

Jean-Pierre BELLIER
Robert MATHIEU
Bruno GRANIER

**Court traité de foraminiférologie
(L'essentiel sur les foraminifères
actuels et fossiles)**

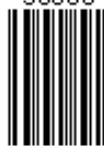
**Short Treatise on Foraminiferology
(Essential on modern and
fossil Foraminifera)**

ISBN N 978-2-9167-33-07-4



9 782916 733074

90000



ISBN 978-2-9167-33-07-4

"Dépôt légal à parution"

Manuscrit en ligne depuis le 1er Juillet 2010
Manuscript online since July 1st, 2010

Carnets de Géologie
(2010 : Livre 2 - Book 2)

J.-P. BELLIER*
12 rue de Voize,
93360 Neuilly-Plaisance (France)

R. MATHIEU*
4 rue de Jarente,
75004 Paris (France)

*ancienne adresse :
Laboratoire de Micropaléontologie,
Université
Pierre et Marie Curie,
4 place Jussieu, Paris V^{ème}

B. GRANIER
Département des Sciences
de la Terre et de l'Univers,
Université de Bretagne Occidentale,
6 avenue Le Gorgeu,
29238 Brest Cedex 3 (France)

courriel/email: bgranier@univ-brest.fr

ISBN 978-2-916733-07-4

Dépôt légal à parution

Manuscrit en ligne depuis le 1 Juillet 2010

Carnets de Géologie (2010 : Livre 2 - Book 2)

Foreword

After some forty years in the academic world and before abandoning a position as an employee of the State educational system to enter the new world of "pensioners", it seemed worthwhile to the first author (J.-P.B.) of this brief discussion to compile a short document that presents a synopsis of the knowledge acquired, taught and put to use for more than four decades. This fascicle reviews only the foraminifers, which, along with calcareous nannofossils, are the fundamental tools of **modern biostratigraphy**, used for worldwide oceanographic studies and for the correlation of oil wells. It deals essentially with the **small foraminifers**, that is those of modest size without a complex internal architecture. These include the planktonic foraminifers of which the rapid evolution and great dispersion permit the establishment of reliable biochronologic scales of reference.

This short course is intended for students preparing for the CAPES ([Certificat d'aptitude au professorat de l'enseignement du second degré](#) = Certificate of Aptitude for a Professorship of Instruction in the Second Grade), for students working toward the Aggregation in Natural Sciences in pursuit of a scientific career in the universities or in the CNRS ([Centre National de la Recherche Scientifique](#) = National Centre for Scientific Research), and for students who hope to work in the oil industry where a specialization in the field of micropaleontology is considered useful and is still valued. It will also interest amateur naturalists and that portion of the general public attracted by the beauties of the microscopic world, now living, or extinct and represented only by fossils.

Introduction

The foraminifers are unicellular organisms of the animal kingdom that live on the bottom of lagoons and seas, or else are a part of the oceanic plankton. The cytoplasm of the cell of these protozoans is for the most part covered by a shell (**test**) which may be composed of organic matter, mineral substances, or agglutinated particles. The test has one or more chambers which may have one or several apertures, **foramina** (a term from which the name of the group is derived), that allow the chambers to communicate with each other or with the exterior. The cytoplasm emerges from these outer orifices, covers more or less the test, and emits fine and reticulated pseudopodia with which the microorganism fixes itself on the substratum, moves, and captures its prey. Foraminifers are recognized from the beginning of the Paleozoic Era to the Present. Certain of their lineages evolved rapidly which is useful for **biochronology** and for precise interregional correlation of geologic strata. Their ecologic sensitivity makes them especially useful in the study of existing and ancient **environments**.

The following text and figures are but an outline of this fundamental branch of micropaleontology. Emphasis will be focused mainly on the "**small foraminifers**" that is those in which the larger dimensions of the tests are about half a millimeter and in which the chambers lack complex internal constructions or architecture. Their **systematics** and **evolutionary relationships** will be touched on only in broad outline. The foraminifers record variations in the isotopes of ^{13}C and ^{18}O but this geochemical aspect of their use is not within the domain of fundamental micropaleontology and is not discussed. Planktonic foraminifers will be accorded special attention, given their outstanding value for scientific deep sea drilling programs and in oil well biosteering.

I. General characteristics

The foraminifers are Protozoa with a shell (= test) that consists of successive chambers that intercommunicate through orifices called foramina. The chambers are separated from each other by partitions called septa. The last chamber communicates with the exterior through one or several apertures. Cytoplasm that completely fills all the chambers emerges through these exterior apertures and covers the outside of the test where it emits fine filamentous granular and reticulate pseudopodia; these often include grains or fine particles of various kinds and play an important role in maintaining the living organism: movement, food supply, construction of new chambers, *etc.* Symbiotic algae (dinoflagellates) are often present in the cytoplasm.

The life cycle of the Foraminifera involves an alternation of generations. Their size generally ranges between 0.1 and 1 mm; some can attain 10 cm or more. For a one-celled organism these are truly gigantic!

Foraminifers are found in all marine environments. Some are adapted to brackish water. There are none in fresh water. Two kinds are recognized:

- **Benthic** (Figs. 1 - 2). These are forms that live on the sea floor, either on the surface of the sediment or buried in it (endofauna), or are attached to plant stems, rocks or particles (epifauna);
- **Planktonic** (Fig. 3). These are forms which float passively, moved only by currents but capable of vertical migration.

Foraminifers with **tests of organic matter** exclusively are not thoroughly understood [[Order Allogromiida](#)]. They are mostly unilocular forms that have been studied only rarely by micropaleontologists, because their remains do not preserve easily and so are rarely represented in fossil assemblages. The **tests** of most of the foraminifers we study are **biomineralized**.

Three types of wall are recognized in living foraminifers with **calcitic tests**:

- **Agglutinated**: the wall has a composite appearance. It consists of foreign agglutinated particles (quartz grains, sponge spicules, *Nannoconus*, *etc.*) imbedded in a **chitinous** or **calcareous** cement secreted by the organism [[orders Astorhizida](#), [Lituolida](#), [Trochamminida](#) and [Textulariida](#)].

Remark: Beginning in Cretaceous times some rare forms seem to have a **siliceous** (?) test [[Order Silicoloculinida](#)] among which is the genus *Rzehakina* CUSHMAN, 1927;

- **Porcellaneous**: the calcareous wall, secreted entirely by the animal, has a uniform aspect. It is imperforate, smooth and homogeneous. The surface is a brilliant white or amber resembling porcelain [[Order Millo-lida](#)];

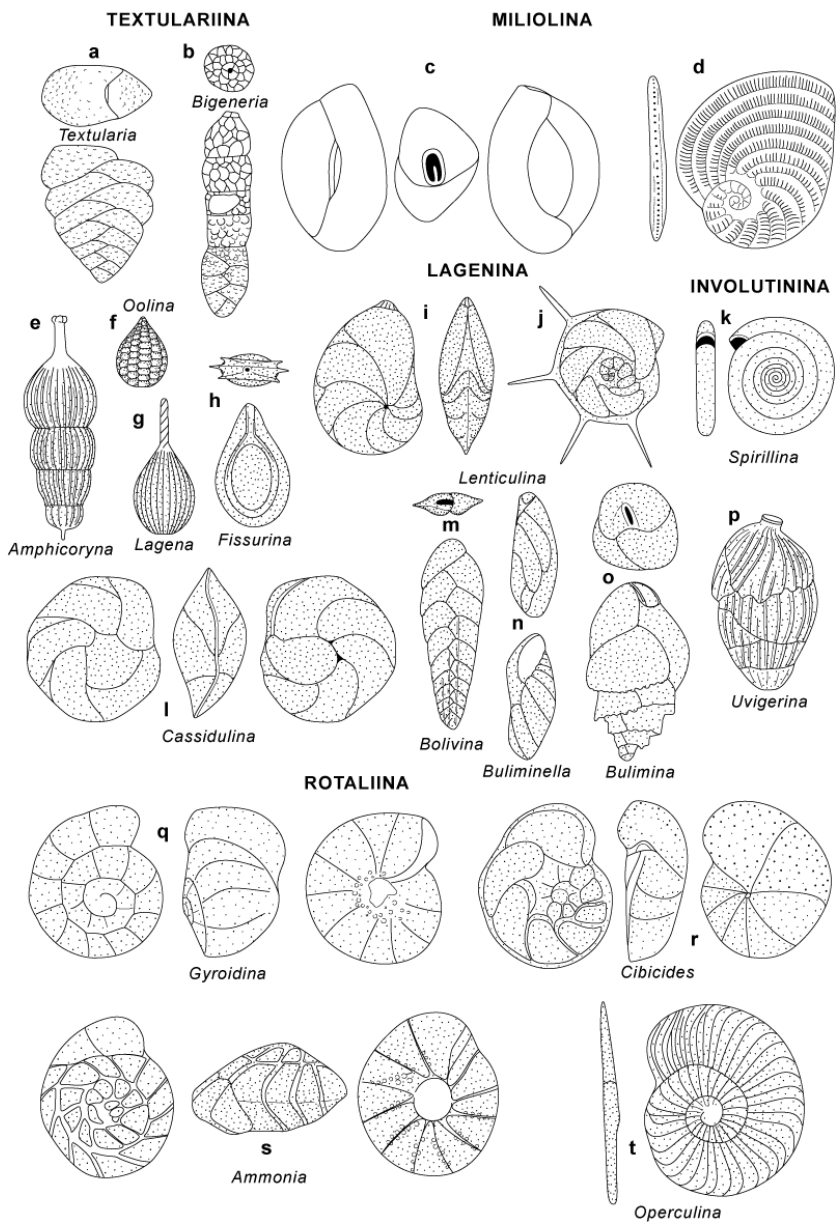


Figure 1: Small benthic foraminifers (their largest dimension on the order of a half-centimeter).

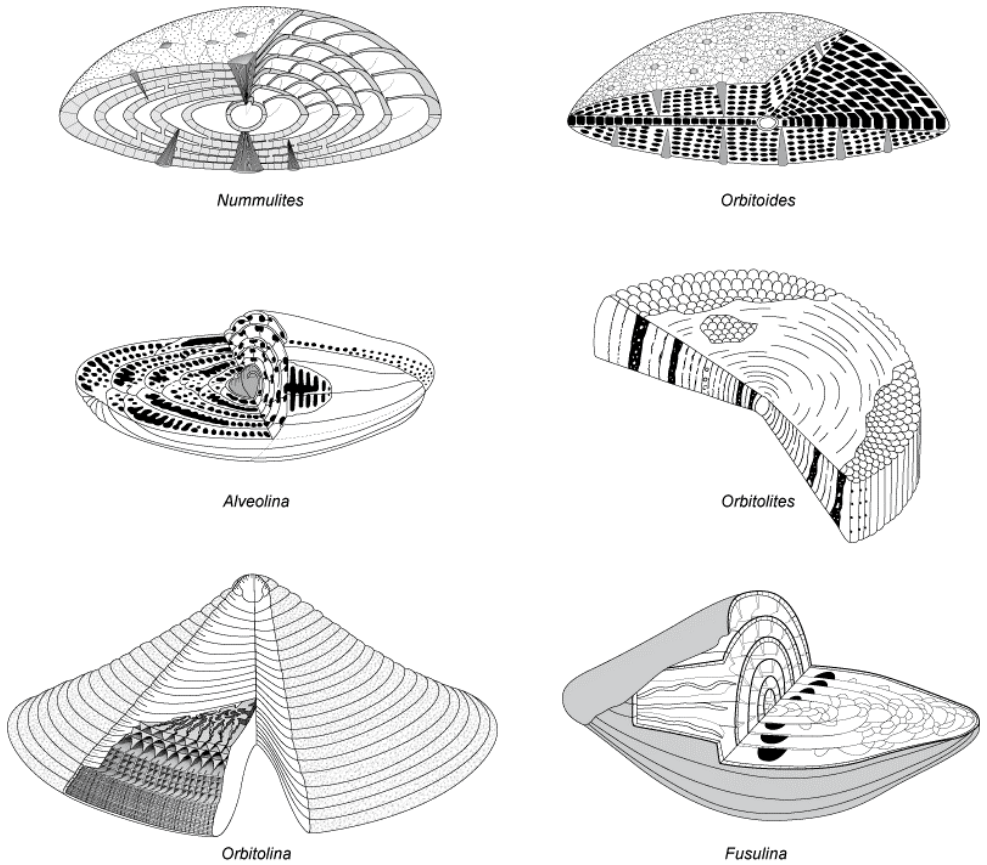


Figure 2: Some large benthic foraminifers (their largest dimension on the order of a centimeter).

- Hyaline:** the wall, again calcareous and secreted by the animal, is perforate. If there are ornaments, they have the appearance of the remainder of the wall: vitreous, transparent or translucent [orders [Cartesianida](#) (test of macrocrystals), [Spirillinida](#) (with a pseudo-monocrystalline fabric), [Lagenida](#), [Buliminida](#), [Rotaliida](#) and [Globigerinida](#)]. Remark: Starting in the Permian there are offshoot forms with **tests** that were originally **aragonitic**, not calcitic [orders [Involutinida](#) and [Robertinida](#)].

These three types of calcitic test exist as fossils and in addition a fourth type has been identified. Some **Paleozoic** foraminifers have a calcareous test with a texture called **microgranular** [Order [Fusulinida](#)], which like that of the porcelanids and hyalinids is composed of microcrystalline calcite, but its crystals are often so arranged as to give a striated aspect to thin sections (so-called a **pseudofibrous** wall).

The unilocular **test**, the simplest form, consists of a single spherical or tubular chamber. Much more common is a test of several chambers. A chamber is the unit added to the previous test during a growth step, *i.e.* an instar. It may be divided into subunits called chamberlets; they all grow at the same instar. Chambers increase in size and are separated by septa. The line marking the junction between two successive chambers, sometimes visible on the outer surface of the test, is called a suture. The number of chambers and their form and arrangement are extremely varied. Consequently the general aspects of multilocular tests are exceedingly diverse.

1) In the rectilinear or curved mode the chambers are placed in a straight or slightly curved alignment. If there is but one row of chambers the test is uniserial. If there are several rows, it is bi-, tri-, or multi- serial.

2) In the enrolled mode the chambers are arranged in a spiral. If the spiral is plane the test is planispiral, with two identical faces. When all the whorls of the spire are visible on either side enrollment is evolute. Coiling is involute when the final whorl covers all of the preceding ones. The umbilicus is located in the central portion of the spire's outer surface where the sutures of a whorl join each other.

If the spire is trochoid the two faces of the trochospiral test differ. One of them, evolute, shows the coils of the spire, the other, called the umbilical side, is involute. Remarks:

- The direction of enrollment is not always uniform in all the individuals of any one species (dextral or sinistral) for it is dependent on variations in climate or environment.
- In most cases the enrolled chambers are uniserial. Very exceptionally they are biserial.

3) In annular or cyclical tests the chamberlets are arranged in concentric rings.

4) The miliolids have a special arrangement of chambers called milioline. The curved chambers, tangent at their two extremities to the axis of prolongation, are arranged in quinque-, tri-, or bi- loculine cycles.

5) Along with these simple constructions, numerous tests have several successive but discrete modes of growth. This is called mixed or composite development.

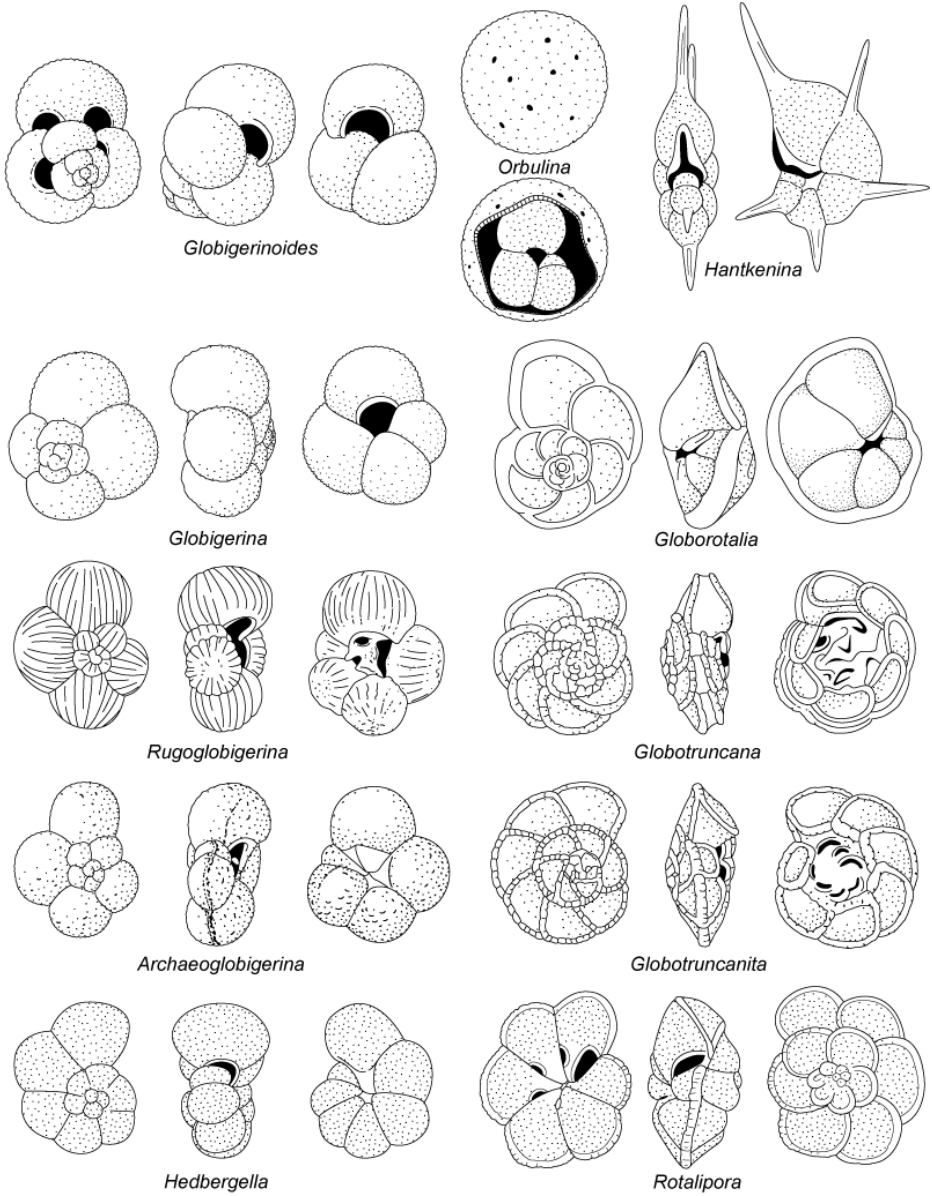


Figure 3: Some planktonic foraminifera (their largest dimension on the order of a half-millimeter).

The distributional pattern of the **apertures** is of great importance for the function of the shell and for its placement in the taxonomic system. In benthic forms, the last chamber has a frontal wall, the apertural face, on which a single or multiple apertures provide communication of the last chamber with the exterior. Apertures are extremely variable in both form and placement.

The main aperture may be "simple" that is round, a slit, crescent-shaped, radial or dendritic, sometimes at the top of a collar bordered by a smooth or crenulate lip, or partially covered over by calcareous structures such as a tooth, bulla, *etc.*. On the other hand it may be "multiple" with several small orifices in a line or scattered.

Its position is variable: basal, terminal, sutural, or peripheral. In a trochospiral test it is median, umbilical or spiral.

In forms that live in an isotropic environment, planktonic forms in particular, additional apertures may be distributed in the septal sutures. Benthic smaller foraminifera exhibit a peculiar structure attached to the inner side of the aperture, a so-called tooth plate. Its function is not yet understood, but taxonomically its type and location are very important.

The **ornamentation** involves:

- The surface of the test, smooth or covered with striae, ridges, a reticulation, tubercles, spines, *etc.*;
- The sutures, plain or limbate, which means accentuated by a ridge of variable width;
- The periphery of the test may or may not be marked by spines or a single or double keel;
- The umbilicus may be open or occupied by a simple or composite plug.
- The great number of combinations possible among these test walls, chamber conformations and wide range of ornamentations has led to the extreme morphologic diversity of the foraminifers.

Stratigraphically, the foraminifers appear in the **Early Cambrian** (the first unambiguous ones are from the lowermost Cambrian of West Africa) at about the same time that the metazoans with skeletons present themselves. Molecular studies indicate this appearance must have been preceded by a broad radiation of naked, practically unfossilizable unicellular species that diverged from a **Cercozoarian ancestor** several million years before the beginning of the Phanerozoic (PAWLOWSKI *et alii*, 2003). The tubular microfossil *Platysolenites* described from the uppermost Precambrian of several regions has not been assigned definitively either to worms or to the foraminifers (LANGER, 1999). Planktonic foraminifers appeared in the Toarcian (Early Jurassic). The possible existence of "planktonic" taxa in the Trias-Jurassic strata of the offshore of northwestern Australia has not yet been resolved (HART *et alii*, 2007).

The foraminifers were particularly affected by the great crises: for example the Permo-Triassic extinction, and the major changes at the Cretaceous-Paleogene transition. Their study brought to light the catastrophic nature of certain major transitions, also evinced in a number of other groups of organisms. These abrupt transitions also represent important cutoffs in geologic time. On a smaller scale the recognition of the succession of species in well-documented families of foraminifers provides a tool for dating that can be extremely precise. In addition, their sensitivity to living conditions makes them very useful as indicators of (paleo-) environment.

