

Mémoire présenté en vue de l'obtention de
l'Habilitation à Diriger des Recherches

Foraminifères benthiques et thécamœbiens, *proxys* de l'environnement ?

par

Eric ARMYNOT du CHÂTELET

Maître de Conférences de l'Université de Lille

UMR 8187 - Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences

Soutenance le 29 novembre 2017

Devant le jury composé de :

Pr. Nadine BERNARD, Univ. Bourgogne Franche-ComtéRapporteur
Dr. Evelyne GOUBERT, Univ. Bretagne SudRapporteur
Dr. Fabien ARNAUD, DR CNRSRapporteur
Pr. Daniel GILBERT, Univ. Bourgogne Franche-Comté Examineur
Pr. Arnaud HEQUETTE, Univ. Littoral Côte d'Opale..... Examineur
Pr. Alain TRENTESAUX, Univ. Lille Examineur, garant HDR



A ma famille et à tous ceux et celles qui ont fait ce que je suis.

Table des matières

PARTIE 1 : PARCOURS SCIENTIFIQUE, CV SYNTHETIQUE ET BILAN DES ACTIVITES

1	PARCOURS SCIENTIFIQUE ET UNIVERSITAIRE.....	9
2	PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS.....	10
3	RESPONSABILITES SCIENTIFIQUES :	19
4	ENCADREMENT DE LA RECHERCHE	21
5	ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT	24
6	ANIMATION ET MANAGEMENT DE LA RECHERCHE.....	25
7	VULGARISATION ET DIFFUSION DE LA CULTURE SCIENTIFIQUE.....	26

PARTIE 2 : FORAMINIFERES BENTHIQUES ET THECAMŒBIENS, PROXYS DE L'ENVIRONNEMENT ?

1	PROBLEMATIQUE.....	29
2	BIODIVERSITE DES FORAMINIFERES ET DES THECAMŒBIENS – EFFET DES CHANGEMENTS D'ECHELLE.....	31
2.1	ETUDES A ECHELLE CONTINENTALE - LES AMIBES A THEQUES, ELEMENTS CLEFS DES ETUDES DES BIOTOPES SOUS CONTRAINTES DE CHANGEMENTS CLIMATIQUES DE LA ZONE PERIANTARCTIQUE	33
2.2	ETUDES A L'ECHELLE REGIONALE - BIODIVERSITE ET ESPECES INDICATRICES DE L'ENVIRONNEMENT A L'ECHELLE REGIONALE.....	45
2.3	ETUDES A L'ECHELLE LOCALE – SIGNIFICATION DES REPLICAS SUR LES CONCLUSIONS APORTEES AUX ETUDES ENVIRONNEMENTALES ET PALEO-ENVIRONNEMENTALES	57
3	CONTRAINTES DE L'ENVIRONNEMENT SUR LA REPARTITION DES FORAMINIFERES A L'INTERFACE TERRE-MER	67
3.1	INFLUENCE DES RESSOURCES NUTRITIVES.....	69
3.2	INFLUENCE DE L'ALTITUDE SUR LES POPULATIONS DE FORAMINIFERES	75
3.3	INFLUENCE DU SEDIMENT, GRANULOMETRIE ET MINERALOGIE.....	83
4	UTILISATION DES FORAMINIFERES DANS LES RECONSTITUTIONS PALEO-ENVIRONNEMENTALES	99
4.1	ETUDE INTEGREE MICROFAUNE PARAMETRES DU SEDIMENT POUR LA RECONSTITUTION PALEO-ENVIRONNEMENTALE DU FLEUVE LOIRE A NANTES	101
4.2	LE PORT DE BOULOGNE, UNE HISTOIRE ENFOUEE DANS SES SEDIMENTS.	111
5	SYNTHESE ET PERSPECTIVES	127
6	REMERCIEMENTS.....	135
7	REFERENCES CITEES	137

PARTIE 1 - Parcours scientifique, CV synthétique et bilan des activités

1 Parcours scientifique et universitaire

- Après une formation initiale dans les universités de Clermont-Ferrand, Bordeaux et Southampton, j'ai obtenu en 1999 un D.E.A. à l'université de Bordeaux avec un stage sous la direction du Dr. Jean-Louis Turon (Dr, CNRS) intitulé « *Kystes de dinoflagellés et variabilité climatique interglaciaire au sud de l'Islande (Holocène et sommet du stade isotopique 9 et base du 8)* ». J'ai ensuite préparé puis soutenu en 2003 une thèse de doctorat sous la codirection du Pr. Jean-Pierre Debenay et du Dr. Jean-Claude Amiard (DR, CNRS) intitulée « *Evaluation des possibilités d'utilisation des foraminifères comme bio-indicateurs dans les environnements paraliques* », Université d'Angers, N°566, 342 pp.
- Auxiliaire de recherche CNRS fin 2003
- ATER de l'Université du Havre en 2003-2004
- Enseignant vacataire dans le secondaire en 2005-2006
- Maître de Conférences de l'université de Lille de 2006 à aujourd'hui.



Université Blaise Pascal



2 Publications et communications

Depuis mon premier article de thèse en 2004 jusqu'à aujourd'hui, j'ai été l'auteur de 34 articles de rangs A dont 15 en premier auteur et 7 derrière le doctorant ou le master II encadré (Tableau 1). Enfin, les résultats de la recherche ont été communiqués dans 58 résumés pour des colloques nationaux et internationaux où je les ai présentés par 22 communications orales et 9 posters (Tableau 2).

En septembre 2017, les valeurs bibliométriques sont pour l'Indice h

- ResearchGate 15
- Scopus 14
- Web Of Science 12

Tableau 1 : Liste des publications de rang A. Pour certaines publications, les noms soulignés correspondent aux étudiants qui ont travaillé sous ma direction ; ils ont soit mené la publication (Niveau thèse ou certains Master II) soit été associés (certains Master II, Master I ou Licence).

N°	Titre	Auteurs	Année	Revue	N°, pages
34	Does elevation matter? Living foraminiferal distribution in a hyper tidal salt marsh (Canche Estuary, Northern France)	Francescangeli F., Bouchet V.M.P., Trentesaux A., and Armynot du Chatelet E.	sous presse	Estuarine, Coastal and Shelf Science	sous presse
33	Origin and diversity of testate amoebae shell composition: Example of Bullinularia indica living in Sphagnum capillifolium	<u>Delaine, M.</u> , Bernard, N., Gilbert, D., Recout, P., Armynot du Châtelet, E.	2017	European Journal of Protistology	59: 14-25
32	Cinderella's helping pigeons of the microbial world: the potential of testate amoebae for identifying cryptotephra	<u>Delaine, M.</u> , Fernández, L.D., Armynot du Châtelet, E. , Recourt, P., Potdevin, J.-L., Mitchell, E.A.D., Bernard, N.	2016	European Journal of Protistology	55: 152-164
31	Palaeo-ecological quality status based on foraminifera of Boulogne sur-Mer harbour (Pas-de-Calais, Northeastern France) over the last 200 years	<u>F. Francescangeli, E. Armynot du Chatelet, G. Billon, A. Trentesaux, V.M.P. Bouchet</u>	2016	Marine Environmental Research	117: 32-43
30	Environmental control on a land-sea transitional setting- Integrated microfaunal, sedimentological, and geochemical approaches	Armynot du Châtelet, E. , Bout-Roumazielles, V., Coccioni, R., Frontalini, F., <u>Francescangeli, F.</u> , Margaritelli, G., Rettori, R., Spagnoli, F., Semprucci, F., Trentesaux, A., Tribovillard, N.	2016	Environmental Earth Science	75(2): 1-18
29	Meiobenthos and free-living nematodes as tools for the biomonitoring environments affected by riverine impact	Semprucci F., Frontalini F., Sbrocca C., Armynot du Châtelet E. , Bout-Roumazielles V., Coccioni R., Balsamo M.	2015	Environmental Monitoring and Assessment	187(5): 1-19
28	The mineral composition of the tests of 'testate amoebae' (Amoebozoa, Arcellinida): the relative importance of grain availability and grain selection	Armynot du Châtelet, E. , Bernard, N., <u>Delaine, M.</u> , Potdevin, J.-L., Gilbert, D.	2015	Revue de Micropaleontologie	58: 141-154

27	Multiproxy approach for Holocene paleoenvironmental reconstructions from microorganisms (testate amoebae and foraminifera) and sediment analyses: the infilling of the Loire Valley in Nantes (France)	<u>Delaine, M.</u> , Armynot du Châtelet, E. , Bout-Roumazielles, V., Goubert, E., Le Cadre, V., Recourt, P., Trentesaux, A. and Arthuis, R.	2015	The Holocene	25(3): 407-420
26	Checklist of benthic foraminifera (class Foraminifera: d'Orbigny 1826; phylum Granuloreticulosa) from Saros Bay, northern Aegean sea: a biodiversity hotspot	Frontalini, F., Kaminski, M.A., Mikellidou, I. and Armynot du Châtelet, E.	2015	Marine Biodiversity	45:549–567
25	Foraminiferal and testate amoeba diversity, distribution and ecology in transitional environments of the Tramandaí Basin (Rio Grande do Sul, South Brazil)	Leipnitz, I.I., Ferreira, F., Jardim Leão, C., Armynot du Châtelet, E. and Frontalini, F.	2014	Marine Biodiversity	44(3):415-434
24	Biodiversity trends of the meiofauna and foraminifera assemblages of Lake Varano (southern Italy)	Frontalini, F., Semprucci, F., Armynot du Châtelet, E. , Francescangeli, F., Margaritelli, G., Rettori, R., Spagnoli, F., Balsamo, M. and Coccioni, R.	2014	Proceedings of the Biological Society of Washington	127(1):7-22
23	A new methodological approach to evaluate the mass and volume distributions of agglutinated foraminiferal tests: a pilot investigation with <i>Textularia earlandi</i>	Armynot du Châtelet, E. , Frontalini, F. and Guillot, F.	2014	Micropaleontology	60(1): 5-12
22	Distribution of recent agglutinated foraminifera along an inner neritic- to mid-bathyal transect in the Saros Bay (central Northern Aegean Sea)	Frontalini, F., Armynot du Châtelet, E. , Kaminski, M.A., Coccioni, R., Mikellidou, I., Aksu, A.	2014	Micropaleontology	61 (1): 27-42
21	Surface analysis of agglutinated benthic foraminifera through ESEM-EDS and Raman analyses: an expeditious approach for tracing mineral diversity	Armynot du Châtelet, E. , Frontalini, F., Guillot, F., Recourt, P., and Ventalon, S.	2013	Marine Micropaleontology	105:18-29
20	3D morphological and mineralogical characterisation of testate amoebae	Armynot du Châtelet, E. , Noiriél, C. and <u>Delaine, M.</u>	2013	Microscopy and Microanalysis	19(6): 1511-1522
19	Benthic foraminiferal assemblages and biotopes of a coastal lake: the case study of Lake Varano (southern Italy)	Frontalini, F., Semprucci, F., Armynot du Châtelet, E. , Francescangeli, F., Margaritelli, G., Rettori, R., Spagnoli, F., Balsamo, M. and Coccioni, R.	2013	Acta Protozoologica	52:147-160
18	Clay mineralogy of surface sediments as a tool for deciphering river contributions to the Cariaco Basin (Venezuela)"	Bout-Roumazielles, V., Riboulleau, A., Armynot du Châtelet, E. , Lorenzoni, L., Tribovillard, N., Murray, R.W., Müller-Karger, F., Astor, Y.M.	2013	Journal of Geophysical Research - Oceans	118(2):750-761
17	Geochemistry of cold seepage-impacted sediments: per-ascensum or per-descensum trace metal enrichment?	Tribovillard, N., Armynot du Châtelet, E. , Gay, A., Barbecot, F., Sansjofre, P., Potdevin, J.-L.	2013	Chemical Geology	340: 1-12
16	Environmental control on shell structure and composition of agglutinated foraminifera along a proximal-distal transect in the Marmara Sea.	Armynot du Châtelet, E. , Bout-Roumazielles, V., Coccioni, R., Frontalini, F., Guillot, F., Kaminski, M.A., Recourt, P., Riboulleau, A., Trentesaux, A., Tribovillard, N., Ventalon, S.	2013	Marine Geology	335: 114-128

15	The FOBIMO (FORaminiferal Blo-MONitoring) initiative; Towards a standardised protocol for soft-bottom benthic foraminiferal monitoring studies	Schönfeld J, Alve E, Geslin E, Jorissen F, Korsun S, Spezzaferri S, Sigal Abramovich, Ahuva Almogi-Labin, Armynot du Châtelet, E. , Christine Barras, Luisa Bergamin, Erica Bicchi, Vincent Bouchet, Alejandro Cearreta, Letizia Di Bella, Noortje Dijkstra, Sibelle Trevisan Disaro, Luciana Ferraro, Fabrizio Frontalini, Giordana Gennari, Elena Golikova, Kristin Haynert, Silvia Hess, Katrine Husum, Virginia Martins, Mary McGann, Shai Oron, Elena Romano, Silvia Mello Sousa and Akira Tsujimoto	2012	Marine Micropaleontology	94-95: 1-13
14	Palaeoecology, community relationships and micro-distribution of late Visean foraminifers from Boulonnais (Northern France)	Armynot du Châtelet, E. , <u>Chalais, B.</u> et Vachard, D.	2012	Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie	263, 247-260
13	Testing benthic foraminiferal distributions as a contemporary quantitative approach to biomonitoring estuarine heavy metal pollution	<u>Foster, W.J.</u> , Armynot du Châtelet, E. , et Rogerson, M.	2012	Marine Pollution Bulletin	64: 1039–1048
12	Benthic foraminiferal assemblages in the current-dominated strait of Bonifacio (Mediterranean Sea)	<u>Buosi, C.</u> , Armynot du Châtelet, E. et Cerchi, A.	2012	Journal of Foraminifera Research	42(1): 39-55
11	Coastal pollution monitoring: Foraminifera as tracers of environmental perturbation in the port of Boulogne-sur-Mer (Northern France)	Armynot du Châtelet, E. , <u>Gebhardt, K.</u> et Langer, M.R.,	2011	Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie	262(1): 91-116
10	Influence of sediment grain size and mineralogy on testate amoebae test construction	Armynot du Châtelet, E. , Guillot, F., Ventalon, S., Recourt, P., Tribouillard, N.	2010	C.R. Geosciences	342 (2010), 710-717
9	The anthropogenic impact on the western French coasts as revealed by foraminifera: A review	Armynot du Châtelet, E. , Debenay, J.-P.	2010	Revue de Micropaleontologie	53 (2010) 129-137
8	Distribution of living benthic foraminifera in relation with environmental variables within the Aiguillon cove (Atlantic coast, France): Improving knowledge for paleoecological interpretation	Armynot Du Chatelet, E. , Degre, D., Sauriau, P.-G., Debenay, J.-P.	2009	Bulletin de la Societe Geologique de France	180 (2), pp. 131-144
7	Sediment (grain size and clay mineralogy) and organic matter quality control on living benthic foraminifera	Armynot du Châtelet, E. , Bout-Roumazeilles, V., Riboulleau, A., Trentesaux, A.	2009	Revue de Micropaleontologie	52 (1), pp. 75-84
6	Seasonal variation in consumption of benthic bacteria by meio- and macrofauna in an intertidal mudflat	Pascal, P.Y., Dupuy, C., Richard, P., Mallet, C., Armynot du Chatelet, E. et Niquil, N.	2009	Limnology Oceanography	54(4): 1048-1059
5	Mineralogy of agglutinated benthic foraminifera; implications for paleo-environmental reconstructions	Armynot du Chatelet, E. , Recourt, P., Chopin, V.	2008	Bulletin de la Societe Geologique de France	179 (6), pp. 583-592
4	Comparative analysis of the food webs of two intertidal mudflats during two seasons using inverse modelling: Aiguillon Cove and Brouage Mudflat, France	Degré, D., Leguerrier, D., Armynot du Chatelet, E. , Rzeznik, J., Auguet, J.-C., Dupuy, C., Marquis, E., (...), Niquil, N.	2006	Estuarine, Coastal and Shelf Science	69 (1-2), pp. 107-124

3	Spatio-temporal distribution of benthic foraminifera in relation to estuarine dynamics (Vie estuary, Vendée, W France)	Debenay, J.-P., Bicchi, E., Goubert, E., Armynot Du Châtelet, E.	2006	Estuarine, Coastal and Shelf Science	67 (1-2), pp. 181-197
2	The use of benthic foraminifera as sea-level indicators? Case study of the Aiguillon cove (Utilisation des foraminifères benthiques comme indicateurs de paléo-niveaux marins? Étude du cas de l'anse de l'Aiguillon)	Armynot du Châtelet, E. , Debenay, J.-P., Degré, D., Sauriau, P.-G.	2005	Comptes Rendus - Palevol	4 (1-2), pp. 209-223
1	Foraminiferal proxies for pollution monitoring in moderately polluted harbors	Armynot du Châtelet, E. , Debenay, J.-P., Soulard, R.	2004	Environmental Pollution	127 (1), pp. 27-40

Tableau 2 : Résumés dans des congrès et colloques nationaux et internationaux.

N°	Titre	Auteurs	Année	Colloque	Lieu	Type de présentation par EAdC
58	Benthic foraminifera distribution along the southern North-Sea and the English channel coasts	Armynot du Châtelet, E. , Bouchet, V.M.P., Francescangeli, F., Trentesaux, A.	2017	EEC 2017 - Oceanography and Geoscience of the eastern English Channel Past, Present, Future	Wimereux, Fr	Orale
57	Ecological zonation of intertidal foraminifera from Hauts-de-France (Northern France)	Francescangeli, F., Bouchet, V.M.P., Trentesaux, A., Armynot du Châtelet, E.	2017	EEC 2017 - Oceanography and Geoscience of the eastern English Channel Past, Present, Future	Wimereux, Fr	-
56	Present-day sands along the Boulonnais seashore: mostly fossil?	Guillot, F., Trentesaux, A., Armynot du Châtelet, E.	2017	EEC 2017 - Oceanography and Geoscience of the eastern English Channel Past, Present, Future	Wimereux, Fr	-
55	Archéologie environnementale des systèmes littoraux et fluviaux de la Mer du Nord et de la Manche (ArchGeol)	Panloup, A., Meurisse-Fort, M., Bocquet-Liénard, A., Armynot du Châtelet, E. , Leschodt, L., Desoutter, S., Duvaut-Robine, A., Fechner, K., Lançon, M., Leroy, I., Maniez, J., Meurisse, L., Morreale, J.-R., Picavet, P.	2017	XXIème colloque du GMPCA, colloque d'Archéométrie	Rennes, Fr	-
54	The palynological signal in estuaries: the case of the Loire River (NW France) Holocene records	Ganne, A., Leroyer, Ch., Penaud, A., Goubert, E., Armynot du Châtelet, E. , Le Cadre, V., Mojtahid, M., Arthuis, R.	2017	XXIème colloque du GMPCA, colloque d'Archéométrie	Rennes, Fr	-
53	Un fleuve, un estuaire, des hommes : une histoire complexe qui se révèle à la croisée des sciences humaines et de la Terre.	Arthuis, R., Monteil, M., Armynot de Châtelet, E. , Augry, S., Barbier-Pain, D., Baudouin, V., Bourdet, N., Bout-Roumazielles, V., Conil, P., Fillon, D., Ganne, A., Goubert, E., Laurens-Berge, M., Le Cadre, V., Leroyer, C., Mercier, F., Mouchard, J., Pajot, A., Anaïs, Viau Y	2017	XXIème colloque du GMPCA, colloque d'Archéométrie	Rennes, Fr	-

52	Salt marsh agglutinated foraminifera and testate amoebae used for local and eustatic sea level change: true proxies or patchiness response?	Armynot du Châtelet, E. , Francescangeli, F.	2017	IWAF 10th International Workshop on Agglutinated Foraminifera	Smolenice, Sk	Orale
51	Variability of organic matter (OM) distribution and sources in surficial sediments from an intertidal mudflat of a coastal plain temperate estuary (Authie, France)	Gontharet, S., Chevalier, N., Denis, L., Mathieu, O., Gevaert, F., Duong, G., Artigas, L.F., Goulard, F., Klein, V., Bouloubassi, I., Gommeaux, M., Caillaud, J., Lesourd, S., Lévêque, J., Armynot du Châtelet, E. , Bolhuis, H., Brotas, V., Lefebvre, S., Philippe, S., Ribeiro, L., Trentesaux, A., Verpoorter, C.	2017	28th International Meeting on Organic Geochemistry (IMOG)	Florence, It	-
50	Des estrans du Pas-de-Calais jusqu'au système solaire, foraminifères et thécamoebiens indicateurs environnementaux multi-échelles.	Armynot du Châtelet, E. , Francescangeli, F.	2017	Séminaires du laboratoire LOG	Lille, Fr	Orale
49	Significance of replicates for environmental and palaeoenvironmental studies in estuarine environments: foraminifera and testate amoeba	Armynot du Châtelet, E. , Frontalini, F., Francescangeli, F.	2016	The Micropalaeontological Society, annual general meeting	Lille, Fr	Orale
48	Are testate amoebae able to select the mineral particles available in their local environment in order to build their shell?	Delaine, M., Bernard, N., Gilbert, D., Guillot, F., Recourt, P., Armynot du Châtelet, E.	2016	The Micropalaeontological Society, annual general meeting	Lille, Fr	Poster
47	Microphytobenthic behaviour and productivity as estimated through automated oxygen microprofiling system: capabilities and perspectives.	Denis L., Gontharet S., Gevaert F., Duong G., Goulard F., Armynot du Châtelet E. , Artigas F., Bolhuis H., Brotas V., Caillaud J., Gommeaux M., Lefebvre S., Philippe S., Ribeiro L., Trentesaux A., Verpoorter C.	2016	Réunion des Sciences de la Terre	Caen, Fr	-
46	Archéologie environnementale des systèmes littoraux et fluviaux de la Mer du Nord et de la Manche (atelier Archgéol)	Meurisse-Fort, M., Panloup, E., Armynot du Châtelet, E. , Aubry, Ch., Bocquet-Liénard, A., Bonnaire, E., Deschodt, L., Desoutter, S., Duvaut-Robine, A., Fechner, K., Lançon, M., Lecher, E., Leroy, I., Liétar, C., Maniez, J., Meurisse, L., J.-R. Morreale, J.-R. et Picavet, P.	2016	Colloque Géohistoire de l'environnement et des paysages	Toulouse, Fr	-
45	Are testate amoebae able to select the mineral particles available in their local environment in order to build their shell?	Delaine, M., Bernard, N., Gilbert, D., Guillot, F., Recourt, P., Armynot du Châtelet, E.	2016	8th International Symposium on Testate Amoebae	Sao Paulo, Br	-

44	Cinderella's helping pigeons of the microbial world: the potential of testate amoebae for identifying cryptotephra	Delaine, M. Fernández, L.D., Armynot du Châtelet, E. , Recourt, P., Potdevin, J.-L., Mitchell, E.A.D., Bernard, N.	2016	8th International Symposium on Testate Amoebae	Sao Paulo, Br	-
43	Alésia, connais pas! Quentovic, connais pas! Foraminifères, thécamoebiens, ...	Armynot du Châtelet, E. , Duvault Saunier, A., Meurisse-Fort, M., Trentesaux, A.	2015	Confluence, séminaires interlaboratoires	Lille, Fr	Orale
42	La micropaléontologie à la recherche de Quentovic	Armynot du Châtelet, E. , Trentesaux, A.	2015	Compte rendu d'expertise du PCR Quentovic	Lille, Fr	Orale
41	Palaeoenvironmental input of new faunas from upper Famennian levels at Ouaraourout (Ougarta, Algeria)	Deryck, C., Maillet, S., Vachard, D., Randon, C., Nicolin, J.-P., Armynot du Châtelet, E. , Crônier, C., Hubert, B., Recourt, P., Ouali Mehadj, A., Abbache, A.	2015	Climate Change and biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic (IGCP) 596-Subcommission on Devonian Stratigraphy (SDS) Symposium	Bruxelles, Be	-
40	Spatial and seasonal variability of reactive metals in surface sediments of the Morbihan coast (South Brittany)	Jimenez, J., Goubert, E., Labeyrie, L., Coynel, A., Armynot du Châtelet, E. , Meunier, D.	2015	13th International Estuarine Biogeochemistry Symposium (IEBS)	Bordeaux, Fr	-
39	The terrigenous constraints on faunal distribution: biogeochemical interaction as underlined by geostatistical tools	Armynot du Châtelet, E. , Bout-Roumazielles, V., Coccioni, R., Frontalini, F., Francescangeli, F., Margaritelli, G., Rettori, R., Spagnolid, F., Semprucci, F., Trentesaux, A., Tribovillard, N.	2015	13th International Estuarine Biogeochemistry Symposium (IEBS)	Bordeaux, Fr	Orale
38	Biogeochemical characterisation of 200 years local changes in a transitional environment - What is the foraminifera's message?	Francescangeli, F., Armynot du Châtelet, E. , Trentesaux, A., Billon, G., Andersen, T.J., Bouchet, V.	2015	13th International Estuarine Biogeochemistry Symposium (IEBS)	Bordeaux, Fr	-
37	Does benthic foraminifera could be used as global change monitoring	Francescangeli F., Armynot du Châtelet E. , Trentesaux A., Bouchet V.	2015	XV Edizione delle Giornate di Paleontologia	Palermo, It	-
36	Mineral diversity and grain-size of particles constituting xenogenous testate amoebae shells	Delaine, M., Armynot du Châtelet, E. , Bernard, N., Gilbert, D., Guillot, F. and Recourt, P.	2014	7th International Symposium on Testate Amoebae	Poznan, P	-
35	Grain-size and mineral diversity of particles constituting the shells of xenogenous testate amoebae	Delaine M., Armynot du Châtelet, E. , Bernard, N., Gilbert, D., Guillot, F. and Recourt, P.	2014	Workshop on Fundamental and applied protistology	Neuchâtel, S	-
34	Benthic foraminifera and testate amoebae as tracers for Holocene estuarine sediment infilling : a multiproxy approach	Delaine, M., Armynot du Châtelet, E. , Bout-Roumazielles, V., Goubert, E., Le Cadre, V., Recourt, P., Trentesaux, A. and Arthuis, R.	2014	The Micropaleontological Society spring meeting	Texel, N	Poster
33	Benthic foraminifera as tracers of natural and anthropogenic environmental changes. A multi-proxy approach	Francescangeli, F., Armynot du Châtelet, E. , Bouchet, V., Trentesaux, A., Thorbjørn, A.	2014	The Micropaleontological Society spring meeting	Texel, N	-

32	La Canche, lien intime entre l'Homme et son environnement	Trentesaux, A. Armynot du Châtelet, E.	2013	Journées d'archéologie	Paris, Fr	-
31	450 million years of foraminifera in Nord-Pas-de Calais	Armynot du Châtelet, E.	2013	Foraminiferal Biomonitoring Workshop, FOBIMO III	Wimereux, Fr	Orale
30	Mass distribution and equilibrium of agglutinated foraminiferal tests: a pilot investigation for testate amoebae growth and bio-construction.	Armynot du Châtelet, E. , Frontalini, F., Guillot, F.	2013	1st Testate amoebae seminar	Frasne, Fr	Orale
29	Environmental control on shell structure and composition of agglutinated foraminifera in the Marmara Sea	Armynot du Châtelet, E. , Bout-Roumzeilles, V, Coccioni, R, Frontalini, F, Guillot, F., Kaminski, M.A., Recourt, P., Riboulleau, A., Trentesaux, A., Tribovillard, N., Ventalon, S.	2012	IWAF 9th International Workshop on Agglutinated Foraminifera	Zaragoza, E	Orale
28	Nature and origin of mineral grains agglutinated on testate amoebae.	Armynot du Châtelet, E. , Delaine, M., Meyer, C, Gilbert, D, Bernard, N.	2012	ISTA 6 - 6th International Symposium on Testate Amoeba	Xiamen, China	Poster
27	Are protista (foraminifera and testate amoebae) good indicators of meso scale environments?	Armynot du Châtelet, E. , Delaine, M.	2011	FOBIMO Workshop	Fribourg, S	Poster
26	Mineralogical and chemical investigation of testate amoebae structure	Armynot du Châtelet, E. , Noiriél, C., Bernard, D., Recourt, P., Delaine, M.	2011	International Workshop « Sphagnum Peatlands and long-range transboundary atmospheric pollutions »	Montbéliard, Fr	Orale
25	Coastal pollution monitoring: Foraminifera as tracers of environmental perturbation in the harbor of Boulogne-sur-Mer	Armynot du Châtelet, E. , Gebhardt, K. Langer, M.R.	2010	FORAMS 2010, International Symposium on Foraminifera	Bonn, D	Orale
24	Foraminifera and testate amoebae, micropalaeontological tools for past reconstruction; application on a 15th century wreck history reconstruction	Armynot du Châtelet, E. Recourt, P., Trentesaux, A.	2010	FORAMS 2010, International Symposium on Foraminifera	Bonn, D	Poster
23	Distribution of recent benthic foraminifera in high energy environment from the Strait Of Bonifacio, Sardinia (Italy)	Buosi, C. Armynot du Châtelet, E. Cherchi, A.	2010	FORAMS 2010, International Symposium on Foraminifera	Bonn, D	-
22	Coastal pollution monitoring as tracers of environmental perturbation in the harbour of Boulogne-sur-Mer	Gebhardt, K., Armynot du Châtelet, E, Langer, M.R.	2010	FORAMS 2010, International Symposium on Foraminifera	Bonn, D	-
21	Sediment size and mineralogical composition influence on thecamoebian test's construction	Armynot du Châtelet, E. Tribovillard, N.	2009	5th International Symposium on Testate Amoebae	Montbéliard, Fr	Orale
20	Sediment (grain size and mineralogy) and organic matter quality control on living benthic foraminifera. Implication of their use to sedimentary deposits reconstructions. Example of	Armynot du Châtelet, E. , Bout-Roumzeilles, V., Riboulleau, A., Trentesaux, A.	2009	North American Paleontological Convention	Cincinnati, USA	Orale

	the Canche estuary (France)					
19	Analyses sédimentologiques (argiles et granulométrie) et micro-faunistiques (foraminifères et thécamœbiens) pour l'aide à la détermination de l'environnement de l'épave de Beutin lors de son naufrage	Armynot du Châtelet, E. , Trentesaux, A, Gosselin, G. et Malengros, M.	2008	Réunion annuelle du programme de Recherches Concertées Quentovic	Villeneuve d'Asc, Fr	-
18	Micro-scale spatial variability of Visean benthic foraminifera; implication on sample size for paleoecological interpretation	Armynot du Châtelet, E. Chalais, B, Vachard, D.	2008	Palaeozoic Climates	Lille, Fr	Orale
17	Paleoecological interpretation of Visean micro-facies based on foraminiferal horizontal micro-repartition	Chalais, B., Armynot du Châtelet, E. , Vachard, D.	2008	Palaeozoic Climates	Lille, Fr	-
16	Le foraminifère benthique, un protiste indicateur sensible dans un monde pollué	Armynot du Châtelet, E.	2007	Journée « Gérard BIGNOT »	Paris, Fr	Orale
15	Importance des foraminifères dans le réseau trophique benthique: cas des vasières intertidales du Bassin de Marennes-Oléron	Dupuy C., Niquil N., Richard P., Mallet C., Armynot du Châtelet E. et Pascal. P.-Y.	2007	Colloque réseaux trophiques aquatiques	Montpellier, Fr	-
14	Trophic role of benthic bacteria along the year in an intertidal mudflat	Pascal, P.-Y., Dupuy, C. Richard, P., Mallet, C., Armynot du Châtelet, E. , Nathalie Niquil	2007	Estuarine Research Federation, Science and Managment, Observations, Synthesis, Solutions	Providence, USA	-
13	Benthic foraminifera, a tool for environmental monitoring	Armynot du Châtelet, E.	2007	VII ^{ème} congrès maghrébin des sciences de la mer & premier congrès franco - maghrébin de zoologie et d'ichtyologie	El Jadida, Maroc	Orale
12	Evolution holocène de l'estuaire de la Canche, Picardie, France	Gosselin G., Pluquet A., Meurisse M., Van Vliet-Lanoë B., Armynot du Châtelet E. , Trentesaux A.	2007	11 ^{ème} Congrès Français de Sédimentologie	Caen, Fr	-
11	Distribution of benthic foraminifera in relation with environmental parameters within the Aiguillon cove (France): improving a tool for Paleobiogeographical interpretation	Armynot du Châtelet, E. , Degré, D., Sauriau, P.-G., Debenay, J.-P.	2007	1er Symposium International de Paléobiogéographie	Paris, Fr	Poster
10	Minéralogie des tests agglutinés de foraminifères ; implications pour les reconstitutions paléo-environnementales	Armynot du Châtelet, E. , Recourt, P., Chopin, V.	2007	Congrès APF	Digne-les-Bains, Fr	Orale

9	Ajustement multivariables de la distribution des foraminifères benthiques sur les domaines intertidaux et subtidaux de l'anse de l'Aiguillon	Armynot du Châtelet, E. , Degré, D., Debenay, J.-P. et Sauriau, P.-G.	2006	Congrès sur les Environnements Côtiers	Vannes, Fr	Poster
8	Les foraminifères, indicateurs écologiques de la transition eaux marines - eaux continentales	Debenay, J.-P., Armynot du Châtelet, E.	2004	Journées d'Ecologie Marine	Nantes, Fr	-
7	Utilisation des foraminifères comme indicateurs des perturbations des environnements marins. Exemple du port du Crouesty	Armynot du Châtelet, E.	2003	Journées de l'Ecole Doctorale d'Angers	Angers, Fr	Poster
6	Pollution and foraminifera in some harbours of the french Atlantic coast	Armynot du Châtelet, E. , Debenay, J.-P. et Soulard, R.	2002	The Third International Congress "Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology	Wien, Os	Orale
5	Les foraminifères : bio-indicateurs de pollution	Armynot du Châtelet, E.	2002	Journées de l'Ecole Doctorale d'Angers	Angers, Fr	Poster
4	Les foraminifères: identification de bio-indicateurs de pollution à l'échelle régionale	Armynot du Châtelet, E. , Debenay, J.-P., Redois, F. et Soulard, R.	2002	19ème Forum des Jeunes Océanographes	Nantes, Fr	Orale
3	How to characterise a paralic system: with total or living assemblages?	Bicchi, E., Goubert, E., Debenay, J.-P. et Armynot du Châtelet, E.	2002	S.A. Revets (Editeur), FORAMS 2002, International Symposium on Foraminifera	Perth, Aust	-
2	Foraminifères bio-indicateurs de pollution estuarienne	Armynot du Châtelet, E. , Debenay, J.-P., Redois, F. et Soulard, R.,	2001	XXVII ^{ème} Colloque de l'Union des Océanographes de France	Villeneuve d'Asc, Fr	Orale
1	Foraminifères bio-indicateurs de pollution - Cas des ports de Vendée	Armynot du Châtelet, E. et Debenay, J.-P.	2001	18ème Forum des Jeunes Océanographes	Arcachon, Fr	Orale

3 Responsabilités scientifiques :

Activité éditoriale : éditeur en chef associé de la Revue de Micropaléontologie (Groupe Elsevier, rang A section 36) entre 2010 et 2017, puis assistant éditeur actuellement.

Organisation de congrès : en juillet 2013, j'ai co-organisé avec V. Bouchet le colloque FOBIMO III à la station marine de Wimereux (62). Ce colloque a regroupé 40 chercheurs de 13 pays différents. Depuis ce colloque, nous dirigeons le groupe de réflexions sur l'utilisation des foraminifères benthiques dans le bio-monitoring des environnements côtiers.

Expertise de projets internationaux : expertise d'un projet IPEV (2013). Expertise d'un projet du *Kuwait Foundation For The Advancement Of Sciences* (2017).

Collaborations internationales : depuis 2010 je collabore étroitement avec des équipes de recherche italiennes des universités d'Urbino (Dr. Fabrizio Frontalini Dr. Federica Semprucci) et *I'Istituto di Science Marine* (Dr. Federico Spagnoli). Ces collaborations se sont concrétisées par 10 publications (30, 29, 26, 25, 24, 23, 22, 21, 19, 12) et le recrutement à Lille de Fabio Francescangeli qui a soutenu sa thèse le 30 mars 2017.

Expertises techniques : dans le cadre des 2 Programmes Collectifs de Recherche, Quentovic et Loire (Les PCR sont des programmes combinant les compétences scientifiques pluridisciplinaires : archéologues et géologues par exemple), j'ai été consulté en tant qu'expert pour la reconstitution des paléo-environnements de l'Holocène. Ces expertises ont été formalisées sous la forme de 3 contrats financés.

Relecture d'articles : mes travaux de recherche dans une thématique active m'ont permis d'être requis pour l'expertise et l'évaluation de travaux de collègues. Dans ce cadre, j'ai expertisé 38 articles soumis dans des revues internationales sur la période 2013-2016.

Revue	Nombre de relecture sur la période 2013-2016
Acta Protozoologica	1
Carnets de géologie	1
Environmental Monitoring and Assessment	1
Frontiers in Life Science	1
Journal of African Microbiology Research	1
Journal of Coastal Research	2
Journal of Foraminiferal Research	2
Journal of Sea Research	2
Marine Biodiversity Records	1
Marine Micropaleontology	7
Mediterranean Marine Science	1
Micropaleontology	1
Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology	2

Palaios	1
Rendiconti Lincei Scienze Fisiche e Naturali	1
Revue de Micropaleontologie	12
The Holocene	1

4 Encadrement de la recherche

Depuis 2006, j'ai eu le plaisir et l'honneur d'encadrer ou de co-encadrer 2 thèses (Tableau 3), 1 stage de fin de thèse, 6 stages de master deuxième année (ou *master thesis* pour les étrangers), ainsi que 10 stages de master première année et 11 stages de licence 3^{ème} année.

Tableau 3 : Encadrement en thèse et master II

Titre	Etudiant	Université	Co-encadrement	Année	Niveau	N° publication associée
Cartographie des caractéristiques des sédiments de l'Adriatique Sud	Manzotti, E.	Bolonia, It	Bout-Roumazeilles, V.	2017	Master thesis	
Structure et construction des thèques d'amibes, étude de leur utilisation potentielle pour caractériser les dépôts de particules atmosphériques d'origine naturelle et anthropique.	Delaine, M.	Franche-Comté, Fr	Bernard, N. (HDR)	2013-2016	Thèse	32,33
Impact of global change on biodiversity in coastal environments of the Nord-Pas-de-Calais: an approach through foraminifera	Francescangeli, F.	Lille, Fr	Trentesaux, A. (HDR), Bouchet, V.	2013-2016	Thèse	31,34
Reconstruction de l'évolution sédimentaire et environnementale Holocène de l'estuaire de la Loire (Nantes, France) à partir des microorganismes (foraminifères et thécamoebiens)	Delaine, M.	Lille, Fr	Goubert, E.	2013	M2R	27
Benthic foraminiferal assemblages as bio-indicators of heavy metal pollution: A case study from the Bages-Sigean lagoon (France)	Foster, W.	Hull, GB	Rogerson, M.	2011	MSc	13
Distribution of recent benthic foraminifera in high energy environment from the Strait of Bonifacio, Sardinia (Italy)	Buosi, C.	Cagliari, It	Cherchi, A.	2009	Stage de fin de thèse	12
Paléoécologie de deux assemblages de foraminifères (Viséen et Sénonien) et leurs répartitions spatiales	Chalais, B.	Lille, Fr	Vachard, D.	2008	M2R	14

Boulogne Project : Ecology of recent benthic foraminifera and their response to pollution in the harbour of Boulogne-sur-Mer (France)	Gebhardt, K.	Bonn, De	Langer, M.	2008	Master thesis	11
Phytobenthos et microfaune associées dans la lagune de Moulay Bousselham (Merja Zerga) et la lagune de Walidia	Aloussi, L.	Rabbat, Ma		2007	M2R	

Tableau 4 : Encadrements de stage de laboratoire en M1 et L3.

Titre	Etudiant	Université	Co-encadrement	Année	Niveau
Evolution environnementale de l'estuaire de Loire; étude multiproxys.	Lecouffe, A.	Lille, Fr		2017	M1
Reconstitution paléoenvironnementale du dernier siècle : étude multi proxy basée sur les foraminifères benthiques (Estuaire de la Canche, Nord-Pas-de-Calais)	Portela, M.	Lille, Fr		2016	M1
Origine des pierres à bâtir des monuments de la région lilloise : étude des craies des carrières de Faches-Thumesnil	Colonneau, M.	Lille, Fr		2015	L3
Stratigraphie du remplissage sédimentaire Hoocène de l'estuaire de la Loire	Deligny, D.	Lille, Fr		2015	L3
Utilisation des outils géologiques pour la caractérisation de mobilier archéologique	Le Foll, J.	Lille, Fr		2015	L3
Suivi temporel de la ligne de rivage dans l'estuaire de a Canche depuis 1935	Gosset, J.	Lille, Fr	Trentesaux, A.	2015	M1
Evolution du remplissage sédimentaire en milieux estuariens et variations du niveau marin au cours de l'Holocène	Dewaghe, F.	Lille, Fr		2016	L3
Détermination de l'altitude de la limite schorre/slikke dans un estuaire macrotidal : la Canche	Achi, H	Lille, Fr	Trentesaux, A.	2016	L3
Foraminifères benthiques vivants et pollution dans le port de Boulogne-sur-Mer	Amandine Raux	Lille, Fr		2014	L3
Composition de la thèque des thécamoebiens	Delaine, M.	Lille, Fr		2012	M1

Utilisation des foraminifères comme indicateurs de pollution; cas du port de Boulogne-sur-Mer.	Mickael Mille	Lille, Fr		2012	L3
Les micro-organismes du port de Boulogne-sur-Mer	Myriam Caron	Lille, Fr		2012	L3
Les micro-organismes du port de Boulogne-sur-Mer	Nina Delavier	Lille, Fr		2012	L3
Utilisation des foraminifères et des diatomées comme bioindicateurs dans le port de Boulogne-sur-Mer (France)	Dufour, R.	Lille, Fr		2011	M1
Les conséquences d'une expulsion de fluides froids sur la répartition et la diversité biologique : analyse du contenu en Foraminifères des marnes des Terres-Noires de Beauvoisin, site d'évent fossile	Alexandra Koeberle	Nancy, Fr	Tribovillard, N	2011	M1
Analyse des contraintes environnementales à meso-échelle sur la distribution des protistes des environnements côtiers	Maxence Delaine	Lille, Fr		2011	L3
Qualité des eaux et du sédiment du port de Boulogne-sur-Mer ; définition et utilisation de bio-indicateurs	Mathieu Gillet	Lille, Fr		2010	M1
Influence d'éléments environnementaux sur des organismes bio-indicateurs	Jean-Gabriel Vidal	Lille, Fr		2010	M1
Analyses sédimentologiques pour l'aide à la détermination de l'environnement d'une épave lors de son naufrage dans l'estuaire de la Canche	Gaël Lymer, Carole Naglyk, Aurélien, Mélanie Dutas, Elodie Maïche	Lille, Fr		2008	L3
Dynamique temporelle (verticale) des foraminifères benthiques en baie de Canche (Nord-Pas-Calais 62) appliquée à la reconstruction paléogéographique de l'estuaire.	Benoît Chalais	Lille, Fr		2007	M1
Répartition des foraminifères dans l'estuaire de la Canche	Lucie Paghent	Lille, Fr		2007	M1

5 Activités d'enseignement

Charge d'enseignement

Maître de Conférences depuis septembre 2006, je suis chargé d'effectuer en moyenne 200 heures équivalent TD par an, réparties de la première à la cinquième année, intervenant en cours magistraux, travaux dirigés, travaux pratiques en salle et sur le terrain. Les charges varient d'une année à l'autre avec disparition de certaines interventions et créations de nouvelles. Les principaux enseignements sont listés dans le tableau suivant (Tableau 5) :

Tableau 5 : Charge d'enseignement type ; reproduction de l'année universitaire 2015-2016.

Niveau	Semestre	UE	Volume horaire	Type
LICENCE GEOSSOL	5	104723 UE6 Cartographie, Logiciels,Terrain	6	CM
LICENCE GEOSSOL	5	104723 UE6 Cartographie, Logiciels,Terrain	6	TP
LICENCE GEOSSOL	6	104721 UE9 Sols	3	CM
LICENCE GEOSSOL	6	104721 UE9 Sols	3	TP
LICENCE MENTION SCIENCES DE LA TERRE	3	100158 Ecologie-Environnement	4.5	CM
LICENCE MENTION SCIENCES DE LA TERRE	3	100158 Ecologie-Environnement	2	TD
LICENCE MENTION SCIENCES DE LA TERRE	3	100158 Ecologie-Environnement	5	TP
LICENCE MENTION SCIENCES DE LA TERRE	3	100158 Ecologie-Environnement	3	TP
LICENCE MENTION SCIENCES DE LA TERRE	3	100168 Paléobiodiversité	2	CM
LICENCE MENTION SCIENCES DE LA TERRE	3	100168 Paléobiodiversité	1	TD
LICENCE MENTION SCIENCES DE LA TERRE	3	100168 Paléobiodiversité	1	TP
LICENCE MENTION SCIENCES DE LA TERRE	6	100484 Math - info appl - SIG	2	CM
LICENCE MENTION SCIENCES DE LA TERRE	6	100484 Math - info appl - SIG	8	TP
LICENCE SCIENCES TECHNOLOGIES SANTE-SVTE	1	112154 Introduction au monde vivant	1.5	CM
LICENCE SCIENCES TECHNOLOGIES SANTE-SVTE	1	112154 Introduction au monde vivant	4	TP
LICENCE SCIENCES TECHNOLOGIES SANTE-SVTE	2	106937 Sédimentologie Diagenèse	13	TP
LICENCE SCIENCES TECHNOLOGIES SANTE-SVTE	2	106938 Bases de stratigraphie Evol. de la	12	CM
MASTER FONCTIONN.GESTION ECOSYST.MARINS	3	113454 Outils géomatiques appliqués à l'éc	4	CM
MASTER FONCTIONN.GESTION ECOSYST.MARINS	3	113454 Outils géomatiques appliqués à l'éc	2	TD
MASTER FONCTIONN.GESTION ECOSYST.MARINS	3	113454 Outils géomatiques appliqués à l'éc	16	TP
MASTER FONCTIONN.GESTION ECOSYST.MARINS	3	113458 Structure et fonctionnement des éco	4	CM
MASTER GEOLOGIE BASSINS SEDIMENTAIRES	3	113941 Terrain	6	TP
MASTER GEOLOGIE BASSINS SEDIMENTAIRES	3	113945 Paléoclimatologie - Géobiologie	2	CM
MASTER GEOLOGIE BASSINS SEDIMENTAIRES	3	113948 Paléontologie quantitative	3	TP
MASTER GEORESSOURCES,GEORISQUES,GEOTECHN	1	113922 Géomatique	8	TD
MASTER GEORESSOURCES,GEORISQUES,GEOTECHN	1	113922 Géomatique	24	TP
MASTER SC.TERRE DES PLANETES,ENVIRONN.	1	113921 Paléontologie intégrée	2	CM
MASTER SC.TERRE DES PLANETES,ENVIRONN.	1	113921 Paléontologie intégrée	3	TD

Responsabilités et implications pédagogiques

Depuis 2013, je suis responsable des stages des étudiants de 3^{ème} année de licence. Ces stages réalisés dans le monde académique et dans le monde privé sont une composante importante du rayonnement de nos formations vers le marché de l'emploi. Je gère toute l'organisation administrative des stages pour 25 à 45 étudiants selon les années ainsi que la totalité de la communication, le suivi des projets et des soutenances. Cette activité est reconnue par des heures de responsabilité pédagogique.

Je suis également responsable de 3 UE :

- Géomatique en M1
- Cartographie logicielle en LPro
- Ecologie et Environnement en L3

6 Animation et management de la recherche

Pilote de projet

Au cours de mon activité, j'ai pu piloter ou co-piloter trois projets financés :

- En 2007, en réponse à appel d'offre Bonus Qualité Recherche (BQR) de l'université Lille1, co-pilotage avec le Dr. Catherine Noiriel du projet *Plateforme de microscopie*. Le projet a permis l'achat d'une loupe binoculaire puissante pour l'observation des micro-organismes et d'une station de calcul. Montant total : 25 000€
- En 2008, sur fonds du laboratoire Géosystèmes, pilotage du « *Boulogne Project* ». Le projet avait pour objectif d'étudier les relations environnement-micro-organismes dans un milieu portuaire sous contrainte. Le projet a permis l'encadrement de nombreux stages. Montant total : 2 000€
- En 2013, en réponse à un appel d'offre de l'IREPSE (Institut de Recherches Pluridisciplinaires en Sciences de l'Environnement), co-pilotage avec le Dr. Vincent Bouchet du projet REFORAM visant à établir un cadre pour le biomonitoring basé sur l'observation des foraminifères benthiques. Montant total : 5 000€

Participation à des projets

Je participe ou ai participé à trois Programmes Collectifs de Recherche (PCR) en tant qu'expert pour la caractérisation des paléo-environnements sur la base de la diagnose de sédiments, notamment par l'observation de la microfaune de foraminifères et des thécamoebiens. Ces programmes sont :

- 2017 – 2020 - PCR ArchGéol : Archéologie environnementale des systèmes littoraux et fluviaux de la Mer du Nord et de la Manche. Responsable Murielle Meurisse-Fort CG62.
- 2011 – 2014 - PCR Loire : Archéologie fluviale et Environnements holocènes des vallées de la Loire et ses affluents en Pays Nantais. Responsable Dr. Rémy Arthuis, INRAP univ. Nantes
- 2009-2010 PCR Quentovic : Un port du haut Moyen Âge entre Ponthieu et Boulonnais. Responsable Dr. Laurent Verslyppe.

7 Vulgarisation et diffusion de la culture scientifique

Publication dans des revues grand public

Parce que la science serait peu intéressante si on ne s'employait pas à la diffuser, je participe et rédige de plus en plus d'articles de vulgarisation (Tableau 6).

Tableau 6 : Articles de vulgarisation et chapitres d'ouvrages.

Type	Titre	Auteurs	Année	Revue / Série / Editeur
B	Naissance des îles à Nantes, ou l'histoire d'une Loire maritime devenue fluviale	Arthuis, R., Armynot du Châtelet, E. , Guitton, V., Ganne, A., Goubert, E.	2017	Revue 303
B	Le port de Boulogne, une histoire enfouie dans ses sédiments.	Armynot du Châtelet, E. , Trentesaux, A., Francescangeli, F., Evrard, E.	2017	Le Portel, Notes et Document
B	La mémoire du fleuve à Nantes : étude paléo-environnementale, dans "De l'Ardèche à la Loire-Atlantique, les résultats des recherches en cours (ports, digues, moulins, pêcheries...)"	Ganne, A., Armynot du Châtelet, E. , Arthuis, R., Le Cadre, V., Leroyer, C., Goubert, E.	2017	La Loire et ses terroirs
B	Foraminifera bio-indicators of estuary pollution	Armynot du Châtelet, E. , Debenay, J.-P., Redois, F., Soulard, R.	2002	Journal de Recherche Oceanographique
B	Les études sédimentologiques et microfaunistiques (foraminifères et thécamoebiens), une aide à l'interprétation de l'environnement du naufrage (<i>in</i> L'épave du XV ^e siècle de Beutin, Canche (Pas-de-Calais))	Trentesaux, A., Armynot du Châtelet, E. (dir E. Rieth)	2010	Archéologie en Nord-Pas-de-Calais
Chapitre d'ouvrage	L'épave de la première moitié du XV ^e siècle de la Canche à Beutin (Pas-de-Calais). Archéologie nautique d'un caboteur fluvio-maritime et d'un territoire fluvial.	Rieth, E., Armynot du Châtelet, E. , Gaucher, J.-L., Jouanin, G., Lavier, C., Leroy, I., Malengros, D., Poveda, P., Serna, V., Texier, P. et Trentesaux, A.	2013	Revue du Nord.
Chapitre d'ouvrage	Benthic foraminifera in coastal lagoons: distributional patterns and biomonitoring implications.	Frontalini, F., Armynot du Châtelet, E. , Debenay, J.-P., Coccioni, R. et Bancalà, G.	2011	A.G. Friedman (Editor)

Animations scientifiques

Je participe avec le laboratoire, tous les 2 ans, aux *Fêtes de la mer*, organisées à Boulogne-sur-Mer. Ces journées consistent en une présentation des activités de recherche au moyen d'ateliers de découverte de vulgarisation et de conférences grand public.

PARTIE 2 - Foraminifères benthiques et thécamœbiens, *proxys* de l'environnement ?

1 Problématique

Les grandes traits présentant les foraminifères et les thécamœbiens présentés dans ce chapitre introductif ont été utilisés dans l'article publié dans la revue Loire et Terroirs sous le titre « La mémoire du fleuve à Nantes : étude paléo-environnementale par A. Ganne, E. Armynot du Châtelet, R. Arthuis, V. Le Cadre, C. Leroyer et E. Goubert (2017).

Grands traits sur les foraminifères et les thécamœbiens

Que sont les foraminifères et les thécamœbiens ?

Les foraminifères et les thécamœbiens (ou amibes à thèques) sont des organismes constitués d'une seule cellule. Leur taille est de l'ordre de 30 à 300 μm . Chaque espèce présente une morphologie très variée du squelette qui protège la cellule, base de la taxinomie. Ces squelettes sont soit composés d'une paroi organique (souvent trop fragile pour être préservée dans le sédiment après la mort de l'organisme), soit composés de grains minéraux (Figure 1 a, b et f) collectés dans l'environnement et cimentés entre eux à la surface de la cellule par une couche organique, soit construits directement par la cellule (carbonates de calcium dans le cas (Figure 1 d et e) des foraminifères, silice amorphe dans le cas (Figure 1 c) des thécamœbiens).

