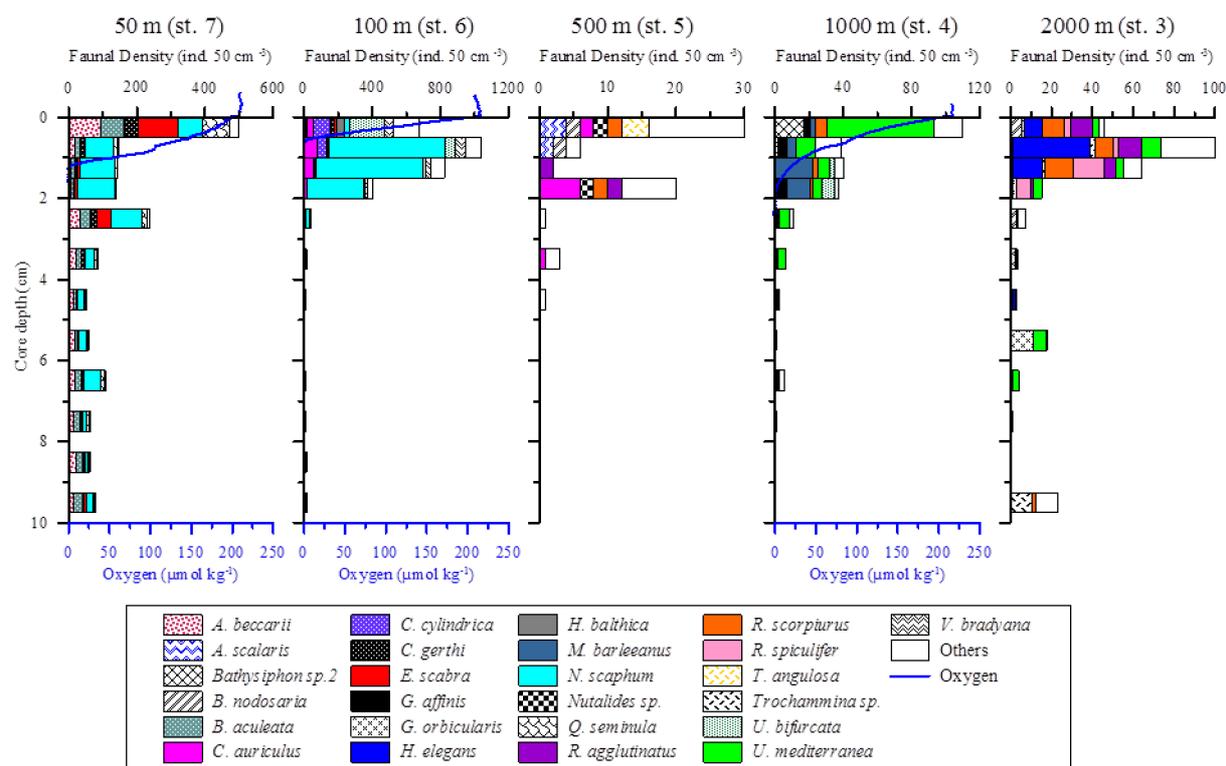


Figure II.7: Vertical distribution of major species of living benthic foraminifera (>150 μm) together with foraminiferal density (ind. 50 cm⁻³) and oxygen profiles (μmol kg⁻¹).

II.4.3.3 Average living depth (ALD)

The results of ALD₁₀ for the major species are presented individually for each station in Table II.2, because of putatively variable microhabitats of species under different environmental conditions (water depth, grain size, OPD, OM quantity and quality). This tool allows the distinction of three major microhabitats in the sediment defined by three types of ecological strategies. Shallow infaunas correspond to species living within the first centimeter below the water-sediment interface, like *Hyalinea balthica*, *Valvulineria bradyana* or *H.*

elegans. Intermediate infaunas are preferably living below this depth (1-2 cm), such as *N. scaphum* or *M. barleeanus*. Some of them are presumably tolerant to dysoxic or anoxic conditions. Finally, *A. beccarii* and *B. aculeata* show a maximum in the surface layer, but, especially at station 7, high densities down to 10 cm depth.

Table II.2: Average living depth of major benthic foraminiferal species at 0-10 cm core depth (ALD_{10}) for each station. ALDs weren't calculated for station 5 because of the very low number of living individuals.

Sample station	Water depth (m)	Benthic foraminifera species	Average living depth (ALD_{10}) (cm in core depth)
7	50	<i>Eggerella scabra</i>	1.7
		<i>Criboelphidium gerthi</i>	2.4
		<i>Quinqueloculina seminula</i>	2.4
		<i>Nonion scaphum</i>	2.6
		<i>Bulimina aculeata</i>	3.8
		<i>Ammonia beccarii</i>	3.3
6	100	<i>Hyalinea balthica</i>	0.3
		<i>Uvigerina bifurcata</i>	0.4
		<i>Clavulina cylindrica</i>	0.5
		<i>Valvulineria bradyana</i>	0.8
		<i>Nonion scaphum</i>	1.2
		<i>Cancris auriculus</i>	1.2
		<i>Criboelphidium gerthi</i>	1.7
		<i>Eggerella scabra</i>	1.7
		<i>Bulimina aculeata</i>	5.2
		4	1000
<i>Uvigerina mediterranea</i>	0.8		
<i>Melonis barleeanus</i>	1.3		
<i>Reophax scorpiurus</i>	1.5		
<i>Uvigerina bifurcata</i>	1.6		
<i>Globobulimina affinis</i>	1.9		
3	2000	<i>Trochammina sp.</i>	0.4
		<i>Reophax agglutinatus</i>	0.7
		<i>Reophax scorpiurus</i>	0.7
		<i>Hoeglundina elegans</i>	0.9
		<i>Bigenerina nodosaria</i>	1.1
		<i>Reophax sp.3</i>	1.2
	<i>Uvigerina mediterranea</i>	2.5	

II.5. Discussion

II.5.1 Environmental settings

Grain size measured on surface sediments of all 5 stations is highly variable with coarse material observed at 50 m and 500 m and fine sediment at 100 m, 1000 m, and 2000 m water depth. The sediment distribution on the shelf is in good agreement with observations by Dias et al. (2002) who relate the distribution of surface sediment to the local geology, river discharge, and local hydrodynamics. Vitorino (2002) has shown that the Douro mud patch was mainly shaped by the actions of winter storms and downwelling conditions. The potential winnowing of fine particles by intense bottom currents associated to the mixing of ENACW and MOW (Oliveira et al., 2007) at this depth.

In benthic environments, oxygen depletion can be a limiting factor for living benthic foraminifera (Alve and Bernhard, 1995). In the study area, the oxygen concentration of bottom water was comprised between 150 and 220 $\mu\text{mol kg}^{-1}$. These values are in good agreement with data of Epping et al., (2002) observed bottom water oxygen concentrations on the northern Portuguese margin between 180 and 250 $\mu\text{mol kg}^{-1}$. Such bottom water oxygen concentrations are comparable to values found in other continental margins where benthic foraminifera are abundant (e.g., Fontanier et al., 2002; Duchemin et al., 2005; Mojtahid et al., 2009). Hence, this environmental factor should not be considered as a limiting factor for benthic foraminiferal occurrence in the surface samples of our sites.

Bulk parameters such as TOC, TN and C/N were measured to identify zones of preferential organic matter accumulation. TOC and TN contents show a clear negative correlation with sediment grain size. Higher values of TOC, TN and C/N are found at 100 m in the mud patch where organic matter accumulation is highest. The sediment mass accumulation rates however show higher values at St. 7 (50 m) close to the Douro River mouth (Fig. II.2). Hence, this clearly indicates that the amount of organic matter depends on the sediment grain size rather than on the distance from the coast. Terrestrial C3 plants have typical $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ values of -28 ‰ to -25 ‰ while $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ values of marine plankton are generally between -22 ‰ and -19 ‰ in temperate waters (Gordon and Goñi, 2003). However, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ is subject to a number of biases such as diagenetic degradation of preferential biochemicals or carbon isotopic composition variation of marine phytoplankton species in space and time (e.g., Hedges et al., 1997). We are aware of such complications and thus use $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ as a bulk characterization of terrestrial organic matter in a zone where mixed

terrestrial and marine organic matter are present, and where Zell et al. (2015) on the basis of lipid biomarker analyses (e.g., BIT index) showed that terrestrial organic matter decreases seawards. Furthermore, a study off the Douro River (Alt-Epping et al., 2007) established that $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ could be used as an indicator of the source (marine vs. terrestrial) of organic matter in this zone. $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ at 100 m water depth has values around -24 ‰, showing that organic matter is a mixture of terrestrial and marine sources. Based on the BIT index (an indicator of continental organic carbon input, i.e., including both land- and river-derived organic carbon, also Zell et al. (2015) found a strong signal of terrestrial organic matter at this coastal station. This suggests that the apparent marine value of $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ at 50 m water depth may be the result of mixed C_3 (-28 to -25 ‰) and C_4 (-12 ‰) plant carbon yielding a $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ value that resembles that of marine plankton (Hedges et al., 1997). The organic matter content and signature at this station display an unconventional pattern with a clear difference between the upper 4 cm and the deeper part of the core. The upper layer could result from the recent deposition of a mobile sand sheet commonly formed on the shelf under the influence of tidal or storm-induced currents. Such massive sand deposits will dilute the organic content, affecting $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ and ^{210}Pb activity profile and increasing the MAR of the coastal station (Fig. II.2).

Table II.3. Presence (+) and absence (-) of phytopigments detected in each station and associated organic source production.

Phytopigments	Station					Source	References
	7	6	5	4	3		
Chlorophyll a	+	+	+	+	+	B, D	Jeffrey, 1974
Phaeophorbide a	+	+	+	+	+	H	Jeffrey, 1974
Phaeophytin a	+	+	+	+	+	H	Sournia et al., 1987
Alloxanthin	+	+	+	+	+	A	Gieskes and Kraay, 1983
BB-Carotene	+	+	+	+	-	B, G	Sournia et al., 1987 ; Rowan, 1989
BE-Carotene	+	-	-	-	-	B, G	Rowan, 1989
19-but-Fucoxanthin	+	-	+	-	-	B, C	Rowan, 1989
Fucoxanthin	+	+	-	+	+	B, C, D	Liaaen-Jensen, 1985; Wright and Jeffrey, 1987
Lutein	+	+	-	-	-	E, F	Jeffrey, 1976
Prasinolanthin	+	+	-	-	-	E	Egeland et al., 1995
Siphonaxanthin	-	+	-	+	+	E, F	Rowan, 1989
Zeaxanthin	+	+	+	-	-	E, F, G	Gieskes and Kraay, 1983
Pigments number	11	10	7	7	6		

A, cryptophytes; B, diatoms (bacillophytes); C, prymnesiophytes; D, chrysophytes; E, prasinophytes; F, chlorophytes; G, cyanobacteria; H, copepods pellets

As described by TROX model (Jorissen et al., 1995), oxygen and food availability are crucial parameters for the benthic foraminiferal distribution. In recent studies it appears that not only organic matter quantity but also organic matter quality is a key parameter to better understand benthic foraminifera ecology (e.g., Koho et al., 2007; Fontanier et al., 2008; Goineau et al., 2011). Amino acids (THAA, EHAA) and pigments (Chl-a, phaeopigments) were, therefore, determined to assess the nutritional quality of the sedimentary organic matter. Higher Chl-a and phaeopigment concentrations at shelf stations may result from 1) higher phytoplankton productivity on the shelf due to either nutrient input from adjacent rivers or direct discharge of estuarine phytodetritus, 2) good preservation of phytodetritus sinking through shallow waters and 3) higher sediment accumulation rates on the shelf causing higher burial efficiency. Chl-a in these stations could be a mixture of marine and estuarine phytoplankton as observed off the Rhône River (Cathalot et al., 2010).

High Chl-a content was also observed between 30 m and 100 m in the Gulf of Lions where labile organic matter (28% of EHAA/THAA) was measured off the Rhône River (Pastor et al., 2011). The Douro River was shown to export high amounts of estuarine phytodetritus to the ocean as a result of efficient production and low residence times of water in the estuary (Saraiva et al., 2007; Azevedo et al., 2008; Magalhães et al., 2008). Considering the major pigments measured (Chl-a, phaeopigments, prasinonxanthin and fucoxanthin, Table II.3), diatoms, prasinophytes and chrysophytes previously observed in the Douro estuary by Azevedo et al. (2008) might be the dominant groups present during our late winter sampling period. Phytodetritus may represent a relatively fresh and nutritive organic matter source as underlined by Chl-a/Phaeo. values at 50 m and 100 m depth. Organic material delivered by the river into the marine environments has traditionally been considered as a low-quality food for benthic communities (e.g., Hedges et al., 1997). However, labile component of continental organic matter is present close to the river mouth with a maximal value of EHAA/THAA at 50 m (Table II.4).

EHAA were described as the most available part of the organic matter for benthic organisms (Mayer et al., 1995). Consequently, the EHAA/THAA ratio can be considered as a crude index of sedimentary organic digestibility (Grémare et al., 2003). Such a high value of EHAA/THAA could be linked with a biocatalytic filtration of organic matter often observed in coarse sediments where turnover of organic matter is quick and strong (Rusch et al., 2003). In view of the sedimentary features and organic compounds distribution, our shelf stations

appear to be subject to a different kind of sedimentation regime. At 50 m, sandy deposits in the upper part of the core and finer material below (Fig. II.8) indicate abruptly changing conditions induced either by a storm or by massive fluvial sediment discharge.

Table II 4. Concentration of amino acids for the upper 2 cm of all stations. THAA and EHAA indicate total and enzymatically hydrolysable amino acids.

Sample station	Water depth (m)	Core depth (cm)	Amino acids		
			THAA (nmol mg ⁻¹)	EHAA (nmol mg ⁻¹)	EHAA/THAA
7	50	0-0.5	5.7	2.1	37
		0.5-1	6.4	2.2	34
		1-1.5	6.8	2.6	38
		1.5-2	6.7	1.8	27
6	100	0-0.5	31	3.7	12
		0.5-1	35.8	3.2	9
		1-1.5	36.4	3.8	11
		1.5-2	28.4	3.9	14
5	500	0-0.5	6.7	1.2	18
		0.5-1	7.9	1.5	19
		1-1.5	8	1	12
		1.5-2	7.7	0.8	11
4	1000	0-0.5	23.6	3	13
		0.5-1	23.2	2.6	11
		1-1.5	20.1	2.3	12
		1.5-2	17	2	12
3	2000	0-0.5	38.9	7.6	19
		0.5-1	28.2	4.5	16
		1-1.5	31.1	4.4	16
		1.5-2	23.7	3.8	16

This dynamic environment is also characterized by the highest organic matter quality shown by EHAA/THAA and Chl-a/Phaeo. At 100 m, a large accumulation of organic matter seems to be the result of mixed marine and terrestrial organic fluxes. This station is marked by a maximal Chl-a content in the upper 2 cm indicating a relatively good organic matter quality as also suggested by the high Chl-a/Phaeo. value. On the slope, at 500 m, the coarse sediments most probably linked to intense hydrodynamics (Oliveira et al., 2007) restrain the accumulation of organic particles which may explain the low quantity and quality of organic matter. Finally, the deep environments at 1000 and 2000 m are characterized by fine

sediments and high organic matter contents. Nevertheless, geochemical data indicate that organic matter quantity and quality rapidly decrease within the sediment. Transport times of phytodetritic particles to the seafloor is significantly longer at these depths suggesting an important pre-degradation of organic matter, in the water column, affecting both quantity and quality.

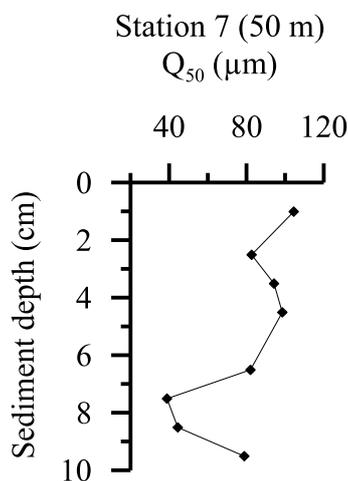


Figure II.8: Grain size profile for station 7 (50 m water depth) based on Q_{50} values in μm .

II.5.2 Benthic foraminiferal distribution

II.5.2.1 Foraminiferal density and diversity

Faunal densities are significantly higher at shelf stations compared to deeper environments, with values two orders of magnitude higher at 100 m than at 500 m water depth (Fig. II.5). Faunal density appears related to sediment grain size, TOC, THAA and Chl-a with higher densities occurring on fine sediments rich in TOC, THAA and Chl-a. However, St. 7 (50 m) exhibits high foraminiferal density although TOC and THAA of surface sediments are low. At this station, diversity is very low (Fig. II.6). We suggested in the previous chapter that the physical and geochemical characteristics of the sediment at St. 7 strongly suggest a recent mass deposit resulting either from a flood of the nearby Douro River or intense sediment resuspension by a winter storm. In both cases the superficial sediments reflects, at least momentarily, a particularly unstable ecosystem, probably in an early state of colonization, which could explain the low diversity (Gupta and Machain-Castillo, 1993). Similar observations of low faunal diversity in the direct vicinity of the Rhône River mouth were made by Mojtahid et al., (2009) and Goineau et al., (2011).

At St. 6 (100 m) within the mud patch, species richness is high but H' and E are relatively low (1.9 and 0.2, respectively) when compared with studies of Koho et al. (2008) in the Setubal canyon and Mendes et al. (2004) in the Gulf of Cadix. In our study area, primary production is normally maximal in June-July (Azevedo et al., 2008; Magalhães et al., 2008), but low at the end of winter, during our sampling period, possibly explaining overall low diversity. However, at the shallowest St. 7 and St. 6, the strong dominance of a single species strongly lowers most indices of faunal diversity. Evenness tends to decrease when food input is highest due to the reproduction of these opportunistic species.

At 500 m water depth, diversity is quite high (Fig. II.6) but the very low density (only 34 specimens for the whole station) hampers the interpretation of diversity indices. Koho et al. (2007) also found sites in Nazaré Canyon with extremely low faunal densities, that they attributed to continuous resuspension due to strong tidal currents. The lack of food resource characterizing such erosional or non-depositional area, as shown by extremely low TOC, THAA C/N and Chl-a, restricts the total number of benthic foraminifera.

At 1000 m and 2000 m, the faunal densities and diversities are fairly equal suggesting similar environmental conditions. The very fine sediments may store organic matter efficiently although organic matter quality is relatively low at these depths.

II.5.2.2 Foraminiferal faunal composition and microhabitats

Large differences in species composition are observed along the bathymetrical transect. At St. 7 (50 m) the fauna is dominated by *A. beccarii*, *B. aculeata*, *N. Scaphum*, *E. scabra* and *Q. seminula*. *A. beccarii* var. *tepida* and *E. scabra* are euryhaline species, often described as indicators of riverine discharge (Diz and Francés, 2008; Mendes et al., 2012) and often found in sandy sediments (Murray, 2006). *B. aculeata* and *Q. seminula* were also described previously as indicators of riverine influence (Debenay et al., 2000; Mojtahid et al., 2009; Goineau et al., 2011). At this station, the organic matter content is low but organic particles are of high quality as shown by pigments and amino acids and probably represent a mixture of terrestrial and estuarine sources. This suggests a specialization of these taxa for labile, easily metabolisable, organic matter. Living foraminifera at this station are found as deep as 10 cm, which is well below the OPD (1.2 cm). Rather surprisingly, the faunal composition in the deeper layers (down to 10 cm) is not different from the surface layer. *A. beccarii* and *N. scaphum* have been described earlier in anoxic sediments (Moodley and Hess,

1992; Fontanier et al., 2002). *B. aculeata* was found in the anoxic deepest layers of the sediment as observed by Fontanier et al. (2002) and Murray (2006) although in our case the high value of the ALD₁₀ for *B. aculeata* is largely due to the particularly deep occurrence of living foraminifera in the shelf stations. These species have never been reported to dwell in such deep microhabitats. Furthermore, except *N. scaphum*, no species typical of anoxic sediments was found suggesting that the observed distribution at this station may be related to a recent mass sediment deposit indicated by most geochemical tracers (Fig. II.3 and II.4) as well as the grain size distribution (Fig. II.8). The presence of living faunas deep in the sediment could be interpreted as the consequence of bioturbation. Abundant species in the upper layers could be transported downward by macrofaunal bioturbation. These species transported between 0.5 and 2 cm below the sediment surface might migrate back to the surface layer (e.g., Alve and Bernhard, 1995; Geslin et al., 2004). Those transported to greater depths, may not get back to their original microhabitat. They either die there and remained stainable by rose bengal due to anoxic conditions (Bernhard, 1988) or stay alive as long as food is available, at least for a while. This is the case at St. 7 (50 m) where TOC, TN and pigments are high down to the bottom. Chl-a at St. 7 is much higher below 4 cm than at the surface. Hence, we argue that the Chl-a concentration was substantially higher during normal conditions, previous to the instantaneous deposition of the superficial 4 cm. Although we cannot date the mass deposit event that occurred at St. 7 it can be envisaged that these species survived in anoxic sediments for a few weeks to months at least, as inactive. This is in good agreement with results of Langlet et al. (2013, 2014) who showed survival of species like *E. scabra*, *B. aculeata* and *Q. seminula* after nearly one year long of anoxia in an in-situ experiment. The presence of these species at a station where recent massive sedimentation of coarse material probably occurred suggests they were immobilised in anoxic sediments where they can survive for a long time.

The faunal difference between the two sites at 50 m and 100 m could be partly explained by different successional stages: an early stage at 50 m (following a recent massive sediment deposit), dominated by more opportunistic species, in comparison to a more mature ecosystem at 100 m. Major species found at St. 6 (100 m) are *N. scaphum*, *B. aculeata* (which are also abundant at 50 m), *U. bifurcata* and *C. auriculus*. *N. scaphum* is by far the dominant species at both shelf sites. It occupies an intermediate infaunal niche well below the OPD. Fontanier et al. (2002) have shown that *N. scaphum* is characteristic of eutrophic conditions in the Bay of Biscay where labile organic matter is present. In the present study, *N. scaphum* is

associated with maximal values of TOC, C/N, THAA, EHAA, Chl-a and phaeopigments, highlighting its preference for abundant and labile organic matter. However, the fairly low EHAA/THAA ratio at this site, indicating a low digestibility of organic matter, suggests that this parameter is not essential for *N. scaphum*. However, a relative freshness of phytoplankton is underlined by high Chl-a/Phaeo. Chl-a is the highest in the upper 2 cm of the sediment only while TOC and C/N appear fairly constant throughout the whole core suggesting that Chl-a may be an important food source for *N. scaphum*. Fontanier et al. (2002) showed that the vertical distribution of several intermediate infaunal species (living well below the OPD) closely follows the distribution of nitrate within the sediment, suggesting the importance of dissolved nitrate for some benthic foraminifera. Nitrate was not measured in this study, but we may hypothesize that nitrate is high down to 2 cm at this site as a result of high organic matter input. In areas impacted by river discharge, organic matter from mixed marine and estuarine phytodetrital sources, as shown by high Chl-a and Chl-a/Phaeo. ratio, probably favors the development of *N. scaphum* at shelf stations. *C. auriculus*, also known to be adapted to high organic matter fluxes (e.g., Barras et al., 2014), is found only at our 100 m station. At this station, other species, such as *U. bifurcata* and *C. cylindrica* are present in the first centimeter, where *N. scaphum* is less abundant. The genus *Uvigerina* is known to be a very competitive species in meso-eutrophic areas (Schönfeld, 2001). *U. bifurcata* and other species with an ALD_{10} around 0.5 such as *C. cylindrica* or *H. elegans* are particularly dominant in surface samples (0-0.5 cm) at 100 m, suggesting these species are more efficient in organic rich as well as oxic sediments.

No clearly dominant species are found at 500 m water depth. *Trifarina angulosa* and *C. auriculus*, which have been previously observed in coarse sediments under the influence of bottom currents in shelf-edge to upper-slope areas (Mackensen et al., 1985; Murray, 2006), are present at this mid-slope station. Agglutinated species such as *Reophax spp.* appear tolerant to poor trophic conditions in this study. This may not be the case in all environments as they have been described as tolerant to variable organic quantity and quality (Cornelius and Gooday, 2004; Phipps et al., 2012). These species are observed under intermediate and high carbon fluxes (Altenbach et al., 1999), in areas where total pigments maybe fairly low (Phipps et al., 2012).

The faunas found at St. 4 (1000 m) and St. 3 (2000 m) exhibit the same dominant species, which are the calcareous taxa *U. mediterranea*, *H. elegans*, *M. barleeanus* and *G. affinis* and the agglutinated species *Bathysiphon sp.*, *B. nodosaria*, *R. agglutinatus*, *R.*

scorpiurus and *R. spiculifer*. These calcareous taxa are typically observed in deep environments (e.g., Fontanier et al., 2002; Phipps et al., 2012). Those deep stations are characterized by fine sediments and high organic contents (high TOC, THAA and TN) of low quality (low EHAA/THAA and Chl-a/Phaeo.). At station 4, *M. barleeanus* and *G. affinis* occupy intermediate to deep infaunal microhabitats (1-2 cm) occupy deep microhabitat (the ALD₁₀ is 1.3 and 1.9, respectively) in anoxic sediments. *U. mediterranea* is usually found in surface sediments. *U. mediterranea* has been commonly observed in deep water environments (Guimerans and Currado, 1999). It often co-occurs with *M. barleeanus*, which occupies the deepest oxygenated layer or the uppermost anoxic layers where it may interact with denitrifying bacterial consortia (Fontanier et al., 2002; Jorissen et al., 1998). *G. affinis* is well known to represent the deepest microhabitat of benthic foraminifera in the sediment, and often lives in anoxic conditions (Jorissen et al., 1998; Schönfeld, 2001; Fontanier et al., 2002). *H. elegans* is only found at 2000 m water depth. This taxon has been observed in meso-oligotrophic sediments in other studies, always at elevated water depth (Mojtahid et al., 2010; Duros et al., 2011) but with variable quantity of organic fluxes (Altenbach et al., 1999). Its dominance at 2000 m suggests that it also tolerates low quality organic matter, often found in well-oxygenated sediments (e.g., Mojtahid et al., 2010). Among the deep agglutinated species, *Bathysiphon sp.*, *B. nodosaria*, *R. agglutinatus*, *R. scorpiurus* and *R. spiculifer* are particularly abundant in deep environments. *Reophax spp.* have been reported in environments with variable organic matter fluxes while *B. nodosaria* has been observed in environments with high organic fluxes (Altenbach et al., 1999). In Nazaré canyon, Koho et al. (2007) observed the highest abundance of *Bathysiphon sp.* in eutrophic conditions. This species is particular because of its suspension feeding trophic strategy, which is well adapted to deep environments with high current velocities (Murray et al., 2011). Koho et al. (2007) reported *Reophax spp.* in association with low pigments and high organic carbon at a lower canyon station. These authors underlined that the organic matter is refractory in the deepest part of the canyon where they found the maximal abundances of agglutinated species. In our study, the relative proportion of total agglutinated taxa is higher at 2000 m, 1000 m, and 500 m where they represent 49.4, 19.2 and 30.2 % of the total faunas, respectively. This suggests a better adaptation to low amounts (500 m) and low quality (2000 m) of organic matter. This is in good agreement with earlier observations of many other authors (Murray, 2006; Koho et al., 2008; Phipps et al., 2012) who have found these deep-sea agglutinated species under oligotrophic conditions and tolerant to refractory organic matter.

II.6. Synthesis and concluding remarks

This study off the Douro River aims at a better understanding of the distribution of living benthic foraminifera. For this, multiple descriptors of the quantity and quality of the sedimentary organic matter were investigated. Not surprisingly, the organic matter content is mainly controlled by the sediment grain size at 100 m in the Douro mud patch and at the deep stations where the sediment is fine. Coarse sediments were either related to a massive sandy deposit at 50 m or strong hydrodynamics at 500 m.

Faunal distribution, density and microhabitats of major taxa and controlling environmental parameters along the bathymetrical transect are summarized in Fig. II.9. At 50 m water depth, species tolerant of unstable conditions and a mixed source of organic matter are dominant. Labile organic matter (high EHAA/THAA and Chl-a/Phaeo.) is found in the direct vicinity of the Douro River. Occurrence of several species deep in the sediment, below a putative massive sand deposit suggests a tolerance of these species for anoxic conditions and variable trophic conditions. It was not possible, however to estimate the survival time of these species in such anoxic conditions.

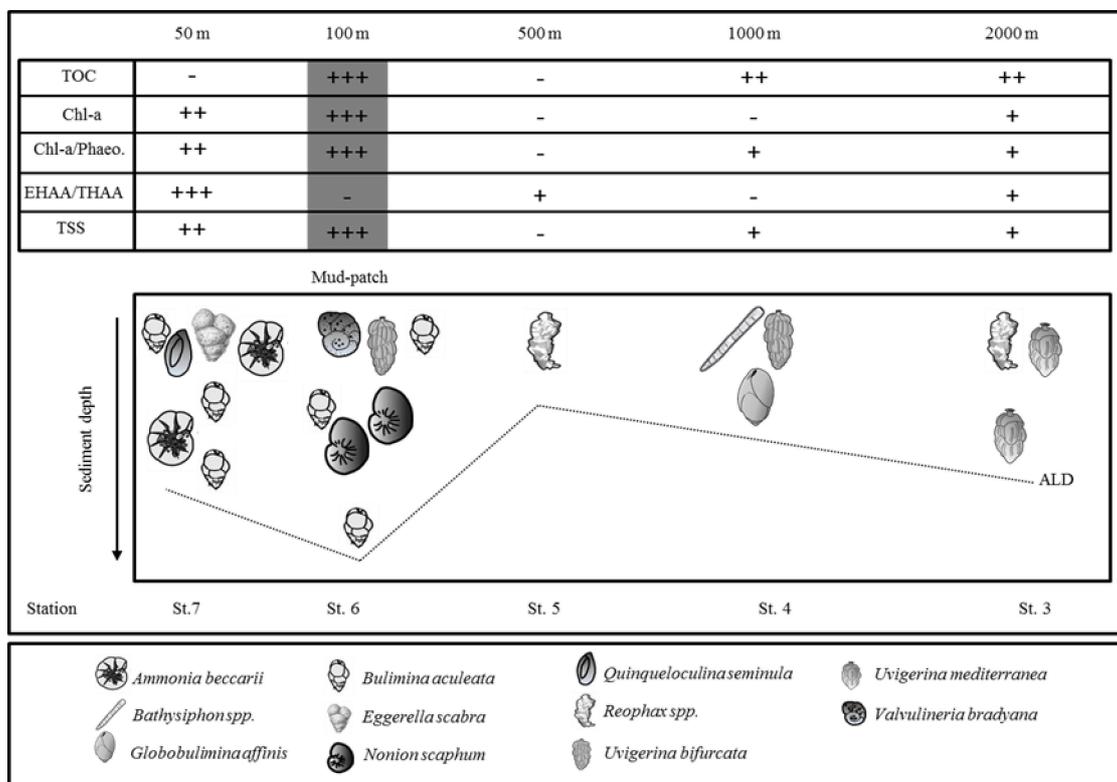


Figure II.9: Synthetic representation of cross-shelf and vertical faunal distribution, Total Standing Stock (TSS) and organic matter parameters TOC, Chl.a, Chl.a/Phaeo, EHAA/THAA. The dotted line represents the average living depth of major species for each station.

Faunal density is maximum ($> 3000 \text{ ind. } 100 \text{ cm}^{-2}$) where Chl-a, Chl-a-Phaeo, and TOC are highest suggesting that elevated quantity and quality are a prerequisite for maximum benthic foraminifera abundance. This occurs at shelf stations and particularly in the mud patch where mixed marine and estuarine phytodetritus is deposited. At these stations, taxa such as *N. scaphum*, *C. auriculus*, *U. bifurcata* or *V. bradyana* are dominant. In such organic-rich environments, the microhabitats succession is characterized by the presence of intermediate and deep infaunal taxa.

The deep water environments of this study, characterized by relatively high organic matter content but low organic matter quality, essentially allow the development of agglutinated taxa (such as *Reophax spp.*, *B. nodosaria* or *Bathysiphon sp.*) and species that tolerate poor quality organic matter such as *H. elegans*, *G. affinis*, *M. barleeanus* or *U. mediterranea*.

Acknowledgments

The research leading to these results has received funding from the European Research Council (ERC) under the European Union's Seventh Framework Program (FP7/2007-2013) ERC grant agreement [226600]. We thank the crew of the R/V Pelagia and Silvia Nave at LNEG for the help with the PACEMAKER cruise preparation. We thank Denise Dorhout and Kevin Donkers for their assistance for the elemental analysis and Gerard Nieuwland for the pigment analysis at NIOZ. We also thank technicians at EPOC, Gérard Chabaud for the grain size analysis and Laurence Costes for amino acids analysis that were funded by the BIOMIN program. This paper benefited from the very constructive comments of Frans Jorissen and two anonymous reviewers.

Chapitre III

Impact de la source et de la qualité de la matière organique sur la distribution des faunes de foraminifères benthiques de marge continentale sous influence fluviale : l'étude de la marge portugaise.

Impact of organic matter source and quality on living benthic foraminiferal distribution on a river-dominated continental margin: A study of the Portuguese margin.

Pierre-Antoine Dessandier^{a,*}, Jérôme Bonnin^a, Jung-Hyun Kim^{b,c}, Sabrina Bichon^a, Bruno Deflandre^a, Antoine Grémare^a, Jaap S. Sinninghe Damsté^b.

^aUMR-EPOC 5805 CNRS, Université Bordeaux I, Allée Geoffroy St Hilaire, 33615 Pessac, France

^bNIOZ Royal Netherlands Institute for Sea Research, NL-1790 AB Den Burg, the Netherlands

^cDepartment of Marine Science and Convergence Technology, Hanyang University ERICA campus, 55 Hanyangdaehak-ro, Sangnok-gu, Ansan-si, Gyeonggi-do 426-791, South Korea.

Ce chapitre a été soumis dans la revue *Continental Shelf Research*

Keywords: Benthic foraminiferal ecology, fluvial influence, organic matter quality, Portuguese margin.

Résumé

Cette étude consiste en l'étude de la distribution des foraminifères benthiques vivants (colorés au rose Bengal) de la marge Ouest du Portugal, sous influence fluviale. Vingt-trois carottes sédimentaires ont été prélevées en mars 2011, après la période maximale de précipitations affectant la péninsule Ibérique. Ces carottes ont été récoltées entre 20 et 2 000 m de profondeur, le long de cinq transects. Quatre de ces derniers sont localisés sous l'influence des fleuves majeurs (Douro, Mondego, Tage et Sado) et un transect est déconnecté des apports des fleuves au large de la région Estremadura. Afin d'évaluer l'influence environnementale sur la distribution des foraminifères benthiques vivants, les caractéristiques sédimentologiques et biogéochimiques des sédiments ont été identifiées en mesurant différents paramètres tels que la taille des grains, la profondeur de pénétration de l'oxygène (OPD), la teneur en carbone organique total (TOC), la composition isotopique stable du carbone organique ($\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$) et la concentration en pigments et en acides aminés. Trois groupes géographiques majeurs ont été identifiés à partir de l'analyse en composante principale de l'ensemble des données environnementales: (1) stations profondes et stations au large du Sado (cluster 1), (2) stations situées à mi-pente (cluster 2), et (3) stations du plateau au large du Tage et du Douro (cluster 3 et 4). Les stations les plus profondes se composent d'espèces adaptées à une importante quantité de matière organique (MO) mais à une faible qualité de cette MO. En effet, *Uvigerina mediterranea*, *Hoeglundina elegans* et des espèces agglutinées comme *Reophax scorpiurus* ou *Bigenerina nodosaria* sont dominantes. Toutes les stations au large du Sado, partie géographique la plus affectée par l'influence anthropique, sont aussi caractérisées par une forte quantité mais faible qualité de la MO avec le minimum de densité et de diversité de faunes de l'ensemble de la zone d'étude. Les stations de mi-pente sont associées à une faible teneur en MO au sein de sédiments grossiers. Enfin les stations du plateau proches des débouchés du Tage et du Douro sont dominées par des taxa (ex: *Ammonia beccarii*, *Bulimina aculeata*, *Eggerella scabra*, *Nonion scaphum*, *Cancris auriculus* et *Quinqueloculina seminula*) adaptés aux environnements caractérisés par une importante qualité de MO (fort EHAA/THAA, Chl-a/Phaeo, et Chl-a). L'analyse BIOENV (Biotic and Environmental liking) suggère que la distribution des foraminifères benthiques est principalement associée à trois paramètres environnementaux tels que TOC (quantité), EHAA/THAA (qualité) et $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ (source). Notre étude souligne l'importance de la quantité, de la qualité et de la source de la MO comme facteurs contrôlant la distribution des foraminifères benthiques vivants sous influence fluviale.

Abstract

We investigated living (rose Bengal stained) benthic foraminifera on the river-dominated north-western Portuguese margin. Twenty-three sediment cores were collected in March 2011, following the period of the maximum rainfall over the Iberian Peninsula, between 20 and 2000 m water depth along five transects, four of them were located off rivers (Douro, Mondego, Tagus and Sado rivers) and one was off the Estremadura coast. In order to assess the environmental influence on the living benthic foraminiferal distribution, sedimentological and biogeochemical characteristics of the sediments were identified by measuring grain size, oxygen penetration depth (OPD), total organic carbon (TOC) content, stable carbon isotopic composition of TOC ($\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$) and concentration of pigments and amino acids. Based on the principal component analysis (PCA) of the environmental data, three major geographical groups are identified: (1) deep (and Sado) stations (cluster 1), (2) mid-slope stations (cluster 2), and (3) Douro and Tagus shallow stations (cluster 3 and 4). We observe that at deeper water depth stations, species are associated to high organic matter (OM) quantity but low OM quality, where *Uvigerina mediterranea*, *Hoeglundina elegans* and agglutinated species such as *Reophax scorpiurus* or *Bigenerina nodosaria* are dominant. All stations off the Sado River, which is the most affected area by the anthropogenic influence, are also characterized by high quantity but low quality of OM with the minimum faunal density and diversity within the study area. Mid-slope stations are associated with low OM content coarse sediments (Q_{50}) with the predominance of *N. scaphum*. Shallow shelf stations close to the Douro and Tagus river mouths show a dominance of taxa (e.g., *Ammonia beccarii*, *Bulimina aculeata*, *Eggerella scabra*, *Nonion scaphum*, *Cancris auriculus* and *Quinqueloculina seminula*) adapted to environments characterized by high OM quality (high fresh chlorophyll (Chl-a/Phaeo) and available amino acids (EHAA/THAA)). The Biotic and Environmental linking (BIOENV) analysis suggests that the benthic foraminiferal distribution is mostly associated with three environmental parameters, i.e., TOC (quantity), EHAA/THAA (quality), and $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ (source). Hence, this study clearly highlights that the quantitative and qualitative inputs of OM and its source are the most important factors controlling the living benthic foraminiferal distribution in the river-dominated north-western Portuguese margin.

III.1 Introduction

Living benthic foraminifera are well known to be sensitive to environmental conditions such as temperature, salinity, pH, water depth, grain size, oxygen, and organic matter (OM), making these organisms very useful for environmental investigations (see reviews by Gooday, 2003; Murray, 2006; Jorissen et al., 2007). Even though benthic foraminifera have been studied for decades, their ecological preferences are not yet fully understood. Oxygen concentrations in the sediment and OM fluxes toward the sea floor (Jorissen et al., 1995) as well as OM quality (Schönfeld, 2001; Fontanier et al., 2002) were shown to be the major parameters controlling faunal abundances and distributions. Although the impact of nutritional value of OM on the living benthic foraminifera has been recently studied based on analyses of lipids, sugars and amino acids (Fontanier et al., 2008; Goineau et al., 2011), further studies are required to better calibrate proxies based on benthic foraminifera organisms for past and modern environmental investigations. Improvement of our knowledge of the living benthic foraminiferal ecology will strengthen the use of these organisms as bio-indicators for a wider range of environmental conditions.

Coastal marine ecosystems influenced by rivers are often characterized by organic-rich sediments resulting from large supplies of terrestrial OM and enhanced marine primary productivity sustained by the high river nutrient input (McKee et al., 2004). These highly productive areas are responsible for 25% of the primary production (Hedges and Keil, 1995) and even contain 80% of the total marine OM (Wollast, 1991). In such shallow systems, high OM inputs from rivers enhance benthic macrofaunal biomass (Danovaro et al., 2000) but also trigger eutrophication resulting in drastic oxygen depletion (Jorissen et al., 1992). Although the continental OM inputs considered to be predominantly refractory in nature it is still sufficiently labile to impact biological communities and biogeochemical cycles (Mayer et al., 2008). Previous studies on benthic foraminiferal communities along continental shelves argue that specialized species are well developed in environment strongly affected by river discharges (Mendes et al., 2004, 2012; Mojtahid et al., 2009; Goineau et al., 2011, 2012). Therefore, benthic foraminiferal ecology has to be studied under the influence of rivers characterized by different environmental conditions to better elucidate the impact of their discharges and OM supply on the benthic foraminiferal abundances and distributions.

The western Iberian margin is a well-studied area in terms of sedimentology and OM sources (Jouanneau et al., 1998; Dias et al., 2002; García et al., 2010; Martins et al., 2012;

Zell et al., 2015). Moreover, the Iberian margin is well characterized in terms of anthropogenic contamination of trace metals and $\delta^{15}\text{N}$ variations due to agriculture and industrialization of the Iberian Peninsula (Alt-Epping et al., 2007; Martins et al., 2012), in the Douro estuary (Mucha et al., 2003, 2004, 2005) or the Tagus and Sado estuaries (Caçador et al., 1996; Jouanneau et al., 1998). Most of these studies focused on As, Zn, Cr, Cu, and Pb have shown high trace metals concentrations linked to the anthropogenic contamination in Portuguese estuaries. Benthic foraminiferal distributions were also investigated in the Cadiz Gulf (Schönfeld, 1997, 2001, 2002a, 2002b; Mendes et al., 2012), off the Guadiana and Guadalquivir rivers (Mendes et al., 2004, 2012), the Nazaré and Lisbon-Setúbal canyons (Koho et al., 2007, 2008), the Cape Sines (Phipps et al., 2012), the Tagus prodelta (Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a) and the Ría de Vigo (Diz et al., 2004, 2006; Diz and Francés, 2008). However, these studies did not investigate the living benthic foraminifera off the major western Iberian rivers at a larger spatial scale. Therefore, it is important to further characterize the impact of environmental parameters on benthic foraminiferal communities covering the broad areas of the Portuguese margin.

In this paper, we present results of living (Rose Bengal stained) benthic foraminiferal assemblages from 23 stations located on five bathymetrical transects along the northwest Portuguese margin. Relationships between the faunal distributions and a range of environmental parameters, including qualitative descriptors of OM (i.e., $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, amino acids and pigment ratios), are discussed to better understand the benthic foraminiferal ecology in such river-dominated coastal ocean margin. This study aims to investigate the response of benthic foraminiferal faunas in terms of density, diversity and distribution to variable OM amount and quality of four Iberian rivers in order to identify the main factors controlling the living benthic foraminiferal faunal abundances and distributions.

III.2 Study area

The study area is the open continental margin of the western Iberian Peninsula in the North Atlantic Ocean. The Portuguese continental shelf ranges from 20 to 34 km in width and the shelf break varies between 130 and 150 m water depth. The marine sediment distribution along the shelf is mainly influenced by sediment supplied by three main rivers: the Douro, Tagus, and Sado rivers (Jouanneau et al., 1998; Dias et al., 2002) as well as some smaller rivers like the Mondego River. The hydrodynamic of the inner shelf is driven by rivers flows

inducing deposition of different particle sizes in function of fluvial flow velocity. Due to the delivery of terrestrial material, the grain size of marginal sediments is coarser than in shallow water. At around 100 m water depth, due the decreasing influence of the river flow, the smallest particles exported are deposited in accumulation areas called mud belt or mud patch (Dias et al., 2002). These accumulation zones are characterized by mixed sources of OM: marine, estuarine and terrestrial (Schmidt et al., 2010)

The dominant regional surface current (Portugal Current) flows southward and transport material from the shelf to the deep ocean during winter storms (Vitorino et al., 2002a). The Eastern North Atlantic Central Water (ENACW) is characterized by a decrease in salinity below the surface current, with a minimum of 35.6 at 450-500 m water depth (Oliveira et al., 2007). The Mediterranean Outflow Water (MOW) flows northward between 600 and 1600 m water depth. The North Atlantic Deep Water (NADW) flows southward beneath 1600 m water depth. Between May and September, the Azores high-pressure system is driven closer to the coast, which associated with the northern winds makes the colder, less-salty and nutrient enriched subsurface water (from 60 to 120 m water depth) rise to the surface along the Iberian margin (Fiúza, 1983). This upwelling leads to increased productivity in summer along a 50 km wide zone. In winter, the Azores high moves south, which results in southerly winds and downwelling conditions, leading to deposition and accumulation of sediments on the shelf (Frouin et al., 1990). Winter storms can remobilize sediment and transport them northward by bottom currents (Dias et al., 2002; Vitorino et al., 2002) and eventually deposit them between 50 and 130 m water depth in the mid-shelf mudbelt (Vitorino et al., 2002).

This study concerns the northern part of Portuguese margin, between the Douro River mouth near to Porto and the Sado River mouth, south of Lisbon (Fig. III.1). Located in the north of the Iberian Peninsula, the Douro River has a drainage basin of 95,700 km² and an annual mean water discharge of 500 m³ s⁻¹ (Van der Leeden, 1975). The mean phytoplankton quantity exported by the Douro estuary is estimated of 2600 ton C year⁻¹ (Saraiva et al., 2007). In the central part of the Peninsula, the Tagus River watershed is about 80,600 km² with an annual mean water discharge of 360 m³ s⁻¹ (Jouanneau et al., 1998). The Tagus River has a large mesotidal estuary with an area of 340 km² (Vale and Sundby, 1987). Both rivers have strong seasonal changes in discharge. There are also smaller rivers that enter the ocean along the Portuguese coast i.e., the Sado River with a mean annual discharge value <10 m³ s⁻¹

(Loureiro et al., 1986), and the Mondego River, with a mean annual discharge of $82 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Van der Leeden, 1975).

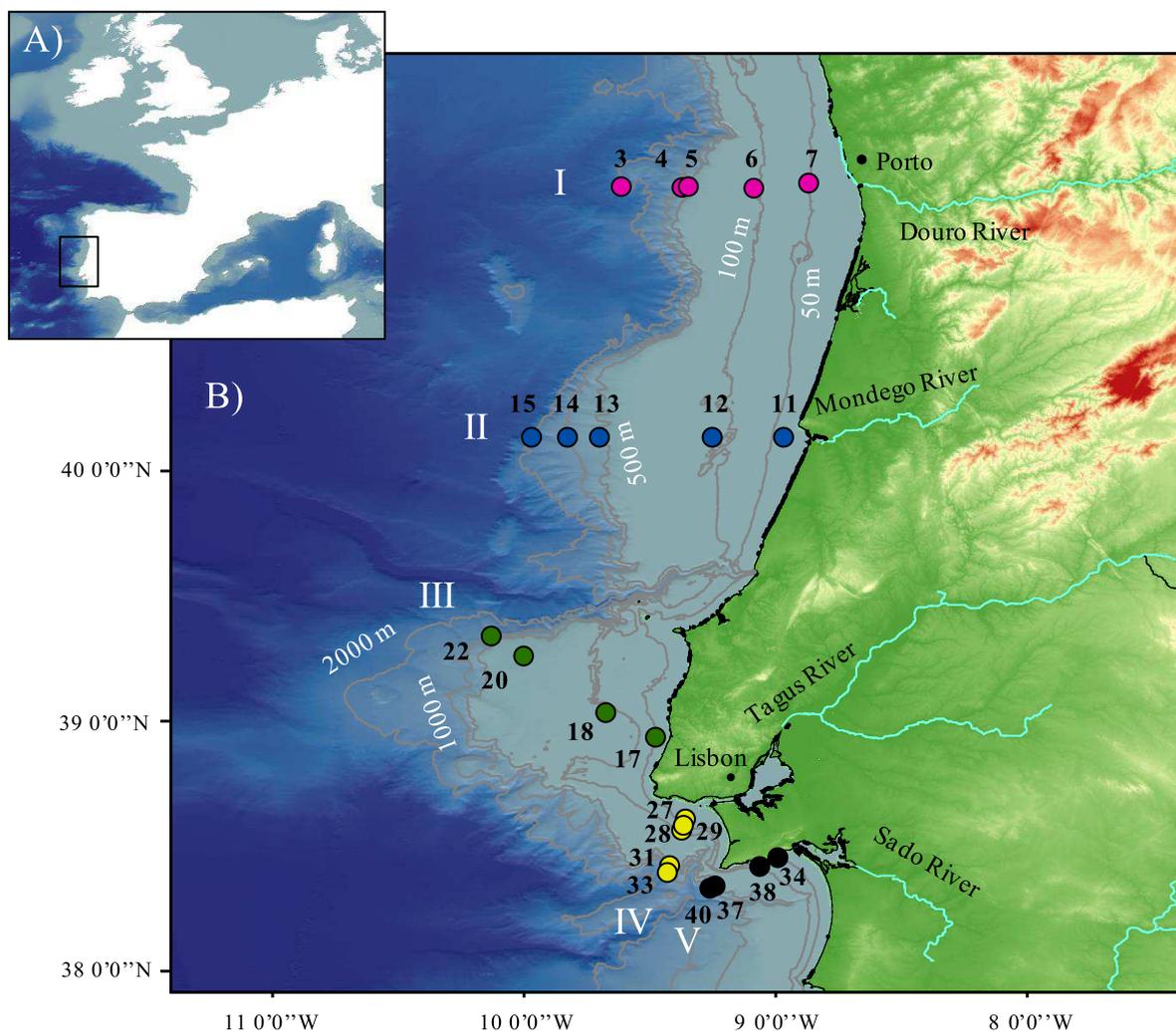


Figure III.1: A) General location map of the study area and B) detailed sampling locations along the five transects: I Douro, II Mondego, III Estremadura, IV Tagus, and V Sado.

III.3 Material and methods

III.3.1 Collection and processing of samples

The material used in this study was collected during the PACEMAKER 64PE332 cruise on the R/V Pelagia between the 14th to the 29th of March 2011. Twenty-three sediment cores were retrieved along 5E-W transects; 4 transects off the Douro, Mondego, Tagus and Sado rivers and 1 intermediate transect were sampled along the coast, disconnected from rivers inputs in Estremadura region (Table III.1, Fig. III.1). The sampling was setup to take

place after the period of maximal winter river runoff in the January-March period (Azevedo et al., 2008; Garel et al., 2009) and before the phytoplankton spring bloom and seasonal upwelling prevailing usually in this area between June and August (Vitorino et al., 2002a).

Table III.1. Information on sampling stations and total faunal densities (ind. 100 cm⁻²)

Sample name	Sample stations	Longitude °W	Latitude °N	Water depth (m)	Sampling date (dd/mm/yyyy)	Densities (ind. 100 cm ⁻²)
I. Douro transect						
64PE332-3-7	3	9.61	41.14	1989	17/03/2011	172
64PE332-4-1	4	9.37	41.13	1007	17/03/2011	178
64PE332-5-2	5	9.34	41.14	506	17/03/2011	30
64PE332-6-1	6	9.08	41.13	110	16/03/2011	2169
64PE332-7-2	7	8.87	41.15	51	16/03/2011	1012
II. Mondego transect						
64PE332-11-2	11	8.97	40.13	28	19/03/2011	10
64PE332-12-1	12	9.25	40.13	108	19/03/2011	518
64PE332-13-3	13	9.70	40.13	505	19/03/2011	22
64PE332-14-4	14	9.83	40.13	981	19/03/2011	32
64PE332-15-1	15	9.97	40.13	1808	20/03/2011	117
III. Estremadura transect						
64PE332-17-2	17	9.48	38.93	48	21/03/2011	176
64PE332-18-5	18	9.67	39.03	116	21/03/2011	1237
64PE332-20-2	20	10.00	39.26	308	21/03/2011	311
64PE332-22-6	22	10.13	39.34	1100	22/03/2011	170
IV. Tagus transect						
64PE332-27-3	27	9.36	38.61	20	24/03/2011	5
64PE332-28-1	28	9.37	38.56	94	24/03/2011	800
64PE332-29-2	29	9.36	38.58	48	25/03/2011	98
64PE332-31-2	31	9.42	38.42	479	25/03/2011	131
64PE332-33-1	33	9.43	38.39	1000	26/03/2011	166
V. Sado transect						
64PE332-34-2	34	8.99	38.45	48	26/03/2011	107
64PE332-37-2	37	9.24	38.34	516	28/03/2011	191
64PE332-38-2	38	9.06	38.42	98	28/03/2011	227
64PE332-40-1	40	9.26	38.33	979	29/03/2011	210

Sediment cores were retrieved using an Oktopus GmbH multicorer equipped with 8 tubes of 6 cm diameter and 4 tubes of 10 cm diameter. Benthic foraminiferal analyses as well as depth profiles of oxygen were obtained using 10 cm tubes except at stations 5 and 20 where they have been performed using 8 cm tubes. Sediment cores were sliced on board every 0.5 cm from the surface to 2 cm and every cm down to 10 cm when it was possible. Geochemical analyses were performed on a specific core from the same multicorer sampling. The samples were stored in 4°C freezer to be preserved for geochemical analyses. For some cores, only the first 5 cm of sediments were sampled. To keep certain homogeneity of our faunal data set, we based our faunal results on the first 5 cm of all stations.

III.3.2 Sedimentological and geochemical analyses

Grains size distribution was measured in the surface sediments (i.e., 0-2 cm) for all stations using wet bulk sediment without treatment with a laser diffractometer Malvern™ Mastersizer S with maximal size detection of 880 µm. The presence of unimodal distribution in all grain size spectrums allows to use the medium grain size mode (Q_{50}).

The depth profiles of oxygen (OPD) were measured on the core using Clark's type microelectrodes (Revsbech, 1989) of 100 µm diameter (OX100, Unisense A/S) immediately after their retrieval on board in a temperature controlled container corresponding to the *in situ* bottom water temperature. Linear calibration was achieved using the O₂ concentration of the oxygenated subsurface seawater and the zero oxygen in a solution of sodium ascorbate and NaOH (both at 0.1M). Oxygen profiles were processed using PRO₂FLUX software (Deflandre and Duchêne, 2010). The Oxygen penetration depth (OPD) was measured for all stations except in stations 3, 5, 13 and 33 due to technical failure on board ship during the profile measurement.

The OM descriptors were characterized by the analyses of Total Organic Carbon (TOC), $\delta^{13}C_{TOC}$, Chlorophyll a (Chl-a), Chlorophyll a/Phaeopigments (Chl-a/Phaeo.), amino acids such as Total and Enzymatically Hydrolysable Amino Acids (THAA and EHAA), and the EHAA/THAA ratio. Based on the results of Dessandier et al. (2015), these parameters were measured only on the surface samples (0-0.5 cm). Because of the lack of surface sediments, amino acids were determined in the 0.5-1 cm layer, considering its very low vertical variation. Dessandier et al. (2015) have showed that concentrations of the EHAA and THAA were quite steady within the first centimetre.

Freeze-dried and grounded sediments were decarbonated with 2 mol L⁻¹ HCl overnight at 50°C, TOC content and $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ were measured using a Thermo Flash EA 1112 Elemental Analyzer interfaced with a Thermo Finnigan Delta^{Plus} mass spectrometer.

Chlorophyll a (Chl-a) and Phaeopigments (Phaeo) were extracted (overnight, 4°C) with 90% acetone (final concentration taking into account sediment water content) and centrifuged. Their supernatant was used to assess chlorophyll a and phaeopigments according to Neveux and Lantoiné, (1993). The Chl-a/Phaeo ratios were computed for each station.

Amino acids were measured in triplicate as described in Dessandier et al. (2015). The EHAA/THAA ratios were used as an indicator of OM quality (Grémare et al., 2005).

III.3.3 Living (stained) benthic foraminiferal analysis

Benthic foraminiferal samples were preserved in 96% ethanol containing 1 gL⁻¹ of Rose Bengal to stain endoplasm of living benthic foraminifera (Walton, 1952). Samples were wet sieved over 63 and 150 μm meshes sieves. Only samples >150 μm were used for this study. Stained specimens were picked under wet conditions (~50% ethanol) with a stereomicroscope and stored in micropaleontological slides. Rose Bengal may also stain protoplasm of well-preserved dead foraminifera. This is particularly true for deep sediment samples but less problematic for well-oxygenated surface coastal sediments. In order to limit this issue, a strict staining criterion was observed: all chambers except the last one have to be stained (Fontanier et al., 2002; Phipps et al., 2012). Some non-transparent tests (miliolids or agglutinated taxa) were broken to ensure that protoplasms were stained. All the living specimens were summed by core and expressed as Total Standing Stock (TSS) for a 100 cm² surface. Percentages of major species (>7%) were expressed while minor species were grouped in a category named "Others".

III.3.4 Statistical analyses

Uni-variate statistics were calculated on faunal data using the PAST software (Hammer et al., 2001). Specific richness (S) corresponds to the observed number of species for a given station, Shannon (H': Shannon and Weaver, 1949) and Evenness (E: Buzas and Gibson, 1969) indices were calculated to evaluate the biodiversity of each station.

Multi-variate statistics were applied on both faunal and environmental data. Principal Component Analysis (PCA) was used to characterize the environmental conditions of transects and stations using the normalized environmental data (subtracted from the mean value and divided by the standard deviation). Only surface data of the environmental parameters were used considering TOC, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, Chl-a, Chl-a/Phaeo., THAA, EHAA, EHAA/THAA and grain size (Q_{50}). PCA was coupled with Q-mode cluster analysis built with the same calculation to determine environmental groups of samples.

The faunal-environmental correlation was applied to investigate the environmental control on faunal distribution using the BIOENV analysis (Biotic and Environmental linking) using the PRIMER v6.0 software (Clarke and Warwick, 1994). This test was performed to determine the major parameters responsible for the total faunal variance for all samples. Prior to this, environmental variables were chosen after the calculation of spearman correlation on normalized data. The environmental matrix was calculated with Euclidean distances as for the PCA. The faunal matrix was calculated with the Bray-Curtis similarity formula on non-transformed data. Finally, R-mode cluster analysis based on Bray-Curtis similarity was applied on faunal data, to group the major species of the study.

III.4 Results

III.4.1 Sediment grain size distribution and geochemical parameters

The sediments from the coast to the deep sea show a succession of various grain sizes. Coarser sediments were found at coastal stations from the Estremadura region (Table III.2, Fig. III.2). Coastal stations (20-50 m depths) were characterized by sandy sediments ($>100\ \mu\text{m}$). At 100 m depth, muddy sediments ($>40\ \mu\text{m}$) were found along the coast except off the Mondego River where the mean grain size was $137\ \mu\text{m}$. Between 300 and 500 m depth, a north-south gradient was observed with coarser sediments off the Douro, Mondego, and Estremadura transects while the grain size was $<15\ \mu\text{m}$ off the Tagus and Sado rivers. The finest sediments of all transects were typically observed at deep stations.

The OPD varied from 0.3 cm at St. 34 to 3.23 cm at St. 17 (Table III.2). The OPD was $<1\ \text{cm}$ in mid-shelf stations (100 m depth) in four of the five transects, whereas it was more variable in the most shallow sites (i.e., 50 m depth). At the deep stations, the OPD was generally deeper than 1 cm.

Table III.2. Environmental parameters measured on surface samples (0-0.5 cm).

Stations	TOC (wt. %)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ (‰ VPDB)	EHAA/		THAA (%)	Q ₅₀ (μm)	OPD (cm)	Chl-a ($\mu\text{g g}^{-1}$)	Phaeo ($\mu\text{g g}^{-1}$)	Chl-a/Phaeo
			THAA (nmol mg^{-1})	EHAA (nmol mg^{-1})						
3	0.93	-22.09	31.0	3.7	12	7.04	-	0.17	18.52	0.04
4	0.75	-22.01	6.8	1.2	18	17.2	1.76	0.08	8.48	0.03
5	0.12	-21.06	23.6	3.0	13	189.59	-	0.04	4.85	0.03
6	0.30	-24.09	38.9	7.6	19	32.22	0.64	0.51	26.09	0.04
7	0.01	-22.09	5.7	2.1	37	104.3	1.2	0.16	5.11	0.03
11	0.00	-22.08	2.2	0.4	16	162.1	0.8	0.03	1.79	0.02
12	0.11	-22.22	7.7	1.2	15	136.77	0.89	0.36	9.51	0.01
13	0.04	-22.09	4.4	0.5	11	90.65	-	0.09	3.16	0.02
14	0.30	-22.58	10.6	1.5	15	55.89	2.91	0.20	4.97	0.02
15	0.82	-22.39	25.2	3.4	14	7.23	2.97	0.32	10.02	0.01
17	0.01	-21.43	3.0	0.5	17	197.17	3.23	0.11	2.20	0.01
18	0.83	-22.18	34.1	4.5	13	16.85	0.7	0.87	22.72	0.00
20	0.21	-22.21	6.2	0.6	10	168.55	0.8	0.15	5.54	0.01
22	1.07	-22.28	15.8	2.1	14	22.45	2.47	0.14	3.89	0.04
27	0.05	-23.99	7.3	1.4	19	144.99	0.92	0.46	5.90	0.07
28	0.38	-24.93	35.6	4.7	13	14.94	0.72	1.99	33.02	0.10
29	0.01	-22.70	6.1	0.8	12	114.75	0.89	0.13	4.57	0.05
31	0.66	-21.86	42.8	3.6	8	9.64	1.51	0.13	53.31	0.03
33	0.70	-22.19	38.4	3.9	10	7.66	-	0.08	22.98	0.03
34	0.84	-24.40	57.0	5.4	9	16.97	0.3	2.74	31.67	0.01
37	0.70	-23.10	33.4	3.6	11	11.05	1.44	0.33	22.61	0.00
38	0.37	-21.73	28.5	3.0	10	38.24	0.6	1.09	12.16	0.01
40	0.84	-22.37	37.1	4.2	11	7.05	1.6	0.25	7.78	0.02

TOC content is lower at the coastal stations with values <0.10 wt.% except off the Sado River where it reaches 0.84 wt.% (Fig. III.2). Intermediate values were measured at 100 m depth (~0.3 wt.%), and 0.83 wt.% in Estremadura region. As previously indicated for the grain size, TOC content was different between the northern part (of the Douro, Mondego, Estremadura transects) with low TOC <0.21 wt.%, and the southern part (off the Tagus and Sado rivers) with TOC >0.6 wt.%. The deepest stations in the northern part reached up to ~1 wt.%, and a little less in the southern part. Stations of the Mondego transect appeared to be the less enriched in OM, while all stations off the Sado River showed high TOC content. $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ was more homogenous in the study area but extreme values were locally measured,

with values varying between -20 and -25‰. The coastal station in the Estremadura region had a more positive $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ value than those of stations off the Iberian rivers. Most negative values (<25‰) were observed at 100 m depth off the Douro and Tagus rivers and at 50 m depth off the Sado River. Relatively negative values for $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ were also measured at 20 m depth off the Tagus River and at 500 m water depth off the Sado River.

The spatial distribution of THAA was similar to that of TOC, with the highest value of 57 nmol mg^{-1} at 50 m depth off the Sado River and high concentrations at deep stations (Table III.2).