Historically, foraminifers have been known since Antiquity: HERODOTUS (around 484-425 B.C.), STRABO (63 B.C. to 20 A.D.) and PLINY THE ELDER (23-79 A.D.) mentioned an accumulation of lens-shaped objects in the limestones of the Egyptian pyramids: they had detected the presence of Nummulites (large benthic foraminifers). The Class Foraminifera was created at the beginning of the 19th century by Alcide d'ORBIGNY (1802-1857) in his work entitled "[Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes](#)" (1826). Founder of Micropaleontology, d'ORBIGNY described more than 1000 species and was the first to study the way of life and the ecology of these small organisms that he classed with the ammonites. The unicellular nature of the foraminifers was discovered in 1835 by Félix DUJARDIN (1801-1860). The samples from oceanic deeps recovered by the first scientific oceanographic survey of the "Challenger" (1873-1876), studied until the 1880's by specialists like BRADY, produced a quantity of fundamental data on both living and fossil forms. The work done in the 20th century developed the use of foraminifers as biostratigraphic tools. Associated with this work are prestigious names such as CUSHMAN, LOEBLICH and TAPPAN in the United States, SUBBOTINA in the Soviet Union, BOLLI and SIGAL in Europe, just to list few of them.

II. Some information on living forms

1. Food

Benthic foraminifera that are active herbivores graze on algae and bacteria while moving on their substrate. Passive herbivores are sessile epifaunal forms that capture their food (diatoms) around the site where they are fixed. The prey of the carnivores are small arthropods and other foraminifera. Their digestion takes nearly a day. Some are suspension feeders. The majority of the foraminifera living in the fine sediment under the photic zone eat detritus and bacteria. They predominate in the uppermost levels (1-2 cm) just under the sediment-water interface. Most benthic foraminifers are opportunistic omnivores but many large forms have symbiotic algae that aid in supplying energy.

Spinose species of plankton eat for the most part zooplankton like copepods. Their needs are estimated at a capture followed by digestion every 24 hours. They also consume other types of crustaceans, tintinnidae, radiolaria, polychaeta and the larvae of gastropods, pteropods and tunicates. Calanoid copepods are digested in 7 to 9 hours, cyclopoid copepods take longer, 9 to 20 hours. Harpacticoid copepods are eaten only exceptionally. The species without spines eat mainly phytoplankton: mostly diatoms, along with coccolithophorids and dinoflagellates. This type of foraminifer may ingest copepods but only when they have been immobilized or are dead. Digestion times are much longer than those observed in spinose species (according to HEMBELEN *et alii*, 1989).

When swallowed by others organisms (worms, gastropods, crustaceans, echinoderms, fish, ...) foraminifers commonly pass through their digestive systems without being assimilated.

2. Functions of the test

The test has six possible functions (after MURRAY, 1991):

- to protect the animal from predation;
- to act as a barrier against an unfavorable environment;
- to be used as a receptacle for excreted matter;
- to aid in the process of reproduction;
- to control the movement of the organism;
- to help in the growth of the cell.

Hyaline foraminifers have more porous tests in warm and less saline waters (HEMBELEN *et alii*, 1989). These waters are also less dense so the porosity of the tests of planktonic foraminifers can be used as a paleoceanographic tool to evaluate the temperature, salinity and relative density of sea water. The dimensions and density of "perforations" are all criteria for systematic distinctions in both living and fossil planktonic foraminifers: for example, macro- and micro-perforate forms are set apart in the classification of Early Cretaceous genera (MOULLADE *et alii*, 2002).

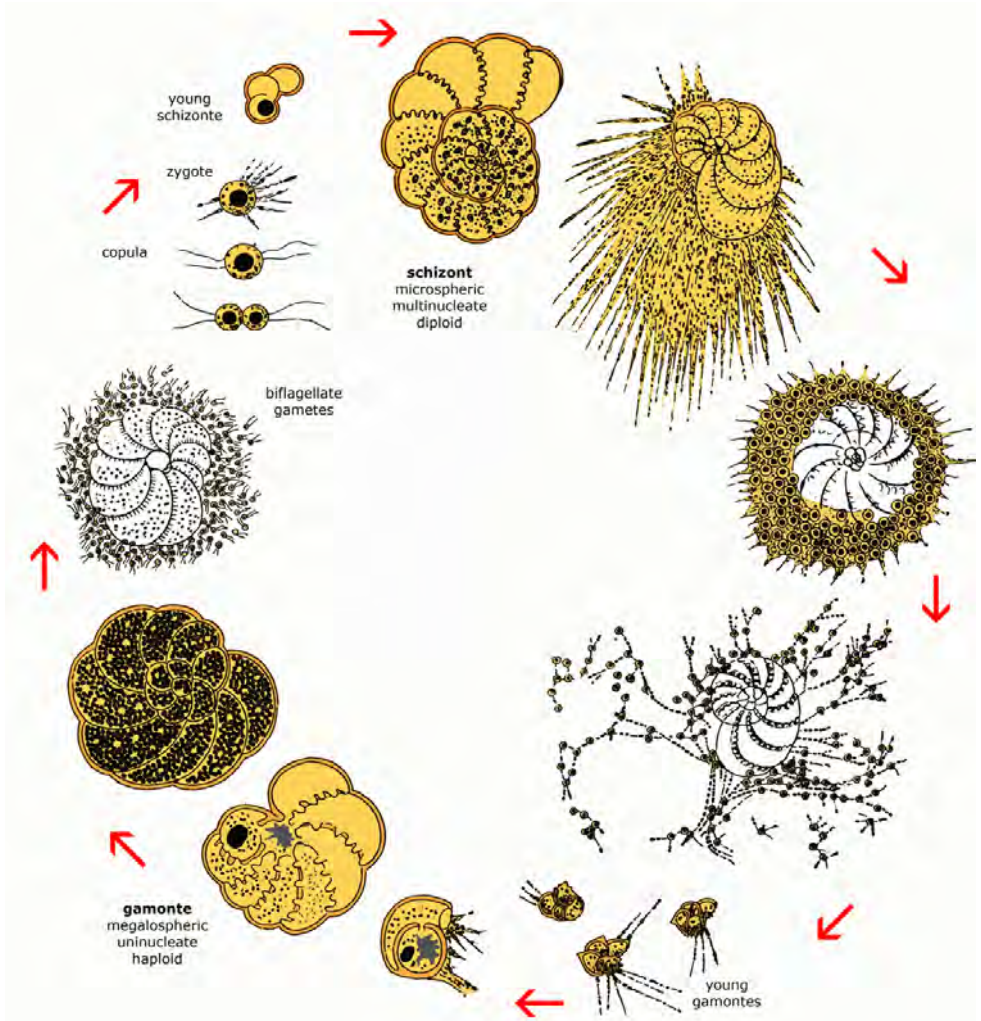


Figure 4: The reproductive cycle of benthic foraminifers (illustrated by *Elphidium crispum* (LINNE), ex "*Polystomella crista*", after J.J. LISTER, modified).

3. Reproduction

Of the approximately 4,000 living species, the **life cycle** of only 30 of them is well-known. Studied in the laboratory the cycle of benthic foraminifers is haplo-diplophasic. One generation is haploid, the next one diploid (Fig. 4). The haploid forms are called gamonts. They, by division of the nucleus, produce gametes (undifferentiated sex cells). The fusion of two gametes produces a diploid individual, the schizont, which is multinucleate and reproduces through mitosis. After meiosis and division of the cytoplasm around each nucleus, the schizonts produce new gamonts. Gamonts and schizonts are distinguishable both by test size and by the dimensions of their initial chamber. The gamonts are also called the megalospheric form and the schizonts the microspheric form.

In planktonic foraminifers, there is no dimorphism and probably no asexual reproduction in accordance with their strategy of life. In many species a layer of calcite known as the "calcitic crust" is secreted on the chambers of the last whorl during gametogenesis; its function is unknown (resistance to dissolution?).

A great number of fossil forms were described before the life cycle of the foraminifers was known. A number of morphotypes differing only in size and in the dimensions of the initial chamber (the proloculus) were called discrete species. Readjustments after the discovery of the two phases of the cycle led some micropaleontologists to give a double specific name to one taxon, a practice that is contrary to the rules of Linnean nomenclature. Among the Nummulites such double specific names are particularly frequent.

4. Productivity

The longevity of foraminifers is difficult to evaluate. It ranges between 15 days and 16 months. The tests of numerous foraminifers are partially dissolved or disintegrated during the reproductive phase. On the substratum the production of carbonate by large benthic tropical or subtropical foraminifera has been measured as ranging from 40 to 2,800 grams per m^2 a year. Counts indicate that the density of populations on the sea floor varies from 0 to 8,600 foraminifers per 10 cm^2 . The tests of small, thin-walled forms are often transported in suspension; these are the adults of small species and the immature forms of larger species, both generally less than $200 \mu\text{m}$ in diameter or length (MURRAY, 1991). In many cases they are transported *post mortem* far from their source, often for more than 100 km.

The great geologic interest concerning planktonic foraminifers is a function of their **immense productivity**. They live in the whole water column. The greatest concentrations are found at depths of 10 to 50 meters. Living populations range in number from from 1 to 200 per m^2 near the surface of the oceans. Today both individuals and species are more abundant in warmer waters. Up to 10,000 foraminifers per m^3 of sea water have been counted, but at depths of more than 1000 m the count is less than 1 in 100 m^3 . It is estimated that today 47% of the ocean bottom, or about $126,000,000 \text{ km}^2$ are covered by their shells that fall in a constant rain at a mean velocity of about 2 cm/sec to the sea floor. Several thousand specimens may be contained in a gram of sediment.

III. Methods of study

For examination of their foraminiferal content soft sediments (sands, clays, marls, *etc.*) are washed in tap water passing through very fine-meshed (usually **63 μm**) sieves. The operation may be facilitated by stirring the sample with a soft brush. It is completed when the water runs clear. The residues (**washed samples**) are dried and graded using dry screens. They are then sorted under a binocular microscope with a magnification of between 20X and 100X using a needle coated with plastiline or better a very fine (000) damp brush. The sorting selects and segregates the tests in cells on cardboard slides while insofar as possible taking into account their frequency in the entire assemblage. As a precautionary measure after each washing procedure the sieves are brushed, blown with compressed air, submerged in a solution of methylene blue and dried. The methylene blue marks any foreign object that remained in the sieves after cleaning so they can be removed or recognized as contamination in subsequent preparations.

Hard rocks (limestones, sandstones) require the preparation of **thin sections**. The foraminifers are then seen as sections, either through an optical microscope or a low-power binocular microscope. In most cases the sections are ground to thicknesses of approximately three hundredths of a millimeter (30 μm), in order to preserve sharpness of outline and readability of the internal structures of the test. Extraction of whole tests using acetic acid rarely gives good results and is seldom attempted. Less indurated rocks (marl, chalk) may be washed after crushing, soaking and after heating the samples treated by hydrogen peroxide.

An ordinary **scanning electron microscope** is used routinely for illustrations and study at high magnifications. Using double-faced adhesive tape the foraminifers are placed on a metal plate and under vacuum are coated with a thin film of gold or carbon. The environmental electron microscope does not require a prior metallization, but currently not all research centers have one. Digital imaging helps greatly in making the photographic plates that are requisite adjuncts of articles published in micropaleontologic journals. Digital imagery greatly simplifies the production of the plates of photographs that are obligatory for the articles published in micropaleontological journals.

IV. Elements of Systematics

In the classification of living entities by MARGULIS *et alii* (1998), the foraminifers (= Granuloreticulata) are one of the thirty branches of the "Protoctista". Today using molecular characters they are placed in a larger assemblage which groups several unicellular taxa with no apparent morphologic characters in common (LECOINTRE & LE GUYADER, 2001).

A less ultra-modern taxonomy ("not cladistic" and given in all good encyclopedias) proposes a hierarchy of systematic relationships in the following succession. The Order Foraminiferida is the lowest ranking, hence the most precisely definitive of this hierarchy: Kingdom Protista, Subkingdom Protozoa, Phylum Sarcomastigophora, Subphylum Sarcodina, Superclass Rhizopoda, Class Granuloreticulosa.

Most classifications of the forms included in the Order Foraminiferida - here assigned the rank of class: the Foraminifera -, as in LOEBLICH & TAPPAN (1987), revised by SEN GUPTA (1999), are artificial, based on the nature of the wall, the arrangement of chambers and the type of aperture. The Order ALLOGROMIIDA includes all those foraminifera with tests of an organic material. Tests composed of minerals are classed in 15 orders of which the following are the most important:

- ASTRORHIZIDA, LITUOLIDA (*Orbitolina* - Fig. 2), TROCHAMMINIDA and TEXTULARIIDA (*Textularia* - Fig. 1a, *Bigenerina* - Fig. 1b): 4 orders that together include all agglutinated foraminifers;
- INVOLUTINIDA (*Spirillina* - Fig. 1k) and ROBERTINIDA: 2 reduced suborders that incorporate all the foraminifers with aragonitic tests;
- FUSULINIDA (*Fusulina* - Fig. 2) houses all foraminifers (known only from Paleozoic strata) with a microgranular test;
- MILIOLIDA (*Quinqueloculina* - Fig. 1c, *Alveolina* - Fig. 2, *Orbitolites* - Fig. 2, *Peneroplis* - Fig. 1d) takes in all foraminifers with porcellaneous tests;
- LAGENIDA (*Lenticulina* - Fig. 1i-j, *Amphicoryna* - Fig. 1e, *Lagena* - Fig. 1g, *Fissurina* - Fig. 1h, *Oolina* - Fig. 1f) comprises those hyaline forms with a special structure (monolamellar) and radial aperture;
- BULIMINIDA (B) and ROTALIIDA (R) include most benthic species with hyaline (bilamellar) tests. These suborders are extremely varied and include a great majority of all benthic forms. Some examples of its superfamilies:
 - Superfamily Buliminacea (B) (*Buliminella* - Fig. 1n, *Bulimina* - Fig. 1o): high trochospiral tests;
 - Superfamily Bolivinacea (B) (*Bolivina* - Fig. 1m, *Uvigerina* - Fig. 1p): biserial forms;

- Superfamily Cassidulinacea (B) (*Cassidulina* - Fig. 1l) and Nonionacea (B): biserial or planispiral tests;
- Superfamily Discorbacea (R) (*Gyroidina* - Fig. 1q, *Cibicides* - Fig. 1r): low trochospires;
- Superfamily Rotaliacea (R) (*Ammonia* - Fig. 1s, *Operculina* - Fig. 1t, *Nummulites* - Fig. 2, *Orbitoides* - Fig. 2): trochospiral or planispiral with a complex internal structure.
- GLOBIGERINIDA (Fig. 3) includes all planktonic foraminifers (all hyaline bilamellar). Some examples of its superfamilies:
 - Superfamily Globotruncanacea, found only as fossils, and including bicrenate morphotypes;
 - Superfamily Globorotaliacea, trochospiral with few chambers, its periphery often carinated;
 - Superfamily Globigerinacea includes most forms with globular chambers.

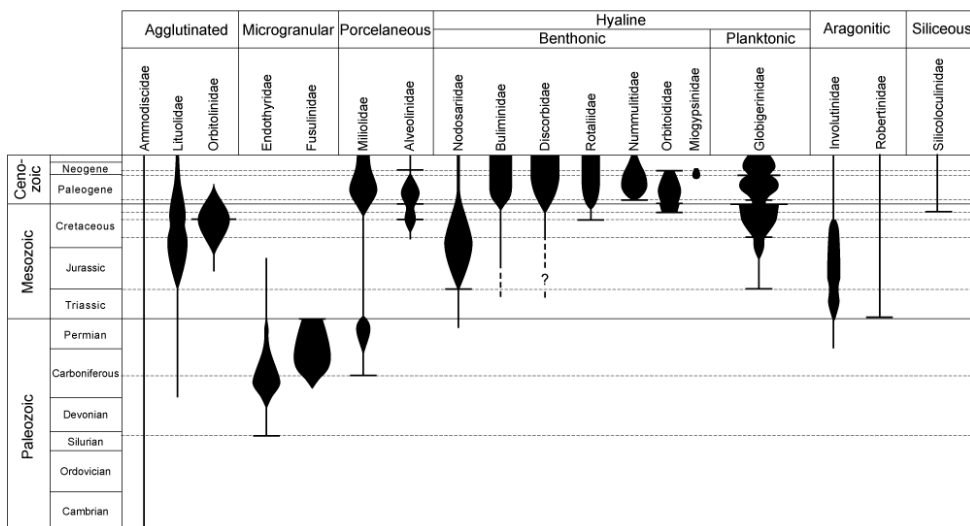


Figure 5: Stratigraphic ranges of some families of foraminifers (after BIGNOT, 2001, modified).

V. The foraminifers and biochronology

1. Biostratigraphic interest of the foraminifers

The **chronostratigraphic range** of the foraminifers extends from the Early Cambrian to the current epoch (Fig. 5). The first forms to appear had organic tests or were simple agglutinated tubes. Until Devonian times species are rare. Microgranular calcitic tests are at a maximum in the Carboniferous and Permian with the development of the Order Fusulinida that disappears at the end of the Paleozoic. In Carboniferous strata porcellaneous tests appear with the Cornuspirids. During Mesozoic times they are followed by many-chambered agglutinated tests (Lituolids in the Jurassic and Orbitolinids in the Cretaceous) and by the radiation of hyaline tests (among which are the Nodosariids in the Jurassic). The forms first to appear are all benthic. Planktonic forms do not exist before the Jurassic. The high sea levels and warm climates of the Cretaceous favored diversification of plankton but many of the numerous forms were decimated by the major extinctions at the end of the Mesozoic. An evolutive explosion occurred at the base of the Cenozoic with the appearance of morphotypes similar to those of existing plankton. The larger benthic foraminifers also diversified in the Paleogene with the Alveolinids, the Nummulites and the "orbitoidiforms".

The "orbitoidiforms" have disappeared at the beginning of the Neogene. The diversity of plankton that diminished at the end of the Cretaceous period was reversed by brief recrudescence in the warm periods of the Paleogene and Neogene. The distribution of test types and families during time cannot be used to construct a detailed stratigraphic scale. Precision can be attained only by working at the **species level** and also requires on a very detailed knowledge of the phyletic relationships of the species (**microevolution**) in order to calibrate as exactly as possible the ranges of the several taxa.

Biostratigraphy is the study of sedimentary strata based on their fossil content, rather than on lithology or other geologic parameters. Micropaleontologists divide sedimentary strata into **biozones** based on the first and last occurrences of selected species. These levels of **appearance** and **extinction** are called "**datums**". The taxa so employed are given a variety of names including "marker", "index", "guide", and "indicator" (McGOWRAN, 2005).

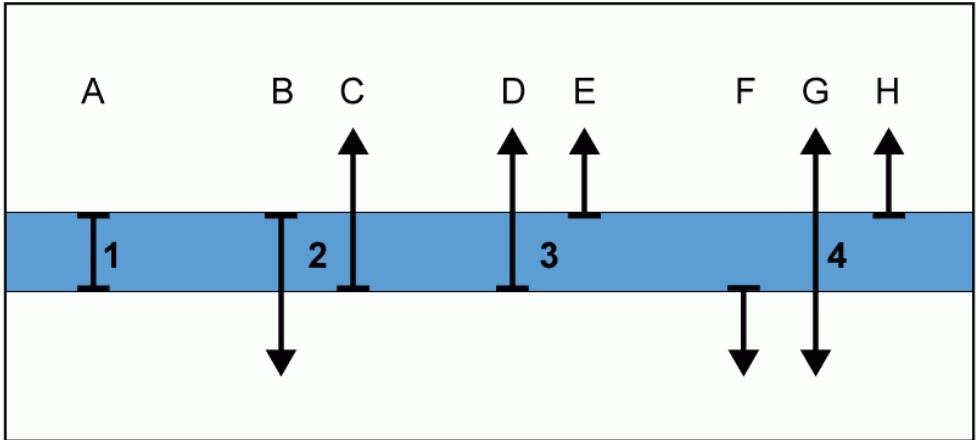


Figure 6: Principal types of zones.

To be of biostratigraphic value a species must have the following characteristics:

- A short stratigraphic range;
- An extensive geographic dispersion achieved rapidly;
- Be resistant to taphonomic processes;
- Be identifiable without question (easily recognized).

The identification of zones permits the establishment of a relative age, a **chronostratigraphy**, for a sedimentary section. The biozones are based on a known succession of fossil species set up according to the established modes of biologic evolution during geologic time. During the last fifty years, the occurrence of fossils and the successive biozones have been integrated with paleomagnetic data and dating by radioactive isotopes worldwide. The result is a precisely calibrated geologic time scale. So **geochronology** is based on absolute rather than relative ages. Well-dated biozones can be correlated in widely separated sections where paleomagnetic and other means of dating are lacking. Thus the time scale can be applied anywhere in the world. These methods have been put in practice for the whole of the Phanerozoic Eon (some 540 million years), both on the continents and under the oceans.

Paleontologists identify different kinds of biozones distinguished according to the use of one or several species and their stratigraphic ranges to determine the limits of a zone. Using different types of zones insures the establishment of discrete stratigraphic intervals, each representing a short fraction of geologic time. Figure 6 illustrates four different kinds of zones (lines A-H show to the stratigraphic ranges of 8 discrete species). These zones are defined as follows:

1. **Total Range Zone** of species A. The entire span of the existence of species A from the appearance of species A until its disappearance.
2. **Coincident Ranges Zone** of species B and C. That part of the ranges of species B and C from the appearance of species C until the disappearance of species B.
3. **Partial Range Zone** of species D. From the appearance of species D until the appearance of species E.
4. **Interval Zone** of species G. The occurrence of species G between the disappearance of species F and the appearance of species H.