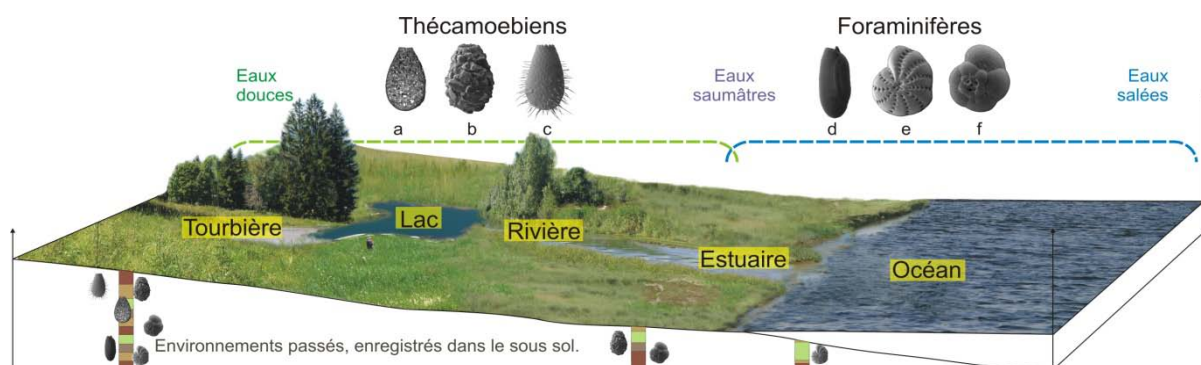


Figure 1 : Lieux de vie, de mort et de fossilisation des foraminifères et des thécamœbiens.

Où et quand les trouve-t-on?

Riches de près de 7 000 espèces répertoriées aujourd'hui, les foraminifères sont parmi les plus connus et les plus diversifiés de tous les micro-organismes. Ils sont présents sur Terre depuis au moins 1,2 milliards d'années (Pawlowski et al., 2003). Les foraminifères sont largement répartis dans tous les milieux marins (estuaires, littoraux, océans), soit dans la colonne d'eau, soit sur le fond. La diversité des espèces est fortement dépendante de leurs milieux de vie ; elle est fonction

de la qualité et de la quantité des nutriments, des teneurs en oxygène, de la salinité, de la température, de la nature des sédiments et de la profondeur d'eau.

Les thécamœbiens, avec au moins 2 000 espèces actuelles et présentes sur Terre depuis 750 millions d'années (Porter and Knoll, 2000; Porter et al., 2003), sont moins bien connus. Ils sont omniprésents dans les différents environnements d'eaux douces : les tourbières, les rivières, les lacs et les sols. Quelques espèces vivent dans les eaux saumâtres. La distribution des thécamœbiens est contrôlée par la salinité, la température, la pénétration de la lumière, la nourriture et le degré hygrométrique.

Comment les chercheurs les utilisent-ils?

Forts de leurs caractéristiques écologiques et de leur capacité à se fossiliser, les foraminifères et les thécamœbiens sont utilisés pour qualifier les environnements actuels et reconstruire les environnements anciens. Leurs affinités marines et continentales en font des indicateurs précieux des changements dans les espaces de transition comme les estuaires. Ils peuvent être utilisés pour suivre l'évolution du climat et du niveau de la mer. Ils peuvent même être utilisés pour le suivi de la qualité actuelle des environnements afin de détecter une pollution par exemple.

Problématique

Définir un environnement à partir de micro-organismes tels que ces protistes n'est pas chose aisée. Dans la plupart des travaux on teste un, ou une petite poignée de paramètres à la fois. Dans ce mémoire, on va tenter une synthèse des contraintes de l'environnement qui interagissent sur les organismes, éléments de compréhension de base nécessaires aux reconstitutions ultérieures.

Structure du mémoire

Le présent mémoire s'articule autour de 8 chapitres organisés en 3 parties, dont le fond est une revisite des principaux résultats acquis au cours de ma carrière, afin d'en extraire des schémas de synthèse.

La première partie vise à montrer un aperçu de la biodiversité des micro-organismes à trois échelles différentes : échelle hémisphérique (hémisphère Sud), échelle régionale (entre Manche Est et sud de la mer du Nord) et échelle locale (un mètre carré dans l'estran de la Canche). La seconde partie propose une synthèse des contraintes de l'environnement sur la répartition des foraminifères à l'interface entre la Terre et la Mer. Ces contraintes de l'environnement se déclinent selon les ressources nutritives, le milieu de vie en rapport à la topographie et la bathymétrie et enfin la nature du sédiment, granulométrie et minéralogie. Enfin, la troisième partie porte sur l'utilisation des foraminifères et des thécamœbiens pour des reconstitutions des environnements passés à deux échelles différentes : l'Holocène (10 000 ans) et les deux derniers siècles. Les différents chapitres seront présentés soit sous la forme d'un état de l'art rédigé pour le montage de projets, soit d'articles en cours de rédaction/publication, soit de synthèses d'articles, ou bien d'articles grand public. Cette variété permet ainsi de montrer les différents moyens d'accéder à la diffusion de la science. Le mémoire est conclu par des figures de synthèse sur le travail accompli et ouvre sur des perspectives d'orientation de mon travail.

2 Biodiversité des foraminifères et des thécamœbiens – effet des changements d'échelle

2.1 ETUDES A ECHELLE CONTINENTALE - LES AMIBES A THEQUES, ELEMENTS CLEFS DES ETUDES DES BIOTOPES SOUS CONTRAINTES DE CHANGEMENTS CLIMATIQUES DE LA ZONE PERIANTARCTIQUE

Le fond de ce chapitre correspond à une refonte du projet de programme de recherche déposé auprès de l'IPEV en septembre 2017. Il s'appuie sur des travaux présentés lors des 13^{èmes} journées Scientifiques du CNFRA en mai 2017 sous le titre « Les amibes à thèques, éléments clefs des études des biotopes sous contraintes de changements climatiques de la zone périantarctique », par Eric Armynot du Châtelet, Viviane Bout-Roumazeilles et Melesio Quijada.

On pourra y lire l'effet des hautes latitudes sur les peuplements d'amibes à thèques et comment l'étude de cette biodiversité peut nous renseigner sur l'évolution du climat.

2.1.1 Introduction

Les amibes à thèques ont une répartition mondiale qui est illustrée par de nombreuses études publiées depuis au moins 150 ans. Toutes les études récentes se concentrent sur une tourbière, un lac, une aire géographique (île, ou petite région). Même des études comme celle de Leidy (1879) qui cherchait comme naturaliste à circonscrire la biodiversité, propose une synthèse mais sur les seuls états américains du New Jersey, de Pennsylvanie du Wyoming du Connecticut de Rhode Island et de la Nouvelle Ecosse au Canada. De très rares études ont tenté de proposer un aperçu de la biodiversité à l'échelle continentale ou d'un hémisphère. Dans l'hémisphère Nord, on peut toutefois citer Beyens et Chardez (1995) qui proposent une liste annotée des espèces de l'Arctique (Nord Canada, Groenland et Baltique), ou dans l'hémisphère Sud, Smith (1992) qui propose une synthèse de la biodiversité de l'Antarctique ou Smith (1996) qui propose une synthèse de la biodiversité de la zone subantarctique. Dans ce chapitre on se propose d'établir une synthèse mise à jour de la biodiversité des amibes à thèques à l'échelle de l'hémisphère Sud en extrayant les paramètres qui, à cette échelle, peuvent avoir une influence sur leur diversité. On identifiera ainsi les lacunes et le potentiel de ces amibes dans le cadre d'un projet de recherche sur le climat.

2.1.2 Biodiversité des amibes à thèques

2.1.2.1 Les amibes à thèques : thèque et cellule

Les amibes à thèques ont des habitats très variés et présentent des adaptations aux multiples contraintes de l'environnement : elles ont donc des facultés leur permettant de coloniser tous les habitats des zones Antarctique et Subantarctique. En effet, les amibes à thèques sont des protozoaires amiboïdes qui se caractérisent par la présence d'une thèque (coquille) organique externe (également appelée test). Les thèques d'amibes à thèques se composent habituellement d'une seule loge avec une seule ouverture. Quelques genres sont formés de deux loges avec deux ouvertures. La principale fonction de la thèque est la protection des amibes contre les pressions environnementales, principalement la prédation et la dessiccation. L'ouverture permet aux

pseudopodes de s'étendre à travers l'ouverture pour la locomotion et l'alimentation. Les amibes à thèques contribuent de manière substantielle à la biomasse microbienne dans les sols (Schröter et al., 2004) et les écosystèmes riches en mousse (Anderson, 2008) aux hautes latitudes. Les amibes à thèques se nourrissent d'un large éventail d'organismes, y compris de bactéries, de champignons, d'algues, d'autres protozoaires ou de micrométazoaires. Ils peuvent probablement consommer de la matière organique morte (Gilbert et al., 2000b; Wilkinson and Mitchell, 2010). Certaines espèces d'amibes à thèques contiennent des algues endosymbiotiques et sont probablement mixotrophes. Les amibes à thèques survivent à des conditions environnementales défavorables en formant des kystes résistant aux basses températures, à la dessiccation et à l'épuisement de l'approvisionnement alimentaire (Ogden and Hedley, 1980). Les amibes à thèques se reproduisent principalement par une fission binaire asexuée. Le rôle de la reproduction sexuée dans le cycle de vie de l'amibe reste inconnu pour l'essentiel, mais les données disponibles indiquent une large distribution et un rôle important (Lahr et al., 2011). Les amibes à thèques sont séparées en deux super-groupes d'Eucaryotes: les Amoebozoa (dont les Arcellinides) et les Rhizaria (dont les Euglyphides) (Adl et al., 2012). Les Amoebozoa sont caractérisées par des pseudopodes globuleux alors que les Rhizaria ont des pseudopodes filamenteux. En dépit d'être un groupe polyphylétique, les amibes à thèques forment un groupe morphologique et écologique raisonnablement uniforme (Wilkinson and Mitchell, 2010) qui peut être étudié selon les mêmes méthodes.

2.1.2.2 Biodiversité des amibes à thèques dans l'hémisphère Sud, focus sur les régions Antarctique et subantarctique

Les amibes à thèques ont une répartition mondiale et habitent un large éventail de biotopes terrestres (Charman et al., 2000; Foissner, 1987), d'eaux douces (Vincke et al., 2004c) et parfois marins (Scott et al., 2001). Ils représentent également une composante variée et abondante des écosystèmes des sols et des tourbières dans les régions arctiques et subarctiques (Beyens and Chardez, 1995) et sont présents dans les terres antarctiques et de la zone subantarctique. Le nombre total d'espèces d'amibes à thèques dans l'Arctique représente près de 300 taxons (Beyens and Chardez, 1995) et probablement 100 pour l'Antarctique et le subantarctique, parmi les 2000 espèces décrites au monde jusqu'à présent. En effet, dans le sous-antarctique, un total de 71 zones ont été étudiées (tableau 1) décrivant jusqu'à 85 espèces sur l'île de la Possession (Vincke et al., 2004a 144), ce qui, avec de nombreuses zones peu explorées suggère qu'il existe sans doute au moins 100 espèces au total.

Tableau 7 : Localisation des études dans lesquelles la richesse en amibes est décrite. Les bandes grises et blanches donnent une coupure tous les 25 ans. Aucune publication n'est recensée dans la tranche 1925-1950.

N	Auteur	Année	Localisation	Nombre d'espèces	Lat	Long
1	Richter	1907	Ile Heard	6	-53.07	73.40
2	Richter	1907	Iles Kerguelen	8	-49.77	69.05
3	Richter	1907	Iles Crozet	8	-45.42	51.75
4	Richter	1908	Tierra del Fuego (Terre de Feu)	5	-54.80	-68.32
5	Richter	1908	Georgie du Sud	5	-54.28	-36.50
6	Richter	1908	Falkland (Malouines)	8	-51.70	-57.87
7	Penard	1911	Ross Island	13	-77.55	166.15
8	Penard	1911	Macquarie	22	-54.55	159.00
9	Penard	1913	Ile Jenny	20	-67.72	-70.75

10	Penard	1913	Baie Marguerite et Ile Léonie	6	-67.60	-70.73
11	Penard	1913	Cap des Trois-Pères	4	-65.45	-66.47
12	Penard	1913	Ile Berthelot	8	-65.35	-66.50
13	Penard	1913	Cap Tuxen	11	-65.25	-66.50
14	Penard	1913	Ile Petermann	19	-65.17	-66.53
15	Penard	1913	Cap Rasmussen	13	-65.15	-64.07
16	Penard	1913	Iles Argentine	1	-65.07	-63.98
17	Penard	1913	Ile Booth Wandel	6	-65.05	-66.35
18	Penard	1913	Illet Gondier	5	-64.82	-65.82
19	Penard	1913	Ile du roi George	1	-62.20	-60.92
20	Sandon and Cutler	1924	South Georgia	3	-54.28	-36.50
21	Sandon and Cutler	1924	South Georgia	12	-54.28	-36.50
22	Decloitre	1960	Terre Adélie	1	-66.73	140.00
23	Decloitre	1964	Terre Adélie	9	-66.73	140.00
24	Decloitre	1964	Archipel de Pointe Géologie	3	-66.67	140.02
25	Decloitre	1964	Ile Lamarck	1	-66.67	140.03
26	Decloitre	1964	Nunatak du Bon Docteur	3	-66.67	140.03
27	Decloitre	1964	Rochers Mathieu	3	-66.33	136.82
28	Sudzuki	1964	Langhovde	30	-69.22	39.75
29	Sudzuki	1964	Enderby land (Syowa)	12	-69.00	39.57
30	Heal	1965	Signy island	4	-60.72	-45.60
31	Heal	1965	Signy island	7	-60.72	-45.60
32	Heal	1965	Signy island	18	-60.72	-45.60
33	Sudzuki	1969	Langhovde	30	-69.22	39.75
34	Von Grospietsch	1971	Marion Islands	6	-46.88	37.87
35	Von Grospietsch	1971	Marion Islands	13	-46.88	37.87
36	Von Grospietsch	1971	Marion Islands	13	-46.88	37.87
37	Von Grospietsch	1971	Marion Islands	15	-46.88	37.87
38	Von Grospietsch	1971	Marion Islands	17	-46.88	37.87
39	Von Grospietsch	1971	Marion Islands	33	-46.88	37.87
40	Smith	1972	Elephant Island	9	-61.17	-55.23
41	Smith	1972	Elephant Island	12	-61.17	-55.23
42	Smith	1973	Signy island	17	-60.72	-45.60
43	Smith	1974	South Orkney Islands	9	-60.67	-45.67
44	Smith	1975	Ile de la Possession	4	-46.41	51.76
45	Smith	1975	Ile de la Possession	5	-46.41	51.76
46	Smith	1975	Ile de la Possession	6	-46.41	51.76
47	Smith	1975	Ile de la Possession	6	-46.41	51.76
48	Smith	1975	Ile de la Possession	6	-46.41	51.76
49	Bonnet	1981	Iles Kerguelen	50	-49.77	69.05
50	Smith and Headland	1983	South Georgia	18	-54.28	-36.42
51	Smith	1992	Southern Victoria land	5	-78.03	164.00
52	Smith	1992	Northern Victoria land	1	-77.60	163.08
53	Smith	1992	Ile island	11	-74.23	166.47
54	Smith	1992	Vestfjella	2	-73.03	-13.40
55	Smith	1992	Terre Mühlig Hofmannfjella	2	-71.87	4.45

56	Vincke et al	2004	Ile Possession	65	-46.40	51.75
57	Vincke et al	2004	Ile Possession	83	-46.40	51.75
58	Vincke et al	2004	Ile Possession	85	-46.40	51.75
59	Vincke et al	2006	Ile Possession	60	-46.40	51.75
60	Bastidas and Modenutti	2007	Lac Escondido	14	-41.05	-71.57
61	Vincke et al	2007	Ile Possession	44	-46.40	51.75
62	Heger et al	2009	Île d'Amsterdam	43	-37.68	77.52
63	Bamforth	2014	Tasmania	64	-42.67	146.62
64	Bamforth	2014	Nouvelle Zélande	93	-41.40	174.93
65	Bamforth	2014	Nouvelle Zélande	91	-38.87	176.48
66	Bamforth	2014	Nouvelle Zélande	93	-35.63	174.30
67	Leipnitz et al	2014	Plaine côtière Tramandai Rio Grande do Sul	101	-29.64	-50.01
68	Caffau et al	2015	Tiera del Fuego (Terre de Feu)	12	-54.50	-68.00
69	Mieczan and Adamczuk	2015	King George Island	15	-62.17	-58.47
70	Fernandez	2015	Désert d'Atacama	29	-29.98	-70.78
71	Deo Dias et al.	2016	Plaine d'inondation de la haute vallée de la rivière Parana (Brésil)	82	-22.75	-53.28

La diversité des amibes à thèques dans la zone antarctique et subantarctique a été bien étudiée, principalement au cours des dernières décennies: Antarctique (Smith, 1992; Smith, 1996), Falkland, Orkney du Sud (Smith, 1984; Smith, 1985; Smith and Wilkinson, 1986), Géorgie du Sud (Smith, 1978; Smith and Headlan, 1983); Brabant (Smith, 1987); Shetland du Sud (Smith, 1985; Smith and Tearle, 1985) ; îles Kerguelen (Bonnet, 1981); îles Crozet (Vincke et al., 2006); île Marion: (von Grospietsch, 1971); Géorgie du Sud (Smith, 1982). Toutes ces études ont révélé une grande majorité d'espèces cosmopolites. Seules quelques espèces montrent une distribution plus restreinte (Heger et al., 2009) ; un grand débat a notamment eu lieu avec *Apodera (Nebela) vas* (par exemple, Wilkinson, 1994).

Toutes ces études ont révélé la présence d'environ 30% de la faune connue de la zone tempérée nordique dans les îles subantarctiques. A noter qu'une paupérisation de la faune avec une latitude croissante a également été enregistrée (Smith, 1996).

Antarctique - En 1984-1985, 26 espèces ont été observées dans les terres de l'Antarctique (Smith, 1992). En 1992, on estimait 60 espèces (Smith, 1996). L'auteur a conclu que la température, l'humidité (fréquence des pluies et hauteurs de précipitations), le pH et les facteurs biogéographiques peuvent avoir une influence notable sur leur répartition et leur abondance. Le nombre d'espèces dépend fortement du stress environnemental. Cette diversité se répartit selon un gradient latitudinal avec une faible diversité en Terre Adélie en croissant en allant vers le Nord (Smith, 1996 240).

Îles Kerguelen - Seules deux études écologiques réalisées par Richter (1907) et Bonnet (1981) ont été publiées sur les amibes à thèques modernes à Kerguelen, Elles portent principalement sur l'estimation de la biodiversité. Richter a observé 7 espèces (Tableau 7). Plus tard, Bonnet a classé 53 échantillons basés sur les 50 espèces d'amibes à thèques observées le long de 2 gradients environnementaux (Tableau 7) : la disponibilité de l'eau et l'affinité édaphique-bryophytique. A noter la présence de *Microquadrula muscipila* se développant sur des cyanophycées dans une source

d'eaux chaudes (~ 60 ° C) près du Mont de la Tourmente (Bonnet, 1981). J'ai pu également les observer dans les sédiments lacustres (extrait d'un prélèvement de carotte échantillonnée dans le lac Armor par le projet PALAS en 2014) et des tourbières (tourbières des lacs Armor et Estacade, échantillonnées par le projet PALATIO en 2015). Les spécimens observés sont des thèques avec xénosomes qui construisent leurs tests en échantillonnant des grains minéraux dans leur environnement. Ces espèces sont connues pour être plus résistantes que celles construisant des thèques avec des plaquettes de silice minérale (produites ou prélevées) (Lousier and Parkinson, 1981b). L'archipel des Kerguelen reste sous échantillonné par rapport à d'autres îles du subantarctiques.

Ile d'Amsterdam - *Sphagnum*, bien qu'absente des autres îles subantarctiques, est omniprésente sur l'île d'Amsterdam, principalement sur les terrains les plus hauts et les plus humides (Van de Vijver et al., 2008). Les amibes à thèques ont déjà été décrites dans 80 échantillons de mousses (Heger et al., 2009) et un projet réalisé par Nathalie Van der Putten (PALATIO 1065 financé par IPEV) échantillonnait deux carottes du plateau des tourbières, et prévoyait une étude sur les amibes à thèques.

Ile de Géorgie du Sud - Entre 1978 et 1980, Smith (1983) a observé 18 espèces dans quatre sites colonisés par une végétation différente (1 - prairie sèche dominée par la fétuque *Festuca contracta*, la mousse *Chorisodontium aciphyllum* et le lichen *Cladonia* spp., 2 – une tourbière ombrotrophe par la mousse *Polytrichum alpestre*, *Chorisodontium aciphyllum* et *Juncus scheuchzerioides*. Cette accumulation de mousse est typique des zones antarctiques maritimes; 3- zone herbeuse, occupée par une communauté d'arbustes à feuilles caduques *Acaena magellanica* et 4- une zone humide dominée par la mousse *Tortula robusta* avec des plantes dispersées telles que *Rostkovia magellanica*. Ce dernier environnement abrite la plus grande population d'amibes à thèques. Le degré d'humidité est le premier facteur contraignant celle-ci et non la saisonnalité (Smith and Headlan, 1983). La dominance des espèces dépend du degré d'acidité des environnements.

Ile Orkney du Sud - Dans les 7 sites de prairies arctiques échantillonnées dans l'île de Signy, Smith (1984) n'a observé qu'une seule espèce (*Corythiondubium*) au sein de vingt autres protozoaires (mastigophora et ciliés). Les nombres de protozoaires sont les plus élevés dans les coussins d'*Adreacea* avec la plus grande humidité (Smith and Wilkinson, 1986).

Iles Brabant - Smith (1987) a observé quelques espèces avec une densité faible dans la mousse et l'herbe échantillonnées en 1984-1985 dans l'île Brabant (péninsule antarctique de l'Ouest). Les 7 espèces étaient *Centropyxis aerophila*, *Trigonopyxis arcula*, *Phryganella acropodia*, *Corythion dubium*, *Diffugia lucida*, *D. lanceolata* et *Assulina muscorum*. La faible diversité de la faune d'amibes à thèques n'a pas été expliquée.

Iles Shetland du Sud - Sur une série de théphras volcaniques, Smith (1985) a observé la colonisation par des protozoaires. Les amibes à thèques sont les colonisateurs les plus lents des protozoaires observés. L'auteur observe *Corythion dubium* après 12 ans puis *Assulina muscorum*, *Euglypha rotunda* et *E. Strigosa* après 150 ans.

Archipel de Crozet - L'étude la plus récente dans l'archipel de Crozet souligne 83 taxons appartenant à 21 genres observés dans 99 échantillons de mousses de l'île de la Possession (archipel de Crozet) (Vincke et al., 2004a). Seule la proportion change entre les points d'échantillonnage (Vincke et al., 2006). La proportion d'espèces dépend de l'humidité (Vincke et al.,

2004a), de la flore de bryophyte (Vincke et al., 2004a 263) et du pH (Vincke et al., 2004b). Les prairies arctiques de l'île des Crozet sont trop sèches et dépourvues d'amibes à thèques (Vincke et al., 2004c). Bien que Louisier et Parkinson (1981a) considèrent que les espèces portant des xénosomes¹ sont mieux conservées que les espèces avec des idiosomes², elles ne peuvent être appliquées aux observations à l'île de la Possession. Pour les auteurs, les changements dans la structure de la communauté sont dus à des changements environnementaux.

Ile Marion – von Grospietsch (1971) a observé de 6 à 33 espèces d'amibes à thèques sur l'île Marion.

Ile MacDonald - Aucune observation d'amibes à thèques n'a été effectuée sur l'île MacDonald, une île volcanique assez active (Stephenson et al., 2005). *Azorella*, une plante à fleurs d'Amérique du Sud, a été signalée et pourrait servir de substrat pour les amibes à thèques.

2.1.2.3 Synthèse sur la distribution de la biodiversité des amibes à thèques de l'hémisphère Sud et particulièrement la zone Antarctique et subantarctique

Les études sur les amibes à thèques sont largement présentées dans l'hémisphère Sud (Figure 2). Nous pouvons regretter l'absence d'études en Afrique méridionale. Le principal facteur de la distribution de la richesse est la latitude avec une paupérisation vers l'Antarctique (habituellement <10 espèces) (Figure 3). Au contraire, les études en Nouvelle-Zélande et au Brésil ont décrit beaucoup plus d'espèces, jusqu'à 101 (Leipnitz et al., 2014). Cette tendance est modulée par rapport aux conditions locales : par exemple, les sols du désert d'Atacama, bien qu'ils soient à 30 ° S sont pauvres en raison de la sécheresse de la région (Fernandez et al., 2015). Cette tendance devrait également être modulée par rapport à l'année d'étude (Figure 4) : depuis la première publication sur la présence d'amibes à thèques dans l'hémisphère sud par Richters (1907), le nombre d'espèces décrites dans l'environnement sous-antarctique n'a cessé d'augmenter. La raison première est l'augmentation du nombre de sites visités par zone. Par exemple, Richters n'a probablement visité qu'un nombre limité de sites dans l'archipel de Kerguelen et Bonnet 53, pour un total de 8 et 50 espèces décrites respectivement. La variété de l'environnement visité a également changé : Richters n'a observé que des amibes présentes dans des mousses et Bonnet, dans les sols, les mousses et les lacs. Les caractéristiques de l'habitat sont des facteurs clés qui gouvernent la biodiversité. Une certaine biodiversité peut sembler curieusement faible comme dans l'île d'Amsterdam où Heger et al. (2009) n'ont décrit que 43 espèces, alors que la latitude est de 37 ° S et que ce sont des tourbières qui ont été échantillonnées. La petite taille de l'île et son isolement sont peut être les explications de cette faible diversité.

¹ Xénosome : Particule exogène recyclée par l'amibe, utilisée pour protéger sa thèque. Ces xénosomes peuvent être des plaques de silice empruntées à d'autres amibes, des diatomées ou des grains minéraux.

² Idiosomes : Particules sécrétées par la cellule et incorporées dans la thèque de l'amibe. Ces idiosomes sont de nature soit organique, soit siliceuse, soit calcique.

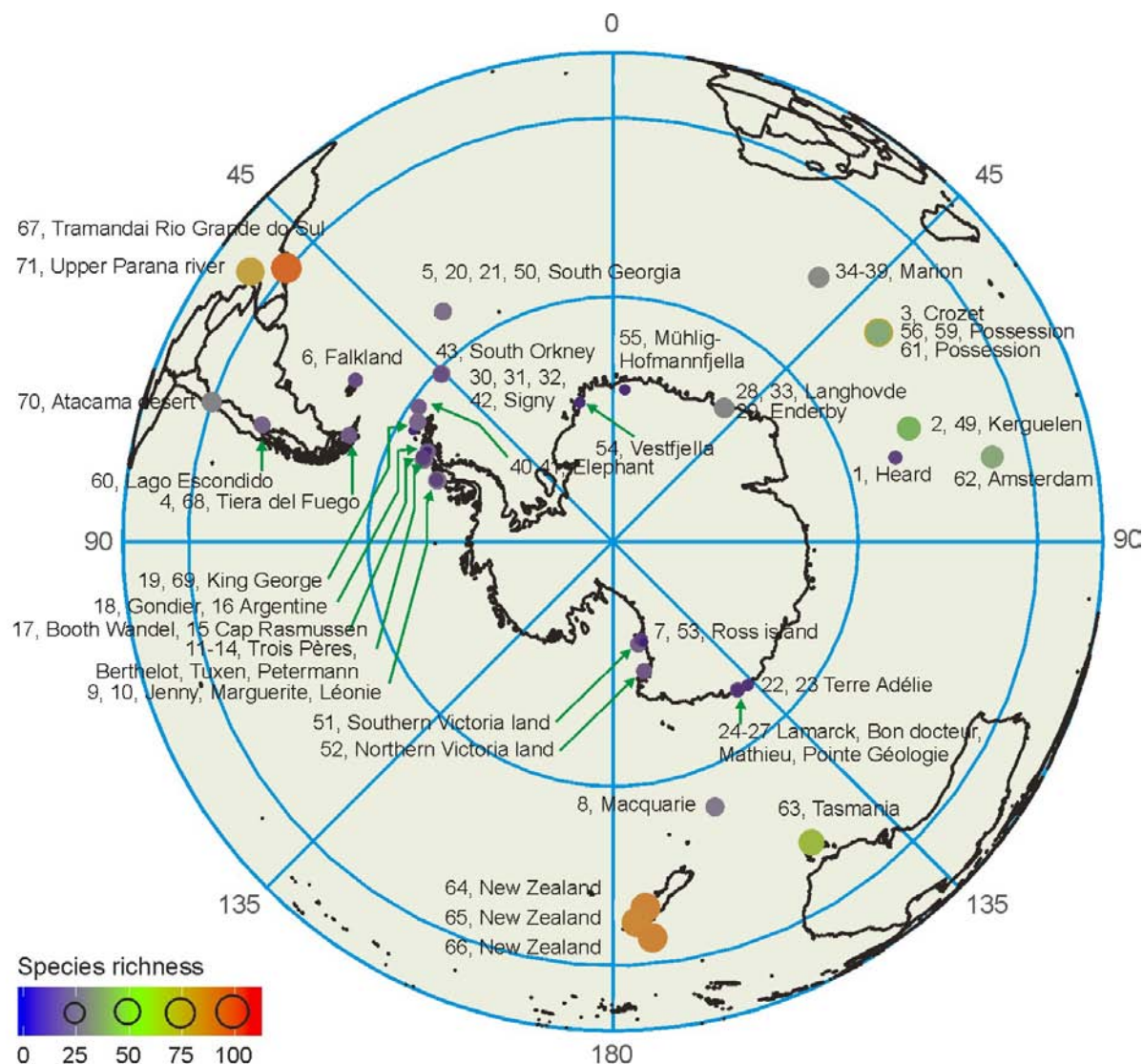


Figure 2: *Data mining* Localisation des études où les amibes à thèques sont mentionnées à l'échelle de l'hémisphère Sud. Le nombre d'espèces est tracé sous la forme d'un cercle de taille proportionnelle au nombre, tout en suivant un gradient de couleur. Les numéros des études font références au Tableau 7.

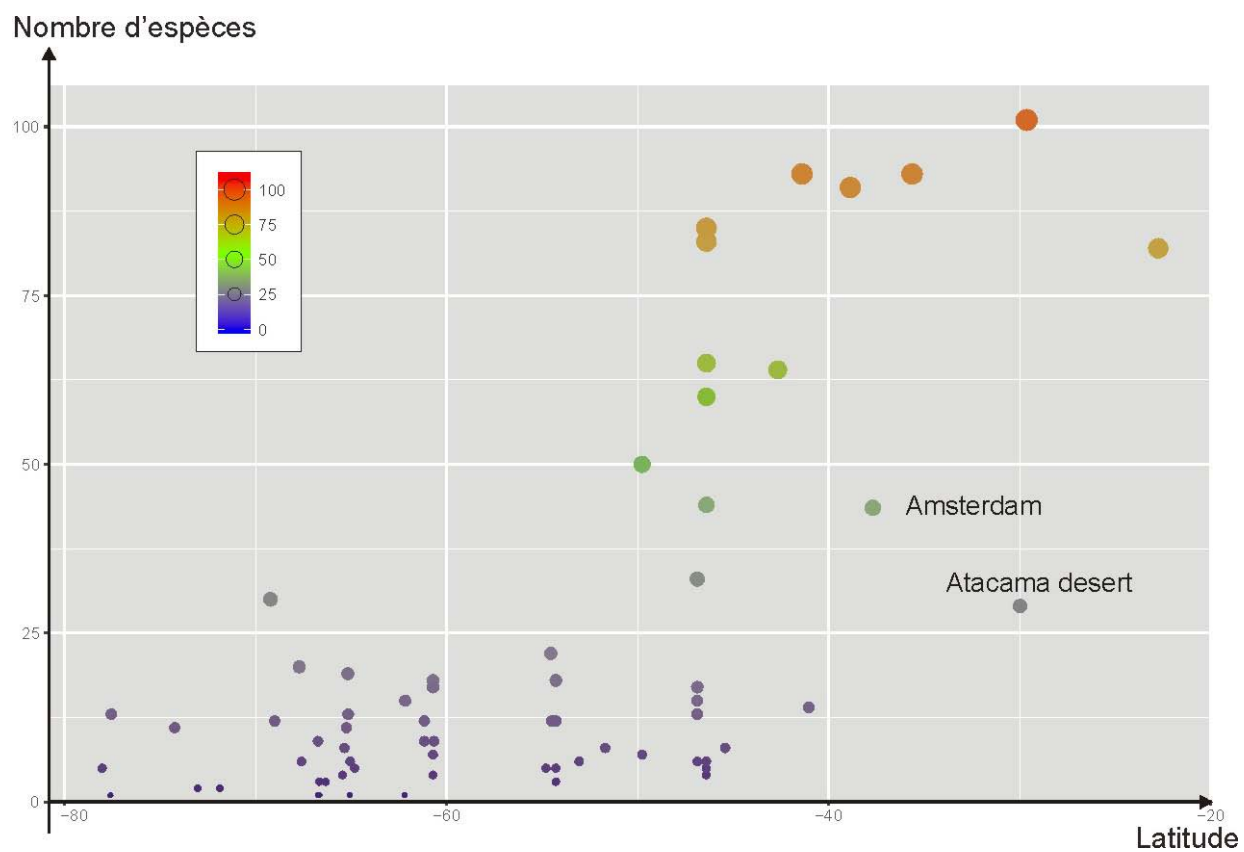


Figure 3 : Distribution de la richesse spécifique en fonction de la latitude des études..

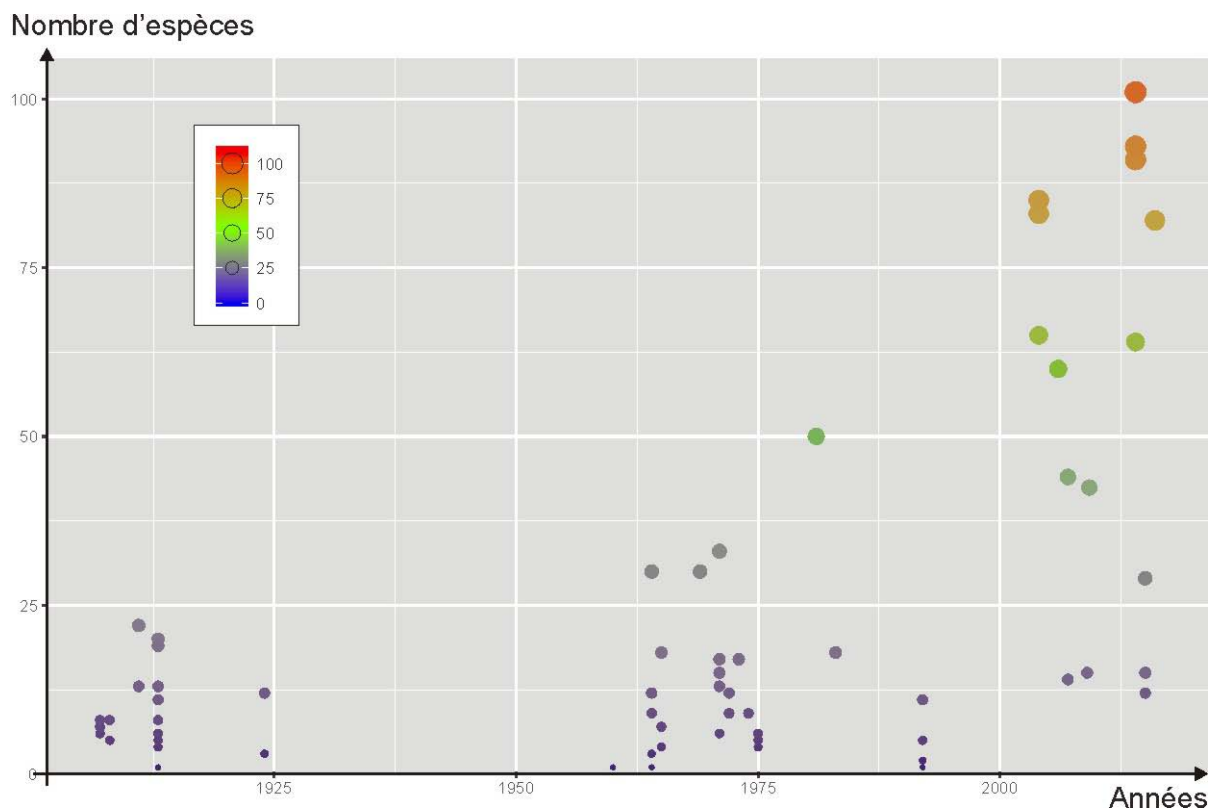


Figure 4 : Distribution de la richesse spécifique en fonction de l'année de publication.

Nous pouvons conclure que la biodiversité des amibes à thèques à l'échelle de l'hémisphère Sud évolue selon un gradient de paupérisation avec la latitude croissante, mais qu'elle est aussi liée à des problèmes de stratégie d'échantillonnage (souvent dépendantes des objectifs des études) et des contraintes climatiques locales.

2.1.3 Prospective – Utilisation des amibes à thèques comme proxy du climat dans la zone sub-antarctique - Projet KerBioClim (soumis à l'IPEV en septembre 2017)

2.1.3.1 L'archipel des Kerguelen

Découvert en 1772 par le navigateur français Chevalier Yves de Kerguelen-Tremarec, Kerguelen est la plus grande d'un groupe de 300 îles, qui forment l'archipel des Kerguelen. Les îles se situent au sommet des rides et microplaques de Kerguelen-Gaussberg (Bénard et al., 2010) et sont constituées d'une épaisse série de coulées de laves avec des roches magmatiques : des basaltes, des gabbros et des syénites (Guillaume et al., 2016). L'émission du basalte est d'âge Oligocène à actuel (Bénard et al., 2010). L'activité volcanique subsiste dans la zone Rallier du Baty (Sud-Ouest). Les fumeroles et les sources d'eau chaude sont situées près des limites de la calotte de glace provenant de la chambre magmatique encore assez chaude pour faire fondre la glace (Ballestracci and Nougier, 1984). Neuf éruptions ont eu lieu au cours des 12 000 dernières années à Rallier du Baty. La plus importante a 12 000 ans et la dernière 1 000 ans (Leloup Besson et al., 2016).

La glace couvre environ un tiers de l'île, avec le grand Glacier Cook. Le point le plus élevé à 1850 mètres est le mont Ross, couvert de glaciers. Le littoral de l'île principale est très irrégulier avec un grand nombre de péninsules liées à l'île principale par des isthmes étroits. Bien que l'île ait une taille de 120 km sur 140, aucun point n'est situé à plus de 20 kilomètres de la mer.

Le climat est océanique du type "subantarctique froid". Les saisons sont faiblement marquées; l'île est microthermale, avec une température moyenne d'hiver de 2 ° et une température d'été de 8 ° C. Les précipitations sont de 800mm par an sur la côte Est (Port aux Français) et 3000mm sur la côte ouest le long du relief exposé aux vents dominants (Frénott et al., 1997). Depuis les dernières décennies, le climat change: entre 1950 et 2000, la température annuelle moyenne a augmenté (particulièrement rapidement de 1962 à 1982 (Verfaillie et al., 2015)) et les précipitations ont diminué de 50% (Favier et al., 2016 (In press)).

Comme observé au travers des modèles de croissance des anneaux des arbres de l'Australie, de la Tasmanie et de la Patagonie, le changement du comportement du Mode Annulaire du Sud (SAM également connu sous le nom d'oscillation antarctique (AAO)) (essentiellement une mesure du gradient de pression entre l'hémisphère sud et les latitudes élevées) a été dominé par une phase positive depuis les années 1950 sans précédent au cours des 600 dernières années (Villalba et al., 2012). L'oscillation du SAM entraîne le mouvement et les changements d'intensité du flux de vents d'ouest qui circulent autour de l'Antarctique (Hartmann and Lo, 1998; Meredith et al., 2008). Ces valeurs positives du SAM correspondent à des vents d'ouest plus forts que la moyenne dans les latitudes moyennes (50S-70S) et des plus faibles dans les latitudes moyennes (30S-50S). Cela a un impact sur tout l'hémisphère Sud, soit directement avec la réduction des précipitations sur l'Australie (Delworth and Zeng, 2014), soit par l'intensification de l'Angola Low, un système continental de basse pression qui se développe normalement en été austral et est principalement situé sur l'Angola, ce qui a conduit au réchauffement de l'été sur l'Afrique du Sud (Manatsa et al., 2013).

À Kerguelen, la diminution des précipitations s'explique de la même manière par une réduction de la fréquence des événements de précipitations (non liée à une diminution de l'intensité des précipitations (Verfaillie et al., 2015)), ce qui a entraîné 77% des bilans de masses de glace négatifs lors des 50 dernières années (Favier et al., 2016 (In press)). Dans les deux études de Verfaillie et al. (2015) et Favier et al. (Favier et al., 2016 (In press)), les auteurs ont expliqué que le changement de trajectoire des fronts de précipitation vers le Sud était lié à de plus fréquents épisodes positifs du SAM. Par conséquent, l'archipel de Kerguelen est situé dans une région clé pour le suivi des changements climatiques.

2.1.3.2 Utilisation des amibes à thèques comme proxy du climat

Les amibes à thèques sont sensibles à un certain nombre de paramètres environnementaux qui contrôlent la densité et la diversité. Au niveau cellulaire, les paramètres environnementaux qui agissent directement ou indirectement sont le pH (par exemple, Mitchell et al., 1999; Swindles and Roe, 2007), le degré d'humidité (Mitchell et al., 1999), la disponibilité en nutriments et sources de nourritures (Gilbert et al., 2000a), la luminosité (Block et al., 2009; Robson et al., 2005), les polluants (Reinhardt et al., 1998; Scott et al., 2001), la composition minéralogique des grains de construction des thèques (Armynot du Châtelet et al., 2010; Armynot du Châtelet et al., 2013b). En excluant les environnements pollués, les amibes à thèques peuvent également être utilisées comme indicateurs climatiques (Chambers et al., 2012), principalement parce que tous ces paramètres sont directement ou indirectement liés au climat.

Le microclimat et les caractéristiques chimiques des sols sont les principaux moteurs des changements dans la composition de l'assemblage des protozoaires (par exemple, Tsyganov et al., 2013b) la richesse et la densité des espèces (Tsyganov et al., 2011). Les amibes à thèques figurent parmi les indicateurs du climat au même rang que des *proxys* classiques tels que les pollens ou le rapport isotopique $^{18}\text{O} / ^{16}\text{O}$ (Chambers et al., 2012).

Sensibilité à l'humidité - La sensibilité à l'humidité des amibes à thèques a été reconnue depuis plus d'un siècle (Leidy, 1879). De plus, les études menées au cours des dernières décennies ont démontré l'utilité des amibes à thèques en tant qu'indicateurs quantitatifs d'humidité de surface. Un grand nombre d'études ont démontré le rôle important de l'humidité du substrat dans la régulation de l'abondance, de la diversité des espèces et de la composition de l'assemblage des amibes dans les sols (Foissner, 1987; Lousier and Parkinson, 1984) et dans les mousses du genre *Sphagnum* (eg., Tolonen, 1986). Dans les tourbières, le rôle de la régulation de l'humidité du substrat sur les amibes à thèques a été utilisé pour l'étude du paléoclimat (Mitchell et al., 2008). Des modèles sont créés pour déterminer la profondeur optimale de la nappe phréatique (*Water Table Depth : WTD*) pour chaque taxon (Tsyganov et al., 2017). L'importance de l'humidité du substrat dans la régulation des assemblages d'amibes à thèques est liée au fait que l'eau est nécessaire pour l'activité des amibes. Néanmoins, dans les sols, les expériences in situ montrent que l'augmentation de la pluviométrie a réduit l'abondance moyenne et la richesse en espèces (Tsyganov et al., 2013a). L'humidité relative du substrat exige donc une adaptation spéciale des espèces à la survie, de sorte que les biotopes secs sont habités par un plus petit nombre d'espèces essentiellement xérophiles. Les espèces adaptées au déficit hydrique ont réduit la taille de la coquille pour atteindre des pores

plus petits dans les sols et habitent des films d'eau plus fins sur un substrat végétal, ou protègent les cellules de la dessiccation par l'invagination du pseudostome³ (Bonnet, 1975).

Sensibilité à la température - Les amibes à thèques sont plus sensibles aux variations de la température du sol au printemps qu'en hiver. Cela correspond respectivement à la saison de croissance du substrat végétal (pour les espèces concernées) et à la période de couverture de neige (Tsyganov, 2012). Sous l'enveloppe de neige, les amibes peuvent être enkystées, en attendant une période propice à la reproduction. Le réchauffement en été réduit la richesse des espèces et déplace la composition de l'assemblage vers la prédominance des espèces xérophiles⁴ (Tsyganov et al., 2012).

La température et l'humidité du substrat sont affectées par le climat local et sont également conditionnées par d'autres facteurs, tels que la topographie ou la végétation. La température du substrat dépend des conditions météorologiques, de la présence de la couverture du sol (végétation en été et neige en hiver) et des propriétés physiques du substrat. L'humidité du substrat, à son tour, est positivement liée aux précipitations, à sa capacité de retenue de l'eau et à une relation négative avec le ruissellement et l'évapotranspiration liés à la température. Une définition correcte des conditions optimales de développement des amibes à thèques en fonction de la température et de l'humidité du substrat est par conséquent un outil déterminant pour reconstruire les climats passés (Tsyganov, 2012).

2.1.3.3 Objectifs du projet KerBioClim

Le projet soumis à l'IPEV comporte aussi 2 autres volets, l'un axé sur la minéralogie des argiles (porté par Viviane Bout-Roumazeilles) et l'autre sur la géochimie de la matière organique (porté par Melesio Quijada). À partir de cet ensemble, le projet KERBIOCLIM est structuré avec quatre objectifs scientifiques principaux, eux-mêmes structurés sous la forme de trois objectifs scientifiques, chacun basé sur les trois volets spécifiques et une synthèse multidisciplinaire. L'objectif global du projet se concentre sur la structure spatiale de la biodiversité, des minéraux et des molécules organiques sur l'archipel de Kerguelen sous des régimes hydrographiques contrastés dans un contexte de changement climatique.

Les objectifs concernant les thécamoebiens sont d'abord une étude de la biodiversité des amibes à thèques, puis une évaluation et une reconstruction des changements climatiques.

Biodiversité des amibes à thèques - Bien que la plupart des espèces d'amibes à thèques soient cosmopolites (c'est-à-dire non restreintes à des régions spécifiques), il existe des variations régionales dans la composition de la communauté et certains taxons sont limités à certaines régions (Smith and Wilkinson, 1986; Wilkinson, 1994). L'applicabilité d'une fonction de transfert de reconstitution du climat basée sur les amibes est donc limitée dans l'espace. Bien que plusieurs fonctions de transfert aient été développées couvrant de nombreuses régions de tourbières européennes et nord-américaines (Booth and Jackson, 2003; Booth et al., 2004), il existe peu de jeux de données pour d'autres domaines, y compris l'ensemble de l'hémisphère Sud, à l'exception de la Nouvelle-Zélande (van Bellen et al., 2017; Wilmshurst et al., 2003). En raison de l'apparition d'espèces d'amibes à thèques qui peuvent être exclusives aux zones de l'hémisphère Sud, de l'Antarctique ou du Subantarctique, la création d'une fonction de transfert basée sur les amibes à

³ Pseudostome : Ouverture de la thèque de l'amibe par laquelle sortent les excroissances du cytoplasme sous la forme de pseudopodes utiles à la fixation, au déplacement et à la nutrition.

⁴ Xérophyles : Espèces qui vivent dans les milieux secs.

thèques pour cette région est une condition préalable essentielle aux reconstructions climatiques (Van Bellen et al., 2014). L'objectif est ainsi de cartographier la biodiversité des amibes à thèques dans l'archipel des Kerguelen et de la relier au gradient hygrométrique Ouest-Est très important et à la diversité des substrats (sols, tourbes et végétaux).

Evaluation et reconstruction des changements climatiques - Le climat de la région latitudinale de la zone Subantarctique est fortement influencé par le mode annulaire du sud (SAM), défini comme la différence de pressions moyennes zonales entre les latitudes moyennes de l'hémisphère sud et l'Antarctique. Un SAM positif représente une grande différence de pression entre les latitudes moyennes et l'Antarctique, ce qui entraîne une intensification et un changement de pôle du *jet stream* de l'hémisphère sud (Archer and Caldeira, 2008), fortement associé à la position et à l'intensité de la ceinture de vent de l'ouest (SWWB). Le modèle de précipitations régional de Kerguelen est alors une conséquence de ces changements de vents et de courants. L'accumulation de tourbe et les sédiments peuvent contenir des enregistrements importants des changements environnementaux passés. Dans le projet, la combinaison des observations sur les amibes, les minéraux argileux et la géochimie de la matière organique sera utilisée pour contraindre ces variations en tant qu'indicateurs clés au milieu d'une caractérisation multiproxy du géo- et du biosystème. Ainsi, l'objectif est d'établir une reconstruction du passé basée sur des approches minéralogiques, biologiques et biochimiques dans des carottes.

2.2 ETUDES A L'ECHELLE REGIONALE - BIODIVERSITE ET ESPECES INDICATRICES DE L'ENVIRONNEMENT A L'ECHELLE REGIONALE

Ce chapitre correspond à un projet d'article. L'ébauche de l'idée a été présentée lors du colloque EEC, Wimereux juin 2017 sous le titre « Benthic foraminifera distribution along the southern North Sea and the English Channel », par Eric Armynot du Châtelet, Vincent Bouchet, Fabio Francescangeli et Alain Trentesaux.

On pourra y trouver une synthèse des données dans les zones de transitions permettant la construction de modèles de relations environnements-faunes utilisés pour l'interprétation de données anciennes.

2.2.1 Introduction

A l'échelle globale on peut estimer la biodiversité présente et réaliser un dénombrement qui est fonction des grands traits globaux, comme les grandes distributions du climat et de la température. Cette estimation ne permet pas de comprendre plus en détail les effets de l'environnement sur la distribution des faunes. Pour cela, il faut donc opérer un changement d'échelle et se concentrer sur une aire géographique que l'on qualifiera de régionale. Avec une échelle plus locale, de nombreuses études traitent de l'effet des contraintes naturelles et anthropiques sur la distribution des foraminifères benthiques. Grâce aux relations environnements-foraminifères, il est possible de définir des indicateurs des paramètres naturels tout comme des paramètres perturbés (pollutions) (par exemple, Albani et al., 2007; Armynot du Châtelet et al., 2004) (Debenay et al., 1997) (Frontalini et al., 2009) (Mojtahid et al., 2006). Un indicateur de l'environnement est l'utilisation d'un organisme qui intègre les contraintes de pollution au sein d'un groupe de contraintes naturelles qui contribuent à la définition de l'environnement pollué ou non. Ces indicateurs environnementaux sont plus efficaces, car intégrateurs de multiples paramètres, qu'une analyse physique ou chimique unique. La plupart des études concernent de petites régions comme un estuaire (Debenay et al., 2003), une rivière (Albani et al., 2010) ou un port (Frontalini et al., 2009). Des essais de synthèse ont été réalisés à plus large échelle (Armynot du Châtelet and Debenay, 2010; Frontalini and Coccioni, 2011), mais seulement dans le but de démontrer que les foraminifères sont des indicateurs environnementaux efficaces et non de définir l'outil foraminifère comme indicateur de l'environnement à une échelle régionale. D'autre part, dans les environnements de transition terre-mer vivent un grand nombre d'espèces de foraminifères benthiques. Cependant, très peu d'entre elles sont bien connues notamment vis-à-vis de leurs besoins écologiques. La question fréquemment posée est de savoir où vivent-elles exactement. L'objectif de ce chapitre est ainsi de définir la biodiversité des foraminifères benthiques dans les aires côtières de transition (marais maritime, vasière intertidales, estuaires) avec une validité à l'échelle régionale (zone Manche Est et le Sud de la Mer du Nord = Zones marines Antifer, Pas-de-Calais, Tamise et Humber) et de déterminer les espèces indicatrices de ces zones.

2.2.2 Méthodes

La base de données utilisée pour l'étude est constituée à partir de données personnelles publiées ou non ainsi qu'extraites de la littérature. Les exigences communes pour les données collectées sont:

- les foraminifères doivent avoir été vivants (colorés au rose Bengale),
- les tableaux de comptages complets doivent être fournis,
- les échantillons doivent être géoréférencés spatialement (au moins au moyen d'une carte explicite), et
- la description de l'environnement doit être fournie.

La liste taxinomique a été mise à jour en alignant les noms sur le registre mondial des espèces marines (WoRMS Editorial Board, 2017). Des noms invalides et des synonymes sont ainsi évités. Les sous-espèces peu usitées, ont été ignorées et les spécimens concernés ont été regroupés sous le nom de l'espèce. Pour les calculs de diversité et de définition des espèces indicatrices, les individus attribués à un genre sans précision sur l'espèce (appelés concrètement sp ou spp) ont également été ignorés. La diversité est présentée par l'indice H' de Shannon. Les unités morphologiques utilisées pour la caractérisation environnementale sont les marais maritimes (hauts, moyens, bas), les vasières, les chenaux tidaux, les zones subtidales. Dans un premier temps, l'ensemble des données a été traité à l'aide d'une analyse multidimensionnelle non métrique (nMDS). La nMDS est calculée sur la matrice de dissimilarité de Bray-Curtis établie à partir de l'abondance relative des taxons > 5%. Dans un deuxième temps un arbre à inférence conditionnelle a été calculé. Il permet de définir le degré de structuration de la base de données par les différentes unités environnementales. Dans une troisième étape, je définis les espèces indicatrices selon la méthode proposée par Dufrene & Legendre (1997). Cette méthode consiste à affecter un indice de valeur de l'indicateur entre une espèce et chaque environnement, en identifiant le groupe ayant la plus haute valeur d'association. Des tests de permutation sont utilisés pour tester la signification statistique de la valeur.

Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2016) en utilisant les bibliothèques d'outils de base ainsi que *party* (Hothorn et al., 2006) pour calculer les arbres à inférence conditionnelle, *vegan* pour la diversité et la nMDS (Oksanen et al., 2016) et *indicspecies* (De Caceres and Legendre, 2009), *labdsv* (Roberts, 2016) et *made4* (Culhane et al., 2005) pour le calcul sur les espèces indicatrices.

2.2.3 Résultats

Vingt-deux sites ou études portent sur les foraminifères benthiques entre le sud de la mer du Nord et la Manche Est (Tableau 8 et Figure 5). 781 échantillons sont répertoriés avec des foraminifères vivants. Seulement 673 d'entre eux peuvent être utilisés à des fins statistiques. Par exemple, l'étude d'Alve et Murray (1994) a été supprimée parce que seules les données d'espèces dominantes sont fournies ou encore celle de Phleger (1970) a été supprimée car les localisations précises des sites échantillonnés n'ont pas été fournies.

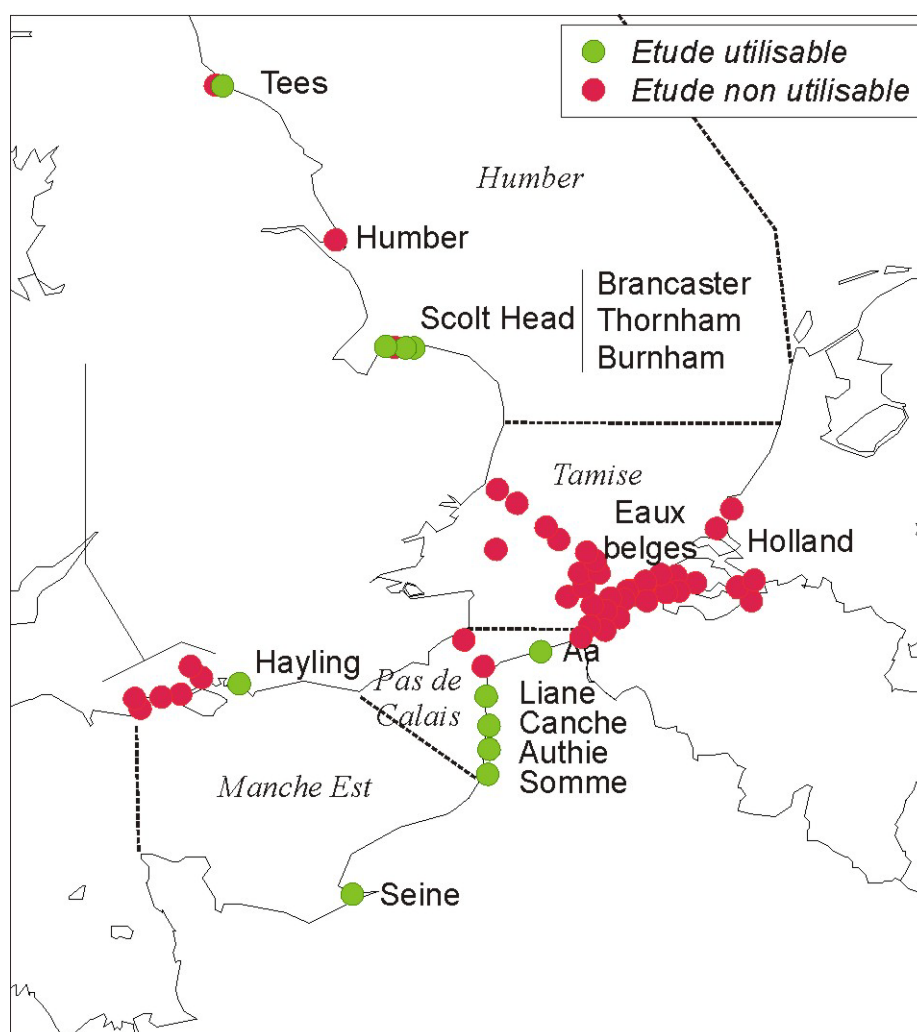


Figure 5: Carte de la distribution de toutes les aires d'étude portant sur les foraminifères benthiques dans la zone de la Manche Est et du sud de la Mer du Nord.

Tableau 8: Liste des publications portant sur les foraminifères benthiques dans les zones géographiques Manche Est, Pas de Calais, Tamis et Humber. Les caractéristiques des données sont indiquées. (Alve, 1990; Alve and Murray, 1994; Armynot du Châtelet et al., 2009; Armynot du Châtelet et al., Submitted; Armynot du Châtelet et al., 2011; Cushman, 1947; Debenay, 2009; Denis et al., 2016; Francescangeli et al., 2017 (In Press); Francescangeli et al., In prep; Horton, 1999; Horton et al., 1999; Horton and Murray, 2007; Murray, 1968; Murray, 1983; Phleger, 1970; Raux, 2014; Rosset-Moulinier, 1986; Saad and Wade, 2016; Sharifi et al., 1991; Swallow, 2000).

Etude	Année de publication	Site	Y	X	Vivant	Données fournies	Données utilisables
Cushman	1949	Eaux belges	51.792	2.172	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.717	2.292	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.539	2.700	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.950	1.850	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	52.042	1.667	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.650	1.683	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	50.900	1.533	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.075	1.350	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.800	2.167	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.350	2.850	Non	Non	Non

Cushman	1949	Eaux belges	51.250	2.817	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.233	2.883	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.200	2.750	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.167	2.717	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.269	2.783	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.167	2.617	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.150	2.583	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.100	2.550	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.350	3.067	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.383	3.117	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.283	2.683	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.233	2.650	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.500	3.350	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.433	3.400	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.467	3.450	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.350	3.217	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.333	2.950	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.383	3.250	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.433	3.283	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.367	2.983	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.483	3.483	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.433	3.017	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.467	3.317	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.417	3.517	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.400	3.383	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.417	3.550	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.283	2.917	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.483	3.183	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.433	3.150	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.358	2.408	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.418	2.535	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.529	2.628	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.435	2.569	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.301	2.619	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.561	2.664	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.508	2.503	Non	Non	Non
Cushman	1949	Eaux belges	51.628	2.563	Non	Non	Non
Murray	1968	Avon river	50.722	-1.759	Oui	Non	Non
Phleger	1970	Holland I	51.916	4.061	Oui	Part	Non
Phleger	1970	Holland III	51.403	4.106	Oui	Part	Non
Phleger	1970	Holland IV	51.469	4.282	Oui	Part	Non
Phleger	1970	Holland V	51.325	4.288	Oui	Part	Non
Phleger	1970	Holland VI	51.431	4.144	Oui	Part	Non
Phleger	1970	Holland VII	51.378	4.245	Oui	Part	Non
Phleger	1970	Holland VIII	51.447	3.684	Oui	Part	Non
Phleger	1970	Holland IX	51.782	3.889	Oui	Part	Non

Murray	1983	Exe river	50.619	-3.445	Oui	Non	Non
Rosset-Moulinier	1986	Manche	Not precisely		Part	Non	Non
Shafiri et al.	1991	Southampton water	50.861	-1.358	Oui	Non	Non
Alve and Murray	1994	Hamble	50.856	-1.308	Oui	Part	Non
Horton	1999	Tees	54.623	-1.215	Non	Oui	Non
Horton et al	1999	Arne peninsula	50.703	-2.029	Non	Non	Non
Horton et al	1999	Bury farm	50.903	-1.463	Non	Non	Non
Horton et al	1999	ScoltHead Brancaster	52.968	0.668	Non	Non	Non
Horton et al	1999	ScoltHead Thornham	52.966	0.572	Non	Non	Non
Horton et al	1999	Humber (Welwick marsh)	53.649	0.024	Non	Non	Non
Horton et al	1999	Tees (Cowpen marsh)	54.623	-1.215	Non	Non	Non
Swallow	2000	Hayling	50.804	-0.969	Oui	Oui	Oui
Alve and Murray	2001	Hamble	50.856	-1.308	Non	Non	Non
Horton and Edward	2006	Arne peninsula	50.703	-2.029	Non	Non	Non
Horton and Edward	2006	Newton bay	50.671	-1.998	Non	Non	Non
Horton and Edward	2006	Keyhaven marsh	50.726	-1.559	Non	Non	Non
Horton and Edward	2006	Bury farm	50.903	-1.463	Non	Non	Non
Horton and Murray	2007	Tees	54.623	-1.215	Oui	Oui	Oui
Armynot du Châtelet et al.	2009	Canche	50.535	1.599	Oui	Oui	Oui
Debenay	2009	Authie	50.372	1.597	Oui	Oui	Oui
Debenay	2009	Seine	49.453	0.208	Oui	Oui	Oui
Debenay	2009	Somme	50.229	1.597	Oui	Oui	Oui
Armynot du Châtelet et al.	2011	Liane	50.717	1.575	Oui	Oui	Oui
Raux 2014	2014	Liane	50.717	1.575	Oui	Oui	Oui
Denis et al	2015 (non publié)	Authie	50.372	1.597	Oui	Oui	Oui
Saad and Waad	2016	ScoltHead Brancaster	52.968	0.668	Oui	Oui	Oui
Saad and Waad	2016	ScoltHead Burnham	52.965	0.747	Oui	Oui	Oui
Saad and Waad	2016	ScoltHead Thornham	52.966	0.572	Oui	Oui	Oui
Francescangeli et al.	2017	Canche	50.535	1.599	Oui	Oui	Oui
Armynot du Châtelet et al.	soumise	Canche	50.535	1.599	Oui	Oui	Oui
Francescangeli et al.	in prep	Canche	50.535	1.599	Oui	Oui	Oui
Francescangeli et al.	in prep	Authie	50.372	1.597	Oui	Oui	Oui
Francescangeli et al.	in prep	Liane	50.717	1.575	Oui	Oui	Oui
Francescangeli et al.	in prep	Aa	51.003	2.110	Oui	Oui	Oui
Francescangeli et al.	in prep	Somme	50.215	1.567	Oui	Oui	Oui

Dans ces études utilisables, 85 espèces sont répertoriées. Certains noms de genre ont changé comme *Cribriolophidium* qui devient *Elphidium* et *Jadammina* qui devient *Entzia* mais conservent le nom de l'espèce. Dans d'autres cas, 2 noms peuvent décrire une même espèce ; on peut citer les synonymes *Quinqueloculina stelligera* qui devient *Miliolina schlumbergeri* ou *Porosononion simplex* qui est considérée comme une variété de *Haynesina depressula* ou *Pateoris hauerinoides* qui

devient *Miliolinella subrotunda* ou *Reophax moniliformis* qui devient *Scherochorella moniliformis*. *Elphidium pereirum* a été utilisé d'après le travail de Langer et Schmidt-Sinns en préparation, mais toujours pas dans WoRMS.

La diversité s'étage de 0 (échantillons avec un seul spécimen d'un seul échantillon) à 2,45 (Figure 6). Aucun gradient géographique clair de distribution n'est observé.

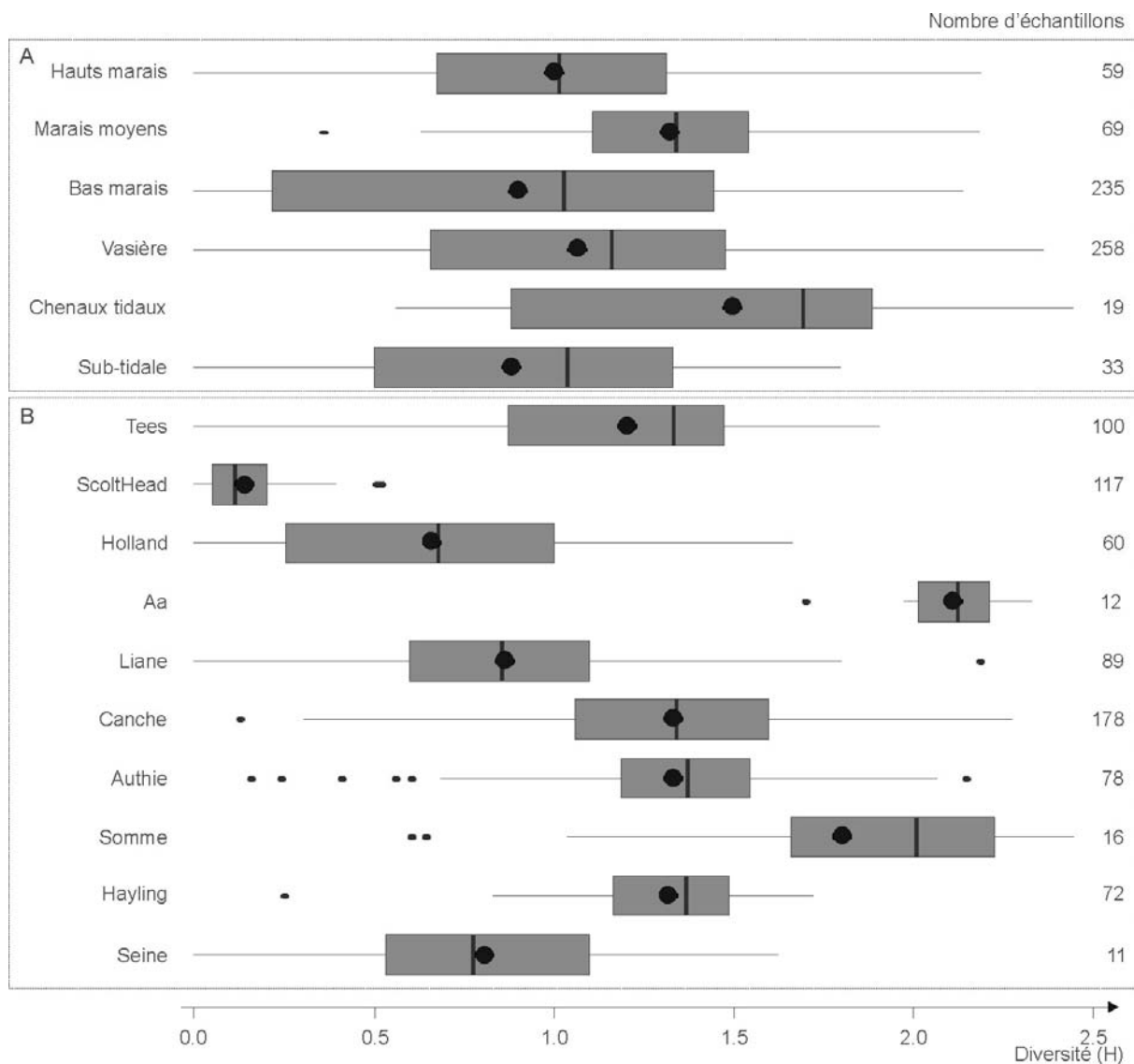


Figure 6 : Boîtes à moustaches montrant la diversité (H' de Shannon) calculé en groupant les échantillons par origine (A) ainsi que les aires d'études estuariennes (B). La ligne noire est la médiane et le cercle noir est la moyenne.

La densité s'échelonne de 0,02 à 180 foraminifères par cm^3 . La densité la plus basse est observée dans les environnements subtidaux et dans les estuaires de la Seine et de l'Aa. Les plus fortes densités sont observées dans le bas marais maritime ainsi que dans la région de Hayling.

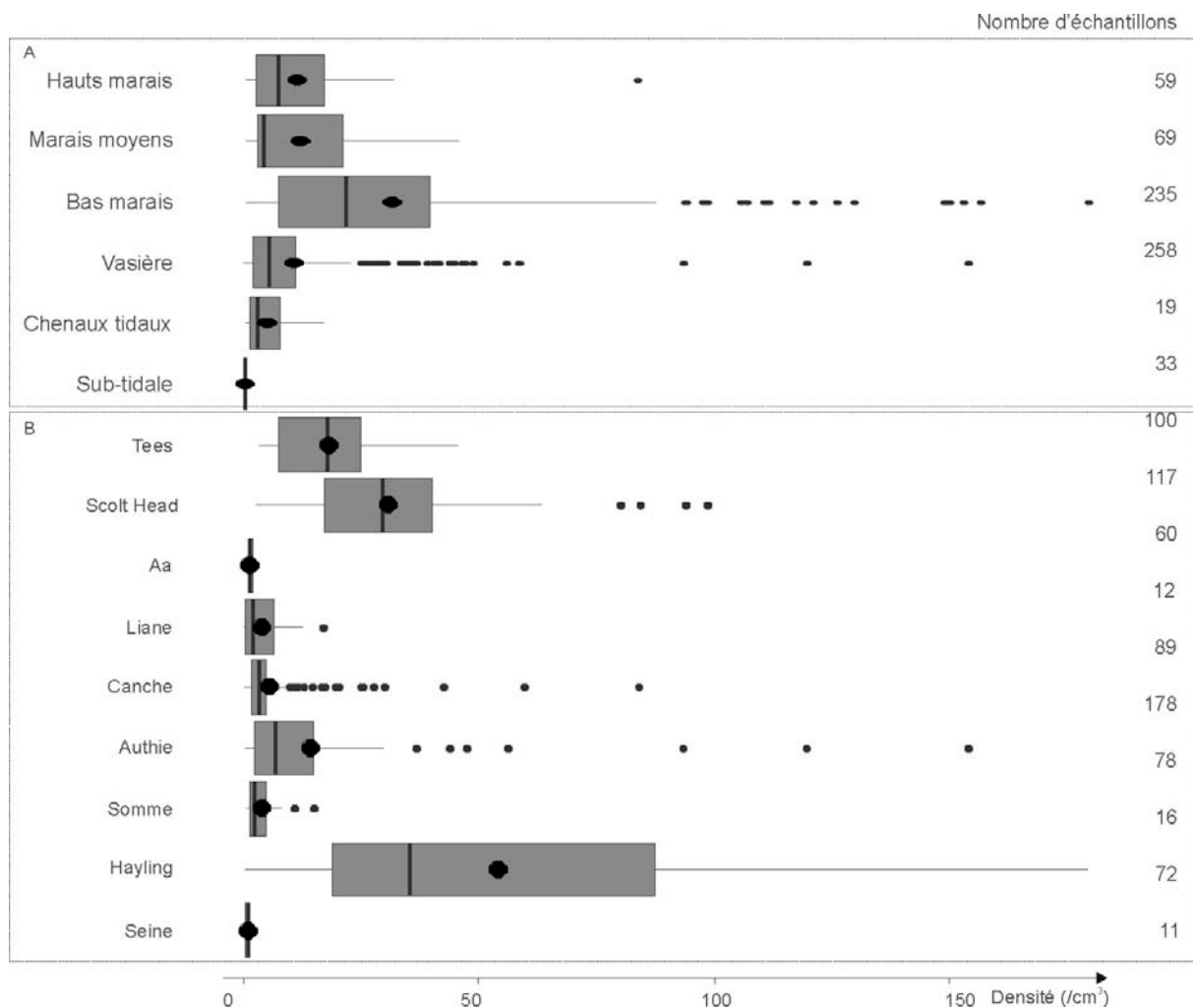


Figure 7 : Boîtes à moustaches montrant la densité des foraminifères pour 1 cm³ de sédiment. Les échantillons sont groupés par environnement (A) et par aires géographiques (B).

La nMDS (contrainte de 0.141) sépare les échantillons en suivant principalement un gradient d'élévation par rapport au niveau de la mer (Figure 8A). En particulier, la plupart des échantillons d'environnements subtidaux sont placés à des valeurs positives de l'axe nMDS1 et des valeurs négatives de l'axe nMDS2, alors que les échantillons des hauts marais sont du côté opposé du diagramme. Au milieu de ce gradient clair, un mélange d'échantillons de sources variées (autour du bas marais) est visible au cœur du diagramme.

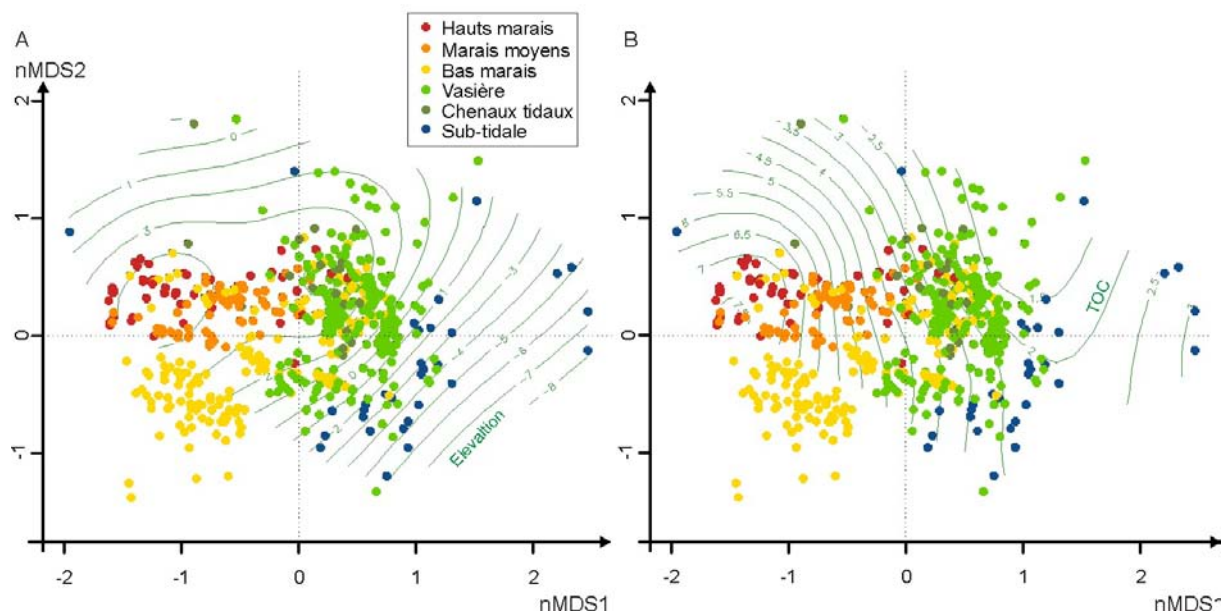


Figure 8: Dimensionnement multidimensionnel non métrique (NMDS) calculé à partir de la matrice de dissimilarité de Bray Curtis des proportions des foraminifères dans les échantillons. Le code couleur est ensuite ajouté en fonction des zones géographiques des échantillons. Les courbes de niveaux représentent l'altitude au dessus du niveau moyen des mers (A) et de la teneur en carbone organique (B).

Un gradient clair peut également être observé en superposant à la nMDS les proportions de TOC (Figure 8B). En conséquence, pour les échantillons considérés, la distribution pourrait être interprétée par un effet colinéaire du gradient d'altitude et du gradient de TOC.

Les arbres à inférences conditionnelles ont été effectués sur les 305 échantillons avec une caractérisation environnementale complète. Ces données proviennent des estuaires de la Canche (n = 178), de la Liane (n = 87), de la Somme (n = 16), de l'Aa (n = 12) et de l'Authie (n = 12). Pour le paramètre densité, l'étude d'origine (noté campagne dans la figure 9) est le principal paramètre de contrôle, suivi de la nature végétale et de l'estuaire. Les caractéristiques des sédiments, ainsi que le sable et la proportion de carbone organique total (TOC) sont des paramètres de structuration secondaires (Figure 9). L'élévation de l'échantillon permet la discrimination entre les échantillons après avoir séparé l'estuaire de la Liane (port de Boulogne-sur-Mer) des autres estuaires.

La caractérisation de la diversité provient d'un schéma plus simple (Figure 10). Le premier paramètre est la zone d'étude qui sépare le port de Boulogne-sur-Mer des estuaires moins anthropisés. Le deuxième paramètre clé est l'élévation des échantillons, avec une limite importante à 2,74 m au-dessus du niveau moyen de la mer. Cette limite se situe dans le bas marais maritime séparant la vasière du haut-marais.

A: Armynot du Châtelet et al., 2009
 B: Raux, 2014
 C: Armynot du Châtelet et al., 2011
 D: Francescangeli et al., accepted
 E: Armynot du Châtelet et al., submitted
 F: Francescangeli et al. in prep.

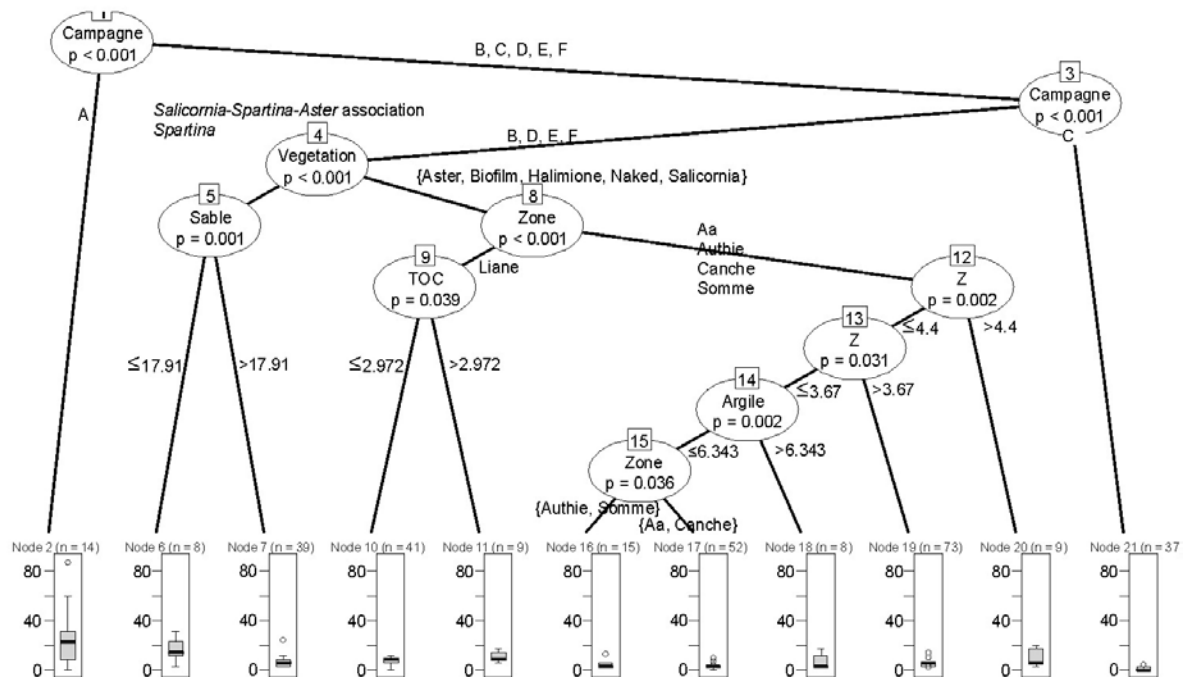


Figure 9: Arbre à inférences conditionnelles structurant la classification des densités des espèces en utilisant les variables explicatives ; les campagnes, le type de végétation, l'aire d'échantillonnage, la taille granulométrique des sédiments (proportions de sables, silts et argiles) et l'altitude comme variables explicatives. Pour les campagnes on n'utilise que les données complètes pour le calcul de la densité A: Armynot du Châtelet et al., 2009; B: Raux, 2014; C: Armynot du Châtelet et al., 2011; D: Francescangeli et al., accepté; E: Armynot du Châtelet et al., soumise; F: Francescangeli et al. in prep.

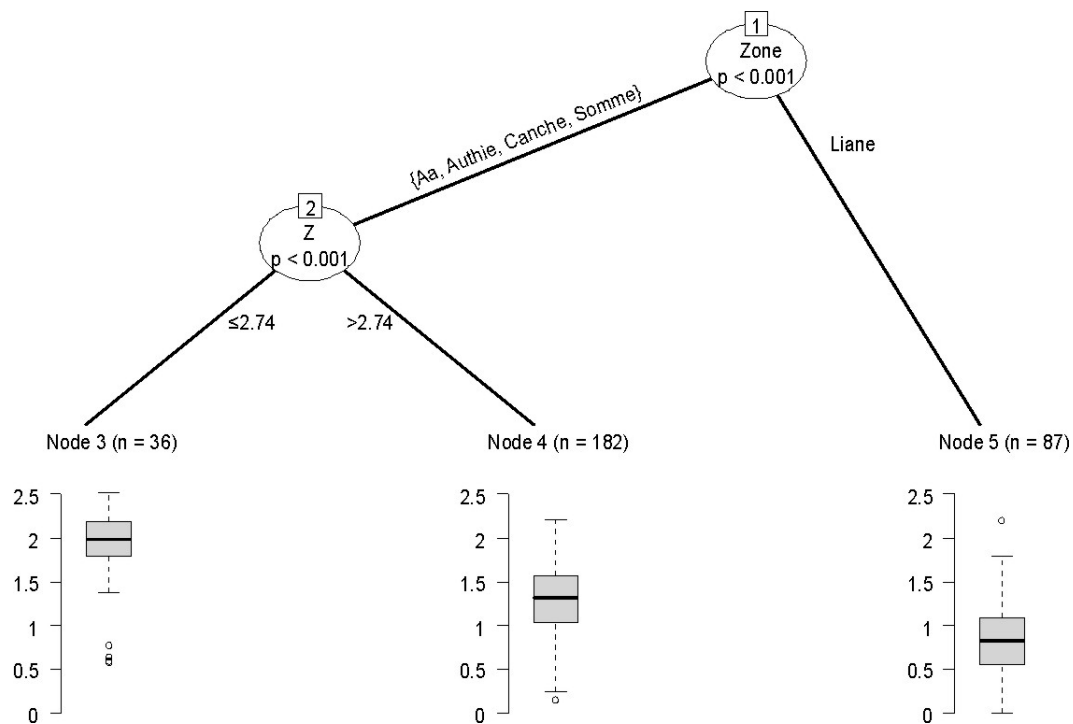


Figure 10: Arbre à inférence conditionnelle structurant la distribution de la diversité des espèces en utilisant les variables explicatives : les campagnes, le type de végétation, l'aire d'échantillonnage, la taille granulométrique des sédiments (proportions de sables, silts et argiles) et l'altitude.

En considérant la structuration en zones environnementales (subtidale, chenaux de marées, vasières, marais maritimes bas moyens et hauts) comme la clef de base pour expliquer la distribution des foraminifères, le calcul des espèces indicatrices montre que, sur les 49 espèces qui atteignent au moins 5% dans au moins un échantillon, 33 pourraient être considérées comme des espèces indicatrices significatives d'une des zones environnementales distinctes. Ces espèces sont des indicatrices de un à cinq environnements groupés (Figure 11). Nous pouvons citer des espèces bien connues que nous arrivons ici à assigner, telles que *Ammonia tepida*, indicatrice des vasières et des chenaux de marées, *Entzia macrescens* et *Trochammina inflata* affectées aux marais moyens et hauts, *Miliammina fusca* assignée à tout le marais, ou enfin *Haynesina germanica* assignée comme espèce indicatrice de tout l'environnement de transition.



	6-Sub-tidale	5-Chenaux tidaux	4-Vasière	3-Bas marais	2-Marais moyens	1-Hauts marais	
<i>Ammonia beccarii</i>	0	0	0	1	0	0	***
<i>Ammonia tepida</i>	0	1	1	0	0	0	***
<i>Arenoparrella mexicana</i>	0	1	0	0	0	0	***
<i>Balticammina pseudomacrescens</i>	0	0	0	0	1	1	*
<i>Bolivina dilatata</i>	0	1	1	0	0	0	*
<i>Bolivina pseudoplicata</i>	1	0	1	0	0	0	***
<i>Bolivina robusta</i>	0	1	0	0	0	0	**
<i>Bolivina striatula</i>	0	0	1	0	0	0	*
<i>Bolivina variabilis</i>	1	1	1	0	0	1	***
<i>Bolivinellina pseudopunctata</i>	0	1	0	0	0	0	***
<i>Bulimina elegans</i>	1	1	0	0	0	0	***
<i>Buliminella elegantissima</i>	1	1	1	0	0	1	***
<i>Cornuspira involvens</i>	0	1	0	1	1	1	**
<i>Criboelphidium excavatum</i>	1	1	1	0	1	0	***
<i>Criboelphidium incertum</i>	1	1	1	0	0	0	*
<i>Criboelphidium magellanicum</i>	1	0	0	0	0	0	***
<i>Discorbis vilardeboanus</i>	0	1	1	0	0	1	*
<i>Elphidium cuvillieri</i>	0	1	0	0	0	0	**
<i>Elphidium gerthi</i>	0	1	1	0	1	0	***
<i>Elphidium gunteri</i>	0	0	1	0	0	0	*
<i>Elphidium margaritaceum</i>	0	1	0	0	0	0	***
<i>Elphidium pulvereum</i>	0	0	1	0	0	0	**
<i>Elphidium williamsoni</i>	0	1	1	1	1	1	***
<i>Entzia macrescens</i>	0	0	0	0	1	1	***
<i>Haynesina germanica</i>	1	1	1	1	1	0	***
<i>Hopkinsina atlantica</i>	0	1	0	0	0	0	***
<i>Lepidodeuterammina eddystonensis</i>	0	1	0	0	0	0	***
<i>Miliammina fusca</i>	0	0	0	1	1	1	***
<i>Miliolinella subrotunda</i>	0	1	0	0	0	0	*
<i>Quinqueloculina oblonga</i>	0	0	0	1	0	0	***
<i>Quinqueloculina seminula</i>	0	1	0	0	1	1	***
<i>Stainforthia fusiformis</i>	1	1	0	0	0	0	**
<i>Trochammina inflata</i>	0	0	0	0	1	1	***

Figure 11: Distribution des espèces indicatrices le long de gradient environnemental des zones de transition terre-mer. Le degré de significativité est donné par : 0 '***' 0.001 '***' 0.01 '*' 0.05.

2.2.4 Discussion : Quelle est la dimension de la biodiversité à l'échelle régionale ?

La biodiversité à l'échelle régionale est loin d'être une constante avec de forts écarts de densité et de diversité au sein des sites et entre les sites. Sur la base des données utilisées ici, il n'est pas possible de donner les causes détaillées de cette variabilité. Néanmoins les densités et diversités entrent dans des gammes classiques qui sont citées par exemple dans les ouvrages de synthèse de Murray (2006) ou Scott et al. (Scott et al., 2001). Pour toutes les études dans ces environnements de transition, il y a toujours en moyenne entre 10 et 40 espèces vivantes recensées et une densité variant de peu à quelques centaines de foraminifères benthiques par cm³. En cela, les estuaires de la région s'étendant de la Manche Est à la mer du Nord sont assez représentatifs de ceux que l'on peut observer de par le monde dans des régions avec des caractéristiques climatiques similaires. A noter par exemple que le recensement actuel de la biodiversité de la zone géographique mer Méditerranée que l'on a entrepris, Fabrizio Frontalini et moi-même, nous porte le nombre d'espèces décrites de 400 en 1991 (Cimerman and Langer, 1991) à près de 2 000. Il y a donc un effet lié au climat, mais également un effet lié à l'effort de recherche tout comme j'ai pu le signaler sur la biodiversité à l'échelle hémisphérique des thécamœbiens.

Dans la zone de transition, ce sont les zones de bas marais maritime qui sont les plus densément peuplées. Ces zones correspondent aux environnements peut être les moins contraints. Cet environnement est sans doute ni trop dynamique comme on peut le trouver dans les chenaux, ni avec de trop forts écarts de salinité comme les hauts marais. Cet environnement comporte sans doute un équilibre des d'apports nutritifs sur un substrat stabilisé. Nous discuterons plus en détails des facteurs contrôlant la distribution de la faune dans les chapitres suivants

2.2.5 Discussion : Y a-t-il une distribution des espèces par unité géomorphologique ? Peut-on définir des espèces indicatrices à une échelle régionale?

Par le calcul, il est possible d'assigner des espèces aux ensembles environnementaux des zones de transition, depuis la zone subtidale jusqu'au haut-marais maritime en passant par la vasière intertidale, les chenaux tidaux et les bas et moyens marais maritimes. Ce genre d'assignation / regroupement par affinité écologique (stratégie de vie : endofaune, épifaune, épiphyte, oxique, disoxique, anoxique, distribution selon la bathymétrie, température, salinité) et/ou caractéristiques écomorphologiques (voir chapitre 3.2), a déjà été tenté par des observations d'échantillons ponctuels puis utilisé pour des interprétations paléo environnementales (Baltzer et al., 2014; Frontalini et al., 2014; Goubert et al., 2001; Mokeddem et al., 2010). Concrètement Baltzer et al. (2014) décrivent *Haynesina germanica* et *Ammonia tepida* dans les eaux saumâtres et *Jadammina macrescens* et *Elphidium williamsoni* dans les marais. Les auteurs décrivent un assemblage liant les deux. Il correspond à une zone subtidale à intertidale ou peu profonde avec des apports d'eaux douces qui peuvent être associés au développement d'un marais maritime. Avec un assemblage dominé par *Ammonia tepida*, c'est un environnement baigné d'eaux saumâtres que l'on doit imaginer. Les résultats sur l'assignation des espèces obtenue ici sont en accord avec ces observations. On peut néanmoins être un peu plus précis avec *Ammonia tepida* significative uniquement entre la vasière intertidale et le bas marais maritime. De la même façon, on limitera le premier assemblage décrit par Balzer et al. (2014) avec *Elphidium williamsoni* qui sera significatif uniquement dans la vasière intertidale et le bas marais maritime. Enfin il faut noter que l'espèce, très souvent décrite *Haynesina germanica*, est une espèce indicatrice dans tous les

environnements depuis la zone sub-tidale jusqu'au marais moyen. Même si elle est significative, elle reste typique de la zone de transition terre-mer au sens large mais ne donne pas plus de précision.

En comparant des environnements beaucoup plus dissemblables, on devrait trouver des espèces beaucoup plus différentes (espèces franchement marines, différentes des espèces côtières). Ce sont ces différences plus tranchées, qui permettent les reconstitutions de la transgression holocène avec le passage des environnements franchement marins aux environnements subtidaux peu profonds (Delaine et al., 2015) (Baltzer et al., 2014) ou encore des environnements de transition aux environnements côtiers avec le passage des foraminifères aux thécamoebiens (Shennan et al., 1999).

2.3 ETUDES A L'ECHELLE LOCALE – SIGNIFICATION DES REPLICAS SUR LES CONCLUSIONS APPORTEES AUX ETUDES ENVIRONNEMENTALES ET PALEO-ENVIRONNEMENTALES

Ce chapitre correspond à un article exploratoire du phénomène soumis à Methods in Ecology and Evolution sous le titre "Significance of replicates: Environmental and paleoenvironmental studies on benthic foraminifera and testate amoebae" par Eric Armynot du Châtelet, Fabrizio Frontalini et Fabio Francescangeli. Afin d'aller plus loin dans les investigations et de tester, entre autre, la reproductibilité des phénomènes observés, un projet a été déposé auprès du CNRS dans le cadre de l'appel d'offre 2017 TelluS INTERVIE sous le titre « ONSET : effet de la micro-variabilité spatiale de la microfaune sur l'interprétation des enregistrements fossiles ».

On pourra y lire une discussion sur la variabilité spatiale de la faune et les conséquences sur les techniques de prélèvements et l'interprétation des données déjà publiées.

2.3.1 Introduction

Avec une étude à l'échelle régionale, on s'aperçoit que la distribution des assemblages d'espèces est intimement liée à l'ensemble géomorphologique sur lequel elles se développent, tout particulièrement dans les environnements de transition que sont mes zones d'étude. Ces ensembles géomorphologiques correspondent à des aires définies avec des contraintes locales les plus homogènes possibles, établies le long de gradients tels que l'altitude ou la salinité. Néanmoins, en changeant encore une fois d'échelle, les paramètres locaux de l'environnement (à l'échelle de la zone de prélèvements) peuvent apparaître fortement hétérogènes conduisant à une potentielle complexification des modèles de relations faune-environnements.

Grâce à leurs habitats marins et continentaux, les foraminifères et les thécamœbiens sont des indicateurs de l'environnement, valables dans les zones de transition tels que les vasières et les marais maritimes. Cependant, dans des régions telles que les littoraux picards de Manche et mer du Nord, les environnements sont soumis à un régime de marées hypertidales (marnage de l'ordre de 9 m) conduisant à un environnement très dynamique. A l'échelle de la zone d'échantillonnage, les sédiments et leur contenu sont par conséquent brassés. On cherche alors à comprendre la variabilité de la distribution à l'échelle de la zone d'échantillonnage (ie. 1m²). Une question constitue un point clef pour une application correcte des foraminifères et des thécamœbiens dans les études environnementales et paléoenvironnementales : quel est le nombre de répliques d'échantillonnage nécessaire pour circonscrire la variabilité spatiale des foraminifères et des thécamœbiens ?

Cette variabilité spatiale, et la distribution en taches qui en découle, est décrite en anglais sous le terme de *patchiness*. A cause du *patchiness*, les études environnementales basées sur les foraminifères et les thécamœbiens ont besoin d'une vraie stratégie d'échantillonnage (Boltovskoy and Lena, 1969; Buzas, 1970; Buzas et al., 2002; Mitchell et al., 2000; Schafer, 1971). Une étude avec une échelle géographie large peut avoir des résultats biaisés si la stratégie d'échantillonnage n'a pas été circonscrite à cette échelle. Le *patchiness* peut être causé par une hétérogénéité des

caractéristiques du sédiment comme la présence de rides, de fentes de dessiccation ou de bioturbations (Debenay et al., 2015), par la différence d'altitude, la nature de la flore (Mitchell et al., 2000), la profondeur d'eau, le taux d'exposition ou encore la présence des algues (Hohenegger et al., 1989). Toutes ces variables, physiques, chimiques et biologiques entraînent un *patchiness* à l'échelle de la zone d'échantillonnage pour la distribution du meiobenthos incluant les foraminifères et les thécamœbiens.

Il est connu depuis longtemps que le *patchiness* affecte la distribution des organismes. Par conséquent, dans les études écologiques, un nombre approprié de répliques (communément 3 à 6) est considéré pour limiter l'effet du *patchiness* (Seuront and Spilmont, 2002). Cependant, ce nombre de répliques est très rarement discuté. Pour les foraminifères, la méthode la plus précise pour examiner la distribution spatiale est l'utilisation de cellules contiguës (Buzas et al., 2015). Seules trois études ont été réalisées (Buzas, 1968; Olsson and Eriksson, 1974) dans (Buzas et al., 2015) et (Hohenegger et al., 1989). De ces études, il ressort que le *patchiness* intervient à une échelle de 10 à 100 cm. Pour les thécamœbiens, cette question a été traitée une seule fois avec une technique similaire d'échantillonnage de cellules contiguës dans des tourbières à sphaignes, mais jamais dans des sédiments ou des sols (Mitchell et al., 2000).

Dès que le degré de *patchiness* est évalué, il est possible de définir le nombre de répliques adapté à l'échantillonnage pour pouvoir éviter une telle hétérogénéité à grande échelle. Cependant, seuls deux articles ont discuté le problème dans lesquels deux (Buzas et al., 1993) ou trois répliques (e.g. Avnaim-Katav et al., 2016; Swallow, 2000) sont considérés. Schafer (1971) propose d'utiliser la moyenne ou la valeur modale calculée entre les trois à six répliques. Swallow (2000) quant à elle, suggère que trois répliques sont suffisants pour capturer la micro-variabilité des foraminifères benthiques. De la même façon, trois répliques ont été considérés comme suffisants pour déterminer le statut de qualité écologique dans des bassins des côtes du Skagerrak en Norvège (Bouchet et al., 2012). D'un autre côté, Brooks (1967) mentionne que 7 à 10 répliques par échantillon sont nécessaires pour calculer une moyenne correcte. Pour toutes ces études, il n'y a jamais eu de validation du nombre minimal de répliques pour capturer la variabilité spatiale de la faune. Par conséquent, en théorie, toute application basée sur l'interprétation de la diversité, de la densité ou même d'un assemblage faunistique ne serait pas valide.

L'objectif de ce chapitre est donc de décrire la variabilité de la distribution de la faune à l'échelle de la zone d'échantillonnage et de déterminer le nombre minimal de répliques nécessaire pour une étude environnementale basée sur les foraminifères et les thécamœbiens. De façon à pouvoir appliquer ces résultats aux environnements passés, cette étude est menée non seulement sur la faune vivante, mais aussi sur la faune morte sur le point d'être ensevelie et fossilisée ; celle-ci sera prise en compte dans les études paléo-environnementales.

2.3.2 Matériel et méthodes

2.3.2.1 Aire d'étude et stratégie d'échantillonnage

Cette étude a été menée dans la zone de transition entre la vasière et les marais maritimes dans l'estuaire de la Canche avec son régime hypertidal. Sur une zone d'échantillonnage d'un mètre carré structurée par une grille de 10 x 10 cellules de 100 cm² chacune, on prélève 49 échantillons sur 1 cm de profondeur. Les échantillons prélevés de manière systématique et aléatoire couvrent toutes les zones végétalisées et nues (Figure 12).

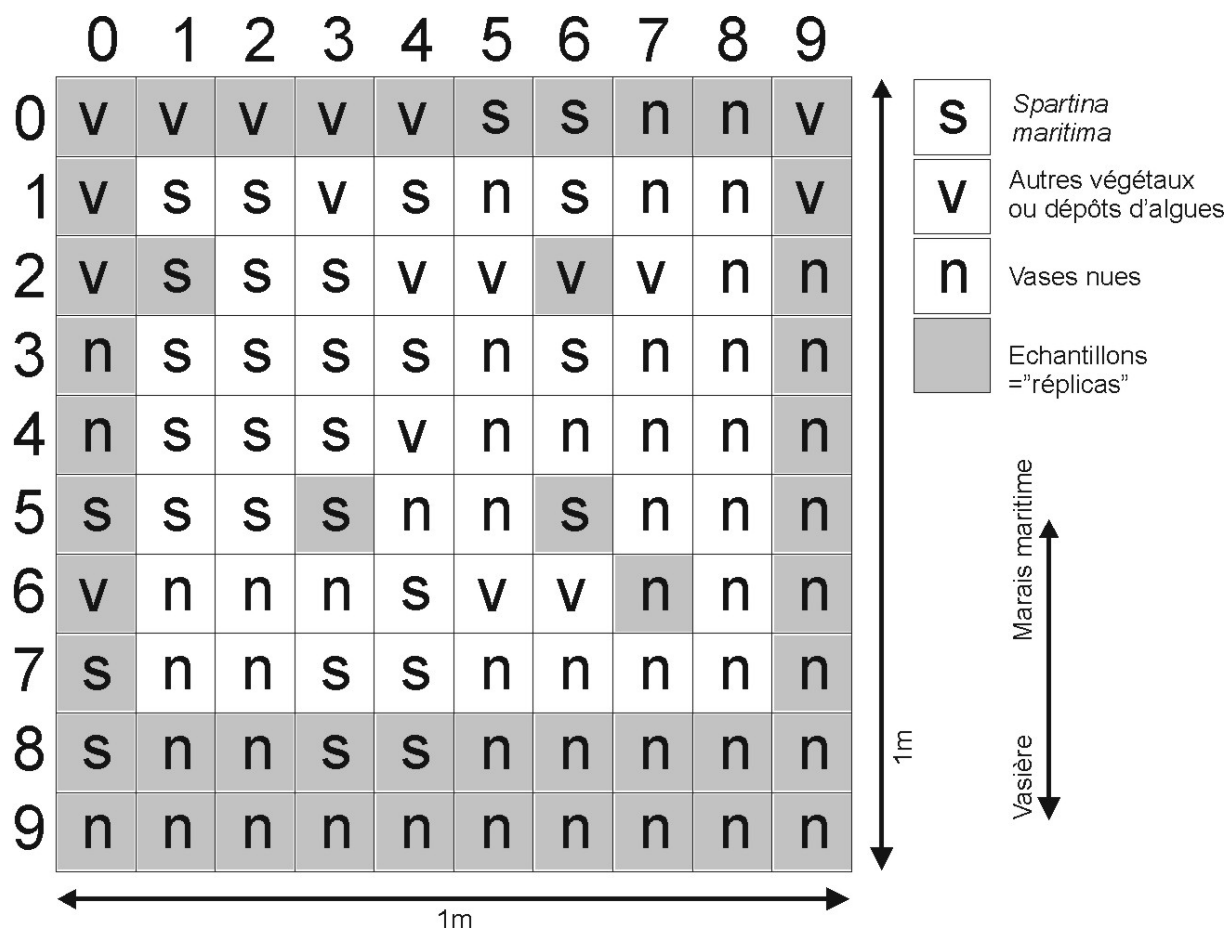


Figure 12 : Echantillonnage systématique et aléatoire (cases grises) de cellules de 10 cm x 10 cm au sein d'une zone de 1 m². Le substrat végétalisé est également reporté. Il est colonisé soit par *Spartina maritima*, soit par des débris de macros algues (Ulves), soit sans végétation.

Pour l'étude de la faune, les sédiments sont traités en suivant les méthodes classiques. Ensuite, pour déterminer le nombre d'échantillons nécessaires pour une estimation correcte de la densité, on utilise une technique similaire à Spilmont et al. (2011) sur la base de travaux développés par Bartoli et al. (2003). Avec une technique de *bootstrap*, on ré-échantillonne de manière aléatoire 1000 ensembles de n sous-échantillons parmi les 49. Pour chacun des ensembles, on calcule la différence entre la densité moyenne (mD) et la vraie densité (tD) calculée à partir de la moyenne connue sur les 49 échantillons. Cette différence est l'erreur d :

$$d = \frac{|tD - mD|}{tD}$$

Le nombre d'échantillons nécessaires pour estimer la densité moyenne a été déterminé comme étant le n le plus bas où 95% de l'intervalle de confiance atteint une valeur de $d \leq 0.05$, signifiant que la densité moyenne est située dans l'intervalle « vraie moyenne $\pm 5\%$ ».

2.3.3 Résultats

2.3.3.1 Comparaison de la faune morte et de la faune vivante

Au total 59 taxons (quatre de thécamœbiens et 55 de foraminifères) et 147 (sept de thécamœbiens et 140 de foraminifères) ont été identifiés dans la faune vivante et morte respectivement. La diversité dans la thanatocénose est deux fois supérieure à celle de l'assemblage vivant (en moyenne $H' = 2.89$ vs 1.29). Il n'existe pas de relation entre les 2 assemblages ni linéaire ni autre. Les espèces ont été regroupées en 11 affinités environnementales / écologiques, en développant ce qui a été observé au chapitre précédent, les assemblages vivants et morts n'ont pas la même structure (Figure 13). L'assemblage vivant est essentiellement constitué d'espèces de marais maritimes et de chenaux de marée alors que les espèces plus marines représentent plus de 25% des individus dans la faune morte accompagnant les précédentes.

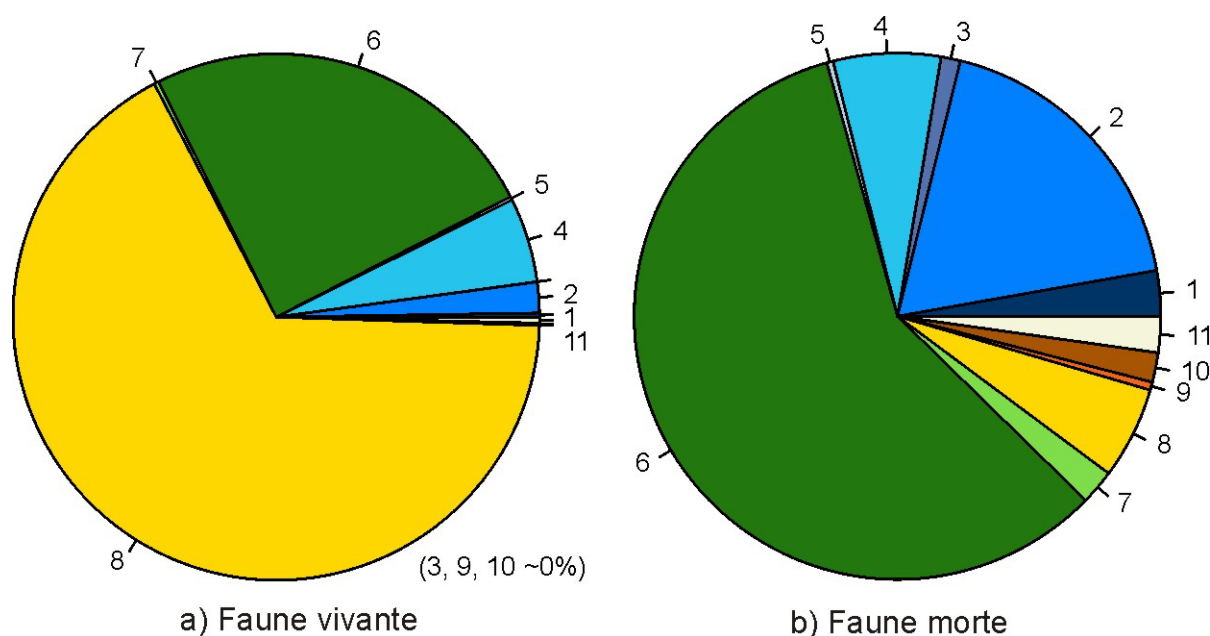


Figure 13 : Répartition des individus des espèces vivantes (a) et mortes (b) en groupes environnementaux : 1, Marines circa-littorales ou plus profondes; 2, Marines infralittorales (épiphytes ou rampantes); 3, Marines infralittorales (épifaune / endofaune tolérante aux environnements riches en matière organique ou faible en O_2); 4, Marine infralittorale (endofaune tolérante aux environnements dysoxiques / anoxiques); 5, Marines infralittorales (épifaune oxique opportuniste); 6, Chenaux tidaux de vasière; 7, Vasière; 8, Marais maritimes; 9, Chenaux de marais maritime; 10, Eaux douces; 11, non attribué.

Le diagramme rang-fréquence montre une dominance des deux espèces *Haynesina germanica* et *Criboelphidium excavatum* (Figure 14). Ces taxons sont les seules 2 espèces identifiées dans tous les échantillons. Les autres espèces fréquentes qui sont présentes dans plus de 40 échantillons sont : *Elphidium magellanicum*, *Bolivina variabilis*, *Elphidium margaritaceum*, *Elphidium gerthi*, *Elphidium williamsoni*, *Bolivina pseudoplicata*, *Buliminella elegantissima*, et *Quinqueloculina seminula*. Toutes les autres espèces ne sont pas identifiées dans plus de 21 échantillons.