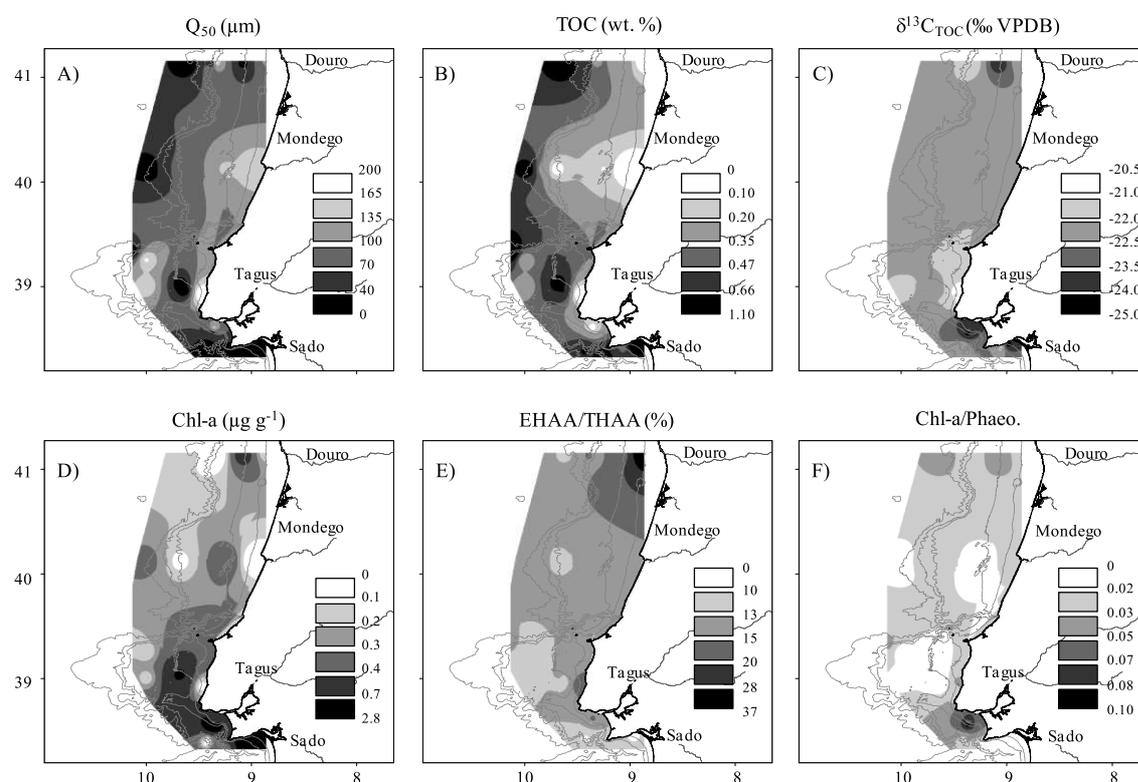


Figure III.2: Spatial distribution patterns of major environmental parameters: A) Grain size (Q_{50}) B) Total Organic Carbon (TOC), C) $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, D) Chlorophyll a (Chl-a), E) Enzymatically/Total Amino Acids ratio (EHAA/THAA) and F) Chlorophyll a/Phaeopigments ratio (Chl-a/Phaeo). The filled black circles indicate the sample locations investigated. The data were interpolated using the Arc GIS® software on the GCS_WGS_1984 coordinate system.

Stations at 100 m depth also showed elevated values with a THAA concentration around 30 nmol mg^{-1} , except off the Mondego River (8 nmol mg^{-1}). The distribution of EHAA concentrations followed the same trend as observed for the THAA concentrations. However, the highest value was not observed at the same station but at 100 m depth off the Douro River

where the concentration is significantly higher than in other stations (8 nmol mg^{-1}) (Table III.2). The EHAA/THAA ratios were quite high along the coastal stations of the Douro transect (Fig. III.2) with a maximum value of 37% at St. 7 (50 m depth). The High EHAA/THAA values were generally measured at coastal stations except for the coastal station off the Sado River where the value merely reaches 9% (Table III.2).

The Chl-a concentration ranges from $3 \mu\text{g g}^{-1}$ (50 m depth) off the Sado River to $0.03 \mu\text{g g}^{-1}$ (30 m depth) off the Mondego River. The highest concentrations were observed at 100 m depth (Fig. III.2). The Chl-a concentration is higher along the Sado transect at all depths; this is also the case for phaeopigments except at 500 m water depth off the Tagus River where the phaeopigments concentrations reached locally up to $53 \mu\text{g g}^{-1}$ (Table III.2). Pigment concentration was substantially higher close to the coast in the south of the study area. The Chl-a/Phaeo ratio showed more stable trends with lower values off the Mondego and Sado rivers (Fig. III.2). Ratios were generally higher off Tagus and Douro but <0.03 in most stations off the Mondego and Sado rivers and in the Estremadura region.

III.4.2 Living benthic foraminifera

III.4.2.1 Spatial density and diversity

The data for TSS for the upper 10 cm of the sediments (normalized for 100 cm^2 surface area) for all the stations are presented in Fig. III.3. For each transect, higher values were systematically found at 100 m depth. The highest TSS values were found off the Douro River ($2170 \text{ ind. } 100 \text{ cm}^{-2}$) and the lowest TSS off the Sado River ($230 \text{ ind. } 100 \text{ cm}^{-2}$). Coastal stations (20 to 50 m water depth) presented low TSS ranging from 5 ind. 100 cm^{-2} at 20 m depth off the Tagus River to $176 \text{ ind. } 100 \text{ cm}^{-2}$ at 50 m depth on the Estremadura transect. Conversely, the coastal station off the Douro River exceeded $1000 \text{ ind. cm}^{-2}$ at 50 m depth. At equivalent depths, the values for TSS for the Mondego and Sado stations were lower than those for the other transects. The highest percentages of agglutinated taxa ($>40\%$) were found in the Estremadura region with maxima at 100 and 1000 m depth. The percentages of agglutinated species increased seaward off the Douro and Mondego rivers (Fig. III.3), while most of agglutinated species off the Tagus River were found at 20 and 50 m depths.

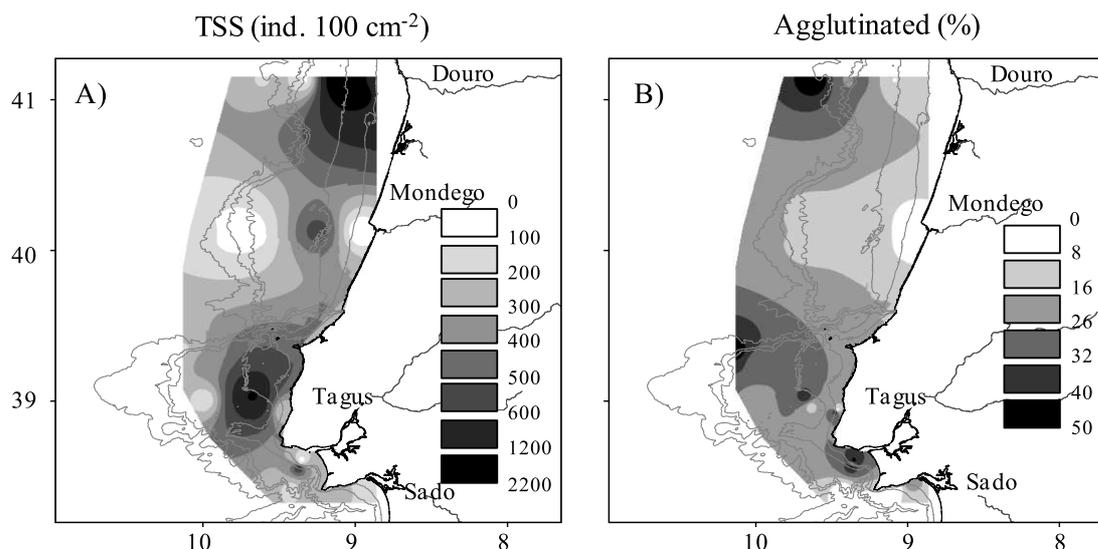


Figure III.3: A) Total standing stock (TSS) of living benthic foraminifera in ind. 100 cm⁻² and B) percentages of agglutinated species to the TSS of living benthic foraminifera.

As previously indicated for the TSS, the species richness was systematically higher at 100 m stations with 48 species found in the Estremadura region and 20 species off the Sado River (Fig. III.4). Shallower stations had lower diversity with only 3 species at 20 m depth off the Tagus River and 16 species at 50 m depth in the Estremadura and Tagus transects. The Shannon (H') and Evenness (E) indices did not show any clear correlation with depth. The Shannon index (H') was higher in the Estremadura transect and lower off the Sado River. The Evenness index appeared anti-correlated with faunal density with high coastal values and low values at 100 m depth.

III.4.2.2 Composition of fauna

The species distribution for all transects is presented as a function of depth (Fig. III.5). The dominant taxa found between 20 and 50 m depth (stations 7, 11, 17, 27, 29 and 34) were *Ammonia beccarii*, *Bulimina aculeata*, *Eggerella scabra*, *Nonion scaphum* and *Quinqueloculina seminula*. *N. scaphum* was called *Nonion fabum* in Goineau et al., (2011) and Mendes et al., (2004), *Nonion boueanum* in Diz et al., (2002) or *Nonion asterizans* in Bartels-Jónsdóttir et al., (2006a), the taxonomic reference used in this study was found in Mojtahid et al., (2009) in plate I, 1.

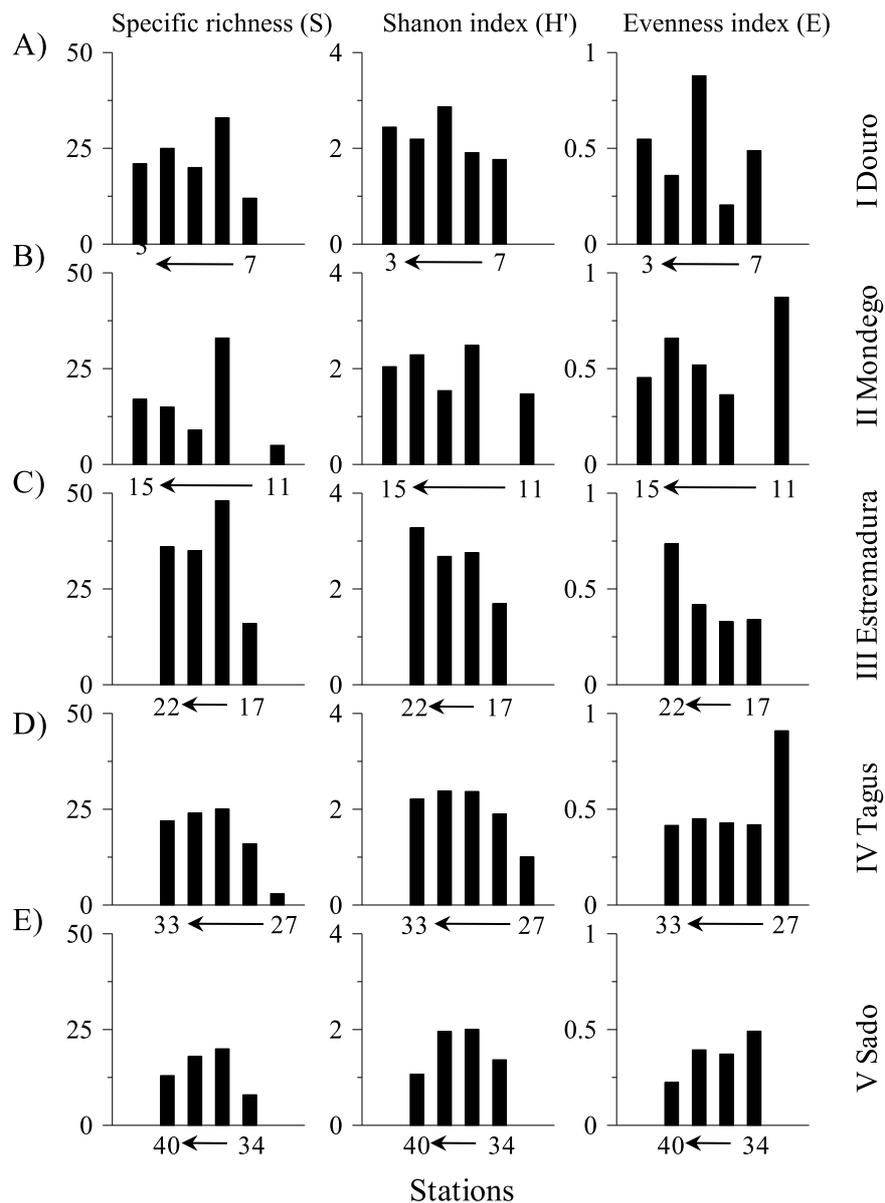


Figure III.4: Diversity indices of each station: A) I Douro, B) II Mondego, C) III Estremadura, D) IV Tagus, and E) V Sado transects.

A. beccarii ranged from 19 to 43% at coastal stations. *B. aculeata* was present off the Douro (16%), Mondego (25%) and Sado (25%) rivers while *E. scabrawas* found off the Douro (11%) and Tagus (43%) rivers. *N. scaphum* was the dominant species off Douro (35%) and Sado (47%) rivers. *Q. seminula* was found between 10 and 25% at coastal stations except off the Sado River where *Reophax scorpiurus* was abundant (18%). At 100 m depth, the faunal density was generally high and a few species were dominant. Among them, *N. scaphum* and *Canceris auriculatus* were present at all stations. *N. scaphum* was particularly

abundant off the Douro River (55%) while *C. auriculus* was dominant off the Sado River (28%). On the upper slope at 500 m depth, the faunal distribution was more contrasted.

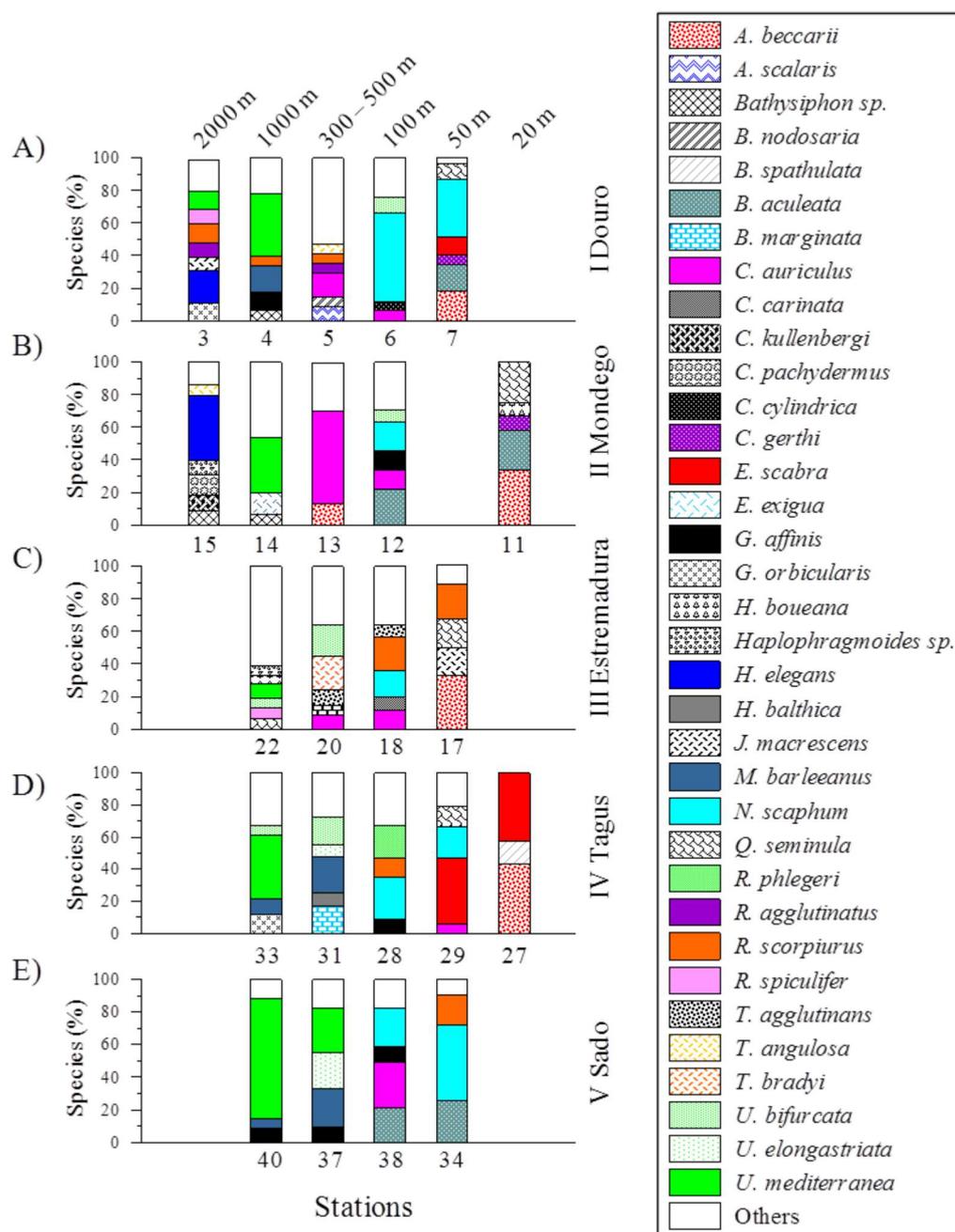


Figure III.5 : Percentages of the major species (>7%) to the TSS of living benthic foraminifera in function of water depths: A) I Douro, B) II Mondego, C) III Estremadura, D) IV Tagus, and E) V Sado transects.

C. auriculus was dominant off the Douro (15%) and Mondego (57%) rivers, *Uvigerina bifurcata* was abundant (19%) in the Estremadura region and off the Tagus River (18%). *Uvigerina mediterranea* was dominant off the Sado River (27%). At 1000 m depth, *U. mediterranea* was highly dominant off the Douro (39%), Mondego (33%), Tagus (40%) and

Sado (75%) transects but *M. barleeanus* was also abundant (24%). At 2000 m depth, the stations along the Douro and Mondego transects were dominated by *H. elegans* with 20 and 40%, respectively. Agglutinated species were abundant off the Douro River such as *R. agglutinatus* (8%), *R. spiculifer* (9%) and *R. scorpiurus* (11%). In the Mondego transect, we found *Haplophragmoides sp.* (9%), *Cibicides kullenbergi* (9%) and *Cibicides pachydermus* (13%).

III.4.2.3 Vertical distribution

Vertical distribution of the living foraminifera and the associated OPD are shown in Fig. III.6. For all stations, the maximum living foraminiferal density was observed in the upper 2 cm. Most stations showed a decrease in density with increasing sediment depth. Enriched stations in OM had different distributions with maximal densities (between 1 and 2 cm below the OPD). Exceptions were stations 18 and 20 of the Estremadura region with the display of a clear surface maximum (0-0.5 cm). Living individuals were often found below the OPD in coastal stations and less frequently in deep stations. In anoxic microhabitats in the shelf *N. scaphum* was dominant together with *A. beccarii*, *B. aculeata*, *C. auriculus* and *G. affinis*. In deeper settings, *M. barleeanus*, *U. bifurcata*, *U. elongastriata* and *U. mediterranea* were dominant below the OPD. A general higher number of species were present in well-oxygenated sediments than in anoxic zones. Most of agglutinated species showed high abundances in well-oxygenated environments only.

III.4.3 Multivariate analyzes on environmental parameters and benthic fauna

Principal Component Analysis (PCA) was performed on environmental data (TOC, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, Chl-a, Chl-a/Phaeo, THAA, EHAA, EHAA/THAA and Q_{50}) to identify different environmental niches in the study area. The first two principal components explained a cumulative 73% of the variance (Fig. III.7A). On the first principal component (PC1, explaining 53% of the variance) the loading of Q_{50} , $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, and EHAA/THAA was opposite to that of all other parameters. On the second principal component (PC2, explaining 20% of the variance), $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ and TOC were negatively loaded while EHAA/THAA, Chl-a, and Chl-

a/Phaeo were positively loaded. Four groups of stations were evident from the application of cluster analysis (Fig. III.7B).

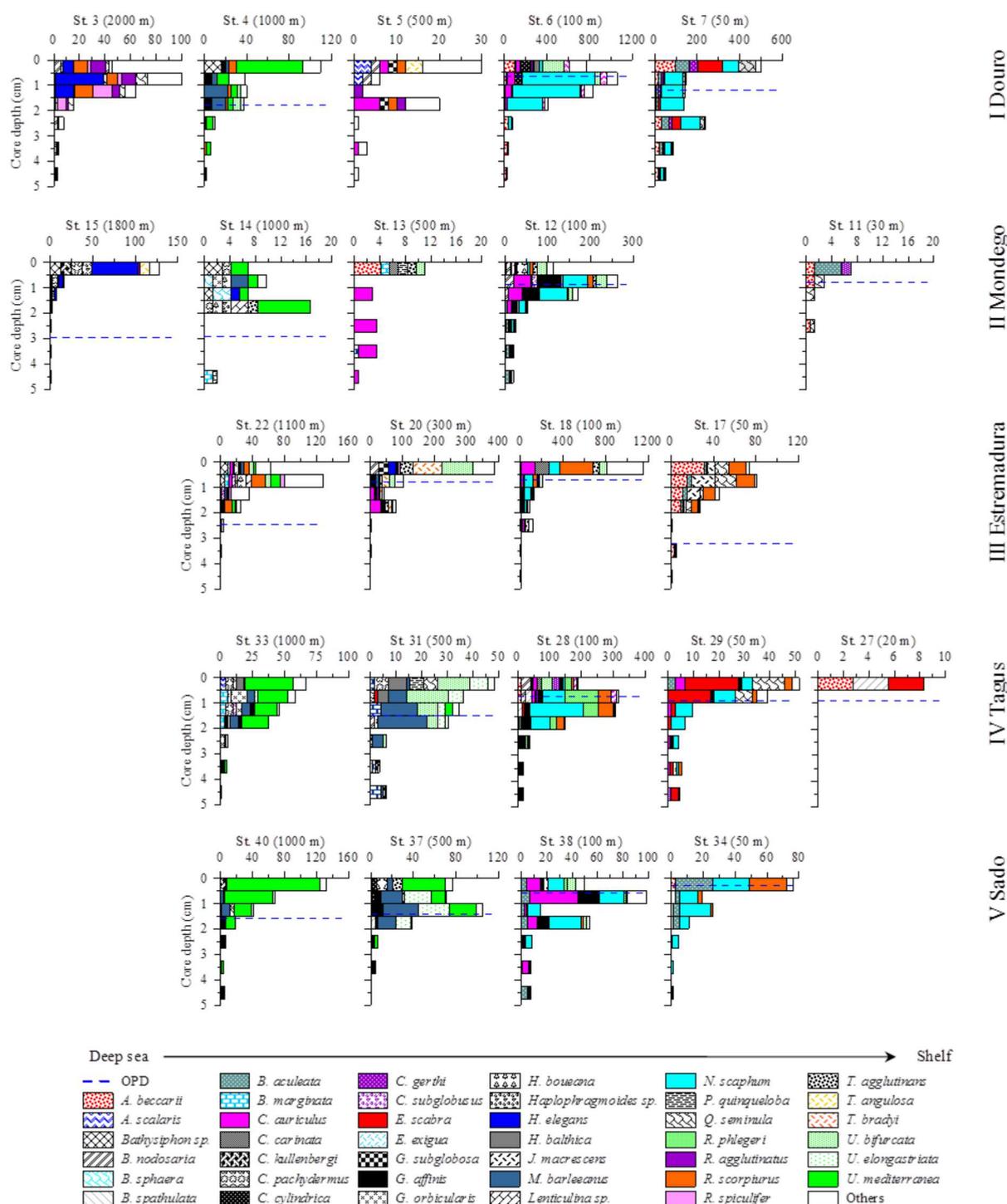


Figure III.6: Species densities (in ind. 50 cm⁻³) and Oxygen Penetration Depth on 0-5 cm profiles in the sediment for the 23 stations: I (Douro), II (Mondego), III (Estremadura), IV (Tagus), and V (Sado) transects.

The BIOENV (Biotic and Environmental linking) analysis was performed on the living benthic foraminifera data and on the sedimentary and geochemical data (TOC, $\delta^{13}\text{CTOC}$, phaeopigments, Chl-a, Chl-a/Phaeo, THAA, EHAA, EHAA/THAA and Q50) in order to determine the main environmental parameters controlling the spatial distribution of benthic foraminifera. The BIOENV analysis indicates that the best correlation ($Rho = 0.329$) between the benthic foraminiferal distribution and the environmental conditions is mainly driven by the TOC, $\delta^{13}\text{CTOC}$ and the EHAA/THAA ratio (Table III.3).

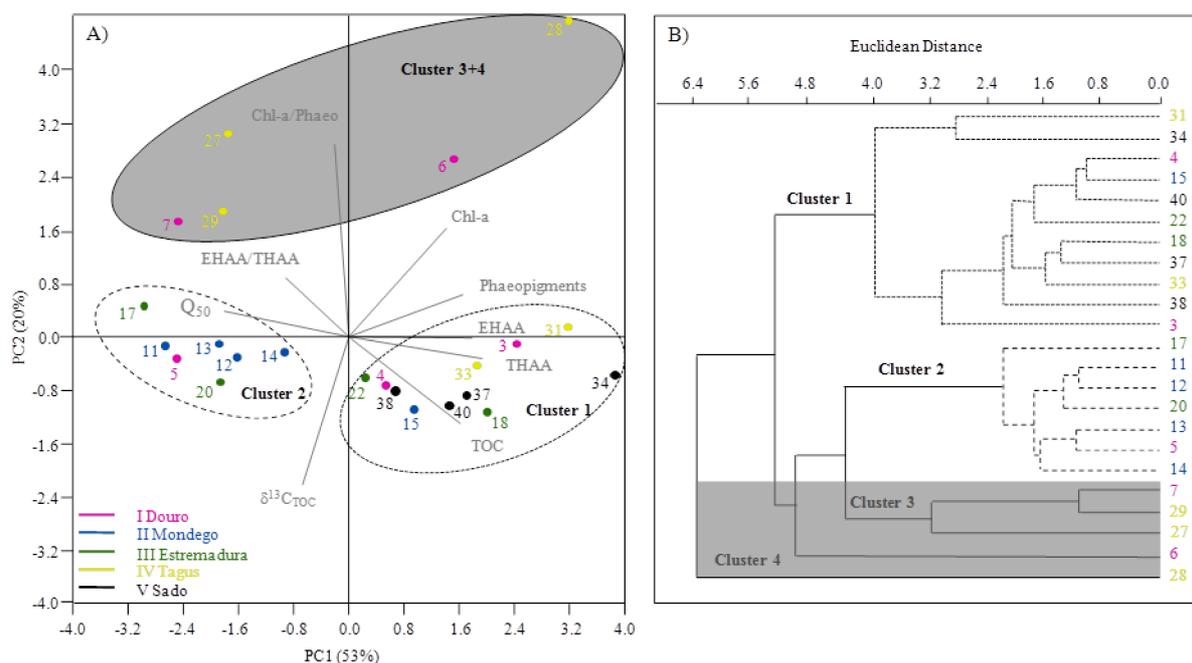


Figure III. 7: A) Principal Component Analysis (PCA) and B) Q-mode cluster analysis based on the surface data of environmental parameters: TOC, $\delta^{13}\text{CTOC}$, Chl-a (Chlorophyll a), Chl-a/Phaeo (Chlorophyll a/Phaeopigments), Phaeopigments, THAA (Total Hydrolysable Amino Acids), EHAA (Enzymatically Hydrolysable Amino Acids), EHAA/THAA, and grain size mode (Q50). Station points are I (Douro): in pink, II (Mondego): in blue, III (Estremadura): in green, IV (Tagus): in yellow, V (Sado): in black.

III.5 Discussion

This study is based on the data from the 23 stations located at different depth on a large north-south geographical area along the Portuguese margin. Hence, the data set is fairly representative of the different environmental conditions encountered off the Iberian margin. Among the stations investigated in this work, 12 stations were located on the shelf under the potential influence of nutrients and terrestrial OM inputs from rivers. Deeper stations in

deeper waters from the upper to lower continental slope allowed a comparison with different physiographic, sedimentological and trophic conditions. The sampling was done in late winter, a period of maximum river runoff. As a consequence, the living faunas are representative of this period only, and any extrapolation cannot be to other periods while fluvial, hydrodynamic, climatic and biological conditions are different.

Table III.3. BIOENV analysis results.

Correlation coefficient	Environmental parameter matrices
0.329	TOC, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, EHAA/THAA
0.320	TOC, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, EHAA/THAA, THAA
0.319	TOC, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, EHAA/THAA, Chl-a
0.246	TOC, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, EHAA, THAA, EHAA/THAA, Chl-a, Chl-a/Phaeo, Q_{50}

III.5.1 Sediment characteristics and organic matter distributions

The distribution of sandy sediments in the northern part of the Iberian margin (Fig. III.2A) is mainly controlled by the coastal currents and the influence of the fluvial inputs (Oliveira et al., 1982). Therefore, coarse sediments were found close to the coast in, except off the Sado River, resulting in low TOC content between 20 and 50 m depths (Fig. III.2B). The $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ at the coastal stations indicated mixed OM with a more dominant marine origin than a terrestrial one (Fig. III.2C). However, the $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ has to be considered with caution at these sites because of the low TOC content in coarse sediments close to the river mouths. Terrestrial OM is present in very low amount in more clastic sediments inducing difficulties to measure the terrestrial OM signal (García et al., 2010). Most of the terrestrial particles are deposited further seaward, coastal sediments have consequently a marine $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ signal in the area (Schmidt et al., 2010). The coastal morphology in the southern part of the study area is probably acting as a natural barrier for coastal currents southward, off the Sado River. Muddy sediments are consequently deposited only in the near vicinity of the Sado River mouth. In addition, the Sado River has the lowest flows of the rivers studied (Loureiro et al., 1986) which may also explain a proximal deposit of terrestrial muddy sediments. These fine sediments are characterized by more negative $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ values, suggesting a terrestrial origin of OM, as is observed for the sediments of mid-shelf (around 100 m depth) off the Douro and Tagus rivers. Terrestrial particles are mainly clays and silts with relative high organic

adsorption ability, partly because of the presence of dams in the rivers which restrains coarser sediments in estuaries (Dias et al., 2002; Martins et al., 2012). On the upper slope, mixing of the ENACW and the MOW is responsible for the water masses mixing around 500 m depth, triggering internal waves responsible of reworked sediments at this depth (Oliveira et al., 2007). Hence, the coarsest sediments of the slope are found at 500 m water depth off the Douro and Mondego rivers and the Estremadura region. In the southern area, the morphology of slope is steeper, and the shelf is narrower which may restrain the influence of the mixing zone between the two water masses. The fine grain size distribution in the southern part of the margin is responsible of high OM content in sediments off the Tagus and Sado rivers at 500 m water depth. Terrestrial OM was found, as evidenced from negative $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ values, as deep as 500 m depth off the Sado River which may be the consequence of the Tagus River plume flowing southward and transporting particles from the estuary to the Lisbon canyon (Jouanneau et al., 2002). Deep water settings (i.e., 1000 to 2000 m depth) are composed of very fine sediments with a higher TOC contents with predominant marine origin as revealed by $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$.

The OM quality was determined using several organic descriptors. The Chl-a/Phaeo ratio was used to evaluate the diagenetic state of the chlorophyll-a pigment produced by a wide variety of phytoplankton species while the EHAA/THAA ratio was indicative of the nutritional value of the OM (Grémare et al., 2005). The OM appears to be the highest quality close to the coast under river influence showing the maximum EHAA/THAA ratios (Fig. III.2E), contrary to what is often expected (Martins et al., 2015). This is, however, in line with the predominant contribution of marine organic matter as revealed by $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$. Nutrients export from rivers may be responsible for an enhanced primary production that results in an increase of the OM quality. The nutritional value (EHAA/THAA) is particularly high off the Douro River. The diagenetic state of the chlorophyll-a (Chl-a/Phaeo.) is higher within the Tagus prodelta and off the Douro River (Fig. III.2F). Most of the OM in the Portuguese margin is supplied by marine primary production during the seasonal upwelling (Alt-Epping et al., 2007) which is active in summer between June and September (Fiúza, 1983). The main upwelling front is aligned with the bathymetry near the 100 m isobaths along a 50 km wide zone in the northern part of Iberian Peninsula and turning slightly offshore in the southern part (Peliz et al., 2002). The transport of upwelling-induced OM reaches the sea bed and may be deposited predominantly in mud patches and deep environments. During the winter period (i.e., our study period), when our samples were collected, the marine primary production is

most probably restrained (Ferreira and Duarte, 1994) but fluvial OM might be more important reaching the continental shelf (Alt-Epping et al., 2007). Numerous studies indicated that fluvial phytodetritus may be exported particularly to the shelf off the Douro and Tagus rivers (Magalhães et al., 2002; Saraiva et al., 2007; Azevedo et al., 2008). Furthermore, winter phytoplankton is mainly triggered by the nutrient input of Iberian rivers discharges from the continent to the shelf (Varela et al., 2005; Prieto et al., 2009). Winter storms may episodically export estuarine nutrients and OM to the shelf, where it is deposited in mud patch areas (Jouanneau et al., 1998; Dias et al., 2002). This supply relatively fresh OM on the continental shelf as clearly highlighted by the Chl-a/Phaeo and EHAA/THAA ratios.

The results from PCA performed on environmental parameters from all stations shows that the first component (PC1, 53%) is closely related to the sediment characteristics with a negative loading of Q_{50} and a positive loading of EHAA and THAA (Fig. III.7). The samples from the Sado transect (St. 34, 37, 38, and 40) and from deep water settings (St.3, 4, 15, 22, 31, and 33) build a group (cluster 1) in the right-hand part of the PC1 vs. PC2 plot and are characterized by high OM content as indicated by amino acids and TOC data. A second group (cluster 2) composed of mid-slope St. 5, 11, 12, 13, 14, 17 and 20 lies on the left side of PC1 and is associated with coarse sediments (i.e., high Q_{50}) and low OM content. The second component (PC2, 20%) predominantly reflects the OM quality and source with a positive loading of the Chl-a/Phaeo ratio, EHAA/THAA ratio, and Chl-a concentration and a negative loading of $\delta^{13}C_{TOC}$ and TOC content. PC2 appears to be primarily associated with the distance from the coast, with shallow water stations scoring positively on PC2 and deep water stations scoring negatively. The shelf stations off the Douro and Tagus rivers (St. 6, 7, 27, 28 and 29) which are grouped in clusters 3 and 4, are strongly linked to the high OM quality, i.e., high Chl-a/Phaeo and EHAA/THAA ratios, Chl-a concentration and mixed OM sources. Cluster 3 seems to be more impacted by the EHAA/THAA ratio, while cluster 4 is primarily associated with high Chl-a concentrations. In contrast, deeper water stations are related to a higher quantity but lower quality OM but with a predominant marine origin. This can be explained by the much increased oxygen exposure time of the OM, due to the much increased OPD, resulting in sedimentary aerobic OM degradation (Hartnett et al., 1998). Accordingly, our PCA results reveal that three groups have distinctive environmental conditions, showing high OM content (cluster 1), sandy sediments (cluster 2) and high OM quality (clusters 3 and 4).

III.5.2 Faunal response

III.5.2.1 Faunal density, diversity and microhabitats

The maximum TSSs were found in sediments enriched in Chl-a. This is particularly the case in mid-shelf mud patches on the Douro, Estremadura, and Tagus transects. On the Douro mud patch, TSS is more than twice larger compared to other mud patch stations although TOC, Chl-a, EHAA and THAA values are not higher. A local bloom of the coccolithophores *Emiliana huxleyii*, occurring in high concentration (3360 cells. mL⁻¹ (*J.Giraudeau, pers. com.*) in surface water (upper 10 m of the water column) near the Douro mud patch during the sampling period, might explain higher benthic foraminiferal TSS at this station. In addition, St. 7 (50 m depth) station off the Douro River, where the TOC is low (0.01 wt.%) but where the EHAA/THAA ratio is the highest (37%), also shows one of the highest TSS values. This suggests an episodic export of terrestrial nutrients that might have triggered the observed coccolithophores bloom resulting in a rapid response of opportunistic benthic foraminiferal species such as *N. scaphum*, *A. beccarii*, *B. aculeata* and *E. scabra*.

All coastal stations located in front of rivers reveal allow diversity and high Evenness index, suggesting a possible faunal adaptation of a low number of species to this particular environment. The maximum values for the Shannon index were found in the Estremadura transect, where higher abundances of agglutinated taxa were observed. There, more stable conditions in an area not or less impacted by the river could favour these taxa and explain their higher diversity. Specific richness is the highest at 100 m depth, where the quantitative and qualitative descriptors of OM are high. Evenness is however relatively low in all the stations at 100 m depth where *N. Scaphum* is dominant i.e. >15% of the assemblage. This is comparable to what was observed on the Rhone prodelta where *N. scaphum* was dominant and linked with low Evenness, especially in poorly oxygenated sediments under relatively high OM supply from the Rhône River (Goineau et al., 2011). A low evenness was also observed at deep stations on the Tagus and Sado transects as the result of the dominance of the assemblages by *U. mediterranea*.

Oxygen concentration and OM content in the sediment (e.g., Jorissen et al., 1995) as well as OM quality (e.g., Schönfeld, 2001; Fontanier et al., 2002) are major environmental parameters typically considered to control benthic foraminiferal density and distribution. In most of our stations, the vertical distribution of benthic foraminifera shows maximum density above the OPD (Fig. III.6). At stations at 100 m depth, however (except St. 12 off the

Mondego River), the maximum density is observed below the OPD, i.e., in anoxic sediments. Benthic foraminiferal microhabitats at those stations are deeper than other sites. For the Douro, Dessandier et al. (2015) have recently suggested that benthic foraminiferal microhabitats are controlled by phytodetritus quantity and quality as indicated by high Chl-a content and Chl-a/Phaeo ratio below 2 cm sediment depth. This is probably the case at most 100 m stations in the study area, considering that the dominant taxa in these microhabitats are tolerant to anoxic conditions. There, four taxa are dominant: *A. beccarii*, *N. scaphum*, *B. aculeata* and *G. affinis*. These species were already observed in anoxic environments elsewhere, where high amount of OM was present (Fontanier et al., 2002; Murray, 2006). Nevertheless, for the last three species, the vertical distribution suggests that most of specimens between 0.5 and 2 cm depth in the sediment migrate to the surface layer while below this depth, they are inactive under anoxic conditions. In the whole study area, *N. scaphum* and *M. barleeanus* occupy intermediate microhabitats tolerating anoxic conditions and *G. affinis* only occupies deep microhabitat especially at 100 m stations and off the Sado River.

The main environmental parameters impacting benthic foraminifera distribution can be highlighted using the BIOENV analysis (Mucha et al., 2003; Urra et al., 2011). Our results indicate that three parameters (TOC, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, and EHAA/THAA), among all the parameters measured in our study, appear to be best correlated with the faunal variance. This suggests the importance of OM quantity (TOC), quality (EHAA/THAA ratio) and source ($\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$) for living benthic foraminifera. TOC control on benthic fauna is in good agreement with recent results from the south Iberian margin where Martins et al. (2015) found a good correlation between benthic faunas and TOC during the spring bloom of April/May. The OM characterization in the Portuguese Margin is driven by upwelling conditions in summer and spring phytoplanktonic blooms (Ferreira and Duarte, 1994). Our data further suggest that the OM quality and source (terrestrial vs. marine) are also determining the faunal distribution in late winter, due to the influence of terrestrial export and river discharge. The OM quality may then explain the particularly low faunal density and diversity off the Sado River, where the quantitative descriptors were high (e.g., TOC and Chl-a) while its qualitative descriptors were the lowest (as is evident from low Chl-a/Phaeo and EHAA/THAA ratios). This is in agreement with results of Mojtahid et al (2010b) who observed microhabitats more controlled by the OM quality under the Rhône River influence.

III.5.2.2 Faunal groups' distribution

An R-mode cluster based on the Bray-Curtis similarity was applied on the 12 dominant taxa of the whole study to determine faunal groups (Fig. III.8). Four groups were then determined: coastal species (Group 1), mid-shelf to upper slope species (Group 2), lower slope species (Group 3) and species not related to any particular bathymetrical environment but found only in sediments with a high TOC content (Group 4). The abundance of each of the dominant species represented in the R-mode cluster is shown for the whole study area in Fig. III.9. Group 1 is composed of *A. beccarii*, *B. aculeata*, *E. scabra* and *Q. seminula*. Taxa of this group are associated with the sandy stations of Q-mode cluster 2 (*A. beccarii* and *Q. seminula*) and shallow shelf stations of clusters 3 and 4 (*E. scabra* and *B. aculeata*), suggesting a significant influence of OM quality and fluvial input on these species. *A. beccarii* is well known to colonize environment under river influence and estuarine ecosystem close to the study area (Diz and Francés, 2008; Mendes et al., 2012) with a preference for sandy sediment (Jorissen, 1988; Celia Magno et al., 2012). *Q. seminula* is a typical shallow infaunal sometimes found in oligotrophic conditions (Fontanier et al., 2002) but often observed with *E. scabra* in conditions under strong riverine influence (Goineau et al., 2011; Mendes et al., 2012).

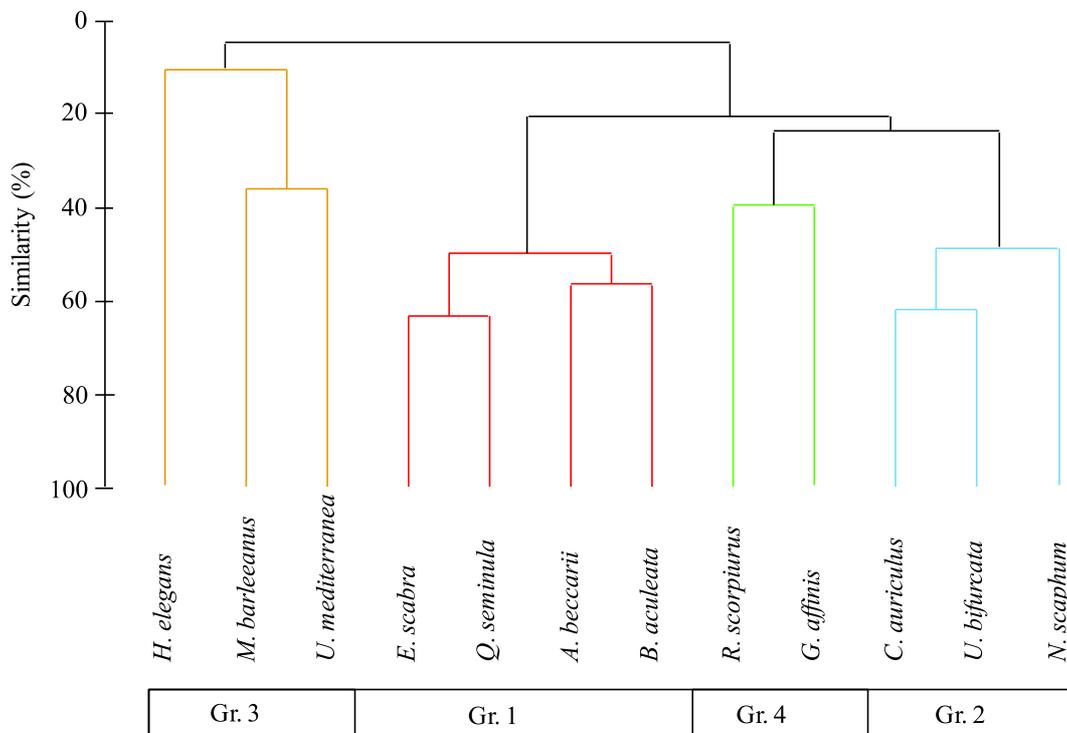


Figure III.8: R-mode cluster analysis based on the Bray-Curtis similarity calculated with the 12 dominant species.

A. beccarii and *Q. seminula* are abundant at all coastal stations except off the Sado River. High percentages of these species of the Estremadura region, where there is no direct river outflow, could be the influence of the coastal currents responsible for coarse sediments and low organic content. At these sites, chlorophyll a concentrations are also low and amino acid data reveal high quality OM. The plume of the Tagus River flows northward (Jouanneau et al., 1998) and thus also influences this environment.

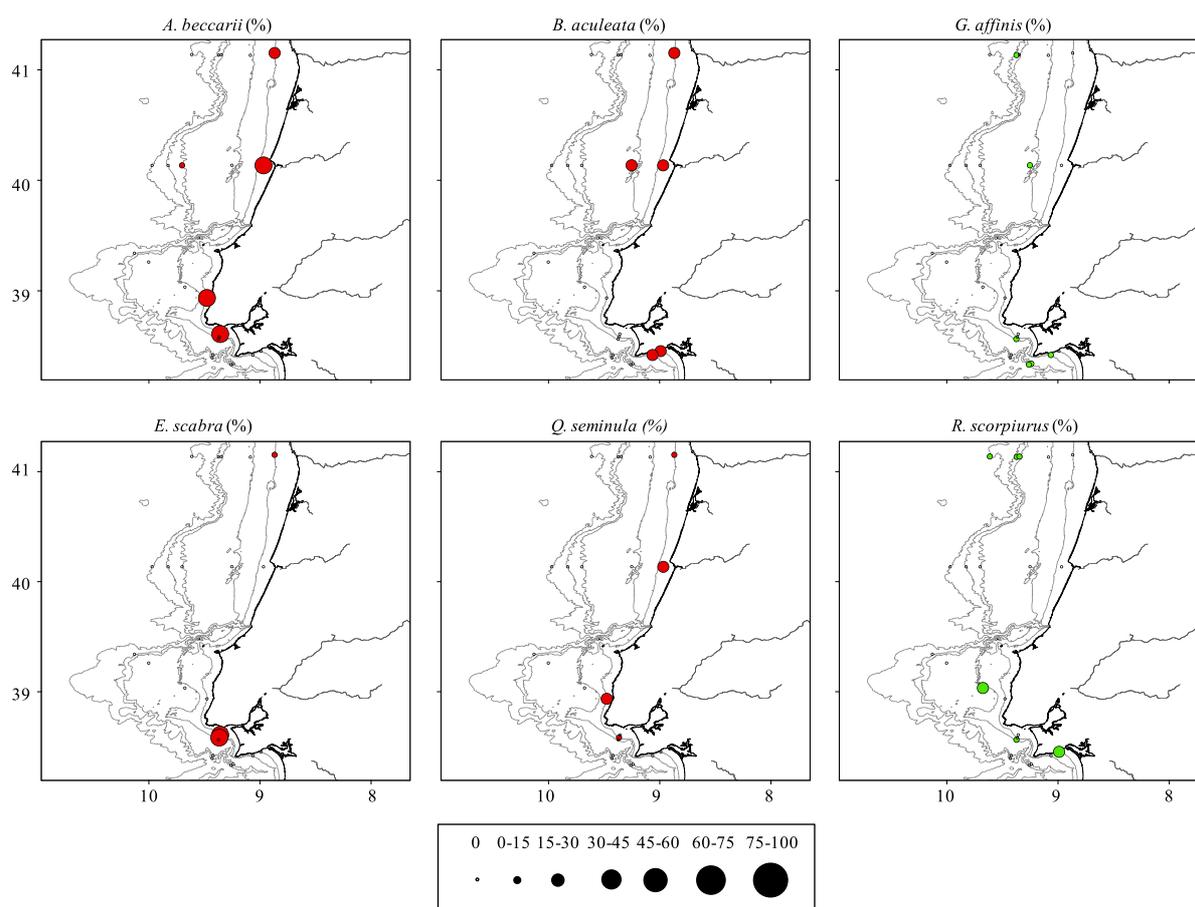


Figure III.9: Bubble points representing percentages of dominant species to the TSS of living benthic foraminifera. Coastal species are in red, mid-shelf species in blue, deep species in orange and high trophic species in green. The 4 groups were defined as the faunal R-mode cluster analysis (see also Figure III.8).

Conversely, *E. scabra* was only found between 20 and 50 m depth off the Douro and Tagus rivers only where OM has a dominant terrestrial origin and where pigment concentrations are high hence indicating high quality OM. *E. scabra* is typically found in very shallow-water and prodeltaic environments (Goineau et al., 2011, Mendes et al., 2012). Furthermore, this species is frequently observed in sandy sediment supplied with terrestrial OM (Debenay and Redois, 1997; Mendes et al., 2004; Diz and Francés, 2008; Duchemin et

al., 2008; Goineau et al., 2011). This species has been previously described as tolerant to organic contamination in areas under anthropic influence (Alve, 1995; Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a). It has shown particular tolerance to most kinds of contaminants (e.g., Schafer, 1973; Sharifi et al., 1991) as heavy metals which were measured in excess in both estuaries of Tagus and Sado (Caçador et al., 1996; Caeiro et al., 2009). *B. aculeata* was observed at 50 and 100 m in the same context off the Douro, Mondego and Sado rivers. This species was found at deep microhabitats (Fig. III.6) and is typical of high OM input and/or oxygen depleted environments (Mojtahid et al., 2009). It was shown to be associated with mix of marine and continental OM in the Gulf of Lions (Goineau et al., 2011). It is also well known to respond quickly to fresh organic matter inputs (Kitazato et al., 2003; Nomaki et al., 2005; Eberwein and Mackensen, 2006). Species of Group 1 were observed in various prodeltaic sediments (Jorissen, 1987; Mendes et al., 2004; Rossi and Vaiani, 2008) and showed tolerance for changes in salinity, temperature and bottom current velocity, coarse sediments under the influence of river discharges (Diz and Francés, 2008). The presence of these taxa confirms their preference for the very coastal environment impacted by rivers, intermittent exports of terrestrial and labile OM.

Group 2 is composed of *N. scaphum*, *U. bifurcata* and *C. auriculus*. It is essentially dominant from mid shelf to the upper slope. Mid-shelf stations where sediment is muddy and where pigments are highest show highest TSS. In this context, oxygen penetration is limited to a few millimetres below the sediment-water interface. *N. scaphum* was associated with continental OM close to river mouths (Debenay and Redois, 1997; Duchemin et al., 2008; Mojtahid et al., 2009). This species is abundant in anoxic sediments where fresh OM is available (Fontanier et al., 2002). In this study, *N. scaphum* is abundant at all stations at 100 m water depth and at 50 m water depth off the Douro, Tagus and Sado rivers dominant for most of them indicating preference for OM-rich sediments. It systematically occurs directly below the OPD, under the fluvial influence where a predominant terrestrial OM signature was evident. *N. scaphum* was sometimes described as controlled by the upwelling activity in the Iberian Margin (Levy et al., 1995; Diz et al., 2002). However, considering that the sampling period (i.e., in March), corresponds to the period of the year while the lowest upwelling activity was observed (Fiúza, 1983), the living specimens of this species are probably more controlled by terrestrial OM. This is confirmed by the lower proportion of this species in the dead community (Dessandier et al., unpublished data) and by the higher dominance of *Bolivinidae*, *Buliminidae* and *C. laevigata* during spring period (Martins et al., 2015) and in the fossil record along the Portuguese Margin (Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a; Rosa et al.,

2007). *C. auriculus* and *U. bifurcata* are more abundant on upper slope sediments occupying slightly different microhabitats. *U. bifurcata* is observed in clear oxic sediments, while *C. auriculus* occurs regularly below the OPD. *U. bifurcata* was found at deeper environments on the southern Estremadura and Tagus transects reflecting the environmental difference between the northern and the southern part of the margin at this depth. Other species associated to this group (but not shown in the figures and not taken into account for the R-mode analysis since they occurred only in one station) include *C. cylindrica* and *R. phlegeri* observed off the Douro and Tagus rivers, respectively. These two species confirm their tolerance for high quality OM under fluvial influence. *R. phlegeri* was already observed in sediments with OM content from continental origin off the Rhône River (Mojtahid et al., 2009; Goineau et al., 2011). *C. cylindrica* has shown a preference for high quality OM resources in the Bay of Biscay (Fontanier et al., 2002).

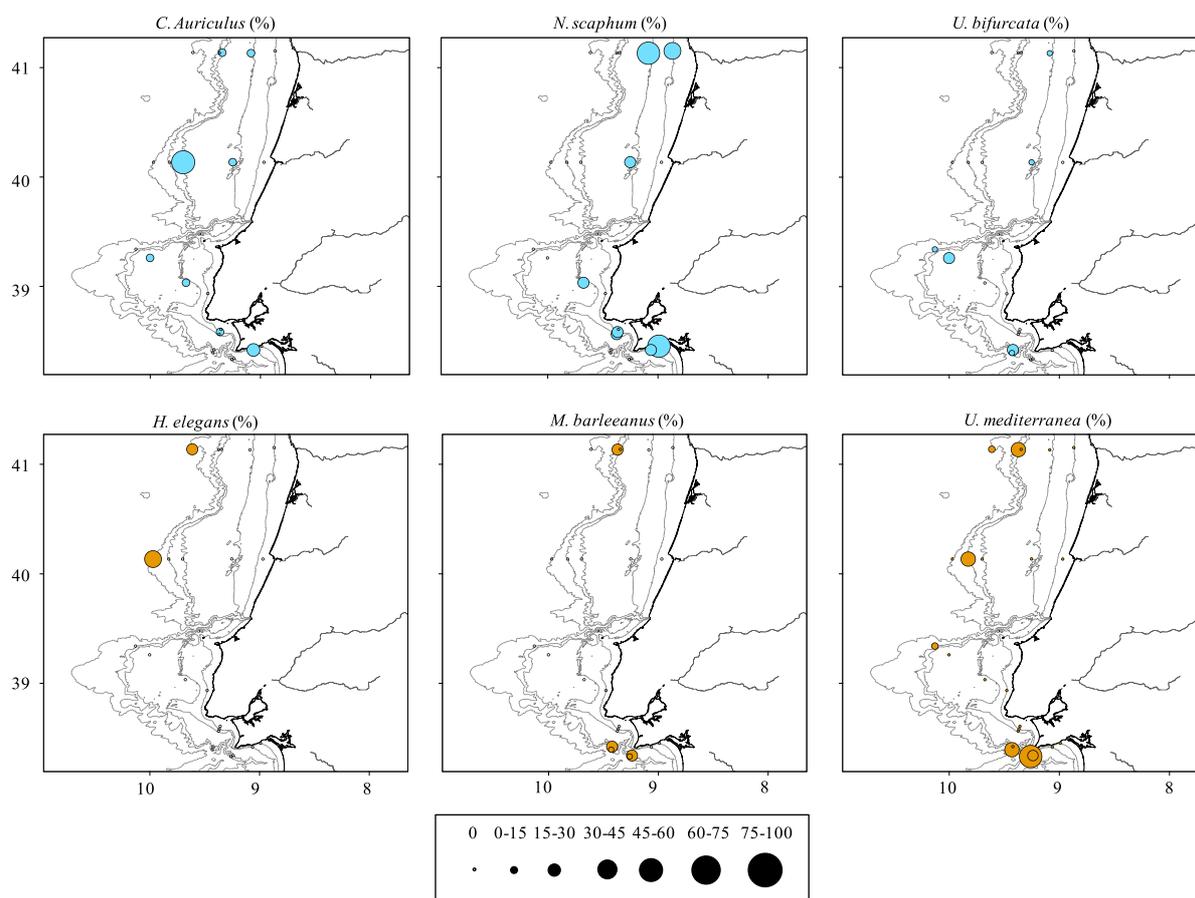


Figure III.9 continued

Group 3 is composed of species that were found between 500 and 2000 m depth. These include *U. mediterranea*, *M. barleeanus* and *H. elegans*. These deep water settings are characterized by a relatively high OM content of marine origin of lower quality than on the

shelf. Stable conditions could be expected at this depth, without coastal currents and fluvial influence, where sediments are the finest of the study area. In a recent study on the southern Portuguese margin based on stations ranging from ~300 to 5000 m depth, Phipps et al., (2012) did not report *H. elegans* in their stations, suggesting that this species may rather be concentrated in the northern Portuguese slope. *H. elegans* was only found at 2000 m depth off the Douro and Mondego rivers but since no samples from that depth were retrieved at this depth on the other transects, we cannot exclude from our results that this species was not restricted only to the northern part of our study area. *M. barleeanus* was correlated with water depth in the Gulf of Lion under unstressed conditions and marine-derived OM (Goineau et al., 2011). *M. barleeanus* and *Uvigerina spp.* are often dominant in the open slope area under eutrophic or meso-eutrophic environments with low quality OM, because of the pre-degradation of organic compounds, associated with bacterial consortia (Contreras-Rosales et al., 2012; Fontanier et al., 2002). These species were essentially found at 500 and 1000 m depth off the Douro, Mondego, Tagus, and Sado rivers. Higher dominances were observed off the Sado River, suggesting an influence of the low OM quality.

Most of agglutinated species were also found at deep water stations, (Fig. III.3). Agglutinated species are able to colonize eutrophic, meso-eutrophic and oligotrophic environments (Altenbach et al., 1999; Phipps et al., 2012). Species such as *B. nodosaria*, *Bathysiphon sp.*, *Haplophragmoides sp.*, *J. macrescens*, *T. agglutinans*, *R. agglutinatus* and *R. spiculifer* were essentially only found in deep water environments where refractory OM was present. *Bathysiphon spp.* and *Reophax spp.* were described close in settings close to the study area as specialists in deep water settings with an enriched OM content but of low freshness (Koho et al., 2007, 2008; Phipps et al., 2012). *B. nodosaria* and *T. agglutinans* are eutrophic species well developed in environments under high marine productivity (Fontanier et al., 2002). Koho et al. (2007) indicated the occurrence of *Bathysiphon spp.* in sediments with high OM content and *Reophax spp.* associated with refractory OM in the Nazaré canyon. *R. agglutinatus* and *R. spiculifer* were abundant off the Douro in sediment with both high and low OM content (St. 3, 4 and 5), suggesting species adapted to variable trophic conditions. They may use their test construction in agglutinating particles as the energetic economy in comparison with calcification used by calcareous benthic foraminifera. Consequently, agglutinated species are less sensible to variations of OM quantity and lability (Koho et al., 2008; Phipps et al., 2012).

Finally, the Group 4, composed of *G. affinis* and *R. scorpiurus*, does not show a clear spatial distribution. *Reophax* genus has been observed in highly variable trophic conditions and seems to tolerate variable OM quality (e.g., Altenbach et al., 1999; Phipps et al., 2012), in association with refractory OM in most of cases (Gooday et al., 1996; Koho et al., 2007). *R. scorpiurus* is one of the major agglutinated species of the whole study and the most ubiquitous. Contrary to *E. scabra*, restrained in coastal environments or *C. cylindrica* in the Douro mud patch, *R. scorpiurus* was found at all water depths and in four of the five examined transects. *R. scorpiurus* is abundant at deep stations in the northern part of our study, while it was found at 100 m water depth in the Estremadura and Tagus transects and close to the Sado River mouth. Its distribution closely matches the stations of cluster 1 where the TOC content is high but its nature is more refractory and of marine origin. *G. affinis* is a typical deep infauna, tolerating anoxic conditions (Jorissen et al., 1995), which is dependent on aerobic and anaerobic bacterial consortium degrading the OM more or less refractory (Fontanier et al., 2002). In the Iberian margin, this species has shown preference for high quantity of phytopigments and no clear evidence for preference for a high TOC content (Schönfeld, 2001). *G. affinis* was found living below the OPD in anoxic sediments of all transect between 100 and 1000 m depth. This taxon is particularly abundant off the Sado River at 100, 500 and 1000 m water depth, within sediments of low OM quality.

G. affinis is dominant off the Sado River with a low number of species in areas characterized by low faunal diversities. The contamination of trace metals of the Tagus estuary was observed to be exported by a benthic nepheloid layer towards the South (Jouanneau et al., 1998). Our sampling area from the Sado transect are directly under the influence of the Tagus River plume and may be impacted by trace metals exported. Contaminants were also measured in excess in the Sado estuary (Caeiro et al., 2009). Bergamin et al., (2009) argued that environmental pollution was responsible for a decrease in density and diversity of benthic foraminifera. The low number of species found in this transect was essentially represented by *N. scaphum*, *C. auriculus* and *B. aculeata* which were identified as tolerant of anthropogenic contamination (Barras et al., 2014). This could be investigated in the study area to explain the results off Sado River and evaluate influence of anthropogenic activities on benthic ecosystems.

III.6 Synthesis and conclusion

The distribution of living benthic foraminifera on the Portuguese margin in late winter shows a clear disparity between the shelf and deep environments. Our dataset, including data on grain size distribution, oxygen penetration depth, and quantitative and qualitative descriptors of OM allowed a better understanding of benthic foraminiferal ecology in this well-studied Portuguese margin. A synthesis of living faunal distributions and main environmental controls on this river-dominated continental margin is shown in Fig. III.10.

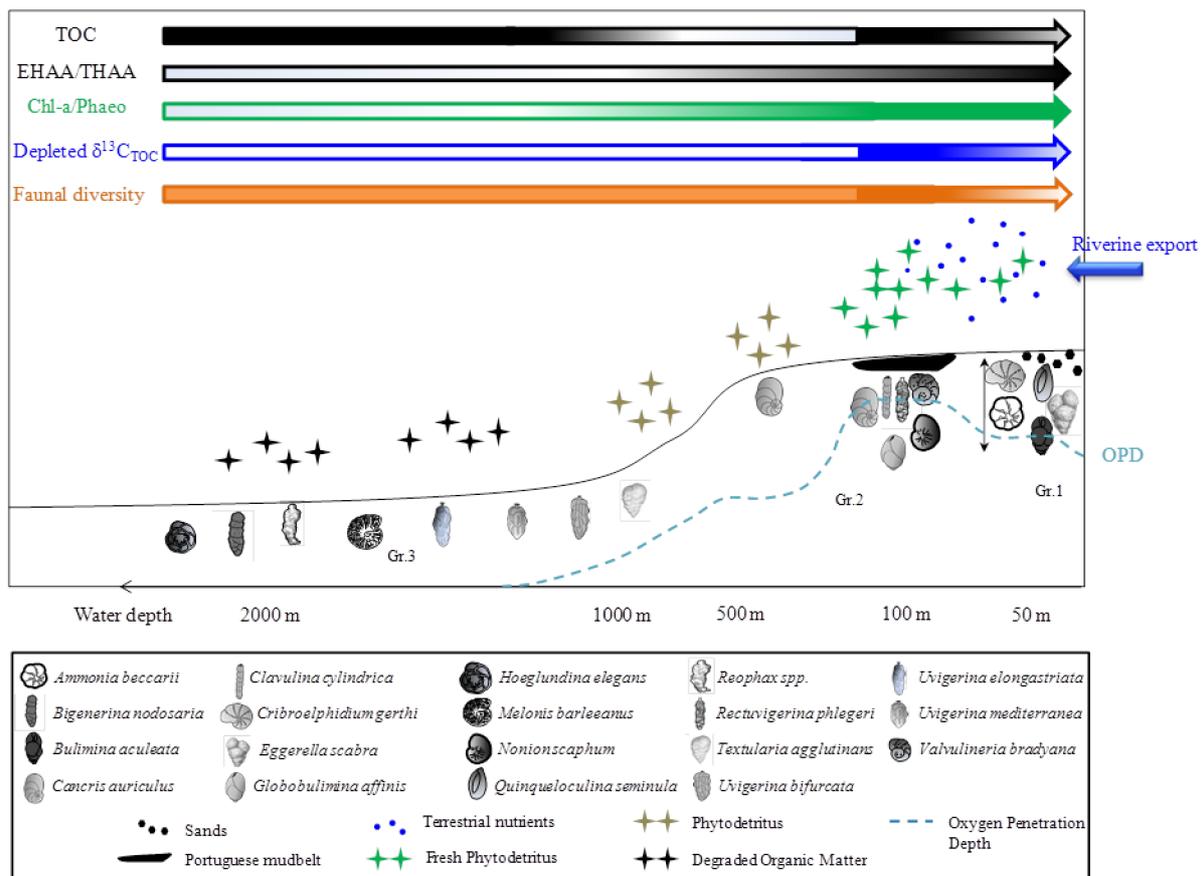


Figure III.10: Synthetic scheme of major species distribution in function of environmental conditions. Note that depleted $\delta^{13}C_{TOC}$ values indicate a higher proportion of terrestrial-derived OM.