2. Phylogenetic sketch of the plankton

Planktonic foraminifera have been found to be excellent for dating strata ranging in age from Cretaceous to the Present because of their broad distribution and their rapid evolution. So they are a first class biostratigraphic tool (BOLLI *et alii*, 1985).

These planktonic forms probably derived from benthic foraminifera of which a planktonic phase in the life cycle became completely separate at the beginning of Mesozoic times. This scenario is in full accord with the fact that the first of both the Jurassic and the earliest Cretaceous species of plankton are restricted to outer platform environments (CARON, 1983).

The phylogenetic table of Mesozoic genera (Fig. 7) takes into account the rearrangements in taxonomy and classification of the morphotypes of the Early Cretaceous (MOULLADE *et alii*, 2002). The table of Cenozoic genera (Fig. 8) is less up-to-date because under consideration is a simplification that a specialist of the matter cannot accept. Nevertheless, the table presents a reasonably complete picture of evolutionary events making possible an understanding of "what happened" during the time represented by the interval from the Cretaceous-Paleocene boundary to the Present. In the two models only the principal trochospiral or planispiral morphotypes are figured. Not taken into consideration are the morphotypes with serial chambers, for commonly they are of less interest stratigraphically.

a - The Jurassic "Globigerinomorpha"

Homeomorphs of the globigerines of the Tertiary and Recent appear in the Lias and form a clearly differentiated group in the Dogger. The tests are small, weakly perforate with a narrow, low-lipped virguline aperture, not completely umbilical. The phylogenetic roots of these forms are obscure. As a group they are not very homogeneous. They have been called "Protoglobigerines" or assigned to the genus "*Globigerina*". As *Protoglobigerina* is a *nomen nudum* and because links with similar Cenozoic morphotypes do not exist, the generic names to designate them are different: *Conoglobigerina* for the high-spined forms and *Globuligerina* for low-spined ones. In the Early Cretaceous the representatives of this low-spined group are the source for *Praehedbergella* and then *Favusella* with thickened walls and honeycomb ornamentation. Both genera are found only in platform environments.

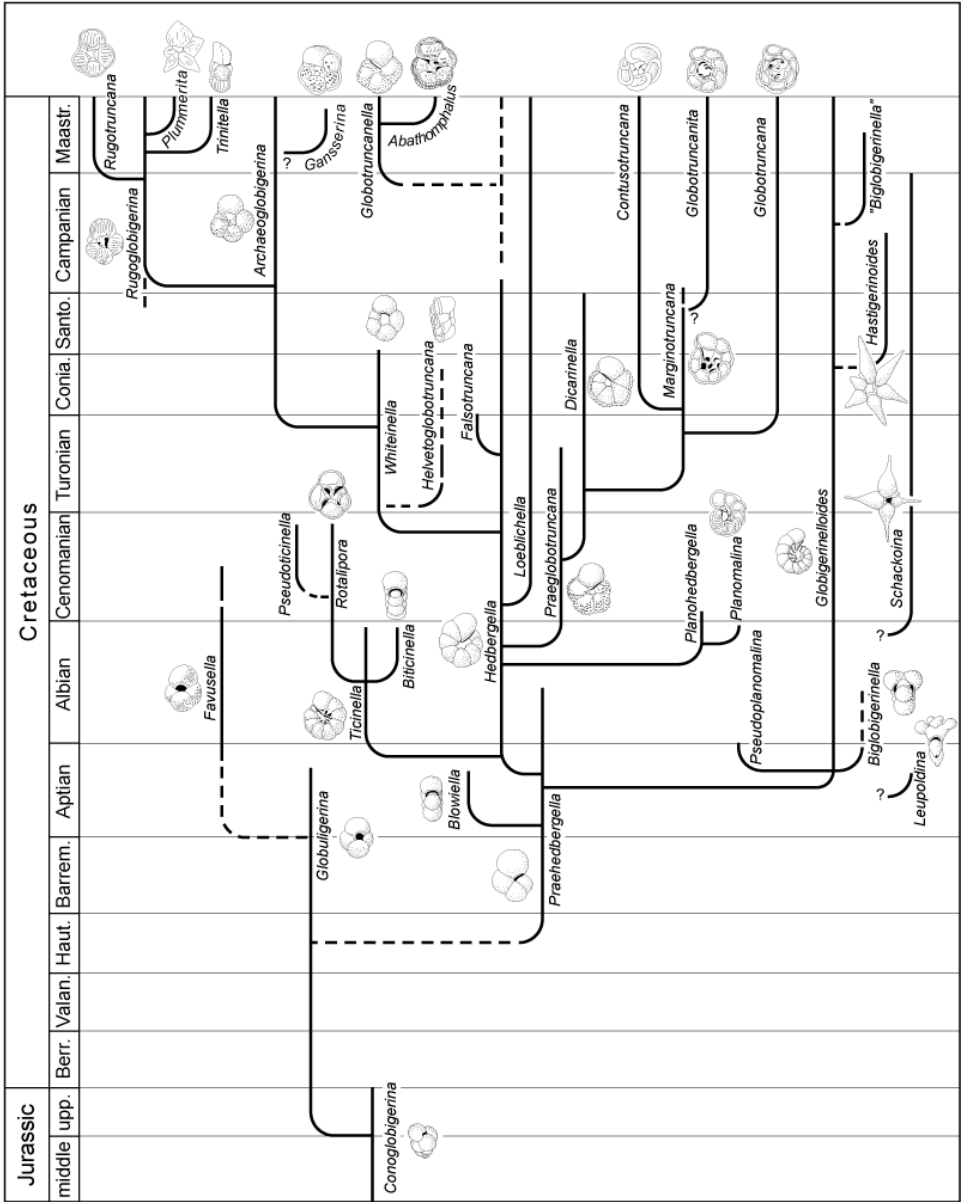


Figure 7: Phylogeny of Mesozoic planktonic genera (after CARON, 1983, modified).

b - The Cretaceous genera

The history of planktonic foraminifera can be used to divide the Cretaceous into three periods: the time of the *Hedbergella* and the *Rotalipora*, of the *Dicarinella* and *Marginotruncana*, and of the *Globotruncana* and the *Rugoglobigerina*.

In the Early Cretaceous planktonic foraminifera are represented principally by relatively unspecialized forms with globigeriniform tests (the microperforate *Praehedbergella*, the macroperforate *Hedbergella*, etc.). These trochospiral tests with globular chambers are the trunk of the evolutionary branches. The *Hedbergella*, in which the umbilical-extraumbilical aperture is edged with a cuff, comprise a durable very plastic stock of which the diverse tendencies are shown in the different taxa toward which they evolve: enrollment becoming planispiral (*Globigerinelloides*), increase in the number of chambers per whorl and opening of the umbilicus, then replacement of the lips by "portici" with infralaminar apertures (*Ticinella*), extension of the aperture toward the spiral face and the addition of supplementary apertures there (*Loeblichella*, American representatives only), displacement of the aperture to a more umbilical position (*Whiteinella*).

The addition of a keel is an important phenomenon that marked several branches at about the same time (note that the first keel appears previously in *Pseudoplanomalina*). So successively are distinguished *Planomalina*, *Rotalipora* with true supplementary apertures, *Praeglobotruncana* and *Helvetoglobotruncana*. To *Rotalipora* is linked *Pseudoticinella* on which the keel fades out on the last whorl. The representatives of these last two genera disappear brusquely in the zone with "large *Whiteinella*" located at the Cenomanian-Turonian transition.

Shortly before and after this CT event, important mutations appeared in the several lineages. They produced individual characteristics almost all of which appear again in the Globotruncanas of the Late Cretaceous. The main steps in this evolution that began with the genus *Praeglobotruncana* can be summarized as follows: the appearance of 2 keels (*Dicarinella*), elongation of the chambers in the direction of enrollment and curvature of the septal sutures of the umbilical side (*Marginotruncana*), migration of the principal aperture toward the umbilicus and the development of umbilical plates, i.e. "tegilla" (*Globotruncana*).

Some benthic forms develop an umbilical plate that separates the umbilical cavity from the chamber lumen by forming a septal flap, a structure which restricts communication between the chamber and the umbilical space to one or several small passages called 'loopholes'. In planktonic forms, there is an umbilical cover called a tegillum that partially covers and protects the open umbilical cavity.

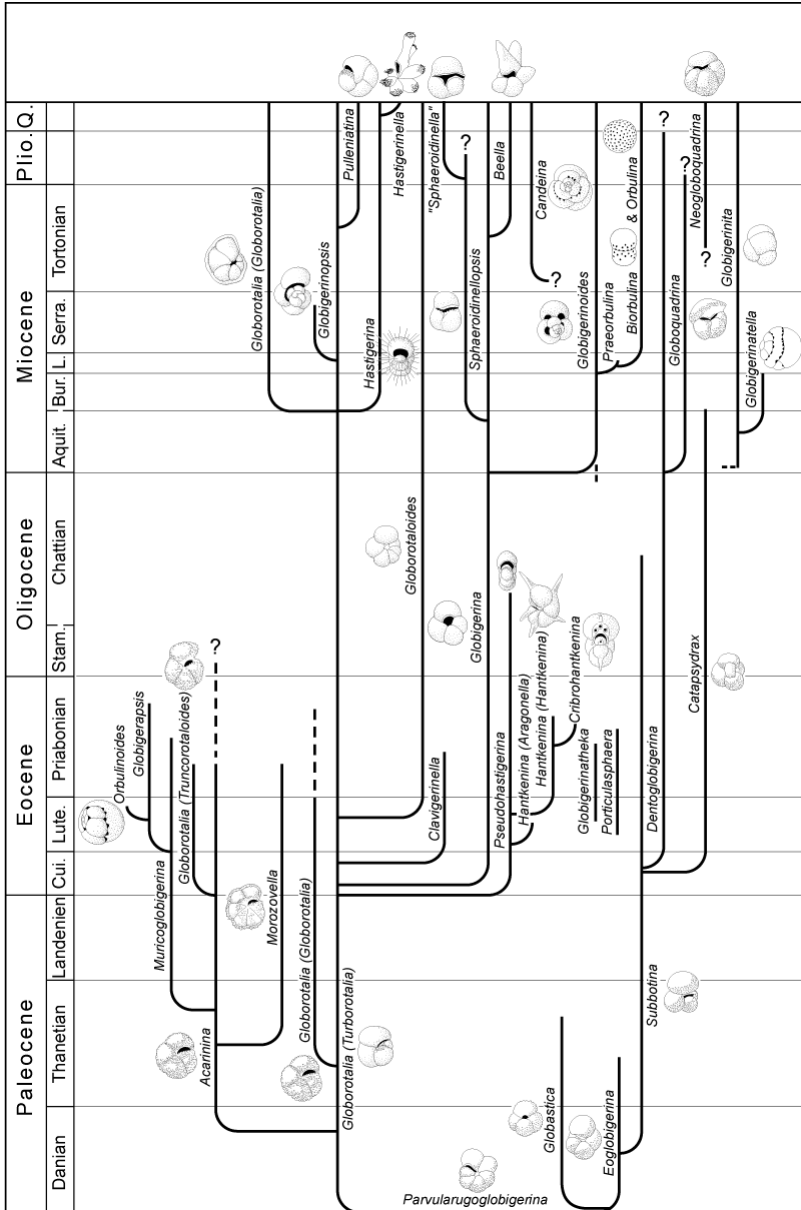


Figure 8: Phylogeny of Cenozoic planktonic genera (after Blow, 1979, modified).

The same process that led to *Globotruncana* caused the differentiation of the genus *Archaeoglobigerina*. In *Rugoglobigerina* the chambers are ornamented by radial ridges typically aligned toward their peripheral pole. That stock is affected by variations leading toward the acquisition of a keel (*Rugotruncana*), compression (*Trinitella*), radial elongation (*Plummerita*). If the affinities of high-spired *Contusotruncana* are detectable, those of the single-keeled *Globotruncanita* and the origins of *Globotruncanella* and *Abathomphalus* in which the aperture moves to an extraumbilical position are difficult to elucidate.

From an ecologic standpoint the least specialized (Hedbergelliforms) were able to adapt to very diverse environments, although all are marine. Their habitat could equally well be the high seas or the continental platform; they are known in both the intertropical zone and in boreal regions. Keeled and ornamented forms were certainly less tolerant. The distribution by latitude of the majority was relatively narrow (intertropical and temperate zones). The massive extinction at the end of the Cretaceous affected mainly the highly ornamented and very strongly keeled forms.

A competent specialist recognizes about a hundred species in the Albian-Maastrichtian succession that make it possible to delimit 25 zones, with an average length of about 1.75 million years.

c - Cenozoic genera

In following the history of planktonic foraminifers during the Cenozoic, after the end-Cretaceous catastrophe there was a time of renewal: "dwarf forms" are succeeded by *Acarinina* and *Morozovella* and then *Globigerina* and *Globigerinoides*.

The Tertiary species presumably issued from a resistant line, probably unspecialized, the only one capable of surviving a brutal change in environment caused by a combination of catastrophes. A fauna of small *Globigerina*-like morphotypes with a very simple structure (*Parvularugoglobigerina*, *Eoglobigerina*, *Globastica*) began to develop at the dawn of the Paleocene. The rapid development and diversification of species started with the globigerinomorphs (*Subbotina*) and unornamented *Globorotalia* (*Turborotalia*), followed in the Middle and Late Paleocene by keeled *Globorotalia* (*Globorotalia sensu stricto*) and forms with a spiny surface (*Acarinina* and *Morozovella*). This tendency strengthens in the Early Eocene (appearance of *Globigerina*, *Truncorotaloides*, *Catapsydrax*, etc.) and accelerates in the Middle and Late Eocene where several new genera appear (*Hantkenina*, *Cribohantkenina*, *Globigerinatheca*, *Globorotaloides*, *Orbulinoides*, etc.).

The development of this characteristic fauna was brutally interrupted at the end of the Eocene. Those extinguished then were mainly very evolved and had had a short range, while several species of globigerines continued into the Oligocene. Here too a sudden ecologic change, probably a rapid lowering of temperature, caused the disappearance of the highly specialized species.

Beginning in the Early Oligocene, for the third time (as it had in the Early Cretaceous and Early Paleocene) a fauna developed from simple *Globigerina*-like forms, unkeeled *Globorotalia* and later, in the Miocene, from keeled *Globorotalia*. In the Early Miocene *Globigerinoides*, *Globoquadrina* and *Globigerinita* appeared. During the Neogene numerous specialized forms manifested themselves (for example *Globigerinatella*, *Sphaeroidinellopsis*, *Hastigerina*, *Candeina*, *Orbulina*, etc.). This tendency to diversification that began in the Early Oligocene continues today.

In Paleocene times, the distribution of taxa is uniform worldwide up to latitudes in the neighborhood of 50°. Changes in climate had an effect on this broad geographic distribution, first at the end of the Paleogene, and in a much more pronounced way during the Neogene. As a consequence, the associations of foraminifers became segregated according to climatic zone: tropical-subtropical, temperate and cold. Although there were overlaps in these zones, correlation on an interregional scale becomes difficult. This is particularly true for the Miocene.

As in the Cretaceous, the distribution of planktonic foraminifera in the Cenozoic permits its division into some forty zones with an average length of 1.75 million years.

VI. Foraminifers and (paleo-) environments

1. Foraminifers and oceanic deposits

The oceans cover 70% of the planet's surface. They are a great trough in which all of the materials washed seaward from the continents collect. But the trough also produces autochthonous sediments, derived principally from the life that inhabits it.

a - Marine environments

The **marginolittoral** or peritidal domain is a maritime border zone in which the salinity of water varies (influx of fresh water and/or isolation from the sea). The plateau or continental **platform** (0 to -200 meters) is the site of the euphotic zone (or zone of light-seeking algae), its lower limit set by the greatest depth to which light penetrates. It is equivalent to the littoral domain (*s.l.*) divided into infra- and circa- littoral zones (in which live the algae requiring little light). The infralittoral domain is one of agitated waters; it is strongly influenced by seasonal variations in temperature (seasonal thermoclines). The **bathyal** stage includes the continental slope (or talus) and the glacis to a depth of about 3,000 meters. Areas in which the depth is more than 3,000 m (the great abyssal plains) are assigned the **abyssal** stage.

b - Terrigenous oceanic deposits

Sedimentation on the continental margin is mainly **terrigenous**, that is, its deposits are produced by erosion of the continents. More or less altered rock debris is transported, accumulates, is cemented to varying degrees, and forms **detrital** sedimentary rocks. Their make-up is disparate. It depends on the original nature of the rock eroded, the climate of the source area, the hydro- or aero- dynamic conditions of transport and deposit, and on post depositional transformations (**diagenesis**).

The average grain size is a function of its ultimate location: without taking into account turbidite, tsunami and contour current deposits, the coarsest grains are on the beach (pebbles, coarse sand) ranging down to mud- and clay-size when the depth of water is greater than that of the wave base during storms (around 100 meters).

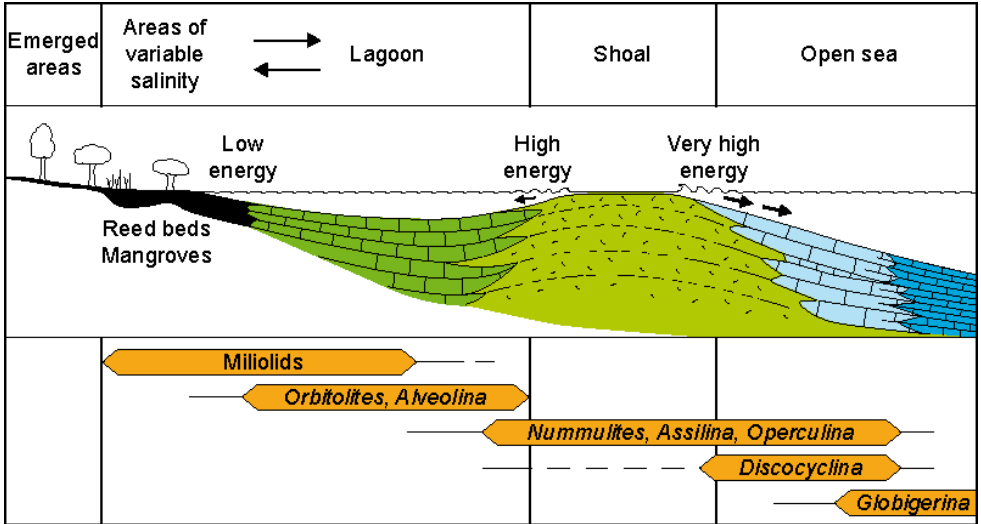


Figure 9: Ecologic zonation by foraminifers of Mesogean platforms during the Eocene (about 40 to 50 Ma) (after ARNI, 1965, simplified).

c - Biogenic oceanic deposits

Plankton are one of the essential elements of the oceans. They consist of the assemblage of micro-organisms that live at the surface of the oceans, in a layer that ranges up to several tens of meters in thickness and in some places attains more than 100 meters; it is a true organic soup. A considerable percentage of planktonic organisms have a mineral skeleton either of calcium carbonate (CaCO_3 calcite or aragonite) *e.g.*, the **foraminifers** and certain micro-algae of the **nannoplankton**, or of silica (SiO_2) *e.g.*, the **diatoms** and **radiolaria**. When an individual dies its skeleton becomes a particle of sediment. Consequently the surficial levels (*i.e.* the euphotic zone) of the oceans produce a continual rain of particles. This rain, made up of unoxidized organic matter, limestone and silica forms a stratum of very fine-grade sediment on the ocean floor. But there is a natural limit called the **CCD** (calcite compensation depth) below which calcite is dissolved. Seaward of the continental margins most sediments are produced **biologically** by the ocean itself. On the abyssal plains and ridges these sediments form a layer composed of a mixture of organic matter, silica and possibly carbonates, with variable amounts of clays and atmospheric dust.

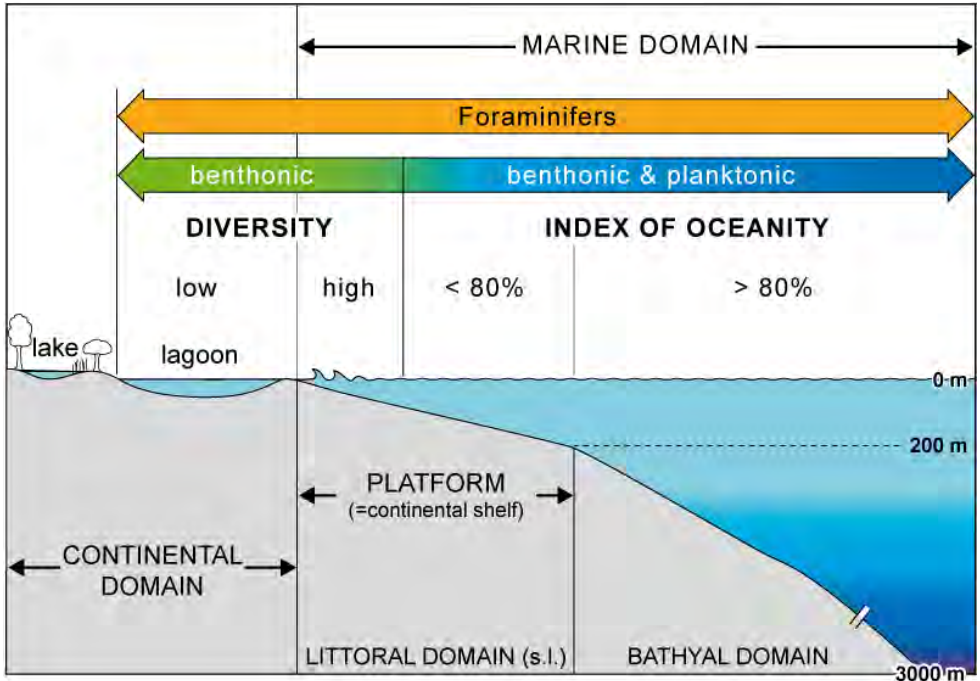


Figure 10: Index of oceanity, diversity of Foraminifera and (paleo-) environments.