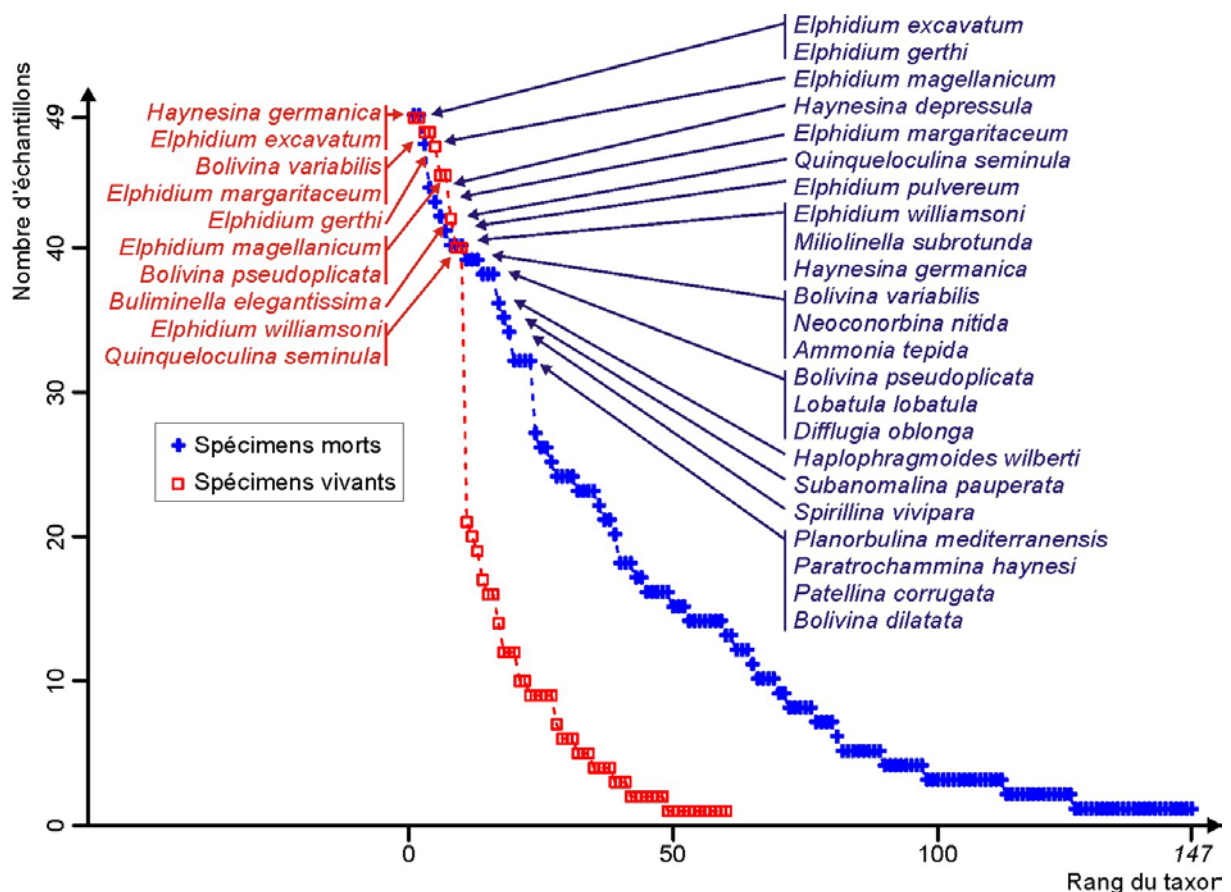


Figure 14 : Diagrammes rang-fréquences pour les espèces avec individus vivants (rouge) et espèces avec individus mort (bleu). La faune vivante montre une coupure entre les espèces dominantes et les espèces mineures alors que la faune morte présente un gradient sans structuration évidente de la population.

Cette dichotomie entre les espèces à haute fréquence et les espèces à basse fréquence n'existe pas dans la thanatocénose (Figure 14). Par comparaison, 36 espèces sont présentes dans plus de 21 échantillons et c'est *C. excavatum* et *E. gerthi* qui sont les 2 espèces qui sont présentes dans tous les échantillons. *Haynesina germanica* est présente dans 40 échantillons. Les cinq espèces qui ont le plus grand nombre de spécimens sont *E. magellanicum*, *E. margaritaceum*, *E. williamsoni*, *C. excavatum*, et *E. gerthi* suivies de *Miliolinella subrotunda*. Dans la thanatocénose, de nombreuses espèces sont originaires d'environnements plus profonds (i.e., *Pseudonion japonicum*, *Uvigerina canariensis*, et *Textularia truncata*). Les individus appartenant aux espèces épiphytes sont plus nombreux dans l'assemblage mort que dans l'assemblage vivant (i.e., *Quinqueloculina seminula* densité = 93 spécimens/cm³ dans l'assemblage vivant contre 134 dans l'assemblage mort).

2.3.3.2 Nombre minimal de réplicas pour l'analyse de la faune

La distribution des densités des espèces est caractérisée par une asymétrie positive significative impliquant la combinaison d'une large gamme de taches de faible densité avec quelques-unes plus denses (Tableau 9). Cette asymétrie est soulignée fréquemment par une distribution ne respectant pas la normalité (Tableau 9).

Tableau 9 : Statistiques descriptives pour la densité des espèces les plus fréquentes avec des individus vivants et morts : normalité, asymétrie, écart-type (sd), nombre minimal d'échantillon nécessaire pour une correcte estimation de la densité, nombre de cellule avec présence de l'espèce, densité moyenne par cm³). La densité a été testée avec un test de Shapiro-Wilk ($\alpha = 0.05$).

	Spécimens vivants						Spécimens morts					
	Normal ité	Asymé- trie	sd	n	Nombre d'occurre- nce	Densi- té (/cm ³)	Normal ité	Asymé- trie	sd	n	Nombre d'occurre- nce	Densi- té (/cm ³)
<i>Bolivina dilatata</i>							Non	4.51	538.2 1	4 6	32	244
<i>Bolivina pseudoplicata</i>	Non	4.04	3.3 1	4 2	45	2.76	Non	1.32	366.4 8	4 2	38	350
<i>Brizalina variabilis</i>	Oui	0.01	2.1 5	2 6	48	4.26	Non	1.91	477.1 3	4 3	39	415
<i>Criboelphidium excavatum</i>	Non	1.67	19. 94	3 1	49	34.2	Oui	1.31	1119. 73	3 4	49	1617
<i>Criboelphidium gerthi</i>	Non	1.62	3.4 7	4 0	47	3.74	Oui	1.47	1271. 85	3 6	49	1618
<i>Criboelphidium gunteri</i>	Non	2.19	1.1 0	4 6	17	0.6						
<i>Criboelphidium magellanicum</i>	Oui	0.30	2.6 9	3 2	45	4.26	Oui	0.41	2579. 37	3 0	47	4474
<i>Criboelphidium margaritaceum</i>	Oui	1.28	3.0 6	3 4	48	4.16	Non	1.57	1772. 66	3 9	43	2009
<i>Criboelphidium pereirum</i>							Non	2.55	311.2 1	4 6	26	172
<i>Criboelphidium williamsoni</i>	Non	1.70	3.1 3	4 0	40	3.22	Oui	1.01	1273. 11	3 8	40	1499
<i>Diffugia oblonga</i>							Non	2.34	596.3 4	4 6	38	368
<i>Haynesina depressula</i>							Non	1.81	438.6 6	4 2	44	392
<i>Haynesina germanica</i>	Non	1.53	68. 90	2 6	49	135.6 4	Oui	1.09	667.3 5	4 0	40	694
<i>Lobatula lobatula</i>							Non	2.46	331.6 2	4 2	38	287
<i>Miliolinella subrotunda</i>							Non	3.65	997.5 7	4 3	40	775
<i>Quinqueloculina seminula</i>							Non	1.16	320.5 6	4 1	42	329
<i>Spirillina vivipara</i>							Non	3.51	383.6 5	4 5	34	223
<i>Triloculina trigonula</i>							Non	3.75	125.3 0	4 7	14	53

En utilisant une procédure de *bootstrapping*, le nombre de répliques requis pour estimer la densité moyenne des espèces avec une confiance de 95% s'échelonne de 26 à 30 pour les principales espèces vivantes et de 30 à 49 répliques pour les espèces mortes (Tableau 9). Un seul réplique est nécessaire pour avoir une idée de la diversité morte, alors que huit sont nécessaires pour les vivantes (Tableau 9). La densité par échantillon, toutes espèces confondues, est bien estimée avec de 19 à 23 répliques pour la faune vivante et morte respectivement.

2.3.4 Discussion

2.3.4.1 *Représentativité de la faune morte par rapport à la faune vivante pour les études environnementales et paléo-environnementales*

Des différences significatives entre les assemblages vivants et morts ont été observées. La faune vivante représente la photo instantanée de biocénose au moment de l'échantillonnage, alors que la faune morte représente les accumulations de tests pendant une longue période (Murray, 1991). L'accumulation de 1 cm de sédiments calculée pour l'Authie (un estuaire proche) pourrait représenter sept mois à deux années et demi (Marion, 2007) ou encore simplement un seul événement en cas d'accumulation de tempête (Dalrymple and Choi, 2007). Dans des environnements marins, la dynamique de population et la prédation (effets biologiques), le transport post-dépôts (effets physiques) et la taphonomie (processus physiques et chimiques) peuvent entraîner un écart entre les structures des assemblages vivants et morts (Duros et al., 2014; Gooday and Hughes, 2002; Rathburn and Miao, 1995). Dans les environnements côtiers, tous ces processus sont simultanément impliqués et renforcés. En particulier la dynamique des sédiments, conduite par les marées et les vagues, représente le paramètre clé pour introduire des différences entre les assemblages vivants et morts (Armynot du Châtelet et al., 2009; Martins et al., 2016; Murray, 2006). Dans notre site d'étude, comme les marées suivent un régime hypertidal (marnage de plus de 6,5 à 9 m deux fois par jour et fort courant de flot jusqu'à cinq nœuds ~ 10 km / h au milieu du chenal principal de la rivière), la dynamique des sédiments est particulièrement importante.

Dans des marais maritimes, Milker et al. (2015) ont observé des dissimilarités plus fortes entre les populations vivantes que chez leurs homologues mortes. De même, Avnaim-Katav et al. (2016 2644) ont montré que les assemblages vivants et morts ne sont pas les mêmes et que les assemblages à affinités plus continentales et ceux à affinités plus marines sont mélangés. La présente étude confirme parfaitement ces observations avec une répartition spatiale plus lissée pour les assemblages morts. Nous avons également observé des spécimens morts provenant d'un environnement plus profond, donc transportés par les courants marins, et des foraminifères planctoniques du Crétacé également transportés, mais à partir d'affleurements présents dans le bassin versant. Selon Martins et al. (2016) ce transport conduit à un plus grand nombre d'espèces dominantes dans les assemblages morts que dans les assemblages vivants mais, dans notre cas, sans signification ni écologique ni environnementale.

En ce qui concerne la représentativité des assemblages morts pour les études paléo-environnementales, une étude approfondie de la surface vivante devrait être réalisée pour définir parfaitement les espèces autochtones. Dans la plupart des cas, en raison de l'effet biologique, les études saisonnières et régionales devraient être effectuées par anticipation. Comme l'explique Martins et al. (2016), la carotte nécessaire à l'étude paléoenvironnementale devrait être sélectionnée dans une zone où les différences entre les assemblages de surface vivants et morts sont les plus faibles possible. Enfin, il est certain que l'on ne pourrait jamais reconstruire parfaitement les conditions paléo-environnementales sans une étude multiproxy (Francescangeli et al., 2016). La large gamme d'outils à notre disposition, que ce soient des mesures physiques, biologiques, chimiques ou des documents historiques peuvent contribuer à la caractérisation des environnements passés (Avnaim-Katav et al., 2015; Delaine et al., 2015).

2.3.4.2 Rôle des répliques : nombre minimal nécessaire pour capturer la variabilité spatiale des foraminifères et des thécamœbiens.

La vraie réplique est une recommandation obligatoire car le degré d'indépendance entre des sous-échantillons à un niveau donné ne peut pas être déduit de la proximité spatio-temporelle ; il ne peut être testé qu'après l'expérience (Koehnle and Schank, 2009). Berkeley *et al.* (2008), dans le cadre d'une étude sur la répartition verticale et horizontale des foraminifères vivants (colorés), ont justement déploré l'absence de répliques de carottes. De la même façon, lors d'une expérience de terrain sur la taphonomie des mollusques et des foraminifères, Walker et Goldstein (1999) ont exprimé leur déception face au manque de répliques. Les études expérimentales sur le terrain sont, dans la plupart des cas, réalisées avec des répliques (Ernst *et al.*, 2006; Pascal *et al.*, 2008; Sherman and Coull, 1980) ; ces derniers sont devenus particulièrement fréquents pour la surveillance après la publication des recommandations Foraminifera BioMonitoring (FOBIMO) (Schönfeld *et al.*, 2012), dans lesquelles trois d'entre eux ont été recommandés.

Il est très difficile de répondre à la question du nombre minimal de répliques, car nous traitons de protistes. Dans un environnement hautement dynamique, ils présentent des comportements biologiques et écologiques complexes sous l'influence de nombreux paramètres *forçants*. Plus la distribution est hétérogène, plus le nombre de répliques nécessaires est important (Debenay *et al.*, 2015). Notre calcul indique que la densité moyenne des espèces devrait être bien estimée en échantillonnant au hasard de 26 à 47 échantillons répliqués dans 1 m². Ces chiffres correspondent bien à ceux rapportés par Spilmont *et al.* (2011), où l'estimation correcte de la biomasse de microphytobenthos ne peut être établie qu'avec la mesure de 15 et 115 échantillons. La distribution du microphytobenthos est connue pour ne pas être aléatoire et suit un motif très structuré avec quelques zones denses au sein d'une large gamme de zones de faibles densités (Seuront and Spilmont, 2002). Cela signifie que la distribution du microphytobenthos est structurée par des paramètres environnementaux qui peuvent être identifiés. Pour les foraminifères et les amibes à thèques, cela ne doit pas être différent. *In fine*, avec un seul échantillon, seule la diversité globale de la zone peut être estimée. Pour détecter toute altération/modification de cet environnement, nous suggérons d'échantillonner autant de répliques que possible et de les traiter indépendamment. La distribution peut ensuite être discutée en utilisant la moyenne et l'écart-type après avoir retiré correctement les valeurs aberrantes. De même, dans des environnements de transition, lorsqu'il s'agit d'une interprétation paléo-environnementale, plusieurs carottes devraient être considérées.

2.3.5 Conclusions

Les spécimens morts sont plus affectés par le transport que les spécimens vivants même à l'échelle de 1m². Ainsi la thanatocénose fournit un signal plus diffus que la faune vivante. Pour une reconstruction des changements paléo-environnementaux, elle peut être utilisée mais en tenant compte de la distribution locale à large échelle. A noter qu'une estimation de la diversité peut être effectuée avec juste un échantillon de la faune morte. En revanche, le nombre minimal de répliques nécessaires pour estimer la diversité est supérieur à 26 pour la faune vivante. La considération classique de 3 répliques est donc insuffisante pour capturer toute la variabilité dans les environnements de transition

A l'échelle d'un estuaire, il semble donc possible de définir un modèle de distribution des espèces de foraminifères et des thécamœbiens dans l'environnement, de contraindre les

environnements de vie des espèces indicatrices, mais il faut tenir compte de la variabilité à l'échelle de la zone dans laquelle une forte variabilité peut intervenir.

3 Contraintes de l'environnement sur la répartition des foraminifères à l'interface terre-mer

3.1 INFLUENCE DES RESSOURCES NUTRITIVES

Ce chapitre fait la synthèse d'éléments publiés dans 3 études :

- Armynot du Châtelet, E., Bout-Roumazeilles, V., Riboulleau, A. & Trentesaux, A. (2009) *Sediment (grain size and clay mineralogy) and organic matter quality control on living benthic foraminifera*. *Revue de Micropaléontologie*, 52, 75-84.
- Armynot du Châtelet, E., Recourt, P. & Chopin, V. (2008) *Mineralogy of agglutinated benthic foraminifera; implications for paleo-environmental reconstructions*. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 179, 583-593.
- Francescangeli, F., Bouchet, V.M.P., Trentesaux, A. & Armynot du Châtelet, E. (2017) *Does elevation matter? Living foraminiferal distribution in a hyper tidal salt marsh (Canche Estuary, Northern France)*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.

On pourra y lire une synthèse sur les effets complexes de la matière organique sous toutes ces formes sur la distribution de la meiofaune.

3.1.1 Introduction

Même si la photosynthèse est un complément énergétique important grâce aux endosymbiotes, la matière organique est une source de nutriments pour le mouvement, la croissance et la reproduction des consommateurs dont font partie les foraminifères benthiques. Cette matière organique peut être présente dans l'environnement de manière naturelle, apportée par les producteurs comme les bactéries, les archaées, le microphytobenthos au sein duquel on trouvera les diatomées, ou les débris de végétaux, macroalgues ou plantes supérieures. Cette matière organique peut également avoir une origine anthropique, une pollution (apport d'hydrocarbures lié à l'activité des moteurs notamment dans les aires portuaires, ou d'origine accidentelle comme les marées noires). Les foraminifères benthiques profitent de toutes ces sources variées présentes sur les littoraux. Cette matière organique a des effets sur la diversité, la densité et la composition des assemblages de foraminifères. Enfin la matière organique a été considérée comme paramètre clef, à l'origine de travaux du groupe FoBiMO de recherche sur les bio-indicateurs (Alve et al., 2016; Schönfeld et al., 2012). L'objectif de cette synthèse est d'identifier les sources de matière organique et d'en tester les effets sur les communautés de foraminifères benthiques des littoraux.

3.1.2 Matériels et méthodes

Les études ont été menées sur les estrans vaseux de l'estuaire de la Canche, petit fleuve côtier du Pas-de-Calais. Cinq profils ont été réalisés : un, en 2006 (TC) (Armynot du Châtelet et al., 2009), un, en 2012 (T0), deux en 2013 (T1 et T2) et un en 2014 (T3) (Francescangeli et al., 2017 (In Press)) (Figure 15).



Figure 15 : Localisation des profils réalisés entre 2006 et 2014.

Les profils ont été échantillonnés avec un pas de 10 à 25m permettant une représentation de toutes les altitudes selon un gradient dune – vasière pour les profils TC, T0 et T3 et à une même altitude pour les profils T1 et T2.

Pour chacun des profils, du sédiment a été collecté pour les analyses de la faune de foraminifères. L'objectif est d'expliquer les occurrences, densités et diversités des foraminifères en fonction des caractéristiques de l'environnement : la quantité de nourriture potentielle mesurée au travers de la proportion de carbone organique (C_{org}) ainsi qu'en estimant son accessibilité par la microfaune, en estimant sa labilité analysée par le rapport C_{org}/N . La nature des végétaux colonisant le marais maritime a également été notée. Les techniques d'analyses sont précisées dans les publications Armynot du Châtelet et al. (2009) et Francescangeli (2017 (In Press)). Pour cette synthèse on utilisera une structuration des données par un arbre à inférence conditionnelle ; c'est une classe de régression non paramétrique permettant l'extraction du paramètre explicatif le plus probable pour chacun des groupes d'échantillons. Pour une synthèse des données on utilisera une analyse non-métrique multidimensionnelle (NMDS). Ces analyses sont effectuées en utilisant les bibliothèques d'outils R, *party* (Hothorn et al., 2006) et *vegan* (Oksanen et al., 2016).

3.1.3 Résultats

La taille des grains du sédiment constitue le premier facteur limitant pour le développement des foraminifères : les échantillons TC_P2, T0-P10, T1_P1, T1_P2 et T1_P3 sont azoïques alors que la fraction sableuse est dominante avec des modes de l'ordre de 200 μ m. Avec une granulométrie plus fine, les foraminifères peuvent se développer et leur ressources nutritives être préservées.

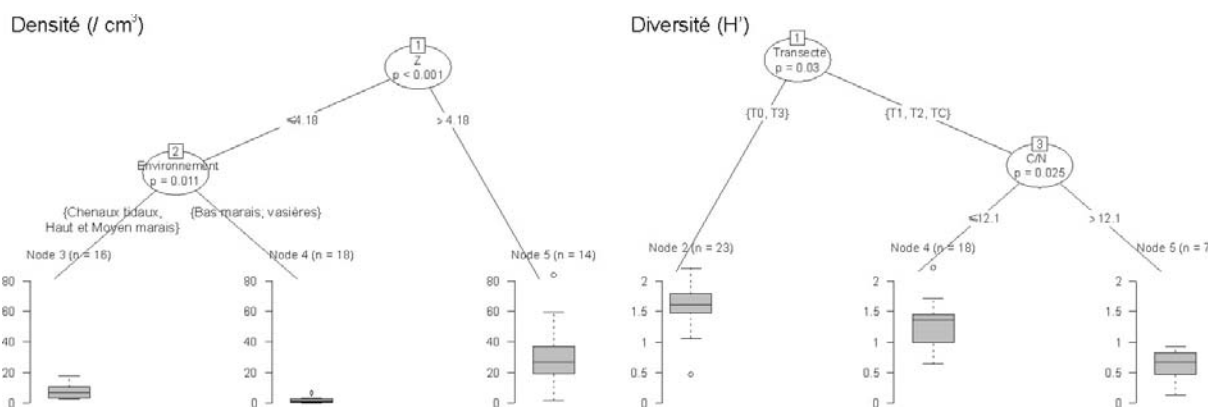


Figure 16 : Représentation de l'arbre à inférence conditionnelle structurant les densités et diversité des foraminifères benthiques de chaque échantillon. Les variables explicatives sont les profils d'origine des échantillons, l'environnement général (marais maritime, vasière, chenaux tidaux), l'altitude du prélèvement, la proportion de Corg et la qualité de la matière organique (C/N).

En cherchant une structuration des assemblages de foraminifères on observe que les variables profils, environnements, altitudes, proportions de Corg et qualité de la matière organique (C/N), altitudes des prélèvements, et localisation des profils sont des variables bien plus structurantes que la quantité de nourriture (Figure 16).

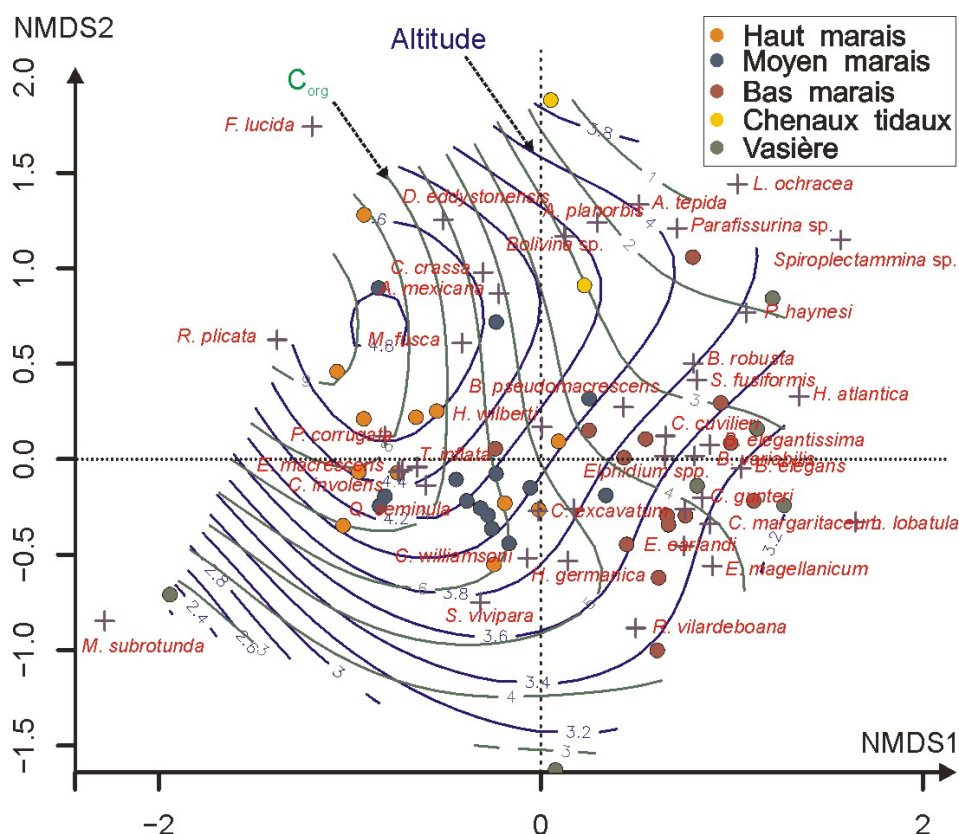


Figure 17 : Premier plan de représentation de l'analyse multidimensionnelle non métrique (NMDS) sur laquelle sont précisées les espèces de foraminifères benthiques (rouge). Les courbes de niveau représentent les altitudes (bleu) et la proportion de Corg (vert) dans cet espace factoriel.

Au travers de la NMDS, l'altitude et la % de Corg sont colinéaires (Figure 17). Par conséquent, les espèces de foraminifères structurées selon un gradient d'altitude le sont également selon un gradient de Corg. De plus, les végétaux les plus ligneux étant situés en haut de profil, c'est aussi en haut de profil que se situe la matière organique la moins labile.

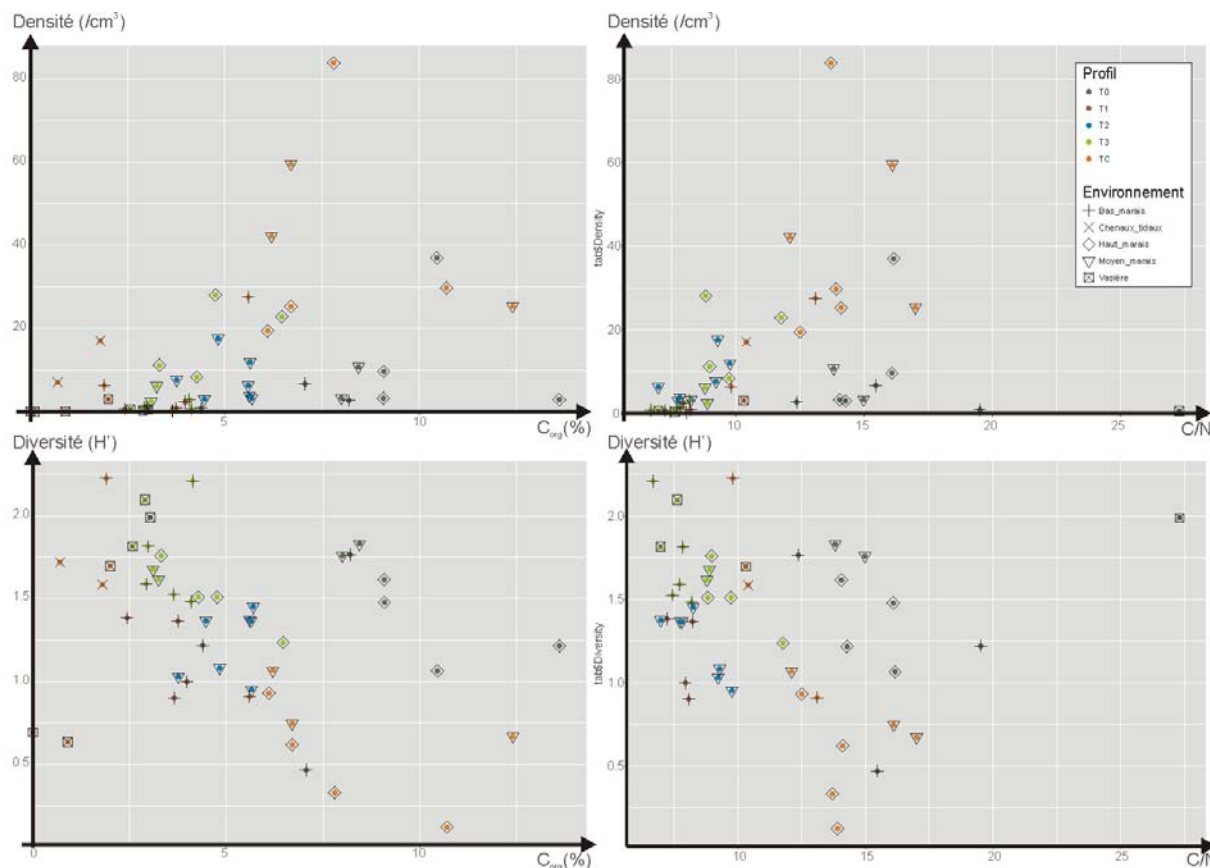


Figure 18 : Positionnement des densités et des diversités des 48 échantillons en fonction des % de Corg et les rapports C/N/ L'appartenance aux 5 profils étudiés et la position environnementale est précisée.

Pas de tendance évidente n'apparaît entre la diversité, la densité et la % Corg et le rapport C/N (Figure 18). Il est simplement peut-être possible de distinguer une tendance à la perte de diversité dans les échantillons les plus riches en Corg qui sont également des échantillons situés dans les hauts de profils, dans les moyens et hauts marais. Il est également peut-être possible de distinguer une valeur optimale de Corg entre 5 et 8% avec les plus fortes densités de foraminifères

3.1.4 Discussion

Si toutefois à l'issue de la publication des résultats du premier profil (TC) (Armynot du Châtelet et al., 2009), nous précisons que la matière organique était un facteur limitant pour le développement des foraminifères benthique, cette nouvelle synthèse semble plutôt montrer que, tout comme Alve et Murray (1999) dans une étude de sédiments superficiels dans le Skagerrak et le Kattegat (Scandinavie), le contenu en Corg ne montre pas d'influence évidente avec les foraminifères. Il est possible d'entrevoir des valeurs optimales pour la densité de foraminifères, mais sans certitude.

Dans les échantillons dans lesquels on mesure jusqu'à 8% de Corg, une augmentation de la densité de foraminifères semble être associée à une augmentation de concentration. Le rapport C/N est lui aussi beaucoup plus fort. Au-delà, les relations s'inversent. Cette double relation corrobore les études précédentes dans lesquelles les conclusions sont diverses : par exemple, les déchets organiques sont connus pour favoriser une augmentation de la diversité et de la densité (e.g., Cearreta, 1988; Debenay et al., 2001; Nagy and Alve, 1987). Au contraire, d'autres auteurs ont observé une décroissance de la densité et de la diversité avec une croissance du taux de matière organique (e.g., Schafer and Cole, 1995; Schafer et al., 1991). Dans nos échantillons de la Canche, avec notre large gamme de concentrations, il est probable que l'on cumule : 1) l'absence d'effet sur les foraminifères avec de trop faibles concentrations comme observé par Collins et al. (1995), et Setty and Nigam (1982), 2) et que l'on se rapproche de valeurs seuils au delà desquelles les concentrations sont létales notamment par eutrophisation et anoxie du milieu. Ces milieux extrêmes sont connus à proximité des fermes à poissons qui, après quelques temps d'activité, provoquent la disparition de la faune et de la flore du substrat (Oron et al., 2014).

Dans la situation de la Canche, d'autres paramètres comme la position topographique (la position dans le marais maritime) ou la granulométrie du sédiment sont aussi des paramètres prépondérants probablement indissociables des effets sur les foraminifères. On a mentionné par exemple que les plus fortes concentrations en matière organique sont mesurées dans les positions les plus hautes dans le marais maritime. Or, on étudie ici les foraminifères benthiques des milieux de transition qui, eux, sont justement les plus adaptés à vivre dans ces milieux de transition. Il est également à noter que la zone basse est extrêmement dynamique (zone soumise à des marées hypertidales). Ainsi, avec les contraintes de dynamique et de topographie, les bas et moyens marais maritimes constituent peut-être une zone refuge optimale dans lesquelles toutes les conditions requises au bon développement de la faune sont réunies avec des valeurs maximales de diversité et de densité. Seules quelques espèces arriveront à se développer plus sur l'estran comme *Ammonia tepida* ou plus dans les hauts marais comme *Miliammina fusca*, *Etzia macrescens* et *Trochammina inflata*.

3.1.5 Prospectives

Les résultats de cette synthèse suggèrent d'approfondir la distinction des sources de nourriture ; même si une co-variation est évidente avec les traits environnementaux dont la topographie, les ressources nutritives des foraminifères sont incontournables. Dans les études les plus anciennes, on analysait la matière organique par perte au feu (ce qui avait à 550°C le désavantage de détruire également les sels), puis la proportion de carbone organique totale, avec une indication quand à la labilité à l'aide du rapport C/N (ce qui donne une bonne idée du contenu). Il faut maintenant aller plus loin et distinguer clairement la nature de ces molécules avec les sources ; même si elles ne sont pas ligneuses et faciles à métaboliser, ce peuvent être n'importe quels éléments du microphytobenthos, cyanobactéries, bactéries, archaées, ... La chimie moléculaire peut nous apporter ces renseignements. Une analyse des sucres peut nous permettre de distinguer la part provenant des enveloppes cellulaires ou celle du cytoplasme par exemple.

3.2 INFLUENCE DE L'ALTITUDE SUR LES POPULATIONS DE FORAMINIFERES

Ce chapitre fait la synthèse de 3 études :

- Francescangeli, F., Bouchet, V.M.P., Trentesaux, A. & Armynot du Châtelet, E. (2017 (In Press)) Does elevation matter? Living foraminiferal distribution in a hyper tidal salt marsh (Canche Estuary, Northern France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.
- Frontalini, F., Armynot du Châtelet, E., Kaminski, M.A., Coccioni, R., Mikellidou, I. & Aksu, A. (2014) Distribution of recent agglutinated foraminifera along an inner neritic- to mid-bathyal transect in the Saros Bay (central Northern Aegean Sea). *Micropaleontology*, 61 (1): 27-42.
- Frontalini, F., Kaminski, M.A., Mikellidou, I. & Armynot du Châtelet, E. (2015) Checklist of benthic foraminifera (class Foraminifera: d'Orbigny 1826; phylum Granuloreticulosa) from Saros Bay, Northern Aegean Sea: a biodiversity hotspot. *Marine Biodiversity*.

On pourra y trouver une synthèse des effets sur les foraminifères de la profondeur d'eau dans les océans et de l'élévation sur les estrans.

3.2.1 Introduction

Les études présentées dans cette synthèse proviennent de 2 zones contrastées, la baie de Saros, une zone de forte biodiversité, au centre-est de la Mer Méditerranée, bordée par les côtes grecques et turques (Frontalini et al., 2015) et la baie de Canche débouchant sur la Manche (Francescangeli et al., 2017 (In Press)). Ces deux zones étudiées présentent des gradients de batymétrie ou d'altitude propres à chacune. L'objectif de cette synthèse est de montrer ma contribution dans la compréhension de l'influence de la bathymétrie et de la topographie (essentiellement sur la zone d'estran) sur les communautés de foraminifères benthiques.

3.2.2 Influence de la bathymétrie – Golfe de Saros

La baie de Saros est un golfe marin bordé par la Turquie, ouvert sur la mer Egée. La structure des assemblages des foraminifères benthiques y est étudiée au travers de la diversité, la densité et l'habitat. La biodiversité est présentée au travers d'une synthèse dans Frontalini, (Frontalini et al.). Nous allons nous concentrer sur une deuxième étude plus focalisée sur les assemblages des foraminifères à tests agglutinants (Frontalini et al., 2014). Pour le détail des méthodes, on renverra le lecteur à la publication originale.

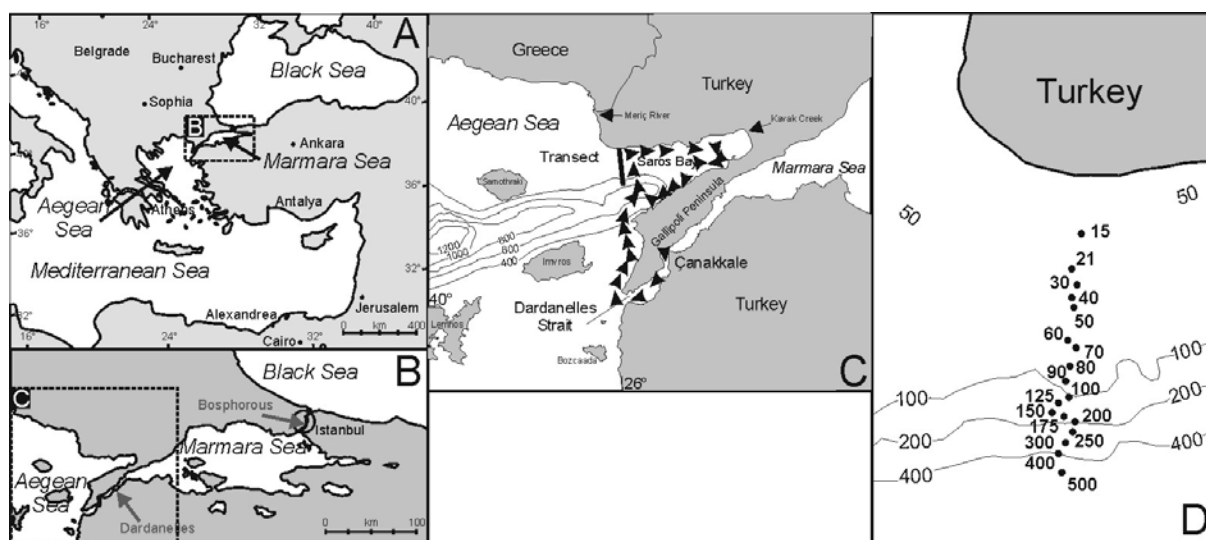


Figure 19 : Localisation de la baie de Saros au Nord-Est de la mer Egée (A) et (B). Courants marins de surface affectant la zone (C). Localisation des points de prélèvement selon un profil bathymétrique entre 15 et 500m de profondeur. Figure composée à partir de Frontalini et al. (2014).

Dix-huit échantillons ont été prélevés selon un profil bathymétrique entre 15 et 500m. Un total de 96 espèces à tests agglutinants appartenant à 51 genres ont pu être observées (La biodiversité totale de foraminifères est de 267 espèces réparties sur 115 genres). La particularité de cette étude est de trier également ces espèces en groupes morphologiques en se basant sur l'hypothèse que l'environnement conditionne la morphologie dans son adaptation à sa position trophique et sa facilité d'accès aux ressources nutritives ainsi qu'au contraintes liées aux caractéristiques des masses d'eaux (Kaminski and Gradstein, 2005; Phipps, 2012). La répartition de ces espèces est essentiellement reliée à la bathymétrie et, vu la courantologie du golfe de Saros, en différentes zones hydrologiques.

Les échantillons les moins profonds sont caractérisés par la plus faible diversité, ce sont aussi ceux baignés par le courant d'eau dessalée de surface que l'on peut suivre depuis la Mer Noire. Les échantillons plus profonds (entre 80 et 200m) sont beaucoup plus diversifiés avec des espèces aux formes carénées allongées en association avec d'autres de formes tubulaires, sub-cylindriques allongées et coniques allongées caractéristiques de conditions méso à oligotrophes. Les assemblages les plus profonds (200 à 500 m) sont très diversifiés et présentent principalement une faune épipelliques probablement associée à des conditions oligotrophes en lien à un apport de nutriments beaucoup plus limité.

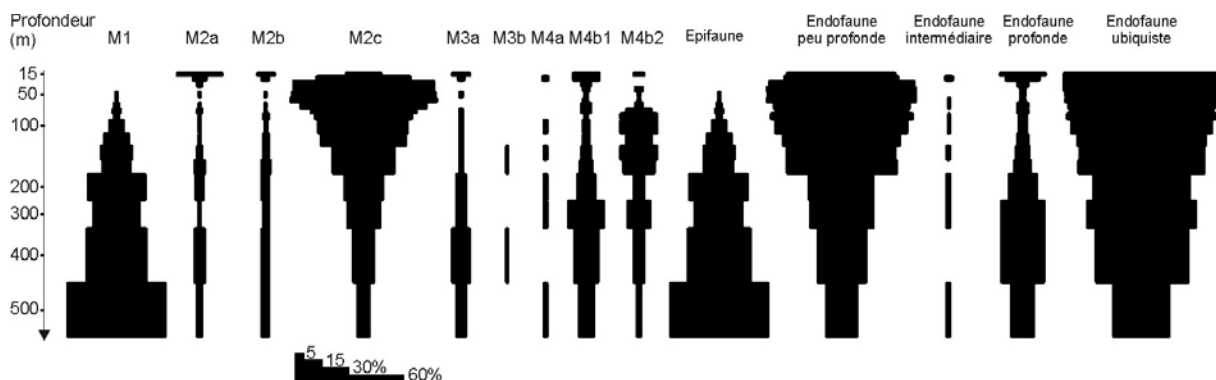


Figure 20 : Distribution de foraminifères à tests agglutinants en fonction de la bathymétrie, répartis en 9 groupes morphologiques adaptés de Kaminski et Gradstein (2005) et Phipps (2012) (Formes tubulaires = M1, formes épifaune suspensivore; Formes globulaires = M2a, Suspensivore à dépositivores passives avec une position de vie épifaune ou très légèrement endofaune; arrondis, trochospirales, streptospirales et trochospiral planoconvexe = M2b, dépositivores actifs avec une position de vie endofaune superficielle; caréné allongé = M2c, dépositivore actif, avec position de vie endofaune superficielle; trochospiralés aplatis, planispiralés aplatis et streptospirales = M3a, dépositivores actifs et passifs avec une position de vie endofaune profonde; aplatis irrégulier = M3b, dépositivores passifs avec une position de vie superficielle; planispirales arrondis = M4a, dépositivores actifs avec une position de vie endofaune profonde; subcylindriques allongés = M4b1, dépositivores actifs avec une position de vie endofaune profonde; conique allongé = M4b2, dépositivores actifs avec une position de vie endofaune peu profonde) et 5 habitats (Epifaune, Endofaune peu profonde, Endofaune intermédiaire, Endofaune profonde, Endofaune ubiquiste). Figure adaptée de Frontalini et al. (2014).

L'identification de morphogroupes associés à des conditions d'oxygénation n'est pas nouvelle, et elle a même permis la construction du Benthic Foraminiferal Oxygen Index (Kaiho, 1994; Kaiho, 1999). Cet indice peut cependant être mis en place uniquement si les environnements sont situés dans des conditions environnementales stables. L'échantillon le moins profond est soumis à l'influence des fluctuations de la veine d'eaux de la mer Noire. Les conditions sédimentaires ne sont probablement pas propices à une forte stabilité avec des apports terrigènes, entre autre par la rivière Meriç, et une localisation peu profonde sous influence de la houle. Les morphogroupes montrent cependant clairement une adaptation des assemblages aux contraintes environnementales.

3.2.3 Influence de la topographie – Baie de Canche

Dans la baie de Canche, pour l'étude de l'influence de la topographie, sur les 4 profils réalisés entre 2012 et 2014, on retient les 2 profils transversaux T0 (10 points) et T3 (13 points) ainsi que les 2 points T1-P5 et T2-P6 qui recoupent ces profils (Figures 21B et 22). Les échantillons sont prélevés au travers de l'estran entre la vasière et le pied de la dune au travers du marais maritime. Le détail des méthodes est publié par Francescangeli et al. (2017 (In Press)).

La baie de Canche a l'avantage d'avoir été couverte en 2011 et 2013 par 2 levés topographiques LIDAR. Il est alors possible de suivre la dynamique sédimentaire sur la zone d'étude. Le marais maritime est le plus stable, tandis que le chenal est plus affecté par l'érosion (Figure 21A). Sur la frange bordière on distingue des tâches de croissance de l'ordre de 0.5 à 1m. Ceci correspond à la croissance végétale des îlots des Spartine.

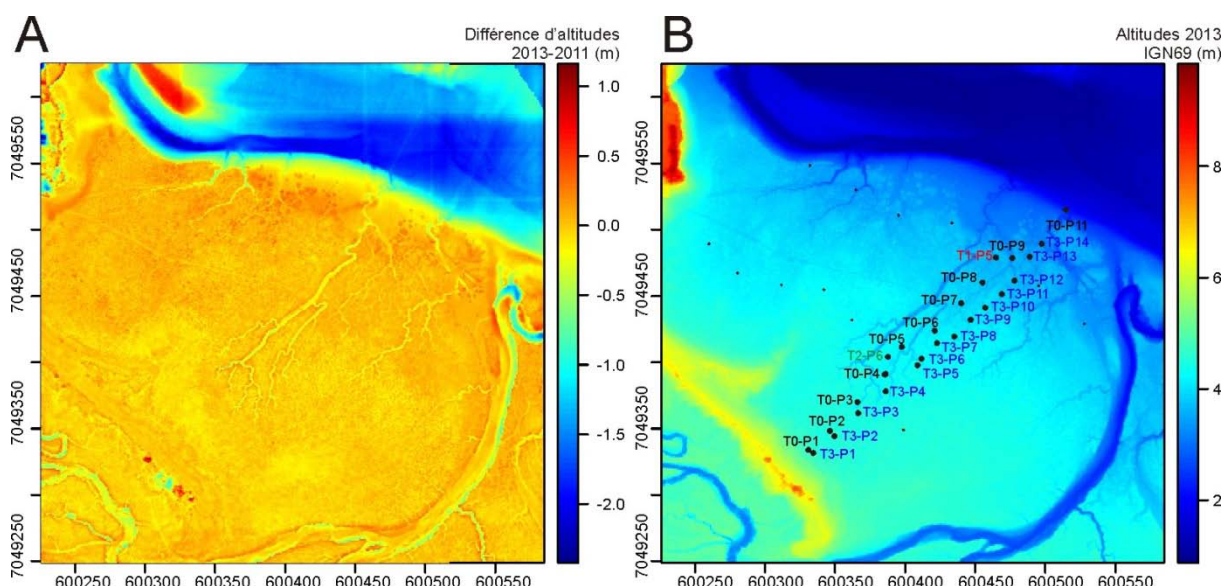


Figure 21 : A) Evolution topographique entre mars 2011 et décembre 2013 réalisé par la soustraction des levés topographiques LIDAR entre 2011 et 2013 (Missions CLAREC - SOERE et CLAREC - DREAL). L'augmentation d'altitude est marquée en rouge et l'érosion en bleu. B) Localisation des points de prélèvement sur le modèle numérique de terrain (MNT 2013) le long d'un profil dune (en jaune) – vasière intertidale (bleu foncé) au travers des marais maritimes (bleu ciel).

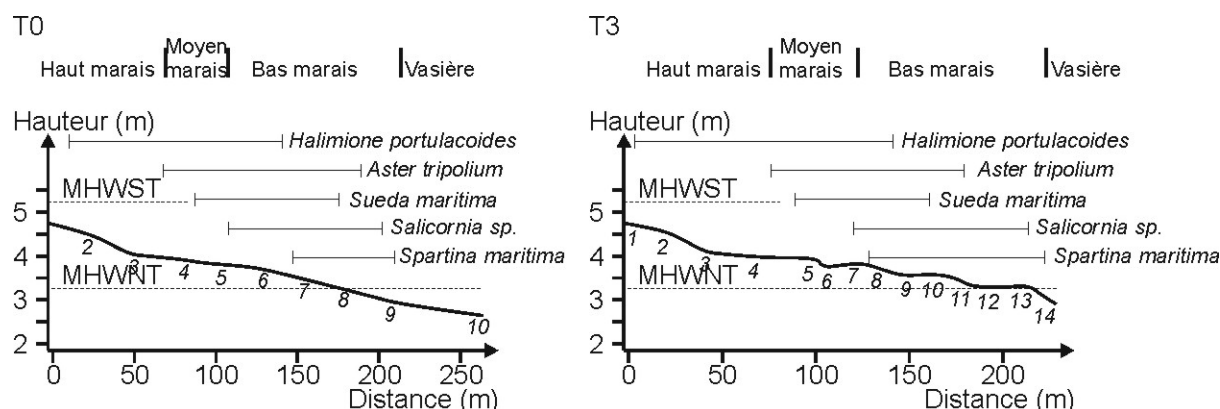


Figure 22 : Distribution de la végétation le long des profils T0 et T3. Cet étagement de la végétation permet de subdiviser l'estran en haut marais, marais moyen, bas marais et vasière.

D'une manière générale, la diversité des foraminifères est constante le long du profil ($H'=1.54 \pm 0.37$) (Figure 23C) alors que la densité est plus importante dans le haut marais pour progressivement décroître vers la vasière (Figure 23D). Il n'existe pas de différence évidente entre les prélèvements de 2011 (T0) et 2013 (T3). Trente-cinq espèces de foraminifères sont présentes le long de ce profil (Francescangeli et al., 2017 (In Press)) ; les espèces hyalines dominent dans les échantillons aux basses altitudes alors que les espèces agglutinantes et porcelanées dominent dans le moyen et haut marais (Figure 23B). C'est l'espèce *Haynesina germanica* qui domine dans la haute vasière et le bas marais (Figure 23A), relayée par *Quinqueloculina seminula* et *Henzia macrescens* puis *Trochammina inflata* dans le moyen et le haut marais.

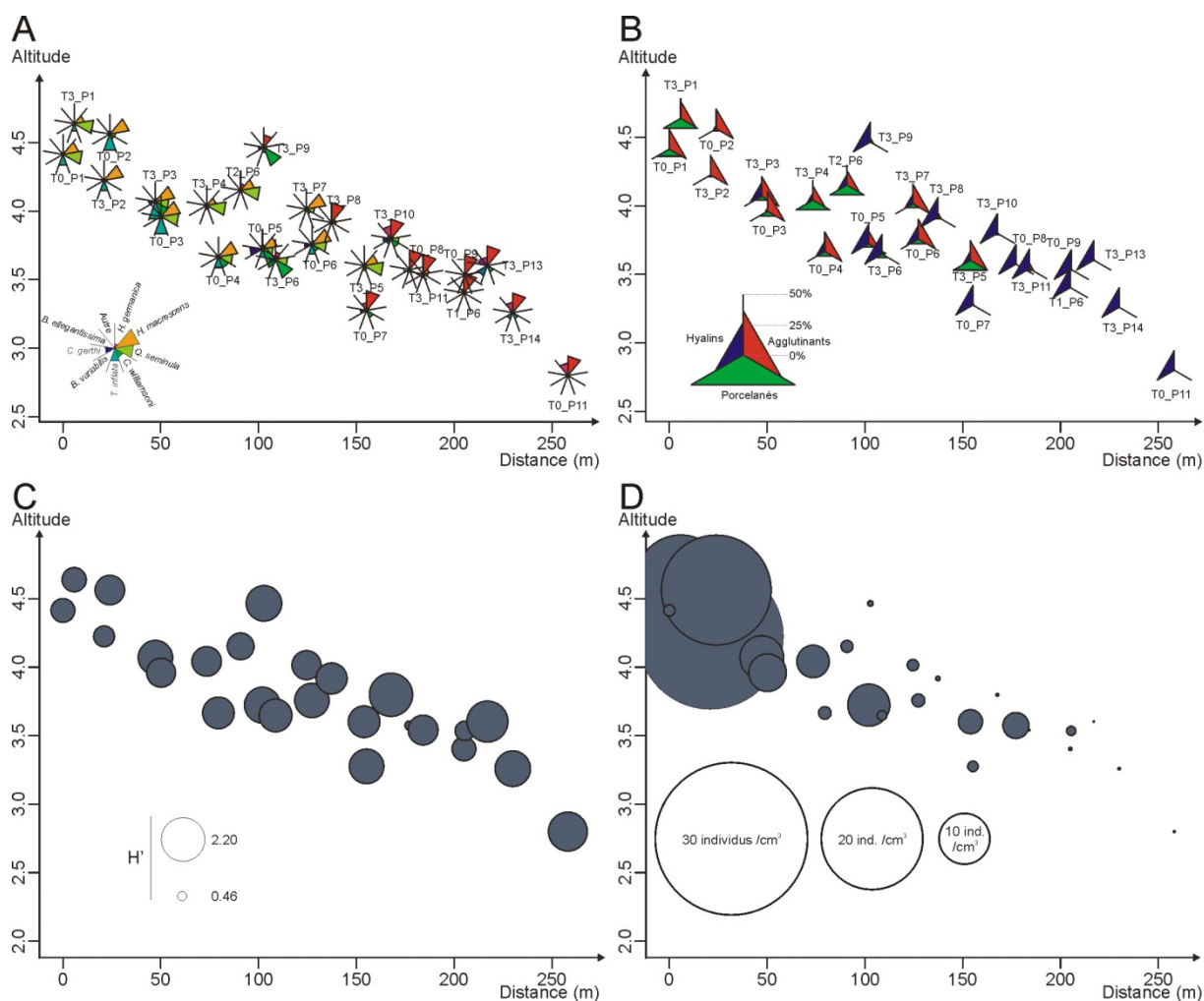


Figure 23 : Distribution selon un profil représentant l'Altitude au dessus du 0 NGF (IGN69) depuis le pied de la Dune jusqu'à la vasière de A) les 8 principales espèces de foraminifères benthiques (> 15%) ; B) la répartition entre les 3 type de tests présents hyalins, porcelanés, agglutinants ; C) de la diversité ; D) de la densité par cm³.