The group 1 species (Gr.1) are limited to coastal stations, located at 20 and 50 m depth. Coastal species show a strong specialization for coarse sediments with low OM quantity but with high OM quality. They show a good development above and below the OPD. Most of these species might tolerate bottom current and episodic salinity and temperature changes, which probably limit faunal diversity. The mid-shelf group (Gr. 2) corresponds to species abundant at stations where muddy sediments are rich in OM most

probably derived from mixed marine and estuarine phytodetritus resulting from nutrients export from the nearby rivers. *N. scaphum* is by far the dominant species of our study area, especially in suboxic to anoxic sediments. The group 3 (Gr. 3) is composed of species present in stations spanning between 500 and 2000 m water depth. These stations are characterized by fine sediments with a predominant marine OM origin but of low OM quality probably resulting from increased degradation of OM due to increased oxygen exposure times of OM during settling and burial of OM. The dominant taxa of this group are calcareous (*M. barleeanus*, *H. Elegans* and *U. mediterranea*) but could be associated with agglutinated species (*Reophax spp.*, *B. nodosaria*, *Haplophragmoides sp.*). The species of group 4 (Gr. 4) such as *G. affinis* and *R. scorpiurus* are distributed without clear geographical trend and are associated with maximum OM quantity but highly variable OM quality.

In contrast, the stations off the Sado River showed surprisingly low faunal diversity and density even though the TOC contents are highest among all five transects. However, poor OM quality is found here with high degree of transformation of chlorophyll-a and low values for the EHAA/THAA ratio. Based on the PCA and BIOENV results, three major geographical groups are identified: (1) deep (and Sado) stations (cluster 1), (2) mid-slope stations (cluster 2), and (3) Douro and Tagus shallow stations (cluster 3 and 4), which are closely associated with the sediment and OM characteristics. Accordingly, our study highlights that not only the quantity but also the source and quality of OM are the important factors controlling the living benthic foraminiferal distribution in a river-dominated marine setting. The use of benthic foraminifera can be valuable as a *bio-monitoring* tool for the river-dominated *marine ecosystems*.

Acknowledgments

The research leading to these results has received funding from the European Research Council (ERC) under the European Union's Seventh Framework Program (FP7/2007-2013) ERC grant agreement [226600]. We thank the crew of the R/V Pelagia and Silvia Nave at LNEG for the help of the PACEMAKER cruise preparation. We also thank Laurence Costes for amino acids analysis at EPOC and the BIOMIN project (PNEC-EC2CO & LEFE programs from INSU) for the financial support of analyzes.

Chapitre IV

Comparaison des communautés mortes et vivantes de foraminifères benthiques de la marge portugaise : Impact saisonnier vs processus taphonomiques.

Dead-living comparison of benthic foraminifera from the Portuguese margin: Seasonal impact vs taphonomical processes.

Pierre-Antoine Dessandier^{a,*}, Jérôme Bonnin^a, Jung-Hyun Kim^{b,c}, Calypso Racine^a

^aUMR-EPOC 5805 CNRS, Université Bordeaux I, Allée Geoffroy St Hilaire, 33615 Pessac, France

^bNIOZ Royal Netherlands Institute for Sea Research, NL-1790 AB Den Burg, the Netherlands

^cDepartment of Marine Science and Convergence Technology, Hanyang University ERICA campus, 55 Hanyangdaehak-ro, Sangnok-gu, Ansan-si, Gyeonggi-do 426-791, South Korea.

Ce chapitre a été soumis dans la revue *Journal of Foraminiferal Research*

Key words: Benthic foraminifera, dead-living comparison, taphonomic processes, seasonality, Portuguese margin.

Résumé

La comparaison des faunes de foraminifères benthiques vivants et morts a été réalisée dans le but d'étudier l'impact de la saisonnalité et des processus taphonomiques affectant les enregistrements fossiles de vingt-trois carottes sédimentaires provenant de la marge portugaise. L'identification des faunes vivantes (colorées au rose Bengal) a été basée sur un prélèvement en mars 2011 au loin des fleuves ouest-Ibériques majeurs. Les communautés mortes ont été analysées sur les mêmes échantillons. Elles représentent une plus longue période d'enregistrement correspondant, en fonction des différents taux de sédimentation, à plusieurs saisons ou années. Cette comparaison montre en premier lieu que les distributions des faunes présentent de très faibles variations verticales sur les huit premiers centimètres de sédiment. Les environnements profonds montrent cependant de légères variations. Dans un second temps, les variations saisonnières, telles que les apports fluviaux, l'activité de l'upwelling côtier ou encore le bloom phytoplanctonique de printemps, sont responsables des plus importantes différences faunistiques affectant les communautés vivantes et mortes. Ces différences sont illustrées par l'abondance d'espèces opportunistes (ex. *Cassidulina carinata*, *Valvulineria bradyana*) qui répondent de manière très rapide aux blooms phytoplanctoniques, tandis que les espèces tolérantes aux décharges fluviales (ex. *Bulimina aculeata*, *Eggerella scabra*, *Nonion scaphum*) sont présentes en fortes proportions en conditions hivernales. Enfin, le potentiel de fossilisation des taxa de la marge portugaise a été identifié, de même que les espèces au test fragile comme *Hoeglundina elegans* et une partie des espèces agglutinées ont montré qu'elles étaient affectées par la compaction du sédiment et les processus de diagénèse précoce. En effet, la fragilité supposée des tests des agglutinés est confirmée dans certains cas (*Bathysiphon* sp., *Haplophragmium* sp., *Reophax* spp.) tandis qu'elle est infirmée dans d'autres (*E. scabra*, *Textularia agglutinans*). Pour terminer, le taux de production des tests, dépendant des stratégies trophiques, explique la prédominance des endofaunes profondes dans la communauté vivante (e.g., *Globobulimina affinis*). A l'inverse, les épiphytes et endofaunes superficielles sont prédominantes dans la communauté morte (e.g., *Cibicides* spp.). Ces résultats sont déterminants afin d'étudier les paléoenvironnements basés sur les tests fossiles de foraminifères benthiques, la compréhension des différents processus identifiés apparaît indispensable en vue d'appliquer ces organismes comme bio-indicateurs des environnements passés.

Abstract

Comparison of dead and living benthic foraminifera was performed in order to investigate seasonal and taphonomic processes which affect fossil records in 23 sediment cores from the Portuguese margin. Surface sediment samples, collected in March 2011 off the major Iberian rivers, were used to analyze living (rose Bengal stain) and dead foraminiferal assemblages. Our results show 1) that faunal vertical distributions reveal very little variation at every station, except for deep environments. 2) Differences between dead and living communities appear very much impacted by riverine exports, upwelling activity and phytoplanktic blooms. Such differences are illustrated by the abundances of opportunistic species (e.g., *Cassidulina carinata*, *Valvulineria bradyana*) which quickly answer to phytoplanktic blooms while specialist species of riverine discharges (e.g., *Bulimina aculeata*, *Eggerella scabra*, *Nonion scaphum*) are in superior percentages during winter periods. 3) We identify the potential of fossilization of taxa from the Portuguese margin, discriminating fragile test such as *Hoeglundina elegans* and part of agglutinated species which are affected by early diagenetic processes. 4) Production rates of tests, depending on the trophic strategy, explain that deep infaunas were more found in the living community (e.g., *Globobulimina affinis*) while epifaunas were more found in the dead community (e.g., *Cibicides spp.*). These results are crucial for the use of benthic foraminifera as bio-indicators of paleoenvironments and should be taken into account.

IV.1 Introduction

Benthic foraminifera are marine organisms that are notably sensitive to environmental conditions (Murray, 2006) such as the type of sediment (Mackensen et al., 1985), oxygen concentration (Gupta and Machain-Castillo, 1993), organic matter flux and quality (Altenbach and Sarnthein, 1989) or pollution (Alve, 1995). Because of this and due to an overall good preservation potential, fossil benthic foraminifera assemblages have been widely used as proxy for paleoenvironmental reconstructions (Jorissen et al., 2007 and references therein). Such reconstructions, based on the modern ecology of the various species, are very much impacted by the preservation of benthic foraminiferal tests in the sediment.

Fossil benthic foraminifera assemblages are likely to be affected by taphonomic processes which can biased the faunal record. Early diagenetic processes and sediment

compaction can alter faunal preservation. Agglutinated species are particularly affected and their abundance generally decreases with sediment depth (Mackensen et al., 1990; Jorissen and Wittling, 1999). In some particular context, agglutinated species are better preserved than calcareous because of carbonate dissolution (Murray and Pudsey, 2004). Transport of small size taxa could be responsible for high abundances of allochthonous species which can alter paleo-reconstructions. This was shown to be especially obvious in submarine canyons where sediment focusing can be strong (Duros et al., 2012, 2013). Tests production rates could also vary the proportions of taxa in biocenose and thanatocenose (Loubere, 1989; De Stigter et al., 1999). In addition, dead faunal community of a discrete layer represents averaged periods which reflect faunal distribution of different seasons and associated water settings. Considering the dead community as a record of an averaged state of several seasons, the comparison between dead and living communities from a punctual season allows to compare the influence of the seasonal variability.

The comparison of dead and living benthic foraminiferal distribution is thus essential to understand how a living benthic foraminiferal community can be affected by taphonomic processes. Studies comparing dead and living foraminifera are scarce, particularly in dynamic shelf environments (Mendes et al., 2013, Goineau et al., 2015). To our knowledge, a very low number of such studies were conducted in the Iberian Margin (Diz and Frances, 2009; Mendes et al., 2013), despite several paleo-studies based on fossil benthic foraminiferal assemblages in this area (e.g., Schönfeld and Zahn, 2000; Diz et al., 2002; Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a; Martins et al., 2006a; Rosa et al., 2007; Mendes et al., 2010). Indeed, shelf benthic foraminifera are very sensitive to inputs of organic matter derived from both marine and terrestrial sources, (Mojtahid et al., 2009; Dessandier et al., 2015a) which makes such environments particularly complex. Previous studies aiming at understanding the dead benthic foraminiferal preservation in sediment have limited their comparison with living faunas to a single layer within the sedimentary column (Diz and Frances, 2009; Duros et al., 2012, 2013; Mendes et al., 2013; Goineau et al., 2015) and do not investigate variation of dead foraminifera with sediment depth. Early diagenesis or sediment compaction are expected to be variable with sediment depth, surface layers are consequently less investigated to prevent these biases. However, the impact of these processes and the depth limit are unknown. In this study we thus compare dead and living (Rose Bengal stained) benthic foraminifera collected in late winter (March 2011) on the Portuguese Margin in order to assess the preservation potential of benthic foraminifera with increasing sediment depth in a river influenced marine

environment. Living faunal distribution and microhabitats were analyzed and discussed in a previous study (Dessandier et al., 2015a). In this work, we explore the vertical variation of dead faunal distribution at several locations with variable environmental conditions (deep water, shallow water, coastal coarse sediments, under fluvial influence etc.).

In this paper, we thus present the comparison of dead and living fauna from 23 sediment cores of 5 bathymetrical transects on the Portuguese margin in the aim to (1) determine the major benthic foraminiferal species of the Portuguese margin for the last years, (2) compare the biocenose and thanatocenose in order to evaluate the seasonal influence, the biological and taphonomic impacts on fossil preservation and (3) deduce implications for paleoenvironmental studies based on benthic foraminifera in the Portuguese Margin.

IV.2 Study area

The western Iberian Margin is a narrow (20 to 34 km) shelf (Dias et al., 2002). The shelf break is found between 130 and 150 m water depth. The marine sediment distribution along the shelf is predominantly influenced by sediment supplied by three main rivers: Douro, Tagus, and Sado (Dias et al., 2002; Jouanneau et al., 1998). In the inner shelf, the hydrodynamic is driven by the river flows inducing a particle deposition of different size in function of the fluvial flow velocity. Due to these terrestrial material inputs, marginal sediments are coarser at shallow water depth and tend to decrease towards the slope. At around 100 m water depth, the finest particles are deposited in accumulation areas, called mud belt (or mud patch) where the river flow decreases. These accumulation zones are composed by mixed sources of marine, estuarine and terrestrial organic matter (Schmidt et al., 2010)

The dominant regional surface current (Portugal Current) flows southward and transport material from the shelf to deep ocean during winter storms (Vitorino et al., 2002a). The Eastern North Atlantic Central Water (ENACW) is characterized by a decrease of salinity under the surface currents, with a minimum of 35.6 at 450-500 m water depth (Oliveira et al., 2007). The Mediterranean Outflow Water (MOW) flows northward between 600 and 1600 m water depth. The North Atlantic Deep Water (NADW) flows northward under 1600 m water depth. Between May and September, the Azores high pressure system is driven closer to the coast, which together with the associated northerly winds makes the colder, less salty and nutrient enriched subsurface water (from 60 to 120 m water depth) rise to the surface along the Iberian Margin (Fiúza, 1983). This upwelling leads to an increased productivity in

summer along a 50 km wide zone. The main upwelling front is oriented along the bathymetry off the 100 m isobath in the northern part of Iberian Peninsula and turning slightly offshore southward (Peliz et al., 2002). Most of the primary production increases during upwelling events, especially cyanobacterias and diatoms which are dominant in the Iberian Margin and well described by the Chlorophyll a content (Tilstone et al., 2003). Major phytoplanktonic blooms occur in spring, between April and May, and in autumn, in November (Ferreira and Duarte, 1994). In winter, the Azores high moves south which results in southerly winds and downwelling conditions. The downwelling conditions lead to the deposition of sediments on the shelf (Frouin et al., 1990). Winter storms can remobilize the sediment and transport it northward by bottom currents (Dias et al., 2002; Vitorino et al., 2002) and eventually deposit it in the mid-shelf mud belt, between 50 m and 130 m water depth (Vitorino et al., 2002).

This study concerns a large part of the Portuguese Margin, between the Douro River mouth near to Porto and the Sado river mouth, south of Lisbon (Fig. IV.1). The Douro River is located in the north of the Iberian Peninsula, which has a drainage basin of 95,700 km² and an annual mean water discharge of 500 m³ s⁻¹ (Van der Leeden, 1975). The Tagus River is located in the central part of the Peninsula, its watershed is about 80,600 km² and has an annual mean water discharge of 360 m³ s⁻¹ (Jouanneau et al., 1998). The Tagus River has a big mesotidal estuary with an area of 340 km² (Vale and Sundby, 1987). Both rivers possess strong seasonal changes in discharge. There are also smaller rivers that enter the ocean along the Portuguese coast. Two of them, relevant for this study, are the Sado River, which has a mean annual discharge of <10 m³ s⁻¹ (Loureiro et al., 1986), and the Mondego River, which has a mean annual discharge of 82 m³ s⁻¹ (Van der Leeden, 1975).

IV.3 Material and methods

IV.3.1 Sample collection

Sediment cores were retrieved along 6 E-W transects using an Oktopus GmbH multicorer during the PACEMAKER 64PE332 cruise on board R/V Pelagia between 14 and 29 March 2011 (Table IV.1, Fig. IV.1).

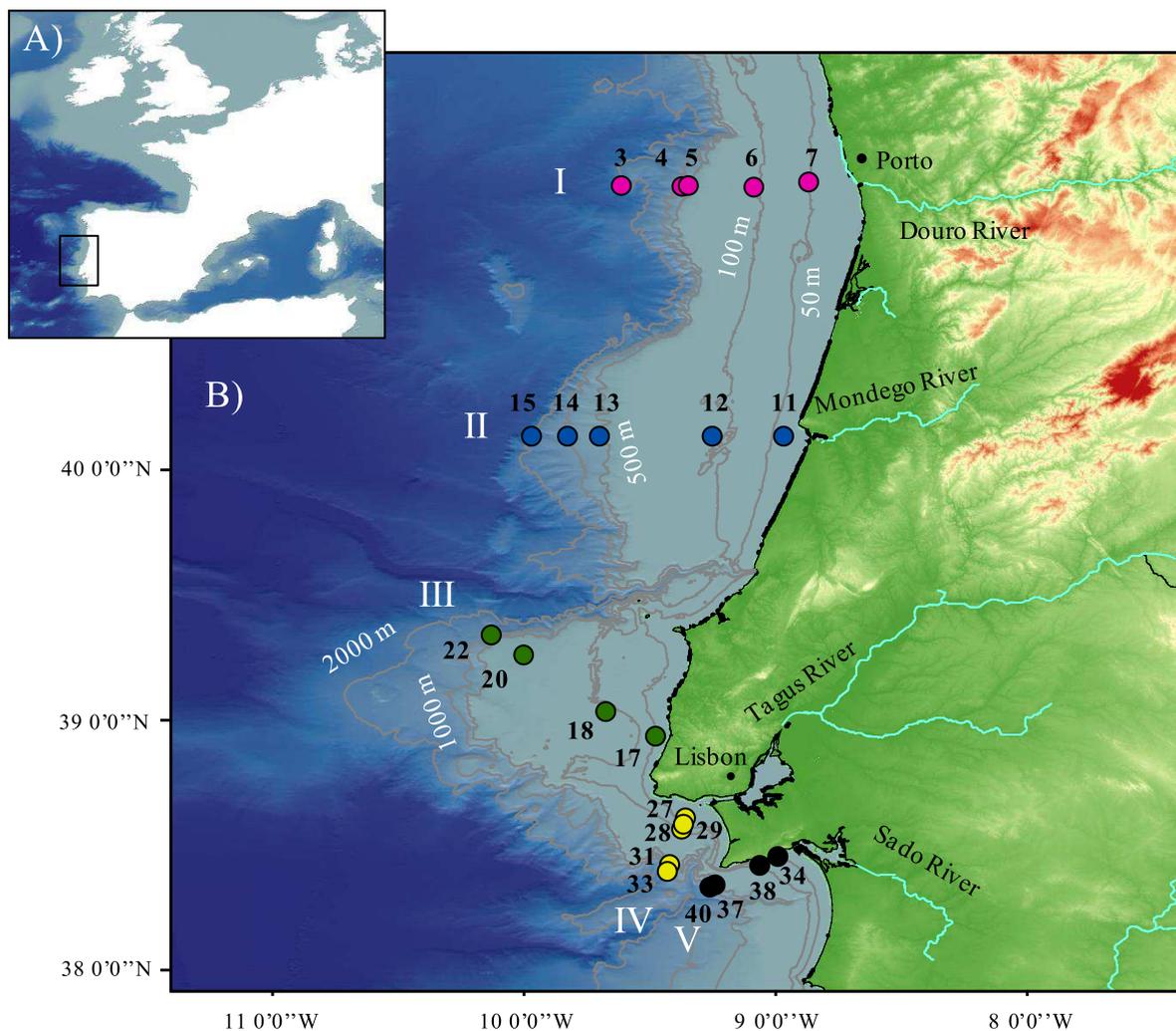


Figure IV.1: A) Geographical localization of the study area. B) Sampling sites from: Transects I) Douro, II) Mondego, III) Estremadura, IV) Tagus and V) Sado.

Four transects were conducted off the Douro, Mondego, Tagus and Sado Rivers, and another was sampled in an area where fluvial influence is expected to be lower. The sampling campaign took place shortly after the period of maximal river runoff (Azevedo et al., 2008) and before the phytoplankton spring bloom and seasonal upwelling prevailing in this area (Vitorino et al., 2002a).

Table IV.1. Information on sampling stations. All 4-5 cm sediment layers were analyzed. Stations in bold were analyzed on 0-0.5; 0.5-1; 4-5 and 7-8 cm sediment layers.

Transect	Station	Longitude	Latitude	Water depth (m)	Sampling date (dd/mm/yyyy)
		°W	°N		
Douro	3	9.61	41.14	1989	17/03/2011
Douro	4	9.37	41.13	1007	17/03/2011
Douro	5	9.34	41.14	506	17/03/2011
Douro	6	9.08	41.13	110	16/03/2011
Douro	7	8.87	41.15	51	16/03/2011
Mondego	11	8.97	40.13	28	19/03/2011
Mondego	12	9.25	40.13	108	19/03/2011
Mondego	13	9.70	40.13	505	19/03/2011
Mondego	14	9.83	40.13	981	19/03/2011
Mondego	15	9.97	40.13	1808	20/03/2011
Estremadura	17	9.48	38.93	48	21/03/2011
Estremadura	18	9.67	39.03	116	21/03/2011
Estremadura	20	10.00	39.26	308	21/03/2011
Estremadura	22	10.13	39.34	1100	22/03/2011
Tagus	27	9.36	38.61	20	24/03/2011
Tagus	28	9.37	38.56	94	24/03/2011
Tagus	29	9.36	38.58	48	25/03/2011
Tagus	31	9.42	38.42	479	25/03/2011
Tagus	33	9.43	38.39	1000	26/03/2011
Sado	34	8.99	38.45	48	26/03/2011
Sado	37	9.24	38.34	516	28/03/2011
Sado	38	9.06	38.42	98	28/03/2011
Sado	40	9.26	38.33	979	29/03/2011

IV.3.2 Dead benthic foraminiferal analysis and statistics

Dead foraminifera were picked on the same samples used for the living foraminiferal study of Dessandier et al. (2015b). All taxonomic references are listed in appendix 1. All the >150 µm sediment samples residues were then dried after picking the living faunas. For all stations, dead foraminifera from the 4-5 cm sediment interval were studied assuming this depth is representative of all benthic foraminiferal microhabitats without minor deep infaunal species (Loubere, 1989). This depth is also considered to be less influenced by taphonomic processes, below the sediment mixed layer (Duros et al., 2012). In addition to this 4-5 cm interval, vertical distribution of dead foraminifera was also investigated at several stations (Table IV.1). For all samples, a minimum of 250 specimens of dead benthic foraminifera were

picked to guarantee a valuable representation of faunas (Murray, 2006). When required, samples were divided using an Otto microsplitter. Living benthic foraminifera per station are given as total standing stocks (TSS) corresponding to the number of all stained specimens observed for a 100 cm² surface. Dead foraminifera are presented as benthic foraminifera number (BFN) per mg.

Faunal statistics were calculated for living and dead communities. Species diversity was determined with the Shannon index H' (Eq. (1), Shannon and Weaver, 1949). In order to compare the distribution of species among samples, the evenness E index (Eq. (2) after Buzas and Gibson (1969)) was also calculated.

$$H' = -\sum_{i=1}^S \left(\frac{n_i}{N}\right) \times \ln\left(\frac{n_i}{N}\right) \quad (1)$$

$$E = e^{H'/S} \quad (2)$$

n_i is the number of individuals in the sample for the species " i ", N the total number of individuals for the same sample and S the species richness given as the number of species. Shannon and Evenness indices were calculated using the PAST software (Hammer et al., 2001).

Living and dead proportions of species were calculated using the formula %Living/(%Living + %Dead) on species which account for at least 5% of one of the two communities, dead or living (Jorissen and Wittling, 1999; Duros et al., 2012). In order to estimate similarity between dead and living communities, we applied Renkonen similarity (Eq. (3))

$$P = \sum_i \min(P1i, P2i) \quad (3)$$

where $P1i$ is the percentage of species " i " in the living community and $P2i$ is the percentage of species " i " in the dead community (Renkonen, 1938; Wolda, 1981). This similarity index is ranging from 0 (no similarity) to 100 (perfect similarity). Living percentages were calculated on the sum of species of all samples (0- 10 cm) and compared with percentages of dead species of the layer 4-5 cm for the all stations.

Matrices correlation and cluster analysis were calculated to statistically determine these variations using the PRIMER v6.0 software (Clarke and Warwick, 1994). The calculation on 10 cores was chosen at different latitudes, water depths and locations regarding river mouths. Four depth intervals were considered by core: 0-0.5; 0.5-1; 4-5; 7-8 cm deep. The cluster analysis was calculated on the 4 layers of each of the 10 stations. Five faunal matrices, one for each layer and one based on the averaged faunal data, were calculated for 10 stations (Table IV.1), corresponding to the 10 different cores. Faunal matrices were built based on Bray-Curtis similarity, using untransformed data. Then, a Spearman's correlation was applied between the 5 faunal matrices.

IV.4 Results

IV.4.1 Spatial dead faunal distribution (4-5 cm layer)

Diversity indices of all stations are shown in Fig. IV.2 with Specific richness (S), Shannon index (H') and Evenness index (E) of dead and living fauna, for all transects. S values ranged from 11 (St. 17) to 42 (St. 22). The maximal number of species was found at 100 m water depth except off the Tagus River where 34 species were observed at 500 m water depth. Stations of the Estremadura transect are the richest in species number while stations off the Sado River show less specific richness. H' ranged from 1.1 (St. 17) to 3.1 (St. 22). No clear trend of biodiversity appears with water depth off the Tagus and Sado rivers while coastal stations indicate lower H' values in the northern part. Maximal values were obtained in the Estremadura stations. E values ranged from 0.2 (St. 6) to 0.9 (St. 27). Minimal values were found at deepest stations except of the Estremadura transect.

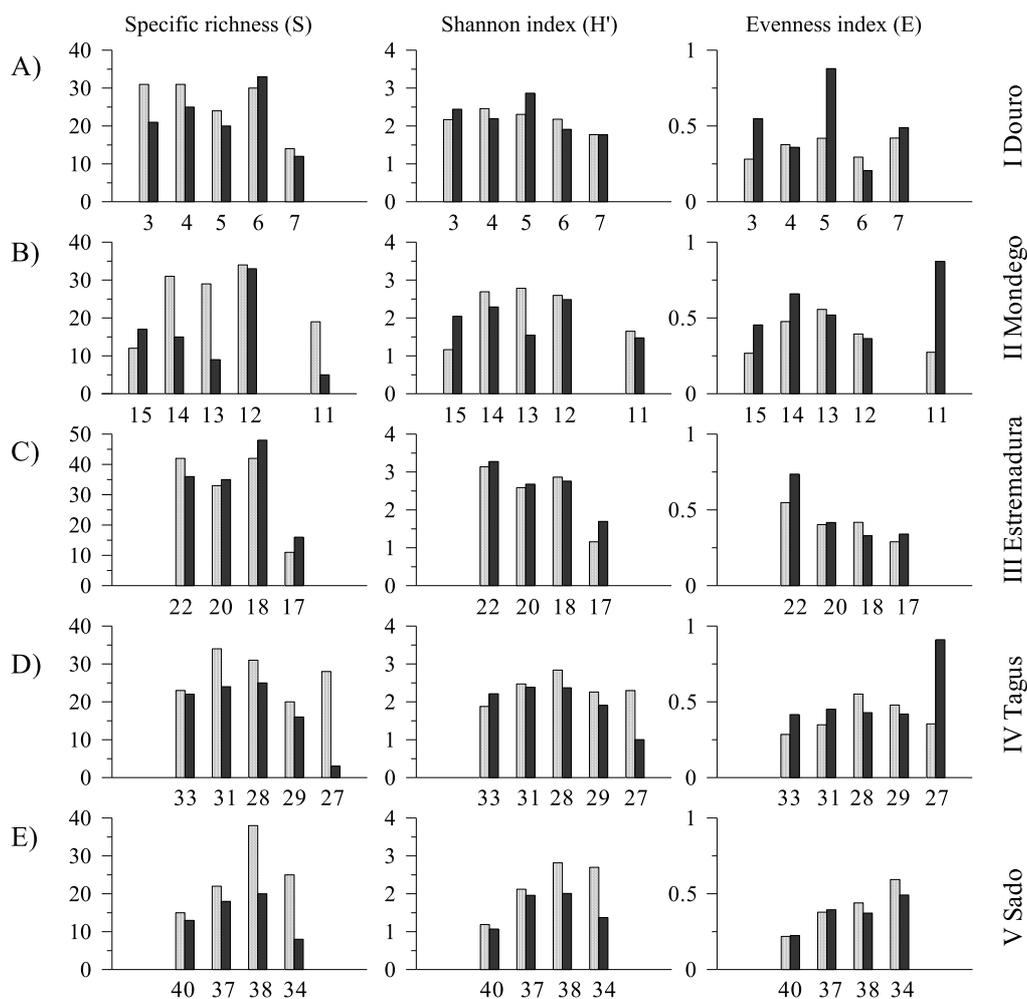


Figure IV.2: Diversity indices of living faunas (0-10 cm) in full bars and of dead faunas (4-5 cm) in dots bars for each station from: A) I Douro, B) II Mondego, C) III Estremadura, D) IV Tagus, and E) V Sado transects.

Details of living benthic foraminiferal statistics and spatial and vertical distributions are given in Dessandier et al., (2015b). TSS for each station is shown in Fig. IV.3A. Faunal density expressed by Benthic Foraminiferal Number (BFN, Fig. IV.3B) shows values ranging from 0.1 (St. 17) to 31.9 (St. 6). Maximal densities were found at 100 m off the Douro and Mondego rivers. Dead BFN appears lower in the southern part of the study area off the Tagus and Sado rivers. A comparison between living and dead densities is shown in Fig. IV.3C and major differences were observed at 100 m water depth.

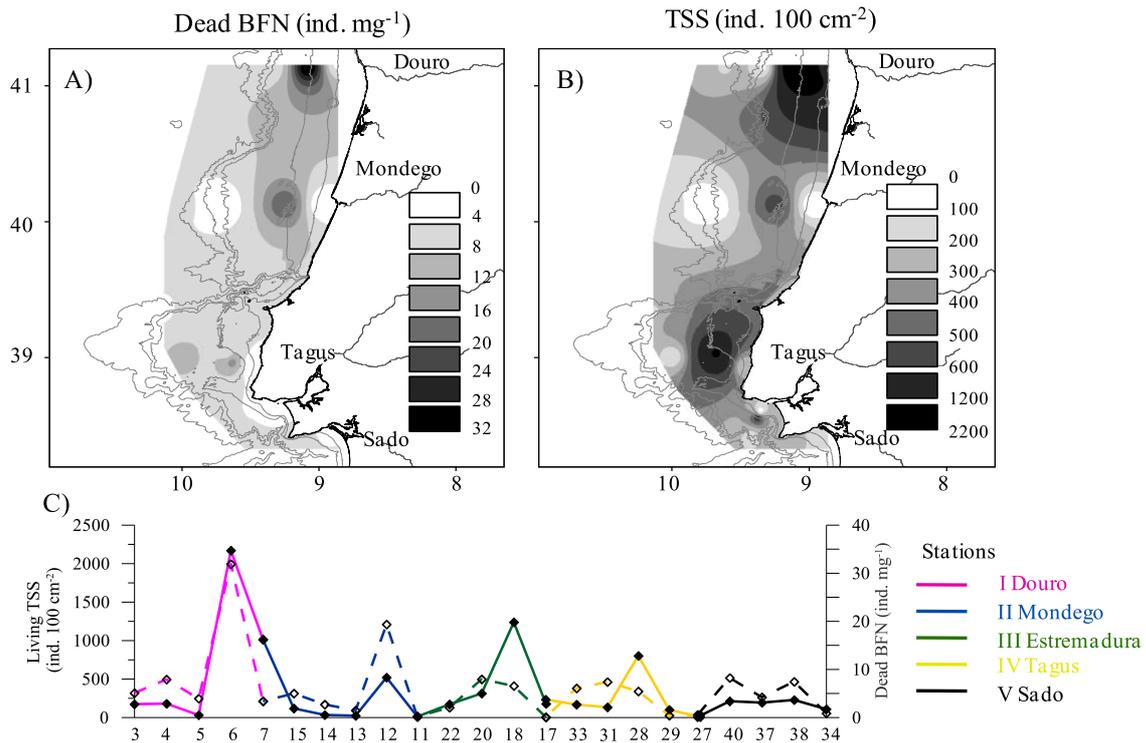


Figure IV.3: A) Benthic Foraminiferal Number (BFN) of dead faunas. B) Total Standing Stock (TSS) of living faunas. Classes of interpolation were determined by Jenks natural step and maps were performed using Arc Gis[®] software. The used metric coordinates are based on the GCS_WGS_1984. C) Comparison of living TSS and dead BFN from deep stations (from the left) to coastal stations (to the right) of each transects: I) Douro in pink, II) Mondego in blue, III) Estremadura in green, IV) Tagus in yellow and V) Sado in black.

Major species (>5%) of the 4-5 cm layer for all stations of the 5 transects are shown in Fig. IV.4. Species distribution is much dependant on water depth. At coastal stations (i.e., St. 7, 11, 17, 27, 29 and 34), *Ammonia beccarii* (7% - 25%) and *Quinqueloculina seminula* (5% - 62%) were observed at all stations and are dominant in most of them. *Eggerella scabra* (1% - 16%) was found at two stations only, at 50 m water depth off the Douro and Tagus rivers (St. 7 and 29). *Cibicides lobatulus* (7% - 50%) is abundant at shallowest station off the Mondego and at 20 and 50 m stations off the Tagus rivers (St. 11, 27 and 29). *Haynesina depressula* and *Rosalina anomala* are present on the southern transects off the Tagus and Sado rivers (St. 27 and 34) while *Asterigerinata mammalia* and *Planorbulina mediterraneensis* were found off the Sado River only (St. 34).

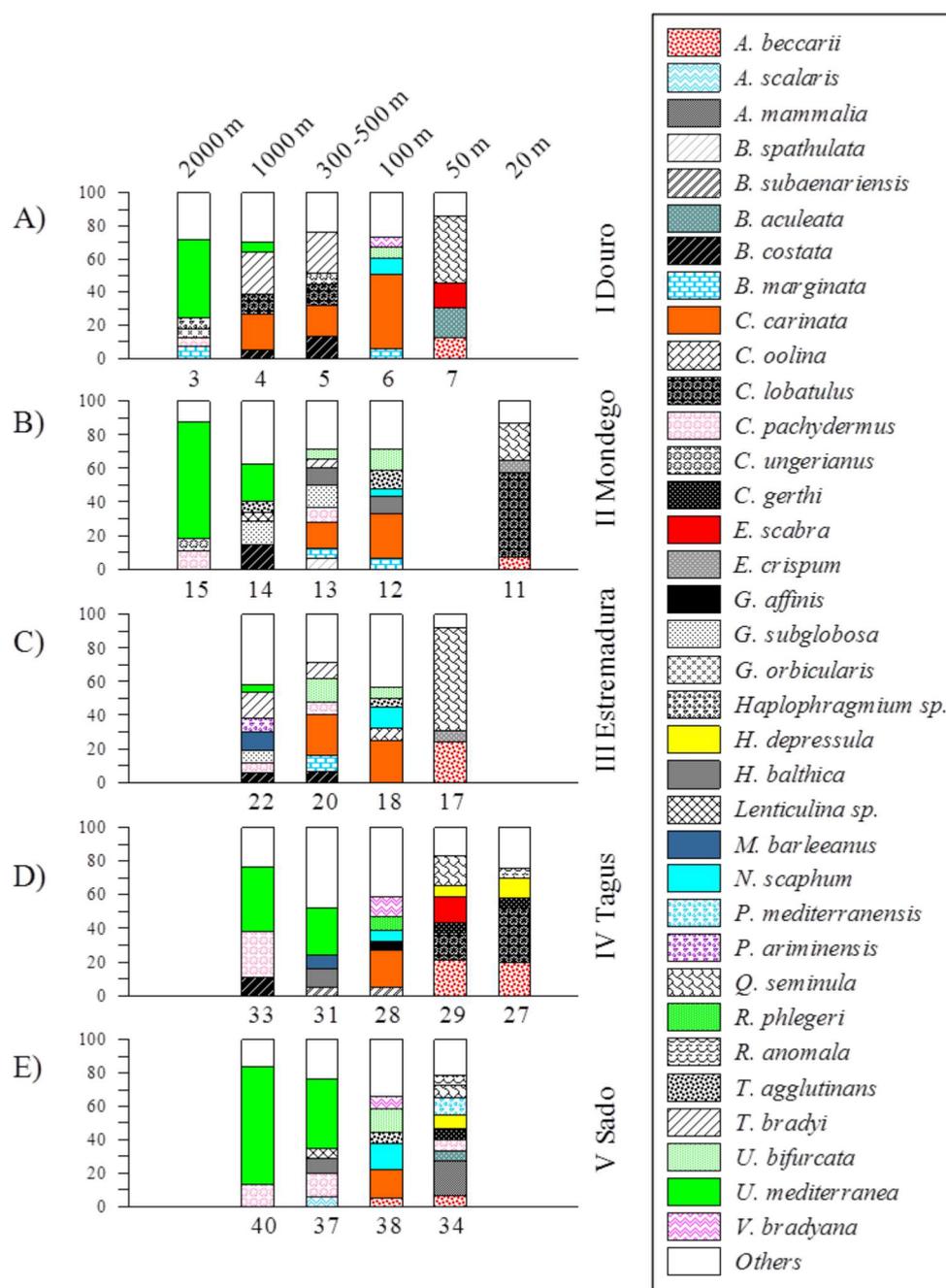


Figure IV.4: Distribution of dead major species (>5%) from the sediment layer between 4 and 5 cm from: A) I Douro, B) II Mondego, C) III Estremadura, D) IV Tagus, and E) V Sado transects.

At mid-shelf (100 m water depth stations), *Cassidulina carinata* (17% - 43%), *Nonion scaphum* (2% - 16%) and *Uvigerina bifurcata* (6% - 14%) are dominant in all transects except for *U. bifurcata* off the Tagus River where *Rectuvigerina phlegeri* (10%) was found instead. *Valvulineria bradyana* (6% - 11%) was observed off the Douro, Tagus and Sado rivers. *Textularia agglutinans* was observed in all transects except off the Douro and Tagus rivers.

At stations located between 250 and 500 m water depth, *C. carinata* is present nearly everywhere except off the Tagus and Sado rivers albeit in lower proportion than at mid-shelf. *Cibicides ungerianus*, *C. lobatulus* and *Cibicides pachydermus* are abundant in the Douro, Mondego, Estremadura and Sado transects. *Trifarina bradyi* was encountered in the northern part of the study area in the Douro, Mondego and Estremadura transects while *U. mediterranea* is only present at 250 and 500 m water depth in the southern part of the study area, off the Tagus and Sado rivers. *Bulimina costata* was found in the Douro and Estremadura areas.

At deep stations (1000 m and 2000 m water depths) *Uvigerina mediterranea* (7% - 70%) is always dominant except in the Estremadura transect where *Trifarina bradyi* (15%) is dominant. *C. pachydermus* (6% - 14%) is present in all transects in relatively low proportion except at 1000 m water depth off the Tagus River where it accounts for nearly 24% of the total fauna. *Haplophragmium sp.* and *Gyroidina orbicularis* are restricted off the Douro River and *B. costata* was found in the Douro, Mondego, Estremadura and Tagus transects.

IV.4.2 Dead faunal distribution with sediment depth

In order to assess the distribution variability of dead benthic foraminifera in the sediment, abundances of major species (>5%) were compared for 10 stations from different transects and water depths (Fig. IV.5). Five stations off the Tagus River (St.27, 28, 29, 31, 33) ranging from 20 to 1000 m water depths, three stations off the Douro River (St. 3, 6, 7) ranging from 50 to 2000 m water depths, one station off the Mondego River (St. 12) at 100 m water depth and one station of the Estremadura transect (St. 20) at 300 m water depth, were analyzed.

Dead faunal distribution with sediment depth is generally equal within the investigated intervals. This is surprisingly true for stations between 20 and 500 m water depth (St. 27, 28, 29, 6, 7, 12, 20 and 31). Species observed in the upper layer are observed in similar amount in all other layers. *C. lobatulus*, present at shallow stations off the Tagus River only, shows an abundance decrease with increasing sediment depth at St. 29. At 1000 and 2000 m water depths (St. 33 and 3, respectively), faunal distributions show larger variations down the sediment cores. At those stations, agglutinated taxa such as *Trochammina sp.*, *Glomospira caroides*, *Bathysiphon spp.*, *Haplophragmium sp.* and *Réophax agglutinatus* are not

constantly present in all samples. Calcareous taxa such as *C. pachydermus*, *U. mediterranea*, and *R. anomala* also show variations.

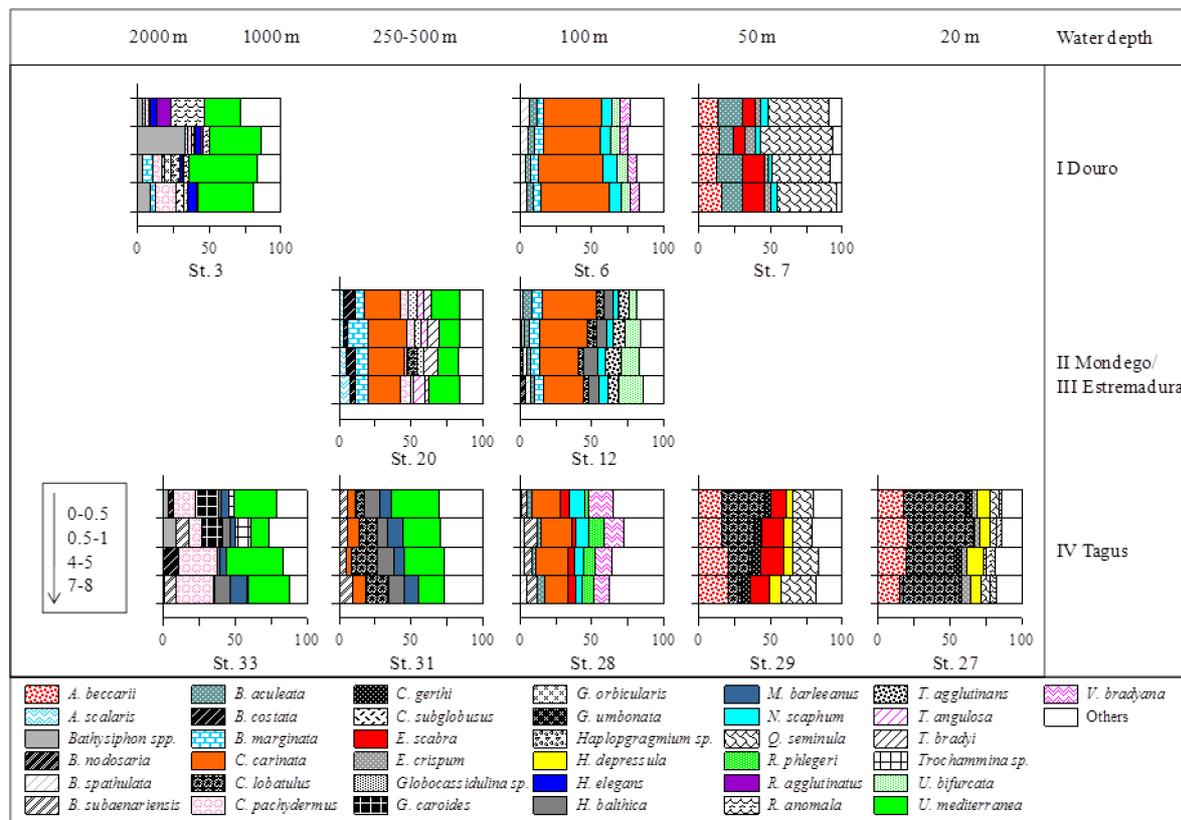


Figure IV.5: Vertical distribution of major dead species from sediment layers 0-0.5; 0.5-1; 4-5 and 7-8 cm sediment depth.

A cluster analysis was performed on the 4 layers of the 10 cores to investigate the vertical faunal variation as a function of station localization (Fig. IV.6).

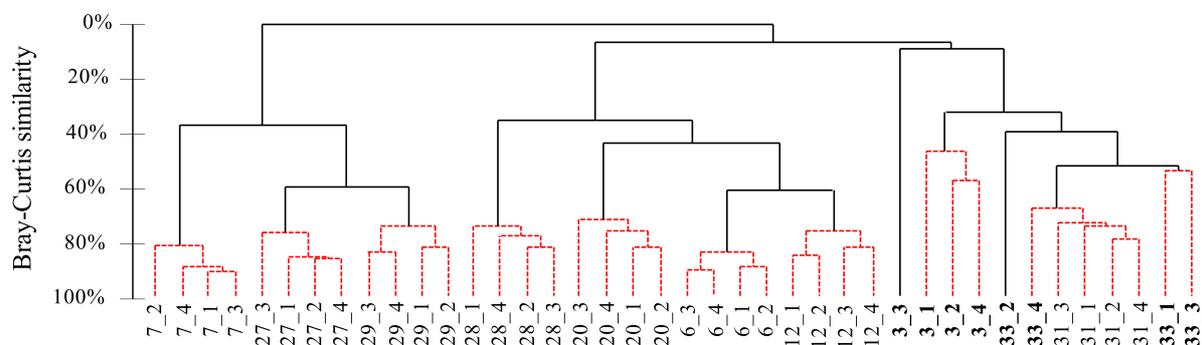


Figure IV.6: Cluster analysis of sampling stations based on faunal matrix calculated with Bray-Curtis similarities.

Samples have high similarities within each core except at St. 3 and 33. Cluster analysis confirms that faunal composition at the deepest stations present higher vertical variability. Spearman's correlations between different layers (Table IV.2) show very high correlation factors between all matrices, indicator of very strong species similarities, with significant value for all correlations (p equal to 0.1%).

IV.5 Discussion

IV.5.1 Comparison between living and dead faunal density and diversity

Living TSS and dead BFN for all stations are plotted in Fig. IV.2 to highlight geographical differences between both communities. Maximal density is observed for both communities at 100 m water depth in the northern part of the Portuguese Margin, this is particularly obvious off the Douro River. For stations off the Estremadura, Tagus and Sado transects, dead faunas appeared proportionally less dense than living faunas. Very dense living faunas were observed at 50 m water depth off the Douro River and at 100 m water depth off the Tagus River. However, at these stations, dead fauna density was not particularly high (Fig. IV.2C). Conversely, dead faunas are dense at deep stations off the Douro, Mondego and Tagus rivers where living TSS are low. The dead community seems to be denser than the living one at all stations off the Mondego and Sado rivers. Differences between living and dead communities at 50 and 100 m water depths may be linked to large organic matter deposition due to terrestrial exports. Indeed, living faunas reflect late winter conditions when river discharge is maximal. Dessandier et al. (2015b) have shown that dense living faunas at shelf stations directly connected to a major river were related to organic matter of mixed marine and terrestrial origin. For the dead community however, this seasonal effect should be less important due to an integrated time period of several seasons. At 100 m water depth off the Douro River, organic matter from both terrestrial and marine sources could efficiently be deposited in the mud patch all along the year resulting in the maximal density in both communities. Although a mud patch is also found off the Tagus River, living and dead foraminiferal densities were much lower than off the Douro River. A weaker upwelling at the southern part of Iberian Margin could explain a decrease of the faunal density during the spring-summer period from the North to the South. Deep stations show lower densities in the living community compared to the dead one. Spring primary production may enhance benthic foraminiferal development in these environments, where terrestrial exports of nutrients and estuarine phytoplankton do not reach the seabed in winter (Schmidt et al., 2010). We observe

the same inversion of trend at 100 m water depth off the Mondego River where river discharges are lower than off the other rivers of the study area.

Table IV.2. Spearman's correlations of faunal matrixes from layers 0-0,5 cm; 0,5-1 cm; 4-5 cm; 7-8 cm and averaged layer from St. 3, 6, 7, 12, 20, 27, 28, 29, 31 and 33.

	0-0.5	0.5-1	4-5	7-8
0.5-1	0.945			
4-5	0.947	0.908		
7-8	0.919	0.92	0.915	
Avg.	0.966	0.969	0.945	0.968
All correlations have $\rho = 0,1\%$				

Trends of diversity (S) in dead and living faunas are fairly equal although taxa number of dead organisms is higher except at St. 6, 15 and 18 (Fig. IV.3). Diversity is always highest at 100 m water depth for living faunas while this is more variable in the dead community. Major differences were observed at coastal stations where S could be very low for the living faunas and relatively high for the dead faunas like at St. 11, 27 and 34. Higher diversities at coastal stations in the dead community are mainly due to *Cibicides spp.*, *Haynesina depressula*, *R. anomala* and *Q. seminula*. *C. lobatulus* is dominant off the Mondego and Tagus rivers at 20 m water depth which maybe decreases Evenness index in the dead community. All these species were found especially off the Tagus and Sado rivers in the dead community while they were absent in the living assemblages (Dessandier et al., 2015b). Dead faunal diversities show higher values than living ones in the great majority of stations, most likely because species from the dead community are the sum of several seasons. Nevertheless, Shannon indices are lower in the dead community at deepest stations in the northern part of the study. This may be due to the high dominance of dead specimens of *U. mediterranea* as also indicated by Evenness indices. E is more contrasted with maximal values in both dead and living faunas. However, in our study, St. 5, 11 and 27 show the highest values. Evenness values are probably not significant for the living community at these 3 stations, because of the very low number of individuals found (see Dessandier et al., 2015b).

Renkonen indices (Fig. IV.7) were calculated to evaluate faunal similarities between living and dead communities, based on species dominance. Maximal values were found at 1000 m water depth off the Tagus and Sado rivers with 62 and 80 %, respectively. These deep environments are more stables and show high similarities at St. 33 and 40 mainly due to *U.*

mediterranea (Fig. IV.4). However, disappearance of taxa such as *Canceris auriculus* or *Hoeglundina elegans* mostly observed in the living community at St. 5 and 13 and at St. 3 and 15, respectively is responsible for low similarity values. The agglutinated species were also mostly found in the living faunas at St. 3, 4, 14, 15 and 22. Off the Tagus and Sado rivers, similarities at coastal stations are low (13% and 20%) while in other transects, similarities are ranging from 34% to 59%. At coastal sites, the lower specific richness often limits the dissimilarity between the different communities. The decrease of riverine species, such as *E. scabra*, *B. aculeata* or *A. beccarii* at coastal St. 7, 11, 27 and 34 in the dead community may explain the lower similarity. At 100 m water depth, higher similarities were observed in the Estremadura transect with 47% while similarity is constant off rivers with 31% and 32%.

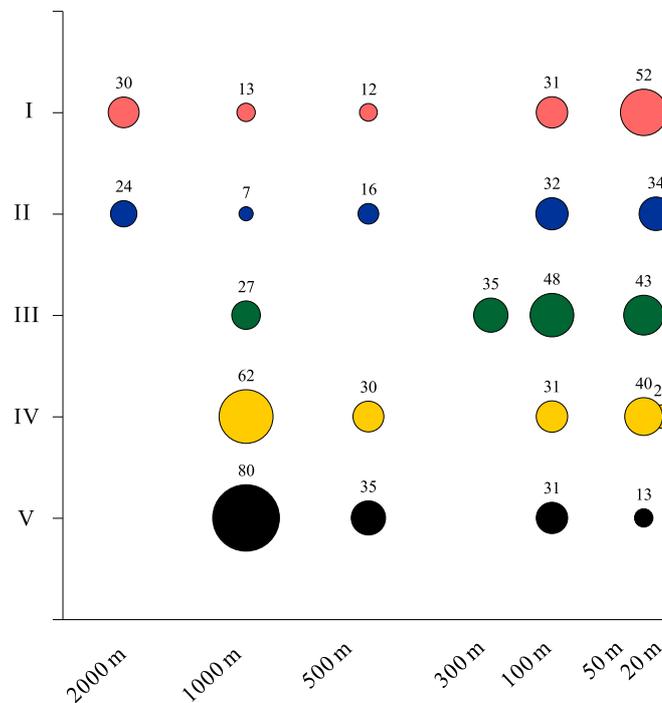


Figure IV.7: Renkonen similarity indices between living and dead faunal composition of the 23 stations.

Mid-shelf stations are characterized, in late winter, by mixed estuarine and marine organic matter sources (Dessandier et al., 2015b), the species adapted to episodic organic fluxes are consequently in lower proportions in the Estremadura transect disconnected of fluvial influence. Lowest similarities were found at 500 and 1000 m water depths off the Douro and Mondego rivers. In these environments, higher dead foraminifera densities may result from periods of higher productivity recorded in the dead community as compared to the

living one reflecting winter conditions only. Most of these sites at 500 and 2000 m depth show strong differences between the different communities because of the more opportunistic species *C. carinata* and *Globocassidulina subglobosa* (Fig. IV.4) which quickly colonize the sediment after a bloom period (St. 4, 5, 6, 12, 20, 22, 28, 29, 31, 37 and 38).

IV.5.2 Comparison between dead and living species distributions

Living foraminiferal densities were higher in fine sediments, enriched in labile organic matter such as those found at most 100 m stations (Dessandier et al., 2015b). High densities in the dead community suggest a change in environmental conditions during seasonal changes. Most of the stations are under the influence of the summer upwelling events (Vitorino et al., 2002a) promoting favorable water settings for opportunistic species to quickly colonize the sediment after phytoplanktonic blooms (Fontanier et al., 2003). Summer upwelling conditions may partly explain the differences in faunal composition, highly different during the winter river-dominated periods that prevail during the sampling of living samples. We also explore taphonomic processes which could be responsible for these differences focusing faunal distributions of dead and living communities. Major processes that may explain differences between dead and living communities are discussed in the following sections. The results of dead/living presence for major species are illustrated for all transects in Fig. IV.8.

IV.5.2.1 Preservation of dead benthic foraminiferal tests

Early diagenetic processes impact with variable intensity, depending on species fragility, the preservation of benthic foraminiferal tests in the sediment. Agglutinated species are known to be easily disintegrated after their death because of the degradation of their organic cement (Mackensen et al., 1990; De Stigter et al., 1999).

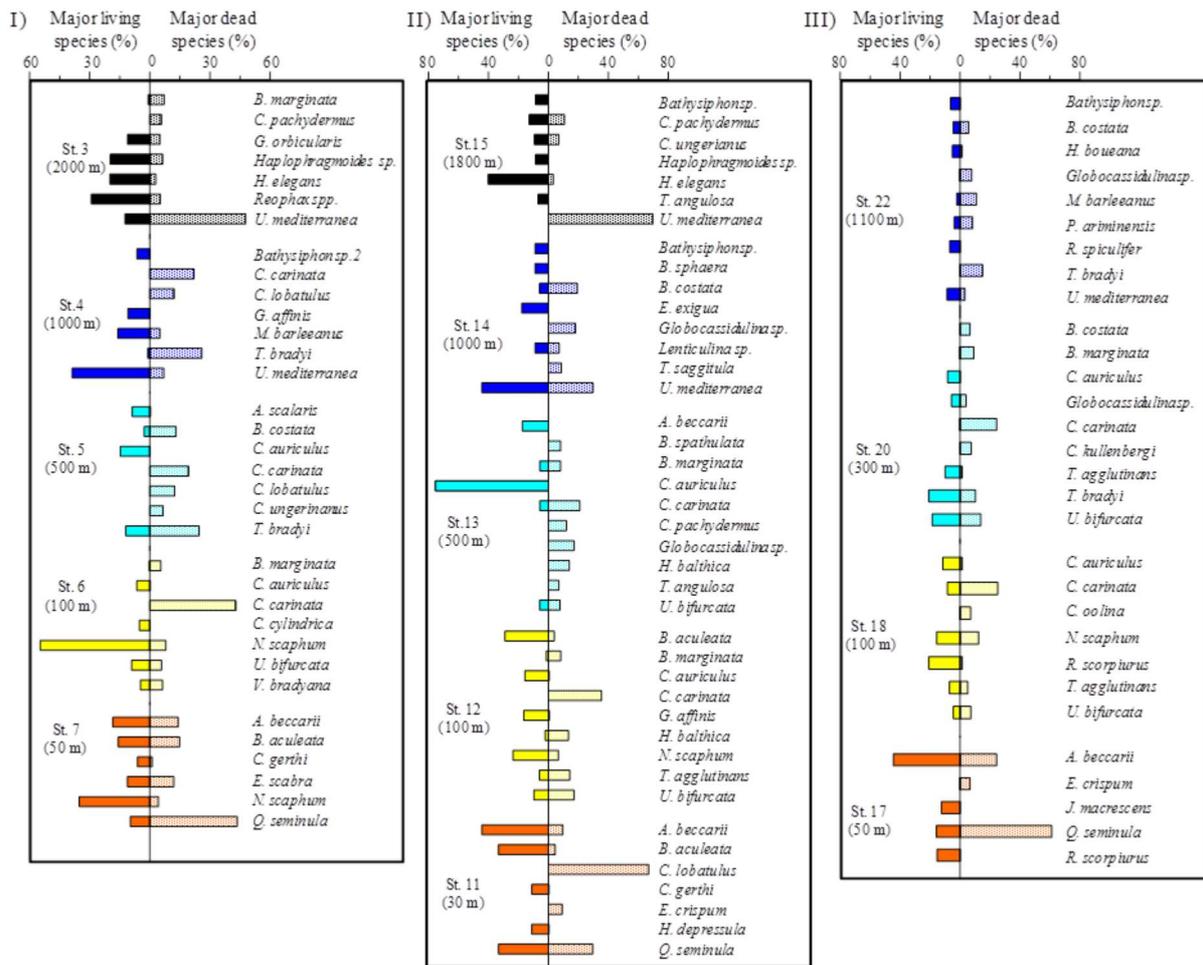


Figure IV.8: Dead and Living percentages of major species at the 23 stations.

In our study area, most of living agglutinated species such as *Clavulina cylindrica*, *Haplophragmium sp.* and *Reophax spp.* species show higher abundances in the living community (Fig. IV.8). *Reophax spp.* are commonly impacted by early diagenetic processes and disappear in dead fauna (Mackensen et al., 1990; Schumacher et al., 2007) which may also explain the absence of *Bathysiphon spp.*, *Jadammina macrescens* and *Rhabdammina sp.* in the dead community (Appendix 3). These taxa show clear test fragility after their death while other agglutinated taxa such as *E. scabra* or *Textularia agglutinans*. *E. scabra* and *Textularia spp.*, commonly found in the living fauna and well preserved in the dead community, were could be considered as resistant taxa in surface sediment (Duros et al., 2012). *E. scabra* (called *Eggerelloides scabrus*) was shown to be well preserved down to 150 cm in the sedimentary column in the Portuguese Margin but disappeared below this depth because of the its low preservation in deep sediments (Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a).

Calcareous tests could be dissolved, in particular aragonitic taxa such as *H. elegans* or *Gyroidina orbicularis*, previously described as fragile taxon (Duros et al., 2012, 2013), which are always highest in the living community (Fig. IV.8). *C. auriculus* were often observed in the living community with partially broken tests suggesting a possible destruction of tests, contrary to more protected area where this taxa could be found in high amount in the dead community like in Arabian Sea (Schumacher et al., 2007).

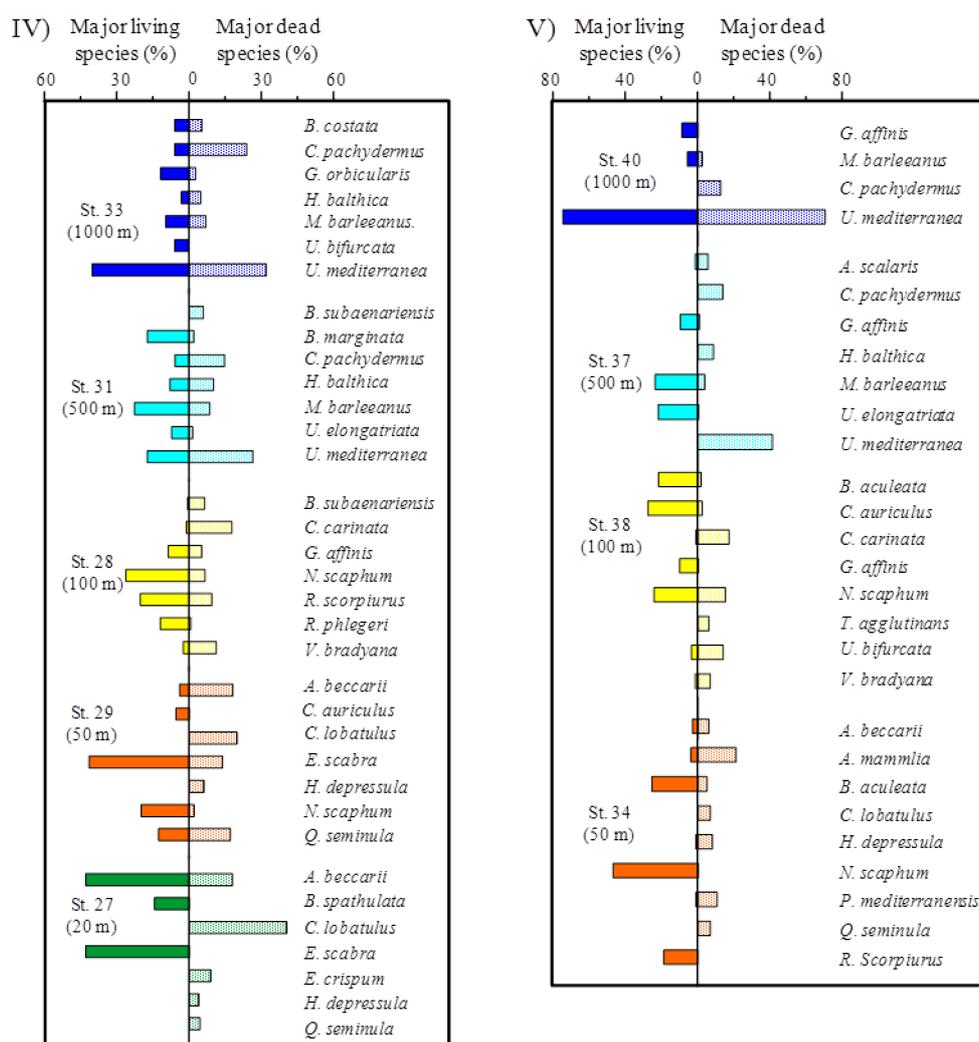


Figure IV.8 continued.

IV.5.2.2 Production rates of benthic foraminiferal tests

Benthic foraminifera microhabitats are linked to the sediment organic matter content and oxygenation (e.g., Jorissen et al., 1995). Deep infaunal species, associated with high

organic fluxes and low oxygen concentration are generally considered as low test producers, while in well oxygenated environments, shallow infaunal species have high test production triggering a short time-life and large number of tests in the dead community (Loubere, 1989; De Stigter et al., 1999; Duros et al., 2012).

In our study, *Cibicides spp.*, *Elphidium crispum*, *Planorbulina mediterraneensis*, *Planulina ariminensis* and *Q. seminula* have higher proportions in the dead fauna (Fig. IV.8). All these species are characterized by surface sediments microhabitats in well oxygenated and oligotrophic conditions (Murray et al., 2006). *C. lobatulus* was exclusively found in the dead community, at the shallowest stations off the Mondego and Tagus rivers between 20 m and 50 m water depths. This species was previously described as an indicator of bottom current velocity in the Gulf of Cadix, where its epiphytic habitat allows the catchment of organic particles within bottom currents (Schönfeld, 2002). The presence of *C. lobatulus* suggests intermittent periods of high energetic environments close to river mouths where this taxon is adapted. This result may indicate that our sampling period is not corresponding to the strongest bottom current velocities in the study area. Tagus coastal stations are also characterized by the presence of *H. depressula*, a typical estuarine species (Hayward, 1993; Debenay and Guillou, 2002). The presence of this species may suggest exports from the Tagus estuary to the shelf during flood events. *A. mammlia*, a species known to tolerate highly polluted environments (Elshanawany et al., 2011), was only found at coastal station off the Sado River. This is in good agreement with observations of living fauna off the Sado River suggesting anthropogenic pollution (Dessandier et al, 2015b).

Conversely, *Globobulimina spp.*, *Melonis barleeanus* and *Chilostomella oolina* were predominantly observed in the living community. This is in agreement with longer life-time and low test production rate of deep infaunal species, they were already found preferentially in the dead community in Cap Blanc (Jorissen and Wittling, 1999). Deep infaunas may survive during several months in anoxic sediments, sometimes with inactive behavior, where organic matter is in sufficient amount.

IV.5.2.3 Seasonal response and rivers discharges

Living faunas characterizes late winter period conditions during maximal runoff times and when upwelling is not yet active. The dead fauna, found in the first 10 cm of sediment cores within the Portuguese shelf, represents approximately one decade (Dias et al., 2002),

therefore including numerous seasonal upwelling events. Consequently, the comparison between dead and living faunas allows us to precise which species may live during the upwelling period and which are more specialized to winter period.