The major constituents of **oozes** (or **muds**) are pelagic carbonates that in true open marine environments are the tests of **foraminifers** and the plates of **coccolithophorids** with a calcite test and **pteropod** shells with an aragonite test that is preserve only in shallow water. In shallow milieus close to the coast a complete cortege of **macro-organisms** (mollusks, gastropods, echinoderms, *etc.*), **encrusting algae** and **ooids** (in the tropical realm) accompany the carbonates of planktonic origin.

Benthic foraminifers prefer the relatively shallow waters of continental platforms where they proliferate under certain conditions (adequate food supply or lots of light, *etc.*)

There is a close relationship between the morphology of the test and the mode of life. The forms that live in areas of waves and currents are heavily built with strongly calcified shells.

Some foraminifers live in symbiosis with algae. So there is a relationship between the kind of test and the intensity of light: in the porcellanids the light is filtered because it is too strong (these foraminifers are adapted to live in very shallow water, predominantly in sunny tropical areas); in the hyalinids the light rays may be directed, an adaptation to a lower intensity.

In general, spherical or lenticular forms (biconvex, symmetrical) remain at the surface of the substratum; fusiform foraminifers are diggers; the asymmetric trochospiral forms with a flat face are attached; flattening of the test generally increases with depth. There is also a relationship between depth and ornamentation: In shallow waters the test often has numerous nodules and spines to protect against abrasion.

Planktonic foraminifera require stable physico-chemical conditions and in particular do not tolerate harmful effects caused by an influx of continental waters (that produces turbidity, lowering of salinity, *etc.*). They are well adapted to floating: thin tests, fatty protoplasmic inclusions, gas-filled capsules, *etc.*

Living forms with spiny tests (*Globigerina*, *etc.*) do well in near-surface waters; those with smooth tests (*Globorotalia*, *etc.*) begin their life cycle near the surface before plunging afterward to a depth of several tens or hundreds of meters.

As coined by L. HOTTINGER (personal communication, 26-06-2009), the benthos-plankton ratio in sediments is linked with the life cycle of the planktonic foraminifers and in particular with the depth at which reproduction takes place. The importance of the procedures involving the loss of spines during the descent in the water column must not be overlooked. So a large number of planktonic tests appear in a depth gradient only where "mother" tests, empty after reproduction, are deposited after the phase of reproduction ends. They do not indicate where the species was living but more precisely where it reproduced.

Certain species are ubiquitous. The distribution of others is restricted to certain latitudes.

2. Determination of environmental conditions using foraminifers

The conditions necessary to the existence of most taxa are well-defined, so they can be used as indicators of environment (mainly bathymetry), but **taxonomic knowledge** about the foraminifers suitable for this purpose cannot be acquired in a short time. But the following general characteristics are important (SARTORIO & VENTURINI, 1988):

- Only a restricted number of species of benthic foraminifera exist in lagoonal environments. Genera typical of this milieu: *Alveolinella*, *Ammobaculites*, *Peneroplis*, *Trochammina*;
- In continental seas benthics dominate with species in numbers that are relatively important. Some genera typical of proximity to shore are: *Ammonia*, *Elphidium*, *Quinqueloculina*; on the inner platform occur: *Discorbinella*, *Eponides*, *Lenticulina*, *Textularia*; in the middle of the platform appear: *Amphicorina*, *Bigenerina*, *Lenticulina*; and on the outer platform; *Bolivina*, *Bulimina*, *Discorbis*, *Nodosaria*, *Uvigerina*, *Globigerina*;
- In the bathyal domain the assemblages are mainly planktonics (*Globigerina*, *Globigerinoides*, *Globorotalia*, etc.); typical benthonic taxa: *Epistominella*, *Nodosariidae*, *Pyrgo*;
- In the abyssal domain simple agglutinated forms predominate.

a - Large foraminifers and their paleoenvironments

The current distribution of large foraminifera along a continent to deep-ocean profile offers models of ecologic distribution that can be transferred, albeit with great precaution, to certain past domains at specific geologic periods.

Among them, ARNI's **model** (1965, see Fig. 9) is the most classic for the Tethyan Eocene. In addition to algae he uses the large porcellaneous and large benthic forms to which he adds miliolids and plankton. Using only "relatively simple" supra-specific characteristics this model permits the positioning of almost any assemblage in the succession of paleoenvironments from the coast to the open sea. It may be applied in a broad sense and with prudence to all Cenozoic carbonate platforms. It is a practical tool for rapid evaluation of the depth, salinity, oxygen content and energy of lagoonal and oceanic waters .

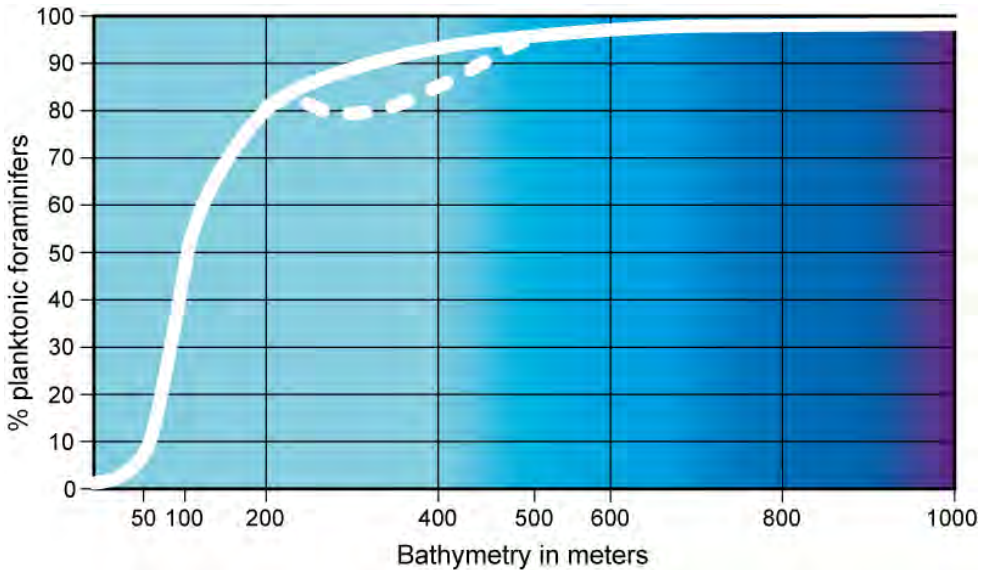


Figure 11: Index of oceanity (after GIBSON, 1989, simplified). On continental margins subject to upwellings the percentage curve of planktonic foraminifers is inflected (dotted curve) at the upper edge of the continental slope (between 200 and 500 meters). It is in connection with an important rise in the number of benthic species (after MATHIEU, 1988).

b - Small foraminifers and paleoenvironments

INDEX OF OCEANITY

The index of oceanity of a foraminiferal population (GIBSON, 1989) is the quantitative relationship between the number of plankton and the total number of individuals (benthic + plankton) in the sediment

$$i = P / P + B$$

P is the number of planktonic foraminifers in a defined volume of sediment; B is the number of benthic foraminifers in the same volume. The total of P+B should be between 100 and 300.

Optimum productivity for planktonic foraminifers is in marine waters far from a coast. Benthic foraminifers proliferate on continental platforms. So the index of oceanity permits the evaluation of bathymetry and consequently the several environments encountered in a profile embracing the tracts from the continental platform to the abyssal domain.

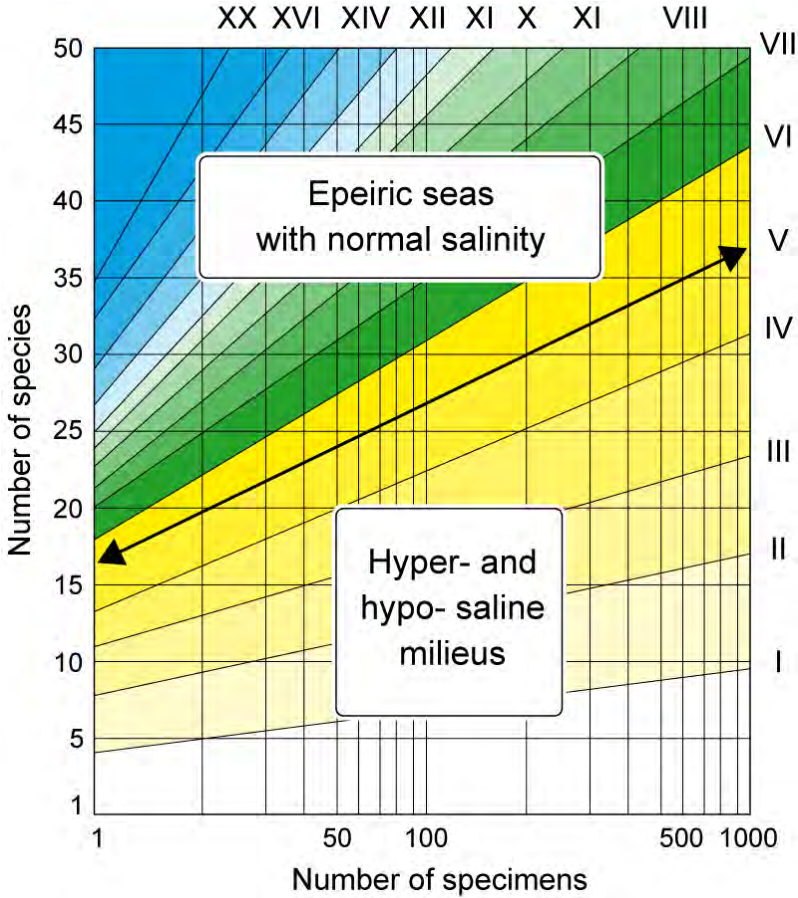


Figure 12: Index of diversity (after MURRAY, 1991): hyposaline < 33‰, normal = 33-37‰, hypersaline > 37‰.

Studies carried out in different regions of the Globe show that a proportion of 50% planktonic foraminifera occurs at a depth between 100 and 200 meters. It equates with the outer zone of the continental platform (circalittoral stage). The proportion increases very rapidly at the outer limit of the platform, and at depths greater than 200 m the index of oceanicity is more than 80% (Figs. 10 - 11).

This first index permits the recognition of a frankly marine environment, and of environments with a continental influence (estuaries, lagoons, etc.).

INDEX OF DIVERSITY AND STRATEGIES FOR LIVING

This second index permits recognition of the several environments under the influence of the continent (MURRAY, 1991); consequently only benthic foraminifers are employed in its calculation.

The best way to express specific diversity in a foraminiferal population is to determine the relationship between the **number of individuals** and the **number of species** to which they belong. In its simplest form specific diversity is the number of species.

Calculation of the index of diversity may be carried out mathematically but in practice the index values are read on an abacus or the number of individuals is carried as an abscissa and the number of species as an ordinate (Fig. 12, indices in Roman numerals). Continental seas of normal salinity are thus distinguished quite clearly from hypo- and hyper- saline lagoons and swamps, the distinction being the line of diversity of index V.

The habitat of a species controls its demographic strategy. Stable permanent habitats have predictable characteristics in contrast to unstable habitats, like seas or lagoons. The species with strategy **r** of unstable habitats are called opportunists and the species of strategy **K** of stable habitats are species in equilibrium. Opportunistic species have short lives; they are small forms of limited growth, with numerous progeny and little diversity. Species in equilibrium grow over a longer time, have a limited number of offspring, and vary greatly.

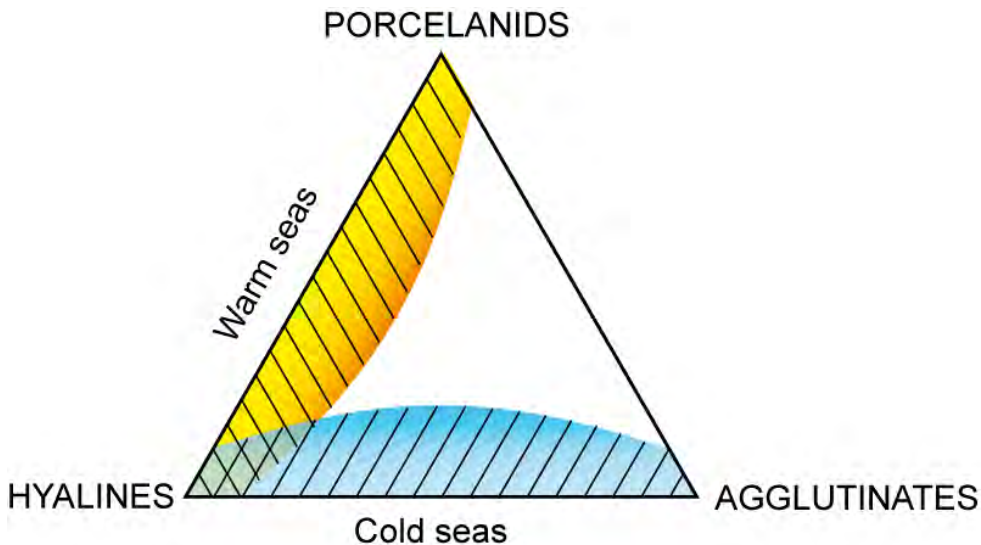


Figure 13: Placement on a triangular diagram of the biocenoses of the infra- and circa-littoral domains (after MURRAY, 1991).

TRIANGULAR DIAGRAM OF PHYSICO-CHEMICAL CONDITIONS

In the infra- and circa- littoral domains the relative percentages of hyaline, porcellaneous and agglutinated tests permit an evaluation of water temperature (MURRAY, 1991). Thus a simple analysis of the composition of a biocoenosis using the three types of test provides data on ambient physico-chemical conditions (Fig. 13 : a point located at the tip of each angle of the triangle indicates that the population includes 100% of the type involved, on the bases of the triangles 0% of the type indicated in the opposite angle). These diagrams show clearly that the biocenoses in which hyalines and porcellanids predominate indicate warm seas, while hyalines and agglutinates predominate in cold seas.

c - Planktonic foraminifers, paleogeographies and paleoclimates

The biodiversity of actual **living** planktonic foraminifers permits the delimitation of five latitudinal biogeographic provinces in each hemisphere. Each of these provinces delimits a corresponding thermal interval, characterized by a specific index association (BE & TOLDERLUND, 1971; supplements in HEMBELEN *et alii*, 1989). Figure 14 explains their relationships:

- tropical (1: 0 to 25°N and 0 to 10°S; temperatures from 24 to 30°C);
- subtropical (2: 25 to 40°N and 10 to 30°S; temperatures from 18 to 24°C);
- transitional (3: 40 to 45°N and 30 to 40°S; temperatures from 10 to 18°C);
- subpolar (4: 45 to 60°N and 40 to 50°S; temperatures from 5 to 10°C);
- polar (5: 60 to 90°N and 50 to 90°S; temperatures from 0 to 5°C).

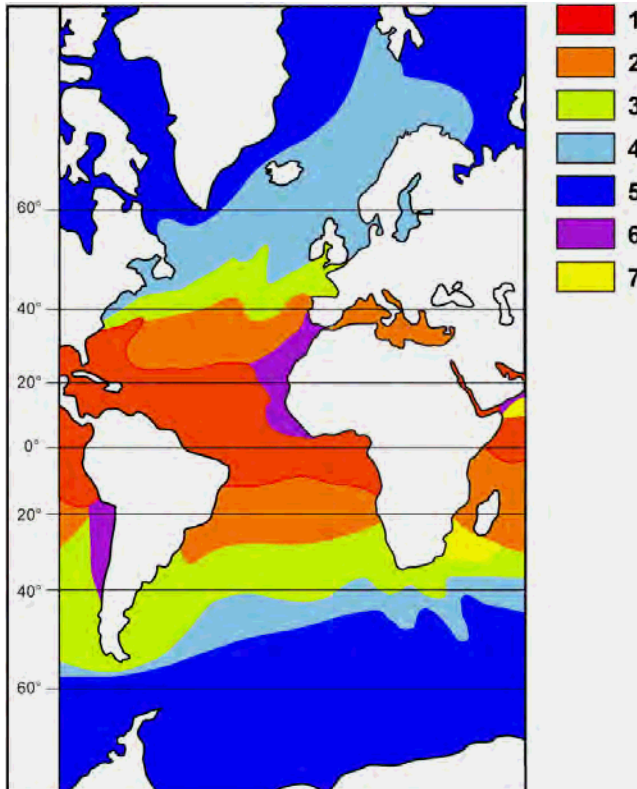


Figure 14: Biogeographic provinces as delimited by the biodiversity of living planktonic foraminifers (after BE & TOLDERLUND, 1971; HEMLEBEN *et alii*, 1989, modified). 1) tropical province; 2) subtropical province; 3) transitional province; 4) subpolar province; 5) polar province; 6) zones of upwelling; 7) tropical/ subtropical province.

This current demarcation into five well-defined bands becomes progressively less clear-cut with regression into the several epochs of the Cenozoic. In the Mesozoic the thermal distinctions are less marked but for the **Cretaceous** period the planktonic foraminifers are still discriminatory. The paleoprovincial re-

constructions concerning this period published at the end of the last century (compiled in HART, 2000) do not take into account the precise specific makeup of these associations. Using general morphologic distinctions they consider only the relative percentages of **forms with globular chambers** and those **with keels**.

Relationships of planktonic Foraminifera during the **latest Albian** can be used as an example. It was a key period in the evolution of the lineage during which robust keels appeared on the tests. Using this development, in each hemisphere three biogeographic provinces were distinguished (Fig. 15):

- undivided Tethyan province (1 = tropical: 0 to 40°N);
- transitional province (2: 40 to 50°N and 0 to 45°S);
- boreal or austral province (3: 50 to 90°N and 45 to 90°S).

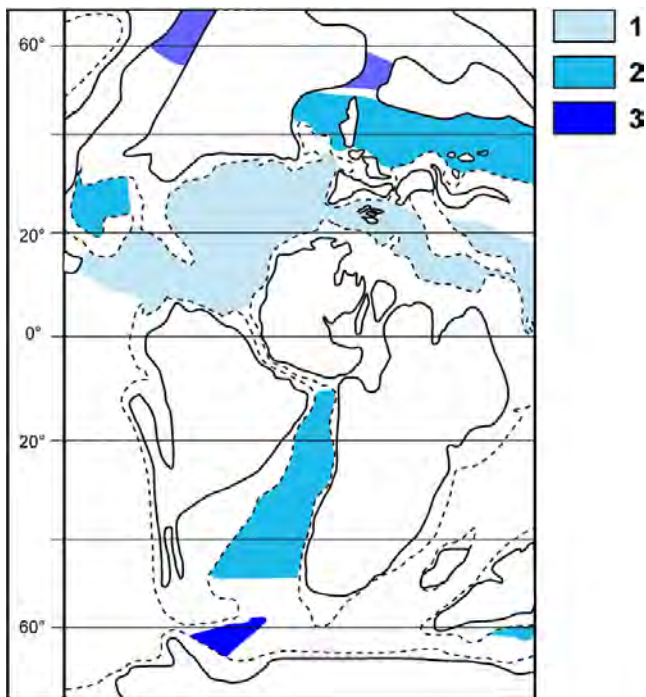


Figure 15: Paleobiogeographic provinces during the latest Albian using Cretaceous planktonic foraminifers (after HART, 2000, modified excerpt): 1) tropical (Tethyan); 2) transition; 3) boreal (N) and austral (S).

During this same period **species ranges** revised by data from deep sea wells "DSDP" (Deep Sea Drilling Project) and "ODP" (Ocean Drilling Program) were taken into account. They demonstrated a subdivision of the **Tethyan province** into three latitudinal belts, the limits of which were drawn at

about 25 and 30°N (BELLIER & VRIELYNCK, 2007). In the three subdivisions of this tropical province, the associations are made up of **keeled** and **unkeeled morphotypes**, neither predominant. In the Atlantic waters of today such a cohabitation is characteristic of tropical, subtropical and transitional domains, that is a latitudinal tract between 45°N and 45°S. Paleobotanical data confirm

that during the Albian (CHUMAKOV, 1995, in SKELTON *et alii*, 2003) there were three belts from the equator to the pole: an equatorial arid belt, a warm belt in the middle latitudes and a temperate belt in the high latitudes. If the distribution of Cretaceous foraminifers is related to differences in temperature, as is now the case, the plankton of the Late Albian recorded oceanic paleoprovinces narrower than those indicated by terrestrial plants. If so, microplankton are among the most sensitive indicators of paleoclimates.

