



Available online at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 4 (2005) 209–223



<http://france.elsevier.com/direct/PALEVO/>

Paléontologie systématique (Micropaléontologie)

## Utilisation des foraminifères benthiques comme indicateurs de paléo-niveaux marins ? Étude du cas de l'anse de l'Aiguillon

Éric Armynot du Châtelet <sup>a,b</sup>, Jean-Pierre Debenay <sup>a,\*</sup>,  
Delphine Degré <sup>b</sup>, Pierre-Guy Sauriau <sup>b</sup>

<sup>a</sup> UPRES EA 2644, faculté de sciences, université d'Angers, 2, bd Lavoisier, 49045 Angers cedex, France

<sup>b</sup> Centre de recherche sur les écosystèmes marins et aquacoles de l'Houmeau (CREMA, UMR 10 CNRS-Ifremer), place du Séminaire, BP5, 17137 L'Houmeau, France

Reçu le 20 juillet 2004 ; accepté le 9 novembre 2004

Disponible sur internet le 23 décembre 2004

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

### Résumé

Soixante-quatorze échantillons de sédiment ont été prélevés dans l'anse de l'Aiguillon (Charente-Maritime et Vendée, France) pour l'étude des peuplements de foraminifères benthiques. La répartition des sept espèces les plus fréquentes est analysée en vue de leur utilisation pour des reconstitutions de paléo-niveaux marins. La répartition verticale et la durée d'émersion ont une influence significative sur la distribution de quatre espèces sur la rive est (Charente) : *Haynesina germanica* (la plus haute sur l'estran), *Brizalina variabilis*, *Stainforthia fusiformis* et *Hopkinsina Atlantica* et seulement sur une espèce, *Ammonia tepida*, sur la rive nord-ouest (Vendée). Cette étude apporte des informations complémentaires sur des espèces abondantes dans le domaine intertidal, utilisables pour la reconstitution des paléo-niveaux marins, mais suggère qu'elles doivent être utilisées avec précaution, en raison de l'influence des conditions locales sur leur répartition verticale. **Pour citer cet article : É. Armynot du Châtelet et al., C. R. Palevol 4 (2005).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

**The use of benthic foraminifera as sea-level indicators? Case study of the Aiguillon cove.** Seventy-four sediment samples were collected within the Aiguillon cove (Charente-Maritime and Vendée, France) in order to investigate the ecology of benthic foraminifera in relation to their vertical elevation. The distribution of the seven dominant species was studied with a view to a further use in sea-level reconstruction. Vertical elevation and the associated duration of subaerial exposure significantly influence the distribution of four species along the eastern shore of the cove (Charente): *Haynesina germanica* (in the higher position), *Brizalina variabilis*, *Stainforthia fusiformis*, and *Hopkinsina Atlantica* and of one species, *Ammonia tepida* along the northern and western shores (Vendée). This study provides more information on the vertical elevation of dominant intertidal

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [debenay@univ-angers.fr](mailto:debenay@univ-angers.fr) (J.-P. Debenay).

species, which may be used for reconstructing former sea levels. It suggests that their position may change, depending on local conditions, which requires great caution in using them as indicators of former sea levels. **To cite this article:** É. Armynot du Châtelet et al., C. R. Palevol 4 (2005).

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** Foraminifères benthiques ; Position topographique ; Durée d'émersion ; Estran ; Reconstitutions du niveau marin

**Keywords:** Benthic foraminifera; Vertical elevation; Subaerial exposure; Tidal zone; Sea-level reconstruction

## Abridged English version

### Introduction

Benthic foraminifera are present worldwide in marine and paralic waters [e.g., 15,17,51,55,56,71] and are frequently used as Holocene proxies furnishing precise information on palaeoenvironment [e.g., 10,21,52,53]. Many studies carried out on benthic foraminifera have shown a vertical distribution of the main species allowing us to use them as sea-level indicators, on the schorre [e.g., 64,67,68] or on the slikke [e.g., 43,44]. Nevertheless, it had been shown that vertical succession may vary, depending on local characteristics [14,19,33], and reconstitutions based on foraminifera observation may not be considered to have a universal value [14].

This work will increase the knowledge about foraminifera environments on the slikke related to the topography. Hence, quantitative observations of the dominant species in the Aiguillon cove (Charente-Maritime – Vendée, France) will be exposed and discussed with the view of a possible use as sea-level indicators.

### Material and methods

A systematic sampling of seventy-four sites had been carried out. These sites were set out every 750 m. Two zones are sampled every 250 m (Fig. 1b). Most of samples are located on the slikke.

Because of the asymmetric hydrodynamic [77,78], the Charente-Maritime side to the east and the Vendée side to the north and the northwest were studied separately. Each sample was made of 50 cm<sup>3</sup> of sediment stored within an ethanol–Rose Bengal solution [79]. Each sample was washed through 315- $\mu$ m and 50- $\mu$ m mesh sieves. The tests were isolated by flotation on

trichloroethylene from the intermediate fraction (50–315  $\mu$ m). Relative and absolute abundance were selected as descriptive parameters of foraminiferal assemblages.

Correlation between the relative and absolute abundances of each species and its vertical position, which determine the time of subaerial exposure, had been tested in each of the side of the Aiguillon cove by means of a variance analysis [11]. Correlations between the abundance of the seven selected species (present at more than 25% of the sites [6]) and the vertical distribution in each zone are represented by means of box-and-whisker plots.

### Results

Thirty-one living species (Rose Bengal stained) have been observed in the Aiguillon cove. Only seven are present in more than 25% of samples. They are listed by order of decreasing abundance: *Haynesina germanica*, *Ammonia tepida*, *Criboelphidium excavatum*, *Brizalina variabilis*, *Criboelphidium gunteri*, *Hopkinsina atlantica* and *Stainforthia fusiformis* (Fig. 2). All those species have a carbonaceous test.

*Haynesina germanica* is the species that bears the longest emersion (Fig. 4a and b): ca. 7.5 h on the eastern shore and ca. 6.5–7 h on the northwestern shore (respectively 56% et 50% of the time). Its average topographic position is between 4.4 and 4.8 m. *Ammonia tepida* is the second important species. It dominates the assemblages in the central area of the Aiguillon cove. It bears emersion length shorter than *Haynesina germanica*, associated with a lowest topographic position, ca. 4 to 5.5 h, on the eastern shore (32 to 44% of the time) (Fig. 4a) and ca. 6.5 h on the north-western shore (56% of the time) (Fig. 4b). *Criboelphidium excavatum* is observed in the central part of the cove, but at a lower altitude than *A. tepida* (Fig. 3). *Brizalina variabilis* is observed on the eastern shore, at a lower posi-

tion than on the northwestern shore (Figs. 3 and 4a). *Criboelphidium gunteri* is rare (Fig. 3) and tolerates an emersion of about 3.5 h on the east (Fig. 4a) and somewhat longer on the northwest: ca. 4.5–5 h (Fig. 4b). *Stainforthia fusiformis* and *Hopkinsina atlantica* are heterogeneously distributed on the cove. *Hopkinsina atlantica* is absent from the western shore and *S. fusiformis* owns a few specimens (Fig. 3). The tolerance of the two last species to emersion is low on the eastern shore (2.5–3.5 h) (Fig. 4a), *Stainforthia fusiformis* being locally more tolerant in the northwestern area (Fig. 4b).

The correlation analysis between the topographic position, the time of subaerial exposure and the species distribution of *Haynesina germanica*, *Brizalina variabilis*, *Hopkinsina atlantica* and *Stainforthia fusiformis*, show significant differences ( $p < 0.05$ ) between the sites of the eastern shore. Their relative and absolute abundances are also very irregular in this area (Table 1). On the northwestern shore, only the distribution of *Ammonia tepida* significantly depends on the topographic position and the time of emersion ( $p < 0.05$ ) (Table 1).

## Discussion

### Foraminifera vertical distribution

Within the Aiguillon cove, the vertical distribution of the most frequent species is in agreement with previous studies [e.g., 28,29,40,46], which suggests that foraminifera could be used as sea-level indicators. However, this study underlines differences with former studies and brings some new information.

Horton et al. [44] depict a vertical distribution of *Haynesina germanica* and *Ammonia tepida* similar to what could be observed in the Aiguillon cove. The vertical distribution described by Jennings and Nelson [48] and by Alve and Murray [5] is also similar, but the vertical extension is highest than for Horton et al.'s study. This variability of the vertical extension may be linked to the different tidal range between the sites. On the tidal zone of the Aiguillon cove, *Haynesina germanica* is observed, according to previous studies (e.g., [17]), in a position related to the sea level higher than the position of *Ammonia tepida*. Nevertheless, Haslett et al. [37], have observed an inverse distribution. These observations show that species vertical succession may vary from site to site, with amplitude that is function of other characteristics than topographic elevation. The

three other species that present a significant repartition related to topography (*Brizalina variabilis*, *Stainforthia fusiformis*, and *Hopkinsina atlantica*) are situated lower on the slikke, which corresponds to their common way of life [16], with an important marine influence [e.g., 58]. Nevertheless, on the Aiguillon cove, the mean topographic position of these species is always higher on the northwestern shore than on the eastern one. This also shows that the influence of local condition is important here, depending on the hydrodynamic difference between the shores.