A first group of species could be associated with active upwelling conditions. *Bolivina subaenariensis*, *C. carinata*, *G. subglobosa*, *Hyalinea balthica* and *V. bradyana* are present in substantially higher amount in the dead faunas compared to the living ones (Fig. IV.8). These species are opportunistic of high phytodetritic content associated with blooms, predominantly triggered during upwelling season (Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a; Martins et al., 2006a). These species are commonly much more present in the dead community in many dead/living foraminiferal comparison studies (De Stigter et al., 1999; Duros et al., 2013). *C. carinata* is particularly dominant in the dead community in all transects at 100 m water depth within the different mud patches. This area of fine sediment cover is the most enriched in organic matter of the Portuguese Margin (Dessandier et al., 2015b) suggesting that *C. carinata* is the best competitor in eutrophic environments. *B. costata*, *B. marginata* and *U. mediterranea* were also mainly found in the dead fauna (Fig. IV.8). *B. costata* and *B. marginata* were also described as susceptible of being easily transported by bottom currents (Duros et al., 2013), where they were observed until 1000 m water depth in the dead fauna and only close to the coast in the living fauna. However, we found these species in both living and dead communities at different water depths suggesting that postmortem transport for these taxa might not be an issue in our study area. These species are known to respond fast to high fresh organic matter inputs (Murray, 2006) and therefore should rather be observed during the seasonal upwelling (Duros et al., 2012). *U. mediterranea* and *U. bifurcata* seem to be adapted to live during all the year, in enriched sediments in pre-degraded organic matter at deep environments for *U. mediterranea* and with high phytodetritic content for *U. bifurcata* (Fontanier et al., 2002; Contreras-Rosales et al., 2012; Dessandier et al., 2015a). Consequently, these species might be able to live during active upwelling conditions and to survive during winter period if the primary production is sufficient.

A second group, including as major species *N. scaphum*, *C. auriculus*, *A. beccarii*, *B. aculeata* and *E. scabra*, were mostly found in the living community, appears clearly linked with winter conditions. *N. scaphum* was described as the best competitor in all shelf eutrophic stations during winter period (Dessandier et al., 2015a). *N. scaphum*, *C. auriculus*, *A. beccarii*, *B. aculeata* and *E. scabra* show a fluvial influence, with higher abundances in the living community at coastal stations, where mixed source of organic matter was measured

(Dessandier et al., 2015b, Fig. IV.8). Richer exports of labile organic matter exported by the Douro, Mondego, Tagus and Sado rivers probably explain this behavior. *R. phlegeri* also represents a specialist of river discharges, focused on Tagus plume (Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a) which is predominantly abundant in the living fauna. Most of these species are well known to be adapted to river influenced environments (Mojtahid et al., 2009; Mendes et al., 2012, 2004; Goineau et al., 2011).

IV.5.2.4 Synthesis of major species behavior

In order to investigate which species account for most of the variation between living and dead faunas, we calculated a living/dead ratio expressed as: $L/(L+D)$ for major species of all stations (Fig. IV. 9). All $L/(L+D)$ results are given in appendix 3. Values between 0 and 50% indicate a major proportion in the dead community while percentages between 50 and 100% show a major proportion in the living community.

At coastal sites, *Q. seminula* and *E. crispum* have a $L/(L+D)$ ratio of 23% and 9%, respectively. At deeper sites, *Cibicides* species such as *C. pachydermus* or *Cibicides wuellerstorfi* indicate similar behavior with $L/(L+D)$ of only 15%. *G. affinis* reveals opposed behavior with $L/(L+D)$ of 83%. At mid-shelf stations, *C. carinata* and *V. bradyana* have specially low $L/(L+D)$ values with respectively 6% and 25% because of the upwelling events influence. *U. mediterranea* and *U. bifurcata* have intermediate $L/(L+D)$ values of 47% and 53% respectively indicative of tolerance for active and less active upwelling conditions. *N. scaphum* (79%) and most of the other species described as tolerant of fluvial inputs have also high $L/(L+D)$ values: *C. auriculus* (95%), *A. beccarii* (62%), *B. aculeata* (80%) and *E. scabra* (74%). At deep sites, the agglutinated species (grouped in “agg. spp.”) show $L/(L+D)$ of 83%, consequently to low preservation rates of some fragile species, especially species which agglutinate coarse particles such as *Reophax spp.* and branched agglutinated species such as *Bathysiphon sp.* or *Rhabdammina sp.*

IV.5.3 Variations of dead faunal composition with sediment depth

All studies comparing living and dead benthic foraminiferal communities do not always compare the same sediment layers for the living and dead faunas. In the Iberian Margin, previous works based on dead and living benthic foraminifera were conducted on

surface sediments (0-1 cm) (e.g., Diz and Frances, 2009; Mendes et al., 2013). The first cm was however described likely biased due to microhabitats and tests production rates (Loubere, 1989; De Stigter et al., 1999; Duros et al., 2012). Consequently, the 4-5 cm layer was usually chosen (Duros et al., 2012, 2013), as well as the 2-3 cm layer or 3-4 cm layer (Goineau et al., 2015). Several layers by station were chosen in other studies (De Stigter et al., 1999; Jorissen and Wittling, 1999) until 5 cm sediment depth. In this work, we investigate the vertical variation of faunas with four different sediment layers until 8 cm sediment depth, in order to evaluate the required analytical effort to prevent biases. To restrain the number of samples and the analytical time, stations from different water depths and location relative to rivers were selected.

Vertical distributions of the dead faunas show very steady trend down the sediment. Only two cores at deep stations, off Tagus and Douro rivers (respectively St. 3 and 33), present samples with low similarities (Fig. IV.3).

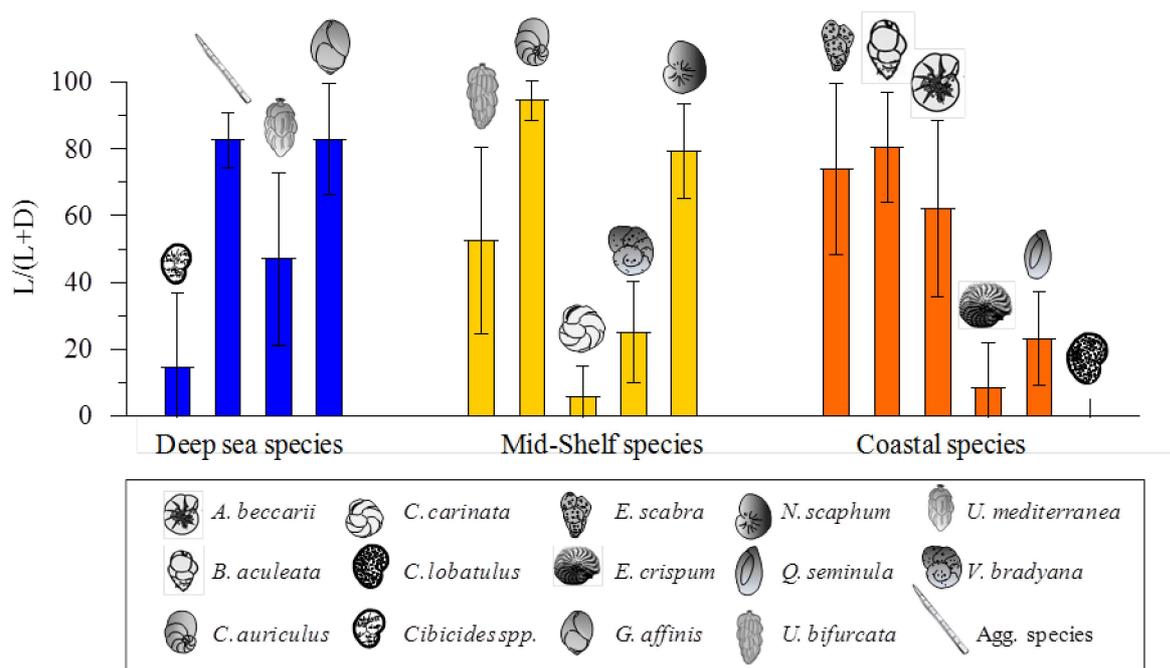


Figure IV.9: $L/(L+D)$ values of the dominant groups and species of the study in function of water depth.

The lower similarity was found at the deepest St. 3, suggesting that water depth is an important parameter when concerning the benthic fauna preservation. Deepest stations are composed by numerous agglutinated species such as *Bathysiphon spp.*, *G. caroides*,

Haplophragmium sp. and *Reophax spp.* The organic nature of the cement of these agglutinated species will be more easily degraded and hence these species might rapidly disappear with increasing depth within the sediment. This is particularly shown by the very variable contributions of *Bathysiphon spp.* and *G. caroides* at St. 3 and 33, respectively. Agglutinated species of more costal environments such as *E. scabra* and *Textularia spp.* are better preserved probably because of the finer grains agglutinated in its tests. Despite the weaker preservation at deepest stations, the vertical preservation of the tests of benthic foraminifera for the shelf and supper slope of the Portuguese margin is overall very good as shown by the Spearman's correlation between the faunal matrices of the 4 layers (Table IV.2). These results show that, for the Iberian shelf at least, living-dead benthic foraminiferal comparison using one reference sample for the dead fauna is reliable as the dead faunal signal does not show much change with sediment depth at least down to 10 cm.

IV.5.4 Implications for paleoenvironmental studies

Taking into account that deep environments are characterized by more various species preservation, mainly due to agglutinated species, is required. Paleo-investigations from sediment cores of deep environments are thus less representative in term of benthic foraminiferal record than those from the shelf in the Iberian Margin. Benthic foraminifera assemblages from paleo-records are often use as indicator of past primary productivity. Living-dead benthic foraminiferal comparison, however, is essential in the perspective of the use of fossil benthic foraminiferal assemblages for paleoenvironmental investigations. Fossil assemblages are commonly considered as a good indicator of the original environment (Murray, 2006). Recent studies on the southern Iberian Margin show that only 5% of the benthic foraminiferal faunas are affected by sedimentary degradation between the dead community and fossil record (Mendes et al., 2013). Nevertheless, the fossil record may be degraded before as underlined by superior differences between living and dead faunas in our results (Fig. IV.7). We may attribute these differences to the seasonal effect, living faunas being representative of the winter period only. Knowledge of benthic foraminiferal communities for different seasons is consequently crucial to interpret paleo-records. Phytoplanktonic blooms favor development in large amounts of opportunistic species and high competitor which generally overprints the fossil record, especially under the influence of seasonal upwelling. More specialized species such as taxa found where fluvial inputs are

important or fragile species have first to be considered in modern environments to improve the faunal interpretation in a paleoenvironmental perspective. In addition, very similar vertical composition of the dead faunal suggests a good preservation down cores. Consequently, the Iberian Margin appears to be a clear area for paleoenvironmental investigations.

IV.6 Conclusions

In this paper, we show the importance of dead-living comparison for environmental and paleoenvironmental studies based on benthic foraminifera. We discussed the very low vertical variation of dead faunal distribution along sediment cores and suggested that only one sample is significantly representative of dead faunal record for our study area.

Major species of Portuguese Margin were identified for modern time and these results complete the knowledge of a global area where benthic foraminiferal distribution is well known.

The comparison of dead-living faunal distribution has shown that (1) seasonal response of opportunistic species is mainly responsible for large differences between living and dead community. *C. carinata*, *G. subglobosa* and *V. bradyana* are the major taxa of phytoplanktonic bloom period, maybe enhanced by Portuguese seasonal upwelling events. *A. beccarii*, *B. aculeata*, *C. auriculus*, *E. scabra* and *N. scaphum* are the major taxa of winter period during the influence of river discharges.

(2) Biological and taphonomic processes are also responsible for a large part of this difference. Preservation of agglutinated and fragile tests is a crucial factor, with strong degradation of *Bathysiphon spp.*, *Reophax spp.* for agglutinated species and *H. elegans* for calcareous species. Foraminiferal production rate of tests has shown higher dead abundances of epiphytic species and shallow infaunal species such as *E. crispum*, *Cibicides spp.* and *Q. seminula* while deep infaunal such as *G. affinis* and *M. barleeanus* are more abundant in living community.

(3) Such comparison is essential for paleo-studies as it allows a better understanding of the bias in the fossil records. Occurrences of typical riverine species may be used for paleo-reconstructions of Portuguese river floods, taking account that opportunistic species indicative of spring-bloom could largely decrease proportions of winter species in fossil records.

Acknowledgments

The research leading to these results has received funding from the European Research Council (ERC) under the European Union's Seventh Framework Program (FP7/2007-2013) ERC grant agreement [226600]. We thank to the crew of the R/V Pelagia and Silvia Nave at LNEG for the help of the PACEMAKER cruise preparation.

Chapitre V

Variations des assemblages de foraminifères benthiques dans la *mudbelt* du Tage au cours des derniers 5 700 ans : Influence des décharges du Tage

Variations of benthic foraminiferal assemblages in the Tagus mudbelt during the last 5700 years: Implication for the influence of Tagus River discharges

Dessandier Pierre-Antoine^a, Bonnin Jérôme^a, Lambert Clément^b, Warden Lisa^c, Malaizé Bruno^a, Sinninghe Damsté Jaap, S^c, Kim Jung-Hyun^{c,s}.

^aUMR-EPOC 5805 CNRS, Université de Bordeaux, Allée Geoffroy St Hilaire, 33615 Pessac, France

^bLemar UMR 6539, Université de Bretagne Occidentale, IUEM Technopôle Brest-Iroise, rue Dumont d'Urville - 29280 Plouzané, France

^cNIOZ Royal Netherlands Institute for Sea Research, NL-1790 AB Den Burg, the Netherlands

^sPresent address: Department of Marine Science and Convergence Technology, Hanyang University ERICA campus, 55 Hanyangdaehak-ro, Sangnok-gu, Ansan-si, Gyeonggi-do 426-791, South Korea.

*Corresponding author:

E-mail: p.dessandier@epoc.u-bordeaux1.fr

Cet article est à soumettre dans la revue *Palaeoceanography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*

Key words: Holocene, Benthic foraminifera, Portuguese Margin, Tagus discharges, Upwelling.

Résumé

Une carotte de 10 m de long, échantillonnée à 86 m de profondeur au large du Tage (marge ouest-ibérique, Portugal), a été analysée dans le but d'évaluer le lien entre les variations des assemblages de foraminifères benthiques et les décharges du Tage au cours des 5 700 dernières années. Les assemblages de foraminifères benthiques ont été étudiés à haute résolution dans une approche multiproxy, comprenant les isotopes stables du carbone et de l'oxygène mesurés sur l'espèce *Nonion scaphum*, des paramètres organiques (TOC, TN, C/N ratio, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, $\delta^{15}\text{N}$, indice BIT), la susceptibilité magnétique et des analyses XRF. Trois périodes distinctives, basées sur les données environnementales ont été identifiées : 1) une période de décharges maximales du Tage, 2) puis des conditions d'upwelling intenses et 3) et enfin de fortes décharges du Tage. Les données sont caractérisées par une alternance de périodes d'upwellings intenses, illustrées par la dominance de *Cassidulina carinata*, *Valvulineria bradyana* et *Bulimina marginata*, et des périodes de fortes décharges du Tage dominées par *N. scaphum*, *Ammonia beccarii* et *Planorbulina mediterraneensis*. Au cours de la première période (5 700-2 250 ans cal. BP), les décharges du Tage étaient les plus fortes, transportant le matériel issu des rivières plus au large, empêchant ainsi la mise en place de la *mudbelt*. Pendant la seconde phase (2 250-1 250 ans cal. BP), la réduction des décharges du Tage a favorisé la construction de la *mudbelt* et fortement influencé l'environnement benthique en créant un stock important de matière organique et une baisse progressive de la qualité de celle-ci. Au cours de la troisième période (1 250 ans cal. BP-actuel), des upwellings intenses et de fortes décharges du Tage ont été enregistrés avec l'augmentation du stock d'éléments continentaux dans la *mudbelt*. De plus, nos résultats ont montré que les variations des assemblages de foraminifères benthiques répondent aux périodes climatiques bien connues de la fin de l'Holocène dans la zone comme : *Roman Period*, *Dark Ages*, *Medieval Warm Period* et *Little Ice Age*. Finalement, notre enregistrement démontre que les assemblages de foraminifères benthiques peuvent être utilisés en tant que bio-indicateurs des décharges de rivière.

Abstract

We analyzed a 10 m long sediment core retrieved at 86 m water depth off the of Tagus River (Western Iberian Margin, Portugal) in order to investigate a linkage between variations of benthic foraminiferal assemblages and Tagus River discharges for the last 5700 year. High resolution benthic foraminiferal assemblages were studied to reconstruct in a multiproxy approach with stables carbon and oxygen isotopes on the species *Nonion scaphum*, organic matter parameters (TOC, TN, C/N ratio, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, $\delta^{15}\text{N}$, BIT index), magnetic susceptibility and XRF analyses. Based on the environmental parameters, three distinctive periods were identified: 1) Highest Tagus discharges, 2) Intense upwelling conditions and 3) Intense Tagus discharges. The data are characterized by alternative intense upwelling periods, shown by the highest dominance of *Cassidulina carinata*, *Valvulineria bradyana* or *Bulimina marginata*, while strong Tagus exports periods are revealed by increase of *N. scaphum*, *Ammonia beccarii* and *Planorbulina mediterraneensis*. During the first period, (5700-2250 cal. yr. BP), the Tagus River discharge was the strongest, transporting the riverine material further offshore and thus preventing the mudbelt establishment. During the second period, (2250-1250 cal. yr. BP) decrease of Tagus River discharges favored the Tagus mudbelt build-up and strongly influenced the benthic environment by creating an organic matter stock and a progressive decrease of the organic matter quality. During the third period (1250 cal. yr. BP to present), intense upwelling and Tagus discharges were recorded with increase of terrestrial elements stock in the mudbelt. Furthermore, our results showed that variations in benthic foraminiferal assemblages mimicked the well-known climatic periods in the study area such as Roman Period, Dark Ages, Medieval Warm Period and Little Ice Age. Accordingly, our study strongly suggests that benthic foraminiferal assemblages can be used as a bio-indicator to trace the influence of river discharges.

V.1 Introduction

Benthic foraminiferal assemblages in the last decades were usually considered in paleoceanography to investigate biostratigraphy, paleobathymetry and abiotic conditions such as temperature, salinity and pH (Jorissen et al., 2007 and references therein). The TROX model (Jorissen et al., 1995) established that oxygen concentration and organic matter content in the sediment are the major parameters controlling the distribution of benthic foraminifera.

Further studies emphasized the importance of the quality of the organic matter for the composition of living benthic foraminifera faunas in various marine environments (e.g., Goldstein and Corliss, 1994; Suhr et al., 2003; Fontanier et al., 2005, Goineau et al., 2011, Dessandier et al., 2015a). Benthic foraminifera are especially well known to follow high marine algal production (e.g., Kitazato et al., 2000). After a phytoplanktonic bloom, these organisms respond very quickly to this fresh organic matter flux (Fontanier et al., 2003). The organic matter supply and quality controlling the benthic foraminiferal distribution in continental shelves is also partly dependant of the terrestrial inputs. This is particularly sensitive in river-dominated shelves where living benthic foraminifera have been identified to respond to river inputs (e.g., Mendes et al., 2004; Mojtahid et al., 2009; Goineau et al., 2011). Dessandier et al. (2015b and c) have showed from studies on living and dead faunas that some species could be used as bio-indicator of river discharge and upwelling intensity in the Portuguese margin. Climate changes in this area are already well known (Desprat et al., 2003, Abrantes et al., 2005, Lebreiro et al., 2006, Abrantes et al., 2008) and will be used to better constraint the faunal interpretations. These studies identified the North Atlantic Oscillation (NAO) as partly responsible for climate changes during the late Holocene, controlling the upwelling intensity and humidity of the Iberian Peninsula.

In this paper, we propose to test the applicability of these benthic foraminifera as bio-indicators of past upwelling intensity and river discharge changes on a late Holocene sequence from the Tagus prodelta using a multi-proxy approach thanks to organic parameters (TOC, TN, C/N, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$), XRF data, benthic foraminifera and carbonate stable isotopes. Based on living and dead benthic foraminiferal studies, we apply recent results (Dessandier et al., 2015b and c) to interpret the faunal distribution and compare climatic changes of the late Holocene with faunal response off the Tagus River during a period of a large river regime change.

V.2 Study area

The western Iberian Margin is a narrow shelf of 20 to 34 km wide (Dias et al., 2002). The shelf break takes place between 130 and 150 m water depth, with marine sediment distribution along the shelf mainly influenced by sediments supplied by three main rivers: Douro, Tagus, and Sado (Dias et al., 2002; Jouanneau et al., 1998). On the inner shelf, the hydrodynamic is driven by the river flows inducing a particle deposition of different size in

function of the fluvial flow velocity. Due to these terrestrial material inputs, marginal sediments are coarser at shallow water depth and tend to decrease offshore. At around 100 m water depth, where the river flow decreases, the fine particles are deposited in accumulation areas, stretching parallel to the coast, called the mudbelt. These accumulation zones are composed by organic matter from mixed marine, estuarine and terrestrial sources (Alt-Epping et al., 2009; Schmidt et al., 2010).

Between May and September, the Azores high pressure system is moved closer to the coast, which together with the associated northerly winds makes the colder, less salty and nutrient enriched subsurface water (from 60 to 120 m depth) rise to the surface along the Iberian Margin (Fiúza, 1983). This upwelling leads to increased productivity in summer (July to September) along a 50 km wide zone. The main upwelling front is oriented along the bathymetry off the 100 m isobath in the northern part of Iberian Peninsula and turning slightly offshore southward (Peliz et al., 2002). Most of the primary production increases during upwelling periods, especially cyanobacterias and diatoms which are dominant on the Iberian Margin and well described by the Chlorophyll a content (Tilstone et al., 2003). Other phytoplanktonic blooms occur in spring, between April and May, and in autumn, in November (Ferreira and Duarte, 1994). These blooms are mainly triggered by river discharges which exports nutrients from the continent to the shelf (Varela et al., 2005; Prieto et al., 2009). In winter, the Azores move southward resulting in southerly winds and downwelling conditions. The downwelling conditions lead to deposition of sediment on the shelf (Frouin et al., 1990). Winter storms can remobilize sediment and transport it northward by bottom currents (Dias et al., 2002; Vitorino et al., 2002) and eventually deposit it in the mid-shelf mudbelt, between 50 and 130 m water depth (Vitorino et al., 2002).

This study is located in the mudbelt off the Tagus River (Fig. V.1) under the influence of the NAO. The Tagus River is the longest Iberian river of 1,008 km long, located in the central part of the Peninsula. The Tagus watershed is about 80,600 km² and has an annual mean water discharge of 360 m³ s⁻¹ (Jouanneau et al., 1998) with a strong seasonal changes in discharge from 1 to 2,200 m³ s⁻¹ (Atlas Nacional de España, 1993). The Tagus River has a big mesotidal estuary with an area of 340 km² (Vale and Sundby, 1987). The river mouth is located in Lisbon, the main Portuguese city.

V.3 Late Holocene climatic conditions

The Holocene was much studied in the Iberian Margin where rapid climatic changes were identified, mainly controlled by the NAO and solar irradiance (e.g. Desprat et al., 2003; Lebreiro et al., 2006). The Holocene is characterized by a relative stable climate within the Quaternary, under millennial scale variability (Bond et al., 1997). The last thousands years are marked by short-scale climatic changes such as Medieval Warm Period (MWP) and Little Ice Age (LIA) (deMenocal et al., 2000; Trouet et al., 2009). Even if the nature and chronology of these events are still discussed (Desprat et al., 2003; Ortega et al., 2015; Swingedouw et al., 2015), the influence of these abrupt changes was classically observed in the Iberian Margin (Abrantes et al., 2005; Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a). Dark Ages (DA) and Roman Period (RP) also impacted Iberian deposits and characterized late Holocene climate in the region (Desprat et al., 2003; Rosa et al., 2007). In the southern Europe, solar activity and NAO influence oceanic temperature, salinity and primary production (Lebreiro et al., 2006, Fig. V.1). Moreover, the major climatic changes i.e., MWP and LIA, were described as controlled by positive and negative phase of NAO, respectively (Lebreiro et al., 2006; Trouet et al., 2009). During negative NAO phases, the Iberian Margin is marked by increased humidity responsible for strengthened riverine discharges (Bernárdez et al., 2008). The opposed positive NAO phase is correlated with increasing of the Iberian coastal upwelling (Lebreiro et al., 2006). Active upwelling periods are the major control of marine trophic conditions in this area (Fiúza, 1983) with maximal organic carbon exports to the seafloor (Jouanneau et al., 1998). Nevertheless, strong Iberian rivers discharges, during reduced influence of upwelling periods, are characterized by strong exports of continental nutrients triggering large increase of phytoplanktonic production (Prieto et al., 2009; Rodrigues et al., 2009). Upwelling activity and fluvial discharges are consequently the two major parameters controlling the marine biology on the Iberian Shelf (Lebreiro et al., 2006) as the two major sources of organic matter for benthic organisms.

V.4 Material and Methods

The core 64PE332-30-2 (hereafter referred to core 30) was taken in March 2011 during the Pacemaker 64PE332 cruise, on board the R/V *Pelagia* (38°39'04''N, 9°28'13''W). This 978 cm long kullenbergi piston core was retrieved from the Tagus mudbelt at 82 m water depth (Fig.V.1). Sediment samples of 1 or 2 cm thick were sampled every 10 cm and washed

through 63 and 150 μm sieves. From the size fraction $>150 \mu\text{m}$ only, 101 samples of benthic foraminifera were counted under stereomicroscope for this study. A minimum of 250 specimens were counted after splitting using Otto microsplits. Diversity indices (Shannon and Evenness indices) were calculated using the software PAST (PAleontological STatistics; Version 2.14; Hammer et al., 2001). Dead modern and living results of benthic foraminifera from the interface 64PE332-28-1 sediment core (Dessandier et al., 2015c), were used to calibrate species interpretations because of the very close sampling site of the two cores (Fig. V.1).

The age model was built based on the magnetic susceptibility (MS) and 7 accelerated mass spectrometry (AMS) ^{14}C radiocarbon dates (Table 1). The MS was measured on board at 5 cm intervals using a Bartington MS2C magnetic susceptibility meter with 12-cm diameter loop. The final age model was achieved by a comparison of the magnetic susceptibility record published by Abrantes et al. (2008) and Alt-Epping et al. (2009). The ^{14}C data calibration was made using the program CALIB V0.6 with the Marine13 calibration curve (Stuiver and Reimer, 1993) and a reservoir age of 400 years, because of no regional effect in our sampling area (Abrantes et al., 2005). AMS ^{14}C ages were converted in calendar years (age before present, BP) and are presented in BP in the following parts to simplify the text.

The 978 cm of the core 30 were scanned with an Avaatech XRF core scanner at NIOZ at 1-cm resolution. Detailed bulk-chemical composition records acquired by XRF core scanning allow accurate determination of stratigraphical changes as well as assessment of the contribution of the various components in lithogenic and marine sediments (Stuut et al., 2014). The XRF core scanner uses energy dispersive fluorescence radiation to measure the chemical composition of the sediment as element intensities in total counts or counts per second (Tjallingii et al., 2007). After cleaning and preparation of the archive-half core surface and covering with SPEX Certi Ultralene[®] foil, the core was measured at both 10 kV and 30 kV.

Prior to the geochemical analyses, sediments were freeze-dried and grounded. Total nitrogen (TN) and $\delta^{15}\text{N}$ were measured with a Thermo-Scientific Flash 2000 Elemental Analyzer interfaced. The analyses were determined at least in duplicate and the analytical error was on average better than 0.1 wt.% for the TN content. TOC and stable carbon isotope analysis of TOC ($\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$) were analyzed with a Thermo Flash EA 1112 Elemental Analyzer interfaced with a Thermo Finnigan Delta^{Plus} mass spectrometer, after being decarbonated with 2 mol L⁻¹ HCl overnight at 50°C. For all samples, TOC is expressed as the weight percentage

of dry sediment (wt. %). Isotope values were calibrated to a benzoic acid standard ($\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}} = -27.8 \text{ ‰}$ with respect to Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) calibrated on NBS-22 and corrected for blank contribution. These analyses were determined at least in duplicate and the analytical error was on average better than 0.1 wt. % for the OC contents and $\pm 0.2 \text{ ‰}$ for $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$. The C/N ratio was calculated as the division of $\text{C}_{\text{org}}/\text{N}_{\text{total}}$. The glycerol dialkyl glycerol tetraethers were analyzed and the BIT index (Branched Isoprenoid Tetraether) was calculated as an indicator of continental organic carbon inputs as previously described by Zell et al. (2015).

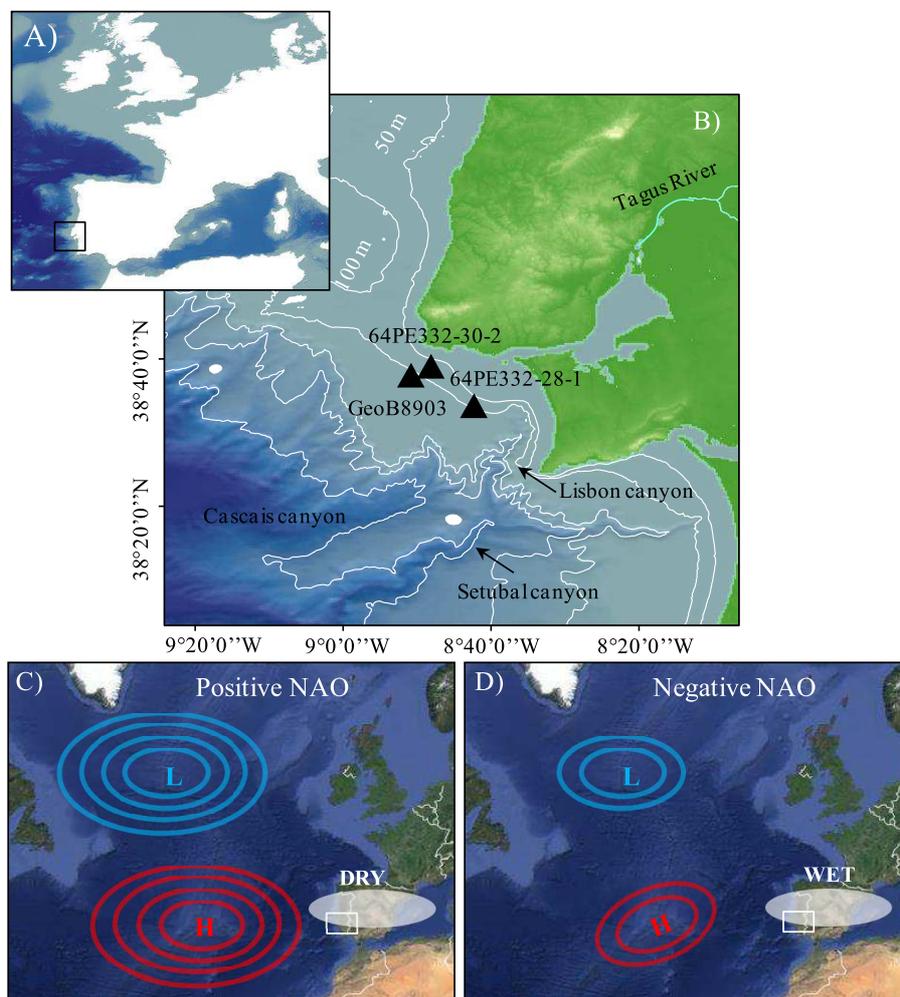


Figure V.1: A) General location map of the study area and B) detailed map with the core locations considered in this study. 64PE332-30-2 is a pistoncore for paleoenvironmental records. 64PE332-28-1 is a multicore for modern benthic foraminiferal analyses. C) Positive and D) Negative phase of NAO with L = Iceland low pressure system and H = Azores High pressure system.

Benthic isotopic analyses were made on monospecific samples of the species *Nonion scaphum* which is present all along the core and is typical of the Iberian mudbelt (Dessandier et al., 2015b). For each sample, 3 or 4 specimens were handpicked and dissolved in acid via the Micromass Multiprep autosampler system. The resulting carbon dioxide gas was subsequently analyzed against the international reference standard NBS 19, using an Optima Micromass mass spectrometer. Triplicate measurements were made for each depth horizon (1 cm) to reduce uncertainties. All measurements have been done at EPOC laboratory, university of Bordeaux. The analytical precision is better than 0.05‰ for $\delta^{18}\text{O}$ and 0.03‰ for $\delta^{13}\text{C}$. Isotopes were already measured on this species: *Nonion asterizans* in the Tagus prodelta, where variation of $\delta^{13}\text{C}$ has been interpreted as productivity record and $\delta^{18}\text{O}$ has been interpreted as temperature and salinity record. This previous record of $\delta^{18}\text{O}$ on *N. asterizans* showed the same trend as the others species in modern times while $\delta^{13}\text{C}$ differed between different species and can be affected by microhabitats (Bartels-Jónsdóttir et al., 2006b).

V.5 Results

V.5.1 Sedimentological features and age model

Magnetic susceptibility (MS) from core 30 was compared with core GeoB 8903 (Abrantes et al., 2008) that was also retrieved in the Tagus prodelta at ~100 m water depth (Fig. V.1). MS and grain size distribution of the core GeoB 8903 are plotted as a function of age determined by Alt-Epping et al. (2009) while MS and Ca of the core 30 are plotted as a function of core depth (Fig. V.2). Similar trend signal of the MS was identified in the two cores and Ca measured by XRF also shows similar trend with grain size measured on the core GeoB 8903. The MS profile shows three periods with a first increase above 800 cm core depth and a second larger increase above 400 cm. This trend is opposed with Ca which reveals two successive steps of decrease.

The ^{14}C AMS dating points of the two cores considered in this study are summarized in Table 1. Because of the low number of dating points in the upper part of core 30, we correlated core 30 with GeoB 8903 based on the MS and identified 4 points (Table V.1, Fig. V.2). The final age model of core 30 reveals that the sedimentation rates were increasing during the record with a first phase of $\sim 0.06 \text{ cm yr.}^{-1}$ from 5700 to 2200 cal. yr. BP. In a second phase, between 2200 and 1300 cal. yr. BP, the sedimentation rate was about 0.35 cm

yr.⁻¹ and at the end of the record, between 1300 cal. yr. BP to present, the sedimentation rate was about 0.52 cm yr.⁻¹.

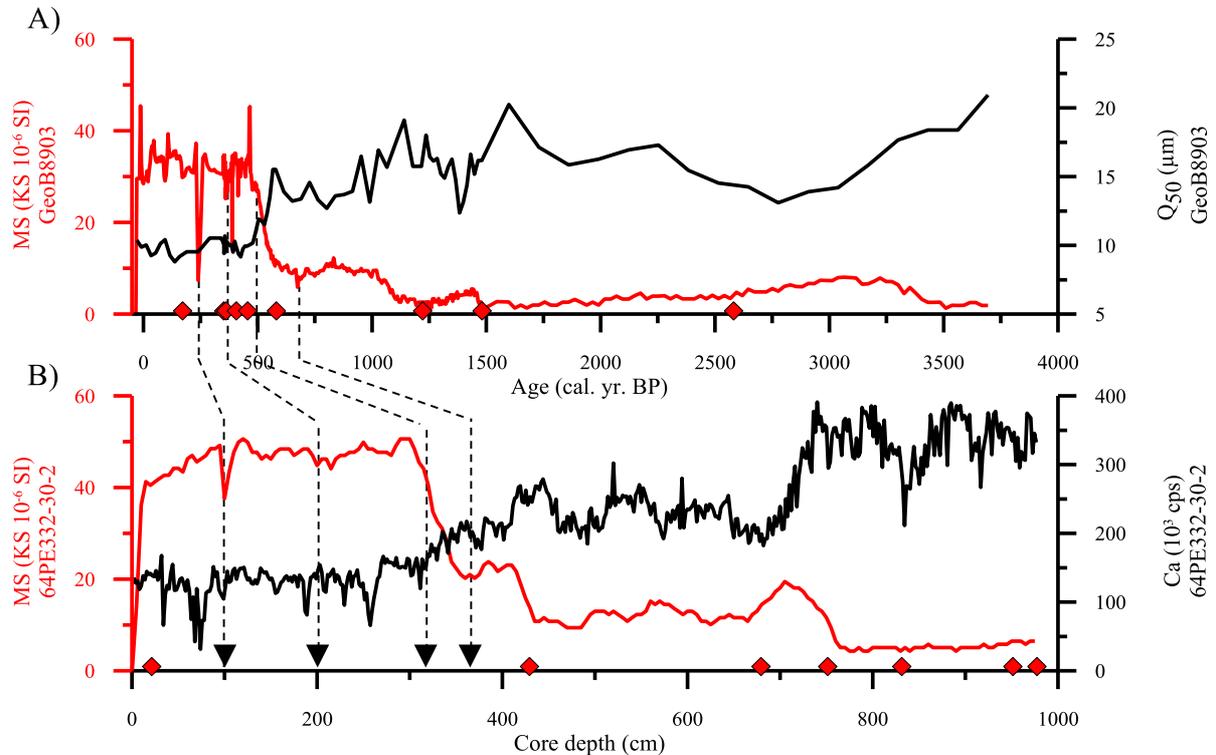


Figure V.2: Comparison of Ca with magnetic susceptibility (MS) of this study with MS and grain size (Q₅₀) from the core GeoB 8903 (Abrantes et al., 2008; Alt-Epping et al., 2009). 14C data points are represented by red diamonds. The tie points of 64PE332-30-2 with GeoB 8903 based on the MS similarity were indicated by filled black triangles.

V.5.2 Environmental settings

XRF, organic matter and benthic foraminiferal isotopes data are plotted in Fig.V.3. The three periods previously identified thanks to the major changes of MS and Ca curves were presented with environmental parameters in this figure.

From 5750 to ~2250 cal. yr. BP, the period I, shows high Ca and minimal Fe, Pb and Cu. Resolution of organic compounds is lower in this dataset. During this period, the BIT index is low and stable, below ~0.04, the TOC is also stable at around 0.9%, the $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ is about -24.3‰ and the $\delta^{15}\text{N}$ is about 3.9‰. The TN is the only organic parameter which slightly increases during this phase, from 0.04 to 0.08%. The C/N ratio shows an opposite

trend with a clear decrease from 18 to 11. Both carbon and oxygen stable isotopes slightly decrease during this interval, $\delta^{18}\text{O}_{\text{bf}}$ from 1.7 to 1.4‰ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{bf}}$ from -1.1 to -1.2‰.

Table V.1: ^{14}C AMS dates of cores GeoB 8903 (Alt Epping et al., 2009) and 64PE332-30-2. Note that ^{14}C data from GeoB 8903 were also re-converted using the CALIB V0.6 with the Marine13 calibration curve (Stuiver and Reimer, 1993).

Sediment core	Lab no.	Core depth interval [cm]	Mean depth in core [cm]	Uncorrected AMS ^{14}C ages [yr BP]	Analytical error ($\pm 1\sigma$) [yrs]	Ages (DR = 0 yr)($\pm 2\sigma$) [cal yr BP]	Ages [cal yr BP]	Analyzed material	Reference
GeoB 8903	KIA30888	52-53	51	210	35	138-223	182	Foraminifera	Alt Epping et al., 2009
GeoB 8904	KIA30890	65-70	69	335	55	300-501	394	Foraminifera	Alt Epping et al., 2009
GeoB 8905	-	139-141	140	360	25	349-456	425	Foraminifera	Alt Epping et al., 2009
GeoB 8906	-	171-173	172	285	30	314-408	381	Foraminifera	Alt Epping et al., 2009
GeoB 8907	-	198-199	198	360	45	423-498	487	Foraminifera	Alt Epping et al., 2009
GeoB 8908	-	248-249	248	735	30	657-726	679	Foraminifera	Alt Epping et al., 2009
GeoB 8909	-	333-334	333	1260	35	1121-1282	1210	Foraminifera	Alt Epping et al., 2009
GeoB 8910	-	413-414	413	1600	40	1390-1567	1478	Foraminifera	Alt Epping et al., 2009
64PE332-30-2	BETA 348791	20-22	21	500	30	41 - 235	138	Gastropod	This study
64PE332-30-2			100				250	Tie point to GeoB8903	This study
64PE332-30-2			200				325	Tie point to GeoB8903	This study
64PE332-30-2			320				500	Tie point to GeoB8903	This study
64PE332-30-2			360				690	Tie point to GeoB8903	This study
64PE332-30-2	BETA 348792	428-430	429	1730	30	1219 - 1350	1284.5	Foraminifera	This study
64PE332-30-2	BETA 348793	678-680	679	2320	30	1848 - 2033	1940.5	Gastropod	This study
64PE332-30-2	VERA-51394	750-752	751	2530	70	2122-2293	2207.5	Gastropod	This study
64PE332-30-2	VERA-51395	830-832	831	3060	70	2749-2902	2825.5	Gastropod	This study
64PE332-30-2	VERA-51396	950-952	951	4690	70	4831-5007	4919	Gastropod	This study
64PE332-30-2	BETA 317911	976-978	977	5370	30	5644 - 5850	5747	Shell fragments	This study

Between 2250 and 1250 cal. yr. BP, the period II, is characterized by a Ca decrease from 15 to 7.5, while Fe, Cu and Pb show a slight increase between 2250 and 1800 cal. yr. BP. The BIT index is slightly increasing up to 0.06 during this period. The $\delta^{15}\text{N}$ and TN show opposed trends, $\delta^{15}\text{N}$ decreases to its minimal value (3.6) around 1750 cal. yr. BP while TN

shows a double peak (0.12 wt. %) at around 1500 and 2000 cal. yr. BP, respectively. The C/N ratio reaches its minimum value between 2200 and 1800 cal. yr. BP. TOC is decreasing reaching 0.6%, while $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ is stable. Carbonates isotopes start to be more variable at the beginning of this period until the end of the record. The decreasing trend of $\delta^{13}\text{C}_{\text{bf}}$ is intensifying while $\delta^{18}\text{O}_{\text{bf}}$ is remains fairly constant. Between 1800 and 1250 cal. yr. BP, the Ca is constant, while Cu and Fe are slightly decreasing. TOC, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ and C/N ratio reach high values at the end of this period, of around 1.5%, -23.0‰ and 16, respectively, after a large increase. TN and $\delta^{15}\text{N}$ show a lower increase, TN is moving from 0.9 to 0.13% and $\delta^{15}\text{N}$ is from 3.6 to 3.9‰ during this period. $\delta^{18}\text{O}_{\text{bf}}$ is decreasing until 1.3‰ while $\delta^{13}\text{C}_{\text{bf}}$ is very variable between -2.5 and -1.5‰.

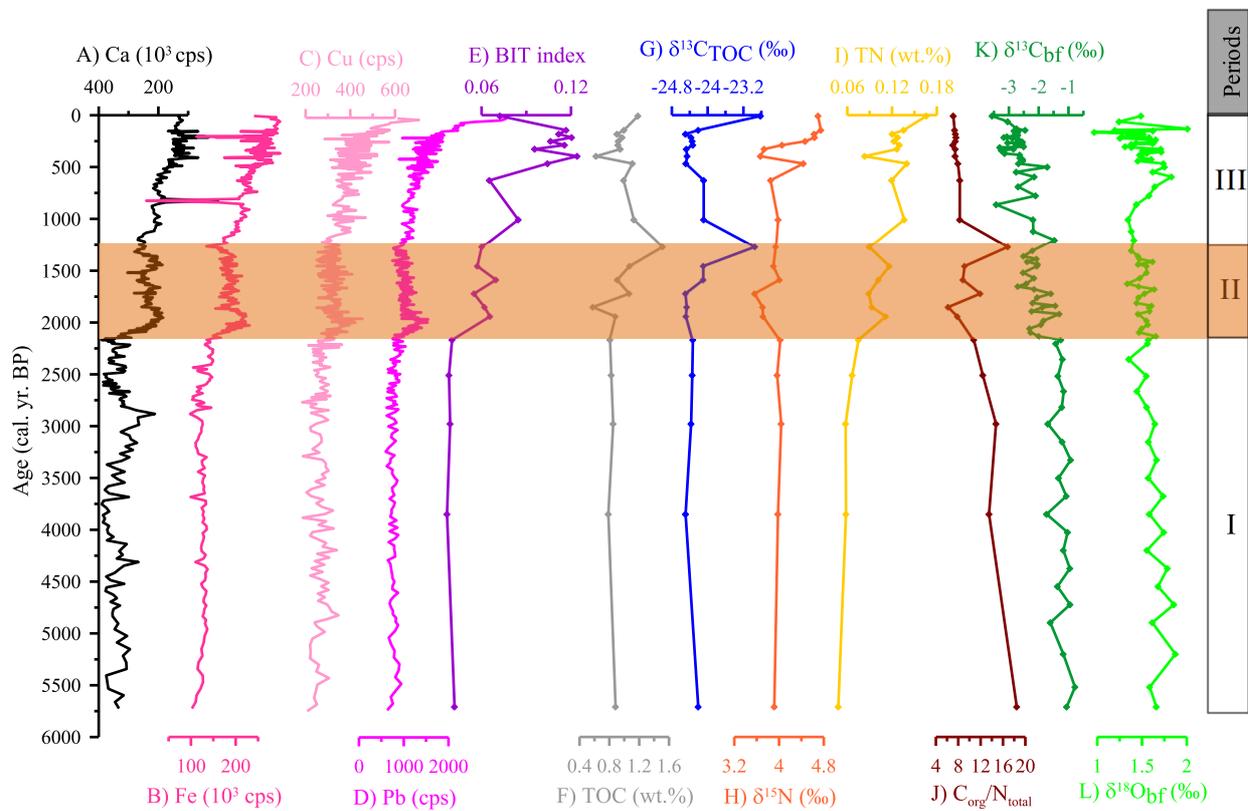


Figure V.3: Distribution of environmental parameters from core 64PE332-30-2 for the last 5750 years. XRF data: A) Ca, B) Fe, C) Cu and D) Pb. Organic measures: E) Total Nitrogen (TN), F) Total Organic Carbon (TOC), G) $C_{\text{org}}/N_{\text{total}}$ ratio, H) $\delta^{15}\text{N}$, I) $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, and J) BIT index. Carbonate isotopes K) $\delta^{13}\text{C}_{\text{bf}}$ and L) $\delta^{18}\text{O}_{\text{bf}}$ analyzed on the species *Nonion scaphum*.

The last period (III), from 1250 cal. yr. BP to modern times is characterized by a continue decrease of Ca while Pb, Cu and Fe increase with a marked acceleration during the

last two centuries for Cu and Pb. TOC, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ and the C/N ratio show a first decrease reaching 1.2 wt.%, -24‰ and ratio of 8, respectively. $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ and TOC are finally increasing during the last 200 years, reaching -28.8‰ and 1.2%. $\delta^{15}\text{N}$ and TN are roughly constant before a large increase at the end of this period reaching 0.17‰ and 4.7‰, respectively. $\delta^{18}\text{O}_{\text{bf}}$ is very variable and also firstly increases from 1.3 to 1.8‰ and decreases reaching 1.5‰ at the end while $\delta^{13}\text{C}_{\text{bf}}$ shows opposed trend with large decrease from -1.5 to -3.5‰. The C/N ratio is slightly decreasing from this period until present. Conversely, The BIT index is progressively increasing, reaching 0.12 but finally declines at the end of the record.

V.5.3 Faunal distribution over the last 5750 years

Percentages of the major species (>5%) are shown in Fig. V.4. Based on the distribution of these dominant taxa, three different periods were identified and correspond roughly to the periods defined by environmental data. However, the period II is characterized by marked increase of *C. carinata* and a clear decrease of *N. scaphum* which starts at 2600 cal. yr. BP, hence nearly 600 years earlier than the period II characterized by the Ca increase (Fig. V.3).

Between 5750 and 2600 cal. yr. BP, *Nonion scaphum* and *Ammonia beccarii* are dominant up to 30 and 18%, respectively, *Planorbulina mediterranensis* and *Bolivina spathulata* are relatively abundant as well with ~10% each. *A. beccarii* is particularly dominant (10 to 20%) between 5750 and 4750 cal. yr. BP, and quickly decreases after, down to 5%. The epiphytic species *Cibicides lobatulus* is only found in abundance >5% during this interval, while *Hyalinea balthica* and *Uvigerina bifurcata* are increasing until the end of this period. This first period is marked by a progressive small and progressive increase of specific richness and Shannon index: S is from 28 to 36 and H' from 2.3 to 2.8. The Benthic Foraminiferal Number (BFN) is relatively low during this period.

Between 2600 and 1250 cal. yr. BP, a sharp increase of *C. carinata* is observed while *N. scaphum* is clearly decreasing. *V. bradyana* that was nearly absent during the first period becomes abundant from 2250 cal. yr. BP and reaches 10% of the fossil assemblage during this period. The BFN tends to increase while both specific richness and Shannon index started their first decrease. S is decreasing until 30 taxa and H' until 2.5. Lower variations of the other dominant species are observed such as *P. mediterranea*, *A. beccarii*, *H. balthica* and *U.*

bifurcata without clear trend. *V. bradyana* and *Bulimina marginata* are increasing while *C. lobatulus* and *B. spathulata* are diminishing during this interval. Highest percentages of *C. carinata* (40 %) were observed between 1750 and 1500 BP whereas *Bulimina marginata*, *P. mediterraneensis* and *B. spathulata*. are decreasing.

The last period (1250 cal. yr. BP to present, period III) is characterized by the massive dominance of *C. carinata* and progressive decrease of *P. mediterraneensis*, *A. beccarii* and *B. spathulata*. *N. scaphum* proportion slightly increase from 1250 cal. yr. BP compared to the 2600-1250 cal. yr. BP interval but decreases again progressively from 600 cal. yr. BP. After 600 cal. yr. BP, a strong and progressive increase of percentages of *C. carinata* is recorded, reaching more than 40% in the modern period. Deep infaunas (*Chilostomella oolina* and *Globobulimina affinis*), *B. marginata* and *E. scabra* are also increasing during this last period. Finally, the last 200 years show maximal abundances of *C. carinata*, which reaches 44%, and a large loss of both *V. bradyana* and *N. scaphum* until ~10%. *B. spathulata* and *H. balthica* totally disappear, while *U. bifurcata*, *A. beccarii* and *B. marginata* decline. With *C. carinata*, only *B. aculeata* and *E. scabra* are extending during this modern period. This final phase since 600 BP show a large decline of BFN, specific richness (~20) and Shannon index (~2).

V.5.4 Statistical approach

A Principal Component Analysis (PCA) was performed on major environmental factors (TOC, TN, $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$, $\delta^{15}\text{N}$, BIT index, Ca, Fe and carbonate stables isotopes) and on the percentages of the major benthic foraminiferal species (*C. carinata*, *N. scaphum*, *V. bradyana*, *A. beccarii*, *P. mediterraneensis*, *B. spathulata*, *E. scabra*, *H. balthica*, *U. bifurcata*, *B. marginata* and Deep infaunas (Fig. V.5A). The two components, PC1 and PC2 explain 66 % (53 and 13%, respectively) of the total variance *N. scaphum*, *A. beccarii* and *P. mediterraneensis* mainly have negative loading on PC1 together with the $\delta^{13}\text{C}_{\text{bf}}$ and Ca content while *C. carinata*, *V. bradyana*, TN, $\delta^{15}\text{N}$, Fe and BIT index have a positive loading. The scores of PC1 and PC2 were plotted as a function of age in Fig. V.5B. The PC1 showed a clear change at 2250 cal. yr. BP with large increase until 1250 cal. yr. BP when the signal was stabilized. From 1250 cal. yr. BP to present times, a second important and progressive increase was observed.

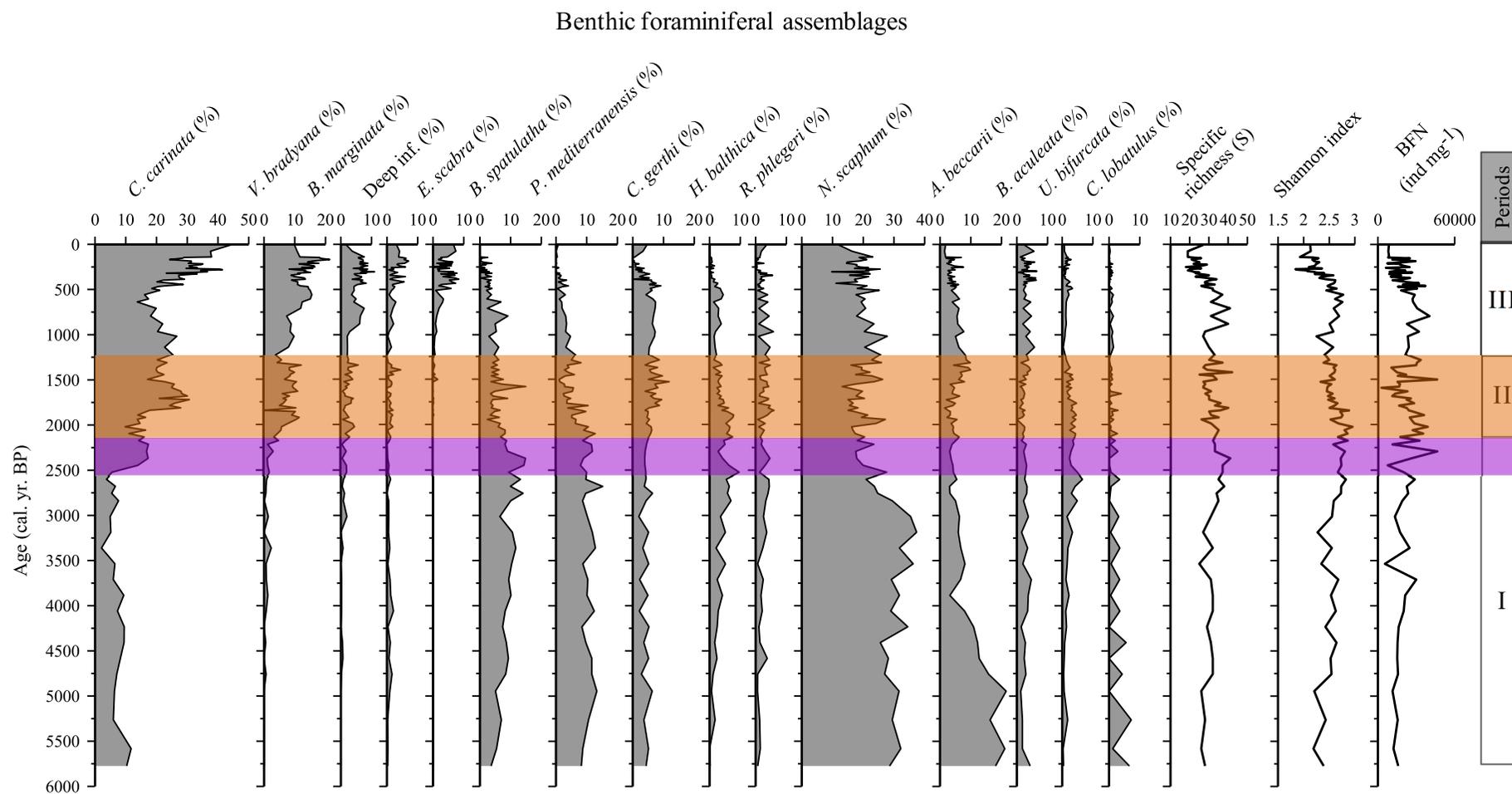


Figure V.4: Distribution of major species of benthic foraminifera (>5%), diversity indices, and Benthic Foraminiferal Number (BFN) from the 101 samples of core 64PE332-30-2 for the last 5750 years. Deep inf. = *Globobulimina affinis* + *Chilostomella oolina*.

$\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ and TOC sit together on PC2 with a strong positive loading. *C. carinata* also shows a positive loading on PC2 while the deep infaunas and *A. beccarii* have a negative loading together with $\delta^{18}\text{O}_{\text{bf}}$. The plot of PC2 against time (Fig. V.5B) shows a first increase towards positive loading from ~2000 yrs BP to 1250 yrs BP and then a sharp decrease until 400 yrs BP and a final increase towards the core top.

V.6 Discussion

Climatic changes during the late Holocene were well studied in the Portuguese Margin especially for the last 3000 years (e.g. Desprat et al., 2003; Abrantes et al., 2005; Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a; Alt-Epping et al., 2009). This period is consequently perfectly suitable to test the benthic foraminiferal tool as bio-indicator of past river discharges and environmental changes as developed in the modern environment of the Portuguese margin (in Dessandier et al., 2015b and c).

V.6.1 Benthic foraminifera as a bio-indicator of Tagus discharge and upwelling events

Based on the distribution of both living and dead benthic foraminifera from a large study area off the major Iberian rivers, Dessandier et al., (2015b and c) indicated the ecology and trophic preferences of the major benthic foraminifera used in this study. Their results from dead-living comparison made from a nearby surface sediment core (64PE332-28-1, 100 m water depth, Fig. V.1), showed the influence of Tagus discharges during the winter period while phytoplanktonic blooms and upwelling events prevailed during spring/summer periods (Dessandier et al., 2015c). *N. scaphum*, *Rectuvigerina phlegeri*, *A. beccarii*, *Globobulimina affinis* and *Bulimina aculeata* were well adapted to live under winter conditions when Tagus discharges are important and when no upwelling and spring blooms are occurring. Although, *N. scaphum* has been interpreted as influenced by active upwelling conditions in previous studies in this area (Diz et al., 2002; Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a), results from late winter show that this species was clearly dominant in the Portuguese inner shelf during and associated with primary production probably exported from estuaries or intensified by export of nutrients from the Tagus. (Dessandier et al., 2015b).

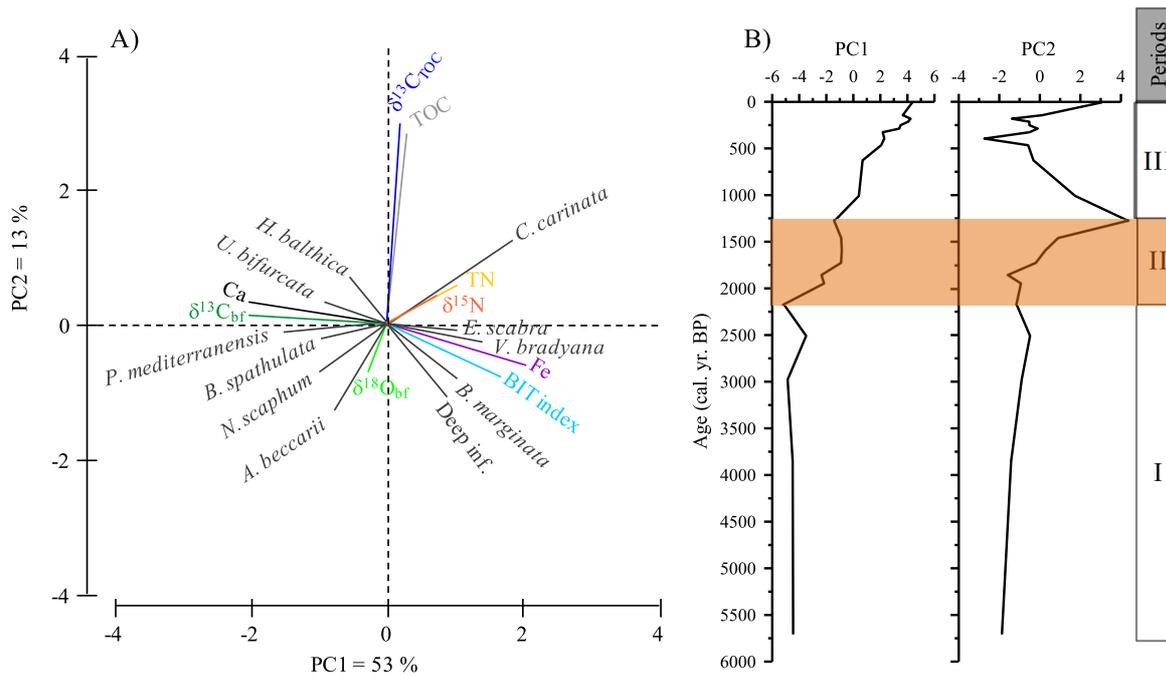


Figure V.5: A) Principal Component Analysis based on the major species percentages and environmental parameters. B) Scores profiles of PC1 and PC2.

Results from the dead faunas (0-10 cm) from the same location further suggest a strong dominance during winter when the seasonal upwelling is inactive (Dessandier et al., 2015b and c). *R. phlegeri* has been linked with river plumes in muddy and organic rich sediments in river-influenced environments (Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a; Mojtahid et al., 2009; Mendes et al., 2012, Dessandier et al., 2015b). *B. aculeata* is a deep infauna classically found in anoxic sediments, rich in low quality organic matter (Fontanier et al., 2002), especially from mixed marine and continental source (Mojtahid et al., 2010b; Dessandier et al., 2015a). The presence of this species with other typical deep infaunal species such as *G. affinis* and *C. oolina* therefore suggests episodic anoxia and potential eutrophication, possibly related to river input of organic matter, these species are well known to live in very eutrophic conditions often below the oxic sediments (Jorissen et al., 1998; Mojtahid et al., 2010a). *C. carinata* was interpreted as high competitor in upwelling context, adapted to cold, nutrient rich waters (Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a; Martins et al., 2006a). *B. marginata* is controlled by high organic exports in the Portuguese margin (Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a; Mendes et al., 2010). *C. carinata*, *V. bradyana*, *B. marginata*, *H. balthica* and *U. bifurcata* have been essentially found in the dead community and almost no occurrence in the late winter (Dessandier et al., 2015c) indicating a preference of these opportunistic species for spring or

summer periods, when the influence of upwelling is maximum. Indeed, during upwelling periods, diatoms are the major phytoplanktonic group responding to cold and nutrient-rich ENACW. Conversely, winter periods characterized by maximum continental runoff showed coccolithophores blooms suggesting a response of these organisms for terrestrial nutrients exports (Abrantes and Moita, 1999). These phyto-detrital sources for benthic foraminifera may partly explain seasonal species differences. Ecological preferences for different nature of phytoplanktonic groups may be an explanation of the seasonal species differences, which may be the consequence of preferences for the specific component of seasonally deposited phytodetritus, as it has been observed in the Antarctic (Suhr et al., 2003).

V.6.2 Changes in environmental conditions

The plot of PC1 during the studied period (Fig. V.5B) seems to represent the Tagus mudbelt establishment with major change starting around 2250 cal. yr BP at the onset of period II when the Ca clearly decrease and terrestrial elements (Fe, Cu, Pb) are increasing. This shift is also underlined by the first increase of the BIT index (Fig. V.3). The Ca, that has a strong negative loading on PC1, was previously linked to grain size in the Portuguese margin, and supposed to be associated with coarse reworked shells of macrobenthic organisms (Martins et al., 2007; Abrantes et al., 2008; Alt-Epping et al., 2009). We consequently use the Ca in this study as a grain size indicator and interpret the two major steps of Ca as two successive phases of grain size decrease. The opposing trends of Ca and Fe, Cu and Pb suggest a change of particles deposition at 2250 cal. yr. BP with finer terrestrial sediments being deposited in the Tagus prodelta from this time. This important change in sedimentary conditions at around 2000 cal. yr. BP is classically observed in the Portuguese margin (Alt-Epping et al., 2009; Martins et al., 2007) with muddier and organic rich sediment (Martins et al., 2006b) suggesting the onset of the Tagus mudbelt, which is mainly composed of sediment exported from Tagus estuary (Jouanneau et al., 1998). Reduction of bottom currents driven by wind decrease and more humid conditions triggering strongest Tagus exports are both responsible of this mudbelt onset after 2000 years BP (Alt-Epping et al., 2009). The onset of this mudbelt is responsible of the accumulation of organic matter between 2250 yrs BP and present, corresponding to the increase of TOC and TN (Fig. V.3). The $\delta^{13}\text{C}_{\text{bf}}$, representative of the exported phytodetritus to the seafloor (Curry et al., 1988), indicates higher primary production during periods II and III while increase of $\delta^{15}\text{N}$ could illustrate

nutrients degradation or stronger influence of estuarine source (Owens, 1985). In terms of fauna, the last 2250 years are essentially characterized by a large increase of *C. carinata*, *V. bradyana* and *B. marginata* abundances. Conversely, *N. scaphum*, *A. beccarii*, *B. spathulata* and *P. mediterraneensis*, have decreasing abundances during this period. These faunas indicate high trophic level in sediments driven by high organic matter content in the mudbelt. Nevertheless, after a first increase of the faunal diversity, the period III shows a drop in diversity corresponding to the dominance of *C. carinata* (up to 43%). Increase in the abundance of deep infaunas from ca. 1000 cal. yr. BP, further suggest the enrichment in organic matter of the prodelta and might indicate episodic periods of dysoxia or even anoxia related to potential eutrophication. The faunal evolution in terms of assemblages and diversity within the periods II and III indicates other control factors independent to the presence of the Tagus mudbelt, represented by the PC2 (Fig. V.5B).