The transition from Albian to Cenomanian may have been marked by **important fluctuations in temperature**, according to the measurements of $\delta^{18}\text{O}$ in belemnites and mollusks (FRAKES, 1999): the Albian is one of the first warm episodes. It forecasts the hothouse effect during the Late Cretaceous, that followed a very short cold episode during the transition from latest Albian to earliest Cenomanian. Planktonic foraminifers are surely a good choice for isotopic analyses, but the data in the interval under consideration are rare and of no value because they are contradictory. If only paleoenvironmental criteria are taken into account (HART, 2000), the habitats indicated by the measurements agree only exceptionally with what is known about the paleodepths attributed to the several taxa. Variations in the distribution of all northern Atlantic species during the Albian-Cenomanian transition make apparent an **increasing biodiversity**. This increase is inferred to imply a warming episode. But the species (only 18) that survived the transition there is no appreciable displacement equatorward of the range of the taxa to the South (BELLIER & VRIELYNCK, 2007). So the planktonic foraminifers did not register the cooling indicated by isotopic measurements made on invertebrates.

It is interesting to observe that the dinoflagellate biogeoprovinces of the Late Albian have a line of separation between 25 and 30°N that traces the limit between an equatorial tropical domain occupied by endemic and cosmopolitan taxa and a subtropical domain in which only cosmopolitan taxa are present (MASURE *et alii*, 2003). This transitional front, which is seen in two discrete micropaleontologic groups, botanical and zoological, thus appears to be indicative of a paleoclimatic reality.

Conclusion

The foraminifers, an important fraction of oceanic productivity, are indicators of both environment and age and are often available in large quantities. These qualities are particularly helpful in several fields: fundamental research work, geologic mapping, petroleum exploration and oceanic drilling.

In marine scientific campaigns, the utility of foraminifers is exemplified: it is the foraminiferal specialists associated with nannofossil experts who determine the relative ages of the sedimentary sequences penetrated during well drilling operations. After every 9.5 m in the case of the JOIDES Resolution drilling platform, for instance, the core barrel is brought up from the sea floor and a sample from the "**core catcher**", the "cork" that keeps the core from sliding out of the tube, is cut up and shared between the two groups of specialists. Mounts of "smears" between glass slides are prepared for the study of the calcareous nannofossils, and a larger portion is washed to extract the foraminifers; both are routine operations. The determination of age is obtained in less than an hour, sometimes in less than 15 minutes. The rapid establishment of a chronostratigraphy is fundamental to all shipboard analyses, particularly during those expeditions intended to locate critical events in earth history like the **Cretaceous-Paleogene boundary** or the **thermal maximum of the Paleocene-Eocene**. Thus, drilling strategies and programs can be adjusted, if necessary, to lessen the risk that the level of interest be placed erroneously or lost between two cored intervals.

The recognition of biostratigraphic zone helps a great deal in the identification of **magnetic inversions** that then become correlatable with the chrons of the **scale of geomagnetic polarity**. Biostratigraphy also has a key role in developing a **model for the age** of each of the sedimentary sequences drilled; diagrams of age versus depth in the wells permit calculation of the **rates of sedimentation**. The control of relative age and an approach to absolute age are necessities in order to fix in time all types of data and to understand how the strata traversed are situated in the general reference scale of time.

Acknowledgments

We (J.-P.B. and R.M.) have only the warmest memories of our close cooperation throughout these many long years with our former colleagues and friends Françoise DEPECHE, Claude GUERNET and Gérard BIGNOT (†), of our relationships, long-lasting or ephemeral, with the teachers-searchers, searchers and thesis-students of the Paris Micropaleontology Laboratory, who lived through the peregrinations of the said laboratory from the prefabs of the Rue St. Jacques to the towers 15-25 and then 46-56 of the Jussieu University campus We also express our appreciation to L. HOTTINGER and to M. MOULLADE for suggestions that helped to improve a preliminary version of our manuscript.

Planned initially as a chapter of a **Manual of Micropaleontology**, written by the same authors supplemented by other specialists, for legal and subordinate technical reasons it is being published before the book appears. Legal matters concern certain illustrations that we had hoped to use. Not holding rights to them we requested authorization for reproduction from their authors and editors. We thank M. HART, along with the B.R.G.M. (Orleans), Elsevier (Oxford), Geological Society Publishing House (London), Koninklijke Brill (Leiden), Zitteliana (Munich) and their respective representatives: F. TRIFIGNY, C. TRUTER, A. HILLS, G. van RIETSCHOTEN, M. KRINGS, for having granted these permissions or for having assisted us in our efforts. However, it soon appeared that it was not feasible to track down rights to all of the figures. For this reason we opted to withdraw all of these original figures and to replace them by "new" illustrations, certainly of the same nature as those previously selected but with significant modifications. For them, our thanks go to Alexandre LETHIERS and Claude ABRIAL of the Design Studio of the Pierre and Marie Curie University, talented draftsmen respectively responsible for figures 1-3 & 5-13 and figures 14-15. Last but not least, Nestor SANDER provided invaluable help with contributions to the English version of both the text and figures.

Avant-propos

Après une quarantaine d'années dans le milieu universitaire, et avant d'abandonner la qualité de salarié de l'Éducation nationale pour entrer dans le nouveau monde des "pensionnés", il est apparu judicieux, au premier auteur (J.-P.B.) de ce court traité, de rédiger un court document rassemblant de façon synthétique les connaissances acquises, enseignées et pratiquées pendant plus de quatre décennies. Ce fascicule est consacré exclusivement aux foraminifères, lesquels sont, avec les nannofossiles calcaires, les outils fondamentaux de la **biostratigraphie moderne**, utilisés lors des campagnes océanographiques mondiales et pour les corrélations des forages pétroliers. Il y est question essentiellement des **petits foraminifères**, c'est-à-dire des formes à tests de petites dimensions sans architecture interne complexe. Ceux-ci comprennent les foraminifères planctoniques dont l'évolution rapide et la grande dispersion permettent de dresser des échelles biochronologiques de référence performantes.

Ce petit cours s'adresse aux étudiants de la préparation au CAPES (Certificat d'Aptitude au Professorat de l'Enseignement du Second degré) et à l'Agrégation de Sciences Naturelles, aux étudiants se destinant aux carrières scientifiques dans l'Université ou au CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique), aux étudiants souhaitant intégrer les cadres de l'Industrie pétrolière, là où une spécialité micropaléontologique jugée d'utilité est encore l'objet d'une considération méritée. Il intéressera aussi les naturalistes amateurs et le public profane attirés par les beautés d'un microcosme vivant ou disparu et fossile.

Introduction

Les foraminifères sont des organismes unicellulaires du monde animal qui vivent sur le fond des lagunes et des mers, ou bien parmi le plancton océanique. Le cytoplasme de la cellule de ces protozoaires est largement inclus dans une coquille (**test**) diversement composée de matière organique, de substances minérales ou de particules agglutinées. Le test comporte une ou plusieurs loges présentant (une ou) plusieurs ouvertures (**foramens**, terme dont dérive le nom du groupe) faisant communiquer les loges entre elles et avec l'extérieur. Le cytoplasme sort par (cet ou) ces orifices extérieurs, recouvre plus ou moins le test et émet des pseudopodes fins et réticulés avec lesquels le microorganisme se fixe sur son substrat, se déplace et capture ses proies. Les foraminifères sont connus depuis le début de l'ère primaire jusqu'à l'époque actuelle. Certaines de leurs lignées ont évolué rapidement, ce qui est très utile pour la **biochronologie** et les corrélations interrégionales précises des strates géologiques. Leur sensibilité écologique les rend aussi particulièrement intéressants pour l'étude des **environnements** actuels et anciens.

Le texte et les figures qui suivent ne sont qu'un aperçu sur cet embranchement fondamental en micropaléontologie. L'accent sera mis essentiellement sur les "**petits foraminifères**", c'est-à-dire ceux dont les plus grandes dimensions des tests sont voisines du demi-millimètre, et ceux dont les loges ne présentent pas de structures ou d'architectures internes complexes. La **systématique** et les **relations évolutives** ne seront abordées que dans leurs grands traits. Les foraminifères sont des enregistreurs des variations isotopiques des océans en ^{13}C et ^{18}O , mais cet aspect géochimique de leur utilisation n'est pas du domaine de la micropaléontologie fondamentale et ne sera pas développé. Les foraminifères planctoniques feront l'objet d'une attention particulière, étant donné leur grande utilité dans le suivi des sondages scientifiques et des forages pétroliers.

I. Caractères généraux

Les **foraminifères** sont des Protozoaires pourvus d'une coquille (= **test**) constituée de loges successives communiquant entre elles par des orifices appelés forams. Les loges sont séparées les unes des autres par des cloisons. La dernière loge communique avec l'extérieur par une ou plusieurs ouvertures. Le cytoplasme, qui emplit entièrement toutes les loges, sort par les ouvertures et recouvre extérieurement le test d'où il émet des **pseudopodes filamenteux fins granuleux et réticulés** ; ceux-ci incluent souvent des grains ou de fines particules de natures variées et jouent un rôle important dans les activités vitales : déplacement, nutrition, construction de nouvelles loges, *etc.* Des algues symbiotiques (dinoflagellés) sont souvent présentes dans le cytoplasme.

Le cycle de vie des Foraminifères comporte une alternance de générations. Leur taille est généralement comprise entre 0,1 et 1 mm ; certains peuvent atteindre 10 cm ou plus. Ce sont donc pour certains des **unicellulaires géants** !

Ils se trouvent dans tous les milieux aquatiques marins. Certains sont adaptés à des eaux saumâtres. Ils sont absents des eaux douces. On distingue :

- les formes **benthiques** (Figs. 1 - 2) qui vivent sur le fond, soit à la surface du sédiment, soit enfouies dans celui-ci (endofaune), soit sur des supports végétaux, rocheux ou des particules (épifaune) ;
- les formes **planctoniques** (Fig. 3) qui sont passivement entraînées par les courants, mais susceptibles d'effectuer des migrations verticales.

Les foraminifères à **tests organiques** sont mal connus [[Ordre des Allogromiida](#)]. Il s'agit essentiellement de formes uniloculaires qui ont été très peu étudiées par les micropaléontologues, du fait de leur piètre potentiel de préservation dans les assemblages fossiles. La plupart des foraminifères que nous étudions ont des **tests minéralisés**.

Trois types structuraux de la paroi des **tests calcitiques** ont été reconnus chez les Foraminifères vivants :

- **agglutiné** : la paroi d'un Foraminifère agglutinant a un aspect composite, avec un agglutinat (grains de quartz, spicules, *Nannoconus*, ...) emprunté au milieu et un ciment sécrété de nature "**chitinoïde**" ou **calcitique** [[ordres des Astorhizida](#), [Lituolida](#), [Trochamminida](#) et [Textulariida](#)].
Remarque : Depuis le Crétacé, on rencontre quelques rares formes, parmi lesquelles le genre *Rzehakina* CUSHMAN, 1927, dont le ciment serait (?) **siliceux** [[Ordre des Silicoloculinida](#)] ;
- **porcelané** : la paroi calcaire, entièrement sécrétée par l'animal, a un aspect uniforme. Elle est imperforée, lisse et homogène, blanche à ambrée, brillante, avec un aspect de porcelaine [[Ordre des Miliolida](#)] ;

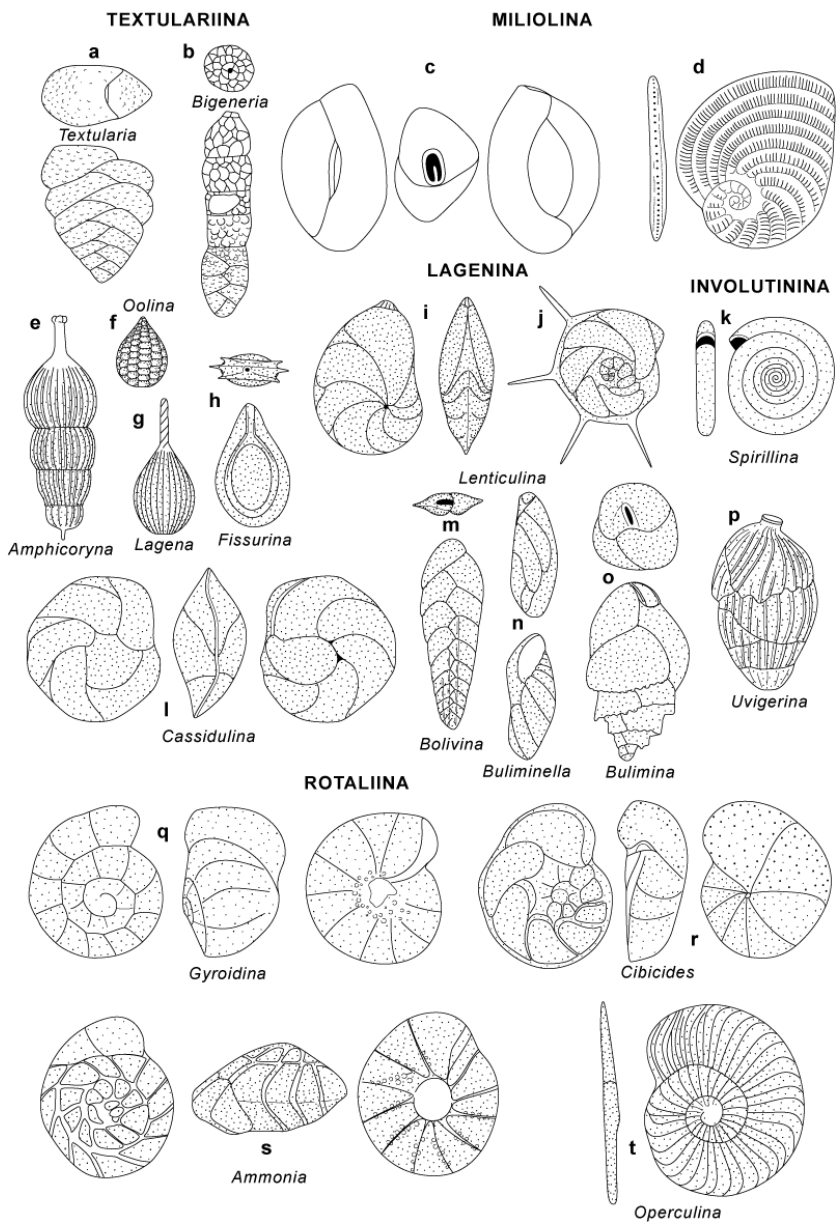


Figure 1 : Quelques petits foraminifères benthiques (plus grande dimension de l'ordre du demi-centimètre en moyenne).

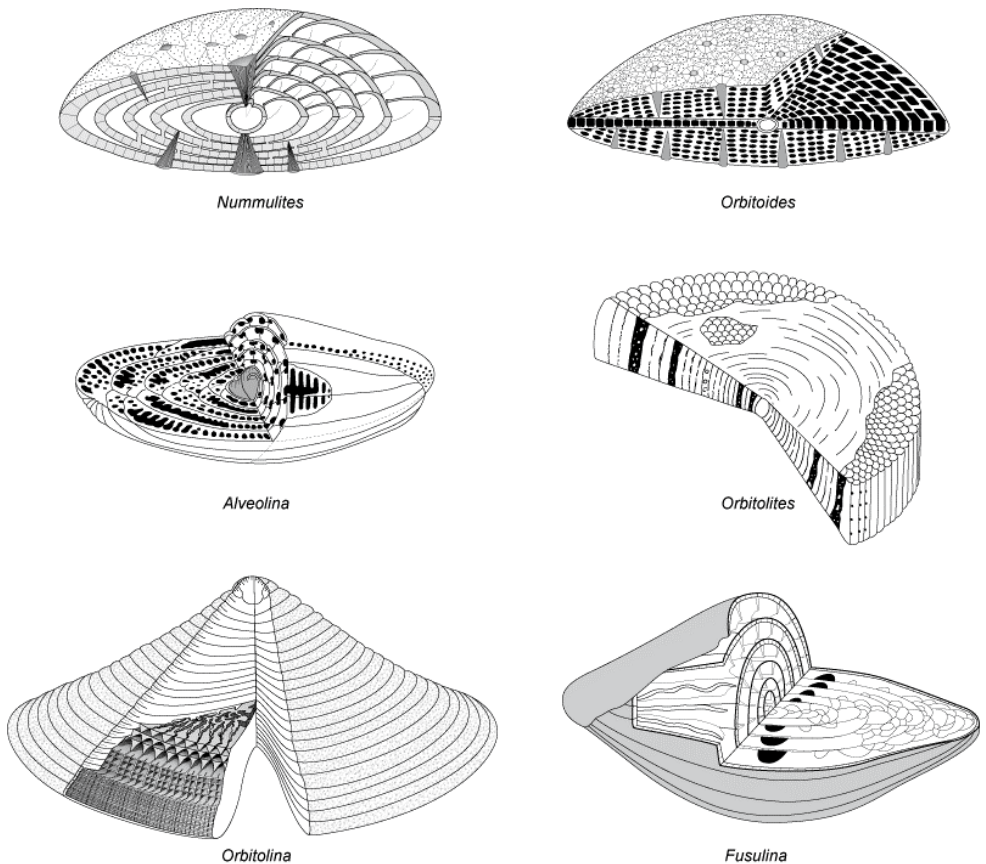


Figure 2 : Quelques grands foraminifères benthiques (plus grande dimension de l'ordre du centimètre en moyenne).

- hyalin** : la paroi, également secrétée, est perforée, lisse ou non (dans ce dernier cas, les irrégularités sont de même nature que le reste de la paroi), d'aspect vitreux, transparent ou translucide [ordres des **Carterinida** (test constitué de macrocristaux), **Spirillinida** (à comportement monocristallin), **Lagenida**, **Buliminida**, **Rotaliida** et **Globigerinida**].
 Remarque : Depuis le Permien, on rencontre des formes affines à **tests** (originellement) **aragonitiques** et non calcitiques [ordres des **Involutinida** et **Robertinida**].

Ces trois types de tests calcitiques existent chez les formes fossiles où on rencontre en outre un quatrième type de test calcitique. En effet, certains foraminifères du **Paléozoïque** présentent un type de paroi calcaire dite **microgranulaire** [Ordre des *Fusulinida*], composée comme chez les porcelanés et les hyalins de microcristaux de calcite, mais souvent agencés de façon à donner un aspect strié aux sections on parle alors de paroi **pseudofibreuse**.

Le **test** uniloculaire, la forme la plus simple, est composé d'une seule loge sphérique ou tubulaire. Le plus souvent, le test comporte plusieurs loges. Une loge est l'unité ajoutée au test pré-existant au cours d'une phase de croissance. Elle peut être subdivisée en logettes qui résultent toutes de la même phase de croissance. Les nouvelles loges, séparées par des cloisons, sont de taille croissante. La jonction entre 2 loges successives, parfois visible à l'extérieur du test, est appelée suture. Le nombre de loges, leur forme, leur agencement, et partant l'aspect général des tests multiloculaires, sont extrêmement variés.

1) Dans le mode rectiligne ou arqué, les loges sont agencées selon un axe droit ou courbe. S'il n'y a qu'une série de loges, le test est unisérié. S'il y en a plusieurs séries, il est bi-, tri- ou multi- sérié.

2) Dans le mode enroulé, les loges sont disposées selon une spire. Si elle est plane, le test planispiralé possède deux faces identiques. L'enroulement est évolutive quand tous les tours de spire sont visibles latéralement. Il est involutive quand le dernier tour recouvre tous les précédents. L'ombilic est situé dans l'axe de la spire au point de convergence des sutures.

Si la spire est trochoïde, le test trochospiralé a ses deux faces différentes. L'une, évolutive, est dite spirale, l'autre, involutive, est dite ombilicale. Remarques :

- La direction de l'enroulement n'est pas toujours uniforme pour tous les individus d'une même espèce (elle peut être dextre ou sénestre), et dépendrait des variations climatiques du milieu.
- Dans la plupart des cas, les loges enroulées sont unisériées. Elles sont exceptionnellement bisériées.

3) Les tests annulaires ou cycliques ont des logettes disposées en anneaux concentriques.

4) Les Miliolidés présentent une disposition particulière, dite "pelotonnée". Les loges arquées, tangentes à leurs deux extrémités à l'axe d'allongement, sont arrangées en cycle quinque-, tri- ou bi- loculin.

5) À côté de ces modèles simples, de nombreux tests montrent successivement plusieurs modes d'agencement ; on parle alors de disposition mixte ou composite.