### Signification and limits of the vertical distribution for the sea-level reconstruction

In Canadian salt marshes, sea-level variation, extracted from observation of foraminifera assemblages, is considered to be as precise as 10 to 20 cm [67,68], with possible uncertainties of 20 to 40 cm [48]. In the Aiguillon cove, the precision may be estimated to 40 cm at the best when considering the average position of *Haynesina germanica* and 1.5 m if its quartile interval is considered. The precision of the topographic position, lowest on the slikke than on the schorre, might be explained by the highest dynamic of these environments, where assemblages may be dispersed and ecological niches enlarged [24]. It should also result from the instabilities of these environments, with a possible displacement of the tidal channels that may modify the local characteristics [1,2,63].

In the Aiguillon cove, agglutinated individuals are quasi-absent, which may result from more favourable condition for the growth of calcareous individuals. Reconstitution based on agglutinated assemblages are then impossible and only calcareous tests may be used, with a possible bias due to dissolution that may be very important during taphonomic processes [12,49].

## Conclusion

The main stained (living) benthic foraminifera species collected in the Aiguillon cove are vertically distributed along the tidal zone, according to previous studies. Topographic position and time of subaerial exposure have a significant influence on the distributions of *Haynesina germanica*, *Ammonia tepida*, *Brizalina variabilis*, *Stainforthia fusiformis*, and *Hopkinsina atlantica*. This allows using foraminifera as sea-level indicators.

Nevertheless, this study highlights the influence of local variations on species distribution and shows that the vertical location of the species is more variable on the slikke than what was shown by previous studies on the schorre. The main cause of these variations may be the hydrodynamic regime of the cove. At last, taphonomic processes must be taken into account because living (stained) assemblages are exclusively made up of carbonaceous tests, potentially affected by dissolution. Hence, foraminifera should be used with caution as sea-level indicators.

## 1. Introduction

Les foraminifères benthiques constituent un groupe d'organismes unicellulaires présents dans toutes les eaux marines et paraliques du globe, dans des conditions environnementales très variées [par exemple, 15,17,51,55,56,71]. Fréquemment utilisés comme marqueurs stratigraphiques holocènes, ils fournissent des indications précises sur les paléoenvironnements [par exemple, 10,21,52,53]. Leur très grande abondance et leur excellent potentiel de conservation en font un outil efficace pour les reconstitutions basées sur l'écologie des espèces actuelles, comme d'autres groupes taxonomiques, tels que les mollusques et les pollens [36,50].

Ils sont également utilisés pour la reconstitution des variations du niveau marin [par exemple, 8,9,27,38,72–74]. Dans ce cas, les environnements de haute slikke et de schorre, confinés dans la moitié supérieure de la zone intertidale, sont généralement les seuls utilisés [68]. De nombreuses études ont été menées sur la répartition des foraminifères benthiques dans ces environnements de l'Atlantique [13,28,31,42,44,64,65] et du Pacifique [46,48,61]. Toutes ont généralement montré une répartition verticale des principales espèces de foraminifères permettant de les utiliser comme indicateurs du niveau marin sur le schorre (par exemple, [64,67,68]) ou sur la slikke (par exemple, [43,44]). Les travaux pionniers dans ce domaine ont été réalisés dans les environnements macrotidaux du Canada [64,66], ainsi que dans des environnements microtidaux de Méditerranée [69]. Néanmoins, il a été montré que la succession verticale des peuplements des foraminifères peut varier fortement en fonction des caractéristiques locales du milieu étudié [14,17,33]. De plus, la répartition verticale est parfois considérée comme ayant une influence secon-

daire, d'autres paramètres propres à chaque environnement, principalement la salinité et le pH, ayant une influence plus forte sur la répartition des peuplements de foraminifères [par exemple, 13,14,33,39]. Ainsi, des reconstitutions à partir de l'observation de foraminifères ne peuvent se faire à partir de bases de données mondiales [14]. Néanmoins, dans certains cas, les données sont jugées suffisantes pour construire des fonctions de transfert pour les reconstitutions de paléoniveaux marins [23,24,29–31,41,45,46].

Ce travail a pour objet de compléter les connaissances sur les milieux de vie des foraminifères sur la slikke, en relation avec la topographie. À cet effet, les résultats quantitatifs et systématiques de la répartition des principales espèces de foraminifères de l'anse de l'Aiguillon (Charente-Maritime – Vendée, France) seront exposés et discutés, en vue d'une réflexion sur la possible utilisation des foraminifères pour des reconstitutions du niveau marin.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Aire d'étude

L'anse de l'Aiguillon (46°17'N, 1°10'W) a une forme semi-circulaire. Elle s'étend sur environ 4900 ha, dont près de 3400 ha de slikke et 1100 ha de schorre. Elle communique au sud-ouest avec le pertuis Breton. Son ouverture, de la pointe de l'Aiguillon, à l'ouest, à la pointe Saint-Clément, au sud-est, est large de 5 km. L'anse mesure une dizaine de kilomètres dans la direction nord-sud. L'axe NE-SE est occupé par la rivière de Marans, prolongement maritime de la Sèvre niortaise (Fig. 1).

Le jeu des courants tidaux, parcourant l'anse principalement dans le sens anti-horaire, provoque une sédimentation plus importante, avec des sédiments plus grossiers, sur les rives nord et ouest (Vendée) que sur la rive est (Charente-Maritime). Les courants de marée sont assez forts, dus à un marnage supérieur à cinq mètres lors des marées moyennes de vives-eaux [77,78]. La frange inférieure de l'estran sur la rive vendéenne est occupée par des concessions ostréicoles, alors que le long des côtes charentaises, subsistent des lignes de pieux de bouchots [62,78].

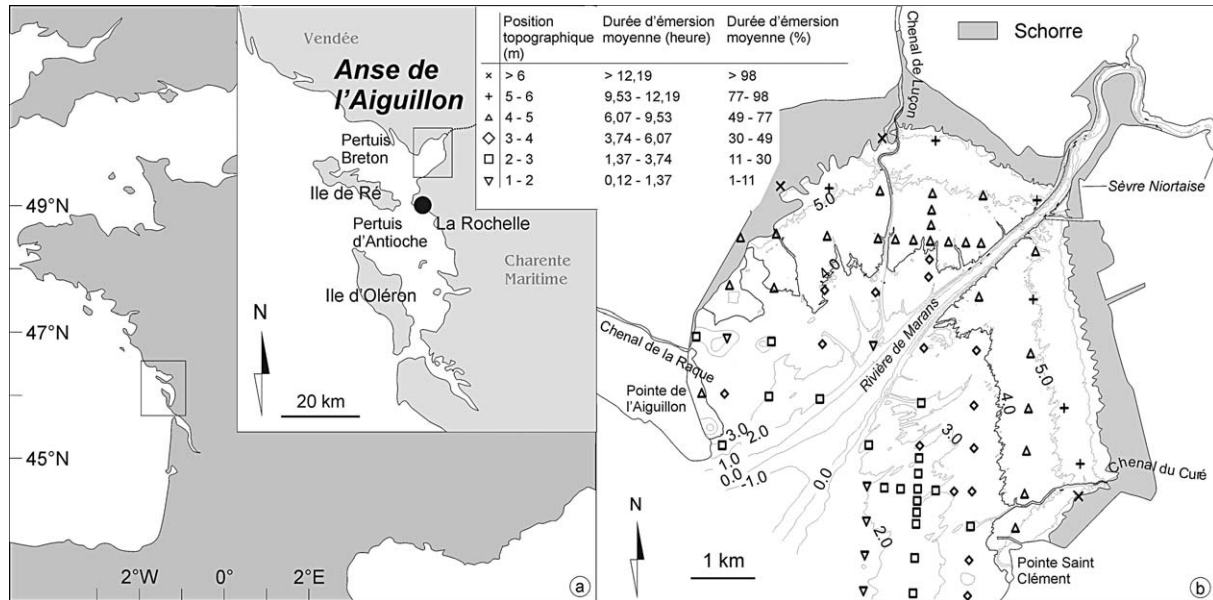


Fig. 1. Carte de localisation (a) et répartition des points de prélèvements avec une indication sur la position topographique et la durée d'émersion (b) (Populus, communication écrite).

Fig. 1. Study map (a) and sampling distribution with indication of tidal level and the duration of subaerial exposure (b) (Populus, written communication).