The strong positive loading of both $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ and TOC on PC2 might suggest that the major supply of organic matter is driven by marine production, particularly during strong upwelling conditions. The $\delta^{18}\text{O}_{\text{bf}}$ in this area is rather controlled by the salinity, with reduced temperature effect, showing increase of salinity during upwelling events (Lebreiro et al., 2006). The positive loading of *C. carinata* on PC2 confirmed this axis is probably mainly explained by active upwelling conditions.

V.6.3 Comparison of the bio-indicator response with climatic changes

V.6.3.1 First phase (5700-2250 cal. yr. BP): High Tagus discharge

Previous cores in the area were extending back to 2000 cal. yr. BP at maximum (Abrantes et al., 2005; Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a) or 3000 cal. yr. BP (Alt-Epping et al., 2009). The 10 m long core retrieved in our study is going as far as 5700 cal. yr BP and provides then a particularly interesting new record for this older period. A major change of organic content and benthic foraminiferal assemblages showed a drastic evolution of the Iberian environment before and after 2250 years.

The modern sediment cover in the Tagus prodelta is mainly supplied by terrestrial silts and clays exported by Tagus discharges (Jouanneau et al., 1998). The coarse sediments observed during period I are in good agreement with conditions described by Rodrigues et al. (2009), who interpreted intense deforestation and soils destabilization as responsible factors

of strong Tagus current velocity. These coarse sediments, hence with low organic content from marine source were similar to modern inner shelf conditions observed down to 50 m water depth in the Portuguese Margin (Schmidt et al., 2010). These conditions are synthesized in Fig. V.6A with strongest Tagus River discharges preventing any fine deposit in place of the actual mudbelt. The fine sediment deposits were probably transported further offshore during this period and the position of core 30 might have been a zone of by-pass similar to what is nowadays observed on the inner-shelf. Similar conditions were observed in the Galicia mud deposit (Martins et al., 2007; Bernárdez et al., 2008) and off the Guadiana River (Mendes et al., 2010), interpreted during this period as a strong hydrodynamic regime. The accumulation of muddy sediments in the continental shelf is synchronous at ~2000 years BP with the mudbelt off the Douro (Drago et al., 1998). The species distribution during the period I confirmed coarse grain size, characteristics of *A. beccarii* habitats and stronger bottom currents showed by dominance of *P. mediterraneensis* with higher abundance of *C. lobatulus*, epifaunas used as bio-indicator of high bottom currents in the Gulf of Cadix, although in somewhat deeper environment (Schönfeld, 2002). The dominance of *N. scaphum* and *A. beccarii* further suggest inputs of nutrients from fluvial exports which may be mainly composed by coccolithophores as it has been observed off the Douro River where these species dominate the living faunas (Dessandier et al., 2015a). This may indicate a relative labile organic matter consistent with the progressive increase of faunal diversity during this period. Nevertheless, we observed a shift between the faunal response and the environmental descriptors.

The transition between period I and II is marked by a shift between the faunal and environmental signals, between 2600 and 2250 cal. yr. BP. A progressive decrease of fluvial influence is expected following the strong decline of *A. beccarii* and *N. scaphum*, that has been also observed during the last 3000 years within the Ría de Vigo (Diz et al., 2002). This may be the transition between colder and wetter "Subboreal" conditions and warmer, dryer "Subatlantic" conditions at 3000 cal. yr. BP (Alt-Epping et al., 2009; Bernárdez et al., 2008). The Subatlantic period was more humid and cold (Desprat et al., 2003) associated with reduction of winds influence in the Iberian Margin (Martins et al., 2007) and reduced hydrodynamic marine currents, with fine sediments in Galicia mud deposit. *C. carinata*, *H. balthica* and *U. bifurcata* are increasing during this period responding to upwelling-derived organic matter. The TN, $\delta^{13}\text{C}_{\text{bf}}$ and $\delta^{15}\text{N}$ also showed an increase of productivity, probably due to a change of Tagus conditions. However, this was not recorded by all environmental

parameters. The decrease of the C/N ratio is not in agreement with $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ to evaluate the organic matter source. The $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ is and the C/N ratio are often used as indicator of organic matter sources (e.g. Hedges and Parker, 1976; Peters et al., 1978; Alt-Epping et al., 2007). However, the C/N ratio is seriously affected by the preferential remineralization of nitrogen in marine sediments or nitrogen sorption onto clay minerals (Schubert and Calvert, 2001) and the $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ could be mixture of C3 and C4 plants may mimic marine algae (e.g. Goñi et al., 1998). Both of these indicators in paleorecords might be affected by organic matter degradation as the $\delta^{15}\text{N}$, impacted in the study area by higher agriculture/pollution influence (Alt-Epping et al., 2009). All these biases on organic parameters confirm the importance to use multiproxy approaches with bio-indicators less altered by organic matter degradation such as fossil benthic foraminifera.

The faunal bio-indicator suggest a progressive reduction of Tagus regime during period I, responsible for the lateral moving of mud deposit on the shelf with finally mudbelt construction at the beginning of the period II (2250 cal. yr. BP).

V.6.3.2 Second phase (2250 -1250 cal. yr. BP): High upwelling intensity

After the onset of the Tagus mudbelt at ca. 2250 cal. yr. BP, two alternative modes, intense upwelling and strong discharges, prevailed, as summarized in Fig. V.6B and C. The period II started between 2250 and 1800 cal. yr. BP with high terrestrial inputs (negative loading of PC2, Fig. V.5), corresponding with the Roman Period (RP) (Lamb, 1985). During this period, Bernárdez et al. (2008) in the Galicia mud patch and Lebreiro et al. (2006) in the Tagus prodelta, observed large exports of terrestrial particles. They interpreted these exports as a consequence of the anthropogenic activities, such as roman gold mining and negative-like NAO phase which enhanced rainfall in the Portuguese Margin during this period (Abrantes et al., 2005). The northern part of the Iberian Margin is marked by different rainfall responses, this zone, very close to the limit of NAO influence is known to pass from positive to negative correlations (Alvarez and Gomez-Gesteira, 2006). This strong river regime was not observed off the Capbreton in the bay of Biscay (Mojtahid et al., 2009), suggesting an anti-correlation of NAO phases between the two study areas. Desprat et al., (2003) also identified warm and relatively humid conditions during the RP in the Ria de Vigo. *N. scaphum* and *V. bradyana* are highly dominant during this interval. These two species live under rich organic conditions and tolerate anoxic sediments (Fontanier et al., 2002; Barras et al., 2014) which may suggest

that important exports from land lead to periodic anoxia. In spite of increase of these species, the faunal diversity and BFN are low at the beginning of the RP, contaminants deposit and increased sediment accumulation rate may limit the faunal production during this period.

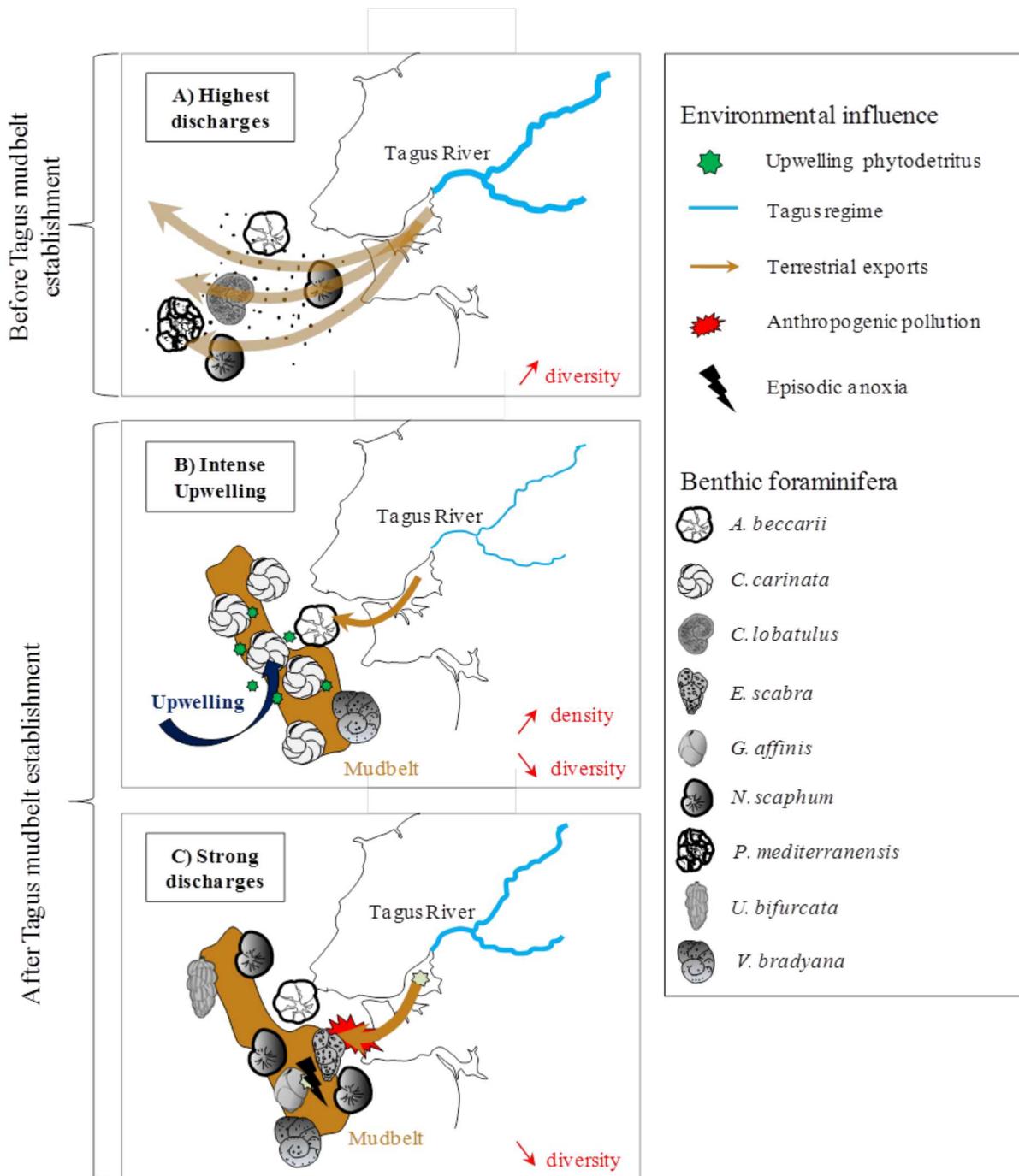


Figure V.6: Schematic representation of the 3 modes encountered associated with the Tagus mudbelt establishment, Tagus River regime and upwelling intensity.

The end of period II shows a decrease of Tagus influence and increase of positive loading of PC2, characterized by high marine organic matter content, under active upwelling conditions. *C. carinata* closely match this trend with a large increase during the first phase of intense upwelling period. The strong dominance of this opportunistic species, restrains the faunal diversity as was already observed in other studies (Fontanier et al., 2003; Dessandier et al., 2015c).

V.6.3.3 Third phase (1250 cal. yr. BP to present): Intense upwelling and Tagus discharges with anthropogenic influence

The period III might correspond to Dark Ages (DA) and Medieval Warm Period (MWP) observed by several authors in the Portuguese Margin (e.g. Desprat et al., 2003; Rosa et al., 2007). The DA was described as a strong upwelling context, observed off the Douro River (Rosa et al., 2007). MWP is also well known in the Portuguese Margin to show active upwelling conditions triggered by positive NAO conditions (Abrantes et al., 2005; Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a; Rosa et al., 2007; Rodrigues et al., 2009). The high primary production linked to the upwelling event creates eutrophic conditions in sediments where *B. spathulata*, *P. mediterraneensis*, *Criboelphidium gerthi* and *H. balthica* are less competitive. This warm and dry period is also influenced by anthropogenic activities and soil erosion (Rodrigues et al., 2009) when Fe, Pb and Cu are more massively transported through Tagus to the prodelta. Dry soils during this period restrain infiltration and could trigger large flood of Tagus River (Benito et al., 2003). Expected increase of pollutants during this period are synchronous with disappearance of *H. balthica* and apparition of *E. scabra*, as already observed under the influence off Iberian rivers (Diz et al., 2002; Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a). *E. scabra* has been observed as pollution tolerant under aquaculture influence in eutrophic context (Alve, 1995). These terrestrial exports during the MWP correspond to the reduction positive loading of period III with finer sediments and higher continental signals (BIT index, Fe, Cu and Pb).

Between 300 and 100 cal. yr. BP, a new export of terrestrial particles occurs with abrupt change of Fe and Cu, which could be linked with Lisbon earthquake at 1755 AD (200 cal. yr. BP, Abrantes et al., 2008) or with intense exports of fine sediments from the Tagus. This period may correspond to the Little Ice Age (LIA), classically described as an abrupt cooling and a wet period (Bradley, 2000). The LIA was affected by punctual Tagus paleofloods which are in high frequencies (Benito et al., 2003). The LIA has been associated

with transport of fine sediments from the continent via the Tagus discharges under negative NAO conditions (Abrantes et al., 2005; Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a). During LIA, *C. carinata* is decreasing consequently to reduction of upwelling conditions while *V. bradyana* increases with deep infaunas, *E. scabra* and *A. beccarii*, as a possible consequence of episodic anoxia and contaminants exports. The deep infaunas which tolerate refractory organic matter (Murray, 2006) also suggest a decrease of organic matter quality as it was also observed in the Galicia mud deposit during this period (Martins et al., 2006a). This observation may be the major explanation of the continued faunal diversity decrease between 1000 cal. yr. BP and present.

Finally the last century is characterized by a strong anthropogenic effect resulting from industrial revolution with very high Pb, Cu and contaminants. Numerous trace metals were measured in excess in Tagus estuary such as AS, Pb, Zn, Cu or Cd (Caçador et al., 1996; Jouanneau et al., 1998) and the catchment area is influenced by anthropogenic contaminants like domestic sewage and industrial wastes (petrochemistry, fertilizers, smelters, etc. (Carvalho, 1997)). Faunal assemblages respond to this anthropogenic activity by increased abundance of deep infaunas and *E. scabra* and disappearance of some species such as *H. balthica*, as already observed in the Tagus prodelta (Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a). However, active upwelling influence prevailed with maximal abundances of *C. carinata*.

V.7 Synthesis and conclusions

This study aimed at validating benthic foraminifera as a bio-indicator of past river discharge and upwelling intensity in the Tagus prodelta for the last 5700 years. Major environmental changes, linked with late Holocene climatic variations, are summarized with key benthic foraminiferal taxa in figure V.7. This study highlights a first period between 5700 and 2250 years cal. yr. BP, that has not yet been investigated on the Portuguese shelf, characterized by a coarser sediment cover and dominated mostly by *N. scaphum* and *A. beccarii*, suggesting a very active Tagus regime facilitating the dispersion of coarse terrigenous particles on the prodelta. Those species have been typically found in river influenced sediments in modern environment and associated with organic matter originating either from river input or from river influenced algal bloom. The dominance of *N. scaphum* and *A. beccarii* during the period I indicates a relative well organic matter quality. A transition period (2600 – 2250 cal. yr. BP) at the end of period I, is marked by the increase of

The last 2250 years show a drastic change in terms of benthic foraminifera and environmental conditions. Alternative periods of Tagus discharges were identified following the dominance of *N. scaphum*, *P. mediterraneensis* and *A. beccarii* while active coastal upwelling periods are characterized by dominance of *C. carinata*, *V. bradyana* and *B. marginata*. *C. carinata* reaches high abundances during this period; this species appears to be the best bio-indicator of upwelling activity of the Tagus prodelta. But this very competitive opportunistic behavior restrains the proliferation of the other species. In addition, high organic matter stocks in the Tagus prodelta triggers a more refractory organic matter. Both are responsible for a faunal diversity decrease from 2250 years BP to present.

The period III is marked by the appearance of new species in the Tagus prodelta. Terrestrial exports are probably responsible for oxygen reduction as underlined by anoxic and refractory organic matter tolerant species (*G. affinis*, *C. oolina*). Pollution tolerant taxa continue to increase in the last century as a reflect of more and more contaminants export (Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a) such as *E. scabra* during another period of active upwelling-positive NAO (Abrantes et al., 2005) as indicating by maximal abundance of *C. carinata*. This period also corresponds to disappearance of *B. spathulata*, *P. mediterraneensis* and *H. balthica* and decrease of *A. beccarii* and *N. scaphum* which may be the consequence of the organic matter quality decrease and anthropogenic pollution that is essentially recorded by benthic foraminiferal assemblages. Finally, benthic foraminifera are responding correctly to environmental and climate changes in continental shelves and provide information, not degraded with time and not biased.

Acknowledgements

The authors wish to thank the captain and crew of RV Pelagia and NIOZ marine technicians for work at sea, and Silvia Nave at LNEG for the help during the cruise preparation. Shiptime for RV Pelagia cruise 64PE332 was funded by the Netherlands Organization for Scientific Research NWO, as part of the PACEMAKER project, funded by the ERC under the European Union's Seventh Framework Program (FP7/2007-2013).

Données supplémentaires à l'étude paléoenvironnementale : le Douro

L'analyse de la carotte 64PE332-30-2 au niveau du prodelta du Tage a permis de tester la réponse des foraminifères benthiques comme bio-indicateurs des apports du Tage depuis 5 700 ans. Cette étude a notamment montré le changement des conditions environnementales du prodelta en lien avec la mise en place de la *mudbelt* du Tage il y a environ 2 000 ans. A l'origine de cette accumulation de silts et d'argiles d'origine continentale (Jouanneau et al., 1998), la réduction des conditions dynamiques des courants de fond pourrait être liée à la diminution de l'intensité des vents (Alt-Epping et al., 2009). Des conditions chaudes et plus sèches sont à l'origine de l'augmentation de l'érosion des sols au début de la colonisation romaine sur la péninsule ibérique, marquant la mise en place de la *mudbelt* (Bernardez et al., 2008). Le changement des conditions dominantes de downwelling à upwelling a également restreint le dépôt de sables et permis celui des particules plus fines issues du continent (Bernardez et al., 2008). L'évolution de ces conditions environnementales semble être générale sur la marge ibérique. En effet, la diminution des conditions dynamiques des courants de fond a également été observée plus au Nord, au large de la rivière Minho (Martins et al., 2006a). Martins et al. (2006b) ont suggéré une stratification des eaux plus fortes au cours des derniers 2 000 ans, dues à des conditions d'upwelling plus intenses, qui ont permis le dépôt de la *Galicía mudbelt*. Au niveau du Douro, autre fleuve Portugais présentant un bassin versant très étendu et donc susceptible de répondre largement aux variations hydrologiques d'ordre climatique, la mise en place de la *mudbelt* a également été datée de 2 000 ans (Drago et al., 1998) laissant suggérer une évolution des conditions climatiques synchrones à celles du Tage. Pour vérifier cette hypothèse, une analyse conjointe à la carotte 64PE332-30-2 a été menée sur la carotte 64PE332-9-2, longue de 6 m, prélevée à 104 m de profondeur au large du Douro lors de la mission PACEMAKER en Mars 2011, (Fig. V.8).

Des datations au ^{14}C sur 3 niveaux n'ont pas permis d'établir une modèle d'âge robuste et fiable en raison de dates incohérentes (Tableau V.2). De ce fait, l'étude de cette carotte n'a pas pu être intégrée à celle, plus fiable, du Tage. Toutefois, des analyses faunistiques et géochimiques ayant été effectuées au préalable sont présentées ici de manière à comparer, dans la mesure du possible, les signaux observés sur ces deux enregistrements paléocéanographiques, dans des environnements comparables face aux deux principaux

fleuves ouest-ibériques, sous influence de l'upwelling côtier. L'upwelling, au niveau du Douro, est cependant étendu plus au large sur une distance plus importante, environ 50 km (Vitorino et al., 2002b). Au niveau du Tage, celui-ci est plus centré à proximité de la côte (Fiuza et al. 1983), sur une gamme de profondeur plus importante, la pente étant beaucoup plus forte au sud de la marge portugaise. Les foraminifères benthiques fossiles ont été comptés sur 61 échantillons, environ tous les 10 cm le long de cette carotte. Des mesures isotopiques ont été réalisées ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$) sur des spécimens de *Nonion scaphum* (37 niveaux) et *Valvulineria bradyana* (28 niveaux), dont certains niveaux communs, de manière à comparer l'influence du facteur microhabitat sur la mesure isotopique entre ces deux espèces.

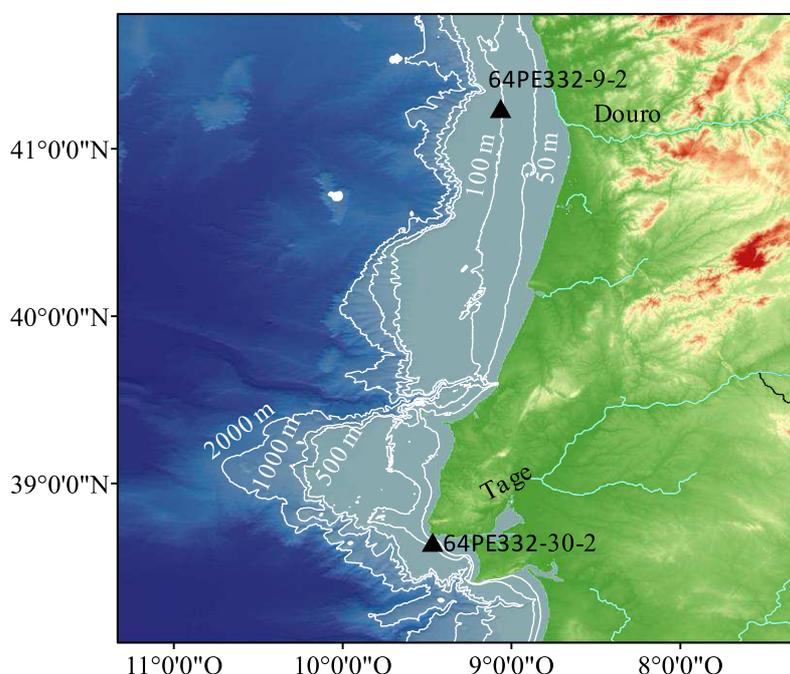


Figure V.8: Carte de localisation des carottes d'étude.

Des mesures XRF ont également été effectuées par l'équipe de Géologie Marine du NIOZ (Pays-Bas) sur cette carotte. Les méthodes (isotopes des carbonates, analyses élémentaire par XRF et assemblages de foraminifères benthiques fossiles) sont les mêmes que celles utilisées sur la carotte 64PE332-30-2, décrites dans la première partie de ce chapitre. De manière à simplifier le texte, les carottes 64PE332-30-2 et 64PE332-9-2 seront par la suite respectivement nommées carotte 30 et carotte 9.

Tableau V. 2 : Données de datations de la carotte 64PE332-9-2

Lab n°	carotte	niveau (cm)	matériel utilisé	âge ^{14}C (ans BP)	Erreur (ans)	Calibration 2σ (ans BP)	âge (ans cal. BP)
BEAT348788	64PER332-9-2	0-2	foraminifère	1540	30	1400-1540	1940
BETA348789	64PER332-9-2	300-302	gastéropode	310	30	260-390	670
BETA348790	64PER332-9-2	450-452	gastéropode	530	30	520-630	990

La comparaison des susceptibilités magnétiques des deux carottes montre des tendances très similaires. Le modèle d'âge construit sur la carotte 30 indiquerait un peu plus de 2 200 ans d'enregistrement dans la carotte 9 (Fig. V.9).

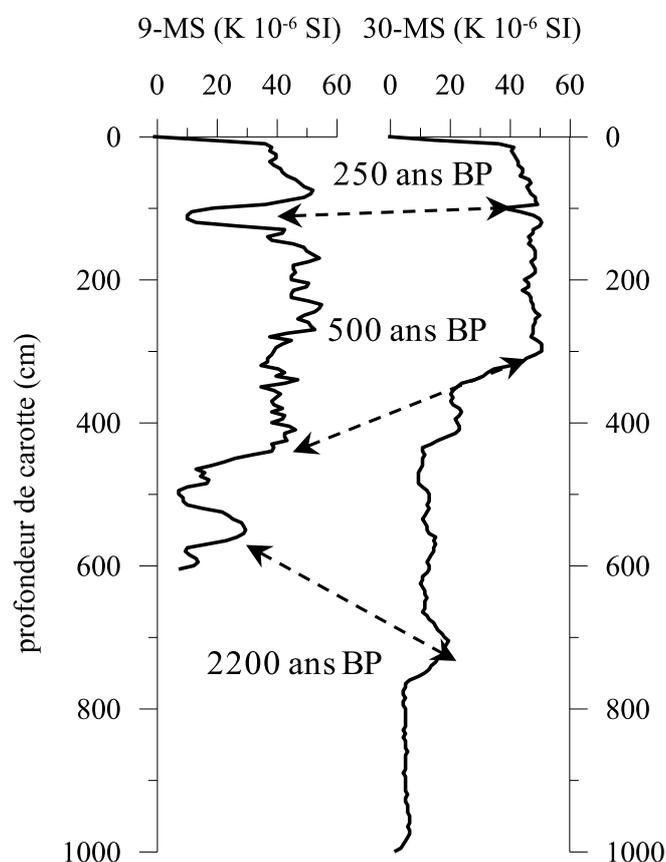


Figure V.9: Profils de susceptibilité magnétique des carottes 9 (Douro) et 30 (Tage).

Le taux de sédimentation semble avoir fortement augmenté sur les 500 dernières années, au regard de la nette augmentation de la susceptibilité magnétique. Une augmentation constante du taux de sédimentation a également été identifiée au large du Tage (Cf. début de ce chapitre). Le rapport Zr/Rb de cette carotte (Fig. V.10) est représentatif d'une

granulométrie moyenne relativement stable le long de la carotte. Il est possible cependant, d'estimer une diminution de la taille des grains en fonction du temps qui semblerait concorder avec la situation du Tage. En effet, l'augmentation du taux de sédimentation par la mise en place des dépôts continentaux à cette profondeur permet l'apport de matériel fin (Jouanneau et al., 1998). Ce qui peut également être confirmé par la baisse synchrone du rapport Ca/Ti qui illustre ici une diminution du signal marin et une augmentation de la source continentale des sédiments (Fig. V.10).

Les signaux XRF et isotopiques sont assez stables (Fig. V.10) avec des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ comparables aux périodes récentes au débouché du Tage. Le $\delta^{18}\text{O}$ de la carotte 9 présente beaucoup moins de variations que celui de la carotte 30, bien que les valeurs soient du même ordre de grandeur. Le $\delta^{13}\text{C}$, mesuré sur *N. scaphum*, est plus faible (entre -3 et -4‰, à l'exception d'un niveau) que celui mesuré sur *V. bradyana* (entre -2 et -3‰). Ce décalage est également visible sur la mesure du $\delta^{18}\text{O}$, avec des valeurs cette fois plus élevée pour *N. scaphum*, aux alentours de 1.6‰ alors que celles mesurées sur *V. bradyana* sont aux alentours de 0.8‰. Le signal environnemental illustré par les analyses isotopiques des carbonates semble indiquer de très faibles variations des conditions de température ou de productivité. La différence de signal entre les espèces *N. scaphum* et *V. bradyana* est due à la différence de microhabitats entre les deux espèces. En effet, *N. scaphum* est une endofaune intermédiaire, tolérante aux conditions anoxiques alors que *V. bradyana* a été observée vivant dans les sédiments de surface dans la zone d'étude (Cf. chapitre II). La différence de signal de $\delta^{13}\text{C}$ est donc probablement liée à la dégradation progressive de la matière organique au sein du sédiment portant un signal plus négatif en profondeur, à l'origine des valeurs plus négatives mesurées sur *N. scaphum*. L'augmentation de l'écart de signal entre les espèces peut être interprétée comme une variation de la production primaire exportée au fond, elle serait plus importante lorsque l'écart augmente (Mackensen et al., 1993).

Cette différence de microhabitats a également une influence sur la mesure du $\delta^{18}\text{O}$. Les mesures des isotopes des carbonates ont été effectuées sur *N. scaphum* sur les carottes 30 et 9 et peuvent ainsi être comparées en s'affranchissant des écarts de microhabitats. Le $\delta^{18}\text{O}$ très stable de la carotte 9 suggère de plus faibles variations de températures et de salinité de la plate-forme au large du Douro qu'au large du Tage. Ces variations plus faibles pourraient être la conséquence d'une plus grande stabilité des conditions environnementales, liée à des débits du Douro plus réguliers. Le $\delta^{13}\text{C}$ est également plus stable et légèrement plus négatif que celui enregistré au débouché du Tage. Cela pourrait traduire un export de matière organique à

l'interface eau-sédiment légèrement plus important, provoqué par des apports du Douro plus riches, en termes de nutriments ou de matière organique continentale. Cela est en accord avec les observations actuelles qui ont montrées une plus grande séquestration de la matière organique au sein de l'estuaire du Tage par rapport au Douro (Jouanneau et al., 1998).

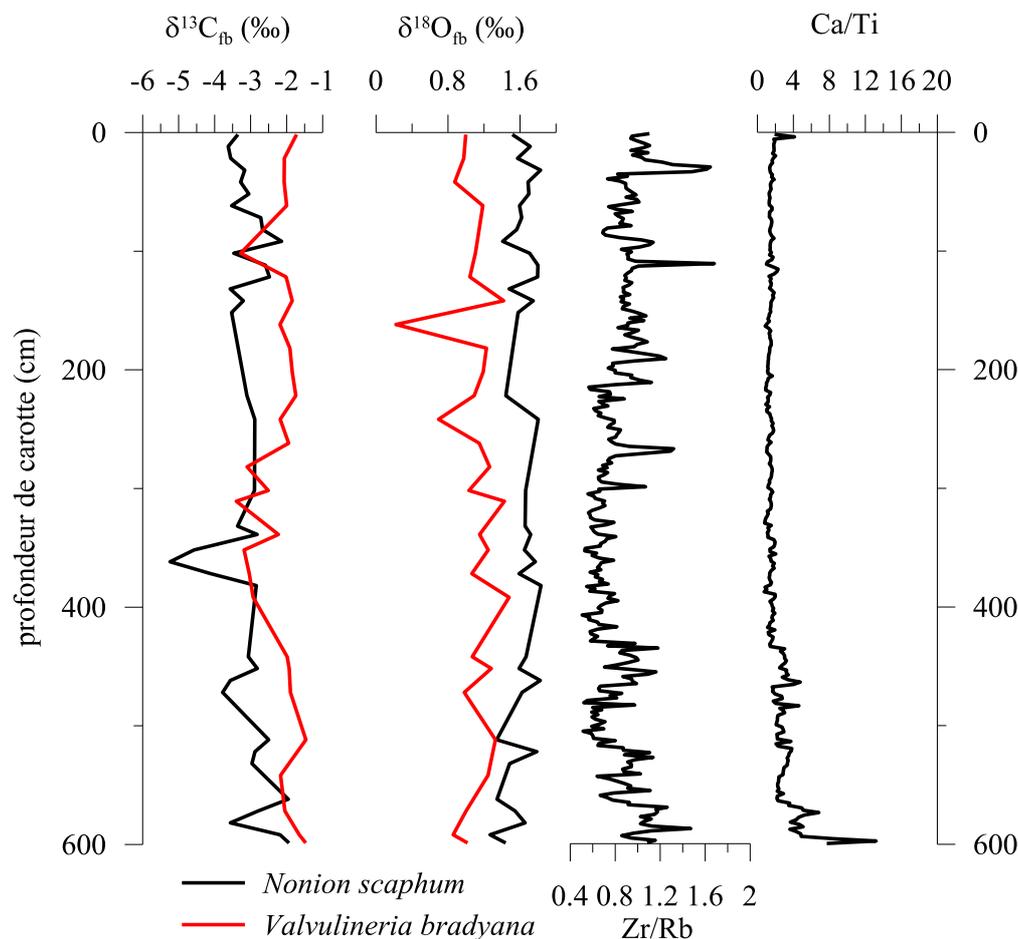


Figure V.10: Profils des valeurs isotopiques des carbonates (mesurés sur les tests des foraminifères benthiques) et des mesures XRF prélevés sur la carotte 9.

La distribution des faunes de foraminifères benthiques de la carotte longue du Douro n'affiche pas de tendance claire contrairement à ce qui a été observé dans la carotte 30 du Tage (Fig. V.11). La densité des faunes est la plus forte en bas de la carotte (BNF : *Benthic Foraminiferal Number* = densité d'individus/g de sédiment), principalement due aux espèces de *Cibicides* en bas de carotte. La densité et la diversité des faunes, illustrée par la richesse spécifique et l'indice de Shannon, montrent des tendances similaires, avec une première phase de décroissance jusqu'à environ 300 cm, puis une augmentation progressive jusqu'au sommet

de la carotte (Fig. V.11). Cette tendance est opposée à celle observée au large du Tage, où la densité et la diversité de faunes ont montré un fort déclin sur les dernières périodes enregistrées. La dominance de *C. carinata* est fortement liée au BFN, avec des chutes proches de 0 lors de la disparition de cette espèce, ce qui n'est pas le cas au large du Tage.

C. carinata est dominante (>35%) au cours de la grande majorité de l'enregistrement (35 échantillons sur 60). Le caractère opportuniste de cette espèce est néanmoins à prendre en compte, la production rapide de tests en très grande quantité donne de forts pourcentages de présence à cette espèce bien qu'elle n'occupe pas nécessairement une place dominante sur une longue période. *Valvulineria bradyana* et *N. scaphum* sont les espèces les plus abondantes après *C. carinata* (~10% en moyenne). Les espèces de *Cibicides spp.* (principalement *lobatulus*) montrent des variations importantes marquées par une très forte dominance à la base de la carotte (60%), où elles s'accompagnent d'*Elphidium crispum* et *Textularia agglutinans*, puis de nombreuses apparitions/disparitions le long de la carotte. Les espèces *Hyalinea balthica* et *Uvigerina bifurcata* ont des distributions très proches représentant en moyenne entre 5% et 10% des assemblages. *Chilostomella oolina* est peu présente à l'exception de périodes abruptes où elle atteint jusqu'à ~40%. Les espèces de *Bulimina*, *marginata* et *costata*, représentent les espèces majeures secondaires de la carotte, presque toujours en dessous de 10%.

Ces espèces sont également dominantes au sein du prodelta du Tage (carotte 30) sur la même période. La plus faible proportion des espèces *N. scaphum*, *A. beccarii*, *B. aculeata*, *Bolivina spathulata*, *Planorbulina mediterraneensis*, *Criboelphidium gerthi* ou encore *E. scabra* permet d'estimer des apports continentaux moins importants au large du Douro. Cependant, les faunes vivantes au large du Douro montrent une très grande proportion de ces espèces à 50 m (Cf. chapitre II), absentes ou moins abondantes dans les communautés fossiles, mortes et vivantes à 100 m (Fig. V.4). De plus, *N. scaphum*, *C. auriculus* et *B. aculeata* sont largement dominantes dans les communautés vivantes. Ces espèces ont également démontré un lien important avec les blooms de coccolithophoridés (Chapitre III), contrôlés par les apports de nutriments continentaux en hiver à l'inverse des blooms de diatomées survenant en été pendant les conditions actives d'upwelling (Abrantes et Moita, 1999). Les pics d'abondances de ces espèces sont donc représentatifs d'apports continentaux qui sont directement ou indirectement (par apports de nutriments renforçant la production primaire) responsables d'apports de matière organique fraîche.

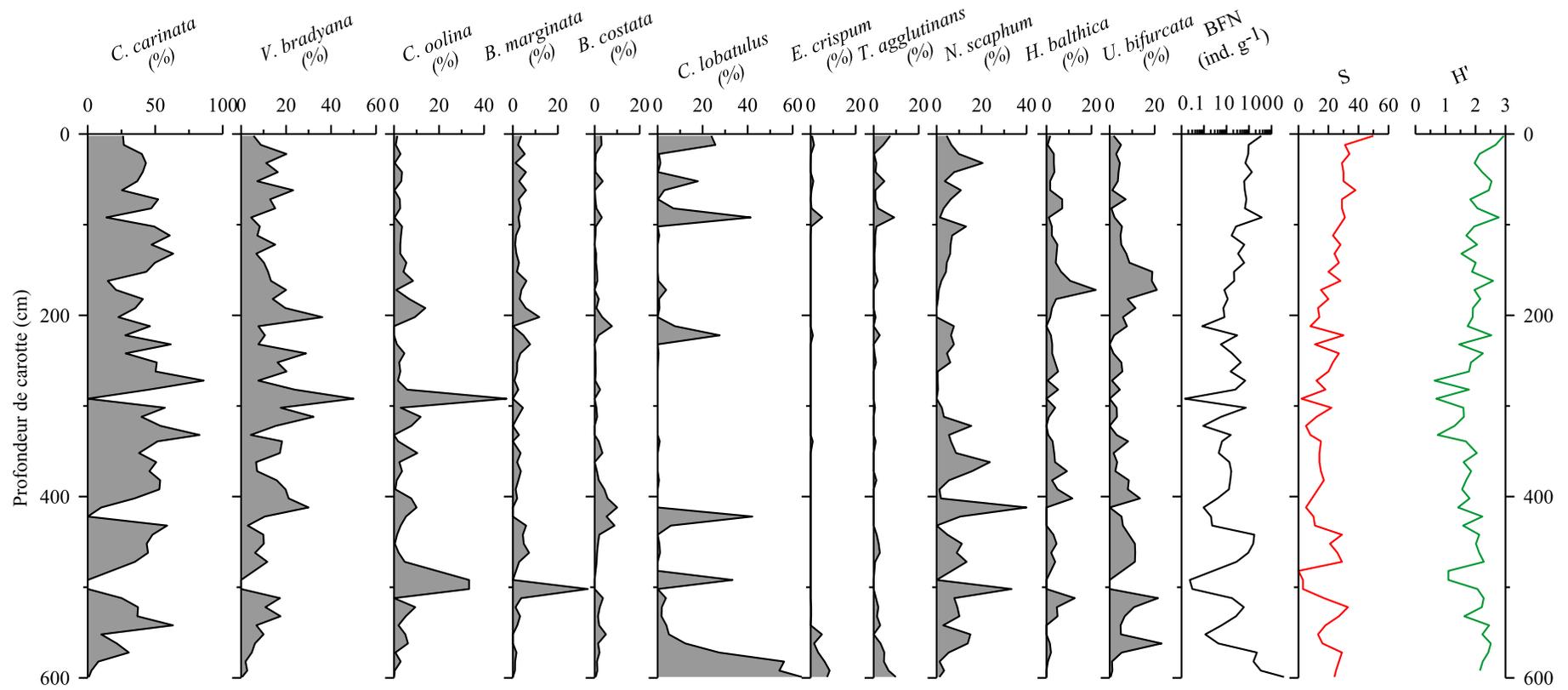


Figure V.11: Distribution des espèces majeures de foraminifères benthiques le long de la carotte 9. BFN = Benthic Foraminiferal Number (nombre d'individus par g de sédiment). S = Richesse spécifique (nombre d'espèces de l'échantillon). H' = indice de diversité faunistique de Shannon.

Les espèces fossiles majeures du Douro ont été regroupées par clusters, basés sur les similarités de Bray-Curtis, de manière à distinguer les périodes de changements environnementaux (Fig. V.12).

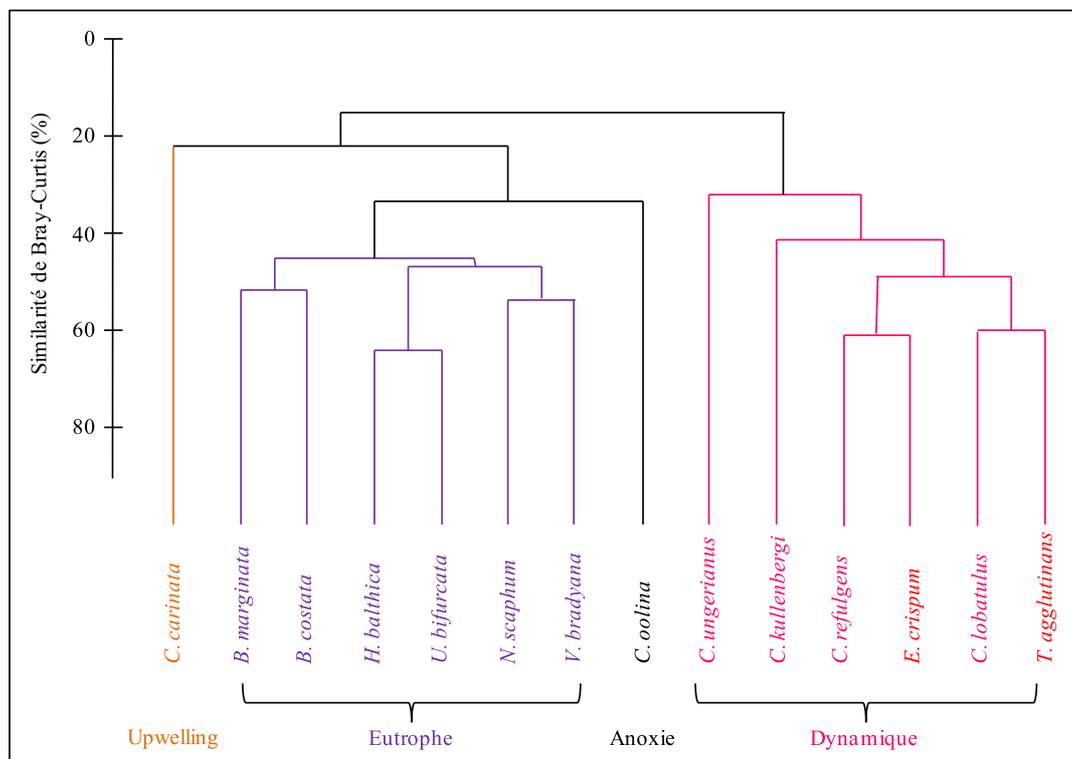


Figure V.12: Cluster en mode R, basé sur les similarités de Bray-Curtis des espèces de foraminifères benthiques (>150 µm) des 60 échantillons de la carotte 9.

La distribution fossile du Douro suggère une influence de l'upwelling côtier soulignée par la dominance de *C. carinata*, classiquement décrite dans la zone comme répondant de manière opportuniste aux apports de matériel frais, typiques des zones d'upwelling (Diz et al., 2002; Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a). La stabilisation des conditions eutrophes sur le plateau est probablement à l'origine de l'augmentation des pourcentages de *H. balthica* et *U. bifurcata*. Ces espèces ont également été classiquement observées dans les milieux riches et sous influence de l'upwelling côtier de la marge ibérique (Diz et al., 2002; Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a).

Les pics d'abondance des *Cibicides*, principalement *lobatulus* suggèrent une augmentation des courants de fond, liée à une hydrodynamique plus importante et à une granulométrie probablement grossière. Les espèces de *Cibicides* ont été décrites comme spécialisées pour la capture des particules circulant dans les courants de fond, attachées sur le

substrat et tolérant donc des vitesses importantes de courant (Schönfeld, 2002a). Les plus fortes abondances de *C. oolina* ont été observées lorsque la densité et la diversité des faunes diminuent drastiquement. Cette espèce est régulièrement associée à des environnements suboxiques à anoxiques (e.g. Corliss, 1985; Fontanier et al., 2002). Les pics d'abondance de *C. oolina* (500, 300 et 200 cm) associés à la diminution de la densité et de la diversité faunistiques suggèrent de possibles courtes périodes d'anoxie responsables de la disparition d'espèces. Deux de ces périodes présentent également une forte abondance des *Cibicides*. L'augmentation de la dynamique, de fortes tempêtes ou des conditions de downwelling pourraient être à l'origine de l'augmentation préalable des courants de fond, avant le dépôt de sédiments remaniés comme peuvent le suggérer les incohérences des datations. Ces sédiments remaniés, régulièrement issus du continent (Dias et al., 2002) seraient alors liés à une forte augmentation des apports du Douro, qui pourrait être responsable d'une anoxie ponctuelle du fait de l'accumulation rapide de sédiments issus du continent. L'autre hypothèse d'une anoxie ponctuelle peut aussi être liée à une très forte production primaire, qui succéderait aux apports de nutriments du continent, responsable de la consommation complète de l'oxygène dans le sédiment par respiration de la macro et microfaune benthique. Les pics d'abondances de *C. oolina* couplés à *V. bradyana* pourraient correspondre à cette situation. En effet, *V. bradyana* est également tolérante aux basses conditions oxiques sous forts apports organiques (Fontanier et al., 2002). Enfin, les fortes abondances de *N. scaphum* semblent suivre temporellement celles des *Cibicides spp.* *N. scaphum* a été associée avec *V. bradyana* à de forts apports de matière organique sous conditions suboxiques à anoxiques, également souvent associée aux apports de matière organique continentale (Debenay and Redois, 1997; Diz and Francés, 2008; Duchemin et al., 2008; Mojtahid et al., 2009; Goineau et al., 2011).

La fin de l'enregistrement indique une nette augmentation du BFN et de la richesse spécifique de manière synchrone alors que la proportion de *C. carinata* décroît suggérant un changement du contrôle des conditions trophiques, plus influencées par les apports du Douro que de l'upwelling. Cela semble donc indiquer une augmentation des apports du Douro durant les périodes les plus récentes, bien que ceux-ci soient peut être plus importants à 50 m de profondeur. Cela est en accord avec l'identification des apports continentaux plus importants au niveau du plateau au large du Douro, depuis la construction de barrages qui retiennent les particules sableuses mais permettent un export plus important des particules fines et organiques continentales (Dias et al., 2002).

Conclusions de l'enregistrement paléoenvironnemental du Douro

L'analyse de la carotte 9 permet une comparaison du signal récent (~2 000/3 000 ans) des conditions environnementales au large du Douro avec celles au large du Tage. La composition faunistique de ces deux environnements comparables en termes de profondeur, de granulométrie et d'influence fluviale a montré d'importants points communs environnementaux et faunistiques pour la période actuelle (chapitre III). Cependant, les données paléoenvironnementales suggèrent des apports du Douro plus dynamiques déduits de la présence d'espèces indicatrices de forts courants de fond. D'autre part, les apports de matière organique continentale semblent être moins importants sur l'enregistrement du Douro, à l'exception de la période la plus récente de l'enregistrement paléocéanographique, montrant une augmentation de la densité et de la diversité des faunes. De courtes périodes d'anoxie sont suspectées suivant les baisses drastiques de densité et diversité de faunes associées aux pics d'abondances de *C. oolina*. L'influence de l'upwelling se fait toujours fortement sentir depuis 2 000/3 000 ans dans la zone, au regard de la dominance de *C. carinata* dans les communautés mortes et fossiles. La période d'enregistrement au large du Douro semble globalement montrer une plus grande stabilité environnementale qu'au débouché du Tage. Cependant, les points de datation obtenus suggèrent un possible remaniement des sédiments nécessitant de prendre avec précautions les interprétations possibles de cette carotte. Il apparaît intéressant de confirmer ou d'infirmer le remaniement de cette carotte, et d'estimer une meilleure contrainte du modèle d'âge à l'aide de plus de points de datation. Cela permettrait de comparer avec plus de précisions les périodes de baisse et d'augmentation de l'activité de l'upwelling et des apports fluviaux entre la zone sous influence du Douro et celle du Tage. Les phases les plus humides synchrones des plus forts débits du Tage au cours des derniers 2 000 ans apparaissent principalement contrôlé par les phases négatives de la NAO (*North Atlantic Oscillation*, pour Oscillation Nord Atlantique). Or, les études menées plus au nord de la péninsule ibérique (Ria de Vigo, rivière Minho) ou encore au large des côtes françaises (Capbreton) ont montré un décalage des périodes humides avec la zone du prodelta du Tage (e.g. Diz et al., 2002; Álvarez et al., 2005; Alvarez and Gomez-Gesteira, 2006; Bernárdez et al., 2008; Mojtahid et al., 2013). Un décalage temporel ou un anti-phasage de la NAO est donc possible entre le nord et le sud de la marge ibérique qu'il serait intéressant d'étudier, en précisant le modèle d'âge de cette carotte, sur les enregistrements paléocéanographiques de manière à évaluer si ces décalages sont récurrents ou possèdent une cyclicité.

Chapitre VI

Conclusions

VI.1 Synthèse

L'objectif de cette thèse était de calibrer et d'appliquer l'outil foraminifère benthique comme bio-indicateur des apports continentaux sur la marge portugaise. Ces apports continentaux sont en liens avec la qualité de la matière organique dont l'influence sur les faunes devait être mesurée. Les variations environnementales investiguées sont liées aux variations du régime des fleuves ibériques, de l'activité de l'upwelling côtier et des variations climatiques à plus long terme. Cela s'est construit autour de trois parties définissant les objectifs suivants : 1) écologie des espèces, 2) comparaison des communautés mortes et vivantes et 3) application paléocéanographique.

1- Écologie des espèces vivantes majeures sur la marge portugaise.

La distribution des foraminifères benthiques a été décrite dans les résultats de cette thèse comme essentiellement contrôlée par des paramètres biotiques et abiotiques des sédiments que sont, la concentration en oxygène, la granulométrie, la quantité et la qualité de la matière organique. La zone d'étude n'étant pas affectée par une anoxie des eaux de fond, l'oxygénation des sédiments de surface n'est donc pas un paramètre limitant à la distribution des faunes. Elle restreint cependant les microhabitats des faunes vivantes en profondeur dans les sédiments. La quantité et la qualité de la matière organique sont déterminées par la production marine (activée ponctuellement par l'activité de l'upwelling et par l'insolation de la zone euphotique) ou par les apports continentaux. Le stock de cette matière organique est fonction de la nature des sédiments et surtout de la granulométrie de ceux-ci, du fait de la meilleure adsorption des particules organiques aux sédiments fins. La marge portugaise est actuellement caractérisée par des sédiments sableux aux débouchés des fleuves et, d'une manière générale, le long de la côte sous l'effet de la dynamique des fleuves et du courant de surface dit "courant Portugal". L'embouchure du Sado constitue une exception avec des sédiments très fins, probablement grâce à la morphologie de la côte qui protège cette zone du courant Portugal. La plupart des sédiments continentaux drainés par les fleuves qui s'échappent des estuaires sont argileux et se déposent plus au large, aux alentours de 100 m de profondeur composant ainsi la *mudbelt* ibérique (Jouanneau et al., 1998; Dias et al., 2002). Il existe un gradient granulométrique Nord-Sud le long de la pente avec des sables grossiers sur la moitié Nord et des sédiments silto-argileux au large du Tage et du Sado. Au Nord, entre 500 et 600 m de profondeur, le mélange des masses d'eaux ENACW et MOW est à l'origine

de l'augmentation du régime hydrodynamique qui remet en suspension les sédiments (Fiúza et al., 1998). Au Sud, le plateau est beaucoup plus restreint et la pente survient très rapidement après quelques km au large de la côte portugaise. Le mélange des eaux dans cette zone ne semble pas agir sur le dépôt de sédiments fins sur la pente. Le domaine profond est caractérisé par des argiles très fines. Ainsi, les sédiments contenant la matière organique en plus grande quantité sont ceux qui constituent la *mudbelt* et les dépôts profonds sur toute la zone. Des sédiments relativement riches couvrent la pente au Sud et le plateau interne uniquement au débouché du Sado.

L'analyse en composante principale basée sur les paramètres environnementaux de l'ensemble des stations de l'étude a permis d'identifier les différents systèmes de distribution et de nature de la matière organique des sédiments (cf. chapitre III). La majorité des stations côtières, situées entre 20 et 50 m de fond, est associée à une faible quantité de matière organique. Celle-ci est cependant d'excellente qualité (Chl.a/Phaeo et EHAA/THAA) notamment aux débouchés du Douro et du Tage. La zone côtière est marquée par des apports importants et rapides. Elle est influencée par les courants côtiers de surface et donc par une granulométrie grossière. Le stock est plus faible mais régulier et la biodiversité y est généralement importante créant un renouvellement de la matière organique, fortement consommée et importée, ainsi de très bonne qualité.

Les stations du milieu de plate-forme, au sein de la *mudbelt*, sont alimentées par les sédiments continentaux transportés par les fleuves et présentent donc les valeurs les plus continentales de $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ ($\sim -25\text{‰}$). L'ensemble du plateau est alimenté par les sédiments issus des fleuves ibériques, principalement en hiver, période de maximum pluviométrique (Fig. VI.1). Le Douro possède le débit maximal et l'export le plus important de matière en suspension (Oliveira et al., 1982). Le Tage, fleuve ibérique le plus long, exporte également une grande quantité de matériel continental vers le plateau bien que beaucoup de sédiments soient séquestrés au sein de son estuaire (Caçador et al., 1996). Les fleuves Mondego et Sado sont des sources beaucoup plus restreintes en matériel sédimentaire (Martins et al., 2012). Les apports issus des fleuves comprennent essentiellement des argiles et des nutriments qui augmentent la production primaire marine à leur arrivée sur le plateau et emprisonnent le matériel phytodétritique. Elles transportent également une grande part de phytoplancton estuarien, notamment des coccolithophoridés issus du Douro.

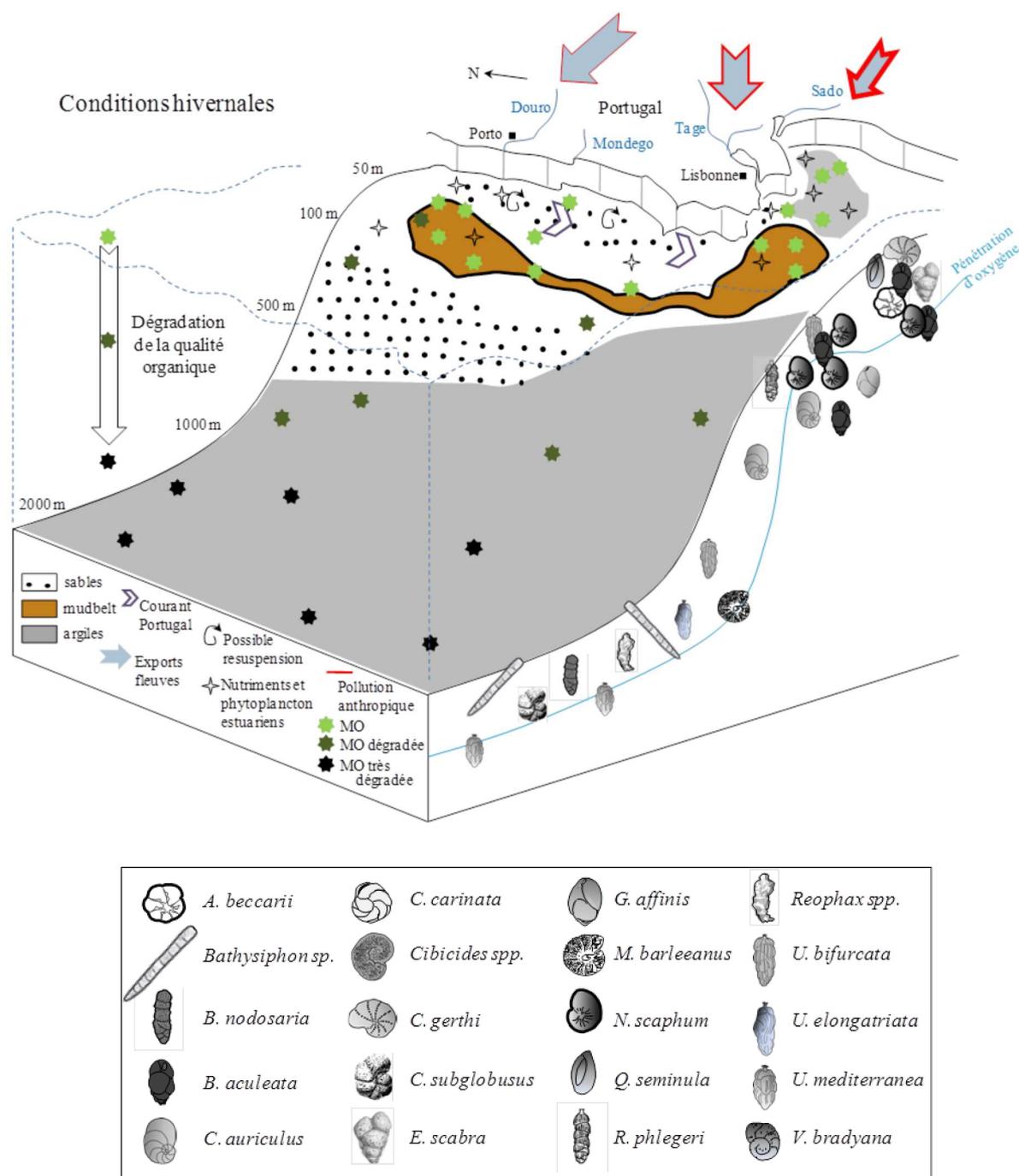


Figure VI.1 : Schéma récapitulatif des conditions hivernales associées aux espèces vivantes dominantes de foraminifères benthique, MO = matière organique.

Les stations profondes, de 500 à 2 000 m de profondeur sont caractérisées par une quantité importante de matière organique, à l'exception des zones marquées par une granulométrie grossière des sédiments au nord de la zone d'étude (Cf. chapitre III), avec de fortes valeurs de TOC, THAA et EHAA. Les produits de dégradation de la production primaire, comme les phaeopigments, sont également présents dans d'importantes

concentrations dans les sédiments profonds. La matière organique apparaît être de source clairement marine ($\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}} \sim -20\text{‰}$) et de qualité relativement faible compte tenu des valeurs mesurées de Chl.a/Phaeo ou de EHAA/THAA. L'intégralité des stations au large du Sado, en domaine profond comme côtier, sont intégrées à ce groupe riche en matière organique de faible qualité. La concentration en Chl.a indique des apports importants de phytodétritus de bonne qualité (Chl.a/Phaeo.), bien que le rapport EHAA/THAA ne soit pas très important dans ces stations. La matière organique est affectée, pendant la chute des particules et après avoir gagné le fond, par des dégradations biotiques et abiotiques (dissolution chimique, reminéralisation). La qualité nutritive de celle-ci est donc conséquemment amoindrie pendant son enfouissement. Les particules organiques déposées en domaine profond, principalement issues de la production phytoplanctonique marine, ont un temps de sédimentation pour atteindre le fond qui peut être extrêmement long. Elles vont donc être de qualité moindre que celles déposées sur le plateau. La caractérisation de la matière organique peut être synthétisée d'après sa quantité, sa qualité et son origine (Tableau VI.1).

Tableau VI.1 : Caractérisation de la matière organique des différents transects en milieux côtiers (20-50 m), sur le plateau (100 m) et en milieux profonds (500-2000 m).

	Douro/Tage			Mondego			Estremadura			Sado		
	Côtier	Plateau	Profond	Côtier	Plateau	Profond	Côtier	Plateau	Profond	Côtier	Plateau	Profond
Quantité MO	-	+	++	-	+	++	-	++	+	++	++	++
Qualité MO	++	+	-	+	-	-	++	-	-	-	-	-
MO terrestre	+	++	-	-	-	-	-	-	-	++	+	+

La distribution de la quantité et de la qualité de la matière organique, en hiver, va donc être responsable de la dominance de certaines espèces de foraminifères benthiques. Le cluster des faunes vivantes de mars 2011, déterminé à partir des similarités de Bray-Curtis basées sur les abondances, a indiqué 4 groupes d'espèces parmi les taxa majeurs de l'étude (cf. chapitre III). L'écologie des foraminifères benthiques vivants composant ces 4 groupes permet l'identification des zones de vie et des conditions trophiques associées (Fig. VI.2).

Le premier groupe est composé des espèces les plus tolérantes aux conditions du milieu très côtier. Outre les conditions de faibles quantités de matière organique de haute qualité décrites précédemment, ce milieu est particulièrement dynamique, soumis aux courants côtiers et aux décharges des fleuves. Des variations de salinité et de températures peuvent alors survenir et le régime dynamique est susceptible de perturber les écosystèmes. Parmi les

espèces qui ont montré une forte tolérance à ces processus, *A. beccarii*, *B. aculeata*, *E. scabra* et *Q. seminula* sont dominantes. *B. aculeata* a été observée dans des microhabitats allant de la surface jusqu'à plusieurs cm en dessous de la limite d'anoxie des sédiments. Sur le plateau au cœur de la *mudbelt*, la diversité et la densité des espèces sont maximales. Les conditions sont extrêmement favorables à la production des foraminifères benthiques, bien que la pénétration d'oxygène dans le sédiment soit la moins importante. Il y a cependant une forte dominance de quelques espèces présentes tout le long de la côte à 100 m de profondeur, à l'image de *N. scaphum*, *C. auriculus* ou *U. bifurcata*. *N. scaphum* semble être, en période hivernale, l'espèce la plus performante pour coloniser le milieu à 50 m comme à 100 m, en milieu oxygène comme totalement anoxique. Les espèces de ce groupe ont montré une forte affinité avec la concentration en Chl.a et avec une matière organique d'origine mixte. Ces paramètres semblent donc à l'origine des densités maximales de la zone pendant notre période d'échantillonnage.

Figure VI. 2. Synthèse de l'écologie des groupes d'espèces dominantes de l'étude sur la côte ouest-portugaise.

Espèces majeures	Zone de vie	Conditions trophiques
<i>A. beccarii</i> <i>B. aculeata</i> <i>E. scabra</i> <i>Q. seminula</i>	Milieu côtier (20 - 50 m) Sédiments sableux	Oligo – mésotrophe Phytodétritus frais Forte valeur nutritionnelle
<i>N. scaphum</i> <i>C. auriculus</i> <i>U. bifurcata</i>	Plateau interne (100 - 300 m) Mudbelt	Méso – eutrophe Fort Phytodétritus frais Valeur nutritionnelle moyenne
<i>H. elegans</i> <i>M. barleeanus</i> <i>U. mediterranea</i>	Milieu profond (1000 - 2000 m) Silts/Argiles	Eutrophe Faible phytodétritus dégradé Faible valeur nutritionnelle
<i>G. affinis</i> <i>R. scorpiurus</i>	Tout type de milieu Sédiments fins	Eutrophe Qualité variable

Un troisième groupe, formé de *R. scorpiurus* et de *G. affinis*, décrit une distribution plus variable qui semble principalement suivre la quantité de matière organique disponible, sans distinction de qualité. *R. scorpiurus*, comme certaines autres espèces agglutinées présentes dans l'étude (*C. cylindrica*, *B. nodosaria*), montre de fortes abondances dans les domaines profonds ou dans la *mudbelt*, là où les valeurs de TOC sont maximales. *G. affinis* a été identifiée majoritairement dans des microhabitats anoxiques, plus en profondeur dans le sédiment que la plupart des autres espèces. Les profondeurs des microhabitats de ces espèces sont clairement différentes, la quantité de matière organique apparaît donc être le facteur commun à leur distribution mais seule *G. affinis* a démontré une préférence pour les sédiments anoxiques, là où *R. scorpiurus* est probablement bien plus limitée.

Enfin, les domaines profonds sont marqués par l'abondance d'un groupe composé d'*H. elegans*, *M. barleeanus* et *U. mediterranea*. *H. elegans* a été uniquement observée à 2 000 m de profondeur et représente donc l'espèce la plus profonde de l'étude. Le milieu particulièrement calme favorise certainement le développement de cette espèce dont le test aragonitique est plus fragile. *M. barleeanus* est particulièrement tolérante à l'anoxie des sédiments dans les milieux où la quantité de matière organique est importante. *U. mediterranea* est l'espèce dominante dans la majorité des stations profondes de l'étude. Ces trois espèces sont particulièrement bien adaptées aux milieux riches sans impact de la qualité de la nourriture. Elles montrent une préférence pour la matière organique d'origine marine et n'ont été observées dans aucune station à signature mixte entre source continentale et marine. Beaucoup d'espèces agglutinées (*R. agglutinatus*, *R. spiculifer*, *C. subglobus*, *Haplophragmoides sp.*, *Bathysiphon spp.*) présentent la même distribution, indiquant clairement une préférence pour les milieux calmes et riches en matière organique de faible qualité.