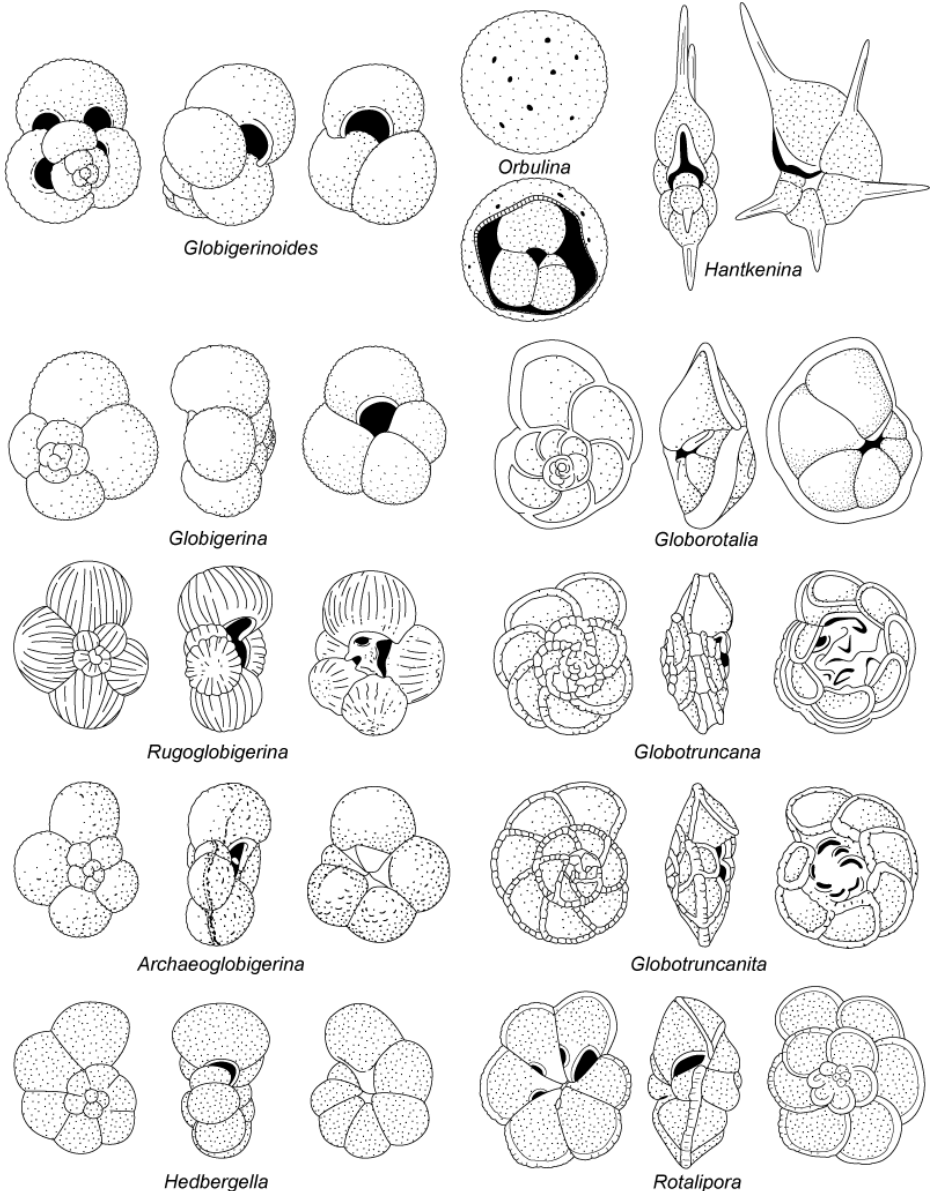


Figure 3 : Quelques foraminifères planctoniques (plus grande dimension de l'ordre du demi-millimètre en moyenne).

Très importante pour les processus physiologiques du foraminifère, la disposition des **ouvertures** va jouer un rôle significatif dans la classification taxonomique. Chez les formes benthiques, la face aperturale désigne la partie de la paroi de la dernière loge où s'insèrent une ou des ouvertures permettant la communication avec l'extérieur. Elles montrent une très grande variabilité dans leur forme et leur disposition.

L'**ouverture** principale peut être simple et alors ronde, en fente, en croissant, radiée ou dendritique, quelquefois au sommet d'un col, bordée d'une lèvre lisse ou crénelée, ou partiellement recouverte par des productions calcaires telles que : dent, bulle, *etc.* Elle peut être au contraire multiple, avec plusieurs petits orifices disposés en file ou sans ordre.

Sa position est variable : elle peut être basale, terminale, suturale ou périphérique. Dans le cas d'un test trochospiralé, elle peut être médiane, ombilicale ou spirale.

Chez les formes qui vivent dans un environnement isotrope, chez les planctoniques en particulier, il peut exister des ouvertures supplémentaires réparties le long des sutures des loges. Certaines petites formes benthiques présentent une structure particulière rattachée au côté interne de l'ouverture, appelée la "plaque dentale". Si sa fonction exacte n'est pas encore définitivement élucidée son intérêt taxonomique est néanmoins significatif.

L'**ornementation** intéresse :

- la surface du test, lisse ou recouverte de stries, de côtes, d'un réticule, de tubercules, d'épines, *etc.* ;
- les sutures, simples ou limbées, c'est-à-dire soulignées par un bandeau plus ou moins large ;
- la périphérie du test, soulignée ou non par des épines ou une (ou deux) carène(s) ;
- l'ombilic, libre ou occupé par un ou plusieurs boutons.

Tous ces caractères, en se combinant, conduisent à l'extrême diversité morphologique des foraminifères.

Stratigraphiquement, les foraminifères apparaissent dans le **Cambrien inférieur** (les tous premiers, non ambigus, proviennent du Cambrien basal de l'Afrique de l'Ouest), à peu près en même temps que les métazoaires à éléments squelettiques. D'après les données moléculaires, cette apparition aurait été précédée par une large radiation d'espèces uniloculaires et nues, non fossilisées, qui auraient divergé d'un **ancêtre Cercozoaire**, plusieurs millions d'années avant le début du Phanérozoïque (PAWLOWSKI *et alii*, 2003). Le microfossile tubulaire *Platysolenites*, décrit dans le Précambrien terminal de plusieurs régions, n'a pas été définitivement placé ou dans les vers ou dans les foraminifères (LANGER, 1999). Les foraminifères planctoniques sont apparus dans le Toarcien (Jurassique inférieur). La question de l'existence possible de taxons

"planctoniques" dans le Trias/Jurassique "offshore" du Nord-Ouest de l'Australie n'est pas définitivement résolu (HART *et alii*, 2007).

Les foraminifères ont été particulièrement affectés par les grandes crises : extinction du Permo-Trias, remaniements majeurs lors du passage Crétacé-Paléogène, par exemple. C'est par leur étude qu'a été souligné le caractère catastrophique de certaines transitions majeures pour de nombreux groupes d'organismes, transitions correspondant à des coupures importantes des temps géologiques. À plus petite échelle, la connaissance de la succession des espèces dans des familles bien documentées permet de disposer d'un outil de datation qui peut être des plus précis. Leur sensibilité aux conditions de milieu en font, d'autre part, des indicateurs de conditions (paléo-) environnementales très performants.

Historiquement, les foraminifères sont connus depuis l'Antiquité : HERODOTE (vers 484-425 av. J.C.), STRABON (63 av. J.C. - 20 ap. J.C.), puis PLINE L'ANCIEN (23-79 ap. J.C.) avaient mentionné une accumulation d'objets en forme de lentilles dans les calcaires des pyramides d'Égypte : ils avaient détecté la présence des Nummulites (grands foraminifères benthiques). La Classe des Foraminifera a été créée, au début du 19^{ème} siècle, par Alcide d'ORBIGNY (1802-1857), dans son ouvrage intitulé "[Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes](#)" (1826). Fondateur de la Micropaléontologie, cet auteur décrit plus de 1000 espèces et fut le premier à étudier le mode de vie et l'écologie de ces petits organismes qu'il classait avec les ammonites. La nature unicellulaire des foraminifères a été découverte en 1835 par Félix DUJARDIN (1801-1860). Les échantillons des fonds océaniques récoltés lors de la première campagne océanographique scientifique du "Challenger" (1873-1876), étudiés jusque dans les années 1880 par des spécialistes comme BRADY, ont apporté une somme de données fondamentales sur le vivant et le fossile. Les travaux poursuivis pendant le 20^{ème} siècle ont développé l'utilisation des foraminifères comme outils biostratigraphiques. Y sont associés des noms prestigieux tels que CUSHMAN, LOEBLICH et TAPPAN aux États-Unis, SUBBOTINA en Union Soviétique, BOLLI et SIGAL en Europe, pour n'en citer que quelques-uns.

II. Quelques données du Vivant

1. Nourriture

Les foraminifères benthiques herbivores actifs broutent des algues (et des bactéries) en se déplaçant sur leur substrat. Les herbivores passifs sont des formes épifaunes sessiles qui capturent la nourriture (diatomées) au voisinage du site de fixation. Les proies des carnivores sont de petits arthropodes et d'autres foraminifères. La digestion dure environ un jour. Certains sont suspensivores. La majorité des foraminifères vivant dans les sédiments fins situés sous la zone photique sont détritivores et bactérivores. Ils y prédominent dans la partie superficielle (1-2 cm) immédiatement sous l'interface eau-sédiment. Beaucoup de foraminifères benthiques sont d'opportunistes omnivores et beaucoup de grands benthiques hébergent des algues symbiotes qui leur fournissent un appoint énergétique.

Les espèces planctoniques à épines mangent essentiellement des organismes zooplanctoniques comme les copépodes. D'autres crustacés, tintinnoidiens, radiolaires, polychètes et larves de gastéropodes, ptéropodes et tuniciers sont digérés aussi. Les copépodes calanoïdes sont digérés en 7 à 9 heures, les copépodes cyclopoïdes plus longuement, en 9 à 20 heures. Les copépodes harpacticoïdes ne sont digérés qu'exceptionnellement. Les besoins sont évalués à une capture puis une digestion toutes les 24 heures. Les espèces sans épines mangent essentiellement du phytoplancton : surtout des diatomées, ainsi que des coccolithophoridés et des dinoflagellés. Ces foraminifères peuvent ingérer des copépodes, mais seulement quand ceux-ci sont immobilisés ou morts. Les temps de digestion sont beaucoup plus longs que ceux observés chez les espèces à épines (suivant HEMBELEN *et alii*, 1989).

Lorsque des foraminifères ont été ingérés par d'autres organismes (vers, gastéropodes, crustacés, échinodermes, poissons, ...) ils parviennent le plus souvent à traverser le système digestif sans être particulièrement affectés.

2. Fonctions du test

Les six fonctions possibles du test sont (d'après MURRAY, 1991) :

- protéger le foraminifère contre la prédation ;
- servir de barrière à un environnement défavorable ;
- constituer un réceptacle pour de la matière excrétée ;
- aider dans le processus de reproduction ;
- contrôler les mouvements de l'organisme ;
- assister la croissance de la cellule.

Les foraminifères hyalins construisent des tests plus poreux dans les eaux chaudes et les moins salées (HEMBELEN *et alii*, 1989). Ces eaux sont les moins denses. La porosité des foraminifères planctoniques peut donc être utilisée comme un outil paléocéanographique pour évaluer la température, la salinité et la densité relatives de l'eau de mer. Les dimensions et la densité des "perforations" sont aussi des critères de distinction systématique chez les planctoniques actuels et fossiles : on oppose classiquement, par exemple, les formes microperforées et les formes macroperforées dans la classification des genres du Crétacé inférieur (MOULLADE *et alii*, 2002).

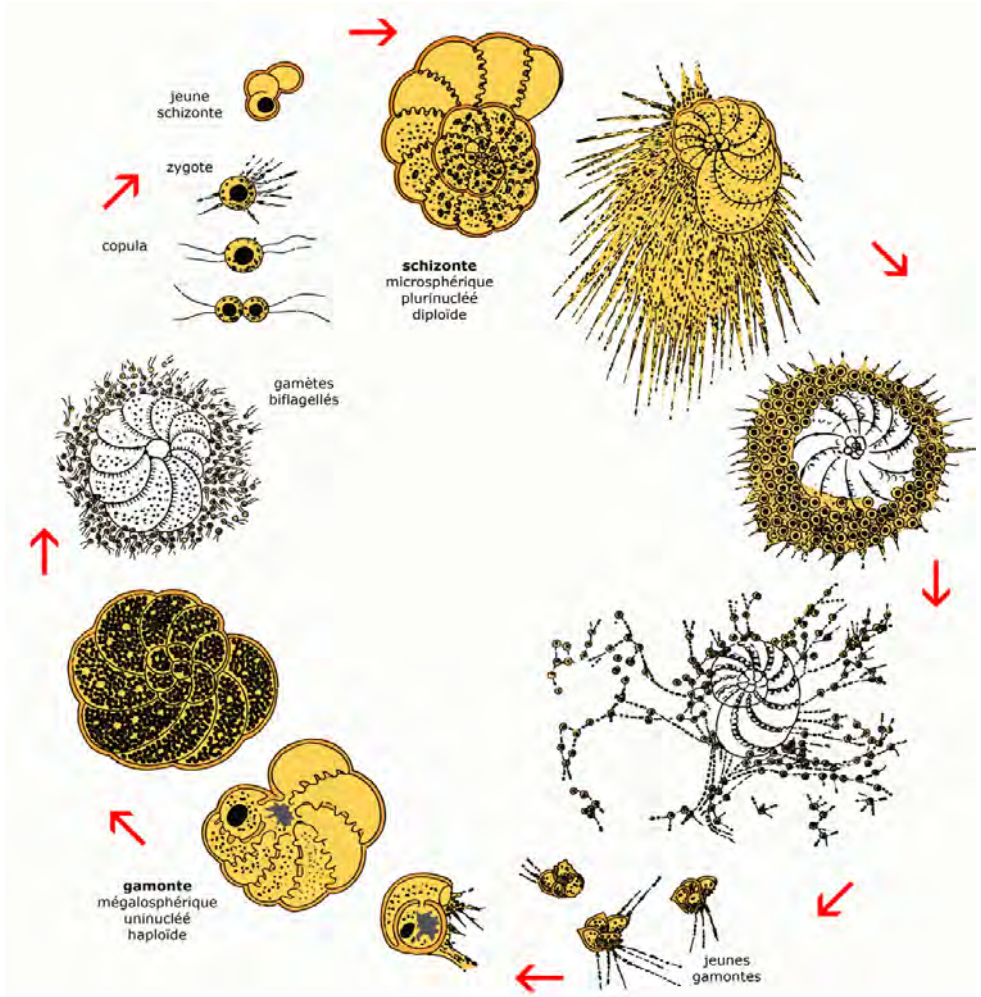


Figure 4 : Cycle de reproduction des Foraminifères benthiques (illustré par *Elphidium crispum* (LINNE), ex "*Polystomella crista*", d'après J.J. LISTER, modifié).

3. Reproduction

Sur approximativement 4.000 espèces vivantes, le **cycle de vie** d'une trentaine d'entre elles est bien connu. Étudié en laboratoire chez les benthiques, ce cycle est haplo-diplophasique, avec alternance d'une génération haploïde et d'une génération diploïde (Fig. 4). Les formes haploïdes sont appelées gamontes. Ceux-ci donnent, par division du noyau, des gamètes (cellules sexuelles indifférenciées). La fusion de deux gamètes donne un individu diploïde, le schizonte, plurinucléé, qui se reproduit par mitose. Après méiose et division du cytoplasme autour de chaque noyau, les schizontes donnent de nouveaux gamontes. Gamontes et schizontes se distinguent par leur taille et surtout par celle de leur loge initiale. Les gamontes sont aussi appelés formes mégalosphériques et les schizontes formes microsphériques.

Chez les foraminifères planctoniques, le dimorphisme est inconnu et il n'y a probablement pas de reproduction asexuée en accord avec leur stratégie de vie. Chez de nombreuses espèces, une couche de calcite est sécrétée sur les loges du dernier tour pendant la gamétogénèse. La forme ultime de cette calcification constitue la "croûte calcitique" ; sa signification est énigmatique (résistance à la dissolution ?).

Beaucoup de formes fossiles ont été décrites bien avant que les modalités de reproduction des foraminifères n'aient été connues, si bien que de nombreux morphotypes ne différant que par la taille et la dimension de la première loge ont été placés dans des espèces différentes. Des réajustements postérieurs à la découverte de l'existence des deux phases du cycle ont amené les micropaléontologues à conserver un double nom spécifique pour dénommer certains taxons, ce qui est contraire aux règles de la nomenclature linnéenne. Les exemples sont multiples chez les Nummulites.

4. Productivité

La longévité des foraminifères, difficile à évaluer, est comprise entre 15 jours et 16 mois. Les tests de nombreux foraminifères sont partiellement dissous ou partiellement désintégrés pendant la phase reproductive. Sur le substratum, la production carbonatée, évaluée chez les grands foraminifères benthiques tropicaux ou subtropicaux, varie de 40 à 2.800 g/m².an. Les comptages indiquent des densités de populations variant de 0 à 8.600 Foraminifères par dizaine de cm² de surface de fond. Les tests de petite taille et à paroi fine sont souvent transportés en suspension. Il s'agit d'adultes de petites espèces et de juvéniles d'espèces plus grandes qui ont généralement moins de 200 µm de diamètre ou de longueur (selon MURRAY, 1991). Dans de nombreux de cas, ils sont transportés *post mortem* loin de leur source, souvent sur des distances de plus de 100 km.

Le grand intérêt géologique des foraminifères planctoniques tient à leur **immense productivité**. Ils vivent dans toute la colonne d'eau. Les plus fortes concentrations se trouvent à des profondeurs comprises entre 10 et 50 m. Les populations vivantes comptent 1 à 200 individus par m² en surface. Dans la nature actuelle, les individus et les espèces sont plus abondants dans les eaux chaudes. Il a pu être compté jusqu'à 10.000 Foraminifères par m³ d'eau, mais jusqu'à moins de 1 individu dans 100 m³ à des profondeurs supérieures à 1000 m. Actuellement, on estime que 47% des fonds océaniques, soit 126.000.000 km², sont couverts par leurs coquilles qui tombent en pluie constante, à la vitesse moyenne de 2 cm/s, sur le sol marin. Plusieurs milliers de spécimens peuvent être contenus dans un gramme de sédiment.

III. Méthodes d'étude

Pour rechercher les foraminifères les sédiments meubles (sables, argiles, marnes, *etc.*) sont lavés à l'eau du robinet sur des tamis à mailles très fines (communément de **63 μm**). L'opération peut être facilitée en remuant l'échantillon avec une brosse souple. Elle est terminée lorsque l'eau qui traverse le (ou les) tamis est aussi claire qu'à la sortie du robinet. Les résidus de **lavage** sont séchés, puis éventuellement fractionnés à l'aide de tamis secs. Ils sont triés à la loupe binoculaire, à un grossissement compris entre x 20 et x 100, avec une aiguille frottée sur de la pâte à modeler ou, mieux encore, un pinceau très fin (000) humidifié. Le tri a pour but de prélever et de regrouper dans des cellules les tests, en respectant, autant que possible, leur fréquence dans les assemblages. Après chaque lavage, les tamis sont précautionneusement brossés, passés à l'air comprimé, plongés dans une solution de bleu de méthylène et séchés. Le passage au bleu a pour effet de marquer les objets susceptibles d'avoir échappé au nettoyage et, en les repérant facilement dans les préparations ultérieures, d'éviter les contaminations.

Les roches dures (calcaires, grès) nécessitent la confection de **lames minces**. Les foraminifères sont alors observés en sections, au microscope optique ou à la loupe binoculaire. Dans la plupart des cas, les lames sont taillées à environ trois centièmes de millimètres (30 μm) d'épaisseur, afin de préserver la netteté des contours et la lisibilité des structures internes des tests. Les méthodes d'extraction à l'acide acétique donnent rarement de bons résultats et sont peu utilisées. Les roches semi-indurées (marnes, craie) peuvent être lavées avec succès après concassage, trempage puis éventuel traitement à chaud à l'eau oxygénée.

Le **microscope électronique à balayage** (MEB) traditionnel est utilisé en routine pour les illustrations et les observations à fort grossissement. Les foraminifères, simplement disposés à l'aide de adhésif collant double face sur un plot métallique, sont recouverts d'une fine pellicule d'or et/ou de carbone dans un évaporateur. Le microscope électronique environnemental ne nécessite pas de métallisation, mais il n'équipe pas encore, à ce jour, tous les centres de recherche. Les prises de vues numériques facilitent largement la réalisation des planches photographiques qui illustrent nécessairement les articles publiés dans les revues de micropaléontologie.

IV. Éléments de Systématique

Dans la classification des êtres vivants selon MARGULIS *et alii* (1998), les foraminifères (= Granuloreticulata) correspondent à un embranchement parmi les trente que comptent les "Protoctista". Sur la base de caractères moléculaires, ils sont aujourd'hui placés dans un ensemble plus vaste qui rassemblent plusieurs taxons unicellulaires sans caractère morphologique commun évident (LECOINTRE & LE GUYADER, 2001).

Une taxonomie moins moderne ("non cladistique" et se trouvant dans toute bonne encyclopédie) propose une hiérarchie des emboîtements systématiques ordonnée de la sorte : l'Ordre des Foraminifères (plus savamment des Foraminiferida) appartient au Royaume des Protistes (Protista), Sous-royaume des Protozoaires (Protozoa), Phylum des Sarcomastigophores (Sarcomastigophora), Sous-phylum des Sarcodines (Sarcodina), Super-classe des Rhizopodes (Rhizopoda), Classe des Granuloreticulés (Granuloreticulosa).