### 2.2. Détermination de la position verticale sur l'estran et de la durée d'émersion

La position verticale sur l'estran des sites d'échantillonnage a été obtenue à partir de mesures laser aéroportées, effectuées au moyen d'un instrument Lidar en 2000 (Populus, données Ifremer, communication écrite). Le niveau tidal de référence est le niveau des basses mers d'extrêmes vives-eaux (SHOM, Brest) et les altitudes notées font référence à la côte marine. La vase de l'anse de l'Aiguillon est en pente douce sur la rive est (en moyenne 0,15%). La rive ouest est plus pentue, avec un angle de l'ordre de 0,3% (Fig. 1b).

La durée moyenne d'émersion de chaque point de prélèvement est calculée sur un an à partir d'abaques obtenus par modélisation des durées moyennes d'émersion sur un cycle tidal de 12,4 h (Bacher, communication écrite).

### 2.3. Prélèvement et traitement des échantillons

Un échantillonnage systématique de soixante-quatorze sites a été réalisé sur l'ensemble de l'anse de l'Aiguillon. Ces sites sont répartis tous les 750 m le long de profils nord-sud et est-ouest. Dans un souci de

précision, deux zones ont été échantillonnées tous les 250 m, également en suivant des profils nord-sud et est-ouest, au nord et au sud de la rivière de Marans (Fig. 1b). Les prélèvements ont été effectués en octobre 2002, au moyen d'une benne Smith-Mc Intyre d'une surface de 1000 cm<sup>2</sup>, manœuvrée à partir d'une barge mytilicole, à marée haute. Ce système [70], la faible hauteur d'eau lors des prélèvements et une manipulation lente de la benne présentent l'avantage de ne pas provoquer de perturbations de la surface du sédiment. La majorité des échantillons sont localisés sur la slikke, seulement quatre ayant été prélevés sur le schorre.

En raison de la présence de la rivière de Marans et de la dissymétrie de l'anse de l'Aiguillon due à l'hydrodynamisme [77,78], la rive de Charente-Maritime, à l'est, et la rive de Vendée, au nord et nord-ouest, seront étudiées séparément. Trente-huit échantillons sont prélevés sur la rive charentaise : 27 stations sont situées dans la partie basse de l'estran (< 4 m), ce qui correspond à une émersion de 5 à 50% du temps (Fig. 1b). Dix autres stations ne sont couvertes que pendant les marées hautes de vives-eaux (durée d'émersion de 50% à 95% du temps). Enfin, un point de prélèvement est situé sur le schorre (durée d'émersion > 95% du temps).



Trente-six échantillons sont prélevés sur la rive vendéenne : 13 stations sont émergées pendant 5 à 50% du temps, 20 pendant 50 à 95% du temps et, enfin, trois sont situées sur le schorre.

De chaque station, 50 cm<sup>3</sup> de sédiment superficiel (sur une épaisseur de 0,5 cm environ) sont prélevés en divers points de la benne, ce qui constitue un compromis satisfaisant entre les 10 cm<sup>3</sup> préconisés par Walton [80] ou Blanc-Vernet [7] et les 90 cm<sup>3</sup> préconisés par Douglas [20], ce qui permet de s'affranchir au mieux des problèmes liés à une éventuelle micro-répartition de la faune. Les échantillons sont ensuite stockés dans un mélange à 1 g l<sup>-1</sup> d'éthanol et de Rose Bengal [79]. Cette méthode de coloration est recommandée par Murray et Bowser [51] comme étant la technique la plus pratique et la plus rapide pour différencier les individus vivants des individus morts, mais sa validité reste discutée [60].

Chaque échantillon est ensuite tamisé sur deux tamis de 315 et 50 µm. La fraction intermédiaire (50–315 µm), dans laquelle se trouvent les foraminifères de l'anse de l'Aiguillon, est recueillie. Après séchage dans une étuve à 50 °C, les tests sont isolés par flottage sur un liquide de forte densité (trichloréthylène), ce qui permet d'éliminer les particules terrigènes, plus denses. Le travail d'observation est effectué sous une loupe binoculaire ZEISS–Stemi SV11. À l'exception des échantillons les plus pauvres, pour lesquels tous les individus sont récoltés, 100 à 300 spécimens colorés (vivants) sont prélevés dans chaque échantillon. Cette quantité est considérée comme statistiquement suffisante pour l'étude des espèces les plus abondantes [26]. Les espèces sont identifiées suivant la classification générique de Loeblich et Tappan [54].

Sept espèces présentes dans plus de 25% des sites étudiés [6] ont été sélectionnées pour une étude détaillée. Leurs abondances relatives et absolues ont été sélectionnées comme paramètres descriptifs des peuplements de foraminifères. Les abondances relatives permettent de comparer le comportement de chacune des espèces en tenant compte de l'ensemble du peuplement de foraminifères ; les abondances absolues représentent le comportement d'une espèce seule, en fonction des paramètres de l'environnement. Ces espèces ont été photographiées au microscope électronique à balayage JEOL 6301F.

#### 2.4. Analyses statistiques

La corrélation des variations des abondances relatives et des abondances absolues de chacune des espèces à leur position verticale et à la durée d'émergence correspondante a été testée, sur chacune des rives de l'anse de l'Aiguillon, à l'aide d'une analyse de variance à un facteur fixe [11]. Le logiciel MINITAB a été employé pour cette analyse.

Les corrélations entre les abondances des sept espèces sélectionnées et la répartition verticale dans chacune des deux zones sont représentées par la méthode des boîtes à moustaches (voir légende de la Fig. 4). Ces boîtes à moustaches mettent en évidence la position préférentielle par rapport au niveau marin de l'habitat des principales espèces de foraminifères de l'estran. Cette représentation a été obtenue en utilisant la suite intégrée de logiciel R [47].

### 3. Résultats

Au total, 31 espèces colorées par le Rose Bengal (vivantes) ont été dénombrées sur l'anse de l'Aiguillon, dont 26 sur la rive charentaise et 21 sur la rive vendéenne. Sur la rive charentaise, la richesse spécifique s'échelonne de une à huit espèces par échantillon. Sur la rive vendéenne, la richesse spécifique est plus forte, de une à 12 espèces par échantillon. Les abondances absolues sont très variables, de deux à 2000 individus colorés pour 50 cm<sup>3</sup> de sédiment sur la rive charentaise et de zéro à 3300 individus sur la rive vendéenne. Les valeurs moyennes sont similaires sur les deux rives (environ 600 individus par échantillon).

Seules sept espèces sont présentes dans plus de 25% des échantillons. Elles sont les constituants principaux et parfois exclusifs des peuplements de foraminifères benthiques vivants (de 62,5 à 100%, suivant les échantillons). Il s'agit, par ordre d'abondance décroissante, de *Haynesina germanica*, *Ammonia tepida*, *Cibicides lobatulus*, *Brizalina variabilis*, *Cibicides forbesi*, *Hopkinsina atlantica* et *Stainforthia fusiformis* (Fig. 2). Toutes ces espèces ont un test carbonaté.

*Haynesina germanica* domine largement les peuplements de foraminifères de la périphérie de l'anse de l'Aiguillon, particulièrement sur la rive vendéenne, où son abondance absolue atteint fréquemment près de 1500 individus pour 50 cm<sup>3</sup> (jusqu'à 3300 individus