Discussion et prospective

Même si la diversité ne semble pas affectée par la topographie, les espèces qui s'échelonnent le long de ce profil changent nettement. En complétant les résultats avec deux autres profils à topographie constante, Francescangeli et al. (2017 (In Press)) ont montré que la topographie reste le paramètre clef avec 2 coupures importantes à 3,68 et 4,05m au dessus du niveau moyen des mers (Figure 24). La coupure à 3,68m est marquée par un changement de végétation (large dominance de l'obione au-dessus et apparition de la salicorne au-dessous), ainsi qu'une plus faible densité de foraminifères au-dessous mais avec un plus fort nombre des espèces hyalines. La distribution des macrophytes corrobore une distribution assez bien connue (Jennings and Nelson, 1992). Il est possible que ce changement corresponde à une limite de tolérance des espèces, notamment de la stabilité des sédiments, plus mobiles au-dessous, ou encore avec une salinité hypervariable ou seules les plus tolérantes peuvent subsister. La deuxième limite à 4,05m (Figure 24) peut correspondre à la limite supérieure de l'Aster. Entre ces deux altitudes on définit donc le moyen marais. Ce sont les proportions relatives entre *H. germanica* et *C. excavatum* ainsi que la légère dominance du trio *Q. seminula*, *E. Macrescens* et *T. inflata* qui marquent cet étage, zone de

transition ou les chenaux tidaux terminent leur course avec un apport régulier d'eau de mer. Au-dessus, c'est le domaine du trio précédent définissant le haut marais avec des apports de sels par les embruns très souvent et de l'eau douce très régulièrement. Une limite aussi sensible n'avait encore jamais été aussi clairement définie dans des articles pionniers tels que ceux mentionnant *C. williamsoni* pour ne prendre que cet exemple (Alve and Murray, 1999; Horton and Murray, 2007).

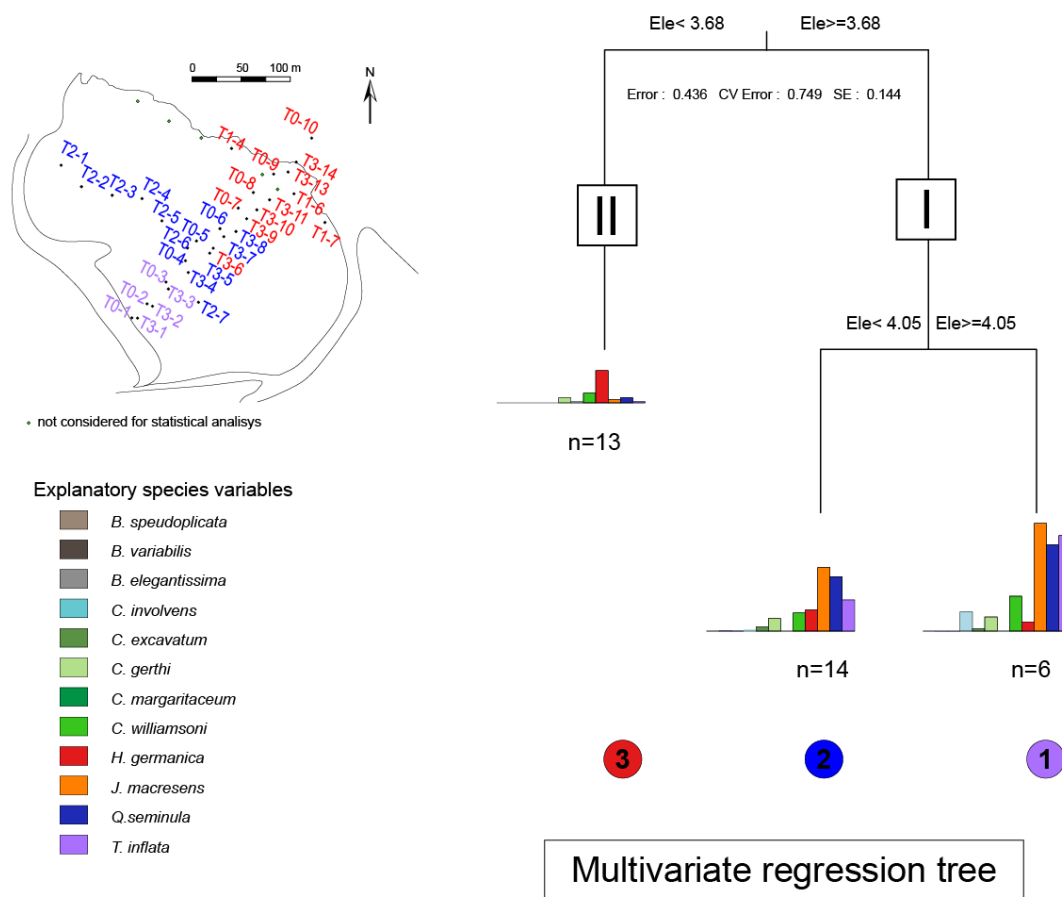


Figure 24 : Arbre de régression multivariée. A chaque nœud, les valeurs seuil sont indiquées. Les diagrammes en barre représentent les abondances des espèces pour chaque cluster. En haut à gauche sont reprécisées les localisations des stations échantillonnées. Les couleurs correspondent aux groupes définis dans l'arbre.

Entre le milieu marin et les marais maritimes subsiste une frange bordière extrêmement dynamique qui ne permet pas aux foraminifères benthiques de se développer. Les sédiments fins propices à leur bon développement ne peuvent s'accumuler que dans le marais maritime ou en dessous des zones d'action des houles. La vasière intertidale telle que l'on peut la trouver dans les estuaires picards, abritée des houles par les flèches sableuses est une zone en équilibre fragile où quelques espèces pionnières peuvent se développer comme *Haynesina germanica*. Quelques individus d'espèces aux habitats plus profonds peuvent se retrouver dans la zone intertidale mais vraisemblablement à la faveur du hasard du courant ayant déplacé un test adulte ou une propagule.

Un projet consisterait à trouver une zone propice à la réalisation d'un profil complet Terre-Mer avec un pas d'échantillonnage permettant de suivre la biodiversité au gré des contraintes de

l'environnement, que ce soit la salinité ou d'autres facteurs comme les ressources nutritives, leurs natures et qualités. Pour le moment, la zone n'a pu être identifiée dans les aires marines des Hauts-de-France. La raison principale en est l'énergie importante des courants de Manche et Mer du Nord qui conduit à une granulométrie trop grossière des sédiments dans la zone sub-tidale et plus bas (Cerema and MEEM, 2012) peu propice au développement des foraminifères trop petits pour résister.

3.3 INFLUENCE DU SEDIMENT, GRANULOMETRIE ET MINERALOGIE

Ce chapitre fait la synthèse de 5 articles publiés, tous orientés sur l'utilisation des grains minéraux par les protistes foraminifères et thécamœbiens pour la construction de leur test :

- Armynot du Châtelet, E., Bernard, N., Delaine, M., Potdevin, J.-L. & Gilbert, D. (2015) The mineral composition of the tests of 'testate amoebae' (Amoebozoa, Arcellinida): the relative importance of grain availability and grain selection. *Revue de Micropaléontologie*, 58, 141-154.
- Armynot du Châtelet, E., Bout-Roumazielles, V., Coccioni, R., Frontalini, F., Guillot, F., Kaminski, M.A., Recourt, P., Riboulleau, A., Trentesaux, A., Tribovillard, N. & Ventalon, S. (2013) Environmental control on shell structure and composition of agglutinated foraminifera along a proximal-distal transect in the Marmara Sea. *Marine Geology*, 335, 114-128.
- Armynot du Châtelet, E., Bout-Roumazielles, V., Riboulleau, A. & Trentesaux, A. (2009) Sediment (grain size and clay mineralogy) and organic matter quality control on living benthic foraminifera. *Revue de Micropaléontologie*, 52, 75-84.
- Armynot du Châtelet, E., Guillot, F., Recourt, P., Ventalon, S. & Tribovillard, N. (2010) Influence of sediment grain size and mineralogy on testate amoebae test construction. *Comptes Rendus Géoscience*, 342, 710-717.
- Armynot du Châtelet, E., Noirielle, C. & Delaine, M. (2013) 3D morphological and mineralogical characterisation of testate amoebae. *Microscopy and Microanalysis*, 19, 1-12.

Jusqu'à présent, on s'est intéressé à des effets de l'environnement sur les populations dans un cadre d'études synécologiques. On trouvera donc dans ce chapitre une discussion des effets des paramètres de l'environnement sur les individus eux-mêmes (études autécologiques). Ce chapitre se focalisera sur l'environnement des grains sédimentaires, source de particules pour la construction des thèques de thécamœbiens et tests de foraminifères.

3.3.1 Introduction

Les foraminifères présentent plusieurs types de tests, organiques, carbonatés ou agglutinants (Debenay et al., 1996). Les thécamœbiens, de leur côté, peuvent être organiques, carbonatés, siliceux ou agglutinants (Mitchell et al., 2008). Dans cette synthèse, nous nous intéresserons uniquement aux tests agglutinants. Les cellules ont la particularité de prélever dans l'environnement les grains minéraux dont elles ont besoin pour construire leur squelette externe. La question posée est : y a-t-il un effet de la nature chimique des grains minéraux sur la composition des tests d'amibes, y a-t-il un effet de la taille des grains et y a-t-il un effet de la disponibilité des grains sur la construction des tests, voire même de leur présence ?

Même avec le même aspect du test, les foraminifères et les thécamœbiens agglutinants sont répartis dans les SAR et les Amoebozoa respectivement (Adl et al., 2012). L'un des objectifs de

l'étude est de déterminer si, dans leur comportement pour construire leurs tests ou thèques à partir d'éléments recyclés de l'environnement, l'on peut également observer une différence.

3.3.2 La taille des grains a-t-elle un effet sur le développement des foraminifères et des thécamœbiens ?

Pour constituer leur squelette externe, les foraminifères et les thécamœbiens agglutinent des grains minéraux prélevés dans leur environnement. Cet environnement aux origines et processus sédimentaires variés fournit des grains tout aussi variés. L'objectif de la synthèse est de voir s'il y a un lien entre la taille des grains minéraux de l'environnement et la taille des grains agglutinés et s'il y a un lien entre la taille des minéraux et les espèces présentes.

Les lacs des Alpes, Anterne, Gers et Annecy (Armynot du Châtelet et al., 2010) et les marais de Saint Omer (Armynot du Châtelet et al., 2013b) ont quatre bassins versants de tailles et de dynamique différents. Anterne est le seul lac minérotrophe des Alpes françaises soumis à des régimes torrentiels sans grande maturation dans la plaine alluviale extrêmement réduite ; Gers, à une altitude plus basse, est mésotrophe avec une petite plaine alluviale plus végétalisée permettant une maturation des sédiments apportés dans le lac ; Annecy est mésotrophe à eutrophe, avec un bassin versant beaucoup plus large, drainant de nombreux petits cours d'eaux qui apportent un cortège sédimentaire varié. Enfin, les marais de Saint-Omer sont une large zone humide soumise aux inondations hivernales.

Dans ces études, on observe la taille des grains du sédiment et la taille des grains agglutinés à la surface des thèques des thécamœbiens de 10 espèces. On observe que la taille modale des grains agglutinés est bien inférieure à celle du sédiment : 1 à 5µm alors que les sédiments sont des silts fins à grossiers (Figure 25). Au sein d'une même espèce (par exemple *Centropyxis constricta*) on observe une variabilité de tailles des grains. Dans les sédiments les plus grossiers, les individus ne prennent que les plus grossiers.

On a conclu les études en émettant l'hypothèse que la taille des grains peut être un facteur limitant pour la construction des tests, c'est-à-dire qu'un sédiment légèrement trop grossier avec un tri granulométrique ne permettant pas l'occurrence de grains minéraux résiduels de petite taille tout en étant propice aux activités vitales des thèques ne permettrait néanmoins pas leur développement. Cette étude apporte une deuxième conclusion sur le fait que les espèces *Centropyxis constricta* et *Diffugia oblonga* construisent leurs thèques avec une distribution des grains minéraux selon une loi log-normale (Figure 26), ce qui a été interprété comme une construction attentive en optimisant les classes de tailles pour combler tous les espaces disponibles.

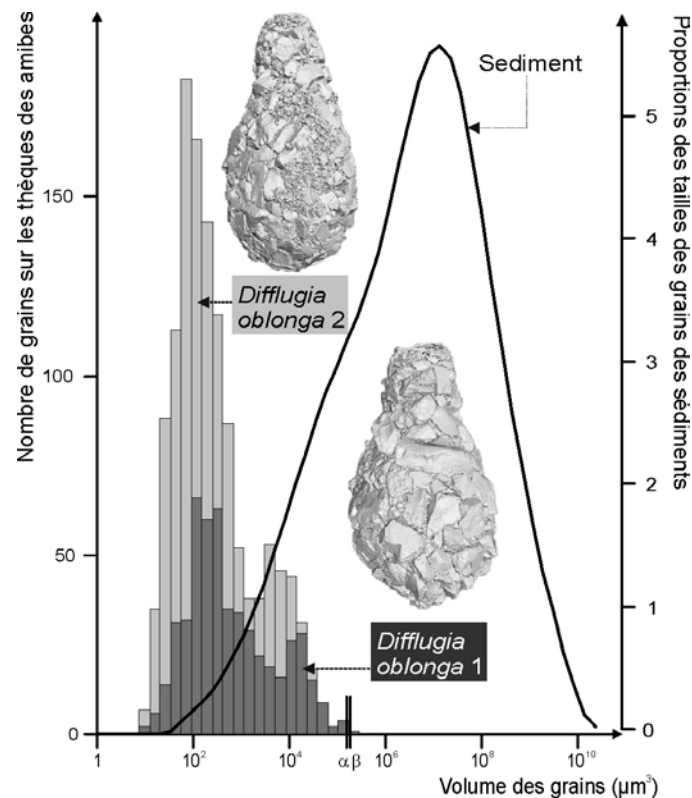


Figure 25 : Distribution en fonction du volume de la granulométrie des grains du sédiment et des grains de deux individus de *Diffflugia oblonga* observés en microtomographie 3D. Les thécamœbiens ne prélèvent que les petits grains pour construire leur thèque.

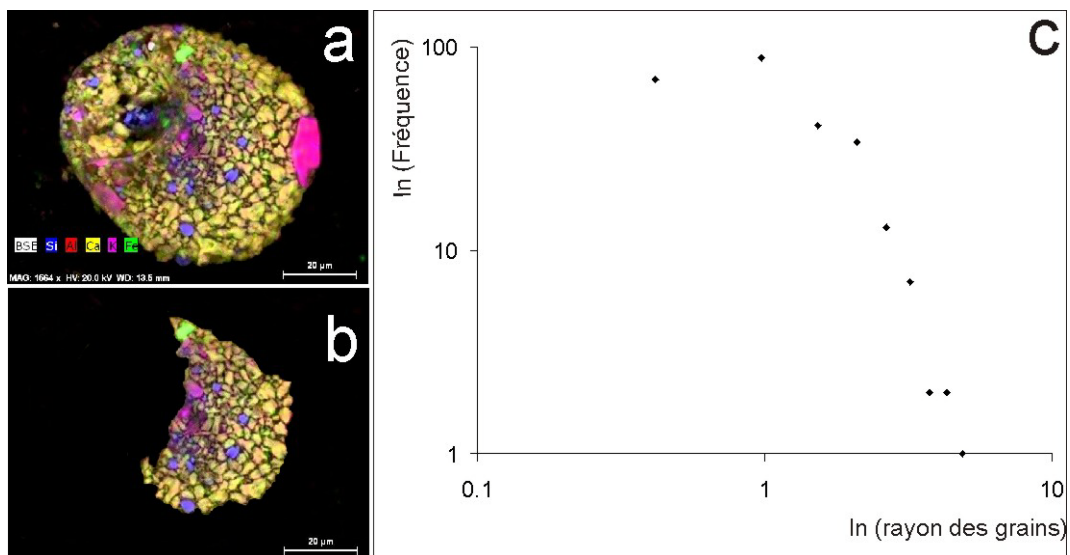


Figure 26 : (a) Observation au MEB-EDX de la composition chimique élémentaire d'un individu de *Centropyxis constricta*. (b) ; détail de l'air de mesure de la taille des grains, la surface devant rester la plus plane possible pour éviter la mesure d'objets déformés ; (c) distribution de la fréquence du rayon des grains minéraux en fonction de leur rayon. La distribution est du type log-normale.

Dans le profil de 17 échantillons en mer de Marmara, la taille des grains constituant le test de 5 espèces de foraminifères est également comparée à la taille des grains minéraux constituant le sédiment. Pour les foraminifères, en général plus gros que les thécamœbiens, les grains minéraux

qu'ils peuvent agglutiner sont plus gros (20µm n'est pas rare). La taille minimale est équivalente, de l'ordre de 1µm. Les grains les plus petits ont favorisé la construction du test, mais on peut observer une concordance entre le mode granulométrique du sédiment et le mode granulométrique des grains agglutinés. Dans le détail, *Eggerelloides scaber*, montre le plus faible accord avec les grains du sédiment avec une surreprésentation des grains de petite taille. Les grains utilisés par *Textularia sagittula*, *T. truncata* and *T. bocki* sont dans des proportions équivalentes à celles des grains minéraux les plus fins du sédiment environnant. Enfin *Textularia agglutinans* agglutine les grains dominants du sédiment.

Contrairement aux thécamœbiens, au sein des espèces de foraminifères, on constate une plus grande variété de comportement vis-à-vis des grains prélevés dans l'environnement. Dans le cas de foraminifères, il n'a pas été possible de considérer que les grains du sédiment soient considérés comme un facteur limitant.

3.3.3 La nature des grains a-t-elle un effet sur le développement des foraminifères et des thécamœbiens ?

Les sédiments résultent de processus d'altération des roches mères présentes dans le bassin d'alimentation. Ces sédiments de natures extrêmement variées constituent l'environnement minéralogique des formes agglutinantes des thécamœbiens dans les milieux d'eaux douces et des foraminifères en milieux saumâtres et marins. L'objectif de la synthèse est de mettre en évidence une éventuelle relation entre la diversité minéralogique disponible et les organismes qui dépendent de cette source pour la construction de leurs tests. Pour répondre à cette question on s'intéresse à 3 sites :

- L'estuaire de la Canche, où, le long d'un profil de 15 échantillons au travers du marais maritime on extrait les foraminifères agglutinants (Armynot du Châtelet et al., 2008).
- La mer de Marmara où, le long d'un profil de 17 échantillons de profondeur s'échelonnant de 15 à 350m, on observe la minéralogie spécifique de 5 espèces de foraminifères (Armynot du Châtelet et al., 2013a).
- Les tourbières et lacs des Alpes et du Massif central dans lesquels on observe la minéralogie de neuf espèces de thécamœbiens (Armynot du Châtelet et al., 2015; Armynot du Châtelet et al., 2010).

Dans les sédiments marins et estuariens

Quinze échantillons sont prélevés au travers d'un marais maritime de l'estuaire de la Canche (Armynot du Châtelet et al., 2008) et 17 le long d'un profil bathymétrique en mer de Marmara (Armynot du Châtelet et al., 2013a).

Dans les échantillons du profil réalisés en mer de Marmara, on se concentre uniquement sur cinq espèces de foraminifères (*E. scaber*, *R. agglutinans*, *T. bocki*, *T. sagittula* et *T. truncata*). On conclut que, même au sein d'un même échantillon (et donc une source minéralogique homogène) la composition minéralogique des tests diffère d'une espèce à l'autre. On note même que *E. scaber* est très différente des autres avec plus de grains de quartz. Dans cette étude nous ne possédons malheureusement pas la composition du sédiment afin d'estimer l'écart à la source.

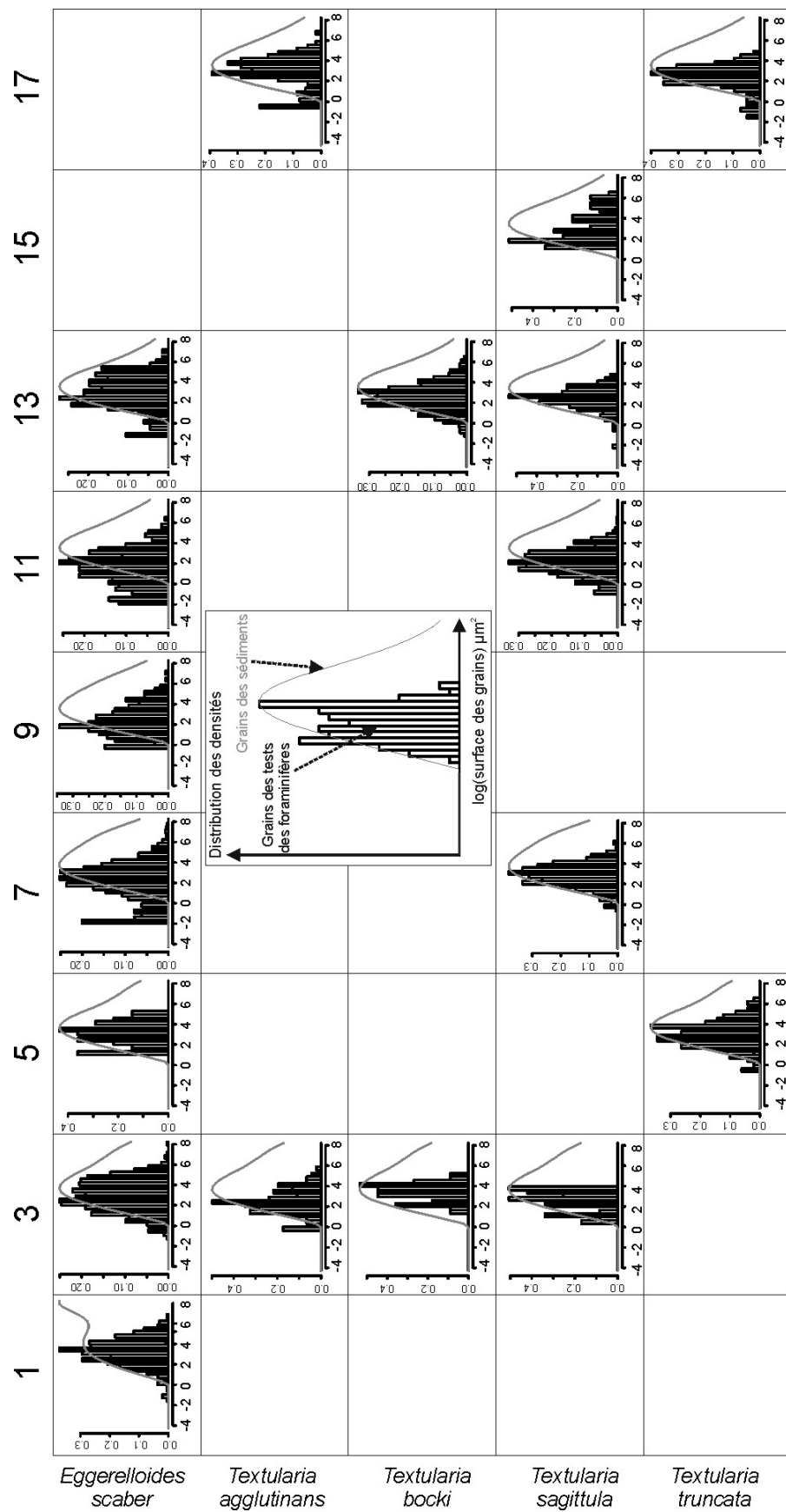


Figure 27 : Comparaison entre les tailles (exprimées en surface) des grains minéraux des sédiments (lignes continues) et la distribution des tailles de grains des minéraux agglutinés à la surface des tests de foraminifères prélevés le long du profil bathymétrique dans la mer de Marmara (Armynot du Châtelet et al., 2013a).

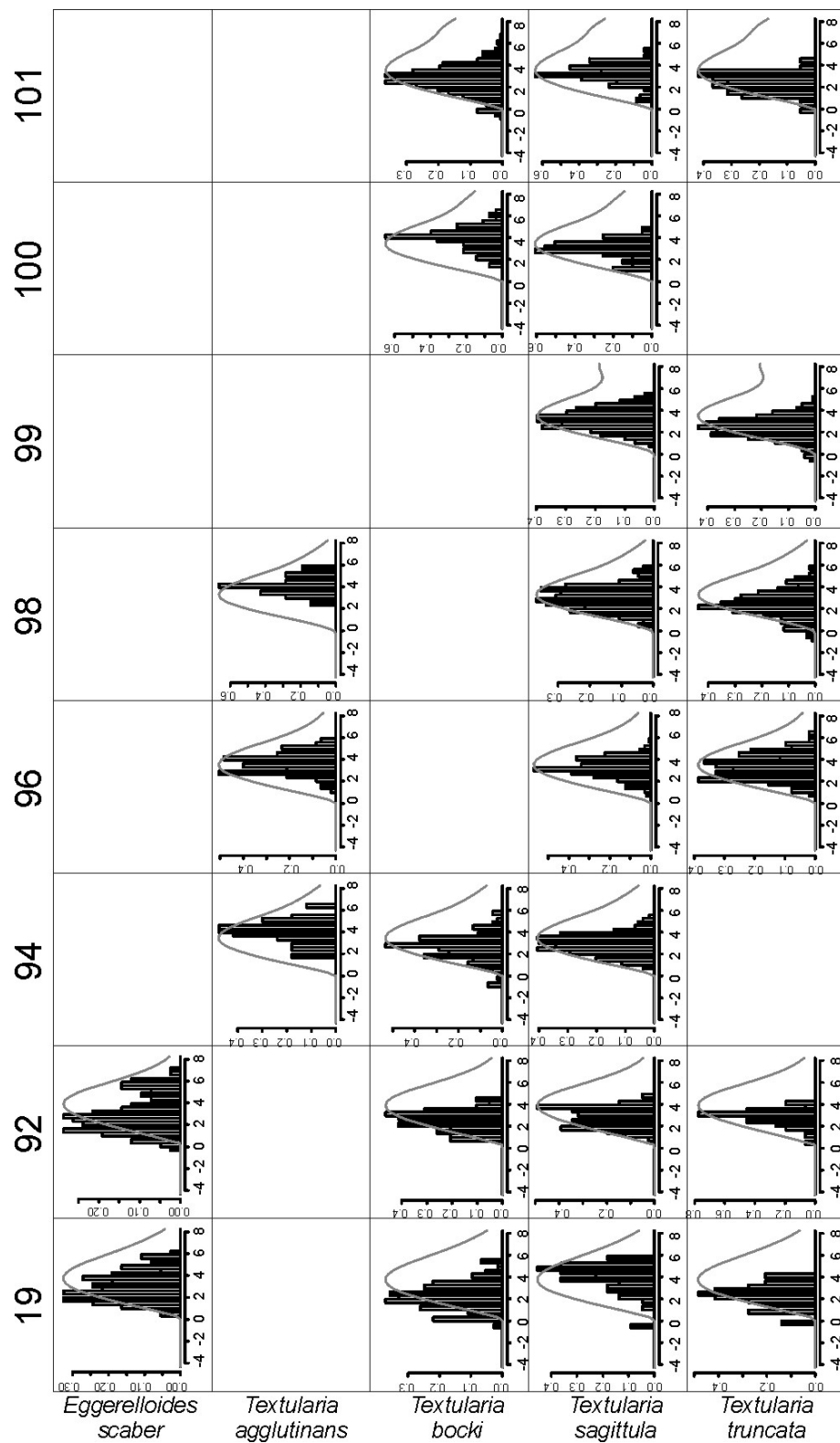


Figure 28 : (Figure 27 suite)

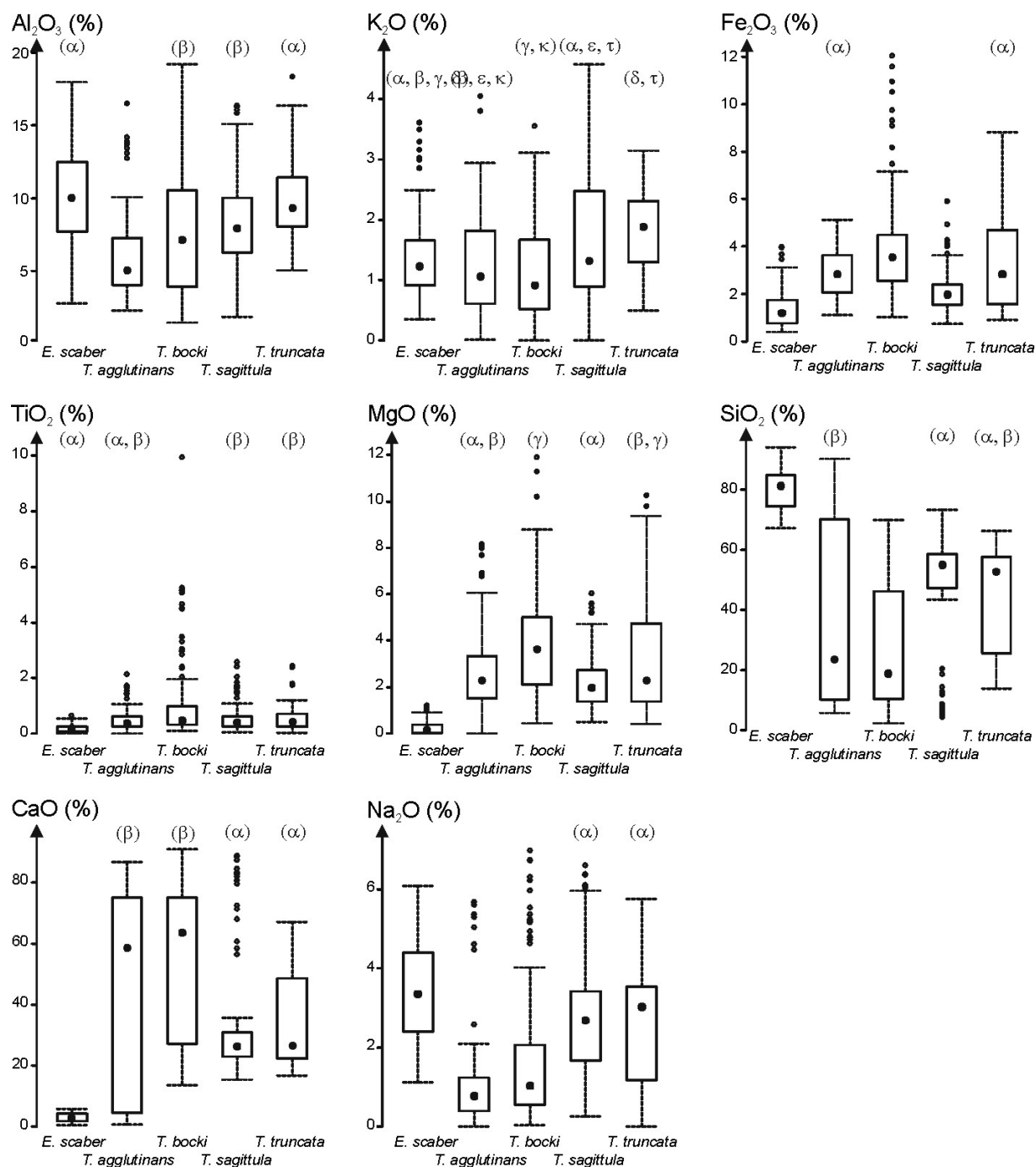


Figure 29 : Représentation des quartiles basée sur les données d'analyses de la composition chimique des tests agglutinants des foraminifères. Les proportions d'oxydes sont données pour Al_2O_3 , CaO , Fe_2O_3 , K_2O , MgO , Na_2O , SiO_2 et TiO_2 . Lorsque des compositions similaires existent (test de comparaison multiple des moyennes de Tukey avec p ajusté $>5\%$), elles sont indiquées par des lettres grecs. Le nombre de foraminifères utilisés est de *E. scaber* : 22, *T. sagittula* : 30, *T. agglutinans* : 24, *T. bocki* : 26 et *T. truncata* : 20.

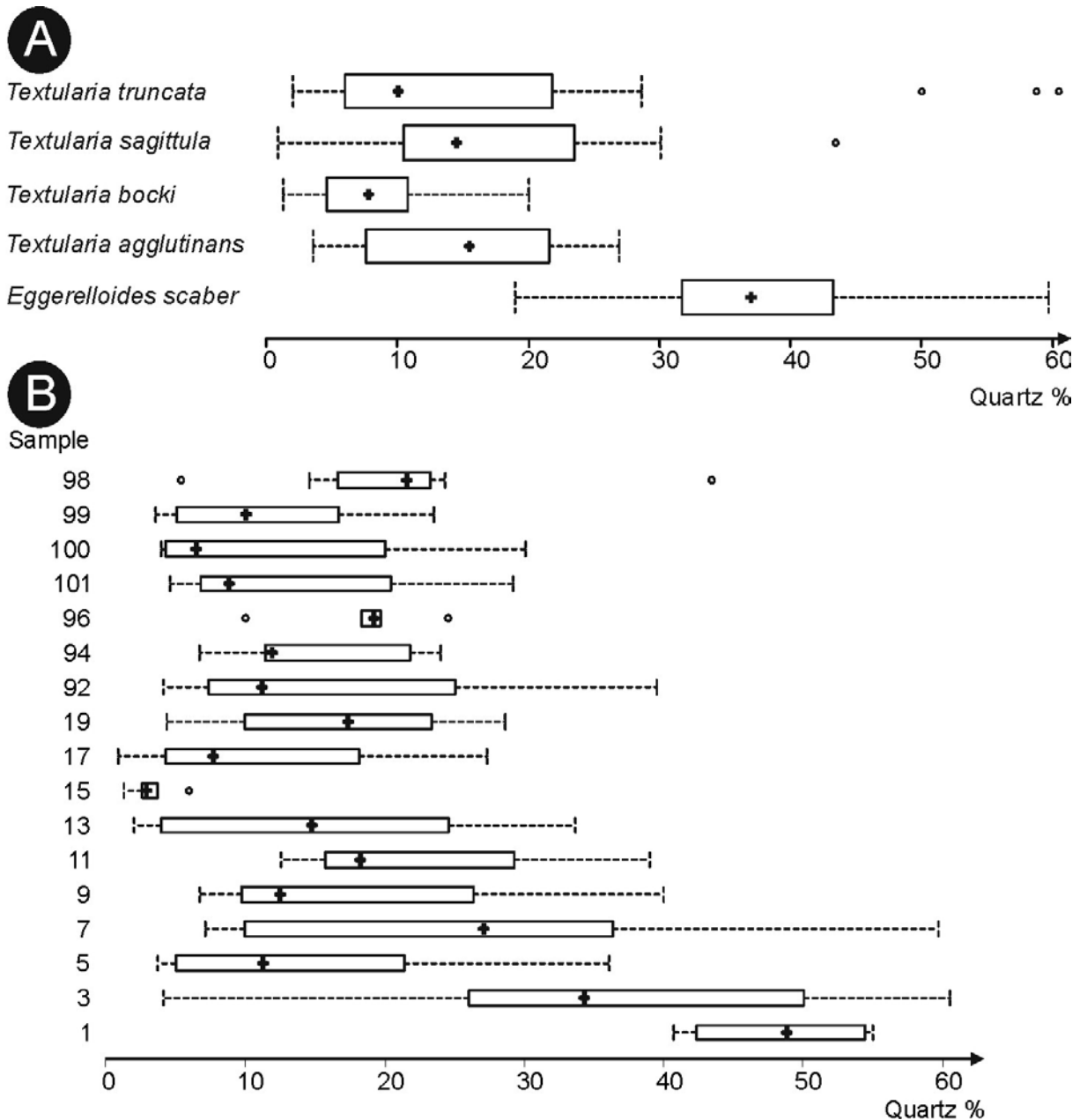


Figure 30 : Indication des quartiles pour la proportion de quartz agglutinés sur les tests soit avec un tri par espèce (A), soit avec un tri par échantillon (B). Les échantillons sont classés de 1 à 98 selon une profondeur croissante de 15 à 350m.

Dans le marais maritime de l'estuaire de la Canche, on va un peu plus loin dans l'observation en notant que tout comme en mer de Marmara, les compositions minéralogiques sont différentes d'une espèce à l'autre et que, des espèces telles que *Trochammina inflata* et *Arenoparrella mexicana* sont très différentes des autres et très riches en quartz, mais aussi que *Entzia macrescens* est de composition assez variable soit proche de la composition du sédiment soit enrichie en feldspath potassique, alors que d'autres espèces, *Miliammina fusca*, *Paratrochammina haynesi* et *Remaneica plicata* ont une composition minéralogique proche de celle du sédiment, cette fois-ci riche en carbonates (reflétant le bassin versant) souvent à l'aspect de surface altérée.

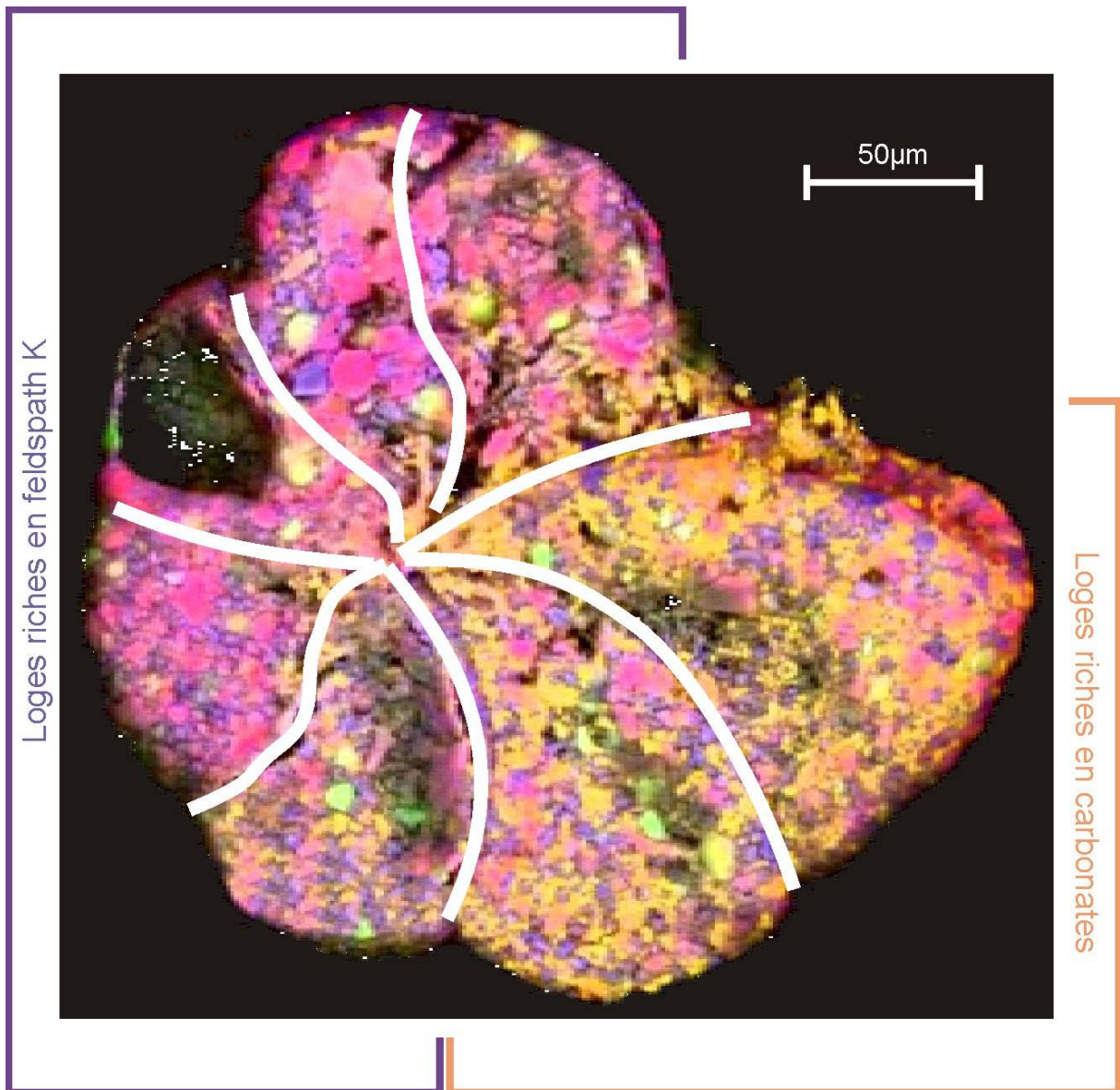


Figure 31 : Cartographie au MEB-EDX d'un individu de *Hentzia macrescens*. Les loges sont délimitées par des lignes blanches. Deux groupes de loges, riches en Ca (~carbonates ; aspect jaune) et riches en K et Si (~feldspath potassiques ; aspect rose / et quartz ~ aspect bleu) sont délimités.

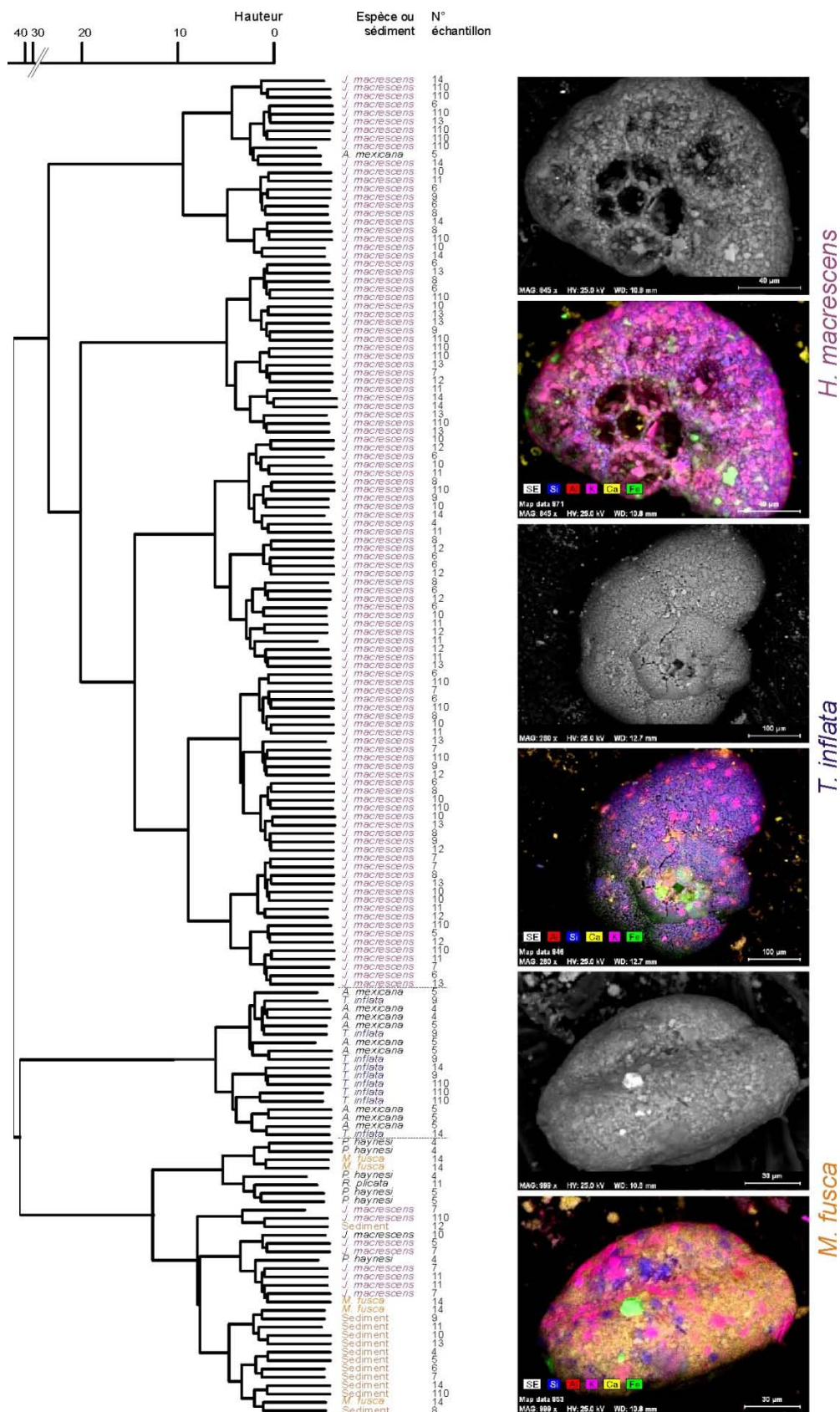


Figure 32 : Regroupement des foraminifères et des sédiments en fonction de leur composition minéralogique, au moyen d'une analyse hiérarchique. Les numéros des échantillons font référence à Armynot du Chatelet (2008). Les images représentent les 3 espèces principales observées tantôt en images rétrodiffusées permettant de distinguer les minéraux selon le poids atomique des éléments présents, tantôt au MEB en imagerie EDX où les photons émis sous excitations électroniques sont analysés et révèlent la composition élémentaire : *H. macrescens* (noté *J. macrescens* dans la partie gauche de la figure) est riche en Si et K, *T. inflata*, essentiellement Si et *M. fusca* riche en carbonates.

Dans les lacs et les tourbières

Les neuf tourbières et les trois lacs sont tous situés dans un contexte géologique ayant une signature géologique différente. Les espèces de thécamœbiens que l'on y retrouve se recoupent avec un total de 19 espèces, que l'on retrouve à peu près indifféremment dans les 12 sites. Ces 2 premières études concluent que la nature minéralogique des tests reflète celle du bassin versant. Les thécamœbiens prélèveront dans leur environnement les grains minéraux présents sans choix de nature chimique. Si l'on prend l'un des deux exemples, les trois lacs étudiés (Anterne, Gers et Annecy) présentent des sédiments avec des compositions minéralogiques sensiblement différentes : à Anterne, principalement de la calcite, des quartz et feldspaths de tailles très variées et de rares oxydes de fer, chlorites, albites, rutilles, grenats et serpentines ; à Anterne, ce sont essentiellement des grands grains de quartz accompagnés de séricite, muscovite, calcite, oxydes de fer et rutille ; enfin, à Gers, on observe un assemblage minéralogique proche de celui d'Anterne, mais avec des micas plus abondants. Les thécamœbiens observés construisent leurs tests avec les espèces minérales disponibles (Tableau 10). Aussi, la composition minéralogique des sédiments n'est pas un facteur limitant pour le développement des thécamœbiens.

Tableau 10 : Proportion des phases minérales observées sur les thèques des amibes provenant de neuf tourbières et de 3 lacs.

Amp hibol e	Albite	Sources	Espèces	Genre
-	-	Montagne de Plate	<i>vulgaris</i>	<i>Arcella</i>
4.1	-	Montagne de Plate	<i>vulgaris</i>	<i>Arcella</i>
-	-	Verny-les-Brûlons	<i>dentistoma</i>	<i>Argynnia</i>
6.1	-	Croix de Barras	<i>indica</i>	<i>Bullinularia</i>
-	-	Anterne	<i>aculeata</i>	<i>Centropyxis</i>
-	-	Gers	<i>aculeata</i>	<i>Centropyxis</i>
-	1.9	Annecy	<i>aculeata var. discoides</i>	<i>Centropyxis</i>
-	-	Anterne	<i>aculeata var. discoides</i>	<i>Centropyxis</i>
-	-	Gers	<i>aculeata var. discoides</i>	<i>Centropyxis</i>
-	-	Cornet de Roselend	<i>aerophila</i>	<i>Centropyxis</i>
-	1.8	Annecy	<i>constricta</i>	<i>Centropyxis</i>
-	-	Anterne	<i>constricta</i>	<i>Centropyxis</i>
-	-	Gers	<i>constricta</i>	<i>Centropyxis</i>
-	-	Lac d'en bas	<i>sphagnicola</i>	<i>Centropyxis</i>
-	-	Anterne	<i>corona</i>	<i>Diffugia</i>
-	-	Gers	<i>corona</i>	<i>Diffugia</i>
-	-	La Seigne	<i>globulosa</i>	<i>Diffugia</i>
-	-	Gers	<i>labiosa</i>	<i>Diffugia</i>
-	-	Anterne	<i>oblonga</i>	<i>Diffugia</i>
-	-	Gers	<i>oblonga</i>	<i>Diffugia</i>
-	-	Gers	<i>protaeiformis</i>	<i>Diffugia</i>
-	-	Anterne	<i>pyriformis</i>	<i>Diffugia</i>
-	-	Annecy	<i>urceolata</i>	<i>Diffugia</i>
2.8	-	Lac d'en Bas	<i>sphagni</i>	<i>Heleopera</i>
-	-	Lioche de la Truchère	<i>collaris</i>	<i>Nebela</i>
-	-	Les Noires Faignes	<i>tincta</i>	<i>Nebela</i>
-	-	Verny-les-Brûlons	<i>griseola</i>	<i>Physochila</i>
-	-	Cerin	<i>arcula</i>	<i>Trigonopyxis</i>
-	-	Cerin	<i>arcula</i>	<i>Trigonopyxis</i>

(Fe, Mg, S i)	Serici te- (Al)	Rutil e	Quart z	Pyro xene	Pyro phyllite	Ortho clase	Musc ovite	Micro cline	Garn et	Fe- Ti- oxide	Fe- oxyd e	Felds par	Fe oxyd e	Calcit e
-	-	1.6	4.0	-	-	32.9	-	-	-	-	-	8.2	-	5.4
-	-	2.3	8.9	-	-	13.2	-	-	-	-	-	-	-	1.4
-	-	-	95.5	-	-	4.5	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	14.7	-	-	54.7	-	-	-	-	-	-	-	-
-	3.2	-	96.4	-	-	-	-	-	-	-	0.4	-	-	-
69.2	8.2	-	21.6	-	-	-	-	-	-	-	1.0	-	-	-
-	-	-	21.2	-	-	-	-	6.0	-	-	-	-	3.4	67.5
77.1	8.9	0.3	13.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
50.1	7.7	-	15.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	27.2
-	-	-	11.6	-	-	42.2	-	-	-	36.8	-	-	-	-
-	-	0.7	7.5	-	-	-	-	7.0	-	-	-	-	1.7	81.3
11.7	27.4	0.9	43.1	-	-	-	2.7	-	-	-	14.2	-	-	-
47.0	17.2	0.8	10.7	-	-	-	-	-	-	-	14.8	-	-	9.6
-	-	-	18.5	-	-	28.4	-	-	-	2.5	-	-	-	-
51.3	6.7	-	42.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
36.1	25.1	-	29.6	-	-	-	-	-	-	-	9.1	-	-	-
-	-	3.0	62.5	-	-	3.9	-	-	-	-	-	-	-	-
45.5	11.0	-	33.0	-	-	-	-	-	-	-	10.3	-	-	0.3
34.7	3.6	-	51.5	-	-	-	-	-	-	-	1.4	-	-	8.8
7.9	54.2	-	37.2	-	-	-	-	-	-	-	0.7	-	-	-
50.0	8.2	-	23.8	-	-	-	-	-	-	-	1.6	-	-	16.4
63.7	6.0	-	16.1	-	-	-	9.8	-	-	-	2.3	-	-	2.0
-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	99.8
-	-	0.4	17.7	-	-	8.8	-	-	-	3.7	0.3	22.9	5.5	-
-	-	-	91.5	-	-	7.9	-	-	-	-	0.6	-	-	-
-	-	-	99.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	97.2	1.3	1.1	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	1.3	-	-	37.8	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	11.1	-	-	14.2	-	-	33.0	-	-	-	-	-

On peut cependant préciser que la nature des minéraux observés n'a rien de très rare (Figures 33 et 34) et il est possible que le côté ubiquiste des sources masque un éventuel fractionnement.

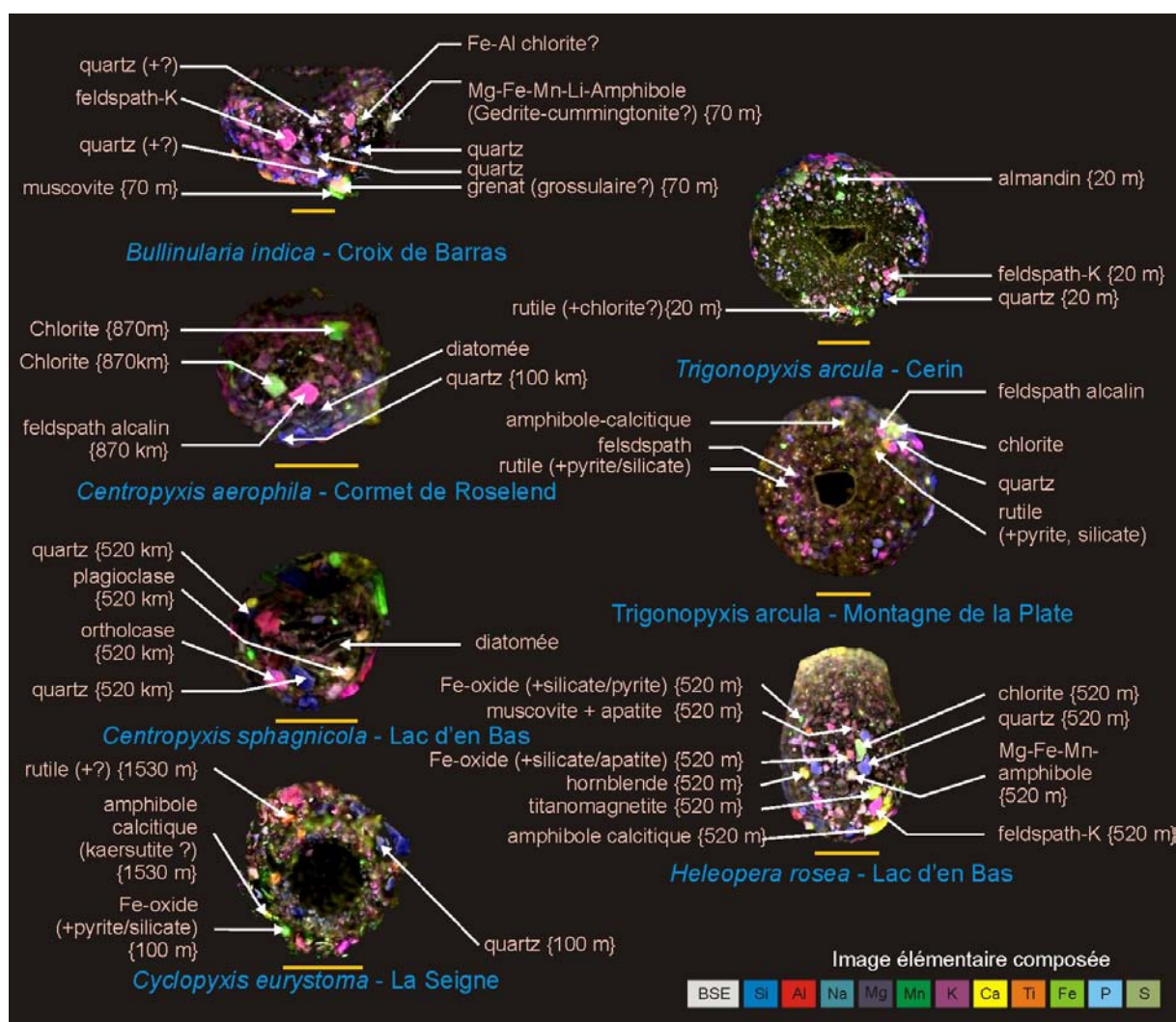


Figure 33 : Diversité minérale observée dans les spécimens ne recyclant que des xénosomes, sélectionnés dans les tourbières des Alpes, Jura et Massif central, cartographiés avec la technique ESEM-EDS. L'image de base BSE est superposée aux cartographies élémentaires. Les phases minérales sont identifiées à partir des analyses chimiques ponctuelles permettant le calcul des formules structurales. L'image combinée est une superposition de cartographies élémentaires pour les éléments : Si, Al, Na, Mg, Mn, K, Ca, Ti, Fe, P et S. La barre d'échelle est de 30µm. La distance minimale à la source potentielle de ces phases minérales est indiquée entre parenthèses. Lorsqu'aucune distance n'est spécifiée, l'origine du minéral provient du voisinage des tourbières.