La plupart des classifications des composants de l'Ordre - élevé ici au rang de Classe - des Foraminifères, comme celle de LOEBLICH & TAPPAN (1987), révisée par SEN GUPTA (1999), restent artificielles et sont fondées sur la nature de la paroi, puis l'agencement des loges et les types d'ouverture. Ainsi l'Ordre des ALLOGROMIIDA rassemble les foraminifères à tests organiques alors que ceux à tests minéralisés sont classés en 15 ordres dont les plus importants sont les suivants :

- ASTRORHIZIDA, LITUOLIDA (*Orbitolina*), TROCHAMMINIDA et TEXTULARIIDA (*Textularia*, *Spiroplectammina*, *Bigenerina*) : 4 ordres qui regroupent tous les Foraminifères agglutinants ;
- INVOLUTINIDA (*Spirillina*) et ROBERTINIDA : 2 ordres réduits qui regroupent les Foraminifères à test aragonitique ;
- FUSULINIDA (*Fusulina*) qui regroupe tous les Foraminifères à test microgranulaire (exclusivement paléozoïques) ;
- MILIOLIDA (*Quinqueloculina*, *Alveolina*, *Borelis*, *Orbitolites*, *Parasorites*, *Peneroplis*, *Spirolina*) qui regroupe tous les Foraminifères à test porcelané ;
- LAGENIDA (*Lenticulina*, *Dentalina*, *Amphicoryna*, *Lagena*, *Fissurina*, *Oolina*) : formes hyalines présentant une structure de test originale (monolamellaire) et une ouverture de type radiée ;
- BULIMINIDA et ROTALIIDA qui rassemblent la plupart des espèces benthiques à test hyalin (bilamellaire). Les représentants de ces ordres sont extrêmement variés et représentent l'immense majorité des formes benthiques. Quelques exemples de Super-familles :
 - S.f. Buliminacea (B) (*Buliminella*, *Bulimina*) : formes à trochospire haute ;

- S.f. Bolivinaea (B) (*Bolivina*, *Uvigerina*) : formes bisériées ;
- S.f. Cassidulinaea (B) (*Cassidulina*) et Nonionacea (B) (*Melonis*, *Astrononion*) : formes bisériées ou planispiralées ;
- S.f. Discorbacea (R) (*Gyroidina*, *Cibicides*, *Heterolepa*, *Planorbulina*) : formes à trochospire basse ;
- S.f. Rotaliacea (R) (*Ammonia*, *Criboelphidium*, *Elphidium*, *Operculina*, *Nummulites*, *Amphistegina*, *Orbitoides*) : formes trochospiralées ou planispiralées à structure interne complexe.
- GLOBIGERINIDA qui regroupe tous les foraminifères planctoniques (tous de type hyalin bilamellaire). Quelques exemples de Super-familles :
 - S.f. Globotruncanacea, uniquement fossile, renferment les morphotypes bicarénés ;
 - S.f. Globorotaliacea, à test trochospiralé à périphérie souvent carénée et loges peu nombreuses ;
 - S.f. Globigerinacea qui regroupe des formes à loges globuleuses.

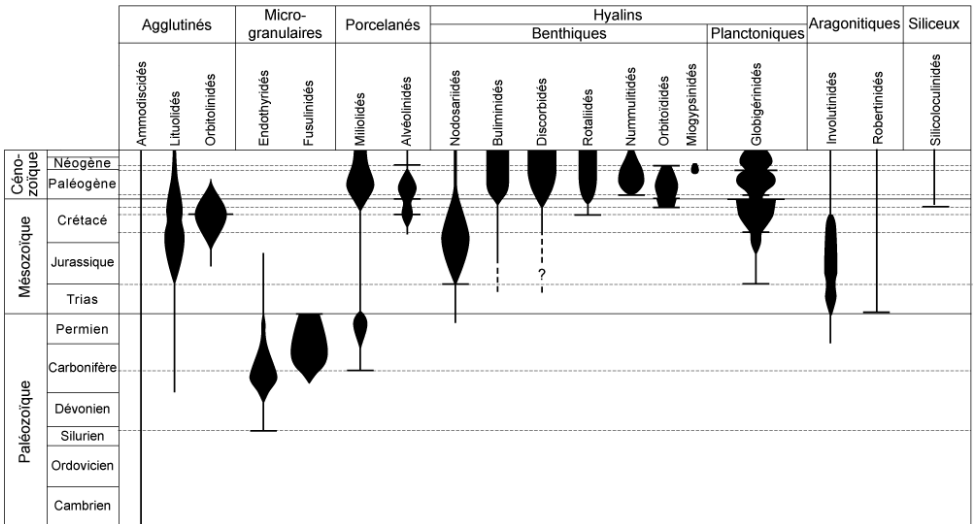


Figure 5 : Extension stratigraphique de quelques familles de Foraminifères (d'après BIGNOT, 2001).

V. Foraminifères et biochronologie

1. Intérêt biostratigraphique des foraminifères

Les foraminifères ont une **extension chronostratigraphique** allant du Cambrien inférieur à l'époque actuelle (Fig. 5). Les premières formes apparues ont des tests organiques ou de simples tubes agglutinés. Les espèces sont rares jusqu'au Dévonien. Les tests calcitiques microgranulaires culminent au Carbonifère et au Permien avec le développement des Fusulinidés qui disparaissent à la fin du Paléozoïque. Les tests porcelanés apparaissent au Carbonifère avec les Cornuspiridés. Ils sont suivis au cours du Mésozoïque par la multiplication des tests agglutinés (les Lituolidés au Jurassique et les Orbitolinidés au Crétacé) et par la radiation des tests hyalins (dont celle des Nodosariidés au Jurassique). Les premières formes sont toutes benthiques, les formes planctoniques n'existent pas avant le Jurassique. Les niveaux marins élevés et les climats chauds du Crétacé favorisent la diversification des planctoniques dont de nombreuses formes sont affectées par les extinctions majeures de la fin du Mésozoïque. Une rapide explosion évolutive eu lieu dès la base du Cénozoïque avec l'apparition de morphotypes rappelant les formes planctoniques actuelles. Les grands foraminifères benthiques se diversifient également dans le Paléogène avec les Alvéolinidés, les Nummulitidés et les "orbitoïdiformes" ; ces derniers disparaissent à la base du Néogène. La diversité des planctoniques a aussi décliné depuis la fin du Crétacé avec quelques brèves recrudescences pendant les périodes chaudes du Paléogène et du Néogène. La distribution des types de tests et des familles au cours des temps ne peut être utilisée pour construire une échelle stratigraphique fine. Une bonne précision ne peut être espérée qu'en travaillant au **niveau spécifique** en se basant sur une connaissance approfondie des relations phylétiques des espèces (**microévolution**), afin de calibrer au mieux les extensions des taxons.

L'étude des strates sédimentaires basée sur le contenu fossilifère, plutôt que sur la lithologie ou d'autres paramètres géologiques, est la **biostratigraphie**. Les (micro-)paléontologues organisent les couches sédimentaires en **biozones** fondées sur les premières et les dernières occurrences d'espèces sélectionnées. Ces niveaux d'**apparition** et d'**extinction** sont appelés **biohorizons** ("**datums**" en anglais). De tels taxons sont connus sous une variété de noms, comprenant "marqueur", "index", "guide" ou "indicateur" (McGOWRAN, 2005).

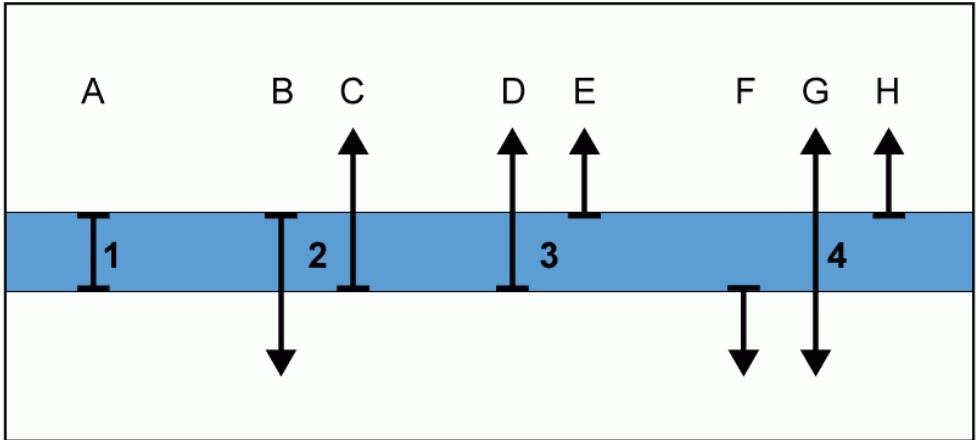


Figure 6 : Principaux types de zones.

Les caractéristiques d'une espèce biostratigraphiquement utile sont les suivantes :

- extension stratigraphique courte ;
- dispersion géographique rapide et large ;
- bonne préservation ;
- reconnaissance relativement facile.

La reconnaissance des zones permet d'établir l'âge relatif, ou **chronostratigraphie**, d'une section sédimentaire basée sur la succession connue d'espèces fossiles au cours des temps géologiques, suivant les modalités de l'évolution biologique. Au cours du demi-siècle dernier, les occurrences des fossiles et les biozones successives ont été intégrées avec les données paléomagnétiques et les âges radiométriques partout dans le Monde de façon à construire et calibrer une robuste échelle des temps géologiques. La **géochronologie** est basée sur l'âge absolu plutôt que sur l'âge relatif. Des biozones bien datées peuvent être corrélées avec des sections très distantes dans lesquelles les données paléomagnétiques ou autres outils de datation font défaut, étendant l'application de l'échelle des temps au Globe entier. Ces principes ont été appliqués à tout le Phanérozoïque (quelques 540 millions d'années), dans des sections continentales et océaniques.

Les paléontologues ont reconnu différents types de biozones basées sur l'extension stratigraphique d'une ou plusieurs espèces. Le but de l'utilisation de différents types de zones est d'établir des intervalles stratigraphiques distincts représentant de courtes fractions de l'enregistrement du temps géologique. La Figure 6 présente quatre types de zones différents (A-H représentent les extensions stratigraphiques de 8 espèces différentes). Leurs définitions sont les suivantes :

1. **Zone d'extension totale** de l'espèce A : depuis l'apparition de l'espèce A, jusqu'à la disparition de l'espèce A.
2. **Zone d'extension concomitante** des espèces B et C : partie commune des extensions des espèces B et C, depuis l'apparition de l'espèce C et jusqu'à la disparition de l'espèce B.
3. **Zone d'extension partielle** de l'espèce D : depuis l'apparition de l'espèce D, jusqu'à l'apparition de l'espèce E.
4. **Zone d'intervalle** de l'espèce G : occurrence de l'espèce G entre la disparition de l'espèce F et l'apparition de l'espèce H.

2. Esquisse phylogénétique des planctoniques

Les foraminifères planctoniques sont d'excellents fossiles stratigraphiques du Crétacé jusqu'à l'époque actuelle, en raison de leur grande dispersion et de la rapidité de leur évolution. C'est pourquoi ils sont un outil biostratigraphique de premier choix (BOLLI *et alii*, 1985).

Les dits planctoniques sont vraisemblablement issus de foraminifères benthiques dont une phase planctonique du cycle se serait complètement séparée au début des temps mésozoïques. Ce scénario est parfaitement en accord avec le fait que les premières espèces du Jurassique et du Crétacé basal sont inféodées à des environnements de plate-forme externe (CARON, 1983).

Le tableau phylogénétique des genres mésozoïques (Fig. 7) tient compte des principaux réajustements apportés à la taxonomie et la classification des morphotypes du Crétacé inférieur (MOULLADE *et alii*, 2002). Le tableau des genres cénozoïques (Fig. 8) est moins moderne en raison de la simplification recherchée à laquelle ne souscrit pas un spécialiste de métier. Il dresse cependant un panorama assez complet des événements évolutifs pour comprendre "ce qui s'est passé" au cours des temps, depuis la limite Crétacé-Paléocène jusqu'à l'époque actuelle. Dans les deux modèles représentés ne figurent que les morphotypes principaux trochospiraux ou planispiraux. Les morphotypes à loges séréées, souvent de moindre intérêt stratigraphique, ne sont pas pris en considération.

a - Les "Globigérinomorphes" du Jurassique

Des homéomorphes des Globigérines tertiaires et actuelles apparaissent au Lias et forment un groupe nettement différencié au Dogger. Les tests sont de petite taille, faiblement perforés, avec une ouverture virguline, non parfaitement ombilicale, pourvue d'une petite lèvre. Les racines phylogénétiques de ces formes sont obscures. Elles ne constituent pas un groupe très homogène. Elles ont porté le nom de "Protoglobigérines" ou de genre "*Globigerina*". *Protoglobigerina* étant un *nomen nudum* et les liaisons avec les morphotypes ressemblants du Tertiaire n'existant pas, les termes génériques pour les désigner sont maintenant différents : *Conoglobigerina* pour les formes à spire haute et *Globuligerina* pour les formes à spire basse. Les représentants de ces dernières au Crétacé inférieur seront la souche des *Praehedbergella* puis des *Favusella* à paroi épaissie et ornementation en nids d'abeilles, encore inféodées à des environnements de plate-forme.

b - Les genres du Crétacé

En se basant sur l'histoire des foraminifères planctoniques, le Crétacé peut être divisé en 3 périodes : le temps des Hedbergelles et des Rotalipores, celui des Dicarinelles et des *Marginotruncana* puis celui des *Globotruncana* et des Rugoglobigérines.

Au Crétacé inférieur, les foraminifères planctoniques sont principalement représentés par des formes peu spécialisées à test globigériniforme (*Praehedbergella* microperforées, *Hedbergella* macroperforées, etc.). Ces morphotypes à test trochospiralé et loges globuleuses constituent le tronc principal de l'arborescence évolutive. Les *Hedbergella*, dont l'ouverture ombilicale-extra-ombilicale est bordée par un revers, constituent un stock durable très plastique dont les diverses tendances sont mises en évidence par les différents taxons vers lesquels elles évoluent : enroulement devenant planispiralé (*Globigerinelloides*), augmentation du nombre de loges par tour et ouverture de l'ombilic, puis remplacement des revers par des portiques ("portici") avec ouvertures infralaminales (*Ticinella*), extension de l'ouverture vers la face spirale et apparition d'ouvertures supplémentaires de ce côté (*Loeblichella*, exclusivement américaine), déplacement de l'ouverture vers une position plus ombilicale (*Whiteinella*).

L'adjonction d'une carène est un phénomène important qui marque différents rameaux en même temps (notons que la première carène était apparue auparavant chez *Pseudoplanomalina*). Ainsi s'individualisent successivement *Planomalina*, puis *Rotalipora* (ce dernier est en outre caractérisé par l'adjonction de vraies ouvertures supplémentaires), *Praeglobotruncana* et *Helvetoglobotruncana*. De *Rotalipora* se rapproche *Pseudoticinella* dont la carène s'estompe au dernier tour. Les représentants de ces deux derniers genres disparaissent brusquement dans la zone à "Grandes Whiteinelles" située à la transition Cénomaniens-Turonien.

Peu avant et peu après cet événement, d'importantes mutations se produisent au sein des lignées et font apparaître isolément des caractères qui se retrouvent presque en totalité chez les *Globotruncana* du Crétacé supérieur. Les principales étapes de cette évolution, à partir du genre *Praeglobotruncana*, se résument de la façon suivante : apparition de 2 carènes (*Dicarinella*), étirement des loges dans le sens de l'enroulement et courbure des sutures septales de la face ombilicale (*Marginotruncana*), migration de l'ouverture principale vers l'ombilic et développement de plaques ombilicales, appelées "tegilla" (*Globotruncana*).

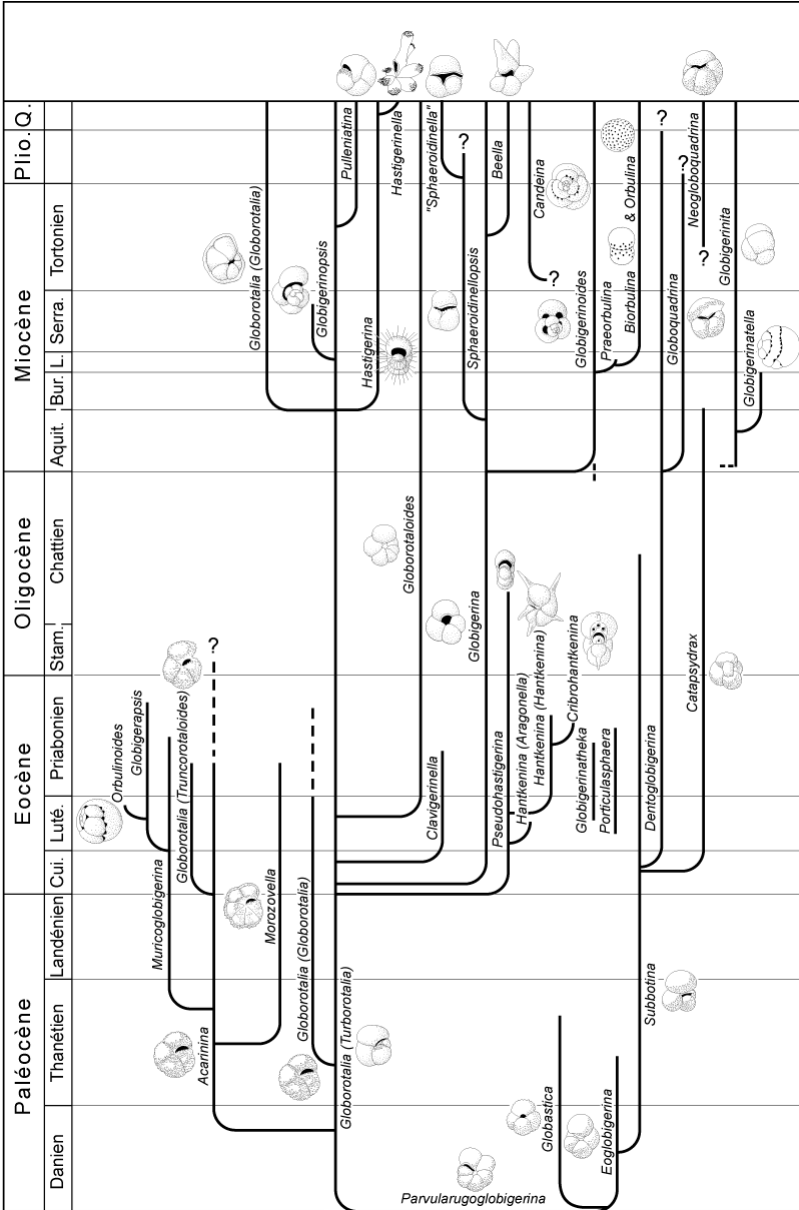


Figure 8 : Phylogénie des genres planctoniques du Cénozoïque (d'après BLOW, 1979, modifié).

C'est par le même processus qui a mené à *Globotruncana* que s'individualise le genre *Archaeoglobigerina*. Chez *Rugoglobigerina* les loges sont ornées de côtes radiales typiquement alignées vers leur pôle périphérique. Le stock de ces dernières est affecté de variations tendant vers l'acquisition d'une carène (*Rugotruncana*), la compression (*Trinitella*), l'allongement radial (*Plummerita*). Si les affinités des *Contusotruncana* à spire élevée sont détectables, celles des *Globotruncanita* monocarénées ainsi que l'origine des *Globotruncanella* et des *Abathomphalus*, chez lesquels l'ouverture glisse en position extraombilicale, sont difficiles à élucider.

D'un point de vue écologique, les représentants les moins spécialisés (Hedbergelliformes) ont pu s'adapter à des milieux très divers, bien qu'exclusivement marins. Leur habitat se situait aussi bien en haute mer que sur la plate-forme continentale ; ils sont connus autant dans la zone intertropicale que dans les régions boréales. Les formes ornées ou carénées étaient certainement moins tolérantes et montrent majoritairement une répartition latitudinale assez stricte (zones intertropicales et tempérées). L'extinction massive de la fin du Crétacé a affecté principalement les formes spécialisées très ornementées et fortement carénées.

Un spécialiste raisonnable compte une centaine d'espèces de l'Albien au Maastrichtien, permettant de délimiter 25 zones d'une durée moyenne de 1,75 Ma.

c - Les genres du Cénozoïque

En suivant l'histoire des foraminifères planctoniques, au cours du Cénozoïque se succèdent le temps du regain ou des formes naines, faisant suite à la catastrophe fini-crétacée, le temps des Acarinines et des Morozovelles puis celui des Globigérines et des *Globigerinoides*.

Les espèces du Tertiaire seraient issues d'une souche résistante, probablement peu spécialisée, seule capable de survivre à un changement brutal des conditions de milieu dû à une conjonction de catastrophes. Une faune de petits morphotypes globigériniformes (*Parvularugoglobigerina*, *Eoglobigerina*, *Globastica*), à structure très simple, commence à se développer à l'aurore du Paléocène. Le développement rapide et la diversification des espèces commence avec des globigérinomorphes (*Subbotina*) et les *Globorotalia* non ornées (*Turborotalia*), suivies au Paléocène moyen et supérieur par les *Globorotalia* carénées (*Globorotalia sensu stricto*) et des formes à surface épineuse (*Acarinina* et *Morozovella*). Cette tendance s'affirme à l'Éocène inférieur (apparition de *Globigerina*, *Truncorotaloides*, *Catapsydrax*, etc.) et s'accélère à l'Éocène moyen et supérieur où apparaissent plusieurs nouveaux genres (*Hantkenina*, *Cribohantkenina*, *Globigerinatheca*, *Globorotaloides*, *Orbulinoides*, etc.).

Le développement de cette faune caractéristique s'interrompt brutalement à la fin de l'Éocène. Ce sont principalement les formes très évoluées et de courte longévité qui s'éteignent alors, tandis que plusieurs espèces de Globigérines persistent à l'Oligocène. C'est aussi à un soudain changement écologique, probablement une chute de température, qu'est due la disparition d'espèces hautement spécialisées.

Débutant à l'Oligocène inférieur, pour la troisième fois (comme au Crétacé inférieur et au Paléocène inférieur), se développe une faune, à partir de formes globigériniformes simples, de *Globorotalia* non carénées, et plus tard, au Miocène, de *Globorotalia* carénées. Au Miocène inférieur apparaissent les *Globigerinoides*, les *Globoquadrina* et les *Globigerinita*. Au cours du Néogène apparaissent encore de nombreuses formes spécialisées (par exemple *Globigerinatella*, *Sphaeroidinellopsis*, *Hastigerina*, *Candeina*, *Orbulina*, etc.). Cette tendance à la diversification, qui a commencé à l'Oligocène inférieur, continue encore aujourd'hui.