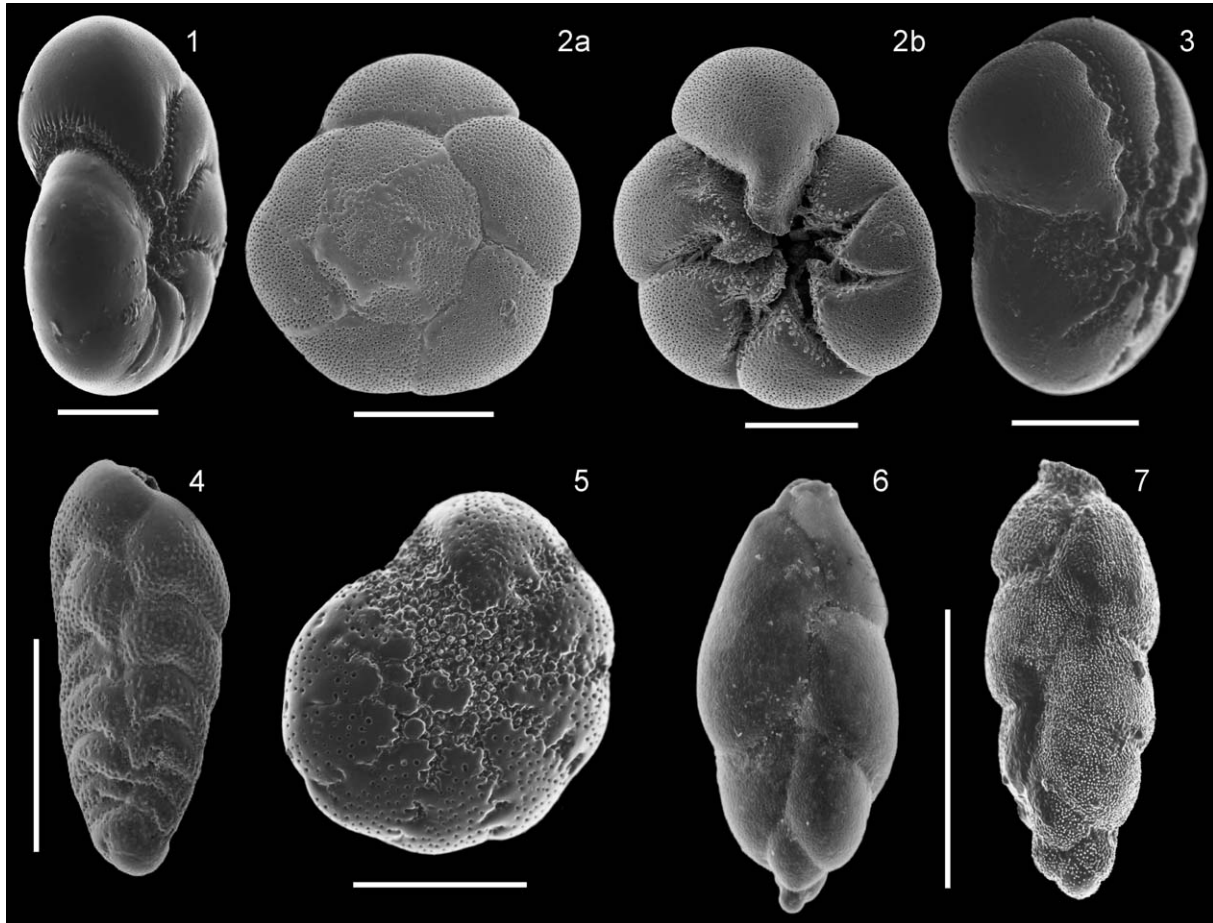


Fig. 2. Photo au microscope électronique à balayage de (1) *Haynesina germanica*, (2) *Ammonia tepida* (a) face ombilicale, (b) face aperturale, (3) *Criboelphidium excavatum*, (4) *Brizalina variabilis*, (5) *Criboelphidium gunteri*, (6) *Stainforthia fusiformis* et (7) *Hopkinsina atlantica* (barre d'échelle = 100  $\mu$ m).

Fig. 2. Scanning electron microscope photographs of (1) *Haynesina germanica*, (2) *Ammonia tepida* (a) umbilical view, (b) apertural view, (3) *Criboelphidium excavatum*, (4) *Brizalina variabilis*, (5) *Criboelphidium gunteri*, (6) *Stainforthia fusiformis* and (7) *Hopkinsina atlantica* (scale bar = 100  $\mu$ m).

dans un échantillon) et où elle est fréquemment la seule espèce vivante (Fig. 3). Par sa position topographique élevée (Fig. 4a et b), *H. germanica* est celle des espèces étudiées qui supporte les plus longues durées d'émergence, en moyenne de 7,5 h sur la rive charentaise et de 6,5–7 h sur la rive vendéenne (56% et 50% du temps, respectivement). Sa position topographique moyenne est comprise entre 4,4 et 4,8 m.

*Ammonia tepida* est la seconde espèce en importance. Elle domine les peuplements dans une partie plus centrale de l'anse. Son abondance absolue peut s'élever ponctuellement jusqu'à 1600 individus pour 50 cm<sup>3</sup>, mais est globalement inférieure à 500 (Fig. 3). Elle sup-

porte des durées d'émergence plus courtes qu'*Haynesina germanica*, associée à une position topographique plus basse, de l'ordre de 4 à 5,5 h en moyenne, sur la rive charentaise (32 à 44% du temps ; Fig. 4a) et de 6,5 en moyenne sur la rive vendéenne (56% du temps ; Fig. 4b).

*Criboelphidium excavatum* est absent ou présent, avec une très faible abondance relative, à la périphérie de l'anse. Il est mieux représenté dans la partie centrale de l'anse, à des altitudes plus faibles que les espèces précédentes, mais n'est abondant que dans un échantillon de la rive vendéenne. Ses abondances relatives les plus fortes se trouvent à proximité de l'ouver-

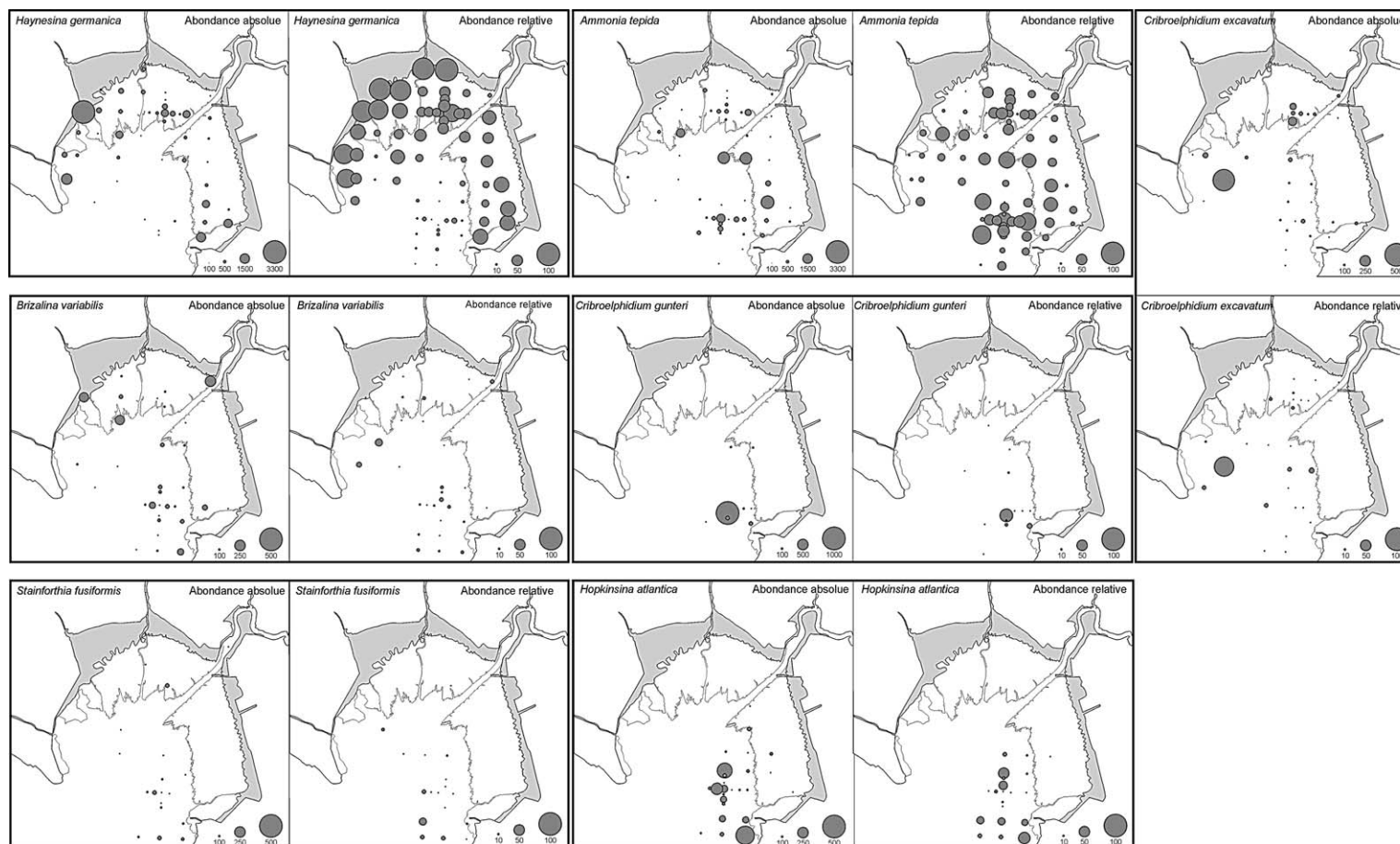


Fig. 3. Abondances relatives et absolues des sept espèces dominantes : *Haynesina germanica*, *Ammonia tepida*, *Cribroelphidium excavatum*, *Brizalina variabilis*, *Cribroelphidium gunteri*, *Stainforthia fusiformis* et *Hopkinsina atlantica*. La ligne de mi-marée moyenne est indiquée.

Fig. 3. Relative and absolute abundances of the seven dominant species : *Haynesina germanica*, *Ammonia tepida*, *Cribroelphidium excavatum*, *Brizalina variabilis*, *Cribroelphidium gunteri*, *Stainforthia fusiformis*, and *Hopkinsina atlantica*. Mean tidal level is indicated.