2- Comparaison des faunes mortes et vivantes

Le premier intérêt de l'étude des faunes mortes de foraminifères benthiques est d'ordre méthodologique. L'analyse de la variabilité verticale du signal faunistique au sein d'une même carotte sédimentaire a démontré une absence de dégradation de l'enregistrement dans la quasi-totalité des stations observées. L'utilisation d'un échantillon à plusieurs cm sous l'interface eau-sédiment a souvent été préconisée pour ce type d'étude compte-tenu de la possible sous-évaluation du nombre d'endofaunes profondes dans un échantillon de surface

(Loubere, 1989; Jorissen et Wittling, 1999). Il apparaît cependant pour la marge ibérique, que l'utilisation d'un seul échantillon, à n'importe quelle profondeur dans le sédiment, soit suffisamment représentative pour définir la composition faunistique de la thanatocénose de la carotte. L'unique limite identifiée est relative au domaine profond, où la proportion d'espèces fragiles, en majorité agglutinées, est plus importante. Les tests de ces espèces vont être rapidement dégradés du fait de la disparition progressive du ciment organique liant les particules composant le test. La désagrégation de ce ciment organique est fonction du temps après la mort de l'organisme, à l'origine de la destruction des tests, s'additionnant aux conditions chimiques, à la diagenèse précoce et à la compaction des sédiments. Le domaine profond est marqué par une perte plus importante du signal fossile avec la profondeur dans le sédiment.

Le deuxième intérêt a consisté en l'utilisation de la faune morte comme un trait d'union chronologique à cette étude entre la communauté vivante et fossile. L'analyse des faunes vivantes ne représente que la faune ponctuelle de mars 2011, période d'échantillonnage. Les taux de sédimentation régulièrement mesurés dans la zone assurent un cumul de plusieurs saisons par tranche de sédiment défini par notre échantillonnage (Alt-Epping et al., 2009; de Stigter et al., 2011). La comparaison des communautés mortes et vivantes offre donc la possibilité de comparer le signal hivernal au signal moyen de l'année. La marge ibérique est influencée par un upwelling saisonnier survenant depuis mai, mais principalement actif entre juillet et septembre. Cet événement n'a donc pas d'influence en mars, période d'échantillonnage des carottes sédimentaires de l'étude. La période d'upwelling est donc caractérisée par un flux important de matériel organique phytodétritique marin qui se dépose sur les sédiments (Fig. VI.2). Ces apports organiques ponctuels sont à l'origine de la prolifération d'espèces particulières, capables de réagir très rapidement à des apports organiques pulsés, de manière opportuniste. Cet événement saisonnier s'oppose donc aux apports continentaux hivernaux, ce qui marque dans la zone, le processus majeur à l'origine des différences entre les communautés mortes et vivantes de foraminifères benthiques. Ainsi, les espèces opportunistes comme *V. bradyana* et surtout *C. carinata* vont largement dominer les assemblages morts des stations de 100 à 500 m de profondeur. L'identification de ces faunes permet de les associer à une activité intense de l'upwelling bien que leur production ne corresponde qu'à une période restreinte de l'année. La très faible abondance de *C. carinata* en hiver indique une très faible affinité pour la matière organique continentale. Les espèces marquant les apports de matière organique continentale vont donc se retrouver en moindre

proportion dans la communauté morte, de par les apports plus faibles issus du continent lorsque le régime des fleuves est moins important, mais aussi de part la forte production des espèces opportunistes.

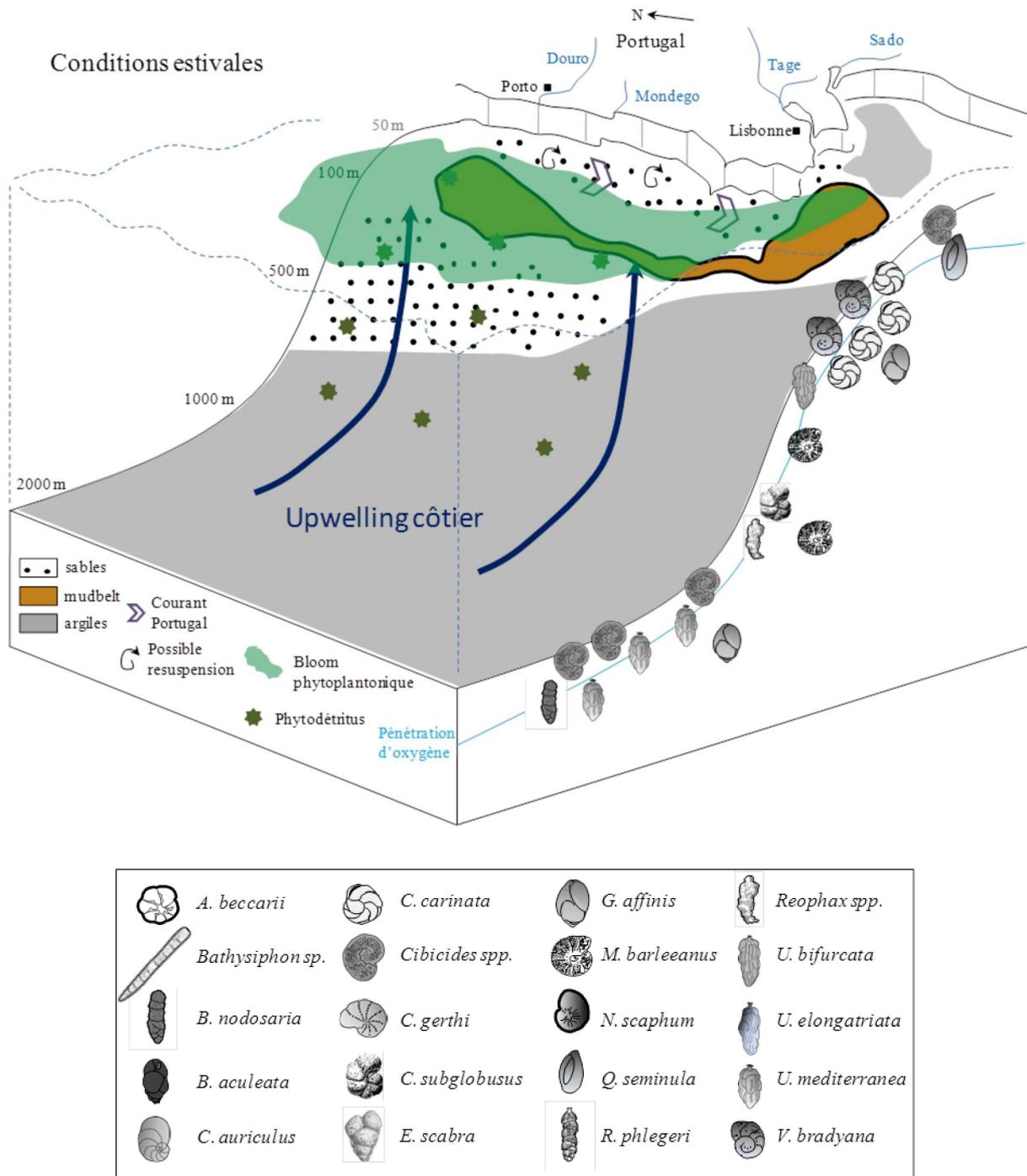


Figure VI. 2 : Schéma récapitulatif des conditions estivales associées aux espèces vivantes dominantes de foraminifères benthiques.

Le rapport Vivants (Living)/Vivants+Morts (Living+ Dead) soit le L/(L+D) illustre bien ce processus saisonnier avec de faibles valeurs pour *C. carinata* et *V. bradyana* et des proportions beaucoup plus importantes pour la communauté vivantes de *N. scaphum*, *C. auriculus* ou des espèces côtières du groupe cluster 1 (Fig. VI.3). D'autres processus importants sont responsables des différences entre les deux communautés, comme la capacité de fossilisation du test, différente selon les espèces. Le test est fragilisé par la compaction et la chimie du sédiment liée à la diagenèse précoce. Face à ces altérations physique et chimique, une part importante des espèces agglutinées est connue pour ne pas être facilement fossilisable (Mackensen et Douglas, 1989; Gooday et Hughes, 2002). C'est notamment le cas dans cette étude des espèces agglutinant des grains de taille importante comme les *Reophax spp.*, beaucoup moins résistantes que celles agglutinant des particules très fines et plus solidaires entre-elles comme *T. agglutinans*.

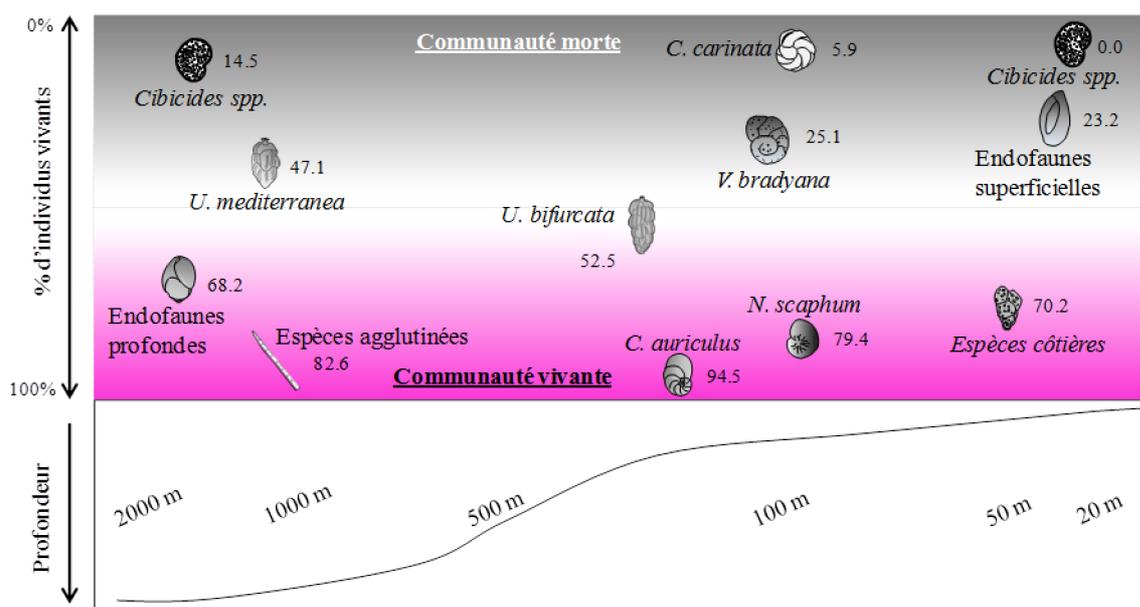


Figure VI. 3 : Proportions de présence des espèces dominantes dans les communautés mortes et vivantes moyennées sur l'ensemble de la zone d'étude.

D'autre part, un dernier processus est lié au comportement des espèces. Les endofaunes profondes se distinguent des faunes vivant en surface ou subsurface dans le sédiment, par un taux de production de tests bien moins important mais une durée de vie plus longue (De Stigter et al., 1999). Cette différence est responsable de l'observation d'une proportion plus importante des endofaunes superficielles dans la communauté morte et

inversement pour les endofaunes profondes, en proportion supérieure dans la communauté vivante. Les différentes espèces de *Cibicides* illustrent parfaitement ce processus, qu'elles vivent dans les zones côtières comme *C. lobatulus* ou *refulgens* ou dans les milieux plus profonds comme *C. kullenbergi* ou *pachydermus*.

Enfin, le prélèvement de carotte sédimentaire comme celui de la carotte 30, utilisée pour l'application paléoenvironnementale de ce travail de thèse, peut parfois impliquer une perte de sédiment de surface à cause du carottage à piston. L'utilisation des faunes mortes de la carotte interface la plus proche du site paléo-environnemental adonc servi à lier l'actuel au fossile en palliant au problème de perte de matériel de surface.

3- Application paléocéanographique du bio-indicateur foraminifère benthique

Les résultats obtenus des analyses des communautés vivantes et mortes ainsi que la détermination de l'influence de la matière organique servent de base à l'interprétation de l'évolution des faunes fossiles au débouché du Tage. L'enregistrement sédimentaire des derniers 5 700 ans permet l'étude de l'évolution environnementale de la marge portugaise au cours de l'Holocène terminal. Cette évolution est impactée par des variations climatiques rapides mais aussi par la mise en place de l'anthropisation de la péninsule ibérique. Grâce à la comparaison des différents proxies avec les assemblages de foraminifères benthiques, la variation de la dynamique du Tage a pu être mise en évidence ainsi que la réponse des faunes à ces événements. La susceptibilité magnétique couplée à la granulométrie des sédiments indique un fort régime fluvial en progressive réduction durant toute la période d'étude. Il existe cependant des variations au sein de cette réduction. Les apports actuels du Tage, comme les études précédentes l'ont montré, sont caractérisés par un dépôt argileux aux alentours de 100 m de profondeur au cœur de la *mudbelt*. Néanmoins, cette *mudbelt* ne s'est mise en place qu'après une première réduction de la dynamique du Tage.

Une première période entre 5700 et 2 600 ans indique un fort régime du Tage ne permettant que le dépôt de sables à 100 m, avec un faible signal terrestre issu des éléments continentaux (e.g., fer, cuivre, plomb) mesurés par XRF. Ce régime important est en partie dû à une période de déforestation intense (Rodrigues et al., 2009), les sols retenaient alors beaucoup moins les eaux de ruissellement. Une partie importante des apports continentaux devait être déposée plus profondément, la matière organique déposée était alors beaucoup moins stockée du fait de sédiments plus grossiers. Les espèces répondant aux apports

continentaux comme *N. scaphum* sont donc dominantes grâce à leur forte tolérance à la nourriture d'origine continentale bien que l'accumulation de matière organique soit faible. *A. beccarii*, *C. lobatulus* et *P. mediterraneensis*, également abondantes pendant cette période, renforcent l'idée de conditions dynamiques (Schönfeld, 2002b) au cours de cette période avec une influence du fleuve plus distale qu'actuellement. Cette période représente une première phase importante de l'évolution de la marge, caractérisant le plateau avant la mise en place de la *mudbelt* (Martins et al., 2006b), remontant au moins à 5 700 ans (Fig. VI.4). Durant cette période, la matière organique continentale est déposée sur le plateau mais n'est pas stockée à 100 m, elle est donc continuellement renouvelée et de très bonne qualité comme le soulignent les faunes majeures observées à cette période.

Lors de la réduction du régime du Tage, la *mudbelt* est mise en place, permettant le stock de matière organique sur le plateau et le développement des faunes. La période romaine a été identifiée grâce à l'augmentation des éléments continentaux mesurés autour de 2 000 ans comme le fer, le cuivre ou le plomb, marqueurs de la colonisation romaine sur la péninsule ibérique (Bernárdez et al., 2008). Cette période peut être assimilée à une première phase de contamination anthropique. Elle est marquée par une baisse drastique de la diversité des foraminifères benthiques. Les périodes climatiques *Dark Ages*(DA), *Medieval Warm Period* (MWP) et *Little Ice Age* (LIA), bien connues dans la zone (Desprat et al., 2003; Abrantes et al., 2005), ont également été identifiées. Elles illustrent surtout l'influence des paramètres régissant le climat de la zone durant l'Holocène terminal : les variations de l'activité solaire et la NAO. Les phases de forte activité solaire sont corrélées sur la marge ibérique aux phases de NAO positives (Lebreiro et al., 2006). Durant ces événements, les rayons solaires catalysent la production primaire et le système atmosphérique entraîne une augmentation de l'activité de l'upwelling côtier. La MWP est un exemple illustrant parfaitement cette phase d'upwelling intense, schématisée dans un second bloc (Fig. VI.4).

La faible pluviométrie de la phase NAO positive entraîne un faible export du Tage, l'upwelling se renforce grâce aux conditions atmosphériques de NAO, couplé à une activité solaire importante. La production primaire est alors très intense. Le stock de cet apport de matière organique est possible grâce à la mise en place de la *mudbelt*. L'installation de ces conditions est marquée par la dominance de *C. carinata* et *V. bradyana*, indicatrices des apports ponctuels de l'upwelling. La dominance de ces espèces opportunistes est responsable d'une baisse de la diversité à cause de la forte pression écologique que représente la compétition inféodée à la présence de ces taxa.

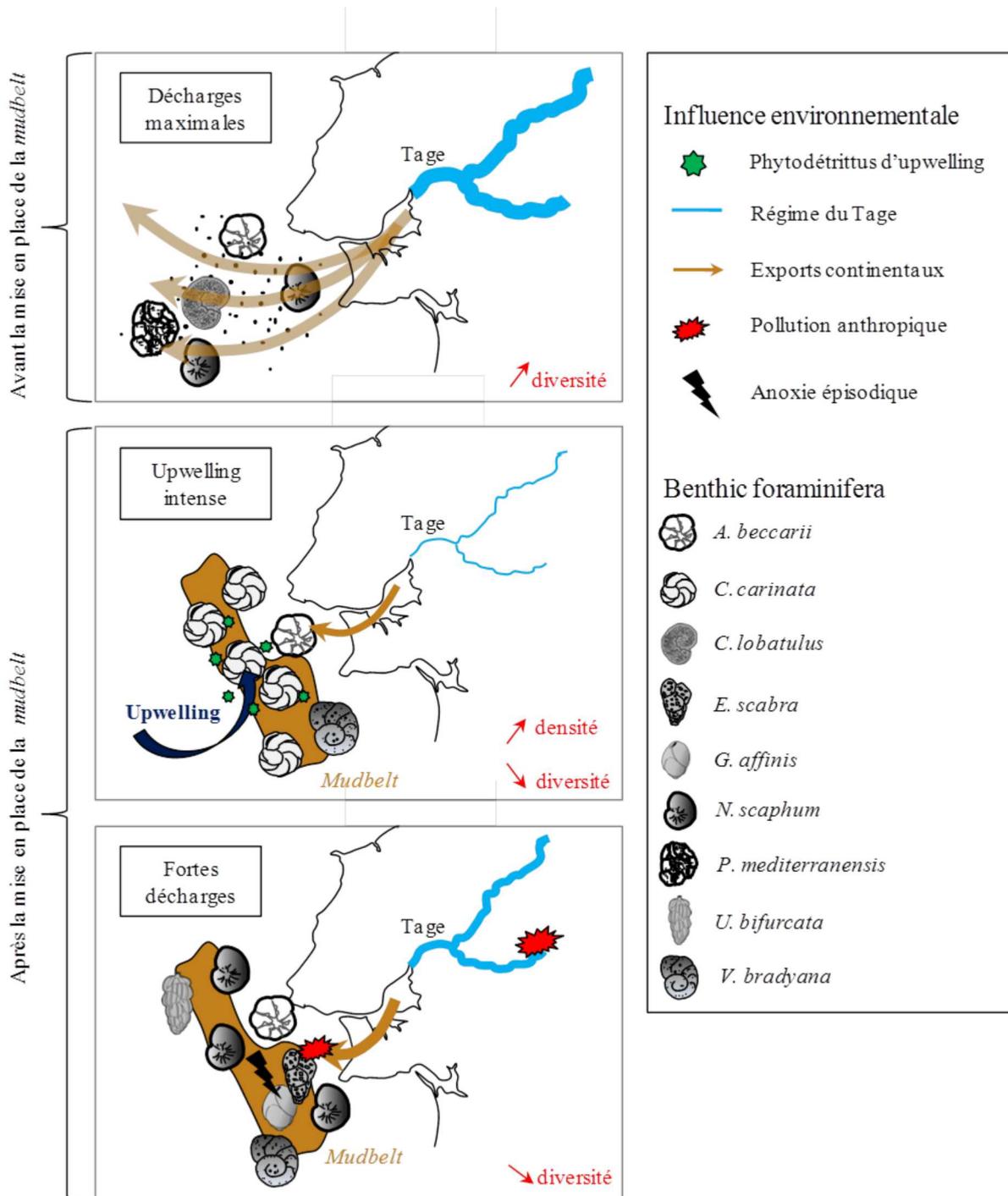


Figure VI. 4 : Reconstitution des phases majeures de l'évolution paléoenvironnementale du plateau ibérique à l'embouchure du Tage sur les derniers 5 700 ans.

La mise en place des sédiments fins issus du continent à 100 m, est à l'origine d'une dégradation plus importante de la matière organique stockée au sein des sédiments qui peut également être à l'origine de la baisse de la diversité. Le LIA représente une illustration des conditions opposées avec une faible activité solaire et une phase de la NAO négative (Bartels-

Jónsdóttir et al., 2006a ; Lebreiro et al., 2006). Au cours de cette période, l'upwelling est fortement réduit, l'humidité beaucoup plus importante et les apports du Tage sont donc accrus. La matière organique, essentiellement marine pendant le MWP, est d'origine mixte voire majoritairement continentale durant cette période. L'abondance des espèces marquant les apports continentaux est donc augmentée comme *A. beccarii*, *N. scaphum* ou *U. bifurcata* alors que celles de *C. carinata* est fortement réduite.

Finalement, depuis le LIA, les phases humides de NAO négatives sont de plus en plus associées à des apports mesurables d'éléments continentaux comme le fer, le cuivre, le plomb ou le zinc. Ces éléments sont exportés vers la marge au débouché du Tage mais aussi vers le Sud, en direction du Sado et du canyon de Lisbonne via la couche néphéloïde benthique du Tage. Ils représentent une contamination anthropique importante, marquée par le développement d'espèces tolérantes à la pollution comme *E. scabra*, mais aussi par l'abondance d'espèces tolérant l'anoxie comme *G. affinis* (Bartels-Jónsdóttir et al., 2006a). L'abondance des endofaunes profondes indique également une nouvelle baisse importante de la qualité de la matière organique. L'augmentation du dépôt des éléments anthropiques, a finalement une influence mesurable sur les faunes de foraminifères benthiques, tant par l'apparition d'espèces tolérantes aux formes de pollutions anthropiques, que par la baisse d'oxygénation des sédiments et la chute de la diversité des faunes observées.

VI.2 Conclusion générale

L'étude des foraminifères benthiques vivants sur une large répartition géographique de la marge ouest-ibérique, aux débouchés des fleuves majeurs, a permis la calibration de ces organismes comme bio-indicateurs de la qualité de la matière organique dans les sédiments. Cette matière organique dans ce contexte est issue de deux sources particulières : les apports des fleuves et l'upwelling côtier.

L'éventail important de paramètres environnementaux couplé à cette étude a contribué à améliorer les connaissances sur les préférences écologiques des espèces dominantes de la zone. Les microhabitats des espèces dominantes ont été précisément définis, ainsi que les conditions physico-chimiques qui les caractérisent, permettant d'utiliser l'écologie des espèces pour reconstruire les conditions passées. L'importance cruciale de la quantité de la matière organique a été confirmée ainsi que la préférence pour une majorité d'espèces des milieux bien oxygénés. Dans les milieux les plus riches en matière organique, nombre

d'espèces ont cependant montré une forte tolérance aux conditions anoxiques confirmant ainsi la description établie par le modèle TROX (Jorissen et al., 1995). De manière générale, la source de nourriture issue de la production primaire marine ou estuarienne est à l'origine des plus grandes densités faunistiques de la zone. La qualité de la matière organique (exprimée par les acides aminés disponibles et la fraîcheur du matériel phytodétritique), a été identifiée comme déterminante pour expliquer la variation de la distribution des différentes espèces, grâce notamment à l'utilisation du rapport EHAA/THAA, encore peu utilisé dans les études portant sur les foraminifères benthiques.

L'observation des faunes vivantes a montré les densités et diversités les plus importantes au large du Douro, celui-ci apparaît être à l'origine d'exports de matériel (notamment de nutriments à l'origine de bloom de coccolithophoridés) les plus favorables aux faunes de foraminifères benthiques en hiver. Toutefois, les très fortes concentrations en éléments organiques au large du Sado ne sont pas associées à de fortes abondances de foraminifères benthiques vivants. Une forte anthropisation du Sado (Abril et al., 2002; Caeiro et al., 2009) est probablement à l'origine des plus faibles diversités observées sur la marge, où quelques espèces tolérantes aux contaminations dominant face à ces conditions d'eutrophisation, (i.e., des sédiments riches en matière organique et sous influence anthropique).

Cette étude de l'écologie des foraminifères benthiques vivants a été la première à se focaliser de manière synchrone sur les principaux fleuves de la marge portugaise pendant une période de débit maximum. De plus, elle intègre de nombreux descripteurs de la matière organique (TOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, C/N, Chl.a, phaeopigments et acides aminés totaux et disponibles).

L'apport de l'étude des faunes mortes apparaît être un complément très intéressant pour le suivi chronologique et l'analyse des biais inhérents à la conservation des tests dans le sédiment. Cette étude est l'une des rares à avoir étudié la variation verticale des faunes mortes de manière à déterminer la représentativité des échantillons de la thanatocénose. La conservation des tests de la très grande majorité des espèces dominantes de la zone a démontré que la zone était parfaitement indiquée pour une étude paléoenvironnementale. De plus, la compréhension des influences saisonnières et des processus à l'origine des différences entre les communautés mortes et vivantes a permis de préciser l'interprétation des espèces dans les enregistrements fossiles.

L'application du bio-indicateur comme marqueur des variations environnementales du plateau alimenté par les apports du Tage lors des derniers 5 700 ans a confirmé des changements du régime fluvial pendant cette période. Cette évolution a joué sur les conditions sédimentaires et donc sur l'écosystème benthique associé au stock de nourriture. Ce stock a permis un développement plus important des faunes benthiques dans un premier temps mais a aussi été associé à une baisse de la qualité de la matière organique mesurée grâce aux faunes. Cette diminution de la qualité est probablement responsable, en partie, de la diminution de la diversité des faunes. Les phases de la NAO et les changements de l'activité solaire dans la zone sont liés aux variations climatiques rapides jouant sur l'activité de l'upwelling et sur l'humidité globale de la zone, comme l'ont identifié les études paléoclimatiques précédentes menées dans la zone (e.g., Abrantes et al., 2005 ; Lebreiro et al., 2006). Ces processus sont responsables de la quantité et de la qualité de la matière organique en relation avec la source marine ou continentale de celle-ci.

Dans cette optique, l'utilisation des foraminifères benthiques a permis d'identifier les phases d'activation de l'upwelling ainsi que les périodes d'apports intenses du Tage grâce à certaines espèces tolérantes à ces conditions particulières. Pour terminer, les foraminifères benthiques apparaissent être de bons bio-indicateurs de l'évolution des conditions environnementales, illustrant aussi bien l'influence fluviale que marine. Contrairement aux paramètres organiques, les foraminifères benthiques permettent d'identifier la source de la matière organique sans biais liés à la diagenèse précoce ou à la dégradation de la matière organique. Ils apportent des informations, sur l'évolution du débit des fleuves, des apports organiques, de leurs qualités, de l'intensité de l'upwelling et du stock des apports marins et continentaux dans les sédiments, contrairement aux proxies de la colonne d'eau. Les diatomées présentent l'avantage de marquer les périodes d'upwelling intense dans la zone d'étude alors que les coccolithophoridés répondent aux apports de nutriments issus du continent (Abrantes et Moita, 1999). Néanmoins, les frustules de diatomées ont montré de très faibles capacités de conservation dans les sédiments sableux (Ragueneau et al., 2000) qui composent plus de 3 000 ans des 5 000 dernières années enregistrées au large du Tage. Les foraminifères benthiques présentent donc des avantages cruciaux dans l'analyse paléoclimatique des apports fluviaux. Ces organismes apparaissent clairement liés à la qualité du milieu et montrent une sensibilité notable à l'anthropisation des bassins versants et à l'augmentation des contaminants sur le plateau. Compte-tenu des capacités de fossilisation et de la répartition mondiale des foraminifères benthiques, il est évident que leur utilisation

comme marqueurs de la santé des écosystèmes est particulièrement bien adaptée. Qu'ils soient sous l'influence d'un fleuve au débit important, dans une zone très anthropisée, contaminée ou dans un contexte de variations d'humidité importante, cet outil peut être considéré comme une solution particulièrement efficace et simple à mettre en place pour des suivis temporels.

VI.3 Perspectives

Au vu des résultats de ce travail de thèse et des conclusions qui en découlent, de nouvelles investigations pourraient permettre de compléter les connaissances sur l'utilisation des foraminifères benthiques comme bio-indicateurs des apports continentaux sur la zone d'étude :

➤ L'échantillonnage de réplicas est de plus en plus souligné comme une solution permettant d'apporter plus de confiance aux données faunistiques, notamment dans le domaine du bio-monitoring (Schönfeld et al., 2012). Cela n'a pas été possible dans cette étude compte tenu de la nature pluridisciplinaire à la base de l'échantillonnage lors de la mission PACEMAKER et l'utilisation de toutes les carottes issues des prélèvements multi-tubes pour différents types d'analyses. Néanmoins, la variabilité due au phénomène de *patchiness*, c'est-à-dire une importante disparité faunistique ponctuelle dans le sédiment à faible échelle spatiale, pourrait ainsi être contrainte grâce à l'analyse de plusieurs carottes pour représenter une zone d'échantillonnage.

➤ Un échantillonnage plus dense autour des débouchés des fleuves et de la *mudbelt* permettrait de cibler plus précisément l'apport de matière organique continentale. Ces mesures permettraient de définir un gradient de source de matière organique basé sur le $\delta^{13}\text{C}$ et le C/N et ainsi de le comparer aux compositions faunistiques. L'influence directe des fleuves, en termes de dynamique des courants de fonds pourrait également être précisée grâce à un meilleur quadrillage des zones côtières entre la côte et 50 m de profondeur.

➤ Cette étude, dont l'objectif majeur était d'évaluer l'influence des apports de matière organique continentale sur les faunes de foraminifères benthiques, n'a porté que sur une seule saison : l'hiver. Un suivi temporel des individus vivants sur plusieurs saisons permettrait de suivre la mise en place du changement entre les espèces répondant aux apports continentaux et celles répondant à l'upwelling d'été. La mesure des matières en suspension et des débits

des fleuves sur la même période serait un bon moyen de coupler les apports fluviaux avec l'écosystème benthique pour en comprendre les interactions. La mesure de la quantité et de la qualité de la matière organique stockée sur le plateau au cours des différentes saisons permettrait probablement d'affiner les hypothèses de leur influence sur les différents taxa. Enfin, la quantification de l'intensité de l'upwelling via d'autres proxies (diatomées, variations de températures et salinité) permettrait d'étudier son influence sur la prolifération des espèces opportunistes et l'impact sur la diversité des faunes selon les années.

➤ L'analyse du phytoplancton et des différentes espèces de coccolithophoridés et diatomées liée aux différentes saisons permettrait de voir s'il existe des disparités au sein de la source de nourriture phytoplanctonique au cours de l'année. Des cultures de foraminifères benthiques pourraient également être menées avec des apports de matériel phytoplanctonique diverses (diatomées et coccolithophoridés apportés séparément) et maîtrisé de manière à évaluer s'il existe de véritables préférences des espèces pour la nature de la matière organique phytodétritique.

➤ L'analyse des contaminants et polluants, en particulier à proximité du Tage et du Sado semble être importante dans cette zone fortement anthropisée. Le suivi de la qualité de l'écosystème benthique basé sur la macrofaune que la microfaune vivante peut être un moyen à long terme d'avoir ce suivi.

➤ La mesure du $\delta^{13}\text{C}$ du test d'une endofaune de surface voire épiphyte sur la carotte paléocéanographique au large du Tage (carotte 30) pourrait être intéressante à comparer à celle déjà effectuée sur *N. scaphum*, dans cette étude, qui représente une endofaune intermédiaire à profonde. Cela permettrait le calcul d'un $\Delta^{13}\text{C}$ entre les deux espèces qui serait représentatif de l'évolution de la paléo-production exportée au fond.

➤ Enfin, le $\delta^{13}\text{C}$ des foraminifères benthiques vivants de la zone Estremadura pourrait être mesuré de manière à mesurer les émissions de méthane à travers l'émergence de *pockmarcks* observés sur la bathymétrie de la zone lors de la mission PACEMAKER.

Au vu des résultats de cette étude, il apparaît que les applications pourraient être très intéressantes dans d'autres zones du monde. Le traçage des apports fluviaux actuels et passés

pourrait être un marqueur des variations d'humidité au large de nombreux fleuves. Les implications concernant la cyclicité des périodes humides (contrôle de la NAO ou des phénomènes ENSO (*El niño southern oscillation*)) sont autant de pistes de recherches potentielles où les assemblages de foraminifères benthiques pourraient compléter le suivi des périodes humides. Il serait particulièrement intéressant de suivre différents types de fleuves, qui séquestrent ou non la matière organique continentale au sein de leurs estuaires, sous différentes influences dynamiques et anthropiques.

Le suivi des upwellings, notamment l'upwelling péruvien, marqué par les apports de nutriments les plus importants de la planète pourraient être enregistré grâce à l'analyse des foraminifères benthiques. L'implication sur la qualité de la matière organique et son évolution temporelle pourrait être investiguée après l'analyse des faunes vivantes et récentes de la zone.

Les changements paléoclimatiques sont à l'origine du déplacement des estuaires et deltas, ainsi que des connexions entre ces embouchures et les systèmes de chenaux et canyons sous-marins. L'apport des foraminifères benthiques pourrait permettre de préciser l'évolution des apports de matériel continental vers les systèmes marins en lien avec l'évolution climatique.

Enfin, la sensibilité des espèces aux apports de contaminants apparaît être un bon moyen d'estimer les périodes de stress écologique dues à l'activité anthropique et de vérifier sur le long terme l'évolution de la qualité des écosystèmes benthiques. L'application des foraminifères benthiques en paléocéanographie s'ouvre donc sur de nombreuses pistes d'étude et ce travail aura été mené de manière à en montrer toute l'utilité et le potentiel.

Références Bibliographiques

A

- Abrantes, F., Moita, M.T., 1999. Water column and recent sediment data on diatoms and coccolithophorids, off Portugal, confirm sediment record of upwelling events. *Oceanologica Acta* 22, 67–84.
- Abrantes, F., Lebreiro, S., Rodrigues, T., Gil, I., Bartels-Jónsdóttir, H., Oliveira, P., Kissel, C., Grimalt, J.O., 2005. Shallow-marine sediment cores record climate variability and earthquake activity off Lisbon (Portugal) for the last 2000 years. *Quaternary Science Reviews* 24, 2477–2494.
- Abrantes, F., Alt-Epping, U., Lebreiro, S., Voelker, A., Schneider, R., 2008. Sedimentological record of tsunamis on shallow-shelf areas: The case of the 1969 AD and 1755 AD tsunamis on the Portuguese Shelf off Lisbon. *Marine Geology* 249, 283–293.
- Abril, G., Nogueira, M., Etcheber, H., Cabeçadas, G., Lemaire, E., Brogueira, M.J., 2002. Behaviour of organic carbon in nine contrasting European estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54, 241–262.
- Alley, R.B., Mayewski, P.A., Sowers, T., Stuiver, M., Taylor, K.C., Clark, P.U., 1997. Holocene climatic instability: A prominent, widespread event 8200 yr ago. *Geology* 25, 483–486.
- Altenbach, A.V., Sarnthein, M., 1989. Productivity record in benthic foraminifera. *Productivity of the ocean: present and past* 255–269.
- Altenbach, A.V., Pflaumann, U., Schiebel, R., Thies, A., Timm, S., Trauth, M., 1999. Scaling percentages and distributional patterns of benthic foraminifera with flux rates of organic carbon. *The Journal of Foraminiferal Research* 29, 173–185.
- Alt-Epping, U., Mil-Homens, M., Hebbeln, D., Abrantes, F., Schneider, R.R., 2007. Provenance of organic matter and nutrient conditions on a river-and upwelling influenced shelf: a case study from the Portuguese Margin. *Marine Geology* 243, 169–179.
- Alt-Epping, U., Stuut, J.-B.W., Hebbeln, D., Schneider, R., 2009. Variations in sediment provenance during the past 3000 years off the Tagus River, Portugal. *Marine Geology* 261, 82–91.
- Alvarez, I., Gomez-Gesteira, M., 2006. Influence of teleconnection patterns on precipitation variability and on river flow regimes in the Miño River basin (NW Iberian Peninsula). *Clim Res* 32, 63–73.

- Álvarez, M.C., Flores, J.A., Sierro, F.J., Diz, P., Francés, G., Pelejero, C., Grimalt, J., 2005. Millennial surface water dynamics in the Ría de Vigo during the last 3000 years as revealed by coccoliths and molecular biomarkers. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 218, 1–13.
- Álvarez-Salgado, X.A., Nieto-Cid, M., Piedracoba, S., Crespo, B.G., Gago, J., Brea, S., Teixeira, I.G., Figueiras, F.G., Garrido, J.L., Rosón, G., Castro, C. G., Gilcoto, M., 2005. Origin and fate of a bloom of *Skeletonema costatum* during a winter upwelling/downwelling sequence in the Ría de Vigo (NW Spain). *Journal of Marine Research* 63, 1127–1149.
- Alve, E., 1995. Benthic foraminiferal responses to estuarine pollution: a review. *Journal of Foraminiferal Research* 25, 190–203.
- Alve, E., Bernhard, J.M., 1995. Vertical migratory response of benthic foraminifera to controlled oxygen concentrations in an experimental mesocosm. *Oceanographic Literature Review* 9, 771.
- Araújo, M.F., Jouanneau, J.-M., Valério, P., Barbosa, T., Gouveia, A., Weber, O., Oliveira, A., Rodrigues, A., Dias, J.M.A., 2002. Geochemical tracers of northern Portuguese estuarine sediments on the shelf. *Progress in Oceanography* 52, 277–297.
- Atlas Nacional de España, H., 1993. Ministerio de Obras Publicas, Transportes y Medio Ambiente, Direccion General del Instituto Geografico Nacional, Madrid.
- Azevedo, I.C., Duarte, P.M., Bordalo, A.A., 2006. Pelagic metabolism of the Douro estuary (Portugal)—factors controlling primary production. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 69, 133–146.
- Azevedo, I.C., Duarte, P.M., Bordalo, A.A., 2008. Understanding spatial and temporal dynamics of key environmental characteristics in a mesotidal Atlantic estuary (Douro, NW Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76, 620–633.

B

- Barlow, L.K., White, J.W.C., Barry, R.G., Rogers, J.C., Grootes, P.M., 1993. The North Atlantic oscillation signature in deuterium and deuterium excess signals in the Greenland Ice Sheet Project 2 ice core, 1840–1970. *Geophysical Research Letters* 20, 2901–2904.

- Barras, C., Jorissen, F.J., Labrune, C., Andral, B., Boissery, P., 2014. Live benthic foraminiferal faunas from the French Mediterranean Coast: towards a new biotic index of environmental quality. *Ecological Indicators* 36, 719–743.
- Bartels-Jónsdóttir, H.B., Knudsen, K.L., Abrantes, F., Lebreiro, S., Eiríksson, J., 2006a. Climate variability during the last 2000 years in the Tagus Prodelta, western Iberian Margin: Benthic foraminifera and stable isotopes. *Marine Micropaleontology* 59, 83–103.
- Bartels-Jónsdóttir, H.B., Knudsen, K.L., Schönfeld, J., Lebreiro, S.M., Abrantes, F.G., 2006b. Recent benthic foraminifera from the Tagus Prodelta and Estuary, Portugal: microhabitats, assemblage composition and stable isotopes. *Zitteliana* 91–104.
- Barton, E.D., 2001. Canary and Portugal currents. Academic press.
- Bauer, J.E., Druffel, E.R., 1998. Ocean margins as a significant source of organic matter to the deep open ocean. *Nature* 392, 482–485.
- Benito, G., Sopeña, A., Sánchez-Moya, Y., Machado, M.J., Pérez-González, A., 2003. Palaeoflood record of the Tagus River (central Spain) during the Late Pleistocene and Holocene. *Quaternary Science Reviews* 22, 1737–1756.
- Bergamin, L., Romano, E., Finioia, M.G., Venti, F., Bianchi, J., Colasanti, A., Ausili, A., 2009. Benthic foraminifera from the coastal zone of Baia (Naples, Italy): Assemblage distribution and modification as tools for environmental characterisation. *Marine pollution bulletin* 59, 234–244.
- Berger, W.H., Smetacek, V., Wefer, G., 1989. Ocean productivity and paleoproductivity—an overview, in: *Productivity of the Oceans Present and Past: Report of the Dahlem Workshop on Productivity of the Ocean*, Berlin, 1988 (WH Berger, VS Smetacek, G Wefer, Eds) Life Sciences Research Reports 44, Wiley & Sons, Chichester. pp. 1–34.
- Berghuis, E.M., Duineveld, G.C.A., Hegeman, J., 1993. Primary production and distribution of phytopigments in the water column and sediments on the upwelling shelf off the Mauritanian coast (Northwest Africa). *Hydrobiologia* 258, 81–93.
- Bernárdez, P., González-Álvarez, R., Francés, G., Prego, R., Bárcena, M.A., Romero, O.E., 2008. Late Holocene history of the rainfall in the NW Iberian peninsula—Evidence from a marine record. *Journal of Marine Systems* 72, 366–382.
- Bernhard, J.M., 1988. Postmortem vital staining in benthic foraminifera; duration and importance in population and distributional studies. *The Journal of Foraminiferal Research* 18, 143–146.

- Bernhard, J.M., 2000. Distinguishing live from dead foraminifera: methods review and proper applications. *Micropaleontology* 38–46.
- Bernhard, J.M., Ostermann, D.R., Williams, D.S., Blanks, J.K., 2006. Comparison of two methods to identify live benthic foraminifera: a test between Rose Bengal and CellTracker Green with implications for stable isotope paleoreconstructions. *Paleoceanography* 21.
- Bond, G., Showers, W., Cheseby, M., Lotti, R., Almasi, P., Priore, P., Cullen, H., Hajdas, I., Bonani, G., 1997. A pervasive millennial-scale cycle in North Atlantic Holocene and glacial climates. *science* 278, 1257–1266.
- Boon, A.R., Duineveld, G.C.A., Berghuis, E.M., Van der Weele, J.A., 1998. Relationships between benthic activity and the annual phytopigment cycle in near-bottom water and sediments in the southern North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46, 1–13.
- Borja, A., Franco, J., Pérez, V., 2000. A marine biotic index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin* 40, 1100–1114.
- Bouchet, V.M., Alve, E., Rygg, B., Telford, R.J., 2012. Benthic foraminifera provide a promising tool for ecological quality assessment of marine waters. *Ecological indicators* 23, 66–75.
- Bradley, R.S., 2000. Enhanced: 1000 years of climate change. *Science* 288, 1353–1355.
- Brewer, P.G., 1975. Minor elements in sea water. *Chemical oceanography* 1, 415–496.
- Broecker, W.S., 1991. The great ocean conveyor. *Oceanography* 4, 79–89.
- Broecker, W.S., 2001. Paleoclimate: was the medieval warm period global? *Science* 291, 1497.
- Buzas, M.A., Gibson, T.G., 1969. Species diversity: benthonic foraminifera in western North Atlantic. *Science* 163, 72–75.

C

- Caçador, I., Vale, C., Catarino, F., 1996. Accumulation of Zn, Pb, Cu, Cr and Ni in sediments between roots of the Tagus estuary salt marshes, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42, 393–403.

- Caeiro, S., Costa, M.H., DelValls, A., Repolho, T., Gonçalves, M., Mosca, A., Coimbra, A.P., Ramos, T.B., Painho, M., 2009. Ecological risk assessment of sediment management areas: application to Sado Estuary, Portugal. *Ecotoxicology* 18, 1165–1175.
- Carpenter, R., Peterson, M.L., Bennett, J.T., 1982. ^{210}Pb -derived sediment accumulation and mixing rates for the Washington continental slope. *Mar. Geol.* 48, 135–164.
- Carvalho, F.P., 1997. Distribution, cycling and mean residence time of ^{226}Ra , ^{210}Pb and ^{210}Po in the Tagus estuar. *Science of the total environment* 196, 151–161.
- Castro, P., Valiela, I., Freitas, H., 2007. The use of sedimentary $\%C$, $\%N$, $\delta^{15}\text{N}$, and Pb concentrations to assess historical changes in anthropogenic influence on Portuguese estuaries. *Environmental pollution* 147, 706–712.
- Cathalot, C., Rabouille, C., Pastor, L., Deflandre, B., Viollier, E., Buscail, R., Grémare, A., Treignier, C., Pruski, A., 2010. Temporal variability of carbon recycling in coastal sediments influenced by rivers: assessing the impact of flood inputs in the Rhône River prodelta. *Biogeosciences*, Volume 7, Issue 3, 2010, pp. 1187-1205 7, 1187–1205.
- Celia Magno, M., Bergamin, L., Finoia, M.G., Pierfranceschi, G., Venti, F., Romano, E., 2012. Correlation between textural characteristics of marine sediments and benthic foraminifera in highly anthropogenically-altered coastal areas. *Marine Geology* 315, 143–161.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 1994. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*.
- Contreras-Rosales, L.A., Koho, K.A., Duijnste, I.A.P., De Stigter, H.C., García, R., Koning, E., Epping, E., 2012. Living deep-sea benthic foraminifera from the Cap de Creus Canyon (western Mediterranean): Faunal–geochemical interactions. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 64, 22–42.
- Corliss, B.H., 1985. Microhabitats of benthic foraminifera within deep-sea sediments.
- Corliss, B.H., Chen, C., 1988. Morphotype patterns of Norwegian Sea deep-sea benthic foraminifera and ecological implications. *Geology* 16, 716–719.
- Corliss, B.H., Emerson, S., 1990. Distribution of Rose Bengal stained deep-sea benthic foraminifera from the Nova Scotian continental margin and Gulf of Maine. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 37, 381–400.
- Cornelius, N., Gooday, A.J., 2004. “Live”(stained) deep-sea benthic foraminiferans in the western Weddell Sea: trends in abundance, diversity and taxonomic composition along

a depth transect. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51, 1571–1602.

Curry, W.B., Duplessy, J.-C., Labeyrie, L.D., Shackleton, N.J., 1988. Changes in the distribution of $\delta^{13}\text{C}$ of deep water ΣCO_2 between the last glaciation and the Holocene. *Paleoceanography* 3, 317–341.

D

Dagg, M., Benner, R., Lohrenz, S., Lawrence, D., 2004. Transformation of dissolved and particulate materials on continental shelves influenced by large rivers: plume processes. *Continental Shelf Research* 24, 833–858.

Danovaro, R., Gambi, C., Manini, E., Fabiano, M., 2000. Meiofauna response to a dynamic river plume front. *Marine Biology* 137, 359–370.

Debenay, J.-P., Guillou, J.-J., 2002. Ecological transitions indicated by foraminiferal assemblages in paralic environments. *Estuaries* 25, 1107–1120.

Debenay, J.-P., Redois, F., 1997. Distribution of the twenty seven dominant species of shelf benthic foraminifers on the continental shelf, north of Dakar (Senegal). *Marine Micropaleontology* 29, 237–255.

Debenay, J.P., Guillou, J.J., Redois, F., Geslin, E., 2000. Distribution trends of foraminiferal assemblages in paralic environments. *Environmental Micropaleontology* 15, 39–67.

Deflandre, B., Duchêne, J.C., 2010. PRO2FLUX-A software program for profile quantification and diffusive O_2 flux calculations. *Environmental Modelling & Software* 25, 1059–1061.

DeMenocal, P., Ortiz, J., Guilderson, T., Sarnthein, M., 2000. Coherent high-and low-latitude climate variability during the Holocene warm period. *Science* 288, 2198–2202.

De Stigter, H.C., Van der Zwaan, G.J., Langone, L., 1999. Differential rates of benthic foraminiferal test production in surface and subsurface sediment habitats in the southern Adriatic Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 149, 67–88.

De Stigter, H.C., Jesus, C.C., Boer, W., Richter, T.O., Costa, A., van Weering, T.C., 2011. Recent sediment transport and deposition in the Lisbon–Setúbal and Cascais

- submarine canyons, Portuguese continental margin. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 58, 2321–2344.
- Desprat, S., Sánchez Goñi, M.F., Loutre, M.-F., 2003. Revealing climatic variability of the last three millennia in northwestern Iberia using pollen influx data. *Earth and Planetary Science Letters* 213, 63–78.
- Dessandier, P.-A., Bonnin, J., Kim, J.-H., Bichon, S., Grémare, A., Deflandre, B., de Stigter, H., Malaizé, B., 2015a. Lateral and vertical distributions of living benthic foraminifera off the Douro River (western Iberian margin): Impact of the organic matter quality. *Marine Micropaleontology* 120, 31–45.
- Dessandier, P.-A., Bonnin, J., Kim, J.-H., Bichon, S., Deflandre, B., Grémare, A., Sinninghe Damsté, J. S., 2015b. Impact of the organic matter source and quality on living benthic foraminiferal distribution on a river-dominated continental margin: A study of the Portuguese Margin. Submitted in *Marine Environmental Research*.
- Dessandier, P.-A., Bonnin, J., Kim, J.-H., Racine, C., 2015c. Dead-living comparison of benthic foraminifera from the Portuguese Margin: Seasonal impact Vs taphonomical processes. Submitted in *Journal of Foraminiferal Research*.
- De Vernal, A., Hillaire-Marcel, C., 2006. Provincialism in trends and high frequency changes in the northwest North Atlantic during the Holocene. *Global and Planetary Change* 54, 263–290.
- Dias, J.M.A., Jouanneau, J.M., Gonzalez, R., Araújo, M.F., Drago, T., Garcia, C., Oliveira, A., Rodrigues, A., Vitorino, J., Weber, O., 2002. Present day sedimentary processes on the northern Iberian shelf. *Progress in Oceanography* 52, 249–259.
- Dickson, R.R., Meincke, J., Malmberg, S.-A., Lee, A.J., 1988. The “great salinity anomaly” in the northern North Atlantic 1968–1982. *Progress in Oceanography* 20, 103–151.
- Diz, P., Francés, G., 2008. Distribution of live benthic foraminifera in the Ría de Vigo (NW Spain). *Marine Micropaleontology* 66, 165–191.
- Diz, P., Francés, G., 2009. Postmortem processes affecting benthic foraminiferal assemblages in the Ría de Vigo, Spain: implications for paleoenvironmental studies. *The Journal of Foraminiferal Research* 39, 166–179.
- Diz, P., Francés, G., Pelejero, C., Grimalt, J.O., Vilas, F., 2002. The last 3000 years in the Ría de Vigo (NW Iberian Margin): climatic and hydrographic signals. *The Holocene* 12, 459–468.

- Diz, P., Francés, G., Costas, S., Souto, C., Alejo, I., 2004. Distribution of benthic foraminifera in coarse sediments, Ría de Vigo, NW Iberian margin. *The Journal of Foraminiferal Research* 34, 258–275.
- Diz, P., Francés, G., Rosón, G., 2006. Effects of contrasting upwelling–downwelling on benthic foraminiferal distribution in the Ría de Vigo (NW Spain). *Journal of Marine Systems* 60, 1–18.
- Drago, T., Oliveira, A., Magalhães, F., Cascalho, J., Jouanneau, J.-M., Vitorino, J., 1998. Some evidences of northward fine sediment transport in the northern Portuguese continental shelf. *Oceanologica Acta* 21, 223–231.
- Duchemin, G., Jorissen, F.J., Andrieux-Loyer, F., Le Loc'h, F., Hily, C., Philippon, X., 2005. Living benthic foraminifera from “La Grande Vasiere”, French Atlantic continental shelf: Faunal composition and microhabitats. *J. Foraminifer. Res.* 35, 198–218.
- Duchemin, G., Jorissen, F.J., Le Loc'h, F., Andrieux-Loyer, F., Hily, C., Thouzeau, G., 2008. Seasonal variability of living benthic foraminifera from the outer continental shelf of the Bay of Biscay. *Journal of Sea Research* 59, 297–319.
- Duros, P., Fontanier, C., Metzger, E., Pusceddu, A., Cesbron, F., de Stigter, H.C., Bianchelli, S., Danovaro, R., Jorissen, F.J., 2011. Live (stained) benthic foraminifera in the Whittard Canyon, Celtic margin (NE Atlantic). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 58, 128–146.
- Duros, P., Fontanier, C., De Stigter, H.C., Cesbron, F., Metzger, E., Jorissen, F.J., 2012. Live and dead benthic foraminiferal faunas from Whittard Canyon (NE Atlantic): Focus on taphonomic processes and paleo-environmental applications. *Mar. Micropaleontol.* 94, 25–44.
- Duros, P., Jorissen, F.J., Cesbron, F., Zaragosi, S., Schmidt, S., Metzger, E., Fontanier, C., 2013. Benthic foraminiferal thanatocoenoses from the Cap-Ferret Canyon area (NE Atlantic): A complex interplay between hydro-sedimentary and biological processes. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*.

E

- Eberwein, A., Mackensen, A., 2006. Regional primary productivity differences off Morocco (NW-Africa) recorded by modern benthic foraminifera and their stable carbon isotopic

- composition. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 53, 1379–1405.
- Eddy, J.A., 1976. The maunder minimum. publisher not identified.
- Egeland, E.S., Johnsen, G., Eikrem, W., Throndsen, J., Liaaen-Jensen, S., 1995. Pigments of *Bathycoccus prasinos* (Prasinophyceae): Methodological and chemosystematic implications^{1, 2}. *Journal of Phycology* 31, 554–561.
- Ellingsen, K.E., 2002. Soft-sediment benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability. *Marine Ecology Progress Series* 232, 15–27.
- Elshanawany, R., Ibrahim, M.I., Milker, Y., Schmiedl, G., Badr, N., Kholeif, S.E., Zonneveld, K.A., 2011. Anthropogenic impact on benthic foraminifera, Abu-Qir Bay, Alexandria, Egypt. *The Journal of Foraminiferal Research* 41, 326–348.
- Epping, E., van der Zee, C., Soetaert, K., Helder, W., 2002. On the oxidation and burial of organic carbon in sediments of the Iberian margin and Nazaré Canyon (NE Atlantic). *Prog. Oceanogr.* 52, 399–431.
- Eppley, R.W., Stewart, E., Abbott, M.R., Heyman, U., 1985. Estimating ocean primary production from satellite chlorophyll. Introduction to regional differences and statistics for the Southern California Bight. *Journal of Plankton Research* 7, 57–70.
- Etcheber, H., Relexans, J.-C., Beliard, M., Weber, O., Buscail, R., Heussner, S., 1999. Distribution and quality of sedimentary organic matter on the Aquitanian margin (Bay of Biscay). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 46, 2249–2288.

F

-
- Ferreira, J.G., Duarte, P., 1994. Productivity of the Tagus estuary: an application of the EcoWin ecological model. *Gaia* 8, 89–95.
- Fiúza, A.F., 1983. Upwelling patterns off Portugal, in: *Coastal Upwelling Its Sediment Record*. Springer, pp. 85–98.
- Fiúza, A.F., Hamann, M., Ambar, I., Díaz del Río, G., González, N., Cabanas, J.M., 1998. Water masses and their circulation off western Iberia during May 1993. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 45, 1127–1160.

- Fontanier, C., Jorissen, F.J., Licari, L., Alexandre, A., Anschutz, P., Carbonel, P., 2002. Live benthic foraminiferal faunas from the Bay of Biscay: faunal density, composition, and microhabitats. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 49, 751–785.
- Fontanier, C., Jorissen, F.J., Chaillou, G., David, C., Anschutz, P., Lafon, V., 2003. Seasonal and interannual variability of benthic foraminiferal faunas at 550m depth in the Bay of Biscay. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 50, 457–494.
- Fontanier, C., Jorissen, F.J., Chaillou, G., Anschutz, P., Grémare, A., Griveaud, C., 2005. Live foraminiferal faunas from a 2800m deep lower canyon station from the Bay of Biscay: faunal response to focusing of refractory organic matter. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 52, 1189–1227.
- Fontanier, C., Jorissen, F.J., Lansard, B., Mouret, A., Buscail, R., Schmidt, S., Kerhervé, P., Buron, F., Zaragosi, S., Hunault, G., Ernoult, E., Artero, C., Anschutz, P., Rabouille, C., 2008. Live foraminifera from the open slope between Grand Rhône and Petit Rhône canyons (Gulf of Lions, NW Mediterranean). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 55, 1532–1553.
- Fontanier, C., Metzger, E., Waelbroeck, C., Jouffreau, Mé., LeFloch, N., Jorissen, F., Etcheber, H., Bichon, S., Chabaud, G., Poirier, D., Grémare, A., Deflandre, B., 2013. Live (Stained) Benthic Foraminifera Off Walvis Bay, Namibia: A Deep-Sea Ecosystem under the Influence of Bottom Nepheloid Layers. *The Journal of Foraminiferal Research* 43, 55–71.
- Froelich, P., Klinkhammer, G.P., Bender, M. a al, Luedtke, N.A., Heath, G.R., Cullen, D., Dauphin, P., Hammond, D., Hartman, B., Maynard, V., 1979. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 43, 1075–1090.
- Frouin, R., Fiúza, A.F.G., Ambar, I., Boyd, T.J., 1990. Observations of a poleward surface current off the coasts of Portugal and Spain during winter. *Journal of Geophysical Research* 95, 679. doi:10.1029/JC095iC01p00679

G

- García, R., Thomsen, L., De Stigter, H.C., Epping, E., Soetaert, K., Koning, E., de Jesus Mendes, P.A., 2010. Sediment bioavailable organic matter, deposition rates and mixing intensity in the Setúbal–Lisbon canyon and adjacent slope (Western Iberian Margin). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57, 1012–1026.
- Garel, E., Pinto, L., Santos, A., Ferreira, Ó., 2009. Tidal and river discharge forcing upon water and sediment circulation at a rock-bound estuary (Guadiana estuary, Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84, 269–281.
- Geslin, E., Heinz, P., Jorissen, F., Hemleben, C., 2004. Migratory responses of deep-sea benthic foraminifera to variable oxygen conditions: laboratory investigations. *Marine Micropaleontology* 53, 227–243.
- Gieskes, W.W.C., Kraay, G.W., 1983. Dominance of Cryptophyceae during the phytoplankton spring bloom in the central North Sea detected by HPLC analysis of pigments. *Marine Biology* 75, 179–185.
- Goineau, A., Fontanier, C., Jorissen, F.J., Lansard, B., Buscail, R., Mouret, A., Kerhervé, P., Zaragosi, S., Ernoult, E., Artéro, C., 2011. Live (stained) benthic foraminifera from the Rhône prodelta (Gulf of Lion, NW Mediterranean): Environmental controls on a river-dominated shelf. *Journal of Sea Research* 65, 58–75.
- Goineau, A., Fontanier, C., Jorissen, F., Buscail, R., Kerhervé, P., Cathalot, C., Pruski, A.M., Lantoiné, F., Bourgeois, S., Metzger, E., others, 2012. Temporal variability of live (stained) benthic foraminiferal faunas in a river-dominated shelf—Faunal response to rapid changes of the river influence (Rhône prodelta, NW Mediterranean). *Biogeosciences* 9, 1367–1388.
- Goineau, A., Fontanier, C., Mojtahid, M., Fanget, A.-S., Bassetti, M.-A., Berné, S., Jorissen, F., 2015. Live–dead comparison of benthic foraminiferal faunas from the Rhône prodelta (Gulf of Lions, NW Mediterranean): Development of a proxy for palaeoenvironmental reconstructions. *Marine Micropaleontology* 119, 17–33.
- Goldstein, S.T., Corliss, B.H., 1994. Deposit feeding in selected deep-sea and shallow-water benthic foraminifera. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 41, 229–241.

- Goñi, M.A., Ruttenger, K.C., Eglinton, T.I., 1998. A reassessment of the sources and importance of land-derived organic matter in surface sediments from the Gulf of Mexico. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 62, 3055–3075.
- Gooday, A.J., 1988. A response by benthic foraminifera to the deposition of phytodetritus in the deep sea. *Nature* 332, 70–73.
- Gooday, A.J., 2003. Benthic foraminifera (Protista) as tools in deep-water palaeoceanography: environmental influences on faunal characteristics. *Advances in marine biology* 46, 1–90.
- Gooday, A.J., Hughes, J.A., 2002. Foraminifera associated with phytodetritus deposits at a bathyal site in the northern Rockall Trough (NE Atlantic): seasonal contrasts and a comparison of stained and dead assemblages. *Marine Micropaleontology* 46, 83–110.
- Gooday, A.J., Levin, L.A., Linke, P., Heeger, T., 1992. The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs and carbon cycling, in: *Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle*. Springer, pp. 63–91.
- Gooday, A.J., Bowser, S.S., Bernhard, J.M., 1996. Benthic foraminiferal assemblages in Explorers Cove, Antarctica: a shallow-water site with deep-sea characteristics. *Progress in Oceanography* 37, 117–166.
- Gordon, E.S., Goñi, M.A., 2003. Sources and distribution of terrigenous organic matter delivered by the Atchafalaya River to sediments in the northern Gulf of Mexico. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 67, 2359–2375.
- Grémare, A., Amouroux, J.-M., Charles, F., Medernach, L., Jordana, E., Nozais, C., Vétion, G., Colomines, J.-C., 1998. Temporal changes in the biochemical composition of particulate organic matter sedimentation in the Bay of Banyuls-sur-Mer. *Oceanologica acta* 21, 783–792.
- Grémare, A., Medernach, L., DeBovee, F., Amouroux, J.M., Vétion, G., Albert, P., 2002. Relationships between sedimentary organics and benthic meiofauna on the continental shelf and the upper slope of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Marine ecology. Progress series* 234, 85–94.
- Grémare, A., Medernach, L., DeBovee, F., Amouroux, J.M., Vétion, G., Albert, P., 2003. Relationships between sedimentary organics and benthic meiofauna on the continental shelf and the upper slope of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Marine ecology. Progress series* 234, 85–94.
- Grémare, A., Gutiérrez, D., Anschutz, P., Amouroux, J.M., Deflandre, B., Vétion, G., 2005. Spatio-temporal changes in totally and enzymatically hydrolyzable amino acids of

- superficial sediments from three contrasted areas. *Progress in Oceanography* 65, 89–111.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Smith, A.G., 2004. A geologic time scale 2004. Cambridge University Press.
- Gupta, B.K.S., Barun, K., 1999. *Modern foraminifera*. Springer.
- Gupta, B.K.S., Machain-Castillo, M.L., 1993. Benthic foraminifera in oxygen-poor habitats. *Marine Micropaleontology* 20, 183–201.
- Guerreiro, C., de Stigter, H., Cachão, M., Oliveira, A., Rodrigues, A., 2015. Coccoliths from recent sediments of the Central Portuguese Margin: taphonomical and ecological inferences. *Marine Micropaleontology* 114, 55–68.
- Guimerans, P.V., Currado, J.L., 1999. The recent uvigerinids (benthic foraminifera) in the northeastern Gulf of Cadiz. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr* 15, 191–202.

H

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4: 1-9. URL:<http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.html.
- Hartnett, H.E., Keil, R.G., Hedges, J.I., Devol, A.H., 1998. Influence of oxygen exposure time on organic carbon preservation in continental margin sediments. *Nature* 391, 572–575.
- Hayward, B.W., 1993. Estuarine foraminifera, Helena Bay, Northland, New Zealand. *Tane* 34, 79–88.
- Hedges, J.I., Keil, R.G., 1995. Sedimentary organic matter preservation: an assessment and speculative synthesis. *Marine chemistry* 49, 81–115.
- Hedges, J.I., Parker, P.L., 1976. Land-derived organic matter in surface sediments from the Gulf of Mexico. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 40, 1019–1029.
- Hedges, J.I., Keil, R.G., Benner, R., 1997. What happens to terrestrial organic matter in the ocean? *Organic geochemistry* 27, 195–212.
- Hurrell, J.W., 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science* 269, 676–679.