Néanmoins, une manipulation in situ a été réalisée lors de la thèse de Maxence Delaine (2016), manipulation au cours de laquelle 4 minéraux de nature chimique et formes variées (1) chlorites + chloritoïdes, 2) talc, 3) phlogopite, 4) anthophyllite + talc + tremolite + vermiculite) ont été ensemencées dans la tourbière de Frambouhans-Les Ecorces (Jura). L'objectif de la manipulation était de mesurer le taux d'intégration de ces espèces minérales sur une espèce de thécamœbiens *Bullinularia indica*. En considérant les 3 premiers mois avec un ensemencement et une analyse régulière (pas de temps, 1 mois), on observe que les groupes de minéraux 1, 2 et 4 sont intégrés de manière croissante au cours du temps, la période d'observation incluant plusieurs cycles de reproduction potentielle. Néanmoins, ni la phlogopite, ni la vermiculite ne sont intégrées même si ces minéraux sont apportés en très grandes quantités. L'hypothèse que Maxence Delaine considère la plus juste est que par chimiotactisme, les thécamœbiens sélectionneraient les minéraux les plus riches en Si + Mg mais pas d'association K + Mg. Cette hypothèse n'est pour le moment pas validée par une expérimentation complémentaire.

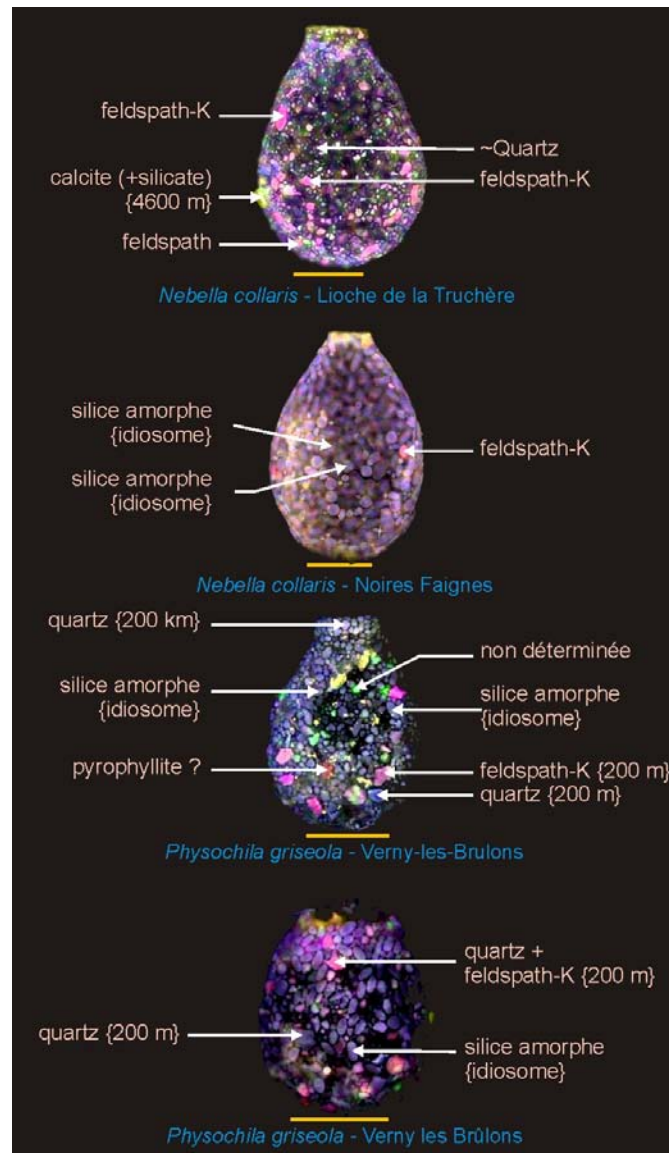


Figure 34 : Diversité minérale observée sur les thèques des spécimens agglutinant à la fois les xénosomes et les idiosomes. (Complément de légende à la figure 33).

In fine, la composition minéralogique des thécamœbiens à tests agglutinants reflète celle des phases minérales présentes dans leur environnement de vie, avec toutefois des exceptions probablement liées à la nature minéralogique elle-même. Ainsi, la nature minéralogique ne semble pas limitante, ni à l'occurrence des espèces, ni à leur développement. On pourrait alors se poser la question de ce que deviendrait *Bullinularia indica* si on la mettait dans un contexte avec uniquement des particules de phlogopites. Il est probable que, comme pour d'autres espèces de thécamœbiens, l'agglutinat soit facultatif (Dahn Lahr communication personnelle) et que, dans ce cas, seule la structure organique de la thèque soit synthétisée sans complément de protection par les phases minérales.

3.3.4 Synthèse et discussion

Foraminifères et thécamoebiens ont un comportement différent vis-à-vis de la taille des grains et de la nature minéralogique de ces minéraux. La différence est liée principalement à deux paramètres:

- la taille différente des organismes qui permet aux foraminifères d'agglutiner des minéraux de plus grande taille.

- la façon de se construire différente. Les thécamoebiens invaginent d'abord les minéraux avant de les positionner à la périphérie de la cellule fille tandis que les foraminifères font glisser les minéraux le long de leurs pseudopodes pour les agglutiner sans les faire passer dans la cellule.

Cette simple observation justifie pleinement, par l'aspect minéralogique discret de la sélection des grains exogènes le fait que les thécamoebiens et les foraminifères agglutinants soient classés dans des groupes taxinomiques différents. La comparaison de la nature chimique d'une population inconnue d'individus présents dans un sédiment doit même nous permettre de les classer parmi les foraminifères ou les thécamoebiens : une forte dissemblance avec le sédiment dans lequel ils vivent pousserait à proposer une affinité avec l'embranchement des foraminifères tandis qu'une ressemblance inciterait à les associer au groupe des thécamoebiens. Mis à part des morphologies de grains particulières avec une chimie particulière, les thécamoebiens ne trient pas les grains qu'ils agglutinent, contrairement aux foraminifères dont les espèces sont plus ou moins sélectives. Ces conclusions sont cependant valables dans le cadre de la petite base de données étudiée en comparaison de la bien plus large diversité des formes agglutinantes disponible. On pourrait par exemple souligner le comportement de *Diffugia bacillarirum* qui ne recycle que des frustules de diatomées (Ogden and Hedley, 1980).

4 Utilisation des foraminifères dans les reconstitutions paléo- environnementales

4.1 ETUDE INTEGREE MICROFAUNE PARAMETRES DU SEDIMENT POUR LA RECONSTITUTION PALEO- ENVIRONNEMENTALE DU FLEUVE LOIRE A NANTES

Ce chapitre fait la synthèse d'un article publié dans une revue de rang international :

Delaine, M., Armynot du Châtelet, E., Bout-Roumazeilles, V., Goubert, E., Le Cadre, V., Recourt, P., Trentesaux, A. & Arthuis, R. (2015) Multiproxy approach for Holocene paleoenvironmental reconstructions from microorganisms (testate amoebae and foraminifera) and sediment analyses: The infilling of the Loire Valley in Nantes (France). The Holocene, 25, 407-420.

Ainsi que 2 publications de vulgarisation

Arthuis, R., Armynot du Châtelet, E., Guitten, V., Ganne, A., Goubert, E. (2017) Naissance des îles à Nantes, ou l'histoire d'une Loire maritime devenue fluviale . Revue 303

Ganne, A., Armynot du Châtelet, E., Arthuis, R., Le Cadre, V., Leroyer, C., Goubert, E. (2017). La mémoire du fleuve à Nantes : étude paléo-environnementale, dans "De l'Ardèche à la Loire-Atlantique, les résultats des recherches en cours (ports, digues, moulins, pêcheries...)" . La Loire et ses terroirs.

Le chapitre bénéficie également d'un rapport d'expertise rédigé à la suite d'un diagnostic INRAP – Etude de la carotte de Paimboeuf.

On y retrouvera une reconstitution des environnements de dépôts Holocène autour de l'île de Nantes basée sur une étude multi-paramètres dont les foraminifères et les thécamoebiens.

4.1.1 Introduction

Depuis la fin de la dernière ère glaciaire, accompagnées par la remontée eustatique (transgression flandrienne), les vallées estuariennes des littoraux de l'Atlantique, de la Manche et de la mer du Nord subissent toutes une tendance au comblement, surtout au long des derniers 4500 ans (e.g., Baltzer et al., 2014; Sorrel et al., 2010). Cette accumulation de sédiments, sous le jeu complexe des apports continentaux et marins, des courants, de la houle, de la granulométrie et de nombreux autres facteurs jouant sur la cohésion des grains (Vested et al., 2013), permet de garder en mémoire ses évolutions passées. Pendant 10 000 ans, jour après jour, les sédiments, témoins et mémoires de l'histoire, se déposent s'accumulent et sont érodés. Dans ces études, on se propose, au travers d'études multiproxy de reconstituer l'histoire du remplissage sédimentaire de l'estuaire de la Loire principalement autour de la ville de Nantes.

4.1.2 Méthodes

Entre Nantes et l'embouchure de la Loire, 11 sondages ont été pratiqués en différents points de l'agglomération nantaise ainsi qu'à proximité de Paimboeuf plus en aval. Huit d'entre eux ont donné des informations utiles (Figure 35). Les carottes sont des séquences de sédiments longues de 15 à 30 m, dont les plus anciennes remontent à 10 000 ans à proximité de substratum rocheux.

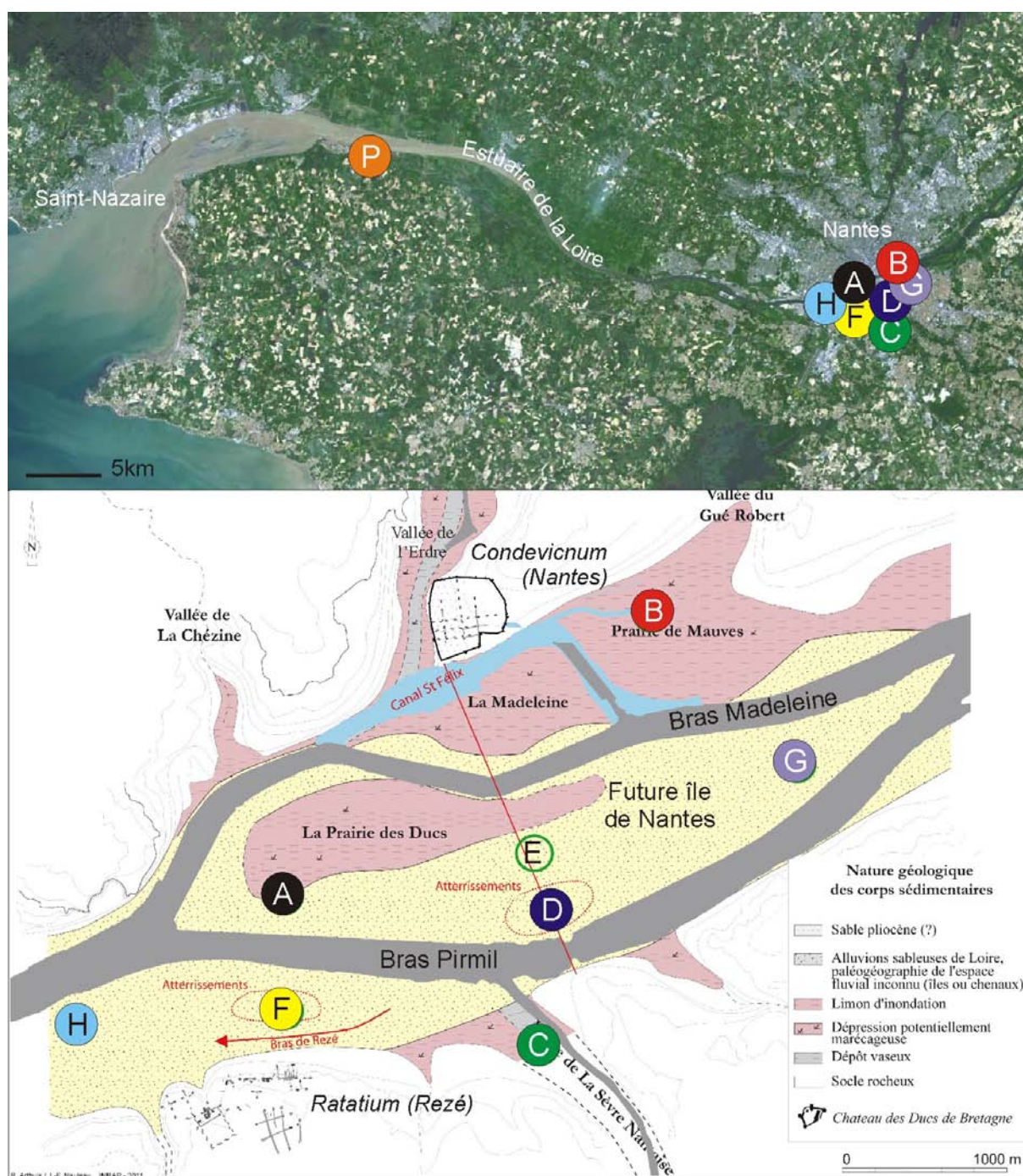


Figure 35 : *Haut*-Localisation des points de forage sur l'estuaire de la Loire et *bas*-détails sur ceux dans l'agglomération nantaise sur une carte présentant une restitution des paléoenvironnements vers 4500BP. Les localisations des futures citées de Condevicnum (Nantes) et de Ratatium (Rezé) sont également précisées (modifié d'après Mercier et Arthuis (2017))

Ces dépôts de sédiments ont piégé des foraminifères, des dinokystes, des thécamœbiens et du pollen. Les sédiments eux-mêmes sont de natures, de tailles et de structures différentes le long des carottes (Figure 36). La combinaison des analyses effectuées sur les carottes et les datations permet de restituer les remplissages sédimentaires de l'estuaire au cours du temps.



On y trace ainsi les migrations successives des chenaux de la Loire et les modifications de l'influence de la marée dans l'estuaire. On y identifie également les espèces végétales qui peuplaient les bords du fleuve. Parmi les méthodes utilisées, il y a, entre autres, le modèle environnemental / écologique défini dans le chapitre 2.2 ainsi que l'interprétation faunistique optimisée par la connaissance des pressions environnementales exercées sur la faune, développées dans le chapitre 3.

4.1.3 Résultats

Les vallées fluviales sont incisées dans le plateau continental dès le Pliocène (5.32 à 2.6 Ma) et sont progressivement comblées (Menier et al., 2010). A Paimboeuf, les premières traces d'incursion marine sont enfouies à 33m et remontent à 8200 ans BP ; à Nantes, la profondeur de sédiments est moindre, de l'ordre de 22 m et ils sont âgés de 8 000 ans. Ces sédiments sont séparés du socle rocheux par des galets d'origine torrentielle de quartz, de silex et des débris de métapélites (Figure 37), recouverts de sables grossiers déposés entre 10 000 et 8 000 ans BP. A cette époque, le climat de l'hémisphère Nord en voie de réchauffement provoque la recolonisation forestière des pelouses herbacées caractéristiques des climats froids qui prévalaient lors du tardiglaciaire, par des essences telles que le pin, le bouleau puis le noisetier. Cette couche grossière correspond à une période bas niveau marin, période pendant laquelle la Loire continue à inciser son lit et où seuls les plus gros débris du substrat peuvent sédimenter.

PEI 35

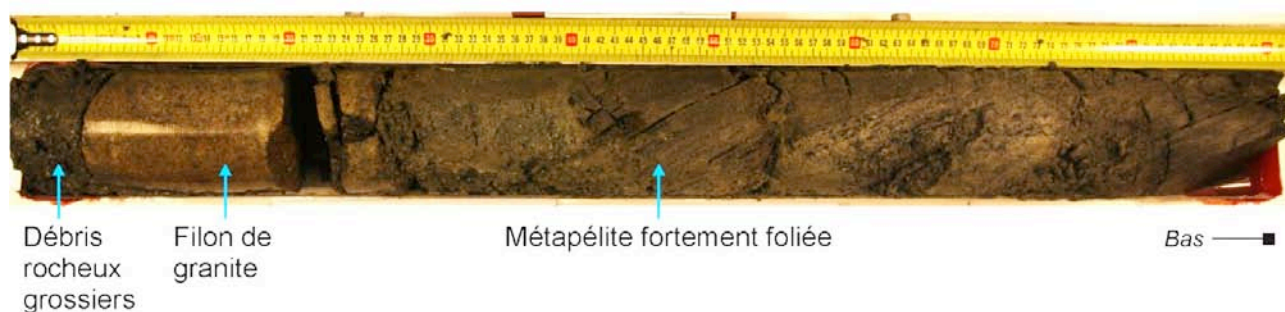


Figure 37 : Section 35 de la carotte P (PEI 35). On peut y voir le substratum rocheux constitué de métapélite et de granite surmontés par des débris rocheux anguleux mis en place dans un régime torrentiel.

Tout au long des carottes, on observe des changements dans la distribution des grains. La phase silteuse dominante (Figure 39) est entrecoupée de passages plus grossiers (Figure 41). Les passages grossiers sont beaucoup plus abondants dans la carotte de Paimboeuf P que ceux qu'on peut observer dans celles de Nantes comme la B (Figure 40) ou la G (Figure 42). Nous n'avons pu mettre en évidence de cyclicité comme des alternances de l'oscillation nord atlantiques (NAO) ainsi qu'ont pu le faire Baltzer et al (2014) un peu plus au Nord dans les sédiments de la baie de Quiberon.

Au dessus, les carottes B, G et P notamment, présentent clairement des sédiments alternant entre des fractions plutôt fines et des passages de sables fins. Des alternances tidales sont clairement visibles (Figure 38). Durant cette phase, les organismes marins (foraminifères et kystes de dinoflagellés) deviennent très abondants et se diversifient ; ils témoignent d'une influence

océanique grandissante dans l'estuaire, due à la pénétration de la marée plus en amont au fur et à mesure de la remontée du niveau marin. Le réchauffement toujours plus marqué du climat entraîne l'installation durable du chêne comme essence dominante des boisements. L'orme et le tilleul font également leur apparition dans la région, suivis dans un second temps de l'aulne qui suggère le développement local des forêts alluviales.

PEI 26



Figure 38 : Section de carotte PEI 26. Des lamines d'alternances tidales peuvent être observées par la succession de lamines fines et de lamines grossières.

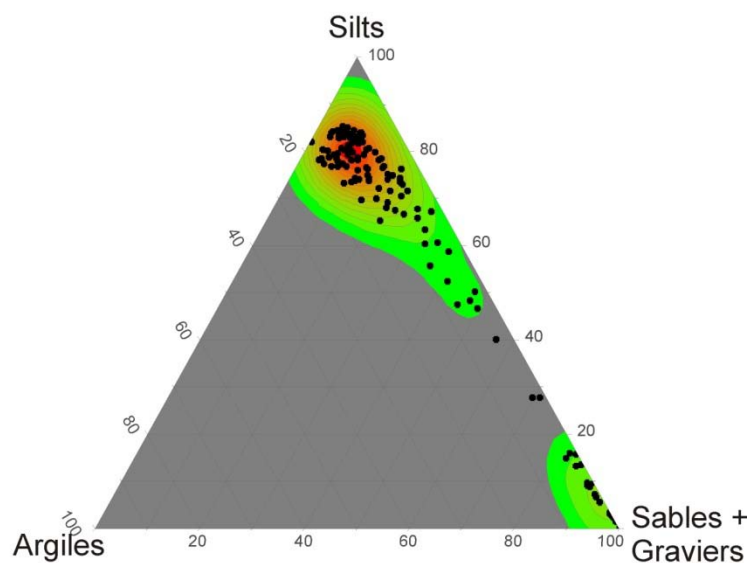


Figure 39 : Diagramme triangulaire présentant la distribution granulométrique selon trois pôles : Sables + Gravier (5cm-63 μ m), Silts (63-3.9 μ m) et Argiles (<3.9 μ m). Les courbes de niveaux donnent une idée de la concentration des échantillons dans la zone. Les données utilisées proviennent de la carotte P. Les sédiments sont groupés autour de silt (3.9 à 63 μ m) avec des échantillons plus grossiers sableux (63 μ m à 2mm), voire graveleux (au-delà de 2mm). Aucun échantillon ne possède de fraction argileuse dominante (<3.9 μ m). Cette distribution des sédiments est classique dans l'estuaire de la Loire, liée à la dynamique estuarienne qui empêche le dépôt des fractions les plus grossières.

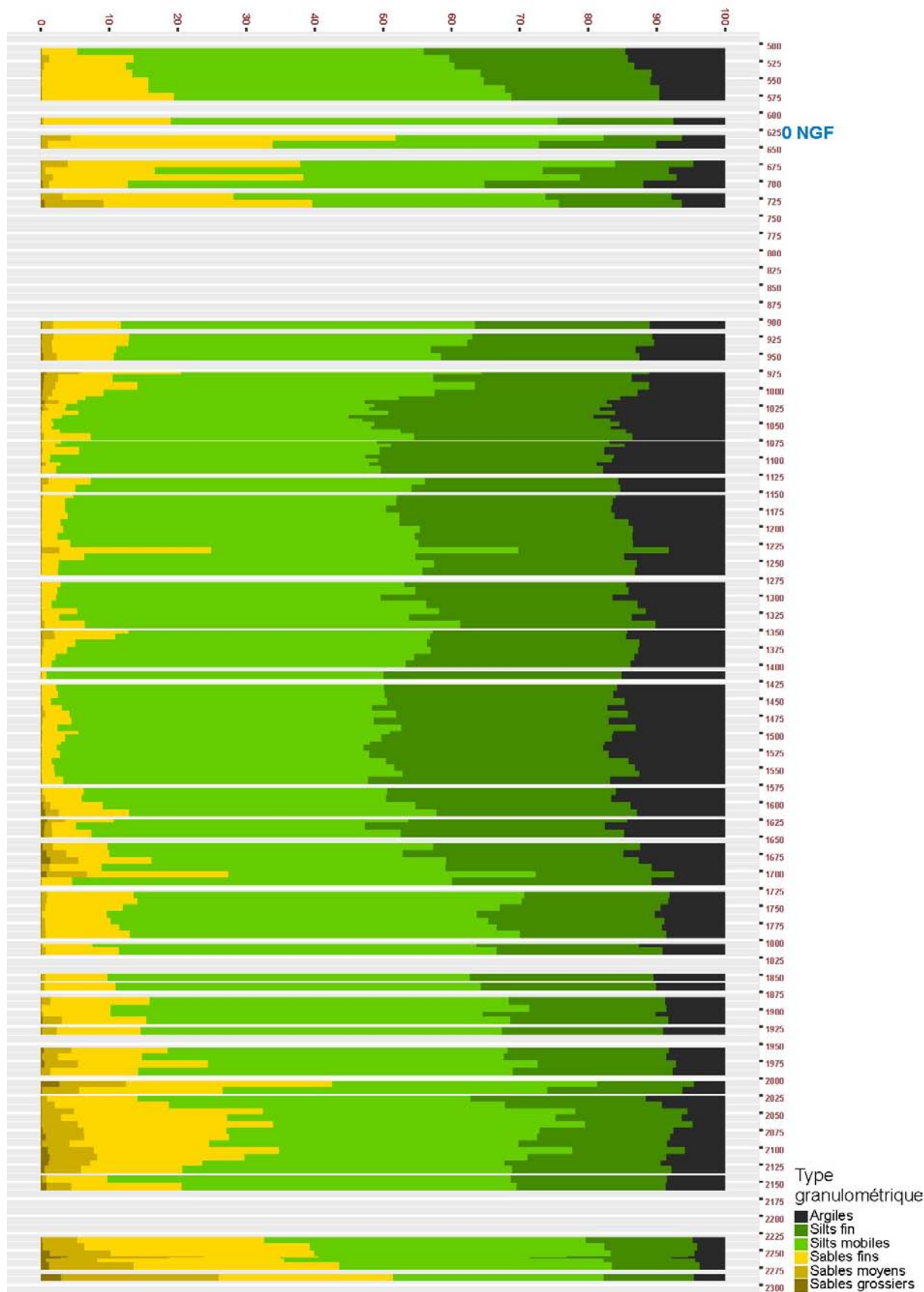


Figure 40 : Distribution granulométrique le long de la carotte B. Les sédiments sont classés en argiles, silts fins et mobiles, puis sables fins moyens et grossiers pour pouvoir être traduits en termes de dynamique sédimentaire. Deux passages grossiers sont décrits dans la carotte, à la base, puis vers 9.5m. Ils correspondent au LST et au HST. Le TST et la période récente sont constitués de sédiments plus fins.

Au -dessus commencent des sections plus contrastées avec des sédiments plus grossiers et des marques d'érosion, sans doute liées à la migration de chenaux. Cette transition correspond à l'inflexion eustatique qui est constatée sur les côtes d'Europe de l'Ouest vers 6000-6500 ans BP. Entre 5 700 et 4 500 ans BP, la Loire reprend l'ascendant et incise dans les tidalites des chenaux qu'elle remplit de sables. Ces sédiments, grossiers, sont quasiment azoïques (Figure 42).

PEI 16

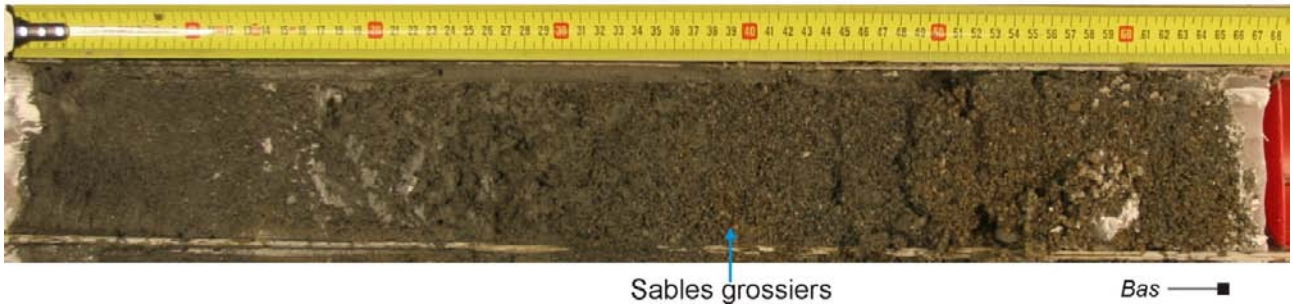


Figure 41 : Section de carotte PEI 16. Des sédiments sableux grossiers peuvent y être observés, témoins d'une énergie plus importante. Ces sédiments sont azoïques.

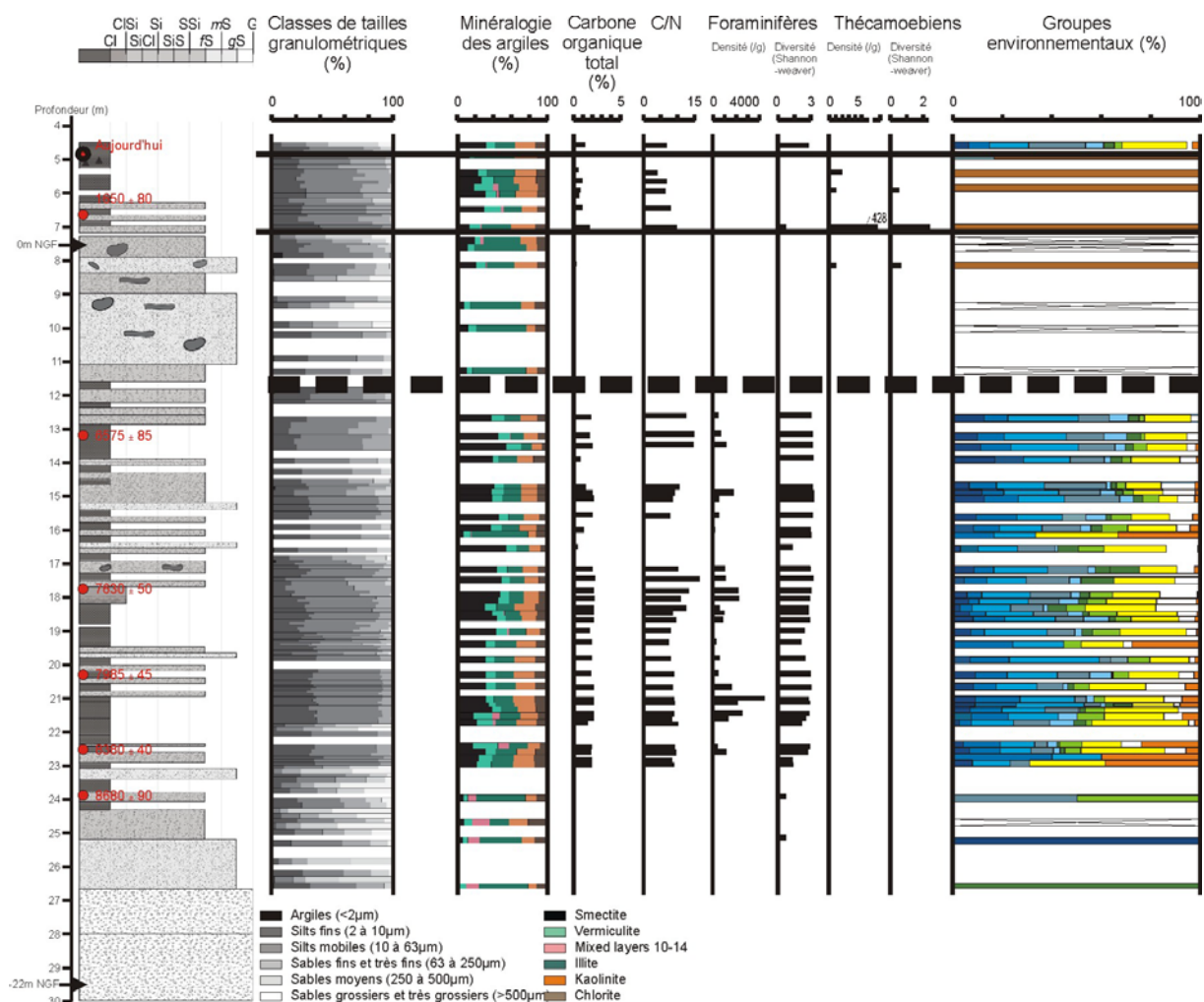


Figure 42 : Diagramme de synthèse paramètres abiotiques, foraminifères et thécamoebiens du forage G (d'après Delaine et al., 2015). Le long du log descriptif, la granulométrie des sédiments, la minéralogie des argiles, les proportions de carbone organique et le rapport C/N, les densités et diversités des foraminifères et des thécamoebiens. Enfin, la faune est regroupée en associations environnementales dans lesquelles on peut voir les passages plus profonds (bleu dominant) ou de zones de transition (vert, jaune, orange dominant).

Les sections hautes des carottes sont de nouveau constituées par des rythmites, alternance de niveau argileux et de niveau plus sableux, probables constituants de structuration des berges du lit du fleuve. Dans les 1500 dernières années, l'influence marine continue de décliner, comme en témoignent la quasi-absence des organismes marins au sommet des carottes et l'abondance des thécamoebiens (Figure 43).

Par la suite, à partir de l'Âge du Fer (800 à 52 ans BC), la pression humaine sur le paysage végétal devient évidente : les forêts se réduisent rapidement au profit des espaces de prairies et de champs. Cette tendance s'accroît au cours de la période gallo-romaine (52 BC à 476 AD), laquelle voit l'aménagement de l'agglomération de Ratiatum au sud de Nantes (Figure 35) qui exige des bois de fort calibre pour ses infrastructures portuaires (Arthuis, 2015; Mouchard et al., 2012). C'est aussi à cette période que le noyer ou le châtaignier, originaires de l'aire méditerranéenne, sont acclimatés localement (Axelle Ganne, com. pers.).

Les modifications paléogéographiques de la Loire se poursuivent et peuvent être désormais perçues par le biais de documents historiques (Arthuis et al., 2017). Au sommet de la carotte G, on

peut analyser des échantillons dans lesquels on retrouve une faune équivalente de celle de la période de transgression. Ils correspondent au probable remaniement de sédiments anciens par le dragage des chenaux de la Loire et le dépôt de ces sédiments sur les berges en remblais.

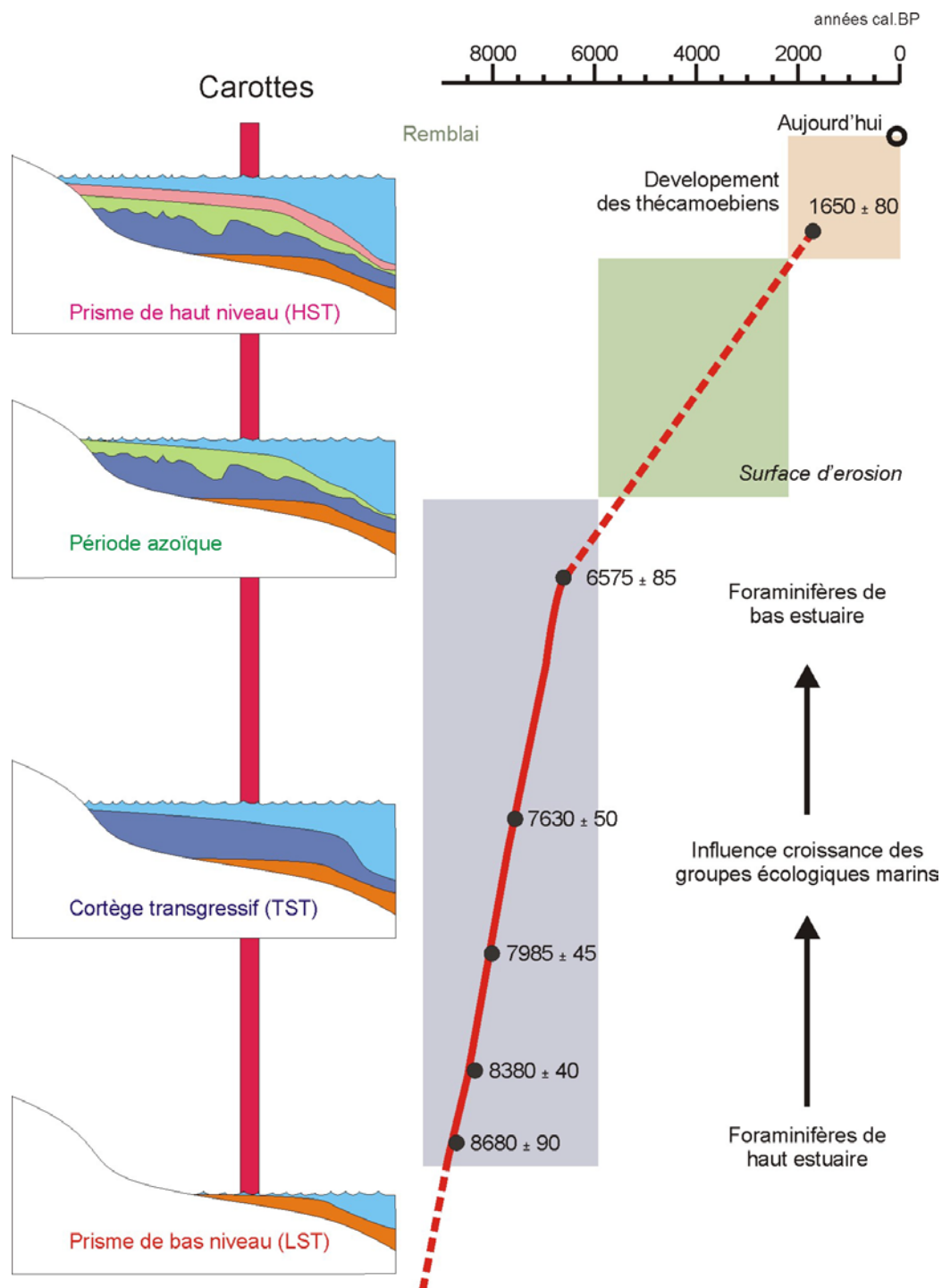


Figure 43 : Modèle de transgression, exemple de la carotte G. Les carottes de l'estuaire de la Loire montrent à peu près toutes la même succession d'évènements avec un prisme de bas niveau marin (LST), une phase de transgression rapide (TST), puis une période de haut niveau marin (HST) pendant laquelle les chenaux ont incisé les sédiments sous-jacents, et enfin une phase de terrestrialisation.

4.2 LE PORT DE BOULOGNE, UNE HISTOIRE ENFOUIE DANS SES SEDIMENTS.

Cette synthèse reprend l'essentiel de 2 articles publiés et d'une conférence grand public proposée à l'occasion des Fêtes de la Mer de Boulogne-sur-Mer en juillet 2017. Les articles sont :

- Armynot du Châtelet, E., Trentesaux, A., Francescangeli, F. & Evrard, A. (2017) *Le port de Boulogne, une histoire enfouie dans ses sédiments*. Le Portel, Notes et Documents.
- Francescangeli, F., Armynot du Châtelet, E., Billon, G., Trentesaux, A. & Bouchet, V.M.P. (2016) *Palaeo-ecological quality status based on foraminifera of Boulogne-sur-Mer harbour (Pas-de-Calais, Northeastern France) over the last 200 years*. *Marine Environmental Research*, 117, 32-43.

On pourra y lire comment les foraminifères peuvent être utilisés pour compléter une recherche documentaire sur l'histoire des aménagements réalisés dans le port de Boulogne-sur-Mer. Le style employé se veut accessible à un lecteur amateur.

4.2.1 Introduction

La baie de Boulogne est répertoriée depuis longtemps dans les écrits : c'est la probable localisation du *Portus Itius* où Jules César prépara sa flotte forte de 800 navires de guerre et de commerce pour envahir la Grande-Bretagne en 55 et 54 av JC. Boulogne est ensuite connu sous le nom *Gesoriacum*, port depuis lequel Caligula en 39-40 BC partira également vers la Bretagne insulaire. *Gesoriacum* devient un port important, tête de pont pour le commerce, terminus de la *Via Agrippa* reliant la Manche à Lugdunum (Lyon) et toute la Gaule (Figure 44).

Enfin, Bonaparte, alors premier consul, devait « *avant tout vaincre un obstacle immense, c'est-à-dire traverser les huit lieues de mer qui séparent la France de la côte anglaise la plus rapprochée. Il fallait créer sur la côte française un port vaste et sûr ; il fallait environner ce port de défenses formidables ; il fallait réunir dans ce port une flottille assez nombreuse pour suffire d'un seul coup au transport d'une centaine de milliers d'hommes ; il fallait enfin rassembler en un seul point, et à portée des navires sur lesquels on devait les embarquer, ces cent mille hommes, choisis dans l'élite des soldats qui faisaient alors l'orgueil de la France [...]* Dans notre port ainsi transformé, comme par enchantement, une flottille de plus de 2000 navires ne tarda pas à être réunie, et classée d'après le tonnage et la force des bâtiments qui la composaient. [...] Les Boulonnais furent alors témoins de la plus grande assemblée de militaires et de marins que jamais port de guerre ait possédé (Duriez, 1841).

Ainsi, au XVIII^{ème} siècle, l'emprise humaine modifie profondément le littoral. Des aménagements lourds sont alors entrepris pour contribuer au développement d'une industrie florissante pour traverser la période industrielle que l'on connaît.

Fort de cette richesse historique, le port de Boulogne-sur-Mer apparaît comme un lieu propice pour utiliser les micro-organismes en tant qu'indicateurs de l'environnement et pour y reconstituer l'histoire. Lorsque la mémoire des hommes s'efface, il reste les écrits, les images, les journaux, les tableaux. En complément, ou complètement lorsque tout a disparu pour reconstituer les paléo-environnements, on peut faire appel à la mémoire des sédiments.

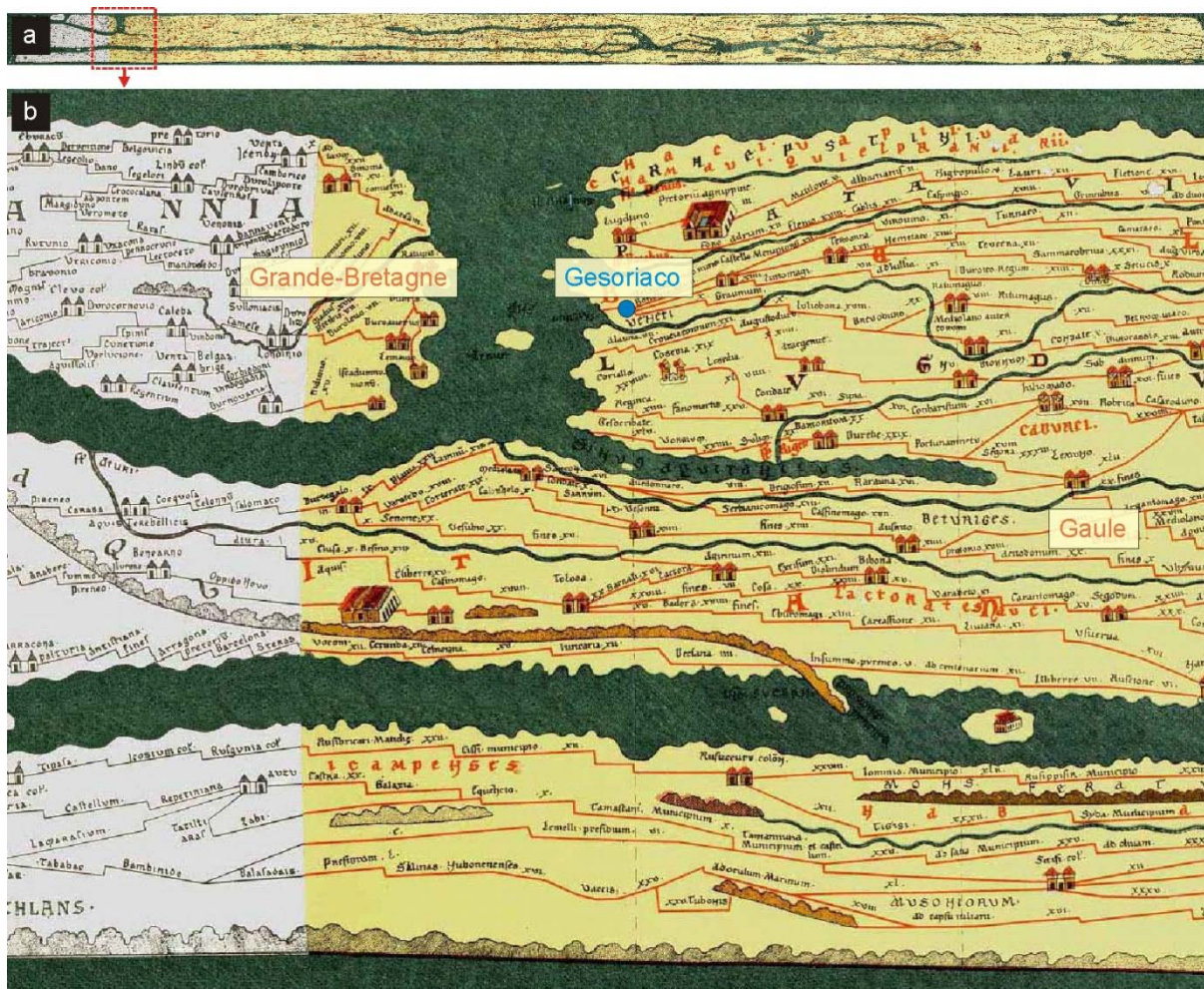


Figure 44 : *Tabula Peutingeriana*, copie du XIII^{ème} s. de la carte des principales villes et voies romaines dont l'original aurait été établi vers le 1^{er}/2nd siècle AD. La table est conservée dans les archives de la ville de Vienne, Autriche. (a) La table complète de l'empire Romain depuis la Grande-Bretagne à gauche jusqu'à l'Inde à droite. (b) extrait des pièces 11 et 12 de la table sur lequel on peut voir Gesoriaco (Boulogne) destination de la Via Agrippa.

L'objectif de notre travail a été de localiser une zone relativement épargnée par ces modifications et, à partir de ce lieu, de confronter les traces enregistrées dans les sédiments à l'évolution des infrastructures portuaires.

4.2.2 Matériel et méthodes

Pour reconstituer l'histoire du port de Boulogne-sur-Mer, une carotte de sédiment longue de 33 cm a été prélevée en mai 2013 dans l'enceinte du Petit-Port (Figure 45), zone réputée la moins perturbée du port, avec des sédiments à la granulométrie la plus propice à la préservation de l'activité des micro-organismes. Cette carotte a ensuite été découpée en 26 tranches correspondant aux feuilles de ce livre d'histoire que nous désirons lire. Dans chacune des tranches on analyse les sédiments : leur taille, le contenu en éléments traces métalliques et la faune microscopique qui s'y trouve.

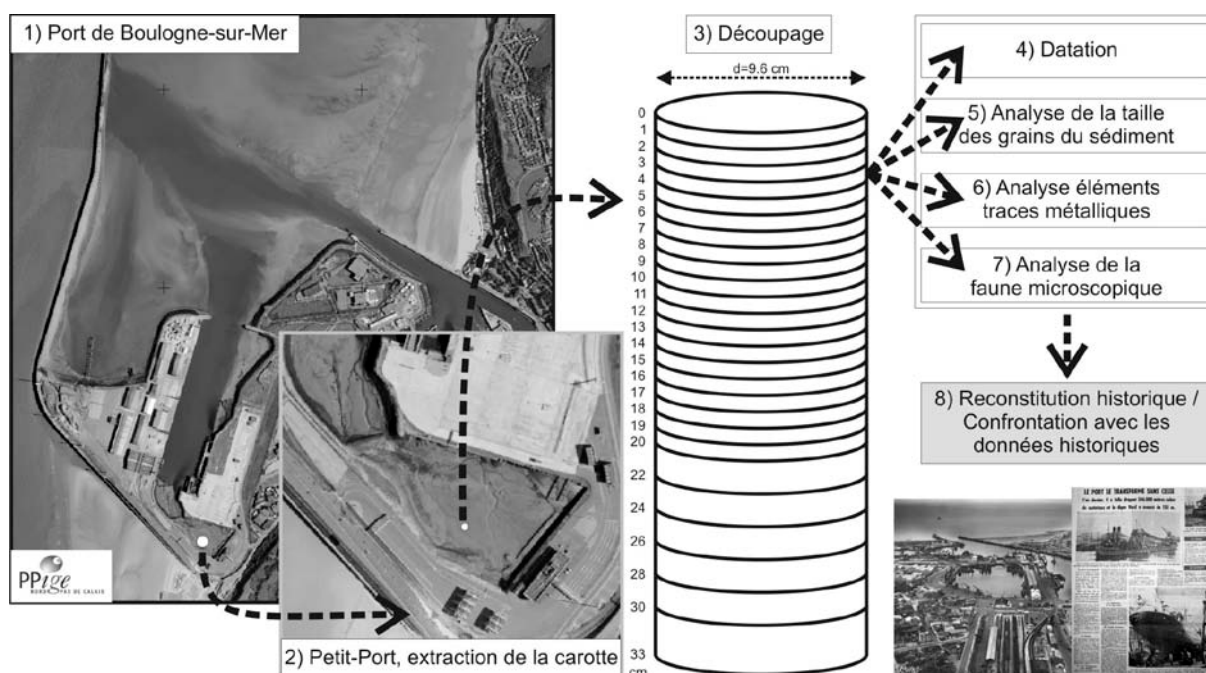


Figure 45 : Méthodes d'analyses d'une carotte sédimentaire. A 1 cm, on est à la surface du sédiment, ce sont les dépôts actuels, plus on s'enfonce vers la base de la carotte (33 cm), plus on remonte dans le temps. Image de fond : Orthophotographie PPIGE 2015 (<https://www.ppige-npdc.fr/>).

La faune microscopique est pour beaucoup, composée de foraminifères. Ces organismes répondent à deux formes de contraintes : 1) Les contraintes naturelles de l'environnement : la faune observée dans les sédiments de la plage n'est pas la même que celle des vasières; la faune dans le bas de la vasière n'est pas la même que celle présente dans le haut de celle-ci; 2) les contraintes anthropiques : un apport de polluants dans l'environnement modifie la faune, pour ne permettre qu'aux espèces les plus tolérantes de se développer. Ces caractéristiques écologiques de la faune, croisées avec les caractéristiques du sédiment sont utilisées pour reconstituer l'environnement.

4.2.3 Histoire vue depuis les sédiments accumulés au fond du port

Les sédiments de la carotte ont été datés par des techniques radiométriques basées sur les analyses de l'activité du ^{210}Pb , ^{226}Ra et ^{137}Cs (Francescangeli et al., 2016). Seuls les sédiments les plus fins peuvent être datés, ce qui, ici, ne permet pas d'avoir de date précise pour les sédiments les plus anciens. En effet, les sédiments du bas de la carotte (à partir de 19 cm) sont trop grossiers (Figure 46). La date la plus ancienne est 1881 +/- 35 ans. Par extrapolation, les sédiments les plus anciens remonteraient au début du XVIII^{ème} siècle mais ces dates sont assorties d'une imprécision importante. A noter que la carotte ne permettra pas de recouper des strates de dépôts sédimentaires accumulés pendant le passage de Jules César et ne pourra trancher sur l'éternel débat de localisation du *Portus Itius*.

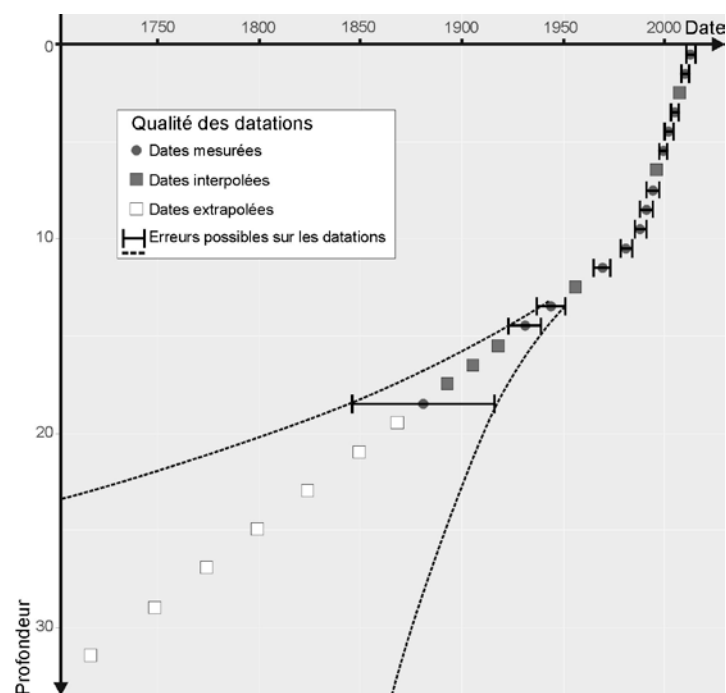


Figure 46 : Datation des sédiments prélevés dans la carotte du Petit-Port.