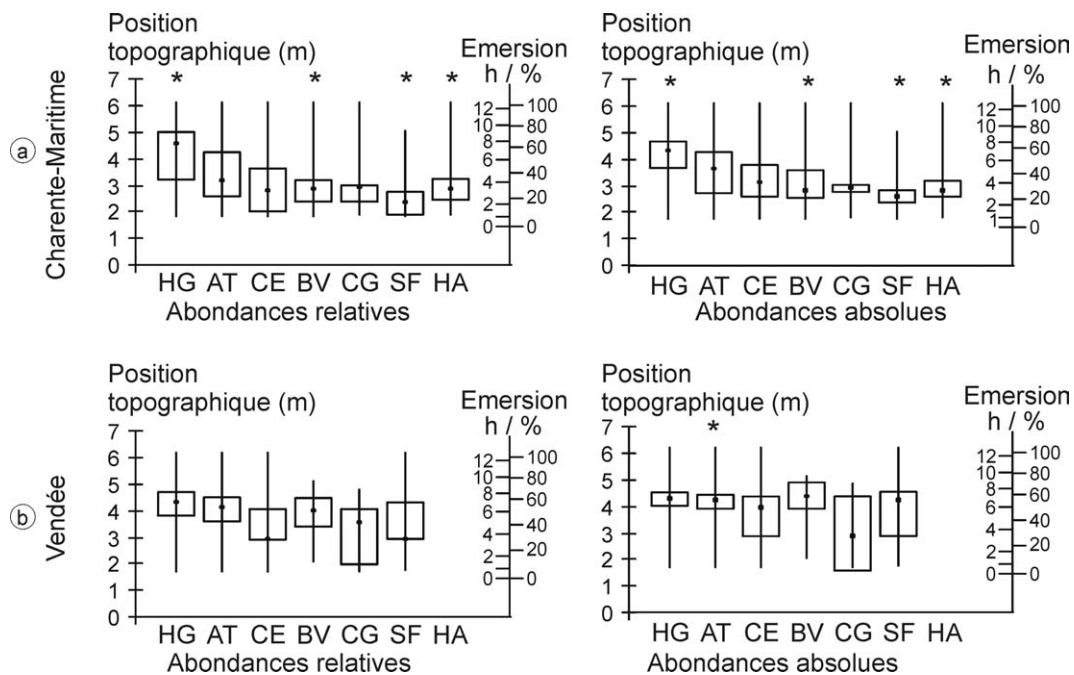


Fig. 4. Abondances relatives et absolues des sept espèces les plus abondantes sur la rive de Charente-Maritime (a) et la rive de Vendée (b), selon la représentation graphique des boîtes à moustaches (HG : *Haynesina germanica* ; AT : *Ammonia tepida* ; CE : *Criboelphidium excavatum* ; BV : *Brizalina variabilis* ; CG : *Criboelphidium gunteri* ; SF : *Stainforthia fusiformis* ; HA : *Hopkinsina atlantica*). Ces boîtes sont constituées de trois composantes : (1) un point central indiquant la position topographique et le temps d'émergence moyen, (2) une boîte indiquant la variabilité autour de ce point moyen (premier et troisième quartiles), et (3) les moustaches, autour de cette boîte indiquant les occurrences extrêmes des espèces considérées. Les espèces sont classées par médiane décroissante. Les relations significatives ( $p < 0.05$ ) sont marquées d'un astérisque.

Fig. 4. Box-and Whisker plots carried out on data from (a) Charente-Maritime side and (b) Vendée side, of relative and absolute abundances of the seven most frequent species of the Aiguillon cove (HG: *Haynesina germanica*; AT: *Ammonia tepida*; CE: *Criboelphidium excavatum*; BV: *Brizalina variabilis*; CG: *Criboelphidium gunteri*; SF: *Stainforthia fusiformis*; HA: *Hopkinsina atlantica*). Those boxes are made up by three components (1) a central dot to indicate median topographic position and emersion length, (2) a box that indicates variability around this median (first and third quartiles) and (3) whiskers around the box that indicate the range of the considered species. Species are ranked following decreasing median. Significant relationships ( $p < 0.05$ ) are marked with an asterisk.

ture de l'anse sur le pertuis Breton (Fig. 3). La position topographique est plus basse et le temps d'émergence moyen plus court sur la rive charentaise (<3 m et <3–4 h ; Fig. 4a) que sur la rive vendéenne (Fig. 4b).

*Brizalina variabilis* est bien représentée au sud de l'anse, en face de la pointe Saint-Clément, où elle constitue fréquemment de 10 à 20% des peuplements, avec des abondances absolues de l'ordre de 150 individus pour 50 cm<sup>3</sup>. Elle est plus dispersée sur la rive vendéenne, où elle peut être abondante (jusqu'à 250 individus pour 50 cm<sup>3</sup>) (Fig. 3). Sur la rive charentaise, elle ne supporte que des durées d'émergence moyennes courtes (3,5–4 h), à une altitude moyenne de 2,8–3 m (Fig. 4a). Sur la rive vendéenne, elle est observée à une position topographique plus haute (4,1–4,3 m), corres-

pondant à une durée d'émergence moyenne de 6–7 h (Fig. 4b).

*Criboelphidium gunteri* est rare et ne présente une importance remarquable que dans un échantillon, avec plus de 1000 individus pour 50 cm<sup>3</sup>, représentant 57% du peuplement. Cette espèce est localisée essentiellement au sud de l'anse sur la rive de charentaise (Fig. 3), où elle tolère en moyenne une émergence de 3,5 h (Fig. 4a). Sur la rive vendéenne, les quelques individus observés tolèrent une émergence de 4,5–5 h (Fig. 4b).

*Stainforthia fusiformis* et *Hopkinsina atlantica* sont inégalement réparties dans l'anse. *Hopkinsina atlantica* est absente de la rive vendéenne et *S. fusiformis* en est quasiment absente. Ces deux espèces sont localisées principalement au sud de l'anse, au droit de la

Tableau 1

Résultats des valeurs de  $p$  des tests ANOVA, calculées entre les abondances relatives et absolues des foraminifères et l'élévation topographique sur les rives de Vendée et de Charente-Maritime. Les valeurs significatives ( $p < 0,05$ ) sont indiquées en italique

Table 1.  $p$ -values extracted from an ANOVA test carried out between species relative and absolute abundances and tidal elevation, on both Charente-Maritime and Vendée coasts. Significant values ( $p < 0,05$ ) are italicised

Abondance relative	HG	AT	CE	BV	CG	SF	HA
Charente-Maritime	<i>0,001</i>	0,479	0,561	<i>0,012</i>	0,254	<i>0,006</i>	<i>0,020</i>
Vendée	0,137	0,158	0,239	0,880	0,124	0,419	—
Abondance absolue	HG	AT	CE	BV	CG	SF	HA
Charente-Maritime	<i>0,005</i>	0,155	0,689	<i>0,024</i>	0,382	<i>0,029</i>	<i>0,007</i>
Vendée	0,359	<i>0,082</i>	0,500	0,598	0,155	0,459	—

pointe Saint-Clément (Fig. 3), où la hauteur est voisine de 3–4 m (Fig. 4a et b). Les tolérances moyennes à l'émergence de ces deux espèces sont faibles sur la rive charentaise (2,5–3,5 h) (Fig. 4a). Celles de *Stainforthia fusiformis* sont variables sur la rive vendéenne, et différentes selon que l'on tient compte de l'abondance relative (3,5 h) ou de l'abondance absolue (6,5 h) (Fig. 4b).

L'analyse des corrélations entre la position topographique, la durée d'émergence et la répartition des espèces montre des différences significatives ( $p < 0,05$ ) sur la rive charentaise, aussi bien pour leurs abondances relatives, que pour leurs abondances absolues, pour *Haynesina germanica*, *Brizalina variabilis*, *Hopkinsina atlantica* et *Stainforthia fusiformis* (Tableau 1). Sur la rive vendéenne, seule la répartition d'*Ammonia tepida* dépend significativement de la position topographique et de la durée d'émergence ( $p < 0,05$ ) (Tableau 1).

## 4. Discussion

### 4.1. Répartition verticale des foraminifères

Dans l'anse de l'Aiguillon, la répartition verticale des espèces les plus fréquentes est en accord avec les études antérieures [par exemple, 28,29,40,46], qui préconisent l'utilisation des foraminifères comme indicateurs de niveaux marins. Toutefois, cette étude permet également de mettre en évidence un certain nombre de différences avec les résultats de travaux antérieurs et d'apporter des éléments de discussion complémentaires.

Horton et al. [44], dans une étude de synthèse sur la répartition des foraminifères dans des zones intertidales des côtes du Royaume-Uni, mettent en évidence une répartition verticale des espèces benthiques, tout en rele-

vant une variabilité entre les sites et au sein même de certains sites. Selon ces auteurs, *Haynesina germanica* et *Ammonia beccarii* (*Ammonia tepida*) sont des espèces dominantes des marais maritimes et des vasières du Royaume-Uni, entre le niveau moyen des marées basses de vives-eaux et le niveau moyen des marées hautes de vives-eaux. Cette répartition et les variations observées sont du même ordre de grandeur que dans l'anse de l'Aiguillon, où *Ammonia tepida* subit des variations de position moyenne de 3 m entre les deux rives et *Haynesina germanica* d'un peu moins de 40 cm. La répartition verticale décrite par Jennings et Nelson [48] est voisine, mais l'extension verticale du domaine de vie des espèces est plus grande. C'est également le cas pour Alve et Murray [5], qui décrivent *H. germanica* depuis la zone tidale sans végétation jusque dans la zone sub-tidale. Cependant, ces variations d'extension verticale peuvent être liées au marnage, différent entre les sites.