J

- Jeffrey, S.W., 1974. Profiles of photosynthetic pigments in the ocean using thin-layer chromatography. *Marine Biology* 26, 101–110.
- Jeffrey, S.W., 1976. A report of green algal pigments in the Central North Pacific Ocean. *Marine Biology* 37, 33–37.
- Jorissen, F.J., 1987. The distribution of benthic foraminifera in the Adriatic Sea. *Marine Micropaleontology* 12, 21–48.
- Jorissen, F.J., 1988. Benthic foraminifera from the Adriatic Sea: principles of phenotypic variation. *Utrecht Micropaleontological Bulletins* 37.
- Jorissen, F.J., Wittling, I., 1999. Ecological evidence from live–dead comparisons of benthic foraminiferal faunas off Cape Blanc (Northwest Africa). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 149, 151–170.
- Jorissen, F.J., Barmawidjaja, D.M., Puskaric, S., Van der Zwaan, G.J., 1992. Vertical distribution of benthic foraminifera in the northern Adriatic Sea: the relation with the organic flux. *Marine Micropaleontology* 19, 131–146.
- Jorissen, F.J., de Stigter, H.C., Widmark, J.G., 1995. A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Marine Micropaleontology* 26, 3–15.
- Jorissen, F.J., Wittling, I., Peypouquet, J.P., Rabouille, C., Relexans, J.C., 1998. Live benthic foraminiferal faunas off Cape Blanc, NW-Africa: community structure and microhabitats. *Deep-Sea Research Part I* 45, 2157–2188.
- Jorissen, F.J., Fontanier, C., Thomas, E., 2007. Paleoceanographical proxies based on deep-sea benthic foraminiferal assemblage characteristics. *Proxies in Late Cenozoic Paleoceanography, Dev. Mar. Geol* 1, 263–325.
- Jørgensen, B.B., Revsbech, N.P., 1985. Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus. *Limnol. Oceanogr.* 30, 111–122.
- Jouanneau, J.M., Garcia, C., Oliveira, A., Rodrigues, A., Dias, J.A., Weber, O., 1998. Dispersal and deposition of suspended sediment on the shelf off the Tagus and Sado estuaries, SW Portugal. *Progress in Oceanography* 42, 233–257.
- Jouanneau, J.M., Weber, O., Drago, T., Rodrigues, A., Oliveira, A., Dias, J.M.A., Garcia, C., Schmidt, S., Reyss, J.L., 2002. Recent sedimentation and sedimentary budgets on the western Iberian shelf. *Progress in Oceanography* 52, 261–275.

K

-
- Kim, J.-H., Rimbu, N., Lorenz, S.J., Lohmann, G., Nam, S.-I., Schouten, S., Rühlemann, C., Schneider, R.R., 2004. North Pacific and North Atlantic sea-surface temperature variability during the Holocene. *Quaternary Science Reviews* 23, 2141–2154.
- Kim, J.-H., Schouten, S., Buscail, R., Ludwig, W., Bonnin, J., Sinninghe Damsté, J.S., Bourrin, F., 2006. Origin and distribution of terrestrial organic matter in the NW Mediterranean (Gulf of Lions): Exploring the newly developed BIT index. *Geochemistry, geophysics, geosystems* 7.
- Kitazato, H., 1994. Foraminiferal microhabitats in four marine environments around Japan. *Marine Micropaleontology* 24, 29–41.
- Kitazato, H., Shirayama, Y., Nakatsuka, T., Fujiwara, S., Shimanaga, M., Kato, Y., Okada, Y., Kanda, J., Yamaoka, A., Masuzawa, T., Suzuki, K., 2000. Seasonal phytodetritus deposition and responses of bathyal benthic foraminiferal populations in Sagami Bay, Japan: preliminary results from “Project Sagami 1996–1999.” *Marine Micropaleontology* 40, 135–149.
- Kitazato, H., Nomaki, H., Heinz, P., Nakatsuka, T., 2003. The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs at the sediment–water interface: results from in situ feeding experiments in Sagami Bay. *Frontier Research on Earth Evolution* 1, 227–232.
- Koho, K.A., Kouwenhoven, T.J., De Stigter, H.C., Van Der Zwaan, G.J., 2007. Benthic foraminifera in the Nazaré Canyon, Portuguese continental margin: Sedimentary environments and disturbance. *Marine Micropaleontology* 66, 27–51.
- Koho, K.A., García, R., De Stigter, H.C., Epping, E., Koning, E., Kouwenhoven, T.J., Van der Zwaan, G.J., 2008. Sedimentary labile organic carbon and pore water redox control on species distribution of benthic foraminifera: A case study from Lisbon–Setúbal Canyon (southern Portugal). *Progress in Oceanography* 79, 55–82.
- Kroopnick, P.M., 1985. The distribution of ^{13}C of ΣCO_2 in the world oceans. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 32, 57–84.

L

- Lamb, H.H., 1985. An approach to the study of the development of climate and its impact on human affairs. *Climate and History: Studies in Past Climates and Their Impact on Man* 291–309.
- Langlet, D., Geslin, E., Baal, C., Metzger, E., Lejzerowicz, F., Riedel, B., Zuschin, M., Pawlowski, J., Stachowitsch, M., Jorissen, F.J., 2013. Foraminiferal survival after long-term in situ experimentally induced anoxia. *Biogeosciences* 10, 7463–7480.
- Langlet, D., Baal, C., Geslin, E., Metzger, E., Zuschin, M., Riedel, B., Risgaard-Petersen, N., Stachowitsch, M., Jorissen, F.J., 2014. Foraminiferal species responses to in situ, experimentally induced anoxia in the Adriatic Sea. *Biogeosciences* 11, 1775–1797.
- Lebreiro, S.M., Francés, G., Abrantes, F.F.G., Diz, P., Bartels-Jónsdóttir, H.B., Stroynowski, Z.N., Gil, I.M., Pena, L.D., Rodrigues, T., Jones, P.D., Nombela, M.A., Alejo, I., Briffa, K.R., Harris, I., Grimalt, J.O., 2006. Climate change and coastal hydrographic response along the Atlantic Iberian margin (Tagus Prodelta and Muros Ría) during the last two millennia. *The Holocene* 16, 1003–1015.
- Levy, A., Mathieu, R., Poignant, A., Ubaldo, M.L., Lebreiro, S., others, 1995. Foraminifères actuels de la marge continentale portugaise-inventaire et distribution. *Memoria (Portugal)*. no. 32.
- Liaaen-Jensen, S., 1985. Carotenoids of lower plants-recent progress. *Pure and Applied Chemistry* 57, 649–658.
- Licari, L.N., Schumacher, S., Wenzhöfer, F., Zabel, M., Mackensen, A., 2003. Communities and microhabitats of living benthic foraminifera from the tropical east Atlantic: impact of different productivity regimes. *The Journal of Foraminiferal Research* 33, 10–31.
- Lisiecki, L.E., Raymo, M.E., 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography* 20.
- Loeblich, A.R., Tappan, H., 1964. Foraminiferal classification and evolution. *Geological Society of India* 5, 5–40.
- Loeblich, A.R., Tappan, H., 1988. Foraminiferal genera and their classification. Van Nostrand Reinhold New York.
- Lohrenz, S.E., Dagg, M.J., Whitledge, T.E., 1990. Enhanced primary production at the plume/oceanic interface of the Mississippi River. *Continental shelf research* 10, 639–664.
- Loubere, P., 1989. Bioturbation and sedimentation rate control of benthic microfossil taxon abundances in surface sediments: a theoretical approach to the analysis of species microhabitats. *Marine Micropaleontology* 14, 317–325.

Loureiro, J.J., Machado, M.L., Macedo, M.E., Nunes, M.N., Botelho, O.F., Sousa, M.L., Almeida, M.C., Martins, J.C., 1986. Direcção Geral dos Serviços Hidraulicos. Monografias hidrológicas dos principais cursos de água de Portugal Continental. Lisboa.

M

- Mackensen, A., Douglas, R.G., 1989. Down-core distribution of live and dead deep-water benthic foraminifera in box cores from the Weddell Sea and the California continental borderland. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 36, 879–900.
- Mackensen, A., Sejrup, H.P., Jansen, E., 1985. The distribution of living benthic foraminifera on the continental slope and rise off southwest Norway. *Marine Micropaleontology* 9, 275–306.
- Mackensen, A., Grobe, H., Kuhn, G., 1990. Benthic foraminiferal assemblages from the eastern Weddell Sea between 68 and 73 S: distribution, ecology and fossilization potential. *Marine Micropaleontology* 16, 241–283.
- Mackensen, A., Hubberten, H.-W., Bickert, T., Fischer, G., Fütterer, D.K., 1993. The $\delta^{13}\text{C}$ in benthic foraminiferal tests of *Fontbotia wuellerstorfi* (Schwager) relative to the $\delta^{13}\text{C}$ of dissolved inorganic carbon in southern ocean deep water: implications for glacial ocean circulation models. *Paleoceanography* 8, 587–610
- Magalhães, C.M., Bordalo, A.A., Wiebe, W.J., 2002. Temporal and spatial patterns of intertidal sediment-water nutrient and oxygen fluxes in the Douro River estuary, Portugal. *Marine ecology. Progress series* 233, 55–71.
- Magalhães, C., Costa, J., Teixeira, C., Bordalo, A.A., 2007. Impact of trace metals on denitrification in estuarine sediments of the Douro River estuary, Portugal. *Marine Chemistry* 107, 332–341.
- Magalhães, C., Bano, N., Wiebe, W.J., Bordalo, A.A., Hollibaugh, J.T., 2008. Dynamics of nitrous oxide reductase genes (*nosZ*) in intertidal rocky biofilms and sediments of the Douro River Estuary (Portugal), and their relation to N-biogeochemistry. *Microbial ecology* 55, 259–269.
- Malaizé, B., Caley, T., 2009. Sea surface salinity reconstruction as seen with foraminifera shells: Methods and cases studies, in: *EPJ Web of Conferences*. EDP Sciences, pp.

- 177–188 Martins, M.V.A., Jouanneau, J.-M., Weber, O., Rocha, F., 2006a. Tracing the late Holocene evolution of the NW Iberian upwelling system. *Marine Micropaleontology* 59, 35–55.
- Marchal, O., Cacho, I., Stocker, T.F., Grimalt, J.O., Calvo, E., Martrat, B., Shackleton, N., Vautravers, M., Cortijo, E., van Kreveld, S., Andersson, C., Koç, N., Chapman, M., Scaffi, L., Duplessy, J.-C., Sarnthein, M., Turon, J.-L., Duprat, J., Jansen, E., 2002. Apparent long-term cooling of the sea surface in the northeast Atlantic and Mediterranean during the Holocene. *Quaternary Science Reviews* 21, 455–483.
- Marques, J.C., Nielsen, S.N., Pardal, M.A., Jørgensen, S.E., 2003. Impact of eutrophication and river management within a framework of ecosystem theories. *Ecological Modelling* 166, 147–168.
- Martins, M.V.A., Jouanneau, J.-M., Weber, O., Rocha, F., 2006a. Tracing the late Holocene evolution of the NW Iberian upwelling system. *Marine Micropaleontology* 59, 35–55.
- Martins, M.V.A., Patinha, C., da Silva, E.F., Jouanneau, J.-M., Weber, O., Rocha, F., 2006b. Holocene record of productivity in the NW Iberian continental shelf. *Journal of Geochemical Exploration* 88, 408–411.
- Martins, M.V.A., Dubert, J., Jouanneau, J.-M., Weber, O., da Silva, E.F., Patinha, C., Dias, J.M.A., Rocha, F., 2007. A multiproxy approach of the Holocene evolution of shelf–slope circulation on the NW Iberian Continental Shelf. *Marine Geology* 239, 1–18.
- Martins, M.V.A., Quintino, V., Tentúgal, R.M., Frontalini, F., Miranda, P., Laut, L.L.M., Martins, R., Rodrigues, A.M., 2015. Characterization of bottom hydrodynamic conditions on the central western Portuguese continental shelf based on benthic foraminifera and sedimentary parameters. *Marine environmental research* 109, 52–68.
- Martins, R., Azevedo, M.R., Mamede, R., Sousa, B., Freitas, R., Rocha, F., Quintino, V., Rodrigues, A.M., 2012. Sedimentary and geochemical characterization and provenance of the Portuguese continental shelf soft-bottom sediments. *Journal of Marine Systems* 91, 41–52.
- Martinez-Cortizas, A., Pontevedra-Pombal, X., Garcia-Rodeja, E., Novoa-Munoz, J.C., Shotyk, W., 1999. Mercury in a Spanish peat bog: archive of climate change and atmospheric metal deposition. *Science* 284, 939–942.
- Maunder, E.W., 1890. Professor Spoerer's researches on Sun-spots. *Mon Not Roy Astr Soc* 50, 251–252.

- Mayer, L.M., Schick, L.L., Sawyer, T., Plante, C.J., Jumars, P.A., Self, R.L., 1995. Bioavailable amino acids in sediments: a biomimetic, kinetics-based approach. *Limnology and Oceanography* 40, 511–520.
- Mayer, L.M., Schick, L.L., Allison, M.A., 2008. Input of nutritionally rich organic matter from the Mississippi River to the Louisiana coastal zone. *Estuaries and coasts* 31, 1052–1062.
- Mayewski, P.A., Rohling, E.E., Curt Stager, J., Karlén, W., Maasch, K.A., David Meeker, L., Meyerson, E.A., Gasse, F., van Krevelend, S., Holmgren, K., Lee-Thorp, J., Rosqvist, G., Rack, F., Staubwasser, M., Schneider, R.R., Steig, E.J., 2004. Holocene climate variability. *Quaternary research* 62, 243–255.
- McCave, I.N., Hall, I.R., 2002. Turbidity of waters over the Northwest Iberian continental margin. *Progress in Oceanography* 52, 299–313.
- McKee, B.A., Aller, R.C., Allison, M.A., Bianchi, T.S., Kineke, G.C., 2004. Transport and transformation of dissolved and particulate materials on continental margins influenced by major rivers: benthic boundary layer and seabed processes. *Continental Shelf Research* 24, 899–926.
- Mendes, I., Gonzalez, R., Dias, J.M.A., Lobo, F., Martins, V., 2004. Factors influencing recent benthic foraminifera distribution on the Guadiana shelf (Southwestern Iberia). *Marine Micropaleontology* 51, 171–192.
- Mendes, I., Rosa, F., Dias, J.A., Schönfeld, J., Ferreira, Ó., Pinheiro, J., 2010. Inner shelf paleoenvironmental evolution as a function of land–ocean interactions in the vicinity of the Guadiana River, SW Iberia. *Quaternary International* 221, 58–67.
- Mendes, I., Dias, J.A., Schönfeld, J., Ferreira, Ó., 2012. Distribution of living benthic foraminifera on the northern Gulf of Cadiz continental shelf. *The Journal of Foraminiferal Research* 42, 18–38.
- Mendes, I., Dias, J.A., Schönfeld, J., Ferreira, Ó., Rosa, F., Lobo, F.J., 2013. Living, dead and fossil benthic foraminifera on a river dominated shelf (northern Gulf of Cadiz) and their use for paleoenvironmental reconstruction. *Continental Shelf Research* 68, 91–111.
- Mojtahid, M., Jorissen, F., Lansard, B., Fontanier, C., Bombled, B., Rabouille, C., 2009. Spatial distribution of live benthic foraminifera in the Rhône prodelta: Faunal response to a continental–marine organic matter gradient. *Marine Micropaleontology* 70, 177–200.

- Mojtahid, M., Griveaud, C., Fontanier, C., Anschutz, P., Jorissen, F.J., 2010a. Live benthic foraminiferal faunas along a bathymetrical transect (140–4800m) in the Bay of Biscay (NE Atlantic). *Revue de micropaléontologie* 53, 139–162.
- Mojtahid, M., Jorissen, F., Lansard, B., Fontanier, C., 2010b. Microhabitat selection of benthic foraminifera in sediments off the Rhône River mouth (NW Mediterranean). *The Journal of Foraminiferal Research* 40, 231–246.
- Mojtahid, M., Jorissen, F.J., Garcia, J., Schiebel, R., Michel, E., Eynaud, F., Gillet, H., Cremer, M., Diz Ferreiro, P., Siccha, M., 2013. High resolution Holocene record in the southeastern Bay of Biscay: Global versus regional climate signals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 377, 28–44.
- Moodley, L., Hess, C., 1992. Tolerance of infaunal benthic foraminifera for low and high oxygen concentrations. *The Biological Bulletin* 183, 94–98.
- Mopper, K., Degens, E.T., 1979. Organic carbon in the ocean: nature and cycling. *The global carbon cycle* 293–316.
- Mucha, A.P., Vasconcelos, M., Bordalo, A.A., 2003. Macrobenthic community in the Douro estuary: relations with trace metals and natural sediment characteristics. *Environmental pollution* 121, 169–180.
- Mucha, A.P., Vasconcelos, M., Bordalo, A.A., 2004. Vertical distribution of the macrobenthic community and its relationships to trace metals and natural sediment characteristics in the lower Douro estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 59, 663–673.
- Mucha, A.P., Vasconcelos, M., Bordalo, A.A., 2005. Spatial and seasonal variations of the macrobenthic community and metal contamination in the Douro estuary (Portugal). *Marine environmental research* 60, 531–550.
- Murray, J., Renard, A.F., Gibson, J., 1891. Report on deep-sea deposits based on the specimens collected during the voyage of HMS Challenger in the years 1872 to 1876. Printed for HM Stationery off., by Neill and company.
- Murray, J.W., 2006. Ecology and applications of benthic foraminifera. Cambridge University Press.
- Murray, J.W., Bowser, S.S., 2000. Mortality, protoplasm decay rate, and reliability of staining techniques to recognize “living” foraminifera: a review. *The Journal of Foraminiferal Research* 30, 66–70.
- Murray, J.W., Pudsey, C.J., 2004. Living (stained) and dead foraminifera from the newly ice-free Larsen Ice Shelf, Weddell Sea, Antarctica: ecology and taphonomy. *Marine Micropaleontology* 53, 67–81.

Murray, J.W., Alve, E., Jones, B.W., 2011. A new look at modern agglutinated benthic foraminiferal morphogroups: their value in palaeoecological interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 309, 229–241.

N

Neveux, J., Lantoiné, F., 1993. Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 40, 1747–1765.

Nittrouer, C.A., DeMaster, D.J., McKee, B.A., Cutshall, N.H., Larsen, I.L., 1984. The effect of sediment mixing on Pb-210 accumulation rates for the Washington continental shelf. *Mar. Geol.* 54, 201–221.

Nixon, S.W., 1995. Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41, 199–219

Nomaki, H., Heinz, P., Hemleben, C., Kitazato, H., 2005. 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, 103–113.

O

Ortega, P., Lehner, F., Swingedouw, D., Masson-Delmotte, V., Raible, C.C., Casado, M., Yiou, P., 2015. A model-tested North Atlantic Oscillation reconstruction for the past millennium. *Nature* 523, 71–74.

Oliveira, I.M., Valle, A., Miranda, F.C.C., 1982. Littoral problems in the Portuguese west coast. *Coastal Engineering Proceedings* 1.

Oliveira, A., Santos, A.I., Rodrigues, A., Vitorino, J., 2007. Sedimentary particle distribution and dynamics on the Nazaré canyon system and adjacent shelf (Portugal). *Marine Geology* 246, 105–122.

Oppo, D.W., McManus, J.F., Cullen, J.L., 2003. Palaeo-oceanography: Deepwater variability in the Holocene epoch. *Nature* 422, 277–277.

Owens, N.J.P., 1985. Variations in the natural abundance of ^{15}N in estuarine suspended particulate matter: a specific indicator of biological processing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 20, 505–510.

P

Paillet, J., Mercier, H., 1997. An inverse model of the eastern North Atlantic general circulation and thermocline ventilation. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 44, 1293–1328.

Pastor, L., Deflandre, B., Viollier, E., Cathalot, C., Metzger, E., Rabouille, C., Escoubeyrou, K., Lloret, E., Pruski, A.M., Vétion, G., 2011. Influence of the organic matter composition on benthic oxygen demand in the Rhône River prodelta (NW Mediterranean Sea). *Continental Shelf Research* 31, 1008–1019

Pawlowski, J., Bolivar, I., Fahrni, J.F., de Vargas, C., Gouy, M., Zaninetti, L., 1997. Extreme differences in rates of molecular evolution of foraminifera revealed by comparison of ribosomal DNA sequences and the fossil record. *Molecular Biology and Evolution* 14, 498–505.

Peters, K.E., Sweeney, R.E., Kaplan, I.R., 1978. Correlation of carbon and nitrogen stable isotope ratios in sedimentary organic matter 1. *Limnology and Oceanography* 23, 598–604.

Peliz, Á., Rosa, T.L., Santos, A.M.P., Pissarra, J.L., 2002. Fronts, jets, and counter-flows in the Western Iberian upwelling system. *Journal of Marine Systems* 35, 61–77.

Phipps, M., Jorissen, F., Pusceddu, A., Bianchelli, S., De Stigter, H., 2012. Live Benthic Foraminiferal Faunas Along a Bathymetrical Transect (282–4987 M) on the Portuguese Margin (ne Atlantic). *Journal of Foraminiferal Research* 42, 66–81. doi:10.2113/gsjfr.42.1.66

Piña-Ochoa, E., Høglund, S., Geslin, E., Cedhagen, T., Revsbech, N.P., Nielsen, L.P., Schweizer, M., Jorissen, F., Rysgaard, S., Risgaard-Petersen, N., 2010. Widespread occurrence of nitrate storage and denitrification among Foraminifera and Gromiida. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 1148–1153.

- Prieto, L., Navarro, G., Rodríguez-Gálvez, S., Huertas, I.E., Naranjo, J.M., Ruiz, J., 2009. Oceanographic and meteorological forcing of the pelagic ecosystem on the Gulf of Cadiz shelf (SW Iberian Peninsula). *Continental Shelf Research* 29, 2122–2137.
- Precht, E., Huettel, M., 2004. Rapid wave-driven advective pore water exchange in a permeable coastal sediment. *Journal of Sea Research* 51, 93–107.

R

- Ragueneau, O., Tréguer, P., Leynaert, A., Anderson, R.F., Brzezinski, M.A., DeMaster, D.J., Dugdale, R.C., Dymond, J., Fischer, G., Francois, R., others, 2000. A review of the Si cycle in the modern ocean: recent progress and missing gaps in the application of biogenic opal as a paleoproductivity proxy. *Global and Planetary Change* 26, 317–365.
- Rathburn, A.E., Corliss, B.H., 1994. The ecology of living (stained) deep-sea benthic foraminifera from the Sulu Sea. *Paleoceanography* 9, 87–150.
- Renkonen, O., 1938. Statisch-okologische Untersuchungen über die terrestrische kaferwelt der finnischen bruchmoore. *Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo* 6, 1–231.
- Renssen, H., Seppä, H., Heiri, O., Roche, D.M., Goosse, H., Fichefet, T., 2009. The spatial and temporal complexity of the Holocene thermal maximum. *Nature Geoscience* 2, 411–414.
- Revsbech, N.P., 1989. An oxygen microsensor with a guard cathode. *Limnol. Oceanogr.* 34, 474–478.
- Rodrigues, T., Grimalt, J.O., Abrantes, F.G., Flores, J.A., Lebreiro, S.M., 2009. Holocene interdependences of changes in sea surface temperature, productivity, and fluvial inputs in the Iberian continental shelf (Tagus mud patch). *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 10.
- Rohling, E.J., Pälike, H., 2005. Centennial-scale climate cooling with a sudden cold event around 8,200 years ago. *Nature* 434, 975–979.
- Rosa, F., Fatela, F., Drago, T., 2007. Late Holocene benthic foraminiferal records in the continental shelf off Douro River (NW Portugal): evidences for productivity and sedimentary relationships. *Thalassas* 23, 19–31.

- Rossi, V., Vaiani, S.C., 2008. Benthic foraminiferal evidence of sediment supply changes and fluvial drainage reorganization in Holocene deposits of the Po Delta, Italy. *Marine Micropaleontology* 69, 106–118.
- Rowan, K.S., n.d. *Photosynthetic Pigments of Algae*, 1989. Cambridge University Press, New York.
- Rusch, A., Huettel, M., Reimers, C.E., Taghon, G.L., Fuller, C.M., 2003. Activity and distribution of bacterial populations in Middle Atlantic Bight shelf sands. *FEMS Microbiology Ecology* 44, 89–100.
- Rusch, A., Huettel, M., Wild, C., Reimers, C.E., 2006. Benthic oxygen consumption and organic matter turnover in organic-poor, permeable shelf sands. *Aquatic Geochemistry* 12, 1–19.

S

- Saraiva, S., Pina, P., Martins, F., Santos, M., Braunschweig, F., Neves, R., 2007. Modelling the influence of nutrient loads on Portuguese estuaries. *Hydrobiologia* 587, 5–18.
- Schafer, C.T., 1973. Distribution of foraminifera near pollution sources in Chaleur Bay. *Water, Air, and Soil Pollution* 2, 219–233.
- Schmidt, F., Hinrichs, K.-U., Elvert, M., 2010. Sources, transport, and partitioning of organic matter at a highly dynamic continental margin. *Marine Chemistry* 118, 37–55.
- Schönfeld, J., 1997. The impact of the Mediterranean Outflow Water (MOW) on benthic foraminiferal assemblages and surface sediments at the southern Portuguese continental margin. *Marine Micropaleontology* 29, 211–236.
- Schönfeld, J., 2001. Benthic foraminifera and pore-water oxygen profiles: a re-assessment of species boundary conditions at the western Iberian margin. *The Journal of Foraminiferal Research* 31, 86–107.
- Schönfeld, J., 2002a. A new benthic foraminiferal proxy for near-bottom current velocities in the Gulf of Cadiz, northeastern Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 49, 1853–1875.
- Schönfeld, J., 2002b. Recent benthic foraminiferal assemblages in deep high-energy environments from the Gulf of Cadiz (Spain). *Marine Micropaleontology* 44, 141–162.

- Schönfeld, J., Zahn, R., 2000. Late Glacial to Holocene history of the Mediterranean Outflow. Evidence from benthic foraminiferal assemblages and stable isotopes at the Portuguese margin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 159, 85–111.
- Schönfeld, J., Alve, E., Geslin, E., Jorissen, F., Korsun, S., Spezzaferri, S., others, 2012. The FOBIMO (FOraminiferal BIO-MONitoring) initiative—Towards a standardised protocol for soft-bottom benthic foraminiferal monitoring studies. *Marine Micropaleontology* 94, 1–13.
- Schubert, C.J., Calvert, S.E., 2001. Nitrogen and carbon isotopic composition of marine and terrestrial organic matter in Arctic Ocean sediments: implications for nutrient utilization and organic matter composition. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 48, 789–810.
- Schumacher, S., Jorissen, F.J., Dissard, D., Larkin, K.E., Gooday, A.J., 2007. Live (Rose Bengal stained) and dead benthic foraminifera from the oxygen minimum zone of the Pakistan continental margin (Arabian Sea). *Marine Micropaleontology* 62, 45–73.
- Shackleton, N.J., Opdyke, N.D., 1973. Oxygen isotope and palaeomagnetic stratigraphy of equatorial Pacific core V28-238: Oxygen isotope temperatures and ice volumes on a 10 5 year and 10 6 year scale. *Quaternary research* 3, 39–55.
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1949. The mathematical theory of information.
- Sharifi, A.R., Croudace, I.W., Austin, R.L., 1991. Benthic foraminiferids as pollution indicators in Southampton Water, southern England, UK. *Journal of Micropalaeontology* 10, 109–113.
- Smith, S.V., Hollibaugh, J.T., 1993. Coastal metabolism and the oceanic organic carbon balance. *Reviews of Geophysics* 31, 75–89.
- Sournia, A., Birrien, J.-L., Douville, J.-L., Klein, B., Viollier, M., 1987. A daily study of the diatom spring bloom at Roscoff (France) in 1985. I. The spring bloom within the annual cycle. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 25, 355–367.
- Stuiver, M., Reimer, J., 1993. Extended 14C data base and revised CALIB 3.014 C age calibration program. *EDITORIAL COMMENT* 35, 215–230.
- Stuut, J.-B.W., Temmesfeld, F., De Deckker, P., 2014. A 550 ka record of aeolian activity near North West Cape, Australia: inferences from grain-size distributions and bulk chemistry of SE Indian Ocean deep-sea sediments. *Quaternary Science Reviews* 83, 83–94.

- Suhr, S.B., Pond, D.W., Gooday, A.J., Smith, C.R., 2003. Selective feeding by benthic foraminifera on phytodetritus on the western Antarctic Peninsula shelf: evidence from fatty acid biomarker analysis. *Marine Ecology Progress Series* 262, 153–162.
- Sweerts, J.-P.R., Louis, V.S., Cappenberg, T.E., 1989. Oxygen concentration profiles and exchange in sediment cores with circulated overlying water. *Freshw. Biol.* 21, 401–409.
- Swingedouw, D., Ortega, P., Mignot, J., Guilyardi, E., Masson-Delmotte, V., Butler, P.G., Khodri, M., Séférian, R., 2015. Bidecadal North Atlantic ocean circulation variability controlled by timing of volcanic eruptions. *Nature communications* 6..

T

- Tenore, K.R., 1988. Nitrogen in benthic food chains. Nitrogen cycling in coastal marine environments. Wiley, New York 191–206.
- Thompson, D.W., Wallace, J.M., 1998. The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. *Geophysical Research Letters* 25, 1297–1300.
- Thomsen, L., VanWeering, T., Gust, G., 2002. Processes in the benthic boundary layer at the Iberian continental margin and their implication for carbon mineralization. *Progress in Oceanography* 52, 315–329.
- Thornalley, D.J., McCave, I.N., Elderfield, H., 2011. Tephra in deglacial ocean sediments south of Iceland: Stratigraphy, geochemistry and oceanic reservoir ages. *Journal of Quaternary Science* 26, 190–198.
- Tilstone, G.H., Figueiras, F.G., Lorenzo, L.M., Arbones, B., 2003. Phytoplankton composition, photosynthesis and primary production during different hydrographic conditions at the Northwest Iberian upwelling system. *Marine Ecology Progress Series* 252, 89–104.
- Tjallingii, R., Röhl, U., Kölling, M., Bickert, T., 2007. Influence of the water content on X-ray fluorescence core-scanning measurements in soft marine sediments. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 8.

Trouet, V., Esper, J., Graham, N.E., Baker, A., Scourse, J.D., Frank, D.C., 2009. Persistent positive North Atlantic Oscillation mode dominated the medieval climate anomaly. *Science* 324, 78–80.

U

Urey, H.C., 1947. The thermodynamic properties of isotopic substances. *J. chem. Soc.* 562–581.

Urra, J., Gofas, S., Rueda, J.L., Marina, P., 2011. Molluscan assemblages in littoral soft bottoms of the Alboran Sea (Western Mediterranean Sea). *Marine Biology Research* 7, 27–42.

V

Vale, C., Sundby, B., 1987. Suspended sediment fluctuations in the Tagus estuary on semi-diurnal and fortnightly time scales. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 25, 495–508.

van Aken, H.M., 2000a. The hydrography of the mid-latitude northeast Atlantic Ocean: I: The deep water masses. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 47, 757–788.

van Aken, H.M., 2000b. The hydrography of the mid-latitude Northeast Atlantic Ocean: II: The intermediate water masses. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 47, 789–824.

van Aken, H.M., 2001. The hydrography of the mid-latitude northeast Atlantic Ocean—Part III: The subducted thermocline water mass. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 48, 237–267.

van der Leeden, F., 1975. *Water resources of the world: selected statistics*. Water Information Center, Port Washington, N.Y.

van Geel, B., Buurman, J., Waterbolk, H.T., 1996. Archaeological and palaeoecological indications of an abrupt climate change in The Netherlands, and evidence for climatological teleconnections around 2650 BP. *Journal of Quaternary Science* 11, 451–460.

- van Leeuwe, M.A., Villerius, L.A., Roggeveld, J., Visser, R.J.W., Stefels, J., 2006. An optimized method for automated analysis of algal pigments by HPLC. *Marine chemistry* 102, 267–275.
- van Weering, T.C., De Stigter, H.C., Boer, W., De Haas, H., 2002. Recent sediment transport and accumulation on the NW Iberian margin. *Progress in Oceanography* 52, 349–371.
- Varela, M., Prego, R., Pazos, Y., Morono, Á., 2005. Influence of upwelling and river runoff interaction on phytoplankton assemblages in a Middle Galician Ria and Comparison with northern and southern rias (NW Iberian Peninsula). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 721–737.
- Vitorino, J., Oliveira, A., Jouanneau, J.M., Drago, T., 2002a. Winter dynamics on the northern Portuguese shelf. Part 1: physical processes. *Progress in Oceanography* 52, 129–153.
- Vitorino, J., Oliveira, A., Jouanneau, J.M., Drago, T., 2002b. Winter dynamics on the northern Portuguese shelf. Part 2: bottom boundary layers and sediment dispersal. *Progress in Oceanography* 52, 155–170. doi:10.1016/S0079-6611(02)00004-6

W

- Walsh, J.J., 1991. Importance of continental margins in the marine biogeochemical cycling of carbon and nitrogen. *Nature* 350, 53–55.
- Walton, W.R., 1952. Techniques for recognition of living Foraminifera. *Contribution of the Cushman Foundation for Foraminiferal Research* 3, 56-60.
- Warwick, R.M., 1988. The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. *Marine Pollution Bulletin* 19, 259–268.
- Wefer, G., 2002. *Climate development and history of the North Atlantic Realm*. Springer Science & Business Media.
- Wefer, G., 2003. *Ocean margin systems*. Springer Science & Business Media.
- Wolda, H., 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia* 50, 296–302.
- Wollast, R., 1988. The Scheldt estuary, in: *Pollution of the North Sea*. Springer, pp. 183–193.
- Wollast, R., 1991. The coastal organic carbon cycle: fluxes, sources and sinks. *Ocean margin processes in global change* 365–381.
- Wright, S.W., Jeffrey, S.W., 1987. Fucoxanthin pigment markers of marine phytoplankton analysed by HPLC and HPTLC. *Mar. Ecol. Prog. Ser* 38, 259–266.

Z

Zell, C., Kim, J.-H., Dorhout, D., Baas, M., Damsté, J.S.S., 2015. Sources and distributions of branched tetraether lipids and crenarchaeol along the Portuguese continental margin: Implications for the BIT index. *Continental Shelf Research*.

Annexes

1. Références taxonomiques et planches des espèce de l'étude

- Ammonia beccarii* var. *tepida* (Linné, 1758) (Mendes et al., 2004, plate 1: 1a, b)
- Amphycorina scalaris* (Batsch, 1791) (thesis C. Fontanier, plate 5, p.403: figure A)
- Anomalinoides minimus* (Forster, 1892) (Cetean et al., 2011, plate 3: 2a, b)
- Asterigerinata mammalia* (Williamson, 1858) (thesis R. H. Abu Zied, plate 9: 12,13)
- Bathysiphon* sp.2 (Koho et al., 2007, plate 42: 2)
- Bigenerina nodosaria* (d'Orbigny, 1926) (thesis C. Fontanier, plate 1, p.395: figure J)
- Biloculina sphaera* (d'Orbigny, 1839)
- Bolivina italica* (Cushman, 1936) (Mendes et al., 2012, figure 2: 7a, b)
- Bolivina spathulata/dilatata* (Williamson, 1858) (Mendes et al., 2004, plate 2: 1)
- Bolivina subaenariensis* (Cushman, 1922) (Mendes et al., 2004, plate 2: 10)
- Bulimina aculeata* (d'Orbigny, 1826) (Mendes et al., 2004, plate 2: 3)
- Bulimina affinis* (d'Orbigny, 1826) (Majewski and Anderson, 2009, plate 4: 3-4)
- Bulimina costata* (d'Orbigny, 1852) (Kirci-Elmas et al., 2008, plate 2, p.165: 19-20)
- Bulimina inflata* (Seguenza, 1862) (thesis C. Fontanier, plate 5, p. 403: figure M)
- Bulimina marginata* (d'Orbigny, 1826) (Koho et al., 2007, plate 43: 9)
- Canceris auriculus* (Fichtel and Moll, 1798) (Larkin and Gooday, 2009, plate 4: 1-2)
- Cassidulina carinata* (Silvestri, 1896) (thesis A. Goineau, plate 1, p. 294: photo 5)
- Cassidulina crassa* (d'Orbigny, 1839) (thesis C. Fontanier, plate 6, p. 405: figure A)
- Chilostomella oolina* (Schager, 1878) (Wiedicke and Weiss, 2006, figure 8-1)
- Cibicides kullenbergi* (Parker, 1953) (Koho et al., 2008, plate 64: 1a, b, c)
- Cibicides lobatulus* (Walker and Jacob, 1798) (Milker et al., 2009, plate 1: 6, 7 and 8)
- Cibicides pachydermus* Rzehak, 1886) (Abu Zied et al., 2008, plate III: 3-5)
- Cibicides ungerianus* (d'Orbigny, 1846) (Schweizer et al., 2015)
- Clavulina cylindrica* (d'Orbigny, 1826) (thesis C. Fontanier, plate 1, p. 395: figure F)
- Coryphostoma* sp. (thesis C. Fontanier, plate 405: figure L and M)
- Criboelphidium gerthi* (Van Voorthuysen, 1957) (Mendes et al., 2004, plate 1: 9)
- Cristellaria crepidula* (Fichtel and Moll, 1798)
- Cribrostomoides suglobus* (Cushman, 1910) (thesis C. Fontanier, plate 1, p.395: figure G)
- Eggerella scabra* (Williamson, 1858) (Mendes et al., 2004, plate 1: 3a, b)
- Elphidium crispum* (Linné, 1758) (Mendes et al., 2004, plate 1: 6)
- Epistominella vitrea* (Parker, 1953) (Mendes et al., 2004, plate 2: 2a, b)
- Glandulina ovula* (d'Orbigny, 1846) (Figueroa et al., 2006, plate 24: 11a, b)
- Globobulimina affinis* (d'Orbigny, 1839) (Licari and Mackensen, 2005, plate 2: 6)

- Globocassidulina crassa* (d'Orbigny, 1839) (Milker et al., 2009, plate 2: 16)
- Globocassidulina subglobosa* (Brady, 1881) (thesis R. H. Abu Zied, plate 6: 8)
- Gyroidina orbicularis* (d'Orbigny, 1826) (thesis C. Fontanier, plate 7, p.407: figure L and M)
- Gyroidina umbonata* (Silvestri, 1898) (thesis C. Fontanier, plate 7, p. 407: figure N and O)
- Hanzawaia boueana* (d'Orbigny, 1846) (Mohjtaid et al., 2009, plate 3: 35)
- Haplopragmoides* sp. (Robertson, 1891) (Holbourn and Henderson, figure 1.1-19: 14-16)
- Haynesina depressula* (Walter and Jacob, 1798) (thesis R. H. Abu Zied, plate 9: 15-16)
- Hoeglundina elegans* (d'Orbigny, 1878) (Koho et al., 2008, plate 64: 2a, b)
- Hyalinea balthica* (Schröter, 1783) (thesis C. Fontanier, plate 8, p. 409: figure F)
- Jadammina macrescens* (Brady, 1870) (Vance et al., 2006, plate 1: figure 4)
- Labrospira jeffreysi* (Williamson, 1858) (Majewski and Anderson, 2009, plate 3: 6)
- Lagena gracilis* (Williamson, 1848) (Majewski and Anderson, 2009, plate 4: 1)
- Lagena laevis* (Montagu, 1803) (Laprida and Bertels-Psotka, plate 4: 4)
- Lagena striata* (d'Orbigny, 1839) (Kaminski et al., 2002, plate 2: 4)
- Lenticulina* sp. (Lamarck, 1804) (Okosun and Alkali, 2012, plate 3: 13)
- Melonis barleeanus* (Williamson, 1858) (Koho et al., 2007, plate 64: 7a,b)
- Neolenticulina variabilis* (Reuss, 1850) (Larkin and Gooday, 2009, plate 3: 6)
- Nonionella iridea* (Heron-Allen and Earland, 1932) (Mendes et al., 2004, plate 2: 6a, b)
- Nonionella turgida* (Williamson, 1858) (Diz and Francés, 2008, plate 183: 9)
- Nonion scaphum* (Fichtel and Moll, 1798) (Mendes et al., 2004, plate 1: 10)
- Planulina ariminensis* (d'Orbigny, 1826) (thesis R. H. Abu Zied, plate 8: 16-17)
- Planulina wuellerstorfi* (Schwager, 1866) (thesis C. Fontanier, plate 6, p. 405: figure G)
- Planorbulina mediterranensis* (d'Orbigny, 1826) (Ribes et al., 2000, plate 1: 5)
- Procerolagena gracilis* (Seguenza, 1862) (Majewski and Anderson, 2009, plate 4: 1)
- Pullenia bulloides* (d'Orbigny, 1846) (thesis C. Fontanier, plate 9, p.411: figure L and M)
- Pullenia quinqueloba* (Reuss, 1851) (thesis C. Fontanier, plate 9, p.411: figure N and O)
- Quinqueloculina seminula* (Linné, 1758) (thesis C. Fontanier, plate 11, p.415: figure J)
- Rectuvigerina phlegeri* (Mathews, 1945) (thesis C. Fontanier, plate 10, p.413: figure A)
- Reophax agglutinatus* (Cushman, 1913) (Larkin and Gooday, 2009, plate 2: 1)
- Reophax scorpiurus* (Brady, 1881) (Milker et al., 2009, plate 1: 1)
- Reophax* sp.2 (Koho et al., 2007, plate 42: 8)
- Reophax* sp.3 (Koho et al., 2007, plate 42: 9)
- Reophax spiculifer* (Brady, 1879)
- Rosalina anomala* (Terquem, 1875) (thesis R. H. Abu Zied, plate 8: 8)
- Sigmoilinita tenuis* (Czjek, 1848) (Kirci-Elmas et al., 2008, plate 2, p.165: 8)

- Siphonina reticulata* (Czjzek, 1884) (Hinsbergen et al., 2005, plate 1: 16)
Siphotextularia flintii (Cushman, 1911) (Kirci-Elmas et al., 2008, plate 2, p.165: 3)
Spiroplectinella sagittula (d'Orbigny, 1839) (Milker et al., 2009, plate 1: 7, 8 and 9)
Spiroplectinella earlandi (Parker, 1952) (Bellier, Mathieu and Granier, 2010, plate 1: a)
Textularia agglutinans (d'Orbigny, 1839) (thesis A. Goineau, plate 1, p.294: photo 12)
Textularia sagittula (Defrance, 1824) (thesis R. H. Abu Zied, plate 1: 16-17)
Trifarina angulosa (Williamson, 1858) (Milker et al., 2009, plate 3: 2)
Trifarina bradyi (Cushman, 1923) (thesis C. Fontanier, plate 10, p.413: figures F and G)
Uvigerina bifurcata (d'Orbigny, 1826) (Lutze, 1986, plate 4: figures 5-8)
Uvigerina elongasrtiata (Lutze, 1986) (Koho et al., 2008, plate 64: 5a, b)
Uvigerina mediterranea (Lutze, 1986) (Koho et al., 2008, plate 64: 6a, b)
Valvulineria bradyana (Fornasini, 1900) (Koho et al., 2007, plate 43: 10a, b)

2. Spectres granulométriques du transect Douro

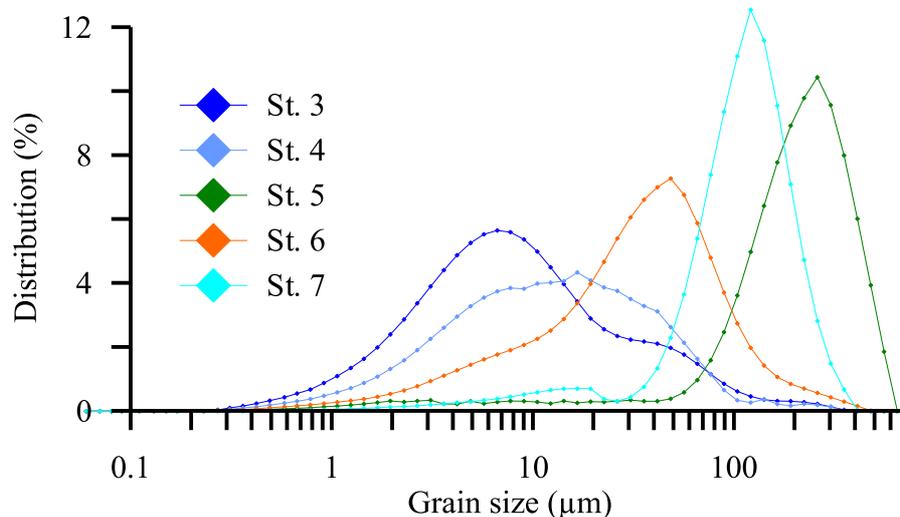


Figure 1: Grain size spectra measured on surface samples (0-2 cm) at each station.

3. Living/(Living+Dead) calculations on major species for all stations.

Tableau 1 : Valeurs de L/(L+D) du transect Douro

Tr. Douro	Species	L/(L+D) (%)
st. 7	<i>Ammonia beccarii</i>	56.8
st. 5	<i>Amphycorina scalaris</i>	95.7
st. 4	<i>Bathysiphon sp.2</i>	100
st. 7	<i>Bulimina aculeata</i>	51.4
st. 5	<i>Bulimina costata</i>	18.1
st.3 - st. 6	<i>Bulimina marginata</i>	11.2 - 5.1
st. 5 - st. 6	<i>Cancris auriculus</i>	100.0 - 95.5
st. 4 - st. 5 - st. 6	<i>Cassidulina carinata</i>	0.0 - 0.0 - 0.0
st. 4 - st. 5	<i>Cibicides lobatulus</i>	0.0 - 0.0
st. 3	<i>Cibicides pachydermus</i>	0.0
st. 5	<i>Cibicides ungerianus</i>	0.0
st. 6	<i>Clavulina cylindrica</i>	98.1
st. 7	<i>Criboelphidium gerthi</i>	83.7
st. 7	<i>Eggerella scabra</i>	48.2
st. 4	<i>Globobulimina affinis</i>	100
st. 3	<i>Gyroidina orbicularis</i>	68.9
st. 3	<i>Haplophragmium sp.</i>	75.5
st. 3	<i>Hoeglundina elegans</i>	87.6
st. 4	<i>Melonis barleeanus</i>	76.1
st. 7 - st. 6	<i>Nonion scaphum</i>	87.2 - 89.1
st. 7	<i>Quinqueloculina seminula</i>	18.3
st. 3	<i>Reophax spp.</i>	84.9
st. 4 - st. 5	<i>Trifarina bradyi</i>	3.7 - 32.8
st. 6	<i>Uvigerina bifurcata</i>	60.9
st. 3 - st. 4	<i>Uvigerina mediterranea</i>	20.6 - 84.7
st. 6	<i>Valvulineria bradyana</i>	42.6

Tableau 2: Valeurs de $L/(L+D)$ du transect Mondego

Tr. Mondego	Species	$L/(L+D)$ (%)
st. 13 - st. 15	<i>Ammonia beccarii</i>	82.0 - 100.0
st. 14 - st.15	<i>Bathysiphon sp.1</i>	100.0 - 100.0
st. 14	<i>Biloculina sphaera</i>	100.0
st.13	<i>Bolivina spathulata</i>	0.0
st. 11 - st. 12	<i>Bulimina aculeata</i>	87.7 - 87.9
st. 14	<i>Bulimina costata</i>	23.2
st. 12 - st. 13	<i>Bulimina marginata</i>	13.9 - 41.3
st. 12 - st. 13	<i>Cancris auriculus</i>	96.7 - 99.5
st. 12 - st. 13	<i>Cassidulina carinata</i>	0.0 - 21.5
st. 11	<i>Cibicides lobatulus</i>	0.0
st. 13 - st.15	<i>Cibicides pachydermus</i>	0.0 -54.3
st. 15	<i>Cibicides ungerianus</i>	57.1
st. 11	<i>Criboelphidium gerthi</i>	96.5
st. 11	<i>Elphidium crispum</i>	0.0
st. 14	<i>Epistominella exigua</i>	100.0
st. 12	<i>Globobulimina affinis</i>	96.1
st. 13 - st. 14	<i>Globocassidulina subglobosa</i>	0.0 -0.0
st. 11	<i>Hanzawaia bouena</i>	96.5
st. 15	<i>Haplophragmium sp.</i>	100.0
st. 15	<i>Hoeglundina elegans</i>	92.4
st. 12 -st. 13	<i>Hyalinea balthica</i>	13.7 - 0.0
st. 14	<i>Lenticulina sp.</i>	55.1
st. 12	<i>Nonion scaphum</i>	77.8
st. 11	<i>Quinqueloculina seminula</i>	52.9
st. 12	<i>Textularia agglutinans</i>	29.5
st. 14	<i>Textularia saggitula</i>	0.0
st. 13 - st. 15	<i>Trifarina angulosa</i>	0.0 - 100.0
st. 12 - st. 13	<i>Uvigerina bifurcata</i>	36.3 - 42.7
st. 14 - st.15	<i>Uvigerina mediterranea</i>	59.8 - 0.0

Tableau 3: Valeurs de $L/(L+D)$ du transect Estremadura

Tr. Estremadura	Species	$L/(L+D)$ (%)
st. 17	<i>Ammonia beccarii</i>	64.6
st. 22	<i>Bathysiphon sp.2</i>	100.0
st. 20 - st. 22	<i>Bulimina costata</i>	0.0 - 44.8
st. 20	<i>Bulimina marginata</i>	6.1
st. 18 - st. 20	<i>Cancris auriculus</i>	88.5 - 100.0
st. 18 - st. 20	<i>Cassidulina carinata</i>	25.3 - 5.2
st. 18	<i>Chilostomella oolina</i>	2.8
st. 20 - st. 22	<i>Cibicides kullenbergi</i>	0.0 - 0.0
st. 17	<i>Elphidium crispum</i>	5.7
st. 20 - st. 22	<i>Globocassidulina subglobosa</i>	59.1 - 7.3
st. 22	<i>Hanzawaia boueana</i>	80.0
st. 17	<i>Jadammina macrescens</i>	100
st. 22	<i>Lenticulina sp.</i>	71.5
st. 22	<i>Melonis barleeanus</i>	17.3
st. 18	<i>Nonion scaphum</i>	55.9
st. 22	<i>Planulina ariminensis</i>	32.4
st. 17	<i>Quinqueloculina seminula</i>	20.5
st. 22	<i>Rhabdammina sp.</i>	100
st. 17 - st. 18	<i>Reophax scorpiurus</i>	100.0 - 93.3
st. 22	<i>Reophax spiculifer</i>	100
st. 18 - st. 20	<i>Textularia agglutinans</i>	57.9 - 87.7
st. 20 - st. 22	<i>Trifarina bradyi</i>	67.0 - 0.0
st. 18 - st. 20 - st. 22	<i>Uvigerina bifurcata</i>	39.1 - 57.4 - 100.0
st. 22	<i>Uvigerina mediterranea</i>	72.4

Tableau 4 : Valeurs de $L/(L+D)$ du transect Tage

Tr. Tagus	Species	L/(L+D) (%)
st. 27 - st. 29	<i>Ammonia beccarii</i>	70.3 - 17.6
st. 27	<i>Bolivina spathulata</i>	98.8
st. 28 - st. 31	<i>Bolivina subaenariensis</i>	8.4 - 0.0
st. 33	<i>Bulimina costata</i>	52.0
st. 31	<i>Bulimina marginata</i>	89.6
st. 29	<i>Cancris auriculus</i>	96.4
st. 28 - st. 31	<i>Cassidulina carinata</i>	6.0
st. 27 - st. 29	<i>Cibicides lobatulus</i>	0.0 - 0.0
st. 31 - st. 33	<i>Cibicides wuellerstorfi</i>	28.0 - 19.7
st. 27 - st. 29	<i>Eggerella scabra</i>	99.5 - 74.7
st. 27	<i>Elphidium crispum</i>	0.0
st. 28	<i>Globobulimina affinis</i>	61.8
st. 33	<i>Gyroidina orbicularis</i>	80.8
st. 27 - st. 29	<i>Haynesina depressula</i>	0.0 - 0.0
st. 31 - st. 33	<i>Hyalinea balthica</i>	43.7 - 39.6
st. 31 - st. 33	<i>Melonis barleeanus</i>	72.3 - 58.0
st. 28 - st. 29	<i>Nonion scaphum</i>	79.7 - 90.4
st. 27 - st. 29	<i>Quinqueloculina seminula</i>	0.0 - 42.2
st. 28	<i>Rectuvigerina phlegeri</i>	67.9
st. 28	<i>Reophax scorpiurus</i>	93.7
st. 33	<i>Uvigerina bifurcata</i>	100.0
st. 31	<i>Uvigerina elongastriata</i>	82.7
st. 31 - st. 33	<i>Uvigerina mediterranea</i>	39.4 - 55.6
st. 28	<i>Valvulineria bradyana</i>	17.4

Tableau 5 : Valeurs de $L/(L+D)$ du transect Sado

Tr. Sado	Species	$L/(L+D)$ (%)
st. 34	<i>Ammonia beccarii</i>	30.9
st. 37	<i>Amphycorina scalaris</i>	18.1
st. 34	<i>Asterigerinata mammalia</i>	14.8
st. 34 - st. 37	<i>Bulimina aculeata</i>	82.7 - 91.6
st. 38	<i>Cancris auriculus</i>	91.4
st. 38	<i>Cassidulina carinata</i>	4.9
st. 34	<i>Cibicides lobatulus</i>	0.0
st. 37 - st. 40	<i>Cibicides pachydermus</i>	0.0 - 0.0
st. 34	<i>Criboelphidium gerthi</i>	0.0
st. 37 - st. 38 - st. 40	<i>Globobulimina affinis</i>	89.7 - 94.3 - 75.9
st. 34	<i>Haynesina depressula</i>	9.9
st. 37	<i>Hyalinea balthica</i>	0.0
st. 37	<i>Lenticulina sp.</i>	0.0
st. 37 - st. 40	<i>Melonis barleeanus</i>	0.0 - 67.7
st. 34 - st. 37	<i>Nonion scaphum</i>	99.3 - 60.9
st. 34	<i>Planorbulina mediterraneensis</i>	7.7
st. 34	<i>Quinqueloculina seminula</i>	0.0
st. 34	<i>Reophax scorpiurus</i>	100.0
st. 34	<i>Rosalina sp.</i>	0.0
st. 38	<i>Textularia agglutinans</i>	0.0
st. 38	<i>Uvigerina bifurcata</i>	19.3
st. 37	<i>Uvigerina elongastriata</i>	96.9
st. 37 - st. 40	<i>Uvigerina mediterranea</i>	39.7 - 51.3
st. 38	<i>Valvulineria bradyana</i>	15.4

4. Posters présentés lors de la thèse

Distribution of living benthic foraminifera off the Douro River (Western Iberian Margin) : the importance of the terrestrial organic matter

Pierre-Antoine Dessandier^{a,*}, Jérôme Bonnin^a, Jung-Hyun Kim^b, Sabrina Bichon^a, Antoine Grémare^a, Henko De Stigter^b, Bruno Deflandre^a and Jaap S. Sinninghe Damsté^b

^aUMR-EPOC 5805 CNRS, Université Bordeaux I, Avenue des Facultés, 33405 Talence, France, ^bNIOZ Royal Netherlands Institute for Sea Research, NL-1790 AB Den Burg, the Netherlands



Fig. 1 Localization map of the study area. Station 7 = 51 m, station 6 = 110 m, station 5 = 506 m, station 4 = 1007 m, station 3 = 1989 m water depth. The mudbelt is located around 100 m.

Context and Objectives :

5 Surface sediment cores (10 cm) were sampled in March 2011 (Pacemaker cruise) from 50 to 2000 m water depth off the Douro off the Iberian peninsula during a period of important river runoff.

The objectives of this work are to investigate :

- The living benthic foraminiferal distribution, on a bathymetrical transect, in relation to river input.
- Role of the organic matter (OM) quality on this faunal distribution.
- Identification of specialized taxa characteristic of terrestrial inputs.

Major Results :

Faunal composition and density vary greatly from one station to another with higher density found at 100m water depth. Most species are concentrated in oxic sediment (Fig. 2).

Chl. a is more concentrated in mudbelt sediments while EHAA/THAA is higher in the coastal most station (Fig. 3).

➔ *N. scaphum*, *A. beccarii*, *B. aculeata*, *E. scabra* and *Q. seminula* are the most abundant taxa of the coastal zone (Fig. 2).

➔ Grain size is correlated with TOC and EHAA with maximal values in the mudbelt and at deep stations. OM quality is high in the coastal most station under terrestrial inputs influence. Chl-a and $\delta^{13}C_{TOC}$ suggest input of phytodetritus from land or estuary (Fig. 3 and 4).

➔ The ALD₁₀ of dominant species (Fig. 5) shows the deepest microhabitat where all the parameters are maximal (St. 6). We identify specialized taxa of land-derived OM (1), the better competitors in eutrophic conditions (2) and adapted taxa of low OM quality (3).

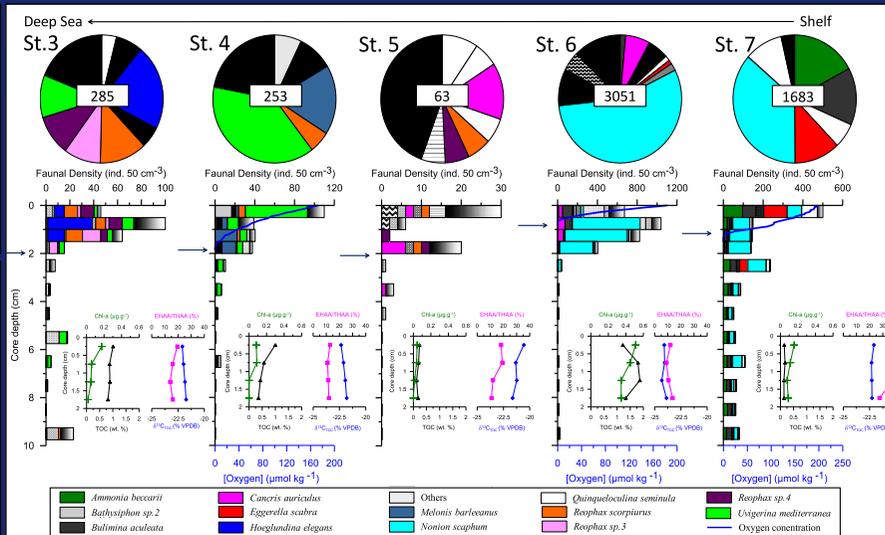


Fig. 2 : Total faunal densities (number in pie charts), major species (>5%) and vertical distribution of living (rose Bengal stained) benthic foraminifera for each station (St. 3 to St. 7). Oxygen profiles (blue line) and oxygen penetration depth (arrows). Profiles of the major geochemical parameters (TOC, Chl.a, $\delta^{13}C_{TOC}$ and EHAA/THAA) are shown for the first 2 cm of each sediment core.

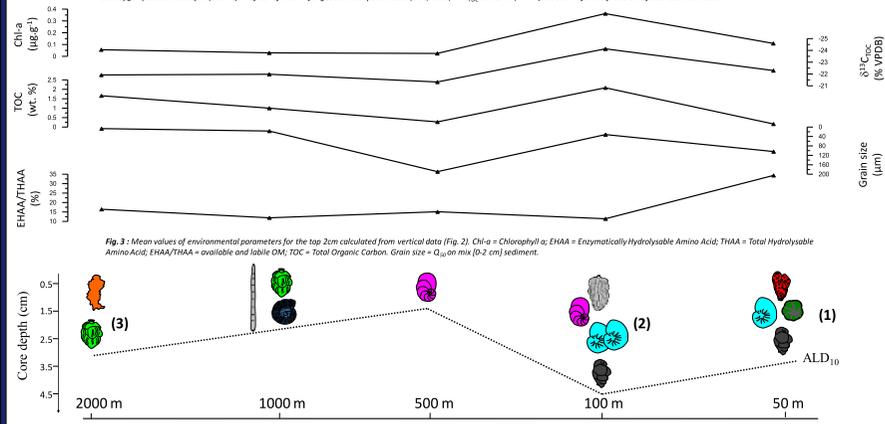


Fig. 3 : Mean values of environmental parameters for the top 2cm calculated from vertical data (Fig. 2). Chl-a = Chlorophyll a; EHAA = Enzymatically Hydrolysable Amino Acid; THAA = Total Hydrolysable Amino Acid; EHAA/THAA = available and labile OM; TOC = Total Organic Carbon. Grain size = Q_{60} on mlx (0-2 cm) sediment.

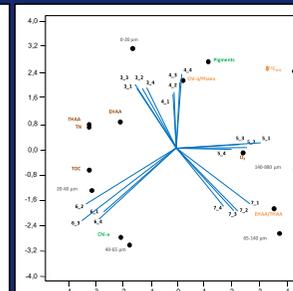


Fig. 4 : Principal component analysis based on environmental parameters. For each station (St. 3 to 7) the top 4 samples (0.5 cm thickness each) were considered.

Conclusions :

- Maximal densities of living fauna were observed in oxic sediments and in the mudbelt.
- Adapted taxa of land-derived OM were identified: *A. beccarii*, *E. scabra*, *Q. seminula*
- in coastal stations OM content is not maximal but high quality.
- Among the various indicator of OM quality, Chl-a appears the best to explain benthic foraminifera distribution
- Agglutinated and adapted calcareous taxa colonize the deepest environments where the OM content is relatively high but of poor quality.

References :

• Phipps, M., Jorissen, F., Pasqueddu, A., Bianchelli, S., De Stigter, H., 2012. Live Benthic Foraminiferal Faunas Along a Bathymetrical Transect (202–2007 m) on the Portuguese Margin (the Atlantic). *Journal of Foraminiferal Research* 42, 66–81.

• Koho, K., Garcia, R., De Stigter, H., Esping, E., Koning, E., Kouwenhoven, T., Van der Zwaan, G., 2008. Sedimentary labile organic carbon and pore water redox control on species distribution of benthic foraminifera: a case study from Lisbon-Setúbal Canyon (southern Portugal). *Progress in Oceanography* 55, 55–82.

• Mostafaei, M., Jorissen, F., Lansard, B., Fontanier, C., Bombard, B., Rabouille, C., 2003. Spatial distribution of live benthic foraminifera in the Rhône prodelta faunal response to a continental-marine organic matter gradient. *Marine Micropaleontology* 70, 177–200.

• Goineau, A., Fontanier, C., Jorissen, F., Lansard, B., Buscalli, R., Mouret, A., Kerherve, P., Zarogian, S., Ernoult, E., Améro, C., others, 2011. Live (stained) benthic foraminifera from the Rhône prodelta (Gulf of Lion, NW Mediterranean): environmental controls on a river-dominated shelf. *Journal of Sea Research* 65, 58–75.

Figure 2: Poster présentée à l'EGU (2013).



Observatoire Aquitain
des Sciences de l'Univers



EQUIPE
Paléoclimatologie
Site de : Talence

Living benthic foraminiferal distribution on the Western Iberian margin: importance of the terrestrial organic matter

**Pierre-Antoine DESSANDIER^a, Jérôme BONNIN^a, Jung-Hyun KIM^b, Sabrina BICHON^a, Bruno DEFLANDRE^a,
Antoine GREMARE^a**

^aEPOC UMR 5805 Université de Bordeaux, Avenue Geoffroy St Hilaire, 33615 Pessac Cedex
^bIOZ, TEXEL 1790 AB Den Burg, The Netherlands



université
BORDEAUX



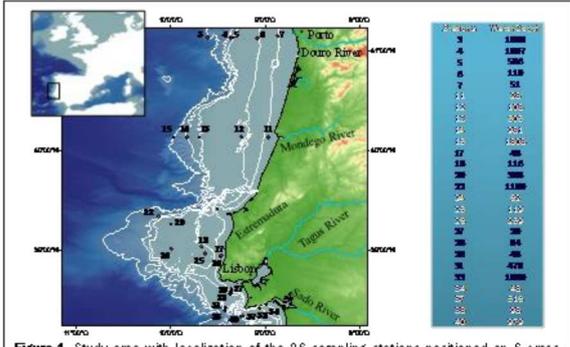



Figure 1. Study area with localization of the 26 sampling stations positioned on 6 cross-margin transects off the major rivers of the Portuguese margin.