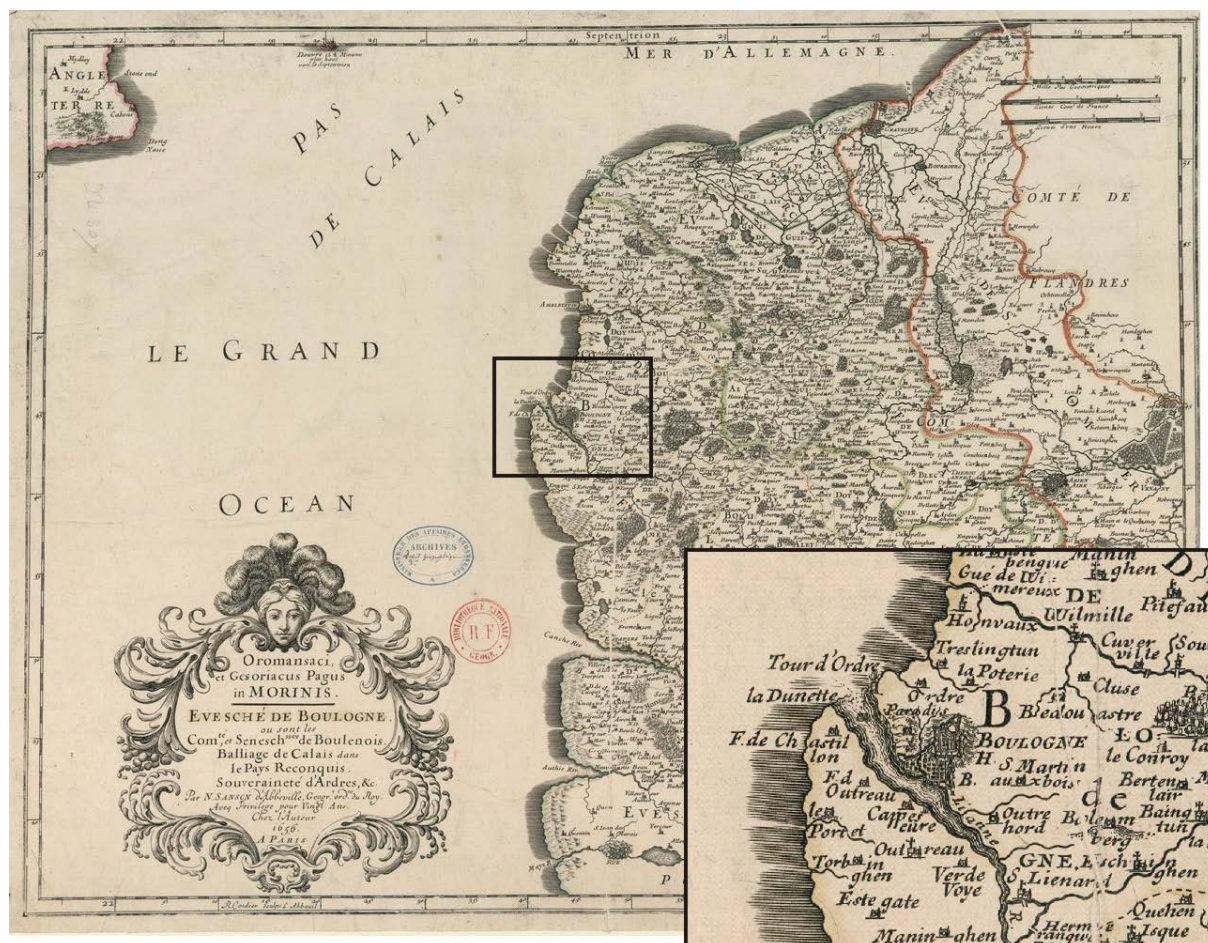


Figure 47 : Carte de 1656 - Oromansaci et Gesoriacus Pagus in Morinis : Evesché de Boulogne ou sont les Comté et seneschaussée de Boulenois. On peut voir le fleuve Liane avec un cours rectiligne débouchant en Manche entre un massif dunaire au Sud et la tour d'Ordre sur un promontoire rocheux au Nord, configuration naturelle de la majeure partie des estuaires picards non aménagés.

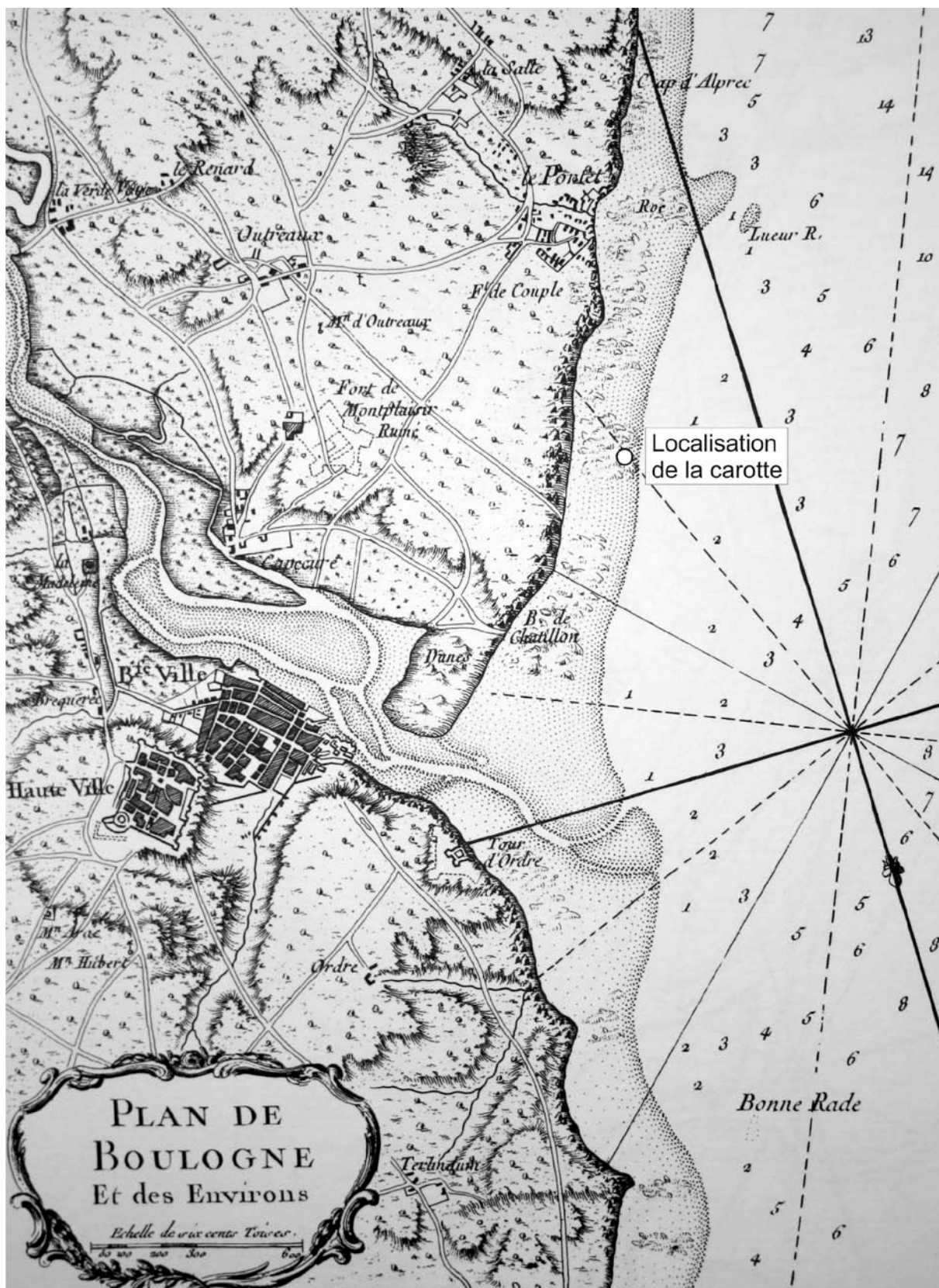


Figure 48 : Plan de Boulogne et de ses environs au XVIIIème siècle. Le rond blanc donne la position approximative de la carotte. A cette époque, c'était la plage.

Au milieu du XVII^{ème} siècle, sans les futurs aménagements, le fleuve Liane est libre, comme les estuaires picards non aménagés (par exemple l'Authie) (Figure 47). Il est bordé en son embouchure

au sud par des dunes, structurées par la dérive littorale, avec une zone rocheuse en rive droite sur laquelle est construite la tour d'Ordre.

Les figures 48 et 49 nous montrent clairement qu'au XVIII^{ème} et au début du XIX^{ème} siècle, le lieu de prélèvement de la carotte correspondait à une plage. Un environnement aussi dynamique explique la présence d'un sédiment grossier (du sable) et contrarie une préservation structurée des sédiments.

Sous l'impulsion de Napoléon 1^{er} avec sa volonté de posséder une base avancée pour conquérir l'Angleterre, le port commence à se structurer au début du XIX^{ème} siècle. Cela se marque par des aménagements en rive gauche de la Liane près d'Outreau avec la construction de quais et d'un bassin pouvant abriter la flotte. Des jetées sont aménagées pour faciliter l'accès au port mais ne modifient cependant pas la plage d'où a été prélevée la carotte.

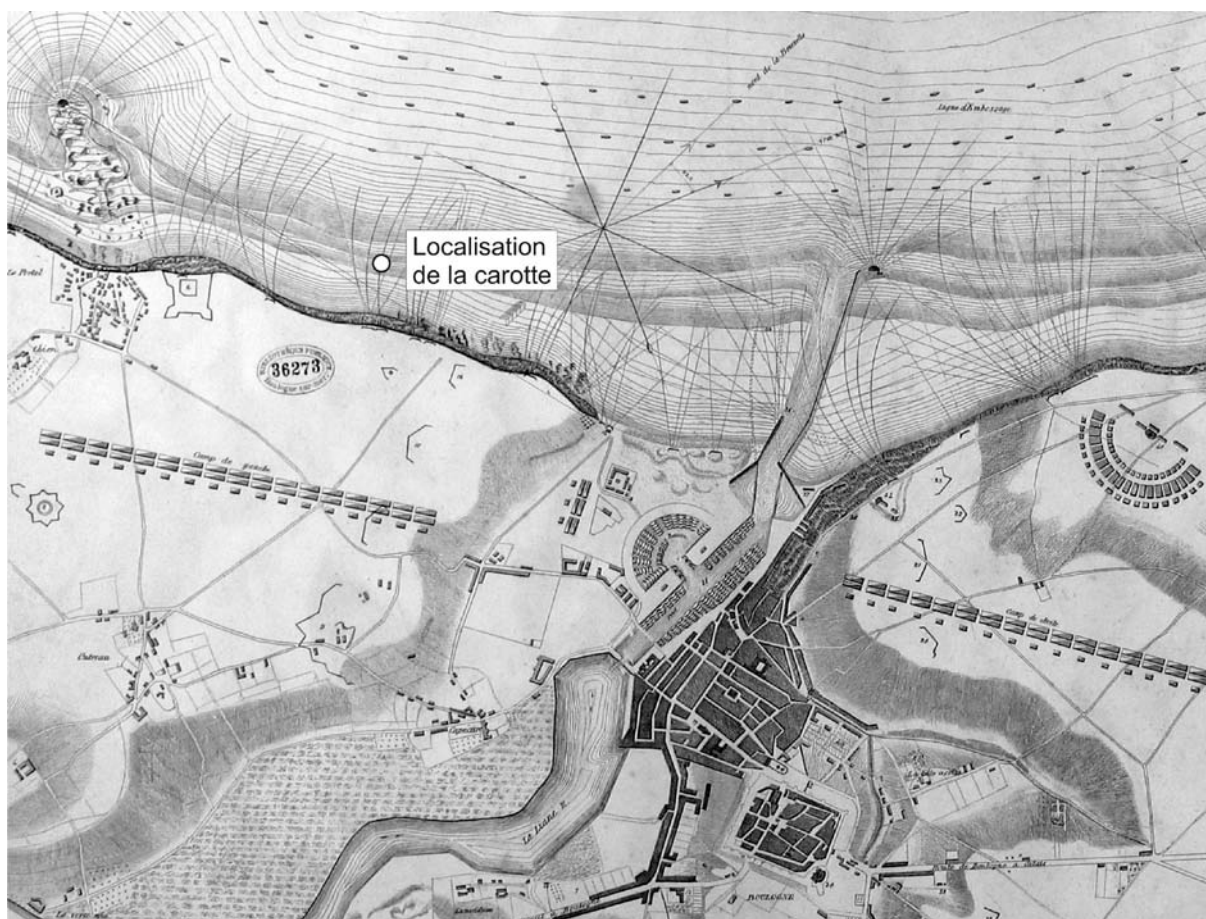


Figure 49 : Le port de Boulogne vers 1805. Les sédiments de la base de la carotte, potentiellement de cette époque, se sont accumulés dans un contexte correspondant toujours à une plage.



Figure 50 : Christian Dommershuizen - Entrée du Port de Boulogne en 1889 – Huile sur toile. Les 2 digues matérialisant l'entrée du port sont visibles.

Le commerce se développe lentement et souffre de trop petites infrastructures. En 1847, le chemin de fer relie enfin Boulogne à Amiens ce qui facilite les échanges commerciaux. Ainsi, au point de vue industriel, Boulogne est « *la ville qui, la première, a vu s'implanter chez elle une industrie des plumes métalliques (1846) et l'industrie des ciments (1847)* » (Le Télégramme 19/10/1908⁵). Néanmoins, cette croissance économique ne modifie pas pour autant de façon significative les conditions sédimentaires entre le Portel et Châtillon. Il est probable que les sédiments de la base de la carotte n'enregistrent l'histoire que de la fin du XIX^{ème} et du début du XX^{ème} siècle. C'est ici que notre étude sur le contenu du sédiment commence, au moment où les aménagements portuaires vont réellement se développer. Les sédiments de la base de la carotte sont majoritairement des sables (a sur la figure 51), ce qui correspond bien à un environnement de plage. L'enrichissement en éléments-traces métalliques est quasiment nul pour le plomb (Pb), le cadmium (Cd) et le manganèse (Mn). Le sédiment est pauvre en argile ce qui se note par les faibles teneurs en aluminium (Al) et en matière organique. Enfin, les foraminifères appartiennent très majoritairement à des groupes marins (en noir, à droite de la figure 51).

⁵ Les extraits de journaux proviennent de la bibliothèque des Annonciades à Boulogne-sur-Mer : La Voix du Nord - L'impartial - Le Télégramme

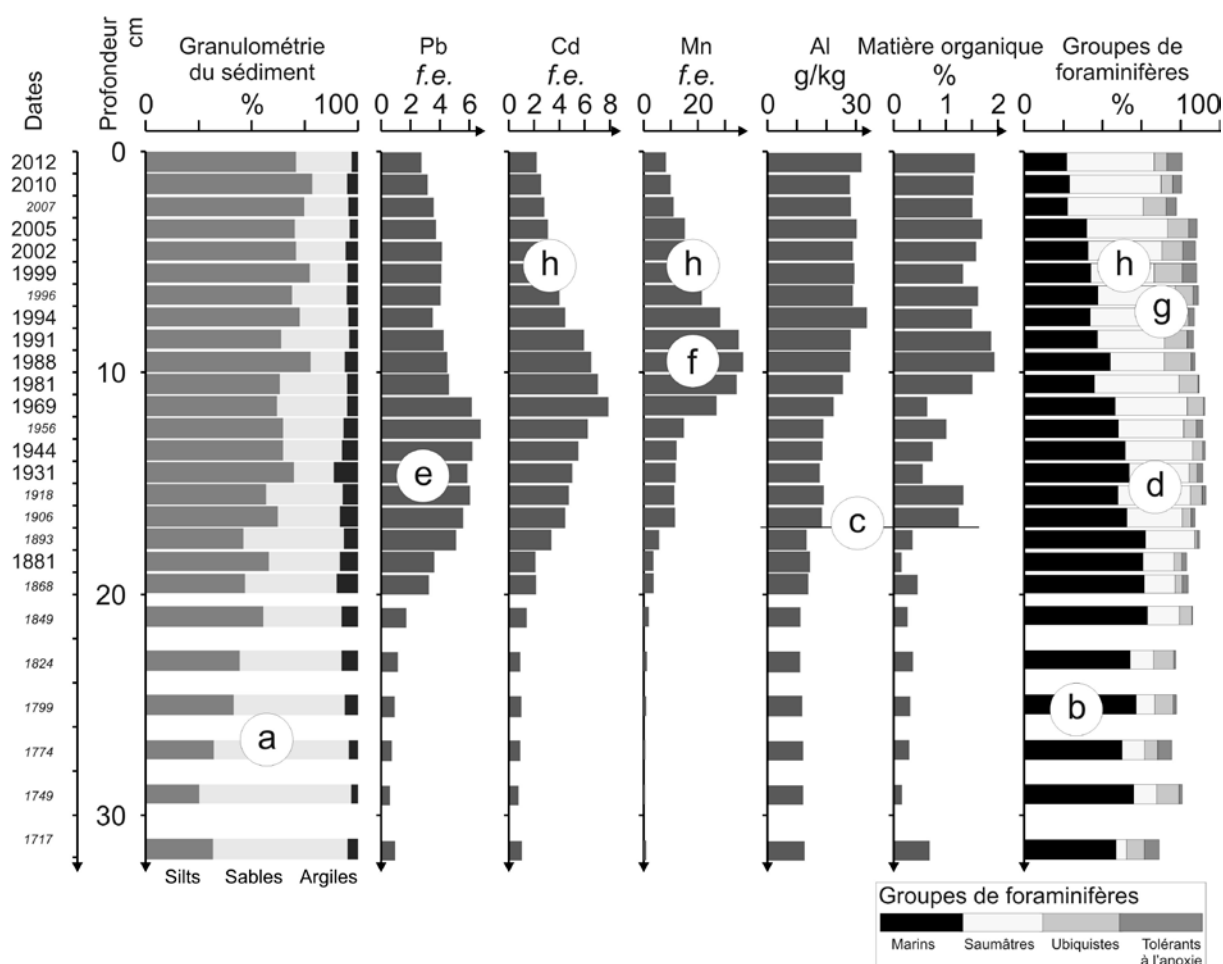


Figure 51 : Résultats des analyses de la carotte de sédiments du Petit-Port. A gauche les dates calculées à partir de la Figure 46 sont mises en regard des paramètres mesurés sur la carotte : 1) les proportions relatives des fractions granulométriques, silts (entre 4 et 63 microns), sables (>63 microns) et argiles (<4 microns), 2) les teneurs en différentes espèces chimiques (afin de pouvoir être comparées entre elles, les données sont présentées en terme de facteur d'enrichissement, f.e.), 3) la teneur en matière organique et 4), les proportions des principaux groupes de foraminifères en fonction de leurs préférences environnementales. Voir le texte pour les explications sur la lecture des lettres de a à h.

En 1878 une loi décrète d'utilité publique la création d'un port extérieur et d'un port en eau profonde, tous deux à l'ouest de l'ancien port (Arras Exposition, 1904⁶). Ainsi, le principal aménagement dans notre zone d'étude, entre les quartiers de Henriville et du centre du Portel, intervient entre 1878 et 1887 avec la construction de la digue, dite digue Carnot depuis 1889. La construction vivement décriée pour son coût de 21 millions de francs accompagnait l'ambition de faire de Boulogne un port en eau profonde et « *devienne le siège d'escales de transatlantiques, dont l'importance ne fera que s'accroître, puisqu'on a fait disparaître la barre dangereuse qui se trouvait à l'entrée du port* » (L'Impartial, 1900⁷). Avec ces travaux, Boulogne qui n'était qu'un port de marée où il n'était possible d'embarquer que pendant la marée haute devient un port qui n'assèche jamais (Arras-Exposition 1904⁶). Très rapidement la digue a des conséquences sédimentaires. Les digues ménagent des espaces plus calmes dans lesquels un sédiment plus fin et mieux préservé peut se déposer. En 1900, cet obstacle à la dérive littorale orientée vers le nord transforme le mouvement des sédiments. « *Les modifications subies par les courants ont engraisé la plage de*

⁶ Arras-Exposition 1904, revue Illustrée Littéraire et Commerciale, Moniteur Général de l'Exposition du Nord de la France, Arras, 1904, Année 1, n°6.

Châtillon au détriment de celle du casino [au nord des digues]. Cette suction va nécessiter d'importants travaux pour sauvegarder la plage » (L'impartial 1900⁷).

Ainsi, en 1900, le port de Boulogne comprend, un chenal d'accès déterminé par 2 jetées (Figure 50), un avant port (Figure 52), un port de marée, un arrière-port, un bassin à flot, un bassin de retenue avec écluses ainsi que des chantiers de construction (Figure 53).

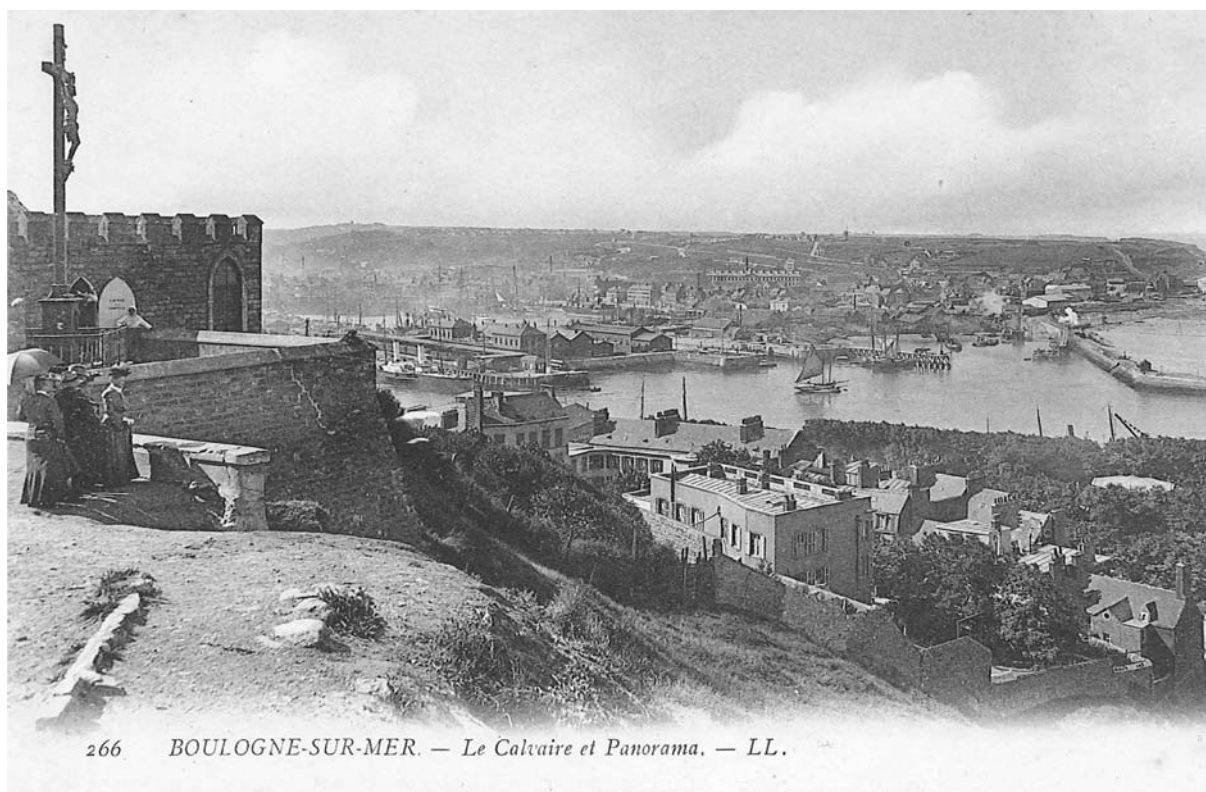


Figure 52 : L'entrée du Port de Boulogne vers 1905. On peut y observer le havre aménagé derrière l'ancienne digue Sud.

Avec les aménagements supplémentaires et l'approfondissement de l'ancien port d'échouage à 7m, le port de Boulogne prend son essor. En 1900 (et il le restera par la suite), le port de Boulogne devient le premier port de pêche de France et l'un des premiers d'Europe. *« Sa position géographique a singulièrement favorisé son développement. Placé entre la Manche et la mer du Nord, les mers les plus poissonneuses grâce à la température des eaux tempérées par le Gulf Stream, il permet aux pêcheurs de se diriger soit aux Shetlands ou au Dogger-Bank pour la pêche au hareng, soit vers l'Irlande pour pêcher le maquereau, ou pour la morue au large des côtes d'Ecosse »* (L'impartial 1900⁷). Autour de cette activité de pêche se développent toutes les activités connexes de traitement et du conditionnement des poissons qui s'installent dans le quartier de Capécure. On notera de nombreuses autres activités économiques : c'est la ville qui, la première, a vu s'implanter chez elle l'industrie des plumes métalliques (1846) et l'industrie des ciments (1847). *« A côté de ces industries nous devons citer celles des produits céramiques et réfractaires, des faïences, poteries, briques, pannes, tuiles, tuyaux, carreaux de terre cuite ; les nombreux ateliers*

⁷ Les extraits de journaux proviennent de la bibliothèque des Annonciades à Boulogne-sur-Mer : La Voix du Nord - L'impartial - Le Télégramme

d'extraction de phosphates, de pierres à bâtir, de marbres ; les usines pour la fabrication de la chaux hydraulique et de nombreux fours à chaux; les hauts-fourneaux d'Outreau pour la fabrication de la fonte ; des scieries mécaniques, dont trois très importantes à Boulogne même ; une fabrique de filets de pêche; plusieurs ateliers de fabrication de cordages ; plusieurs ateliers de fabrication de chaussures, dont une usine avec outillage mécanique ; de nombreux ateliers de mégisserie [tannage de peaux d'ovins et de caprins], corroierie [travail du cuir], tannerie, pour la préparation des cuirs ; plusieurs ateliers importants de carrosserie; une fabrique de formes pour chaussures ; une fabrique d'objets en coquillages ; plusieurs usines fournissant l'électricité employée à l'éclairage de la ville et des environs et aussi la force motrice nécessaire aux tramways ; une usine pour la fabrication du gaz d'éclairage ; des fabriques de caisses et des ateliers de tonnellerie pour la fourniture d'emballages destinés surtout à l'expédition du poisson ; de nombreux ateliers de salaison et de saurissage du hareng; deux fabriques de glace artificielle pour la conservation du poisson ; de nombreux ateliers de confection de vêtements et de chaussures à l'usage des marins ; enfin, des chantiers de constructions navales (trois chantiers pour la construction des bateaux de pêche en bois et en fer, deux pour les bateaux en bois et un pour la construction des petits bateaux et de canots avec moteur à pétrole ». (Le télégramme 1908⁷).

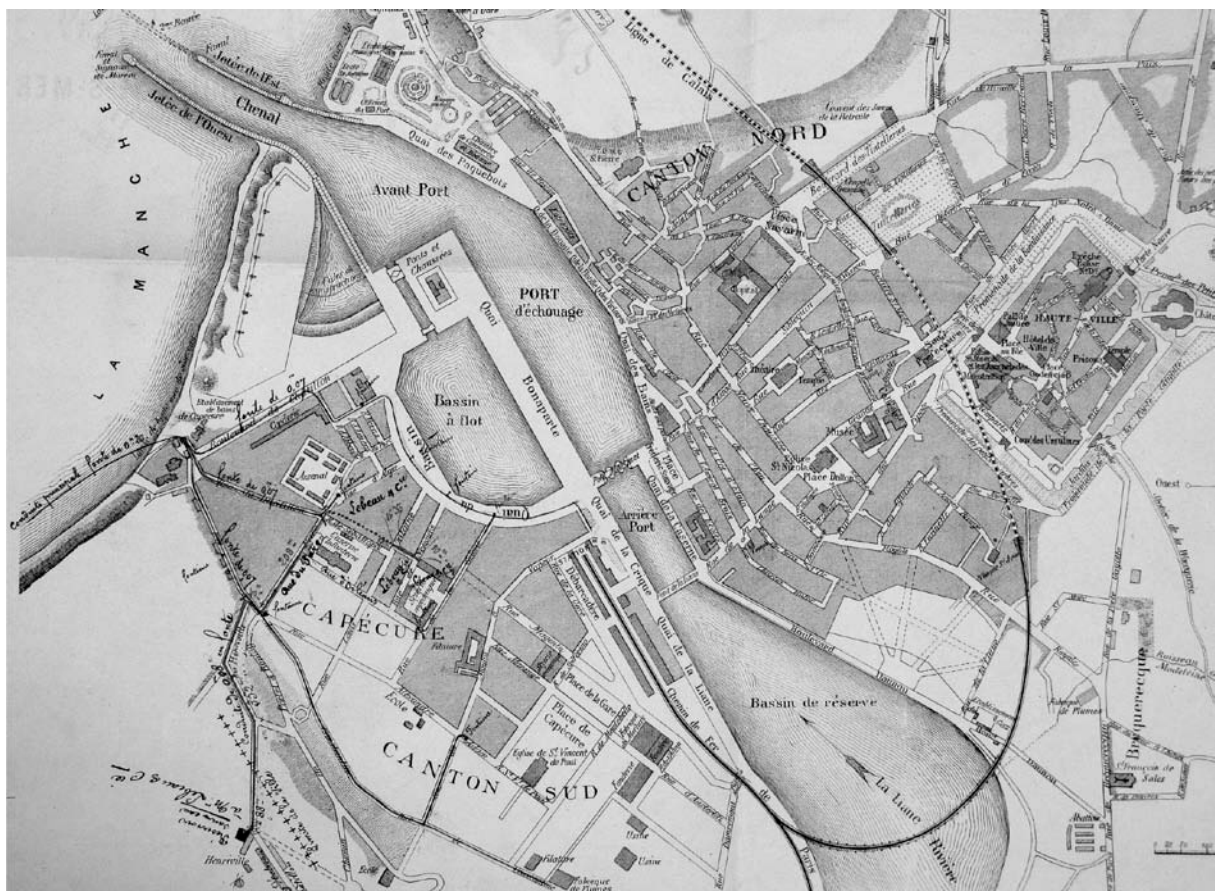


Figure 53 : Aménagements du port de Boulogne peu modifiés jusqu'en 1909.

En ce début de siècle, l'espace du Petit-Port encore largement ouvert sur la Manche est colonisé par des espèces de foraminifères marins. Dans la figure 51b, à droite, le groupe de foraminifères marins domine largement par rapport aux autres préférences environnementales.

En 1909, la digue Carnot est prolongée sur 600m. En 1912, s'achèvent les travaux du nouveau bassin de marée (futur bassin Loubet) sur l'emplacement de la batterie des Dunes et sur une partie de la plage de Capécure (Annuaire de Boulogne-sur-Mer 1912). Vers 1918, dans les sédiments de la carotte, la taille des grains devient plus fine ce qui explique également l'augmentation d'Al et de matière organique (Figure 51c). Avec ce changement dans les sédiments, la faune de foraminifères s'adapte avec une augmentation des espèces d'eaux saumâtres intertidales aux dépens des espèces marines (Figure 51d). Cette situation marque le début d'un confinement et d'un dépôt dans un contexte plus calme, conséquence de la fermeture du Petit-Port (Figure 56).



Figure 54 : Port de Boulogne à marée basse vers 1910.



Figure 55 : Port de Boulogne à marée haute vers 1910.

Déjà initié dès 1904 avec le creusement du bassin Loubet, le port de Boulogne connaît une forte augmentation de son activité économique à l'instar de nombreux autres ports français. Non sans une pointe de nostalgie, on peut noter les impressions d'un Anglais en villégiature à Boulogne rapportées par Le Télégramme en 1908, précisant « *la situation charmante, le bon climat, la belle plage* » mais « *un peu détériorée depuis les travaux du port en eaux profondes* ». Cet anglais d'ajouter que, malgré ces aspects assez attirants, il « *faudrait remédier à certains graves inconvénients qui font que votre ville supporte une comparaison défavorable avec les villes de bains de la Belgique et surtout de l'Angleterre. Je parle de l'état insanitaire [insalubre] de vos égouts et de la mauvaise odeur de vos rues* ».

En août 1918, les positions anglaises stationnées à Boulogne sont bombardées. Les bâtiments à proximité du Petit-Port, dont la station marine, sont fortement endommagés (Schmitt, 2012).

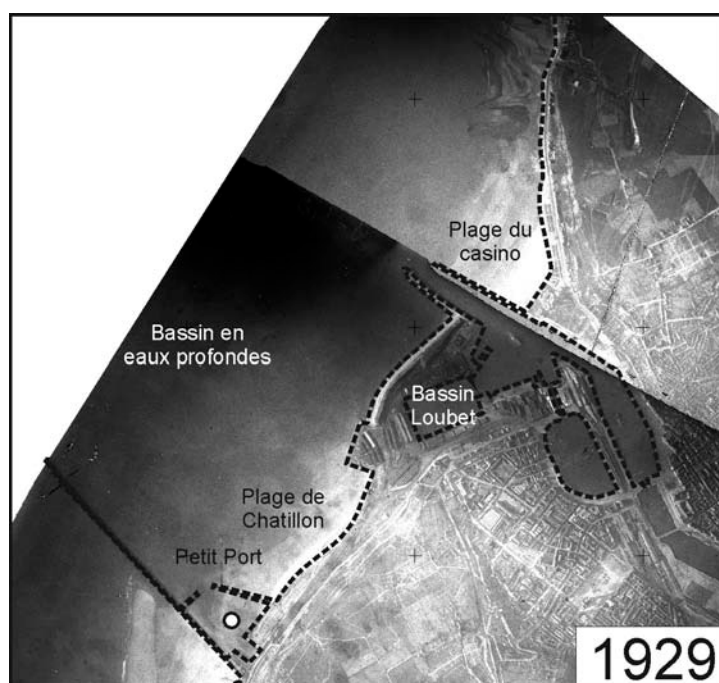


Figure 56 : Interprétation des images aériennes du Port de Boulogne en 1929 (Fond © IGN 1929 « Remonter le temps »).

En 1930, le « *port de Boulogne, premier port de pêche s'est classé [...] deuxième pour le trafic des voyageurs, cinquième pour la jauge des navires et neuvième pour le tonnage des marchandises* » (L'impartial 1930). L'augmentation de l'activité industrielle s'accompagne d'une accumulation d'éléments-traces métalliques (plomb et surtout cadmium) dans les sédiments avec un facteur d'enrichissement dépassant 2 fois la normale, seuil d'alarme pour la contamination des environnements (Figure 51e). La faune de foraminifères saumâtre devient de plus en plus importante. Il faut souligner que les espèces tolérantes à de forts stress liés aux variations de salinité sont également les plus tolérantes à des fortes pollutions.

En 1940, le port est occupé par les allemands et l'activité économique traditionnelle change complètement, s'orientant vers l'armement et la construction de submersibles. Les bombardements

alliés successifs pendant 4 ans ont anéanti « 90% des usines et ateliers de fabriques » (La Voix du Nord 1945).

Avec la destruction, un plan de réaménagement ambitieux du port est imaginé. Il faudra néanmoins plusieurs mois, voire années, pour que les réparations soient effectuées, souvent simplement par manque d'énergie (le charbon est souvent manquant à Boulogne, même si le bassin minier est proche). Avec cette accélération de l'industrialisation, la contamination des sédiments du port subit, elle aussi, une forte croissance. On notera l'évolution des Aciéries de Paris-Outreau (APO). Un haut fourneau est en activité depuis 1856, mais c'est en 1906 que débute l'activité des APO sur le site de Manihen en amont sur la Liane. Les aciéries traitent le minerai de ferromanganèse et sont réputées pour la fonte hématite. Le traitement du minerai vise entre autres à purifier le ferromanganèse en le débarrassant du carbone mais également du phosphore, de l'arsenic, du plomb et d'autres métaux associés. Cette activité industrielle entraîne une pollution véhiculée par la Liane jusqu'aux eaux côtières. Cette pollution est très nettement enregistrée dans les sédiments de la carotte du Petit-Port Figure 51e). A la veille du second conflit mondial, les usines produisaient jusqu'à 72 000 t de fonte ou de ferromanganèse et 9 600 t d'acier. Les hauts-fourneaux sont arrêtés pendant la guerre et la production ne reprend qu'en 1945 accompagnée par un nouvel essor lié à l'allumage d'un troisième feu en avril 1948 (La Voix du Nord 7/12/1948⁷).

Dès l'après guerre, en se prolongeant dans les années 50, sous la direction des APO, on assèche une parcelle entre le quai des transatlantiques et le Petit-Port (Figure 57).

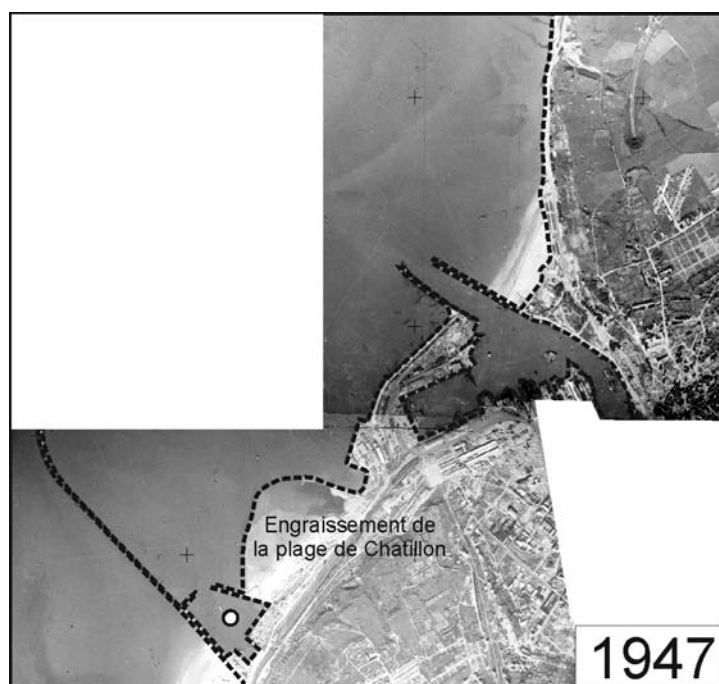


Figure 57 : Interprétation des images aériennes du Port de Boulogne en 1947 (Fond © IGN 1947 « Remonter le temps »). On peut y voir la modification de la plage de Châtillon pour le développement futur d'une nouvelle zone d'activité.

En 1960 un quai minéralier est construit pour accueillir le navire approvisionnant les usines sidérurgiques. C'est à cette époque que l'activité des aciéries se développe avec un début de la production de ferromanganèse sur l'emprise du port en 1961 (Figure 58). Dans la carotte du Petit-

Port, on note une forte augmentation de l'enrichissement en métaux notamment du cadmium et du manganèse (Figure 51f). La faune de foraminifères, quant à elle, est marquée par le développement d'espèces plutôt ubiquistes pouvant vivre dans ces environnements de transition océan-continent (Figure 51g).

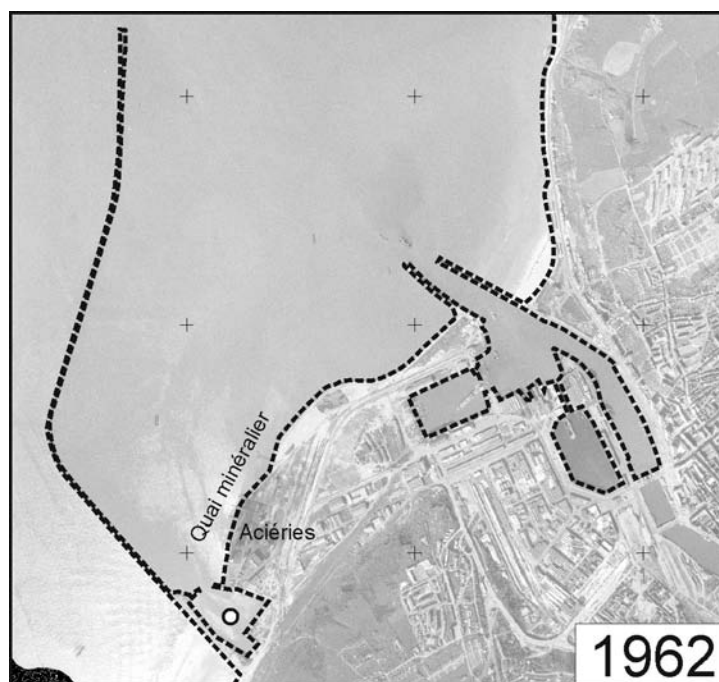


Figure 58 : Interprétation des images aériennes du Port de Boulogne en 1962 (Fond © IGN 1962 « Remonter le temps »). Sur les remblais de la plage de Chatillon, on développe un quai minéralier pour desservir les aciéries.

En 1963 « la production des usines d'Outreau s'est élevée à 196 100 tonnes de ferromanganèse et 12 650 tonnes d'acier moulé » (La voix du Nord 27/02/1963). La production s'intensifie avec la construction d'un 6^{ème} haut fourneau en 1964. En 1965, « la production des fontes et ferro-alliages des usines métallurgiques d'Outreau traduit, avec un tonnage de 209 500 tonnes, une augmentation de 18,3% par rapport à l'exercice précédent (177 100 tonnes). La fabrication d'acier moulé est également en progression sensible : 13 850 tonnes contre 11 760 en 1963 » (La Voix du Nord 17/03/1965⁷) (Figure 59). La faune de foraminifères déjà représentée par un assemblage "stressé" ne montre pas d'évolution.

En 1963, on étudie la transformation du bassin Loubet en bassin à flot. Le milieu côtier sur lequel le port gagne peu à peu oblige « d'importantes études préliminaires portant notamment sur les reconnaissances des sols de fondation, l'étanchéité du bassin, etc » (La Voix du Nord 3 mars 1963). En 1967, une nouvelle darse est construite, la darse Sarraz-Bournet, flanquée du quai de l'Ouest (Figure 60).

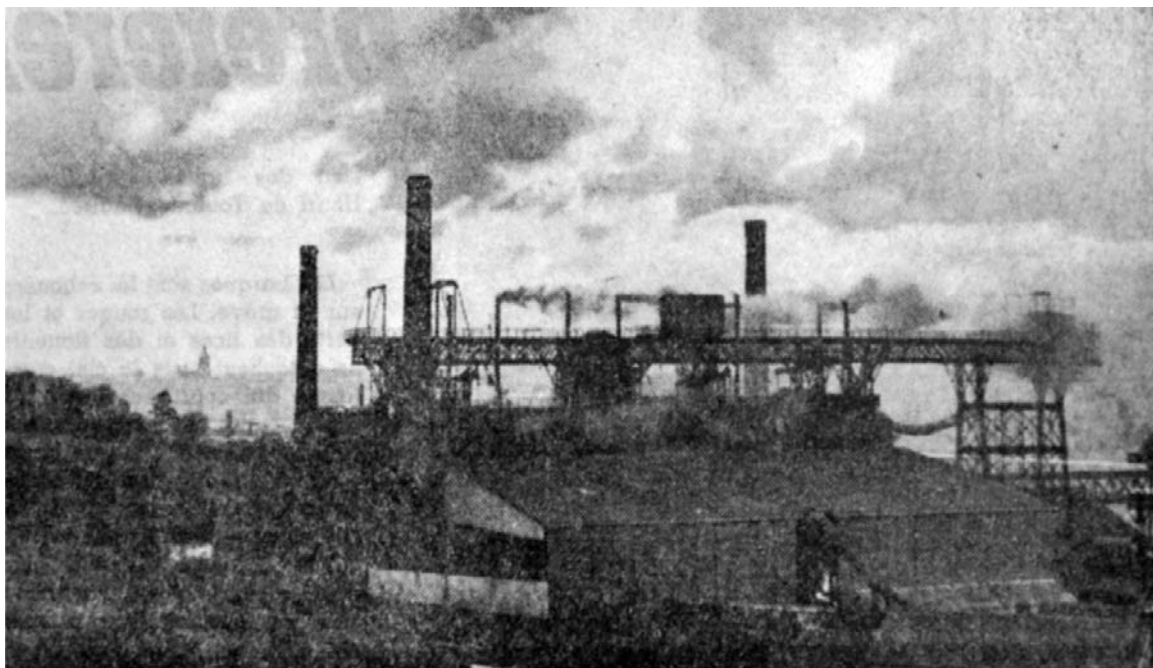


Figure 59 : « Le panorama de la rade est dominé par l'énorme appareillage métallique des hauts fourneaux fabriquant du ferro-manganèse » (La Voix du Nord 17 mars 1963).



Figure 60 : Interprétation des images aériennes du Port de Boulogne en 1969 (Fond © IGN 1969 « Remonter le temps »). La construction du quai Ouest permet la structuration de la darse Sarraz-Bournet.

Un 7^{ème} haut fourneau est construit en 1972 dans la zone portuaire. L'usine d'Outreau vieillissante voit son activité décliner jusqu'à sa fermeture en 1973. Le déclin des APO s'observe clairement dans les concentrations métalliques qui déclinent également dans les sédiments. La faune de foraminifères y est également sensible avec le développement d'un assemblage plus classique des environnements de transition moins pollués : les espèces saumâtres sont dominantes

avec quelques représentants des autres groupes (Figure 51h). On notera des proportions, certes faibles, mais non négligeables de la faune tolérante à l'anoxie (Figure 51h). Ces espèces marquent typiquement un confinement du Petit-Port (Armynot du Châtelet et al., 2011), qui sera délaissé au profit des grands quais bien mieux aménagés.

Enfin, sont aménagés un terre-plein au nord ouest du bassin Loubet (1970-71) et un autre entre la digue Carnot et le quai ouest (1970-79) (Figure 61).



Figure 61 : Interprétation des images aériennes du Port de Boulogne en 1979 (Fond © IGN 1979 « Remonter le temps »). Entre 1970 et 1979, aménagements des terre-pleins Ouest et quai Est.

Après les 2 chocs pétroliers et l'augmentation du prix des matières premières, les APO font faillite. L'activité reprise par la Compagnie minière de l'Ogooué (Comilog) subit de nombreux déboires liés, entre autres, au mauvais fonctionnement du haut fourneau N°7. Cette baisse d'activité aboutit à la fermeture du site en 2003. Aujourd'hui le port a été réaménagé pour permettre l'accueil des navires à grande vitesse. Les épaves, encore présentes le long des quais, en 2008 en ont été retirées. Les conditions d'énergie du Petit Port ne changent pas, le sédiment reste donc riche en silts tandis que les teneurs en éléments métalliques continuent de décroître. La matière organique et l'aluminium, qui dépendent surtout de la taille du sédiment, ne varient pas. En revanche, on note un retour d'espèces caractéristiques des eaux saumâtres aux dépens des espèces opportunistes ou supportant l'anoxie. A partir de 2010, le retour à des conditions environnementales plus saines liées à l'arrêt des industries les plus polluantes, peut-être également à l'amélioration de la qualité des eaux de sortie des stations d'épuration, permettent aux espèces des foraminifères les plus sensibles de recoloniser le milieu.

5 Synthèse et perspectives

Les foraminifères et les thécamœbiens peuvent-ils être utilisés comme *proxys* pour la caractérisation de l'environnement ? Le premier problème réside dans la nature des protistes eux-mêmes, organismes simples, ils sont justement tellement simples en apparence que l'on a du mal à circonscrire tous les paramètres de l'environnement qui structurent leurs habitats et contraignent leur cellule. Le second problème réside dans la façon dont on les étudie. Dans la plupart des travaux on teste un, ou une petite poignée de paramètres à la fois. L'objectif de ce mémoire était donc de répondre à cette question de l'utilisation des protistes comme proxy de caractérisation de l'environnement en passant par une étude des contraintes de l'environnement qui interagissent sur les organismes. La finalité de cette étude est de peser les qualités et les défauts de ces outils pour reconstituer les paléo-environnements.

Le modèle, structuré par les paramètres agissants, dépend de l'échelle d'observation tout en gardant en tête que le micro-organisme, lui, est observé à micro-échelle. L'observation d'une hémisphère terrestre permet de visualiser la biodiversité, mais l'occurrence d'une espèce reste dépendante des conditions locales de l'environnement (Figure 62). L'étude des microorganismes, même à l'échelle d'une étude régionale, sur quelques kilomètres, nécessite une réflexion avec un changement d'échelle. Des contraintes à l'échelle micrométrique peuvent conditionner l'occurrence des espèces et modifier des assemblages dont l'interrelation peut modifier grandement le raisonnement à une échelle plus large.

Dans ce mémoire, on a tenté une synthèse des contraintes de l'environnement qui interagissent sur les organismes. Les études de ces contraintes sont effectuées d'une part à l'échelle de l'étude autoécologique et d'autre part à l'échelle de l'étude synécologique, bien évidemment non exhaustive. Aussi la liste des paramètres agissant sur les micro-organismes ne peut être complète. Il est néanmoins possible au travers des résultats acquis depuis 11 ans d'en faire la synthèse proposée à la figure 63. Les paramètres structurant sont présentés avec 2 niveaux de détail. Au premier niveau on trouve les grandes phases structurantes, le climat, la végétation, la salinité, l'altitude, l'unité géographique, les sédiments, la nourriture et enfin les effets anthropiques. Ces phases structurantes peuvent interagir entre elles. Au deuxième niveau, on trouve les paramètres qu'il est possible de quantifier et d'analyser dans la plupart des études. La représentation des études que j'ai pu mener permet d'identifier les manques et de définir les études nécessaires. On met ainsi en évidence des études de synthèse de l'effet des paramètres locaux sur la distribution de la biodiversité à l'échelle globale. Avec l'ensemble des interactions entre les paramètres, on pourrait imaginer remplacer chaque connexion par une équation dont le membre à déterminer serait la composition des assemblages de foraminifères et thécamœbiens. Avec suffisamment d'équations, la réciproque des équations serait présentée sous la forme d'un système d'équations permettant de déterminer l'environnement d'origine, pour le moment en position de variables explicatives.

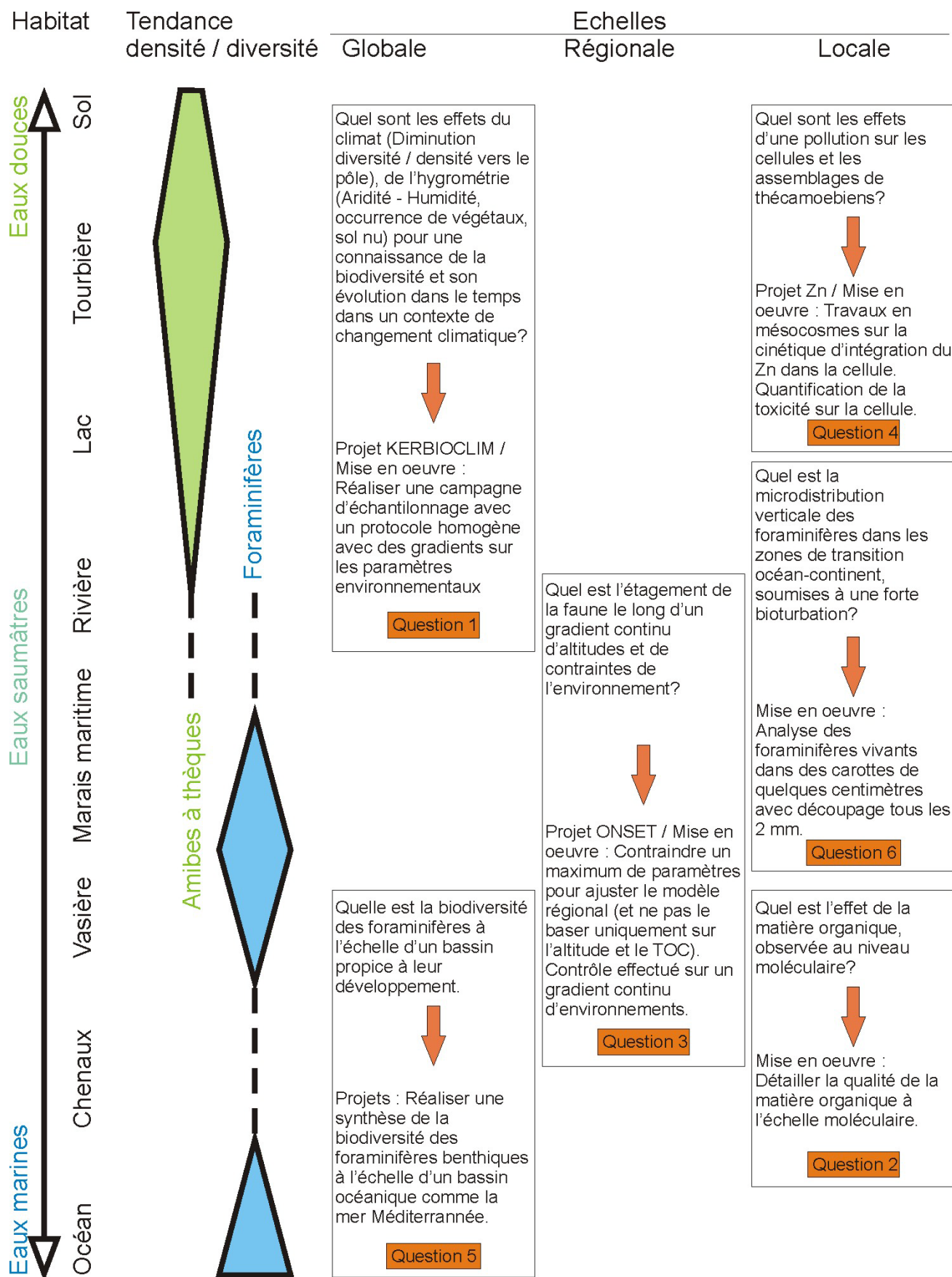


Figure 62 : Distribution des foraminifères et des thécamoebiens à plusieurs échelles, continentale, régionale et locale. Questions sur les actions des principaux paramètres *forçants* : questions, problèmes et projets pour y remédier. Les projets numérotés de 1 à 4 sont des projets à court terme, détaillés dans le texte. Les projets 5 et 6 sont des projets à plus long terme.

A la vue des interactions fortes et complexes entre tous les paramètres, avec des réponses et des adaptations aux milieux qui peuvent être de natures et d'ampleurs différentes, avec par conséquent un système comportant de nombreuses équations, reconstruire un paléo-environnement en se basant sur un seul proxy semble donc pour le moment difficile. Les études multi-*proxys* sont donc un passage nécessaire pour compléter les équations et palier aux aléas des contraintes locales sur la distribution des micro-organismes (Figure 64).