Sur la zone intertidale de l'anse de l'Aiguillon, *Haynesina germanica* est observée dans une position, par rapport au niveau marin, plus haute qu'*Ammonia tepida*. Cette succession est en accord avec de nombreuses études qui les décrivent dans cet ordre [par exemple, 17]. Néanmoins, Haslett et al. [37] ont observé, dans les marais maritimes qui bordent la Severn (Grande-Bretagne), une répartition inverse : *Ammonia beccarii* (*Ammonia tepida*) a une position équivalente à sa position dans l'anse de l'Aiguillon, mais est située au-dessus de *H. germanica*. Ces observations montrent bien que la succession verticale des espèces peut varier d'un site à l'autre avec des amplitudes variables, en fonction de caractéristiques propres, autres que la position topographique.

Les trois autres espèces qui présentent une répartition significative en relation à la topographie (*Brizalina variabilis*, *Stainforthia fusiformis*, *Hopkinsina*

*atlantica*) sont situées plus bas sur l'estran, ce qui correspond à leur milieu de vie habituel, comme dans certains estuaires et lagunes [16], tout en nécessitant une influence marine importante [par exemple, 58]. *Stainforthia fusiformis* et *Hopkinsina atlantica* sont souvent décrites en milieu subtidal [3,4,25,35]. Cependant, sur l'anse de l'Aiguillon, la position topographique moyenne de ces espèces est toujours plus haute sur la rive vendéenne que sur la rive charentaise. Ceci montre encore l'influence des conditions locales, qui peuvent être liées, ici, à la différence d'hydrodynamisme entre les deux rives, l'eau envahissant plus rapidement la rive Charentaise, moins pentue que la rive Vendéenne.

#### 4.2. Signification et limites de la répartition verticale pour la reconstitution des niveaux marins

Le concept de répartition verticale des peuplements de foraminifères a été modifié par Thomas et Varekamp [75], pour produire des courbes paléoenvironnementales qui expriment les variations du niveau marin à partir des migrations verticales des zones de foraminifères [76]. La précision avec laquelle les niveaux marins peuvent être reconstitués varie suivant le lieu, en raison de la variabilité des peuplements d'un site à l'autre [24,32,33]. Une telle reconstitution doit tenir compte de variabilités à l'échelle kilométrique, comme elles peuvent être observées dans l'anse de l'Aiguillon, où les répartitions des peuplements de foraminifères sont différentes entre les deux rives. Ainsi, si, d'après Horton et al. [43], l'utilisation des fonctions de transfert dans les reconstitutions paléoenvironnementales procure un moyen objectif d'obtenir une estimation quantitative et reproductible de la position du schorre, les résultats obtenus doivent être associés à un terme d'erreur.

Dans les marais maritimes canadiens, les variations du niveau marin, déduites des peuplements de foraminifères du schorre, semblent pouvoir être suivies avec une précision de 10 à 20 cm [67,68], avec parfois une incertitude plus importante, de l'ordre de 20 à 40 cm [48]. Dans l'anse de l'Aiguillon, la précision peut être estimée à une quarantaine de centimètres au mieux, en tenant compte de la position moyenne d'*Haynesina germanica*, et à près de 1,5 m, si l'on considère son espace interquartile. La précision de la position topographique, plus faible sur la slikke que dans le schorre, s'expli-

que en partie par la plus grande dynamique de ces environnements, qui peut entraîner une dispersion des peuplements et un élargissement des niches écologiques [24]. Il convient également de tenir compte de l'instabilité de ces environnements avec un déplacement possible des chenaux de marées, qui peut modifier les caractéristiques locales [1,2,63].

Cette étude est en accord avec les études précédentes quant à l'existence d'une répartition des foraminifères pouvant être utilisés comme indicateurs de paléoniveaux marins. Néanmoins, elle montre des variations significatives dans cette répartition entre deux zones très proches, les deux rives d'une anse. L'établissement d'une fonction de transfert, ou d'un modèle précis, à valeur universelle, semble donc difficile à envisager. Cette conclusion va dans le sens des observations d'Edwards et al. [24], qui précisent que, dans des reconstitutions de paléoniveaux marins quaternaires, on doit tenir compte principalement de la répartition de la faune actuelle locale, en considérant celle des sites voisins, à cause d'éventuelles variations. Dans certains cas, les foraminifères pourraient même être inadaptés, puisque De Rijk et Troelstra [14], dans une étude sur les Great Marshes de Barnstable (Massachusetts, États-Unis), concluent que, contrairement à d'autres vasières, les foraminifères ne montrent pas de répartition verticale par rapport au niveau moyen des mers.

De façon à utiliser la répartition réelle des espèces sur l'estran, cette étude a été faite sur les individus vivants (colorés au Rose Bengal). Cette approche, souvent conseillée (par exemple, [57]) nécessite une précaution supplémentaire dans l'interprétation des résultats et dans l'application que l'on peut en faire. En effet, il n'est tenu compte, ni des cycles annuels qui peuvent affecter les peuplements et changer leur milieu de vie, ni de l'altération de l'information qui accompagne et suit la mort des organismes lors des processus taphonomiques, ni du faible pourcentage de formes transportées qui peuvent enrichir le peuplement local.

Dans les zones de slikke et de schorre, les tests de foraminifères calcaires peuvent subir des processus de dissolution [12,49], la faune vivante n'ayant alors pas d'équivalent dans les peuplements fossiles [22]. Culver et al. [12] insistent sur la prudence nécessaire lors d'interprétations paléogéographiques à partir de ces peuplements. En raison de ces processus de dissolution, les espèces agglutinées sont considérées comme de meilleures indicatrices du niveau marin [59]. Néan-

moins, dans les environnements tels que la slikke de l'anse de l'Aiguillon, les individus agglutinés sont quasiment absents, ce qui résulte probablement de conditions plus favorables aux formes calcaires (salinité et pH plus élevés, teneurs en Ca plus fortes), probablement liées à une salinité et à un pH plus important, ainsi qu'à des teneurs en Ca plus élevées que celles favorisant principalement le développement de ces formes [18]. Les reconstitutions à partir des peuplements agglutinés sont impossibles, et seules les formes carbonatées sont susceptibles de fossiliser. Dans de tels environnements, Goldstein et Watkins [34] recommandent de n'utiliser que les abondances relatives des foraminifères, les abondances absolues pouvant être affectées par les processus taphonomiques. De telles recommandations sont appréciables dans l'anse de l'Aiguillon, étant donné la plus grande variabilité des abondances absolues par rapport aux abondances relatives entre les deux rives.

## 5. Conclusion

Dans l'anse de l'Aiguillon, les principales espèces de foraminifères benthiques colorées par le Rose Bengale (vivants) se répartissent verticalement sur l'estran, conformément à ce qui a été décrit dans les travaux antérieurs. De plus, il est mis en évidence que la position topographique et la durée d'émersion ont une influence significative sur la répartition de *Haynesina germanica* (la plus haute sur l'estran), *Ammonia tepida*, *Brizalina variabilis*, *Stainforthia fusiformis* et *Hopkinsina Atlantica*. Ceci permet d'envisager l'utilisation des foraminifères comme indicateurs de paléo-niveaux marins.

Néanmoins, cette étude confirme que la présence des espèces et leur répartition verticale sont soumises à des variations locales, les espèces étant localisées plus haut sur la rive Vendéenne que sur la rive Charentaise. De plus, la précision sur le positionnement des espèces sur la slikke est plus faible dans l'anse de l'Aiguillon que dans les études sur le schorre, avec des différences notables entre les deux rives. La principale cause de ces variations et dissemblances serait l'hydrodynamisme. Enfin, les phénomènes taphonomiques sont à prendre sérieusement en compte, puisque la faune vivante (colorée) observée dans les sédiments récents, composée exclusivement de formes carbonatées, est potentiellement la plus affectée.

Ainsi, l'utilisation des foraminifères pour la reconstitution des paléoniveaux marins doit être effectuée avec précaution, en tenant compte des possibles variations dans leur répartition en fonction de conditions locales ou régionales et de phénomènes taphonomiques.