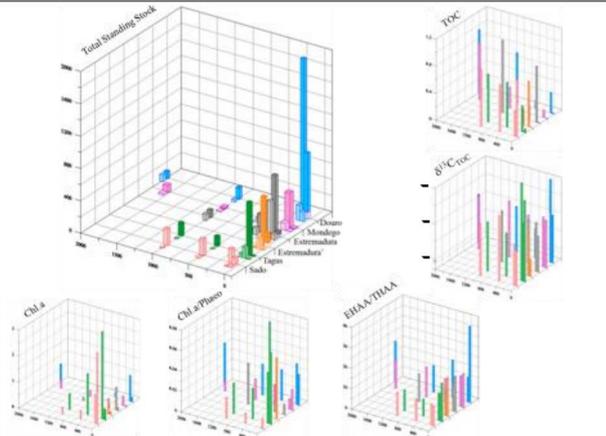


Figure 3. Total living benthic foraminiferal standing stock (calcareous are represented by bars in full colors and agglutinated species by dotted bars) and organic matter quantity (TOC, Chl-a, $\delta^{13}C_{org}$) and quality (EHAA/THAA, Chl-a/Phaeo) for each transect.

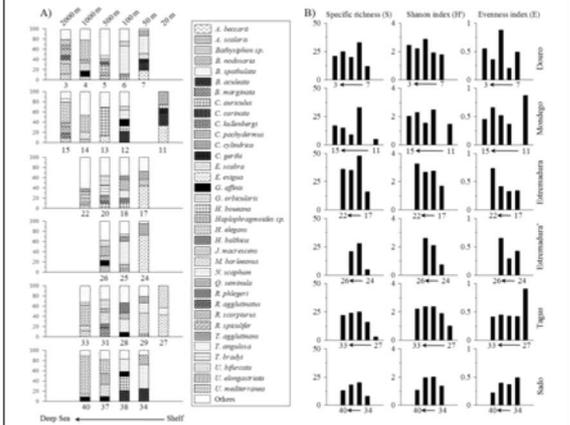


Figure 2. A) Percentages of the major benthic foraminiferal species (>7%) and B) biodiversity indices for each sampling station. Note that stations located at 100m water depth show systematically higher diversity indices and also higher total standing stock as can be seen on figure 3.

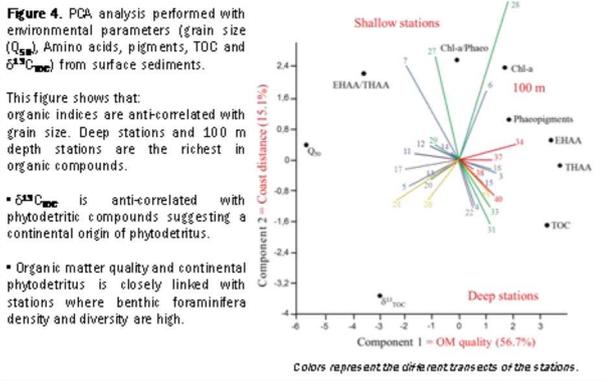


Figure 4. PCA analysis performed with environmental parameters (grain size (Q_{10}), Amino acids, pigments, TOC and $\delta^{13}C_{org}$) from surface sediments. This figure shows that: organic indices are anti-correlated with grain size. Deep stations and 100 m depth stations are the richest in organic compounds. $\delta^{13}C_{org}$ is anti-correlated with phytodetritic compounds suggesting a continental origin of phytodetritus. Organic matter quality and continental phytodetritus is closely linked with stations where benthic foraminifera density and diversity are high.

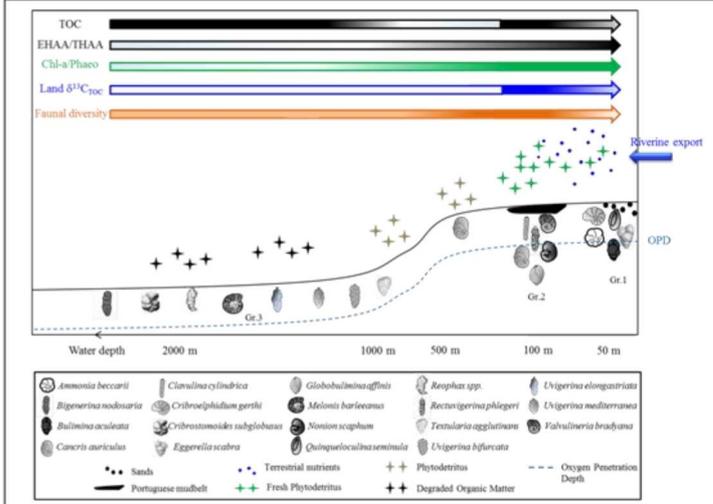


Figure 5. Synthetic diagram showing the relation between the distribution of live foraminifera across the margin and the major environmental parameters. 3 groups (Gr. 1, Gr. 2 and Gr. 3) of benthic foraminifera have been established based on their affinity to various type of organic matter quality.

SYNTHESIS

This work shows the major control parameters of the living benthic foraminiferal distribution in a river influenced continental margin during a late winter period.

Iberian rivers (Douro, Tagus and to a lesser extent Mondego and Sado) export estuarine phytodetritus and land nutrients which enhanced nutritive source for benthic fauna. The organic matter quality decreases with increasing water depth and triggers the development of specialized taxa (Gr. 1) observed only in the near vicinity of river mouths. High competitors are well developed in this context within the Portuguese mud belt (Gr. 2) around 100m water depth. This area also show higher diversity. In such rich environments, benthic foraminifera are found living above and under the oxygen penetration depth (OPD). Finally, the deep environments are associated with adapted taxa (among which many agglutinated species) of high quantity and low quality of organic matter (Gr. 3).

This study is part of the Dutch PACEMAKER programme. P.A. DESSANDIER has been funded by the Ecole Doctorale SE of the Université de Bordeaux. Amino acids and pigments analyses were performed at the EPOC lab in Arcachon. Grain size and benthic foraminifera analyses were done at EPOC in Pessac. TOC and $\delta^{13}C_{org}$ were analysed at IOZ, The Netherlands.

Figure 3 : Poster présenté JEST EPOC (2014)

Tableau 9 : Comptages totaux de foraminifères benthiques vivants (>150 µm) du transect Estremadura (suite).

Sediment layer	Station 17										Station 18										Station 20										Station 22																	
	0,5	1	1,5	2	3	4	5	6	7	8	9	10	0,5	1	1,5	2	3	4	5	6	7	8	9	10	0,5	1	1,5	2	3	4	5	6	7	8	9	10	0,5	1	1,5	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Lagena striata</i>																																																
<i>Lenticulina</i> sp.																																					1	5		1	1	1						1
<i>Melonis barleeanus</i>												15	4											1	6		1										3											
<i>Neolenticulina variabilis</i>												3			1																						1											
<i>Nodosaria pyrula</i>						1						3	1																																			
<i>Nonion scaphum</i>												70	58	45	16	6				1			1																									
<i>Planulina arminensis</i>																																					7											
<i>Polymorphina</i> sp.													1																																			
<i>Psammosphaera fusca</i>																																					1	1		1								
<i>Pullenia quinqueebba</i>																																					1											
<i>Quinqueloculina oblongua</i>				1																																												
<i>Quinqueloculina semimula</i>	9	14	2	4	1	1	1	1	3	2		9	2			2				1																												
<i>Rhabdammina abyssorum</i>																																					4			4	1							
<i>Rhyzamina</i> sp.																																					1											
<i>Rectuvigerina phlegeri</i>						1				1			1																																			
<i>Reophax agglutinatus</i>																																					1			3								
<i>Reophax</i> sp.2																																					2											
<i>Reophax</i> sp.3																																					1	1		1								
<i>Reophax scorpiurus</i>	12	13		8	4							22	26	5	3	1								4	1												2	1		1	1							
<i>Reophax spiculifer</i>												5	1											5	5	2	2										1	6		5								
<i>Rosalina anomala</i>												1												1																								
<i>Siphonina reticulata</i>																																																
<i>Siphotextularia flintii</i>																																					1											
<i>Textularia agglutinans</i>	1	1	1							1		42	8	10	4	20	1	2					1	20	4	2	5																					
<i>Textularia flinti</i>																																																
<i>Trifarina angulosa</i>																																					1											
<i>Trifarina bradyi</i>																																					45	12	2	5	1							
<i>Triloculina trigamula</i>	1																																															
<i>Trochammina inflata</i>																																					1											
<i>Uvigerina elongastriata</i>												14	1																								1											
<i>Uvigerina bifurcata</i>												46	4	3	1	4								49	7		2									4	5										1	
<i>Uvigerina mediterranea</i>																																					2	9	1	3								
<i>Uvigerina probocidea</i>																																					2											
<i>Valvulineria bradyana</i>				1								10	1			3																																
<i>Webbina clavata</i>																																					3											
Undetermined																																					1											
Undetermined agglutinated	7											39																																				

Tableau 11 : Comptages totaux de foraminifères benthiques vivants (>150 µm) du transect Sado.

Sediment layer	Station 34										Station 38										Station 37										Station 40																	
	0,5	1	1,5	2	3	4	5	6	7	8	9	10	0,5	1	1,5	2	3	4	5	6	7	8	9	10	0,5	1	1,5	2	3	4	5	6	7	8	9	0,5	1	1,5	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Ammonia beccarii</i>	2					1						1	2																																			
<i>Amphicoryna scalaris</i>																																																
<i>Asterigerinata mamilla</i>		2	1	1																																												
<i>Bigenerina nodosaria</i>													1	1																																		
<i>Bolivina spathulata</i>	1																								1	3																						
<i>Bulimina aculeata</i>	17	2	3	3	1	1						3	5	2	4	2	2	7	6	8	7	2	2																									
<i>Bulimina marginata</i>																																																
<i>Cancris auriculus</i>												8	27	1	5	1	7	1	4	2	3	4	1																									
<i>Cassidulina carinata</i>												1	1																																			
<i>Cibicides kullenbergi</i>																																					5	1										
<i>Cibicides lobatulus</i>																																																
<i>Clavulina cylindrica</i>																								4	2	2	1																					
<i>Criboelphidium gerthi</i>													1																																			
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>												1		1																							4											
<i>Discorbis williamsoni</i>																																																
<i>Elphidium crispum</i>																																																
<i>Fursenkoina mexicana</i>																																																
<i>Glandulina sp.</i>																																																
<i>Globobulimina affinis</i>												2	11	1	6	2	1																															
<i>Hanzawaia boueana</i>												2		1										7																								
<i>Haynesina depressula</i>	1																																															
<i>Hyalinea balthica</i>																																																
<i>Lingulina carinata</i>																																																
<i>Melonis barleeanus</i>																								4	14	24	12																					
<i>Melonis pompiloides</i>																																																
<i>Néolenticulina variabilis</i>																																																
<i>Nodosaria pyrula</i>																																																
<i>Nonion scaphum</i>	16	8	14	4	6	2						9	14	7	18	7																																
<i>Planorbulina mediterraneensis</i>	1																																															
<i>Pullenia quinqueloba</i>																																																
<i>Pyrgo depressa</i>																																					1											
<i>Quinqueloculina oblonga</i>																																																
<i>Rectuvigerina phlegeri</i>												2	1																																			
<i>Reophax scorpiurus</i>	17	2	1																																													
<i>Sigmoilopsis schlumbergi</i>																																																
<i>Textularia agglutinans</i>																								6	2																							
<i>Trifarina angulosa</i>																																																
<i>Uvigerina bifurcata</i>												5	1	2																																		
<i>Uvigerina elongastrata</i>												1	1																																			
<i>Uvigerina mediterranea</i>																								18	21	10	1									1												
<i>Valvulineria bradyana</i>												1	2											29	9	18	1	4	1	1						84	43	16	8	3	3	1						

Tableau 12 : Comptages totaux des foraminifères morts (>150 µm) du transect Douro.

Douro	station 3				station 4	station 5	Station 6										station 7						
	0,5	1	5	8	5	5	0,5	1	1,5	2	3	4	5	6	7	8	9	10	0,5	1	5	8	
Sediment layer																							
<i>Ammonia beccarii</i>							7	4	5	7	8	9	24	10	6	6	7	7	40	43	32	43	
<i>Amphicoryna scalaris</i>					2	2	2	8	7	3	2	3	10		2	2	3	4					
<i>Asterigerinata mamilla</i>	13	3																					
<i>Bathysiphon sp.1</i>	11	21	22	29																			
<i>Bathysiphon sp.2</i>		63	1																				
<i>Bolivina sp.</i>																							
<i>Bolivina spathulata</i>			1		9	14	48	46	29	44	24	24	50	10	13	19	4	16	2				
<i>Bolivina subarinensis</i>					1		23	27	7	17	18	18	28	13	8	3	1	3					
<i>Bulimina aculeata</i>	2	3	4		2	4	37	39	15	19	24	22	59	29	18	18	16	19	51	31	45	39	
<i>Bulimina costata</i>	1	14			20	66	1	5	3	1	2		4	2			1	1					
<i>Bulimina marginata</i>	6	6	41	11	3	19	37	56	19	32	31	25	82	28	24	19	18	25					
<i>Cancris auriculus</i>							5	4	1		1	1	4	2		2	2						1
<i>Cassidulina carinata</i>	8	2	13	13	87	97	291	338	167	210	188	192	656	238	204	184	129	227	1		1		
<i>Chilostomella oolina</i>							6	18	6	7	1	2	6	11	5	2	19						
<i>Cibicides kullenbergi</i>					1																		
<i>Cibicides lobatulus</i>	5	5	11		47	62	14	14	9	11		2	2	3		1	1		12	14	10	2	
<i>Cibicides pachydermus</i>	7	7	33	46	7														3		2		
<i>Cibicides ungerianus</i>	14					33																	
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>			1			1																	
<i>Clavulina cylindrica</i>								8	1	2													
<i>Cribolephidium gerthi</i>					1		6	12	4		4	7	13	2	6	7	4	4	6	1	2	5	
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>	1	5	11	17			5	1															
<i>Cristellaria crepidula</i>								1															
<i>Eggerella scabra</i>			8				2	5	9	11	12	8	12	8	9	2	3	11	28	24	39	41	
<i>Elphidium crispum</i>					4										1				11	21	6	10	
<i>Favulina hexagona</i>	1																						
<i>Fissurina sp.</i>			5	1																			
<i>Fursenkoina sp.</i>													1		1								2
<i>Globobulimina affinis</i>			1																				
<i>Globobulimina pyrula</i>							8	11	7	7	8	1	12	9	5	4		4					
<i>Globocassidulina</i>			1		17	20	2	1	2		2	2	3		1		2	2		1			
<i>Gravelinopsis praegeri</i>	5																						1
<i>Gyroidina orbicularis</i>	3	2	29	10		1																	
<i>Gyroidina umbonata</i>	4	2	3				12	7	11	13	4	3	8	8	4	2		17					
<i>Haynesina depressula</i>	2																						
<i>Hanzawaia bouena</i>						1				4	4	6	15	10	11	5	2	5					
<i>Haplophragmoides</i>			37																				
<i>Hoeglundina elegans</i>	12	8	6	20							1												
<i>Hyalinea balthica</i>					9	10	22	17	5	12	8	15	62	17	11	13	13	18					
<i>Hyanesina depressula</i>			1																				
<i>Jadammina</i>	4	1	3				2	10	3														
<i>Kerriella</i>			4		3																		
<i>Labrospira</i>							3	3	2	3	2	3	7	12	3	2	4						
<i>Lagena levis</i>															1		1						
<i>Lagena striata</i>					1	1	3	2	1	3		1	9	5	1	4	2						
<i>Lenticulina</i>																							
<i>Melonis barleeanus</i>	1		2		20	5	4	4		2	1		1	3	3	2	2	1					
<i>Néolenticulina variabilis</i>					1	1	9	7	6	1	5	3	18	6	2	2	3	5					
<i>Nodosaria sp.2</i>								3	1														
<i>Nodosaria pyrula</i>	1					3		1			1	1	2										
<i>Nonion scaphum</i>							48	64	35	46	49	28	150	36	38	28	33	23	16	11	9	13	
<i>Nonionella turgida</i>			1				3	3	2	6	1	1	1		1	1	5						
<i>Nuttallides sp.</i>					15																		
<i>Planulina mediterraneensis</i>						15													1		1		
<i>Pullenia quinqueloba</i>				2																			
<i>Pyrgo depressa</i>	3	1	1																				
<i>Quinqueloculina seminula</i>	3	1			1		1						1	1					128	152	102	110	
<i>Rectuvigerina phlegeri</i>	3	2					7	20	8	9	5	6	8	7	2	1	1	2					
<i>Reophax agglutinatus</i>	33	6	7																				
<i>Reophax scorpiurus</i>		6	1	1			12	2		2				1									3
<i>Reophax spiculifer</i>				7																			
<i>Reophax dentaliformis</i>	11	12	17																				
<i>Rosalina anomala</i>	71	11	20	3	1	6																	
<i>Sigmoilopsis shumbergi</i>	4	3	11	10	2	3																	
<i>Spiroloculina</i>					1																		
<i>Textularia agglutinans</i>							11	15	8	13	8	12	33	7	11	5	4	9	4				
<i>Textularia sagittula</i>					4																	3	
<i>Trifarina angulosa</i>	1	1	2		4	2																	
<i>Trifarina bradyi</i>					105	124																	
<i>Trochammina inflata</i>			8													1							
<i>Uvigerina elongastriata</i>																							
<i>Uvigerina mediterranea</i>	78	93		127	7																		
<i>Uvigerina bifurcata</i>						1	39	49	21	33	28	29	94	27	31	27	19	17					
<i>Uvigerina peregrina</i>			276																				
<i>Uvigerina probocidea</i>					22	13																	
<i>Uvigerina turgida</i>					1																		
<i>Valvulineria bradyana</i>			2				54	50	23	26	39	30	92	34	20	23	24	31					
<i>Webbina clavata</i>			1																				
Undetermined			1		4		1				1			1									

Tableau 13 : Comptages totaux des foraminifères morts (>150 µm) du transect Mondego.

Mondego	station 11	station 13	station 14	station 15	Station 12											
Sediment layer	5	5	5	5	0,5	1	1,5	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Ammonia beccarii</i>	21				9	2	4	9	4	1	8	2	2	1	5	4
<i>Amphycorina scalaris</i>		7	1		11	11	3	5	2	4	14	6	1	1	5	
<i>Bigenerina nodosaria</i>			13		1	6	15	12	14	5	14	16	2	12	2	3
<i>Bolivina alata</i>					3							1				
<i>Bolivina spathulata</i>		21			18	11	2	2	11	9	21	8	10	12	26	13
<i>Bolivina subaenariensis</i>					9	3		9			3					
<i>Bolivina variabilis</i>										1						
<i>Bolivina striatula</i>										4		1	2	7	6	5
<i>Bulimina aculeata</i>	10	2			57	24	10	10	9	27	23	8	14	8	17	31
<i>Bulimina costata</i>		9	43		2											
<i>Bulimina gibba</i>			1	1												
<i>Bulimina marginata</i>		21		9	60	41	7	21	30	39	48	14	29	22	37	40
<i>Bulimina striata</i>									1	2	2	1				
<i>Cancris auriculus</i>		1						2	3	1	3	3	1	1	1	2
<i>Cassidulina carinata</i>	2	54	1		332	208	70	89	122	149	206	64	120	90	165	166
<i>Chilostomella oolina</i>		1			3											
<i>Clavulina cylindrica</i>			2													
<i>Cibicides lobatulus</i>	144	9			47	36	10	10	15	29	31	14	13	10	21	15
<i>Cibicides pachydermus</i>		31		29	8	5		1	2	1	3	2	1			3
<i>Cibicides ungerianus</i>			6	19												
<i>Cibicides sp.</i>				1												
<i>Cribolephidium gerthi</i>	1				7	7	2	1	2	2	3	1			5	4
<i>Cribratomoides</i>			2	5												
<i>Eggerella scabra</i>	2															
<i>Elphidium crispum</i>	20				7	10	3	5	3	2	14	1	1		5	1
<i>Favulina hexagona</i>		1	3													
<i>Fissurina sp.</i>	2		4		7					1	5	3	2	1		
<i>Gavelinopsis praegeri</i>					3						1					
<i>Globobulimina affinis</i>							2	2	2	2	3	4	4	2	4	
<i>Globobulimina pyrula</i>					3											
<i>Globocassidulina subglobosa</i>	3	44	40		9	2	3	3		3	5	4	3	4	5	10
<i>Gyroidina orbicularis</i>		8	5	3				1								
<i>Gyroidina soldani</i>		2														
<i>Gyroidina umbonata</i>					5	4		1		1	7	1	3	2		1
<i>Hanzawaia boueana</i>	1	3	5		37	11	12	10	11	17	23	7	9	12	16	10
<i>Haynesina depressula</i>	1															
<i>Hoeglundina elegans</i>		1	2	9	26	29	11	7	8	17	8	8	10	6	10	8
<i>Hyalinea balthica</i>		36	4		60	45	28	45	47	32	78	28	24	23	33	18
<i>Lagena hexagona</i>																2
<i>Lagena levis</i>								2	2	2		1		1	1	1
<i>Lagena striata</i>			2		1		1				7	1	3			
<i>Lenticulina sp.</i>		5	16								1					
<i>Melonis barleanus</i>	2		12		5	2				1	6		1		2	
<i>Néolenticulina variabilis</i>					2	1	1	4							1	
<i>Nodosaria pyrula</i>			2									2				
<i>Nonion scaphum</i>	2				34	27	16	22	17	27	39	15	6	20	9	9
<i>Nonionella iridea</i>																3
<i>Planorbulina mediterranensis</i>	4		1		1			1	1	3			3			
<i>Planulina ariminensis</i>		16	10													
<i>Pullenia quinqueloba</i>				1												
<i>Pyrgo depressa</i>	1		5	1												
<i>Quinqueloculina seminula</i>	64	3	2					1	1			2	2		1	
<i>Rectuvigerina phlegeri</i>														1		1
<i>Rosalina anomala</i>		17	13								2					
<i>Sigmoilopsis shlumbergi</i>		2		3	4	4	6	3	2	3	5	5	2			2
<i>Siphonina reticulata</i>		4	5													
<i>Spiroloculina communis</i>		2	1													
<i>Textularia agglutinans</i>		1			57	52	28	32	38	29	83	20	28	25	30	31
<i>Textularia sagittula</i>	4	1	19													
<i>Trifarina angulosa</i>	2	18	2								2					
<i>Trifarina bradyi</i>					4	4		2		3		1	3			2
<i>Trochammina inflata</i>											1					
<i>Uvigerina bifurcata</i>		20			52	64	64	52	47	35	99	38	16	53	10	18
<i>Uvigerina mediterranea</i>			66	188												
<i>Uvigerina probocidea</i>		3	6								2					
<i>Valvulinera bradyana</i>					1											
Undetermined	1		1			3	1	4			1		1	1	1	2

Tableau 14 : Comptages totaux des foraminifères morts (>150 µm) du transect Estremadura.

Estremadura	Station 22	Station 18	Station 17	Station 20
Sediment layer	5	5	5	0,5 1 5 8
<i>Ammonia beccarii</i>		20	63	
<i>Amphycorina scalaris</i>	3	16		13 9 42 23
<i>Asterigerinata mammalia</i>	7	1		
<i>Bigenerina nodosaria</i>		8		
<i>Bolivina alata</i>		1		
<i>Bolivina spathulata</i>	2			7 4 15 2
<i>Bolivina subaenariensis</i>		1		
<i>Bulimina aculeata</i>		1		
<i>Bulimina costata</i>	17	5		31 10 60 11
<i>Bulimina gibba</i>				18
<i>Bulimina marginata</i>		32		24 44 83 26
<i>Cancris auriculus</i>		11		3 2
<i>Cassidulina carinata</i>	5	179	1	97 88 220 67
<i>Chilostomella oolina</i>		50		2
<i>Clavulina cylindrica</i>	1	2		1
<i>Cibicides kullenbergi</i>	17			
<i>Cibicides lobatulus</i>	12	4	7	10 13 14 7
<i>Cibicides pachydermus</i>				19 18 21 20
<i>Cibicides refulgens</i>	1			1
<i>Cibicides sp.</i>				67
<i>Cornuspira sp.</i>	3			
<i>Criboelphidium gerthi</i>	1		3	
<i>Cristellaria crepidula</i>				1
<i>Eggerella bradyi</i>	1			
<i>Eggerella scabra</i>		13	5	
<i>Elphidium crispum</i>			17	1
<i>Favulina hexagona</i>	1			
<i>Fissurina sp.</i>	3			1 2
<i>Gavelinopsis praegeri</i>	2			
<i>Glandulina sp.</i>		2		
<i>Globobulimina affinis</i>	5	9		3
<i>Globobulimina pyrula</i>		34		
<i>Globocassidulina subglobosa</i>	23	7		23 14 36 6
<i>Gyroidina orbicularis</i>	7			1 4 6 2
<i>Gyroidina soldani</i>				1
<i>Gyroidina umbonata</i>		16		
<i>Haplophragmoides</i>		5		
<i>Hanzawaia boueana</i>	4	20	1	3 3 8 2
<i>Hoeglundina elegans</i>				1 2 7
<i>Hyalinea balthica</i>		19		11 10 23 9
<i>Karrerella bradyi</i>	1			
<i>Labrospira jeffreysi</i>		5		
<i>Lagena striata</i>	2	4		1 1 3
<i>Laticarinina pauperata</i>	1			
<i>Lenticulina sp.</i>	7			9 4 10
<i>Melonis barleeanus</i>	33	7		3 2 8 3
<i>Melonis pompioides</i>	2			
<i>Neolenticulina variabilis</i>	4	3		
<i>Nodosaria pyrula</i>	4			1 2 1
<i>Nonion scaphum</i>		88	1	
<i>Nonionella turgida</i>		3		
<i>Planorbulina mediterraneensis</i>		2		
<i>Planulina ariminensis</i>	25			4
<i>Polymorphina</i>	2	2		2
<i>Pullenia quinqueloba</i>	3			
<i>Pyrgo depressa</i>		3		
<i>Pyrgo subglobosa</i>		3		
<i>Quinqueloculina seminula</i>	1	21	158	2
<i>Rectuvigerina phlegeri</i>		2		1
<i>Reophax scorpiurus</i>		11		2 2 3
<i>Reophax sp.4</i>	1			
<i>Rosalina anomala</i>		6		6 3 3
<i>Sigmoilopsis</i>		5	1	1 2 1
<i>Spiroloculina</i>	4			
<i>Textularia agglutinans</i>	6	37		1 13 5
<i>Trifarina sagittula</i>	3		1	2
<i>Trifarina angulosa</i>	9			19 14 25
<i>Trifarina bradyi</i>	45			21 25 93 8
<i>Triloculina trigonula</i>	1			
<i>Trochammina inflata</i>	1			
<i>Uvigerina bifurcata</i>		51		75 46 125 63
<i>Uvigerina elongastriata</i>		1		4
<i>Uvigerina mediterranea</i>	10			11
<i>Uvigerina probocidea</i>	15			2
<i>Valvulinera bradyana</i>		2		
Undetermined	5			

Tableau 15 : Comptages totaux des foraminifères morts (>150 µm) du transect Tague.

Tagus	Station 27	Station 28	Station 29	Station 31	Station 33
Sediment layer	0,5 1 5 8	0,5 1 1,5 2 3 4 5 6 7 8 9 10	0,5 0,5 1 4 5 7 8	0,5 1 5 8	0,5 1 5 8
<i>Ammonia beccarii</i>	50 52 57 42	12 12 15 5 18 3 11 16 13 14 6 21	45 41 55 53	1 2	
<i>Amphycorina scalaris</i>		3 7 3 5 7 3 3 6 9 7 2 5		1 3 17 5	10
<i>Asterigerinata mammalia</i>	1	3 2	5		
<i>Bathysiphon sp.2</i>				6 14 3	3 8 3
<i>Bigenerina nodosaria</i>		1		2	
<i>Bolivina alata</i>		1 1 2	1 1 2	3 11 7 10	2
<i>Bolivina pygmaea</i>	2	1		7	
<i>Bolivina quadrilatera</i>			1	3	
<i>Bolivina spathulata</i>	2	2 17 2	5 15 8 8 9 16 20 8	12 14 8 13	4 5
<i>Bolivina subaenariensis</i>		12 53 17	16 20 31 14 26 23 22 16 30	16 20 40 31	8 24
<i>Bulimina aculeata</i>	2 2 1 1	10 17 11 9 13 21 9 9 20 16 17 22	5 4 5 4	2 4 1	
<i>Bulimina costata</i>		1 1 2		9 8 25 5	3 46
<i>Bulimina exilis</i>	1	2 1	3 2		
<i>Bulimina marginata</i>		1 6 2 4 10 3 2 6 3 11 13		6 5 20 5	1
<i>Cancris auriculus</i>		1 1 1 1 2 2 2 1 3	1	1	
<i>Cassidulina carinata</i>		56 131 61 46 61 58 59 67 51 50 53 73	2 1	18 29 24 29	1 1 7
<i>Chilostomella oolina</i>		8 12 15 34 11 21 12 9 20 8 24 11		17	1
<i>Cibicides lobatulus</i>	123 114 97 116	3	1	85 60 42 25	3 3 4 3 2
<i>Cibicides pachydermus</i>	6 3 9	2	2	1	18 48 146 51
<i>Cibicides ungerianus</i>	4 2	1			13 8 114 81
<i>Cibicides refulgens</i>	2				2 2
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>		1	1		1 1
<i>Coryphostoma sp.</i>		10 22 6 15 14 13 4 16 24 9 9 9			
<i>Cribolephidium gerthi</i>	12 4 17 6	12 14 8 4 18 14 7 8 7 11 13 13	11 12 16 15		
<i>Cribrostomoides subglobosus</i>	1	5 6 4 5 6 2 2 4		5	
<i>Cristellaria crepidula</i>			2	1	1 1
<i>Discorbina sp.</i>	2				
<i>Eggerella scabra</i>	1 1	18 13 11 14 13 16 12 16 15 17 11 13	30 41 41 37	5 2 2 2	1 1 1
<i>Elphidium crispum</i>	10 8 10 17	1	9 8 4 7	2	
<i>Favulina hexagona</i>			1		
<i>Fissurina sp.</i>	2 2 2	2	1 1	1 1 1	1
<i>Gaudryana sp.</i>					1
<i>Gavelinopsis praegeri</i>	7 6 2 6	1	3 3	1	1 2
<i>Glandulina sp.</i>					1 3
<i>Globobulimina affinis</i>				4 2	2 12 7
<i>Globobulimina pyrula</i>				5 1	
<i>Globocassidulina sugglobosa</i>	2 3 5 2	2	1	2 4 1 1	4 4 3 1
<i>Glomospira caroides</i>					14 12 2
<i>Gyroidina orbicularis</i>			1	1 2 2	2 2 18 3
<i>Gyroidina umbonata</i>		3 4 2 2 3 1 4 4 4 4			
<i>Haynesina depressula</i>	27 18 35 20	3 14 5 2 8 7 9 18 16 10 17 12	13 15 16 21		
<i>Haplophragmoides</i>		1			3 3
<i>Hanzawaia boueana</i>	6 1 8 3	3 2 2 2 1 2 1 2	6 1 1 3	7 6 14 5	2 1 1
<i>Hoeghndina elegans</i>					
<i>Hyalinea balthica</i>	3		1 1	1 1	31 26 89 35
<i>Hyperammina laevigata</i>					1 5 6 32
<i>Jadammina macrescens</i>			1		2
<i>Labrospira jeffreysi</i>		1	1 1 1	1	
<i>Lagena laevis</i>		2		1	
<i>Lagena striata</i>	2 2	2 6 2	3 1 6 4 4 6 1 6		1 8
<i>Lenticulina sp.</i>	1	1		1 1	1 7 8
<i>Melonis barleeanus</i>	1 2		2	5 2	26 39 60 29
<i>Melonis pompioides</i>					7 6 11 5
<i>Miliolina sp.</i>	3		1	3	5
<i>Neolenticulina variabilis</i>		1 1 2	1		1 2
<i>Nodosaria pyrula</i>		5 1 1	1	1 1	1 2
<i>Nonion scaphum</i>	3 8 3 7	30 55 28 32 16 24 18 18 13 16 7 29	7 3 5 7		4 3
<i>Nonionella turgida</i>		2 4 2 5 5 8 7 7 1 3 4		1	
<i>Paratrochammina sp.</i>					1
<i>Planorbulina mediterraneensis</i>	7 1 6 9		1 1	6 7 6	
<i>Planulina ariminensis</i>			2		
<i>Polymorphina sp.</i>		1		1	1
<i>Pullenia quinqueloba</i>				1	2
<i>Pyrgo depressa</i>					1
<i>Quinqueloculina seminula</i>	16 12 6 17		1	40 35 47 62	1 3
<i>Rectuvigerina phlegeri</i>		7 67 33 21 32 38 23 49 50 25 36 28	1	1	
<i>Reophax scorpiurus</i>		16 2 3 7 1 3 2 2	1		
<i>Rosalina anomala</i>	7 8 17 13	5 3 2 1 5 3 4 1 2 1	7 11 8 11	2 2 1	1
<i>Sigmioilopsis shumbergi</i>				6 3 18 3	
<i>Spiroloculina communis</i>	1		1		
<i>Textularia sagittula</i>	5 3 7 4	3 2 2 1 1 1 4 1 3	7 3 1	3 3 1	
<i>Trifarina angulosa</i>				1	2
<i>Trifarina bradyi</i>			1		1
<i>Triloculina triangula</i>	1			7	1 3
<i>Trochammina inflata</i>		6 1 3 2 1			3 10 4
<i>Uvigerina bifurcata</i>		12 20 13 16 12 9 6 12 6 14 5 16			
<i>Uvigerina elongastriata</i>				3 3 15 5	1
<i>Uvigerina mediterranea</i>				98 95 221 58	25 11 165 88
<i>Valvulineria bradyana</i>		48 77 35 29 41 31 31 40 36 33 36 53	4	2 7 4 4	1
Undetermined	1	2 2 1 2 2 1 1 3 1 1 1 1		2 1	1 3 1

Tableau 16 : Comptages totaux des foraminifères morts (>150 µm) du transect Sado.

Sado	station 34	station 38	station 37	station 40
Sediment layer	5	5	5	5
<i>Ammonia beccarii</i>	19	25		
<i>Amphycorina scalaris</i>		13	16	7
<i>Asterigerinata mamilla</i>	65	1		
<i>Bigenerina nodosaria</i>			4	3
<i>Bolivina spathulata</i>	2	17	2	
<i>Bulimina aculeata</i>	16	10		
<i>Bulimina costata</i>		4	9	
<i>Bulimina marginata</i>		12	3	
<i>Cancris auriculus</i>		13		
<i>Cassidulina carinata</i>		88	7	1
<i>Chilostomella oolina</i>		3	1	
<i>Cibicides lobatulus</i>	22	12		
<i>Cibicides pachydermus</i>	1	4	38	34
<i>Cibicides ungerianus</i>			3	
<i>Criboelphidium gerthi</i>	19	14		
<i>Discorbinoides sp.</i>	6			
<i>Discorbis sp.1</i>	8			
<i>Discorbis sp.2</i>	4	1		
<i>Discorbis sp.3</i>	5			
<i>Discorbis sp.4</i>	6	2		
<i>Eggerella scabra</i>	8	4		1
<i>Elphidium crispum</i>	9	4		
<i>Gavelinopsis praegeri</i>	7			
<i>Glandulina sp.</i>				4
<i>Globobulimina affinis</i>		3	3	7
<i>Globobulimina pyrula</i>		2		
<i>Globocassidulina</i>		1	1	
<i>Gyroidina orbicularis</i>			1	3
<i>Gyroidina umbonata</i>		2		
<i>Hanzawaia boueana</i>		8	1	
<i>Haynesina depressula</i>	25	1		
<i>Hoeglundina elegans</i>		8		2
<i>Hyalinea balthica</i>		14	24	1
<i>Labrospira jeffreysi</i>		1		
<i>Lagena striata</i>		4	2	
<i>Lenticulina sp.</i>			17	4
<i>Melonis barleeanus</i>	1	5	11	7
<i>Melonis pomiploides</i>			1	
<i>Neolenticulina variabilis</i>		1		
<i>Nodosaria pyrula</i>				1
<i>Nonion scaphum</i>	1	78		
<i>Planorbulina mediterraneensis</i>	33			
<i>Planulina ariminensis</i>			2	
<i>Polymorphina sp.</i>	1	1		
<i>Pullenia quinqueloba</i>		1		
<i>Quinqueloculina seminula</i>	22	2		
<i>Rectuvigerina phlegeri</i>	1			
<i>Rosalina anomala</i>	17	4		
<i>Sigmoilopsis shlumbergi</i>		2	11	2
<i>Textularia agglutinans</i>		32		
<i>Trochammina inflata</i>	2			
<i>Uvigerina bifurcata</i>		72		
<i>Uvigerina elongastriata</i>			2	
<i>Uvigerina mediterranea</i>			113	186
<i>Valvulineria bradyana</i>		36		
Undetermined	4			

Tableau 18 : Comptages de la carotte 30 (2)

Niveau	298	312	322	332	342	349	362	372	382	392	398	412	422	432	442	452	462	472	482	492	497	512	522	532	542	547	562	572	582	592	597	612	622					
<i>Ammonia beccarii</i>	25	44	17	37	75	15	98	28	100	32	17	17	51	45	80	13	36	45	45	28	52	65	34	15	16	17	18	11	25	12	11	30	21					
<i>Amphicoryna fals</i>							1	1									1																					
<i>Amphicoryna scalaris</i>	21	13	11	20	39	14	42	7	38	5	2	4	6	1	5	2	12	6	14	6	7	10	5	3	2	2	5		7	2	7	10	3					
<i>Asterigerinata mamilla</i>			2				2		1					3	1	1											1											
<i>Bolivina alata</i>		1			4				4																													
<i>Bolivina striatula</i>								2			1		1	4	1	1	3		4		1		1		2	2	4		1	3	4			6				
<i>Bolivina subaenariensis</i>		1	1	2	3	3		4		1		2								1		17		3										2				
<i>Bolivina spathulata</i>	8	36	10	27	27	26	39	46	86	22	10	17	29	33	35	17	15	29	28	24	28	83	16	33	56	42	22	10	17	26	23	22	22					
<i>Bulimina aculeata</i>	13	22	10	22	28	17	33	24	34	18	10	16	19	20	11	9	16	20	23	14	15	32	3	13	4	6	10	7	9	6	7	12	7					
<i>Bulimina costata</i>				2	1																																	
<i>Bulimina affinis</i>							2						1												2													
<i>Bulimina exilis</i>				1				1														1								1				2				
<i>Bulimina marginata</i>	20	39	20	25	59	16	121	32	106	12	7	6	13	14	19	17	10	11	26	6	21	43	5	13	6	8	3	4	6	12	19	21	8					
<i>Cancris auriculis</i>		1	2	2		1	1	3				1	1	3	1		1		1		2	2	1	2			1	1	1	1	2	1	1					
<i>Cassidulina carinata</i>	96	170	97	116	207	52	317	91	383	84	90	63	158	108	192	64	80	91	141	89	156	185	98	118	94	91	124	79	118	60	166	158	123					
<i>Chilostomella oolina</i>	2	8	2	5	5	6	25	1	20		1	1	1	1	4	5	10	5	3	4	3	6	2	5	1		2	2	1	3	6	3						
<i>Cibicides kullenbergi</i>							2							3							3		1	1				6			2	2						
<i>Cibicides lobatulus</i>	2	9		10	10	4	1	7	6	5	3	4	3			2	1	3	4	2	4	4	12		4		2	11	2				5					
<i>Cibicides sp.</i>																8	2																		1			
<i>Cibicides pachydermus</i>			2				1																															
<i>Cibicides pseudoungerianus</i>																																						
<i>Cornuspira sp.</i>																																						
<i>Cribolephidium gerthi</i>	37	52	29	31	78	28	116	34	111	30	24	15	32	46	47	12	32	25	41	32	71	55	51	33	29	30	18	21	23	20	51	44	44					
<i>Cristellaria crepidula</i>							2																															
<i>Eggerella scabra</i>	16	54	4	15	40	12	31	6	14	5	2	1	4		2	2	2	1	1	3		18	1				1			1	1	2						
<i>Ephidium crispum</i>						2	1					1									2		1				2	1								1		
<i>Favulina hexagona</i>	2	1	3		1	2	2	7	1	1	1	2	1	2							1	1				1	1	1		2	1	2	2	1				
<i>Fissurina sp.</i>	2	4		5	1		1	3		3	1	3	2	1				2	1	3	2			3											3			
<i>Fursenkoina spp</i>																																						
<i>Gavlinopsis praegeri</i>		1				2		5		3		4						6	1	1		3	1					2							5			
<i>Glandulina ovoida</i>								1																														
<i>Globobulimina affinis</i>	10	12	5		15	5	6	5	18	3		3	1	4	1	1	11	2	6		5	1	6					2	3		1	3	2					
<i>Globobulimina pyrula</i>			2	7			8						3		2				3		13				1	4	1								1			
<i>Globocassidulina</i>		1	2		2				2									1							4			4							3			
<i>Gyroldina umbonata</i>		5	5		4	18	5	11	4	1	1	5	3	5	3	2			3		11	9	3	5	9	1	2	5	6	4	5	5	17					
<i>Hanzawaia boueana</i>			2			3		1	1				3	2				4	1					7	1	1	1	2	2	1	1	7	3	2				
<i>Haynesina depressula</i>				3			1																4	2				1										
<i>Hoeglundina elegans</i>																																				1	1	
<i>Hyalinea balthica</i>	8	32	17	32	45	5	47	14	66	8	5	5	14	8	27	12	5	11	25	8	30	33	12	15	14	9	15	7	15	9	24	29	14					
<i>Labrospira</i>	1	12	4	2	3		9		1	1	1		1	2	2				2	1	4	9				1		1	2	1	2	1	2	1				
<i>Lagena laevis</i>			2	1		1	1	1										2	1									1								2		
<i>Lagena sp</i>					14			2		2		3																										
<i>Lagena semistriata</i>			1					3	3		1		2	1						1																1		
<i>Lagena striata</i>	2	18	1	1		1	3	2	2		1	2	2	3	2			1	2	3	1	3		1	2		2	2	1	1	2	2	3					
<i>Lenticulina</i>		1	1			2																																
<i>Melonis barleanus</i>	4		1	1		1																														1		
<i>Miliolinella oblonga</i>													2										2														1	
<i>Neolenticulina variabilis</i>		2		3	4		4		2		1											1	1	1	1													
<i>Nodosaria sp</i>									1													1	1	1	2											1		
<i>Nodosaria pyrula</i>	1					2		1																														
<i>Nonion depressula</i>																																						
<i>Nonion scaphum</i>	96	166	116	127	245	73																																

Tableau 19 : Comptages de la carotte 30 (3)

Niveau	672	680	692	702	712	722	732	742	752	762	772	782	792	802	812	822	832	842	852	862	872	882	892	902	912	922	932	942	952	962	972	978			
<i>Ammonia beccarii</i>	13	15	21	21	22	17	41	21	23	10	35	36	30	19	14	16	44	32	23	29	25	27	13	34	31	44	37	96	68	63	70	79			
<i>Amphicoryna falx</i>																																			
<i>Amphicoryna scalaris</i>	9	5	6	12	10	7	7	8	1		12	8	6	6	6	6	9	10	3	6	4	2	3	7	2	2	2	10	3	1	2	2			
<i>Asterigerinata mamilla</i>	1		1		6		4		2		2	9		4	3				1		1		1	4		1		4							
<i>Bolivina alata</i>	4											3																				1			
<i>Bolivina striatula</i>	6		2		4		9		2		17	12	8		2	3	7		1		1			5		1		2							
<i>Bolivina subaenariensis</i>				3		3				2				2					1		3		7			4		3		2		2			
<i>Bolivina spathulata</i>	37	7	39	29	44	31	45	36	49	29	147	125	66	46	45	70	88	33	41	50	32	38	41	35	21	31	27	51	16	27	18	16			
<i>Bulimina aculeata</i>	10		8	12	13	7	15	6	18	7	26	27	20	9	15	16	19	19	6	15	6	19	15	15	4	10	7	18	4	7	6	19			
<i>Bulimina costata</i>								1		1											1														
<i>Bulimina affinis</i>																																			
<i>Bulimina exilis</i>																																			
<i>Bulimina marginata</i>	16	2	23	22	17	6	20	7	3	6	6	17	14	3	2	6	7	10		3		1	1	1		2	2	1							
<i>Cancris auriculus</i>	3	3	3	3	7	4	4	6	5	2	11	15	11		7	8	15	10	7	4	9	10	11	15	8	12	3	10	4	13	6	9			
<i>Cassidulina carinata</i>	96	38	86	48	88	42	107	59	104	54	172	123	40	13	30	27	67	25	20	9	20	24	38	31	27	34	24	43	20	23	39	45			
<i>Chilostomella oolina</i>	8	2	6	3	2		8	2			3								2		1	2							1	5	1	1			
<i>Cibicides kullenbergi</i>				1			2				2				1	5						6		7		6		1	3		5				
<i>Cibicides lobatulus</i>	1	4		3	2	10		8	2	9	1	1	4	12	3	2	1	16	2	15	2	14	2	15		20		26		28	4	29			
<i>Cibicides sp.</i>	1										2	3	1																						
<i>Cibicides pachydermus</i>																																			
<i>Cibicides pseudoungerianus</i>															3																	2			
<i>Coranuspira sp.</i>														2										1		2									
<i>Cribolephidium gerthi</i>	27	15	26	29	33	22	35	20	27	13	39	35	30	15	17	32	38	10	20	14	16	9	20	9	15	13	15	17	20	14	17	19			
<i>Cristellaria crepidula</i>																	1																		
<i>Eggerella scabra</i>																																			
<i>Elphidium crispum</i>					1	1		1		3	2	1							2		3		3	2	2	1	4		1	1	4				
<i>Favulina hexagona</i>	2	1	2	2	1	1	1	2	3	2	7	4	7	1	4	7	6	10	2	1		6	2	3	3	4	4	3	2	4	3	1			
<i>Fissurina sp.</i>	1	1	3	3	4	1	1	4	5	3	3	2	2	4	1	5	2	2		4	2	1	4	3	2	2	1	2	1	2	1	1			
<i>Fursenkoina spp</i>	2																																		
<i>Gavelinopsis praegeri</i>		2		7		3		4		2	4			4					4		9		7		6		6	2	14		3		12		
<i>Glandulina ovoida</i>																																			
<i>Globobulimina affinis</i>		2		7		3	1	2	1	1	1	7	3	4	2		3	3	1	2	1	3	5	7	1	3	2	5	2		1	1			
<i>Globobulimina pyrula</i>	1		6			4		1		5		2		3	3	1							1	1											
<i>Globocassidulina</i>				4		2		3	1	6			1	1			3		1		4		1		1		2		2		1				
<i>Gyroldina umbonata</i>	10	5	12	9	3	5	9	4	14	1	7	9	3		5	4	5	1	2		3		1	1	3		2	3							
<i>Hanzawaia boueana</i>	1	4	6	7	5	3	4	13	7	9	9	6	8	9	11	15	3	1	2	2	3	2	2	2	2	6	1	1	2	3	2				
<i>Haynesina depressula</i>						1				1																									
<i>Hoeghndina elegans</i>				1							2	3		1					1	1		1													
<i>Hyalinea bathica</i>	44	19	31	32	34	21	50	19	30	9	42	55	67	19	29	29	61	18	20	9	16	10	17	12	7	6	7	7	2	7		1			
<i>Labrospira</i>	3			2	2	1	1						1				1																		
<i>Lagena laevis</i>			1		1		1			2		1																							
<i>Lagena sp</i>	2																																		
<i>Lagena semistriata</i>			1			1		1		2	2	1					1		1				1												
<i>Lagena striata</i>	3	2		9	5	1		5	2	3	8	6	4	4	2	3	13	5	3	3	2	3	1	3	1	2	4	4	5	2	4	6			
<i>Lenticulina</i>																								1											
<i>Melonis barleeanus</i>		1		2	1	1		1		1		2		2		2						2	1		1		1								
<i>Miliolinella oblonga</i>				2			1					7		2		2																			
<i>Neolenticulina variabilis</i>				2	2		2	1			2	1	1	1	3	2	4	2						3		1				1		1			
<i>Nodosaria sp</i>											1				1	2																			
<i>Nodosaria pyrula</i>										1				1																					
<i>Nonion depressula</i>																																			
<i>Nonion scaphum</i>	112	74	140	78	88	65	135	74	139	56	176	173	192	73	107	123	258	180	145	136	112	118	129	123	98	92	82	164	100	114	107	125			
<i>Nonionella iridea</i>																																			
<i>Nonionella turgida</i>	8	3	7	2	3	4	5	2	8	4	16	9	5	2	1	5	7	5	2	6	3	3	1	2	2	4	6	8	5	4	4	2			
<i>Nonionoides clavatus</i>																																			

Tableau 20 : Comptages de la carotte 9 (1)

Niveau	2	12	22	32	42	52	62	72	82	92	102	112	122	132	142	152	162	172	182	192	202	212	222	232	242	252	262	274	282	292
<i>Ammonia beccarii</i>	34	6	7	17	8	3	10		1	2	2	2	9	5	5	4		4		4		1		2	4	3		9		
<i>Amphicoxyna famx</i>																								1						
<i>Amphicoxyna scalaris</i>	75	5	6	6	3	7	9	8	1	5	1	1	2	4	5	3	4		4		1	3	1	2	11	3				
<i>Asterigerinata mamalia</i>	11					4																								
<i>Bolivina alata</i>	12		1		1				1		1						4		1	3										
<i>Bolivina striatula</i>																														
<i>Bolivina subaenariensis</i>	38	2	5	7	8	1		3			3	3	1	1	7		4	1		1			1		5	3				
<i>Bolivina spathulata</i>	99	4	16	20	8	1	50	4	6	2	18	7	9	5	9	2	9	1	5	5		1	6	2	14	4	1	2		
<i>Bulimina aculeata</i>	135	7	9	24	7	2	46	1	2	3	5	6	5	2	3	2	4		2			9		18	2		3	5		
<i>Bulimina costata/infata</i>	159	12	4	3	2	9	1	2	2	13	2	1		4	3	4	4		3	1	4	1	7		1	2	1	1	8	
<i>Bulimina affinis</i>						4			1				1																	
<i>Bulimina marginata</i>	205	9	37	12	28	7	61	17	9	10	13	4	3	9	14	7	20	4	5	7	14		19	6	8	11	4	3	8	
<i>Cancris auriculus</i>	10	1				3		1	2														2							
<i>Cassidulina carinata</i>	143310628044719792	265344	12156	207177	137368	254167	49	22	67	43	27	6	113	48	67	294	107349	149												
<i>Cassidulina crassa</i>	1								1																					
<i>Chilostomella oolina</i>	78	3	20	3	17	8	2	17	7	1	15	9	8	16	28	16	28	1	11	17	11			1	11	13	6	7	19	1
<i>Cibicides kullenbergi</i>	100	28			11	5	1	50		2									1											
<i>Cibicides lobatulus</i>	461	14	1	1	11	10		5	24														41							
<i>Cibicides pachydemus</i>	390		1		1	14		12											1											
<i>Cibicides pseudoungerianus</i>	275	52	2	8		20			72								1	2		1		1	58		1					
<i>Cibicides refulgens</i>	85	8		4		3	2		1	22									1				13			1				
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>					1	1			1																					
<i>Cibicides gerthi</i>	71	4	4	24	2	2	13	4		3		2	1	1	2	1							5		2		1			
<i>Cibicides</i>																								3						
<i>Eggerella scabra</i>	20		14	1	9		3		1				1		5		24		7		2		1		1					
<i>Elphidium crispum</i>	32	6	1		3	4		1	21	1													4							
<i>Favulina hexagona</i>	4		1																											
<i>Fissurina sp.</i>	4		1			1																			1					
<i>Globobulimina affinis</i>	18	1		3					2					1					3									2		
<i>Globobulimina pyrula</i>	26		4		7	5	3			3					2		4	1			1		2		1	6	3		1	
<i>Globocassidulina</i>	89	6	3		1	2	4		1	11				1	1	1			1				4							
<i>Gyroldina umbonata</i>	25		1		3			2	3		3		2			1	3			2	1				1		3			
<i>Hanzawaia bouena</i>	68	2		6		7	6	1		4	2	1	1	1									5		1			1	1	
<i>Hoeglundina elegans</i>	8		2		3		1					1	3																	
<i>Hyalinea balthica</i>	93	2	23	34	17	4	17	46	18	4	10	7	14	26	21	25	35	23	7	3	2		8	2	6	22	11	2	17	
<i>Labrospira</i>	12		1		1		3																			1				
<i>Lagena laevis</i>	20			1				1																						
<i>Lagena semistriata</i>							1	1															1							
<i>Lagena striata</i>	8				2	2	1	1	3	1			1	1		3	1									2	1			
<i>Lenticulina</i>	38					1				6																				
<i>Melonis barleeanus</i>	21	5	4	3				2	1	1	5	2		3	4	5	3	3	4							3	2		1	
<i>Melonis pompilioides</i>																														
<i>Neolenticulina variabilis</i>	12	1		2	1	1		3				2	4	5	5	4	3			1			3	4	2	13	5		5	
<i>Nodosaria pyrula</i>	8		1	1	1					3				2	1				1							2			1	
<i>Nodosaria mucronata</i>																														1
<i>Nonion scaphum</i>	246	26	69	212	38	9	113	41	8	6	55	20	18	35	23	16	7	1	1			1	26	6	11	35	1	2	2	
<i>Nonionella iridea</i>																														
<i>Nonionella turgida</i>	18		5		10		34	3	3		3	1	5		5		1						1		4		1			
<i>Nonionoides clavatus</i>																														
<i>Nutalides sp.</i>																														
<i>Planorbina mediteranensis</i>	15		6	11	2		31			1	2	3		1		1														
<i>Quinqueloculina seminula</i>	79	8	3	10		3	3	3		8	1	4	2	3	5				1	1			2		1	13	3	1	7	
<i>Sigmoilopsis schlumbergeri</i>	7								1																					
<i>Spirocolina</i>	16						2																							1
<i>Textularia agglutinans</i>	404	17	1	12	4	12	8	5	5	37	5	2	2	2	2	2	6					1		11		1	6			
<i>Trifarina angulosa</i>	86	3				2	1	2	2			1		1								1		6						
<i>Trifarina bradyi</i>									5				1													1				
<i>Triloculina</i>					1							1					1					1								
<i>Uvigerina bifurcata</i>	98	20	20	47	19	9	12	47	2	9	23	14	15	43	45	73	62	22	13	14	7	1	8		4	30	12	4	15	
<i>Rectuvigerina phlegeri</i>	14	1	5	1	4	1	59	1	1	2			3		6		1									3				
<i>Valvulineria bradyana</i>	306	35	14	115	79	18	242	85	39	18	35	21	44	39	52	46	44	21	23	24	43	1	43	6	69	93	43	31	78	1
<i>Indéterminé</i>	14	2		1	2	1	1		1	4	1												1		1					

Tableau 21 : Comptages de la carotte 9 (2)

Niveau	302	311	322	332	339	352	362	372	382	392	402	412	423	432	442	452	462	472	492	502	512	522	532	542	552	562	572	582	592	599	
<i>Ammonia beccarii</i>	1				2	3	4	6						7	5	1	3		2	5	8	1	3			2					
<i>Amphicoryna farax</i>																					2					1					
<i>Amphicoryna scalaris</i>	1		1	1	1	1	1	1						1	4	2	1				7	7				1	4	4	3	2	
<i>Asterigerinata mamalia</i>																															
<i>Bolivina alata</i>																															
<i>Bolivina striatula</i>																															
<i>Bolivina subaenariensis</i>															1	2	5				1										
<i>Bolivina spathulata</i>						1	1	1							2	5	6	14		1	6	4	3		1	2	1	1			
<i>Bulimina aculeata</i>	2			1	1	2	2		1					1	8	2	5	6		1	3	2			5	1	1	1			
<i>Bulimina costata/inflata</i>	4	1		2	2	2	3	7	3	1	1	1	3	6	4	3	4			7	10	6	2	1	1	11	3	4	2		
<i>Bulimina affinis</i>																															
<i>Bulimina marginata</i>	23	2		7	2	4	7	4	2	1				2	13	13	21	13		1	7	5	13	2		8	3	3			
<i>Cancris auriculus</i>																						3									
<i>Cassidulina carinata</i>	293	37	7	212	57	22	107	90	88	86	18	1		20	140	117	130	162		48	162	149	65	2	14	154	24	9	4		
<i>Cassidulina crassa</i>																					1										
<i>Chilostomella oolina</i>	15	11	1	2	6	5	7	2	1	4	1	1	1	4	1	6	22	1	1	41	21	2	1	4	3	9	1				
<i>Cibicides kullenbergi</i>								1					3								4		1				46		39		
<i>Cibicides lobatulus</i>															1						1			1	1	32	6	14	23		
<i>Cibicides pachydermus</i>																															
<i>Cibicides pseudoungerianus</i>				1									2	1	2				1	5	3	5	1		8	85	99	140	179		
<i>Cibicides refulgens</i>													3	1						1	1	2	1			21	21	25	57		
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>																															
<i>Cibicoides gerthi</i>								1	1					1	1	2					2					1	1	1	1		
<i>Cibicostomoides</i>																															
<i>Eggerella scabra</i>																															
<i>Elphidium crispum</i>				1																	1	1		1	1	17	19	28	34		
<i>Favulina hexagona</i>																															
<i>Fissurina sp.</i>															1						1	1	1			3					
<i>Globobulimina affinis</i>	1						1					2				1	1					1		1		2	1				
<i>Globobulimina pyrula</i>	13						4	1						1		2					4										
<i>Globocassidulina</i>													2		2		1			1	1		1		1	9	5	8	13		
<i>Gyroldina umbonata</i>	2	2			2	2										1	3	13			1	1									
<i>Hanzawaia bouena</i>					1										4	2	3	4			2	1				4	1	2			
<i>Hoeglundina elegans</i>															2	1					1			1		2	1				
<i>Hyalinea balthica</i>	20	1		2	3	2	8	18	4	8	6				9	12	6	18			24	20	20			1	10	2			
<i>Labrospira</i>																															
<i>Lagena laevis</i>	1														1						1										
<i>Lagena semistriata</i>																															
<i>Lagena striata</i>							1							1	1	2	1						4	2		1	2	1	2	2	
<i>Lenticulina</i>							1																				11	19	19	21	
<i>Melonis barleeanus</i>	1					1		1							2	2		1			1		1			1	2				
<i>Melonis pompiloides</i>																															
<i>Neolenticulina variabilis</i>	5	1		2	1	1		2	2						3	1	5	6				3	5		1	3					
<i>Nodosaria pyrula</i>														1									1								
<i>Nodosaria mucronata</i>																															
<i>Nonion scaphum</i>	12	3	2	14	7	5	50	31	9	2	1	4	2		14	30	26	62		1	15	40	41	3	3	9	27	4	11	6	
<i>Nonionella iridea</i>																															
<i>Nonionella turgida</i>	1	1			1	1	12								4		1	5				2	1								
<i>Nonionoides clavatus</i>																															
<i>Nutalides sp.</i>																															
<i>Pianorbulina mediterraneensis</i>																															
<i>Quinqueloculina seminula</i>	6					1	6								3							2	3		2	1	6	3	15	18	
<i>Sigmoilopsis schlumbergeri</i>																															
<i>Spiroloculina</i>	2	1																													
<i>Textularia agglutinans</i>	3				1			2							4	6	8	3			2	9	6	3		2	24	14	22	46	
<i>Trifarina angulosa</i>	1																										6	6	4		
<i>Trifarina bradyi</i>																	1	1											1	5	
<i>Triloculina</i>							1																								
<i>Uvigerina bifurcata</i>	16	3		8	9	1	7	5	14	13	7		1	2	25	30	33	52			41	47	27	5	1	15	27	3	4	2	
<i>Rectuvigerina phlegeri</i>																															
<i>Valvulineria bradyana</i>	90	30	2	11	20	10	14	14	26	32	11	3	2	1	29	27	18	54			33	47	71	7	2	4	24	6	9	2	
Indéterminé							1								1																

Titre : DISTRIBUTION DES FAUNES VIVANTES, MORTES ET FOSSILES DE FORAMINIFERES BENTHIQUES DE LA MARGE PORTUGAISE : IMPACT DES APPORTS FLUVIATILES ET DE LA QUALITE DE LA MATIERE ORGANIQUE.

La marge ibérique est un milieu biologiquement productif régi par l'influence d'un upwelling saisonnier et des apports continentaux. Les foraminifères benthiques sont des protistes marins qui présentent une grande sensibilité aux conditions environnementales. Ils apparaissent ainsi comme des bio-indicateurs particulièrement efficaces dans ce type de contexte. Dans le cadre de cette thèse, les faunes de foraminifères benthiques vivants, morts et fossiles prélevées sur un total de 23 carottes interfaces et deux carottes piston, essentiellement situées au débouché de quatre fleuves ouest-ibériques majeurs (Douro, Mondego, Tage et Sado) ont été étudiées. Cette analyse faunistique, conjointe à des mesures sédimentaires et géochimiques a permis d'identifier l'impact de la qualité de la matière organique, et donc des apports fluviaux sur la distribution des faunes vivantes en période hivernale. La comparaison des faunes mortes et vivantes sur les premiers centimètres de sédiments illustre la variation saisonnière de la réponse faunistique à l'upwelling et aux apports continentaux. Elle met également en évidence l'impact des processus taphonomiques sur la conservation de ces bio-indicateurs en vue de permettre une meilleure compréhension du signal fossile de ces faunes. L'application paléoenvironnementale de ces bio-indicateurs a été menée sur une carotte longue prélevée au large du Tage qui permet une reconstruction des derniers 5 700 ans cal. BP. Elle a permis de mettre en évidence des périodes caractérisées par des apports importants de matière organique issus du fleuve ainsi que des variations de l'intensité de l'upwelling.

Mots clés : Foraminifères benthiques, marge portugaise, apports fluviaux, matière organique

Title: LIVING, DEAD AND FOSSIL BENTHIC FORAMINIFERAL DISTRIBUTION FROM THE PORTUGUESE MARGIN: IMPACT OF FLUVIAL EXPORTS AND ORGANIC MATTER QUALITY.

The Iberian Margin is a highly productive system driven by coastal upwelling and river inputs. Benthic foraminifera are marine protists particularly sensitive to environmental conditions. Hence they appear well suited bio-indicators for such environment. In the framework of this thesis, living, dead and fossil benthic foraminifera were analyzed on 23 surface sediment cores and two piston cores essentially from locations off the major rivers of the Portuguese Coast (Douro, Mondego, Tagus and Sado). This faunal analysis, combined with sedimentary and geochemical measurements allow the identification of the impact of fluvial exports and organic matter quality during the late winter period. The comparison of dead and living communities, on the first few centimeters of the sediment, shows the seasonal variation of faunas controlled by upwelling activity and riverine discharges intensity. The impact of taphonomical processes on the preservation of these bio-indicators is also investigated in the perspective of a better understanding of the fossil signal of these faunas. The paleoenvironmental application of these bio-indicators was then conducted on a 10 m long core from the Tagus shelf that allows paleoreconstruction for the last 5,700 cal. yr BP. The fossil benthic foraminiferal record shows that some periods were characterized by intense river runoff and others by variable intensity of the seasonal upwelling.

Keywords: Benthic foraminifera, Portuguese Margin, fluvial exports, organic matter