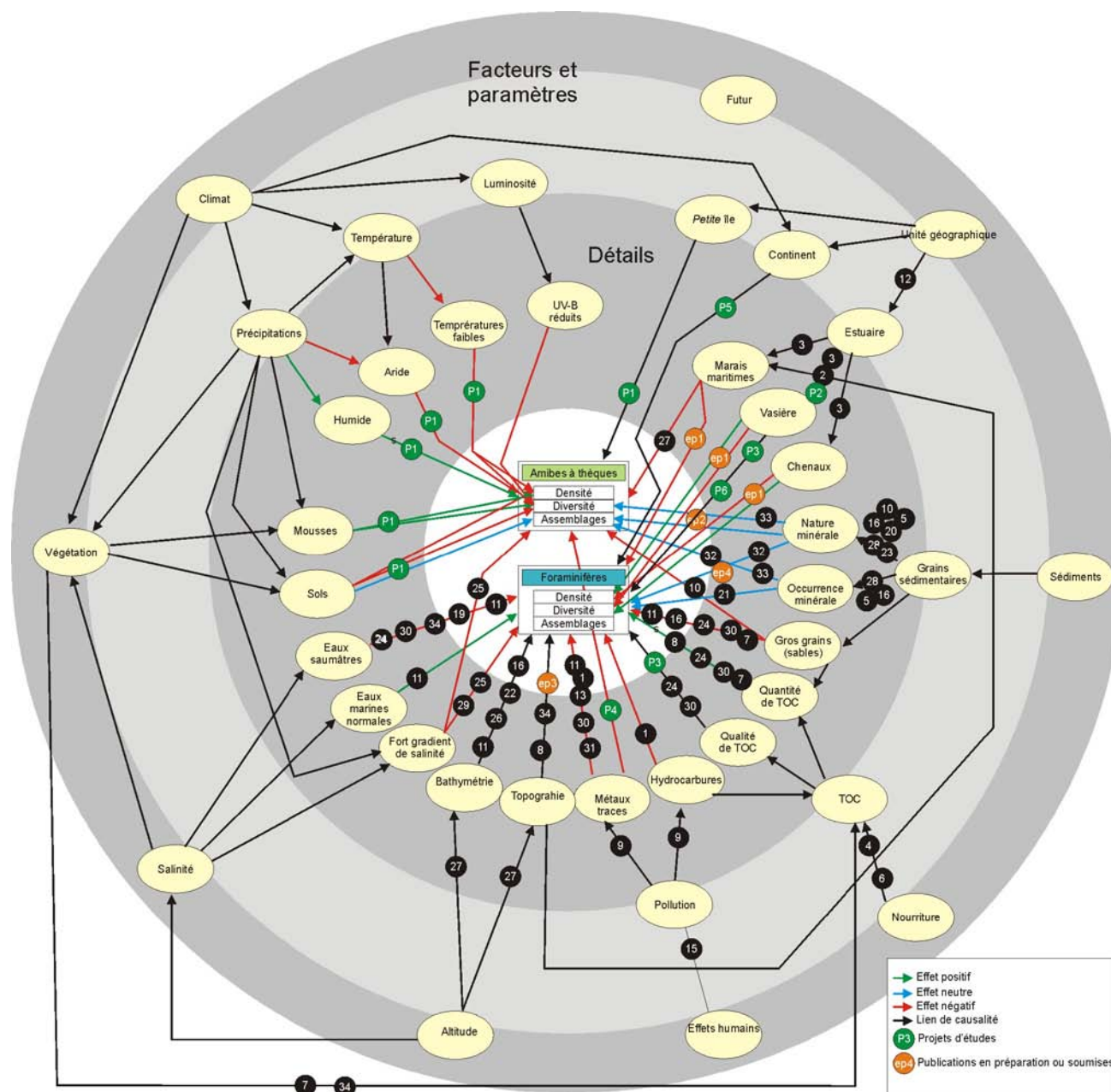
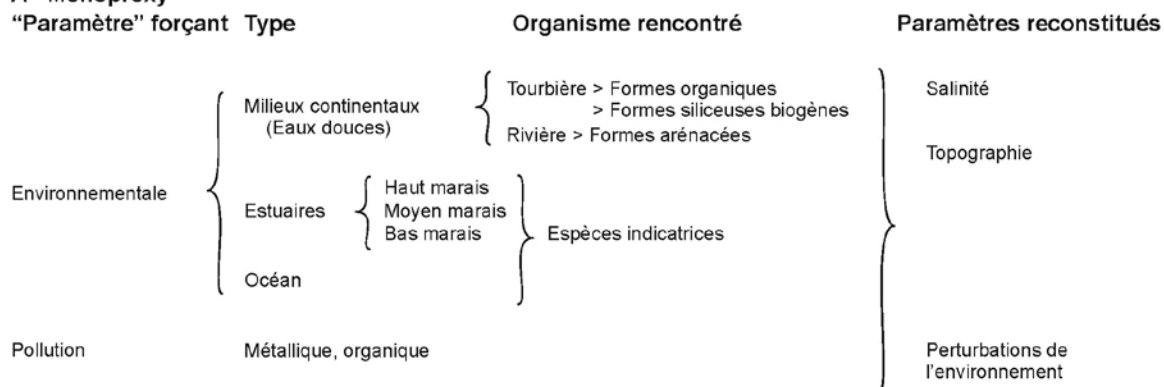


Figure 63 : Nonogramme des pressions des paramètres de l'environnement sur la densité, la diversité et la composition des assemblages de foraminifères benthiques et de thécamoebiens. Les numéros des différents articles étudiant les liens de causalités (cercles noirs) font référence au tableau 1. Les cercles jaunes font référence aux articles en préparation ou soumis, les cercles verts font référence aux projets d'études.

A - Monoproxy



B - Multiproxy

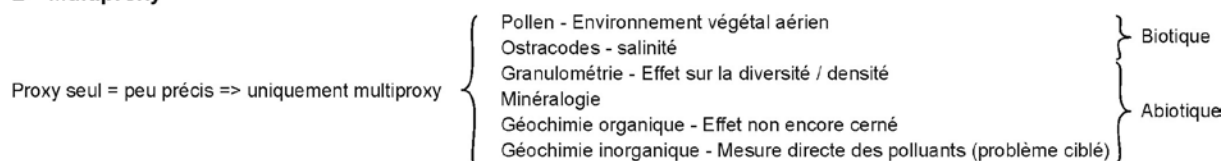


Figure 64 : Utilisation des foraminifères benthiques et des thécamœbiens pour les caractérisations environnementales et déclinaisons des possibles reconstitutions paléo-environnementales. Possibilités monoproxy et multiproxy.

Pour conclure ce volume d'HDR, je propose une synthèse des questions à résoudre à court terme et les idées de moyens pour y parvenir.

Question 1	Chapitre à l'origine de la question	Projet	Statut
Quels sont les effets du climat sur la distribution des thécamœbiens dans la zone subantarctique sous pression du changement climatique	3.1	KERBIOCLIM	Déposé à l'IPEV

Résumé : En raison de leur emplacement spécifique, sous l'influence des vents d'ouest de l'hémisphère Sud et sous l'influence du courant circumpolaire Antarctique, les îles Kerguelen dans le subantarctique sont un site d'expérimentation naturel parfait pour étudier le couplage atmosphérique et océanique soumis aux changements climatiques. Des études récentes mettent en évidence que le vêlage actuel des glaciers est contrôlé principalement par des précipitations réduites. Dans ce cadre, les reconstructions de la température et des précipitations sont nécessaires pour améliorer les simulations des modèles ; aussi Viviane Bout-Roumazeilles, Melesio Quijada et moi même proposons une approche couplée de paramètres biologiques, minéralogiques

et de géochimie organique afin de mieux contraindre les changements climatiques passés et en cours sur les îles Kerguelen.

Paramètres biologiques - Les études des amibes à thèques (ou thécamœbiens) ont été étudiées assez largement dans la zone Antarctique et des îles subantarctiques. Ces études révèlent la présence d'espèces cosmopolites avec quelques rares espèces d'une distribution plus restreinte. La diversité diminue avec une augmentation de la latitude. Les proportions des différentes espèces dépendent du degré hygrométrique, du pH, de la température et de facteurs biogéographiques. En connectant les amibes à thèques à la nature du substrat sur lequel elles se développent (contexte physique et biogéochimique : conditions redox, caractéristiques chimiques du sédiment et de la matière organique), il est possible de proposer un modèle conceptuel de biotope dans les conditions environnementales particulières de la zone sub-Antarctique sous contraintes des changements climatiques.

Paramètres minéralogiques - Les minéraux argileux sont de bons marqueurs de l'intensité de l'hydrolyse puisqu'ils acquièrent leurs caractéristiques minéralogiques lors des processus d'altération de la roche dont ils dérivent. De plus, ils sont également utilisés pour détecter les processus d'authigénèse grâce à leurs propriétés cristallographiques. Les îles Kerguelen sont principalement volcaniques avec des basaltes, des trachytes, etc..., qui s'altèrent en micas, céladonite, et smectites. Leurs caractéristiques chimiques et cristallographiques sont directement contrôlées par l'intensité de l'hydrolyse, les processus pédologiques incluant la présence de composés organiques. L'étude des phases argileuses provenant de différents substrats, ainsi que d'archives sédimentaires courtes va permettre de caractériser spatialement l'intensité de l'hydrolyse sur les îles Kerguelen, et d'étudier les variations passées de ces conditions d'hydrolyse dans le contexte des modifications climatiques récentes.

Paramètres géochimiques organiques - Les biomarqueurs lipidiques sont largement utilisés pour reconstituer les paléo-environnements et les paléoclimats dans l'histoire géologique. Ces composés organiques permettent de lier la matière organique (MO) fossile à un métabolisme spécifique et, dans de nombreux cas, aux organismes qui l'ont métabolisée. Les biomarqueurs sont construits sur le principe biochimique selon lequel les organismes adaptent leurs voies métaboliques sur les contraintes environnementales, les disponibilités en aliments et l'approvisionnement en eau. En outre, les biomarqueurs sont soumis à une altération différente de celle des coquilles fossiles, des kystes ou même des tissus végétaux, enregistrant des changements rédox du dépôt. Les biomarqueurs lipidiques peuvent être conservés dans des environnements où les fossiles sont mal conservés, ce qui en fait un excellent outil pour dépister les producteurs de la matière organique ainsi que ceux responsables de sa transformation dans l'environnement. Pour constituer un biotope théorique des îles Kerguelen, l'étude des biomarqueurs lipidiques permettra de caractériser: i. L'échafaudage moléculaire dans lequel la vie est édifiée, ii. Caractériser les organismes contribuant au cycle du CO₂ iii. Suivre les changements de populations contribuant à l'accumulation de la MO (Microorganismes et végétation), le pH et même l'hydrographie de l'archipel des Kerguelen.

Après la définition d'un modèle de biodiversité qui ajuste les différentes espèces dans les différents biotopes présents sur les îles Kerguelen, d'un modèle minéralogique qui ajuste la réponse sédimentologique aux processus hydrologiques d'altération et d'un modèle organique qui définit la biodiversité moléculaire et la réponse organique au climat, grâce à l'analyse de carottes, le projet proposera un modèle de reconstruction climatique.

Question 2	Chapitre à l'origine de la question	Projet	Statut
Quel est le contrôle des paramètres de l'environnement sur la microdistribution des foraminifères ? Quelles sont les contraintes régionales sur cette microdistribution ?	3.3 et 4.1	ONSET	Cette question sera en partie traitée dans le cadre d'un projet déposé à l'INSU. En cas de réussite, un second plus large, incluant des collègues pouvant traiter des estrans du monde entier sera déposé.

Résumé : Des études préliminaires ont montré que même à une échelle de 1 à 2 mètres carrés, les formes actuelles de foraminifères présentent une variabilité spatiale élevée tant en terme de densité que de diversité spécifique. Or, une mauvaise définition des caractéristiques écologiques actuelles peut considérablement nuire à l'interprétation que l'on peut faire des enregistrements fossiles vus au travers d'une unique carotte. Pour quantifier ces problèmes, un projet a donc été déposé, construit par Fabrizio Frontalini, Evelyne Goubert, Melesio Quijada, Laurent Seuront, Nicolas Spilmont, Fabio Francescangeli, Rémi Arthuis et moi-même. L'objectif 1 de l'étude est ainsi de quantifier la variabilité spatiale, à l'échelle de la zone d'échantillonnage, de la distribution des foraminifères ainsi que des paramètres de l'environnement qui peuvent être à l'origine de cette variabilité (notamment la ressource). Après avoir circonscrit cette variabilité spatiale, l'objectif 2 est de proposer, par la lecture des assemblages de foraminifères fossiles extraits de carottes de sédiments, des modèles de reconstruction d'environnements de transition tout en quantifiant l'erreur commise.

Question 3	Chapitre à l'origine de la question	Projet	Statut
Quel est la distribution des espèces de foraminifères dans les environnements de vasière et en milieux sub-tidaux		PROFIL	A discuter

Résumé : La distribution des foraminifères le long de gradient d'altitudes au travers des marais maritimes a permis une assignation assez claire des espèces de foraminifères. Néanmoins en élargissant le profil au travers des zones de vasière et des zones sub-tidales peu profondes (-20m), très peu d'échantillons sont disponibles et rendent les résultats peu significatifs avec surtout une sous-estimation de la biodiversité. Le projet consisterait à trouver une zone propice à la réalisation d'un profil continu depuis les zones de marais maritimes vers les milieux subtidaux.

L'échantillonnage systématique et régulier est la clef de réussite de l'étude. Cependant la définition d'une telle zone est complexe en particulier pour traverser la zone de déferlement toujours très dynamique. A la suite des travaux de thèse de Joselyn Jimenez, on pourrait imaginer ce profil dans la baie de Quiberon.

Question 4	Chapitre à l'origine de la question	Projet	Statut
Quels sont les effets d'une pollution métallique au Zn sur les thécamœbiens		Zn	En discussion avec Annette Hoffmann et Nadine Bernard

Résumé : Des travaux inédits réalisés dans le cadre de la thèse de Maxence Delaine avaient pour but de tester l'incorporation du cuivre dans les thèques d'amibes soit sous une forme dissoute, soit sous une forme particulaire. Ces travaux n'ont pas permis des résultats probants en particulier à cause du non contrôle de l'état du métal dans le milieu naturel, site de l'expérience. Une nouvelle étude a donc été lancée mais sur un autre métal, le zinc, sur lequel un meilleur contrôle peut être effectué. Encadrée par Annette Hoffmann, au cours d'un stage de licence, Du Phuc Tho Dang a pu établir les paramètres de contrôle de la dynamique d'adsorption et de désorption du zinc de phases minérales caractéristiques du sol. Cette étape cruciale permet maintenant d'imaginer des manipulations en conditions contrôlées (en mésocosmes) pendant lesquelles, des amibes à thèques seraient soumises à des doses contrôlées de Zn. L'objectif est de tester la toxicité du Zn, de chercher d'éventuels mécanismes de détoxification de la cellule, et ce, sur les individus et les populations.

6 Remerciements

Onze années de travaux dans les locaux de l'université de Lille au sein des UMR PBDS, Géosystèmes et LOG, m'ont permis de travailler avec beaucoup de personnes. Je tiens donc à remercier tous ceux et celles qui m'ont permis de progresser dans mon métier d'enseignant-chercheur, les personnels administratifs, techniques, les confrères maîtres de conférences, professeurs et chercheurs. C'est avec votre soutien que voit le jour ce volume d'HDR. Merci !

7 Références citées

- Adl, S.M. et al., 2012. The Revised Classification of Eukaryotes. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59(5): 429-493.
- Albani, A., Barbero, R.S. and Donnici, S., 2007. Foraminifera as ecological indicators in the Lagoon of Venice, Italy. *Ecological Indicators*, 7(2): 239-253.
- Albani, A.D., Donnici, S., Serandrei-Barbero, R. and Rickwood, P.C., 2010. Seabed sediments and foraminifera over the Lido Inlet: Comparison between 1983 and 2006 distribution patterns. *Continental Shelf Research*, 30(8): 847-858.
- Alve, E., 1990. Variations in estuarine foraminiferal biofacies with diminishing oxygen conditions in Drammensfjord, SE Norway. In: C.e.a. Hemleben (Editor), *Paleoecology, Biostratigraphy, Paleoceanography and Taxonomy of Agglutinated Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 661-694.
- Alve, E. et al., 2016. Foram-AMBI: A sensitivity index based on benthic foraminiferal faunas from North-East Atlantic and Arctic fjords, continental shelves and slopes. *Marine Micropalaeontology*, 122: 1-12.
- Alve, E. and Murray, J.W., 1994. Ecology and taphonomy of benthic foraminifera in a temperate mesotidal inlet. *Journal of Foraminiferal Research*, 24(1): 18-27.
- Alve, E. and Murray, J.W., 1999. Marginal marine environments of the Skagerrak and Kattegat: a baseline study of living (stained) benthic foraminiferal ecology. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 146(1-4): 171-193.
- Anderson, O.R., 2008. The Role of Amoeboid Protists and the Microbial Community in Moss-Rich Terrestrial Ecosystems: Biogeochemical Implications for the Carbon Budget and Carbon Cycle, Especially at Higher Latitudes. *Eukaryotic microbiology*, 55(3): 145-150.
- Archer, C.L. and Caldeira, K., 2008. Historical trends in the jet streams. *Geophysical research letters*, 35(8): 1-6.
- Armynot du Châtelet, E., Bernard, N., Delaine, M., Potdevin, J.-L. and Gilbert, D., 2015. The mineral composition of the tests of 'testate amoebae' (Amoebozoa, Arcellinida): the relative importance of grain availability and grain selection. *Revue de Micropaléontologie* 58: 141-154.
- Armynot du Châtelet, E. et al., 2013a. Environmental control on shell structure and composition of agglutinated foraminifera along a proximal-distal transect in the Marmara Sea. *Marine geology*, 335: 114-128.
- Armynot du Châtelet, E., Bout-Roumazeilles, V., Riboulleau, A. and Trentesaux, A., 2009. Sediment (grain size and clay mineralogy) and organic matter quality control on living benthic foraminifera. *Revue de micropaléontologie*, 52: 75-84.
- Armynot du Châtelet, E. and Debenay, J.-P., 2010. The anthropogenic impact on the western French coasts as revealed by foraminifera: a review. *Revue de Micropaléontologie*, 53: 129-137.
- Armynot du Châtelet, E., Debenay, J.-P. and Soulard, R., 2004. Foraminiferal proxies for pollution monitoring in moderately polluted harbors. *Environmental Pollution*, 127(1): 27-40.
- Armynot du Châtelet, E., Frontalini, F. and Francescangeli, F., Submitted. Significance of replicates: Environmental and paleoenvironmental studies on benthic foraminifera and testate amoebae. *Methods in Ecology and Evolution*.

- Armynot du Châtelet, E., Gebhardt, K. and Langer, M.R., 2011. Coastal pollution monitoring: Foraminifera as tracers of environmental perturbation in the port of Boulogne-sur-Mer (Northern France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 262(1): 91-116.
- Armynot du Châtelet, E., Guillot, F., Recourt, P., Ventalon, S. and Tribovillard, N., 2010. Influence of sediment grain size and mineralogy on testate amoebae test construction. *Comptes Rendus Geoscience*, 342: 710-717.
- Armynot du Châtelet, E., Noiriel, C. and Delaine, M., 2013b. 3D morphological and mineralogical characterisation of testate amoebae. *Microscopy and Microanalysis*, 19: 1-12.
- Armynot du Châtelet, E., Recourt, P. and Chopin, V., 2008. Mineralogy of agglutinated benthic foraminifera; implications for paleo-environmental reconstructions. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 179(6): 583-593.
- Arthuis, R., Armynot du Châtelet, E., Guitton, V., Ganne, A. and Goubert, E., 2017. Naissance des îles à Nantes, ou l'histoire d'une Loire maritime devenue fluviale. *Revue* 303, 147.
- Arthuis, R.e.a., 2015. *Projet Collectif de Recherche 2011-2014 : Archéologie fluviale et Environnements holocènes des vallées de la Loire et ses affluents en Pays Nantais*, Univ Nantes, Nantes.
- Avnaim-Katav, S., Agnola, A., Sivan, D. and Almogi-Labin, A., 2016. Calcareous assemblages of the southeastern Mediterranean low-tide estuaries - Seasonal dynamics and paleo-environmental implications. *Journal of Sea Research*, 108: 30-49.
- Avnaim-Katav, S., Hyams-Kaphzan, O., Milker, Y. and Almogi-Labin, A., 2015. Bathymetric zonation of modern shelf benthic foraminifera in the Levantine Basin, eastern Mediterranean Sea. *Journal of Sea Research*, 99: 97-106.
- Ballestracci, R. and Nougier, J., 1984. Detection by infrared thermography and modelling of an icecapped geothermal system in Kerguelen archipelago. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 20(1&2): 85-99.
- Baltzer, A. et al., 2014. Climatically-driven impacts on sedimentation processes in the Bay of Quiberon (south Brittany, France) over the last 10,000 years. *The Holocene*, 24(6): 679-688.
- Bartoli, M., Nizzoli, D. and Viaroli, P., 2003. Microphytobenthos activity and fluxes at the sediment-water interface: interactions and spatial variability. *Aquatic Ecology*, 37: 341-349.
- Bénard, F. et al., 2010. The Kerguelen plateau: Records from a long-living/composite microcontinent. *Marine and Petroleum Geology*, 27(3): 633-649.
- Berkeley, A., Perry, C.T., Smithers, S.G. and Horton, B.P., 2008. The spatial and vertical distribution of living (stained) benthic foraminifera from a tropical, intertidal environment, north Queensland, Australia. *Marine Micropaleontology*, 69(2): 240-261.
- Beyens, L. and Chardez, D., 1995. An Annotated List of Testate Amoebae Observed in the Arctic between the Longitudes 27° E and 168° W. *Archiv für Protistenkunde*, 146(2): 219-233.
- Block, W., Lewis Smith, R.I. and Kennedy, A.D., 2009. Strategies of survival and resource exploitation in the Antarctic fellfield ecosystem. *Biological reviews*, 84: 449-484.
- Boltovskoy, E. and Lena, H., 1969. Seasonal occurrences, standing crop and production in benthic foraminifera of Puerto Deseado. *Contributions from the Cushman Foundation for Foraminiferal Research*, 20: 87-95.
- Bonnet, L., 1975. Types morphologiques, écologie et évolution de la thèque chez les Thécamoebiens. *Protistologica*, 11: 363-378.
- Bonnet, L., 1981. Thécamoebiens (Rhizipoda testacea). *Bulletin du Comité National français des recherches Antarctiques*, 48: 23-32.
- Booth, R.K. and Jackson, S.T., 2003. A high-resolution record of late-Holocene moisture variability from a Michigan raised bog, USA. *The Holocene*, 13(6): 863-876.

- Booth, R.K., Jackson, S.T. and Gray, C.E.D., 2004. Paleoecology and high-resolution paleohydrology of a kettle peatland in upper Michigan. *Quaternary Research*, 61(1): 1-13.
- Bouchet, V.M.P., Alve, E., Rygg, B. and Telford, R.J., 2012. Benthic foraminifera provide a promising tool for ecological quality assessment of marine waters. *Ecological Indicators*, 23: 66-75.
- Brooks, A.L., 1967. Standing crop, vertical distribution and morphometrics of *Ammonia beccarii* (Linnéa). *Limnology and Oceanography*, 12: 667-684.
- Buzas, M.A., 1968. Foraminifera from the Hadley harbor complex, Massachusetts. *Smithsonian institution press*, 152(8): 1-26.
- Buzas, M.A., 1970. Spatial Homogeneity: Statistical Analyses of Unispecies and Multispecies Populations of Foraminifera. *Ecology*, 51: 874-879.
- Buzas, M.A., Culver, S.J. and Jorissen, F.J., 1993. A statistical evaluation of the microhabitats of living (stained) infaunal benthic foraminifera. *Marine Micropaleontology*, 20: 311-320.
- Buzas, M.A., Hayek, L.-A., Reed, S.A. and Jett, J.A., 2002. Foraminiferal densities over five years in the Indian River Lagoon, Florida: a model of pulsating patches. *Journal of Foraminiferal Research*, 32(1): 68-93.
- Buzas, M.A., Hayek, L.-A.C., Jett, J.A. and Reed, S.A. (Editors), 2015. Pulsating Patches History and Analyses of Spatial, Seasonal, and Yearly Distribution of Living Benthic Foraminifera. *Smithsonian contribution to paleobiology*, 97. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington, 104 pp.
- Cearreta, A., 1988. Distribution and ecology of benthic foraminifera in the Santona estuary, Spain. *Revista Espanola de Paleontologia*, 3: 23-38.
- Cerema and MEEM, 2012. Catalogue sédimentologique - Dynamique et évolution du littoral - Synthèse des connaissances de la frontière belge à la pointe du Hourdel.
- Chambers, F.M. et al., 2012. Development and refinement of proxy-climate indicators from peats. *Quaternary International*, 268: 21-33.
- Charman, D.J., Hendon, D. and Woodland, W.A. (Editors), 2000. The Identification of Testate Amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in Peats, 2, London, 147 pp.
- Cimerman, F. and Langer, M.R., 1991. *Mediterranean Foraminifera*, Ljubljana, 118 pp.
- Collins, E.S., Scott, D.B., Gayes, P.T. and Medioli, F.S., 1995. Foraminifera in Winyah bay and North inlet marshes, South Carolina: relationship to local pollution sources. *Journal of Foraminifera Research*, 25(3): 212-223.
- Culhane, A.C., J., T., Perriere, G. and Higgins, D.G., 2005. MADE4: an R package for multivariate analysis of gene expression data. *Bioinformatics*, 21(11): 2789-2790.
- Cushman, J.A., 1947. Recent Belgian Foraminifera. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 111, Bruxelles, 59 pp.
- Dalrymple, R.W. and Choi, K., 2007. Morphologic and facies trends through the fluvial-marine transition in tide-dominated depositional systems: a schematic framework for environmental and sequence-stratigraphic interpretation. *Earth-Science Reviews*, 81: 135-174.
- De Caceres, M. and Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*.
- Debenay, J.-P., 2009. Foraminifera. In: C. Amiard and P.S. Rainbow (Editors), *Environmental assessment of estuarine ecosystems: a case study* Taylor and Francis, Boca Raton, Florida, pp. 255-280.

- Debenay, J.-P., Andre, O., Bezie, S. and Rambaud, S., 1997. Foraminifers used as bioindicators in La Turballe harbor (Loire Atlantique, France). Coastal zone monitoring and medium to long term forecasting, French-Japanese International Symposium, Paris.
- Debenay, J.-P., Marchand, C., Molnar, N., Aschenbroich, A. and Meziane, T., 2015. Foraminiferal assemblages as bioindicators to assess potential pollution in mangroves used as a natural biofilter for shrimp farm effluents (New Caledonia). *Marine Pollution Bulletin*, 93: 103-120.
- Debenay, J.-P., Pawlowski, J. and Decrouez, D., 1996. Les foraminifères actuels. 3ème cycle et recherche - Ecologie / Géologie. Masson, Paris, 329 pp.
- Debenay, J.-P., Tsakiridis, E., Soulard, R. and Grossel, H., 2001. Factors determining the distribution of foraminiferal assemblages in Port Joinville Harbor (Ile d'Yeu, France): the influence of pollution. *Marine Micropaleontology*, 43(1-2): 75-118.
- Debenay, J.P. et al., 2003. Multi-bioindicator study of a small estuary in Vendee (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58(4): 843-860.
- Delaine, M., 2016. Composition des thèques d'amibes xénosomiques : utilisation potentielle comme bio-indicateur des dépôts de particules d'origine atmosphérique Besançon, Besançon, 256 pp.
- Delaine, M. et al., 2015. Multiproxy approach for Holocene paleoenvironmental reconstructions from microorganisms (testate amoebae and foraminifera) and sediment analyses: The infilling of the Loire Valley in Nantes (France). *The Holocene*, 25(3): 407-420.
- Delworth, T.L. and Zeng, F., 2014. Regional rainfall decline in Australia attributed to anthropogenic greenhouse gases and ozone levels. *Nature Geoscience*, 7: 583-587.
- Denis, L. et al., 2016. MIDIEM Project : Microbenthic Diversity (functional & biological) in Intertidal Estuarine Mudflats. Université de Lille, laboratoire LOG, Wimereux.
- Dufrene, M. and Legendre, P., 1997. Species assemblages and Indicator Species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3): 345-366.
- Duriez, E., 1841. Histoire de la colonne Napoléone, érigée par l'Armée expéditionnaire et la flotille, à la gloire de l'empereur Napoléon. Duriez, librairie, rue de l'écu, Boulogne-sur-Mer.
- Duros, P. et al., 2014. Benthic foraminiferal thanatocoenoses from the Cap-Ferret Canyon area (NE Atlantic): A complex interplay between hydro-sedimentary and biological processes. *Submarine Canyons: Complex Deep-Sea Environments Unravelling by Multidisciplinary Research*, 104: 145-163.
- Ernst, S.R., Morvan, J., Geslin, E., Le Bihan, A. and Jorissen, F.J., 2006. Benthic foraminiferal response to experimentally induced Erika oil pollution. *Marine Micropaleontology*, 61(1-3): 76-93.
- Favier, V. et al., 2016 (In press). Atmospheric drying as the main driver of dramatic glacier wastage in the southern Indian Ocean. *Scientific Reports*.
- Fernandez, L.D., Lara, E. and Mitchell, E.A.D., 2015. Checklist, diversity and distribution of testate amoebae in Chile. *European Journal of Protistology*, 51(5): 409-424.
- Foissner, W., 1987. Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature. *Progress in Protistology*, 2: 69-212.
- Francescangeli, F., Armynot du Chatelet, E., Billon, G., Trentesaux, A. and Bouchet, V.M.P., 2016. Palaeo-ecological quality status based on foraminifera of Boulogne-sur-Mer harbour (Pas-de-Calais, Northeastern France) over the last 200 years. *Marine Environmental Research*, 117: 32-43.
- Francescangeli, F., Bouchet, V.M.P., Trentesaux, A. and Armynot du Châtelet, E., 2017 (In Press). Does elevation matter? Living foraminiferal distribution in a hyper tidal salt marsh (Canche Estuary, Northern France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.

- Francescangeli, F. et al., In prep. One hundred years of environmental transformations in the Canche estuary: historical pictures vs benthic foraminifera.
- Frénot, Y., Gloaguen, J.C., Van de Vijver, B. and Beyens, L., 1997. Datation of some holocene peat sediments and glacier fluctuations in the Kerguelen islands. *Comptes Rendu de l'Académie des Sciences de la Vie*, 320: 567-573.
- Frontalini, F. et al., 2014. Distribution of recent agglutinated foraminifera along an inner neritic- to mid-bathyal transect in the Saros Bay (central Northern Aegean Sea). *Micropaleontology*, 61 (1): 27-42.
- Frontalini, F. et al., 2009. Benthic foraminifera as bio-indicators of trace element pollution in the heavily contaminated Santa Gilla lagoon (Cagliari, Italy). *Marine Pollution Bulletin*, 58(6): 858-877.
- Frontalini, F. and Coccioni, R., 2011. Benthic foraminifera as bioindicators of pollution: A review of Italian research over the last three decades. *Revue de Micropaléontologie*, 54(2): 115-127.
- Frontalini, F., Kaminski, M.A., Mikellidou, I. and Armynot du Châtelet, E., 2015. Checklist of benthic foraminifera (class Foraminifera: d'Orbigny 1826; phylum Granuloreticulosa) from Saros Bay, northern Aegean sea: a biodiversity hotspot. *Marine Biodiversity*.
- Ganne, A. et al., 2017. La mémoire du fleuve à Nantes : étude paléo-environnementale. La Loire et ses terroirs, Numéro spécial Géoachéologie fluviale: 58-59.
- Gilbert, D., Amblard, C., Bourdier, G., Andre-Jean, F. and Mitchell, E.A.D., 2000a. Le regime alimentaire des Thecamoebiens (Protista, Sarcodina). *L'Annee Biologique*, 39(2): 57-68.
- Gilbert, D., Amblard, C., Bourdier, G., Francez, A.-J. and Mitchell, E.A.D., 2000b. Le régime alimentaire des Thécamoebiens (Protista, Sarcodina). *Année Biologique*, 39: 57-68.
- Gooday, A.J. and 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(1-2): 83-110.
- Goubert, E., Neraudeau, D., Rouchy, J.M., Lacour, D. and Baal, C., 2001. Foraminiferal record of environmental changes: Messinian of the Los Yesos area (Sorbas basin, SE Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 175: 61-78.
- Guillaume, D. et al., 2016. Étude multidisciplinaire d'un pluton océanique récent : le complexe syénitique du sud
- de Rallier du Baty, Kerguelen, CNFRA, 12èmes journées scientifiques de la recherche en milieux polaires, Université Claude Bernard, Lyon, France.
- Hartmann, D.L. and Lo, F., 1998. Wave-driven zonal flow vacillation in the southern hemisphere. *Journal of the atmospheric science*, 55: 1303-1315.
- Heger, T.J. et al., 2009. The curse of taxonomic uncertainty in biogeographical studies of free-living terrestrial protists: a case study of testate amoebae from Amsterdam Island. *Journal of Biogeography*, 36(8): 1551-1560.
- Hohenegger, J., Piller, W. and Baal, C., 1989. Reasons for Spatial Microdistributions of Foraminifers in an Intertidal Pool (Northern Adriatic Sea). *Marine Ecology*, 10(1): 43-78.
- Horton, B.P., 1999. The distribution of contemporary intertidal foraminifera at Cowpen Marsh, Tees Estuary, UK: implications for studies of Holocene sea-level changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149(1-4): 127-149.
- Horton, B.P., Edwards, R.J. and Lloyd, J.M., 1999. UK intertidal foraminiferal distributions: implications for sea-level studies. *Marine Micropaleontology*, 36(4): 205-223.
- Horton, B.P. and Murray, J.W., 2007. The roles of elevation and salinity as primary controls on living foraminiferal distributions: Cowpen Marsh, Tees Estuary, UK. *Marine Micropaleontology*, 63(3-4): 169-186.

- Hothorn, T., Hornik, K. and Zeileis, A., 2006. Unbiased Recursive Partitioning: A Conditional Inference Framework. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 15(3): 651-674.
- Jennings, A.E. and Nelson, A.R., 1992. Foraminiferal assemblage zones in Oregon tidal marshes. Relation to marsh floral zones and sea level. *Journal of Foraminiferal Research*, 22(1): 13-29.
- Kaiho, K., 1994. Benthic foraminiferal dissolved-oxygen index and dissolved-oxygen levels in the modern ocean. *Geology*, 22: 719-722.
- Kaiho, K., 1999. Effect of organic carbon flux and dissolved oxygen on the benthic foraminiferal oxygen index (BFOI). *Marine Micropalaeontology*, 37: 67-76.
- Kaminski, M.A. and Gradstein, F.M., 2005. Atlas of Paleogene cosmopolitan deep-water agglutinated foraminifera. Grzybowski Foundation. Special Publication 10, Krakow, 547 pp.
- Koehnle, T.J. and Schank, J.C., 2009. An ancient black art. *American Psychological Association*, 123(4): 452-458.
- Lahr, D.J.G., Parfrey, L.W., Mitchell, E.A.D., Katz, L.A. and Lara, E., 2011. The chastity of amoebae: re-evaluating evidence for sex in amoeboid organisms. *Proceedings Biological Sciences*, 278: 2081-2090.
- Leidy, J., 1879. Fresh-water Rhizopods of North America, 12, 1-324 pp.
- Leipnitz, I.I., Ferreira, F., Jardim Leão, C., Armynot du Châtelet, E. and Frontalini, F., 2014. Foraminiferal and testate amoeba diversity, distribution and ecology in transitional environments of the Tramandaí Basin (Rio Grande do Sul, South Brazil). *Marine Biodiversity*.
- Leloup Besson, A. et al., 2016. Établissement de la première chronologie Holocène des éruptions dans l'archipel des Kerguelen, CNFRA, 12èmes journées scientifiques de la recherche en milieux polaires, Université Claude Bernard, Lyon, France.
- Lousier, J.D. and Parkinson, D., 1981a. The disappearance of the empty tests of litter- and soil-testate amoebae (Testacea, Rhizopoda, Protozoa). *Archiv fur Protistenkunde*, 124(3): 312-336.
- Lousier, J.D. and Parkinson, D., 1981b. The disappearance of the empty tests of litter- and soil-testate amoebae (Testacea, Rhizopoda, Protozoa). *Archiv für Protistenkunde*, 124(3): 312-336.
- Lousier, J.D. and Parkinson, D., 1984. Annual population dynamics and production ecology of testacea (Protozoa, Rhizopoda) in an Aspen woodland soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 16(2): 103-114.
- Manatsa, D., Morioka, Y., Behera, S.K., Yamagata, T. and Matarira, C.H., 2013. Link between Antarctic ozone depletion and summer warming over southern Africa. *Nature Geoscience*, 6: 934-939.
- Marion, C., 2007. Processus de sédimentation fine en domaine estuarien macrotidal: approche trans-disciplinaire et multi-échelles: application à l'estuaire de l'Authie, Nord de la France, Université du Littoral-Côte d'Opale, Wimereux, 293 pp.
- Martins, M.V.A. et al., 2016. Comparison between the dead and living benthic foraminiferal assemblages in Aveiro Lagoon (Portugal). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 455: 16-32.
- Menier, D. et al., 2010. The Holocene transgression as recorded by incised-valley infilling in a rocky coast context with low sediment supply (southern Brittany, western France). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 181(2): 115-128.
- Mercier, F. and Arthuis, R., 2017. Nantes et la Loire. La Loire et ses terroirs, Numéro spécial Géoarchéologie fluviale: 60-65.

- Meredith, M.P., Murphy, E.J., Hawker, E.J., King, J.C. and Wallace, M.I., 2008. On the interannual variability of ocean temperatures around South Georgia, Southern Ocean: Forcing by El Nino/Southern Oscillation and the Southern Annular Mode. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(18-19): 2007-2022.
- Milker, Y., Horton, B.P., Nelson, A.R., Engelhart, S.E. and Witter, R.C., 2015. Variability of intertidal foraminiferal assemblages in a salt marsh, Oregon, USA. *Marine Micropaleontology*, 118: 1-16.
- Mitchell, E.A.D. et al., 2000. Horizontal Distribution Patterns of Testate Amoebae (Protozoa) in a *Sphagnum magellanicum* Carpet. *Microbial Ecology*, 39(4): 290-300.
- Mitchell, E.A.D., Buttler, A.J., Warner, B.G. and Gobat, J.M., 1999. Ecology of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in *Sphagnum* peatlands in the Jura mountains, Switzerland and France. *Ecoscience*, 6: 565-576.
- Mitchell, E.A.D., Payne, R.J. and Lamentowicz, M., 2008. Potential implications of differential preservation of testate amoeba shells for paleoenvironmental reconstruction in peatlands. *Journal of Paleolimnology*, 40: 603-618.
- Mojtahid, M. et al., 2006. Benthic foraminifera as bio-indicators of drill cutting disposal in tropical east Atlantic outer shelf environments. *Marine Micropaleontology*, 61(1-3): 58-75.
- Mokeddem, Z., Baltzer, A., Goubert, E. and Clet-Pellerin, M., 2010. A multiproxy palaeoenvironmental reconstruction of Loch Sunart (NW Scotland) since the Last Glacial Maximum. In: J.A. Howe, W.E.N. Austin, M. Forwick and M. Paetzel (Editors), *Fjord Systems and Archives Geological Society, London, Special Publications*, London, pp. 341-353.
- Mouchard, J., Guitton, D. and de Peretti, O., 2012. Rezé-Ratiatum : découverte d'un quai de l'agglomération portuaire antique. *Archeologia*, 495: 14-16.
- Murray, J.W., 1968. The living Foraminifera of Christchurch Harbour, England. *Micropaleontology*, 14(1): 83-96.
- Murray, J.W., 1983. Population dynamics of benthic foraminifera: results from the Exe estuary, England. *Journal of Foraminiferal Research*, 13(1): 1-12.
- Murray, J.W., 1991. *Ecology and paleoecology of benthic foraminifera*. Longman, Harlow, 397 pp.
- Murray, J.W., 2006. *Ecology and applications of benthic foraminifera*. Cambridge University Press, Cambridge, 426 pp.
- Nagy, J. and Alve, E., 1987. Temporal changes in foraminiferal faunas and impact of pollution in Sandebukta, Oslo Fjord. *Marine Micropaleontology*, 12: 109-128.
- Ogden, C.G. and Hedley, R.H., 1980. *An atlas of freshwater testate amoebae*. British Museum (Natural History), Oxford University Press, Oxford, London, Glasgow, 222 pp.
- Oksanen, J. et al., 2016. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-5.
- Olsson, I. and Eriksson, B., 1974. Horizontal Distribution of Meiofauna within a Small Area, with Special Reference to Foraminifera. *Zoon*, 2: 67-84.
- Oron, S. et al., 2014. Benthic foraminiferal response to the removal of aquaculture fish cages in the Gulf of Aqaba-Eilat, Red Sea. *Marine Micropaleontology*, 107: 8-17.
- Pascal, P.-Y., Dupuy, C., Mallet, C., Richard, P. and Niquil, N., 2008. Bacterivory by benthic organisms in sediment: Quantification using ^{15}N -enriched bacteria. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 355(1): 18-26.
- Pawlowski, J. et al., 2003. The evolution of early Foraminifera. *PNAS-Proceeding of the National Academy of Sciences*, 100: 11494-11498.
- Phipps, M., 2012. *Les foraminifères benthiques de la marge portugaise: Impact des apports organiques sur la densité, la biodiversité et la composition des faunes*, Angers, Angers, 320 pp.

- Phleger, F.B., 1970. Foraminiferal populations and marine marsh processes. *Limnology Oceanography*, 15(4): 522-534.
- Porter, S.M. and Knoll, A.H., 2000. Testate amoebae in the Neoproterozoic Era: evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon. *Paleobiology*, 26(3): 360-385.
- Porter, S.M., Meisterfeld, R. and Knoll, A.H., 2003. Vase-shaped microfossils from the Neoproterozoic chuar groupn Grand Canyon: A classification guided by modern Testate amoebae. *Journal of Paleontology*, 77(3): 409-429.
- R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rathburn, A.E. and Miao, Q., 1995. The taphonomy of deep-sea benthic foraminifera: comparisons of living and dead assemblages from a and gravity cores taken in the Sulu Sea. *Marine Micropaleontology*, 25(2): 127-149.
- Raux, A., 2014. Foraminifères benthiques vivants et pollution dans le port de Boulogne-sur-Mer., université de Lille, Villeneuve d'Ascq.
- Reinhardt, E.G., Dalby, A.P., Kumar, A. and Patterson, T., 1998. Arcellaceans as pollution indicators in mine tailing contaminatngs lakes near Cobalt, Ontario, Canada. *Micropaleontology*, 44(2): 131-148.
- Richters, F., 1907. Die Fauna der Moosrasen der Gaussbergs und einiger südlicher Inseln. *Deutsche Südpolar-Expedition, 1901-1903*, 9(4): 259-302.
- Roberts, D.W., 2016. labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package version 1.8-0.
- Robson, T.M., Pancotto, V.A., Scopel, A.L., Flint, S.D. and Calwell, M.M., 2005. Solar UV-B influences microfaunal community composition in Tierra del Fuego peatland. *Soil Biology and Biochemistry*, 37: 2205-2215.
- Rosset-Moulinier, M., 1986. Les populations de foraminifères benthiques de la Manche. *Cah. Biol. Mar.*, 27: 387 - 440.
- Saad, S.A. and Wade, C.M., 2016. Seasonal and spatial variations of saltmarsh benthic foraminiferal communities from North Nrfilk, England. *Microbial Ecology*, 73(3): 539–555.
- Schafer, C.T., 1971. Sampling and spatial distribution of benthonic foraminifera. *Limnology and Oceanography*, 16(6): 944-951.
- Schafer, C.T. and Cole, F.E., 1995. Marine habitat recovery in the Saguenay fiord, Canada: The legacy of environmental contamination, *Proceedings of the OCEANS 95 conference*, San Diego, pp. 925-940.
- Schafer, C.T., Collins, E.S. and Smith, J.N., 1991. Relationship of foraminifera and thecamoebian distributions sediments contaminated by pulp mill effluent: Saguenay Fjord, Quebec, Canada. *Micropaleontology*, 17: 255-283.
- Schmitt, F., 2012. Les deux laboratoires de zoologie maritime du Portel de 1888 à 1942. *Le Portel, Notes et Documents*, 20: 91-103.
- Schönfeld, J. et al., 2012. The FOBIMO (FOraminiferal Blo-MONitoring) initiative; Towards a standardised protocol for soft-bottom benthic foraminiferal monitoring studies. *Marine Micropaleontology*, 94-95(0): 1-13.
- Schröter, D. et al., 2004. Trophic interactions in a changing world: modelling abovegroundâ€belowground interactions. *Basic and Applied Ecology*, 5(6): 515-528.
- Scott, D.B., Medioli, F.S. and Schafer, C.T., 2001. Monitoring in coastal environments using foraminifera and thecamoebian indicators. Cambridge University Press, New York, 177 pp.

- Setty, M.G.A.P. and Nigam, R., 1982. Foraminiferal assemblages & organic carbon relationship in benthic marine ecosystem of Western Indian continental shelf. *Indian Journal of Marine Sciences*, 11: 225-232.
- Seuront, L. and Spilmont, N., 2002. Self-organized criticality in intertidal microphytobenthos patch patterns. *Physica A*, 313: 513-539.
- Sharifi, A.R., Croudace, I.W. and Austin, R.L., 1991. Benthic foraminiferids as pollution indicators in Southampton Water, southern England, UK. *Journal of micropaleontology*, 10(1): 109-113.
- Shennan, I., Scott, D.B., Rutherford, M. and Zong, Y., 1999. Microfossil analysis of sediments representing the 1964 earthquake, exposed at Girdwood Flats, Alaska, USA. *Quaternary International*, 60(1): 55-73.
- Sherman, K.M. and Coull, B.C., 1980. The response of meiofauna to sediment disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 46: 59-71.
- Smith, H.G., 1978. The distribution and ecology of terrestrial protozoa of sub-Antarctic and maritime Antarctic islands. *British Antarctic Survey Scientific Reports*, 95: 1-105.
- Smith, H.G., 1982. The terrestrial protozoan fauna of South Georgia. *Polar Biology*, 1: 173-179.
- Smith, H.G., 1984. Protozoa of Signy island fellfields. *British Antarctic Survey Scientific Reports*, 64: 55-61.
- Smith, H.G., 1985. The colonization of volcanic tephra on Deception island by protozoa : long-term trends. *British Antarctic Survey Scientific Reports*, 66: 19-33.
- Smith, H.G., 1987. A species-poor testate rhizopod fauna on Brabant Island. *British Antarctic Survey Scientific Reports*, 77: 173-176.
- Smith, H.G., 1992. Distribution and ecology of the testate rhizopod fauna of the continental Antarctic zone. *Polar Biology*, 12: 629-634.
- Smith, H.G., 1996. Diversity of Antarctic terrestrial protozoa. *Biodiversity and Conservation*, 5: 1379-1394.
- Smith, H.G. and Headlan, R.K., 1983. The population ecology of soil testate rhizopods on the sub-Antarctic island of South Georgia. *Revue Ecology and Biology of Soil*, 20: 269-286.
- Smith, H.G. and Tearle, P.V., 1985. Aspects of microbial and protozoan abundances in Signy island fellfields. *British Antarctic Survey Scientific Reports*, 68: 83-90.
- Smith, H.G. and Wilkinson, D.M., 1986. Biogeography of testate rhizopods in the southern temperate and Antarctic zones, *Colloque du les écosystèmes terrestres subantarctiques*. CNFRA, Paimpont, pp. 83-96.
- Sorrel, S. et al., 2010. Sedimentary archives of the French Atlantic coast (inner Bay of Vilaine, south Brittany): Depositional history and late Holocene climatic and environmental signals *Continental Shelf Research*, 30: 1250-1266.
- Spilmont, N., Seuront, L., Meziane, T. and Welsh, D.T., 2011. There's more to the picture than meets the eye: Sampling microphytobenthos in a heterogeneous environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 95: 470-476.
- Stephenson, J., Budd, G.M., Manning, J. and Hansbro, P., 2005. Major eruption-induced changes to the McDonald islands, southern Indian Ocean. *Antarctic Science*, 17(2): 259-266.
- Swallow, J.E., 2000. Intra-annual variability and patchiness in living assemblages of salt-marsh foraminifera from Mill Rythe Creek, Chichester Harbour, England. *Journal of Micropalaeontology*, 19: 9-22.
- Swindles, G.T. and Roe, H.M., 2007. Examining the dissolution characteristics of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in low pH conditions: Implications for peatland palaeoclimate studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252(3-4): 486-496.

- Tolonen, K., 1986. Charred particle analysis. In: B.E. Berglund and M. Ralska-Jasiewiczowa (Editors), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. John Wiley and Sons Ltd., Chichester, pp. 485-496.
- Tsyganov, A.N., 2012. Climatic controls on testate amoeba assemblages in arctic and subarctic terrestrial ecosystems, University of Antwerp, Antwerp.
- Tsyganov, A.N., Aerts, R., Nijs, I., Cornelissen, J.H.C. and Beyens, L., 2012. Sphagnum-dwelling testate amoebae in subarctic bogs are more sensitive to soil warming in the growing season than in winter: the results of eight-year field climatemanipulations. *Protist*, 163: 400-414.
- Tsyganov, A.N. et al., 2017. Quantitative Reconstruction of Peatland Hydrological Regime with Fossil Testate Amoebae Communities. *Russian Journal of Ecology*, 48(2): 191-198.
- Tsyganov, A.N., Keuper, F., Aerts, R. and Beyens, L., 2013a. Flourish or Flush: Effects of Simulated Extreme Rainfall Events on Sphagnum-dwelling Testate Amoebae in a Subarctic Bog (Abisko, Sweden). *Microbial Ecology*, 65: 101-110.
- Tsyganov, A.N., Milbau, A. and Beyens, L., 2013b. Environmental factors influencing soil testate amoebae in herbaceous and shrubby vegetation along an altitudinal gradient in subarctic tundra (Abisko, Sweden). *European Journal of Protistology*, 49(2): 238-248.
- Tsyganov, A.N., Nijs, I. and Beyens, L., 2011. Does Climate Warming Stimulate or Inhibit Soil Protist Communities? A Test on Testate Amoebae in High-Arctic Tundra with Free-Air Temperature Increase. *Protist*, 162(2): 237-248.
- Van Bellen, S. et al., 2014. Testate amoebae as a proxy for reconstructing Holocene water table dynamics in southern Patagonian peat bogs. *Journal of Quaternary Science*, 29(5): 463-474.
- van Bellen, S. et al., 2017. An alternative approach to transfer functions? Testing the performance of a functional trait-based model for testate amoebae. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 468: 173-183.
- Van de Vijver, B., Beyens, L. and Lebouvier, M., 2008. The genus *Eunotia* on the volcanic island, Île Amsterdam (Southern Indian Ocean). *Nova Hedwigia*, 87: 1-2.
- Verfaillie, D. et al., 2015. Recent glacier decline in the Kerguelen Islands (49°S, 69°E) derived from modeling, field observations, and satellite data. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 120: 637-654.
- Vested, H.J., Tessier, C., Brahtz Christensen, B. and Goubert, E., 2013. Numerical modelling of morphodynamics—Vilaine Estuary. *Ocean Dynamics*, 63: 423-446.
- Villalba, R. et al., 2012. Unusual Southern Hemisphere tree growth patterns induced by changes in the Southern Annular Mode. *Nature Geoscience*, 5: 793-798.
- Vincke, S., Gremmen, N., Beyens, L. and Van de Vijver, B., 2004a. The moss dwelling testacean fauna of Île de la Possession. *Polar Biology*, 27: 753-766.
- Vincke, S., Ledeganck, P., Beyens, L. and Van de Vijver, B., 2004b. Soil testate amoebae from sub-Antarctic Îles Crozet. *Antarctic Science*, 16(2): 165-174.
- Vincke, S., Van de Vijver, B., Mattheeussen, R. and Beyens, L., 2004c. Freshwater Testate Amoebae Communities from Île de la Possession, Crozet Archipelago, Subantarctica. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 36(4): 584-590.
- Vincke, S., Van de Vijver, B., Nijs, I. and Beyens, L., 2006. Changes in the Testacean Community Structure Along Small Soil Profiles. *Acta Protozoologica*, 45: 395-406.
- von Grospietsch, T., 1971. Beitrag zur Okologie den Testaceen Rhizopoden von Marion Island. In: E.M. van Zinderen-Bakker, J.M. Winterbottom and R.A. Dyer (Editors), *Marion and Prince Edward Islands. Report of the South African Biological and Geological Expedition 1965-1966*. AA Balkema, Cape Town, pp. 411-419.

- Walker, S.E. and Goldstein, S.T., 1999. Taphonomic tiering: experimental field taphonomy of molluscs and foraminifera above and below the sediment-water interface. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149(1-4): 227-244.
- Wilkinson, D.M., 1994. A review of the biogeography of the protozoan genus *Nebela* in the southern temperate and Antarctic zones. *Area*, 26(2): 150-157.
- Wilkinson, D.M. and Mitchell, E.A.D., 2010. Testate amoebae and nutrient cycling with particular reference to soils. *Geomicrobiology journal*, 27: 520-533.
- Wilmshurst, J.M., Wiser, S.K. and Charman, D.J., 2003. Reconstructing Holocene water tables in New Zealand using testate amoebae: differential preservation of tests and implications for the use of transfer functions. *The Holocene*, 13(1): 61–72.
- WoRMS Editorial Board, 2017. World Register of Marine Species.

Résumé / abstract

HDR Dr. Eric Armynot du Châtelet - Foraminifères benthiques et thécamœbiens, *proxys* de l'environnement ? Les foraminifères et les thécamœbiens sont des protistes présents dans tous les environnements aquatiques marins et continentaux respectivement. Ce mémoire fait la synthèse des connaissances sur les relations entre ces organismes et leur environnement de vie. Ces paramètres sont classés en facteurs biologiques (sources de nourriture), physiques (position de vie dans l'environnement, profondeur, altitude, nature du substrat) ou chimiques (minéralogique, caractéristiques des ressources en nutriments). Les actions des paramètres de l'environnement sont étudiées à l'échelle continentale, régionale et locale. Après avoir défini les caractéristiques de ces relations faune-milieu, ce mémoire donne deux illustrations de reconstitution des environnements anciens, l'un à l'échelle de l'Holocène, l'autre à l'échelle de l'Anthropocène.

HDR Dr. Eric Armynot du Châtelet – Benthic foraminifera and testate amoebae, *environmental proxy*? Foraminifera and testate amoebae are protists observed in all marine and continental aquatic environments, respectively. This thesis summarizes the knowledge about the relationships between these organisms and their environment. These parameters are classified into biological factors (food sources), physical (life position in the environment, depth, altitude, substrate nature) or chemical (mineralogical, nutrient resource characteristics). The effects of environmental parameters are studied at continental, regional and local level. After defining the characteristics of these faunal-environmental relationships, this thesis gives two illustrations of the reconstruction of ancient environments, one on the scale of the Holocene and the other on the scale of the Anthropocene.