## Remerciements

Ce travail a pu être réalisé grâce au support financier du conseil général de Vendée et du syndicat mixte du Parc interrégional du Marais poitevin (SMPIMP). Les auteurs remercient E. Goubert et M.-T. Vénéce-Peyré pour leurs critiques constructives du manuscrit. Ils remercient également D. Martinez pour son assistance technique, C. Audrain et le service commun d'imageries et d'analyses microscopiques (SCIAM) de l'université d'Angers pour les photos prises au microscope électronique à balayage. Sont également remerciés J. Populus et C. Bacher pour les données Ifremer concernant l'altimétrie aéroportée et les modèles d'émersion, J. Grizon, D. Leguerrier, N. Mallet, F. Mornet et P. Pineau pour leur aide sur le terrain, ainsi que T. Pineau pour son aide à bord de son navire mytilicole.

## References

- [1] J.R.L. Allen, Simulation models of salt-marsh morphodynamics: some implications for high-intertidal sediment couplets related to sea-level change, *Sediment. Geol.* 113 (1997) 211–223.
- [2] J.R.L. Allen, Morphodynamics of Holocene salt marshes: a review sketch from the Atlantic and Southern North Sea coasts of Europe, *Quat. Sci. Rev.* 19 (2000) 1155–1231.
- [3] E. Alve, Opportunistic features of the foraminifer *Stainforthia fusiformis* (Williamson): evidence from Frierfjord, Norway, *J. Micropaleontol.* 13 (1994) 24.
- [4] E. Alve, A common opportunistic foraminiferal species as an indicator of rapidly changing conditions in a range of environments, *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57 (2003) 501–514.
- [5] E. Alve, J.W. Murray, Marginal marine environments of the Skagerrak and Kattegat: a baseline study of living (stained) benthic foraminiferal ecology, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 146 (1999) 171–193.
- [6] É. Armynot du Châtelet, Évaluation des possibilités d'utilisation des foraminifères comme bio-indicateurs de pollution dans les environnements paraliques, thèse, université d'Angers, 2003, 342 p.



- [7] L. Blanc-Vernet, Contribution à l'étude des foraminifères de Méditerranée, Recueil des travaux de la station marine d'Endoume, 1969 281 p.
- [8] T. Boski, D. Moura, C. Veiga-Pires, S. Camacho, D. Duarte, D.B. Scott, S.G. Fernandes, Postglacial sea-level rise and sedimentary response in the Guadiana Estuary, Portugal/Spain border, *Sediment. Geol.* 150 (2002) 103–122.
- [9] K.F. Buck, H.C. Olson, J.A. Austin Jr., Paleoenvironmental evidence for Latest Pleistocene sea-level fluctuations on the New Jersey outer continental shelf: combining high-resolution sequence stratigraphy and foraminiferal analysis, *Mar. Geol.* 154 (1999) 287–304.
- [10] J.H. Cann, R.P. Bourman, E.J. Barnett, Holocene foraminifera as indicators of relative estuarine-lagoonal and oceanic influences in estuarine sediments of the River Murray, South Australia, *Quaternary Res.* 53 (2000) 378–391.
- [11] W.G. Cochran, Sampling techniques, John Wiley and Sons, New York, 1977 428 p.
- [12] S.J. Culver, H.J. Woo, G.F. Oertel, M.A. Buzas, Foraminifera of coastal depositional environments, Virginia, USA: distribution and taphonomy, *Palaaios* 11 (1996) 459–486.
- [13] S. De Rijk, Salinity control on the distribution of salt marsh foraminifera, *J. Foramin. Res.* 25 (1995) 156–166.
- [14] S. De Rijk, S.R. Troelstra, Salt marsh foraminifera from the Great Marshes, Massachusetts: environmental controls, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 130 (1997) 81–112.
- [15] J.-P. Debenay, Foraminifera of paralic tropical environments, *Micropaleontology* 46 (2000) 153–160.
- [16] J.-P. Debenay, M. Ba, A. Ly, I. Sy, Les écosystèmes paraliques du Sénégal. Description, répartition des peuplements de foraminifères benthiques, *Rev. Paléobiol.* 6 (1987) 229–255.
- [17] J.-P. Debenay, J.-J. Guillou, F. Redois, E. Geslin, Distribution trends of foraminiferal assemblages in paralic environments. A base for using foraminifera as bioindicators, in: R.E. Martin (Ed.), *Environmental Micropaleontology*, in: *The Application of Microfossils to Environmental Geology*, Kluwer Academic Publishers, New York, 2000, pp. 39–67.
- [18] J.-P. Debenay, D. Guiral, M. Parra, Ecological factors acting on the microfauna in mangrove swamps. The case of foraminiferal assemblages in French Guiana, *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 55 (2002) 509–533.
- [19] J.P. Debenay, D. Guiral, M. Parra, Behaviour and taphonomic loss in foraminiferal assemblages of mangrove swamps of French Guiana, *Mar. Geol.* (2004) sous presse.
- [20] R.G. Douglas, in: *Benthic foraminiferal ecology and paleoecology: a review of concepts and methods*, SEPM short Course No. 6, Houston Texas, 1979, pp. 21–23.
- [21] W. Duleba, J.-P. Debenay, B. Beck-Eichler, M. Michaelovitch de Mahiques, Holocene environmental and water circulation changes: foraminifer morphogroups evidence in Flamengo Bay (SP, Brazil), *J. Coast. Res.* 15 (1999) 554–571.
- [22] R.J. Edwards, B.P. Horton, Reconstructing relative sea-level change using UK salt-marsh foraminifera, *Mar. Geol.* 169 (2000) 41–56.
- [23] R.J. Edwards, O. Van de Plassche, W.R. Gehrels, A.J. Wright, Assessing sea-level data from Connecticut, USA, using a foraminiferal transfer function for tide level, *Mar. Micropaleontol.* (2004) (sous presse).
- [24] R.J. Edwards, A.J. Wright, O. Van de Plassche, Surface distributions of salt-marsh foraminifera from Connecticut, USA: modern analogues for high-resolution sea level studies, *Mar. Micropaleontol.* 51 (2004) 1–21.
- [25] S. Ernst, I. Duijnste, B. Van der Zwaan, The dynamics of the benthic foraminiferal microhabitat: recovery after experimental disturbance, *Mar. Micropaleontol.* 46 (2002) 343–361.
- [26] F. Fatela, R. Taborda, Confidence limits of species proportions in microfossil assemblages, *Mar. Micropaleontol.* 45 (2002) 169–174.
- [27] J.A. Fyfe, I.C. Selby, A.J. Plater, M.R. Wright, Erosion and sedimentation associated with the last sea level rise offshore Hong Kong, South China Sea, *Quaternary Int.* 55 (1999) 93–100.
- [28] W.R. Gehrels, Determining relative sea-level change from saltmarsh foraminifera and plant zones on the coast of Maine, USA, *J. Coast. Res.* 10 (1994) 990–1009.
- [29] W.R. Gehrels, Middle and Late Holocene sea-level changes in Eastern Maine reconstructed from foraminiferal saltmarsh stratigraphy and AMS <sup>14</sup>C dates on basal peat, *Quaternary Res.* 52 (1999) 350–359.
- [30] W.R. Gehrels, Using foraminiferal transfer functions to produce high-resolution sea-level records from salt marsh deposits, Maine, USA, *Holocene* 10 (2000) 367–376.
- [31] W.R. Gehrels, H.M. Roe, D.J. Charman, Foraminifera, testate amoebae and diatoms as sea-level indicators in UK saltmarshes: a quantitative multiproxy approach, *J. Quaternary Sci.* 16 (2001) 201–220.
- [32] W.R. Gehrels, O. Van de Plassche, The use of *Jadammina macrescens* (Brady) and *Balticammina pseudomacrescens* Bronnimann, Lutze and Whittaker (Protozoa: Foraminiferida) as sea-level indicators, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 149 (1999) 89–101.
- [33] S.T. Goldstein, G.T. Watkins, Elevation and the distribution of salt-marsh foraminifera, St. Catherines Island, Georgia: a taphonomic approach, *Palaaios* 13 (1998) 570–580.
- [34] S.T. Goldstein, G.T. Watkins, Taphonomy of salt marsh foraminifera: an example from coastal Georgia, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 149 (1999) 103–114.
- [35] A.J. Gooday, E. Alve, Morphological and ecological parallels between sublittoral and abyssal foraminiferal species in the NE Atlantic: a comparison of *Stainforthia fusiformis* (Williamson) and *Stainforthia sp.*, *Progr. Oceanogr.* 50 (2001) 261–283.
- [36] Y. Gruet, P.-G. Sauriau, Paléoenvironnements holocènes du Marais poitevin (littoral atlantique, France) : reconstitution d'après les peuplements malacologiques, *Quaternaire* 5 (1994) 85–94.
- [37] S.K. Haslett, F. Strawbridge, N.A. Martin, C.F.C. Davies, Vertical saltmarsh accretion and its relationship to sea-level in the Severn Estuary, UK: An investigation using foraminifera as tidal indicators, *Est. Coast. Shelf Sci.* 52 (2001) 143–153.

- [38] J.R. Haynes, *Foraminifera*, Halsted Press, New York, 1981 433 p.
- [39] B.W. Hayward, C.J. Hollis, Brackish foraminifera in New Zealand: A taxonomic and ecologic review, *Micropaleontology* 40 (1994) 185–222.
- [40] B.W. Hayward, H.R. Grenfell, D.B. Scott, Tidal range of marsh foraminifera for determining former sea-level heights in New Zealand, *New Zeal. J. Geol. Geophys.* 42 (1999) 395–413.
- [41] B.W. Hayward, G.H. Scott, H.R. Grenfell, R. Carter, J.H. Lipps, Estimation of tidal elevation and salinity histories of sheltered harbours and estuaries using benthic foraminifera, *Holocene* 14 (2004) 218–232.
- [42] B.P. Horton, The distribution of contemporary intertidal foraminifera at Cowpen Marsh, Tees Estuary, UK: implications for studies of Holocene sea-level changes, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 149 (1999) 127–149.
- [43] B.P. Horton, R.J. Edwards, J.M. Lloyd, A foraminiferal-based transfer function: implications for sea-level studies, *J. Foramin. Res.* 29 (1999) 117–129.
- [44] B.P. Horton, R.J. Edwards, J.M. Lloyd, UK intertidal foraminiferal distributions: implications for sea-level studies, *Mar. Micropaleontol.* 36 (1999) 205–223.
- [45] B.P. Horton, R.J. Edwards, J.M. Lloyd, Implications of a microfossil transfer function in Holocene sea-level studies, in: I. Shennan, J.E. Andrews (Eds.), *Holocene land–ocean interaction and environmental change around the western North Sea*, *Geol. Soc. Spec. Publ.*, 2000, pp. 41–54.
- [46] B.P. Horton, P. Larcombe, S.A. Woodroffe, J.E. Whittaker, M.R. Wright, C. Wynn, Contemporary foraminiferal distributions of a mangrove environment, Great Barrier Reef coastline, Australia: implications for sea-level reconstructions, *Mar. Geol.* 198 (2003) 225–243.
- [47] R. Ihaka, R. Gentleman, R: A language for data analysis and graphics, *J. Comput. Graph. Stat.* 5 (1996) 299–314.
- [48] A.E. Jennings, A.R. Nelson, Foraminiferal assemblage zones in Oregon tidal marshes. Relation to marsh floral zones and sea level, *J. Foramin. Res.* 22 (1992) 13–29.
- [49] K.E. Jonasson, R.T. Patterson, Preservation potential of salt marsh foraminifera from the Fraser River delta, *British Columbia, Micropaleontology* 25 (1992) 289–301.
- [50] L. Laporte, V. Deloze, Y. Gruet, P.-G. Sauriau, L. Visset, L'évolution du paysage dans le Marais poitevin depuis la fin de la dernière glaciation, in: R. Jousaume (Ed.), *Les premiers paysans du golfe. Le Néolithique dans le Marais poitevin, Patrimoines et médias*, 1998, pp. 12–21.
- [51] J.J. Lee, J. Pawlowski, J.-P. Debenay, J. Whittaker, F. Banner, A.J. Gooday, et al., *Phylum Granuloreticulosa*, Lee 1990, in: J.J. Lee, G.F. Leedale, P. Bradbury (Eds.), *The illustrated guide to the Protozoa* (2nd edition), Society of Protozoologists, Allen Press, Lawrence, KS, USA, 2000, pp. 872–951.
- [52] E. Leorri, A. Cearreta, Holocene environmental development of the Bilbao estuary, northern Spain: sequence stratigraphy and foraminiferal interpretation, *Mar. Micropaleontol.* 51 (2004) 75–94.
- [53] L. Li, S. Gallagher, B. Finlayson, Foraminiferal response to Holocene environmental changes of a tidal estuary in Victoria, southeastern Australia, *Mar. Micropaleontol.* 38 (2000) 229–246.
- [54] A.R. Loeblich, H. Tappan, *Foraminiferal genera and their classification*, New York, 1987 970 p.
- [55] J.W. Murray, Living foraminiferids of tidal marshes: a review, *J. Foramin. Res.* 1 (1971) 153–161.
- [56] J.W. Murray, *Ecology and paleoecology of benthic foraminifera*, Longman, Harlow, 1991. 397 p.
- [57] J.W. Murray, The enigma of the continued use of total assemblages in ecological studies of benthic foraminifera, *J. Foramin. Res.* 30 (2000) 244–245.
- [58] J.W. Murray, The niche of benthic foraminifera, critical thresholds and proxies, *Mar. Micropaleontol.* 41 (2001) 1–7.
- [59] J.W. Murray, E. Alve, Natural dissolution of modern shallow water benthic foraminifera: Taphonomic effects on the palaeoecological record, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 146 (1999) 195–209.
- [60] J.W. Murray, S.S. Bowser, Mortality, protoplasm decay rate, and reliability of staining techniques to recognize 'living' foraminifera: a review, *J. Foramin. Res.* 30 (2000) 66–70.
- [61] R.T. Patterson, Intertidal benthic foraminifera biofacies on the Fraser River delta, British Columbia, *Micropaleontology* 36 (1990) 229–244.
- [62] J. Prou, P. Gouletquer, The French mussel industry: present status and perspectives, *Bull. Aquacul. Assoc. Can.* 103 (2002) 17–23 102–.
- [63] C.T. Roman, J.A. Peck, J.R. Allen, J.W. King, P.G. Appleby, Accretion of a New England (USA) salt-marsh in response to inlet migration, storms, and sea-level rise, *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 45 (1997) 717–727.
- [64] D.B. Scott, F.S. Medioli, Vertical zonation of marsh foraminifera as accurate indicators of former sea levels, *Nature* 272 (1978) 528–531.
- [65] D.B. Scott, F.S. Medioli, Living vs. total foraminiferal populations: their relative usefulness in paleoecology, *J. Paleontol.* 54 (1980) 814–831.
- [66] D.B. Scott, F.S. Medioli, Quantitative studies of marsh foraminiferal distributions in Nova Scotia: implications for sea level studies, *Cushman Found. Foramin. Res. Spec. Publ.* 17 (1980) 2–58.
- [67] D.B. Scott, I.P. Martini, Marsh foraminifera zonations in western James and Hudson Bays, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 109 (1982) 399–414.
- [68] D.B. Scott, F.S. Medioli, Foraminifera as sea-level indicators, in: O. van de Plassche (Ed.), *Sea-level research: a manual for the collection and evaluation of data*, Geo Books, Free University, Amsterdam, 1986, pp. 436–457.
- [69] D.B. Scott, D.J.W. Piper, A.G. Panago, Recent salt marsh and intertidal mudflat foraminifera from the western coast of Greece, *Rev. Ital. Paleontol. Stratigr.* 85 (1979) 243–266.
- [70] D.B. Scott, F.S. Medioli, C.T. Schafer, *Monitoring in coastal environments using foraminifera and thecamoebian indicators*, Cambridge University Press, New York, 2001. 177 p.

- [71] B.K. Sen Gupta, Foraminifera in marginal marine environments, in: B.K. Sen Gupta (Ed.), *Modern Foraminifera*, Kluwer Academic Publishers, 1999, pp. 141–159.
- [72] R. Serandrei Barbero, A.D. Albani, S. Zecchetto, Palaeo-environmental significance of a benthic foraminiferal fauna from an archaeological excavation in the Lagoon of Venice, Italy, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 136 (1997) 41–52.
- [73] R. Serandrei Barbero, A.D. Albani, M. Bonardi, Ancient and modern salt marshes in the Lagoon of Venice, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 202 (2004) 229–244.
- [74] I. Shennan, D.B. Scott, M. Rutherford, Y. Zong, Microfossil analysis of sediments representing the 1964 earthquake, exposed at Girdwood Flats, Alaska, USA, *Quaternary Int.* 60 (1999) 55–73.
- [75] E. Thomas, J.C. Varekamp, Paleo-environmental analyses of marsh sequences (Clinton, Connecticut): evidence for punctuated rise in relative sea level during the Latest Holocene, *J. Coast. Res.* 11 (1991) 125–158.
- [76] J.C. Varekamp, E. Thomas, O. Van de Plassche, Relative sea-level rise and climate change over the last 1500 years, *Terra Nova* 4 (1992) 293–304.
- [77] F. Verger, La morphologie de l'anse de l'Aiguillon, *Bull. Assoc. Géogr. Fr.* 245 (1954) 157–165–246.
- [78] F. Verger, *Marais et wadden du littoral français, étude géomorphologique*, Biscay Frères, Bordeaux, 1968, 541 p.
- [79] W.R. Walton, Techniques for recognition of living foraminifera, *Contrib. Cushman Found. Foramin. Res.* 3 (1952) 56–60.
- [80] W.R. Walton, Ecology of living benthonic foraminifera Todos Santos Bay, Baja California, *J. Paleontol.* 29 (1955) 952–1018.