À l'échelle mondiale, au Paléocène, la distribution des taxons est uniforme à des latitudes avoisinant 50°. Les changements climatiques influencent cette large distribution géographique, d'abord à la fin du Paléogène, puis d'une façon beaucoup plus prononcée au cours du Néogène, avec comme conséquence des associations différentes en fonction des zones climatiques : populations des zones tropicales-subtropicales, tempérées et froides. Bien qu'il y ait des chevauchements de ces zones de températures, les corrélations à l'échelle inter-régionale deviennent difficiles. C'est vrai en particulier pour le Miocène.

D'après la répartition des foraminifères planctoniques, le Cénozoïque est aujourd'hui divisé en une quarantaine de zones d'une durée moyenne de 1,75 Ma, comme dans le Crétacé.

VI. Foraminifères et (paléo-) environnements

1. Foraminifères et dépôts océaniques

Les océans couvrent 70% de la surface de la Planète. Ils sont une grande fosse dans laquelle se retrouvent des matériaux qui ont été arrachés aux continents, mais ils produisent aussi leurs propres matériaux sédimentaires, principalement par la vie qu'ils renferment.

a - Environnements marins

Le domaine **marginolittoral** (ou péritidal) correspond à une zone de bordure maritime baignée par des eaux présentant des variations de concentration saline (apports d'eaux douces et/ou isolement avec la mer). Le plateau ou **plate-forme** continentale, de 0 à 200 m en moyenne, est le domaine de pénétration de la lumière (zone photique ou zone des algues photophiles). Il correspond au domaine littoral (*s.l.*) qui est subdivisé en étages infralittoral et circalittoral (où se développent des algues supportant un faible éclaircissement). Le domaine infralittoral est celui des eaux agitées ; il est fortement influencé par des variations saisonnières (thermoclines saisonnières). L'étage **bathyal**, englobe la pente continentale (ou talus) et le glacis jusqu'à une profondeur d'environ 3.000 m. L'étage **abyssal** est situé au delà de 3.000 m (grandes plaines abyssales).

b - Dépôts océaniques terrigènes

La sédimentation de la marge continentale est principalement **terrigenè**, c'est-à-dire que les matériaux proviennent de l'érosion des continents. Les débris de roches, plus ou moins altérés, arrachés au continent, sont transportés, s'accumulent et sont plus ou moins cimentés pour donner des sédiments ou roches **détritiques**. La nature des roches détritiques terrigènes dépend de la nature des roches soumises à l'érosion, du régime climatique de l'aire d'alimentation, des conditions hydro- et/ou aérodynamiques de transport et de dépôt, ainsi que des transformations post-dépôt (que l'on appelle la **diagenèse**).

On note une répartition spatiale en fonction de la granulométrie : les plus grossières sur les plages (cordons de galets, sables grossiers) jusqu'à des boues et argilites lorsque la profondeur d'action des vagues de tempête (une centaine de mètres) est dépassée (si on ne tient pas compte des turbidites, tsunamites et countourites).

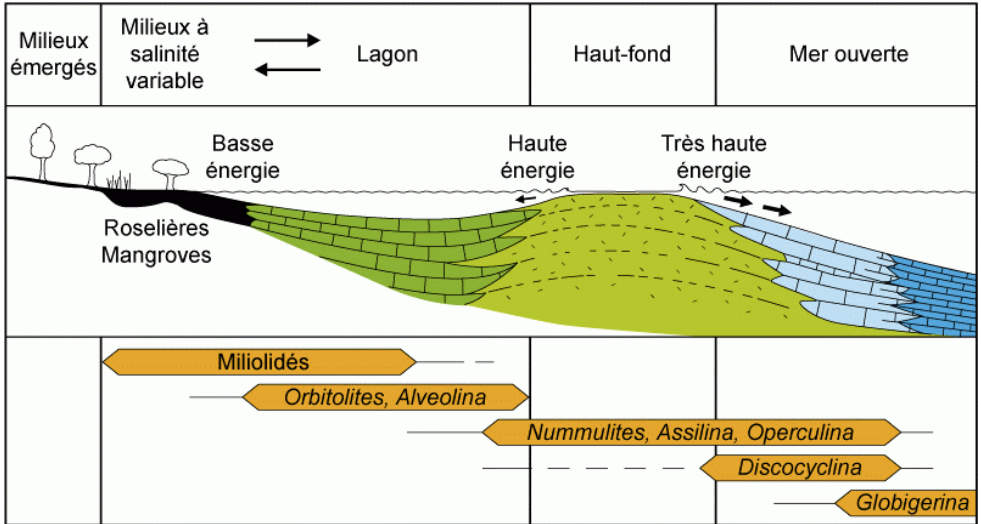


Figure 9 : Écozonation des plates-formes mésogéennes à l'Éocène (il y a entre -40 à -50 Ma environ) avec les Foraminifères (d'après ARNI, 1965, simplifié).

c - Dépôts océaniques biogènes

Le **plancton** est un des éléments essentiels des océans. Il est constitué de l'ensemble des micro-organismes qui vivent à la surface des océans, dans une couche qui fait jusqu'à plusieurs dizaines de mètres d'épaisseur et qui dépasse même les 100 mètres par endroits ; c'est une véritable soupe organique. Une grande proportion des micro-organismes planctoniques possèdent un squelette minéralisé, soit en carbonate de calcium (CaCO_3 , calcite ou aragonite), comme par exemple les **foraminifères** ou certaines micro-algues du **nannoplancton**, soit en silice (SiO_2), comme les **diatomées** et les **radiolaires**. Après la mort d'un individu, son squelette devient une particule sédimentaire. Il s'ensuit que la surface des océans produit une pluie continue de très fines particules. Cette pluie, composée de matières organiques non encore oxydées, de calcaire et de silice produit une couche sédimentaire sur le plancher océanique. Il existe une limite naturelle en milieu océanique qu'on appelle la **CCD** (calcite compensation depth = niveau de compensation de la calcite), profondeur à laquelle tout l'apport de calcaire est compensé par la dissolution. En somme, le gros des sédiments au large des marges continentales est produit par l'océan lui-même, **biologiquement** ; ces sédiments forment, à la surface des plaines abyssales et des zones de dorsales, une couche composée d'un mélange de matières organiques, de silice et possiblement de carbonates, avec des proportions variables d'argiles et de poussières atmosphériques.

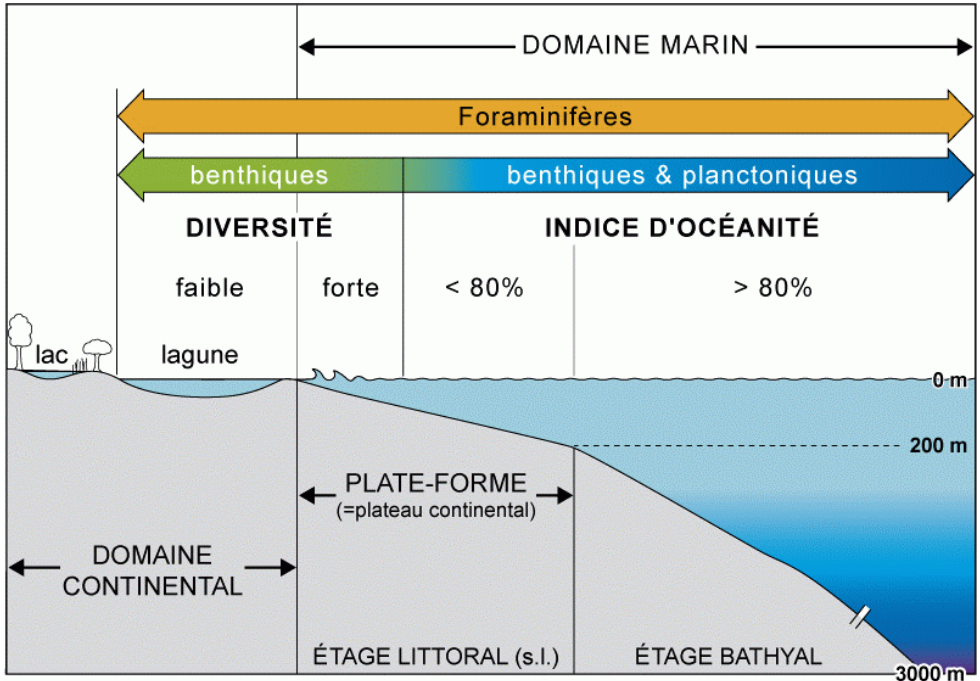


Figure 10 : Indice d'océanité, diversité des Foraminifères et (paléo-) environnements.

Les composants majeurs des **vases** (ou **boues**) carbonatées pélagiques, c'est-à-dire de milieux marins francs et ouverts, sont les **foraminifères** et les **coccolithophoridés** dont le test est en calcite et les **ptéropodes** dont le test en aragonite n'est conservé que dans les domaines de faible bathymétrie. Dans les milieux plus côtiers, de faible profondeur, tout un cortège de **macro-organismes** (mollusques, gastéropodes, échinodermes, *etc.*), d'**algues encroûtantes** et d'**oïdes** (dans les mers chaudes) viennent accompagner les carbonates d'origine planctonique.

Les foraminifères benthiques préfèrent les zones relativement peu profondes des plates-formes continentales où ils prolifèrent en fonction de différents facteurs (remontée de nutriments ou éclaircissement important, *etc.*).

Il existe une liaison étroite entre la morphologie du test et le mode de vie. Les formes qui vivent dans les milieux agités possèdent une architecture solide, des coquilles bien calcifiées.

Les foraminifères vivent parfois en symbiose avec des algues. Il existe ainsi une liaison entre la nature du test et l'éclairement : chez les porcelanés, la lumière est filtrée car trop importante (ces foraminifères s'adaptent à de très faibles profondeurs d'eau dans les régions très ensoleillées) ; chez les hyalins, elle peut être canalisée par les cristaux du test (adaptation à une plus faible luminosité).

D'une façon générale, les formes sphériques ou lenticulaires (biconvexes, symétriques) se tiennent à la surface du substratum ; les foraminifères fusiformes sont fousseurs ; les formes trochospiralées dissymétriques, avec une face plane, sont fixées ; l'aplatissement du test s'accroît, en général, avec la profondeur. On observe, aussi, une liaison entre la profondeur et l'ornementation : dans les milieux peu profonds, pour résister à l'abrasion, le test présente souvent de nombreux nodules et épines.

Les foraminifères planctoniques exigent des conditions physico-chimiques stables, et ne supportent pas, en particulier, les nuisances liées aux eaux continentales (turbidité, baisse de salinité, etc.). Ils sont bien adaptés à la flottaison : test mince, inclusions protoplasmiques graisseuses, capsules gazeuses, etc.

Les formes actuelles à test épineux (*Globigerina*, etc.) prospèrent dans les eaux superficielles ; celles à test lisse (*Globorotalia*, etc.) commencent leur cycle vital près de la surface, avant de s'enfoncer ensuite à plusieurs dizaines, ou centaines, de mètres de profondeur.

Comme cela nous a été rappelé par L. HOTTINGER (communication personnelle, 26 Juin 2009), le rapport benthique-planctonique dans les sédiments est lié au cycle de vie des foraminifères planctoniques et en particulier à la profondeur à laquelle ils se reproduisent. La perte des épines lors de la descente dans la colonne d'eau est un facteur connexe important dans le processus. Un grand nombre de tests planctoniques apparaissent sur un gradient profondeur seulement là où les tests "maternels" vides vont sédimenter après la phase de reproduction. Ils ne signalent pas où l'espèce vivait mais plus exactement où elle se reproduisait.

Certaines espèces sont ubiquistes, d'autres ont une distribution localisée en fonction de la latitude.

2. Caractérisation des milieux par les foraminifères

La plupart des taxons ont des conditions d'existence bien définies et peuvent être utilisés comme indicateurs de milieu (bathymétrie, essentiellement), mais la **connaissance taxonomique** suffisante des foraminifères ne peut être acquise en peu de temps. Plus simplement, les caractéristiques générales suivantes sont importantes (SARTORIO & VENTURINI, 1988) :

- en milieu lagunaire, les benthiques sont seuls présents, les espèces en nombre restreint; genres typiques: *Alveolinella*, *Ammobaculites*, *Peneroplis*, *Trochammina* ;
- dans les mers épicontinentales, ce sont les benthiques qui dominent, avec un nombre relativement important d'espèces; genres typiques à proximité du rivage: *Ammonia*, *Elphidium*, *Quinqueloculina* ; en plate-forme interne: *Discorbinella*, *Eponides*, *Lenticulina*, *Textularia* ; en plate-forme moyenne: *Amphicorina*, *Bigenerina*, *Lenticulina* ; en plate-forme externe: *Bolivina*, *Bulimina*, *Discorbis*, *Nodosaria*, *Uvigerina*, *Globigerina* ;
- en domaine bathyal, les assemblages comportent en majeure partie des planctoniques (*Globigerina*, *Globigerinoides*, *Globorotalia*, etc.) ; taxons benthiques typiques: *Epistominella*, *Nodosariidae*, *Pyrgo* ;
- en domaine abyssal, les formes agglutinées simples prédominent.

a - Grands foraminifères et paléoenvironnements

Dans la nature actuelle, la distribution des grands foraminifères le long d'un profil continent – océan fournit des modèles de partition écologique qui sont transférables, avec beaucoup de précautions, dans certains domaines et à certaines périodes géologiques.

Le **modèle** d'ARNI (1965, voir Fig. 9) est le plus classique d'entre eux pour l'Éocène téthysien. Il met en jeu, outre les algues, les grands porcelanés et les grands benthiques auxquels sont adjoints les Miliolidés et les planctoniques. En utilisant uniquement des caractères supra-spécifiques "relativement simples", il permet de positionner approximativement n'importe quel assemblage dans la succession des paléoenvironnements, depuis la côte jusqu'à la mer ouverte. Il est applicable, dans ses grandes lignes et avec prudence, à toutes les plates-formes carbonatées du Cénozoïque. C'est un outil pratique pour évaluer rapidement la profondeur, la salinité, l'oxygénation et le dynamisme des eaux lagunaires et/ou océaniques.

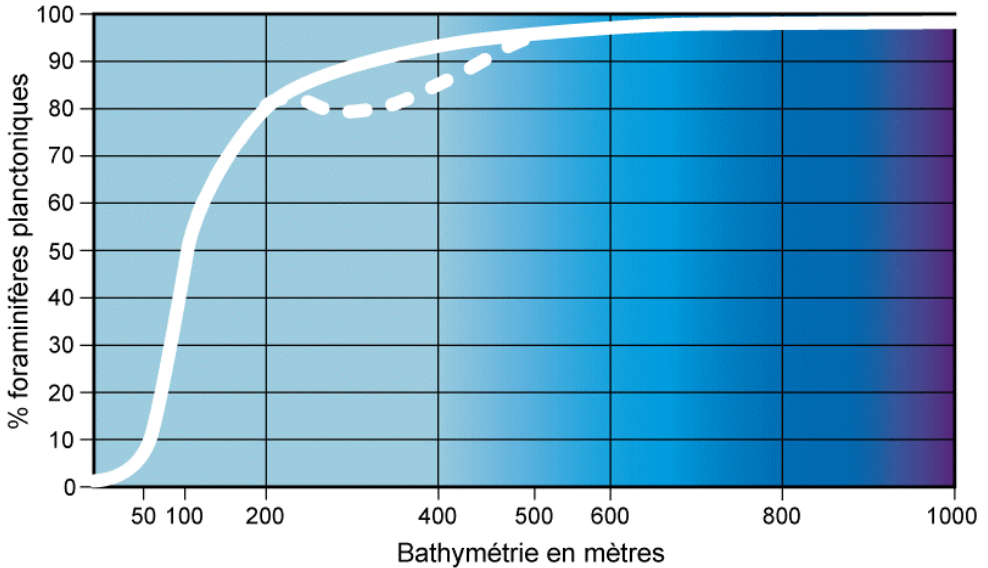


Figure 11 : Indice d'océanité (d'après GIBSON, 1989, simplifié). Sur les marges continentales soumises aux upwellings, la courbe de pourcentage des foraminifères planctoniques subit, au sommet de la pente continentale (entre 200 m et 500 m), une inflexion (courbe en pointillés) liée à la productivité importante des foraminifères benthiques (d'après MATHIEU, 1988).

b - Petits foraminifères et paléoenvironnements

INDICE D'OCEANITE

L'indice d'océanité d'une population de foraminifères (GIBSON, 1989) est le rapport quantitatif entre le nombre de planctoniques et le nombre total d'individus (benthiques + planctoniques) présents dans le sédiment

$$i = P / P + B$$

P est le nombre de foraminifères planctoniques comptés dans un volume défini de sédiment ; B est le nombre de foraminifères benthiques comptés dans le même volume. P + B devrait être compris entre 100 et 300.

La productivité optimale des foraminifères planctoniques se situe dans les eaux marines non côtières. Les foraminifères benthiques, quant à eux, prolifèrent sur les plate-formes continentales. L'indice d'océanité permet donc d'évaluer la bathymétrie, et, par voie de conséquence, les différents milieux allant de la plate-forme continentale au domaine abyssal.

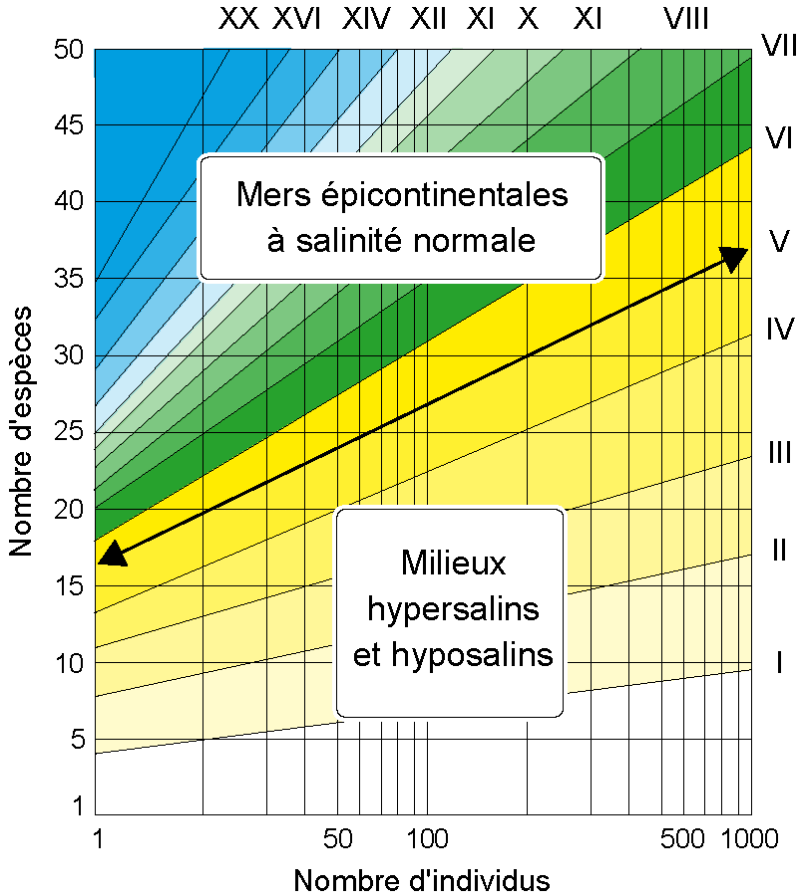


Figure 12 : Indice de diversité (d'après MURRAY, 1991) : hyposalin < 33‰, normal = 33-37‰, hypersalin > 37‰.

D'après des études réalisées dans différentes régions du Globe, la proportion de 50% de foraminifères planctoniques est atteinte entre 100 m et 200 m de profondeur et correspond à la zone externe de la plate-forme continentale (éta-ge circalittoral). La proportion augmente très rapidement sur le rebord de la plate-forme et au delà de 200 m de profondeur l'indice d'océanité dépasse 80% (Figs. 10 - 11).

Ce premier indice permet de distinguer l'environnement marin franc, des environnements sous influence continentale (estuaires, lagunes, lagons, etc.).

INDICE DE DIVERSITE ET STRATEGIES DE VIE

Cet autre indice permet de distinguer les différents environnements sous influence continentale (MURRAY, 1991) ; les foraminifères benthiques sont alors seuls pris en considération.

La meilleure manière d'exprimer la diversité spécifique est de mettre en relation, dans une population de foraminifères, le nombre d'individus et le **nombre d'espèces** auxquelles ils appartiennent. Dans sa forme la plus simple, la diversité spécifique est le nombre d'espèces présentes.

Le calcul de l'indice de diversité peut être effectué mathématiquement, mais, d'une façon pratique, les valeurs de l'indice sont lues sur une abaque où sont portés en abscisse le nombre d'individus, et, en ordonnée, le nombre d'espèces (Fig. 12, indices en chiffres romains). Se distinguent assez clairement les mers épicontinentales à salinité normale des lagunes et marais hypo- et/ou hyper- salins, la séparation étant la ligne de diversité d'indice V.

L'habitat d'une espèce conditionne sa stratégie démographique. Les habitats stables, permanents, ont des caractéristiques prévisibles, par opposition aux habitats instables, tels que les marais littoraux ou les lagunes. Les espèces à stratégie **r** des habitats instables sont qualifiées d'opportunistes et les espèces à stratégie **K** des habitats stables sont des espèces d'équilibre. Les espèces opportunistes ont une durée de vie restreinte ; ce sont de petites formes à croissance limitée, à progéniture nombreuse, à diversité faible. Les espèces d'équilibre ont une croissance plus longue, une progéniture restreinte, une diversité forte.

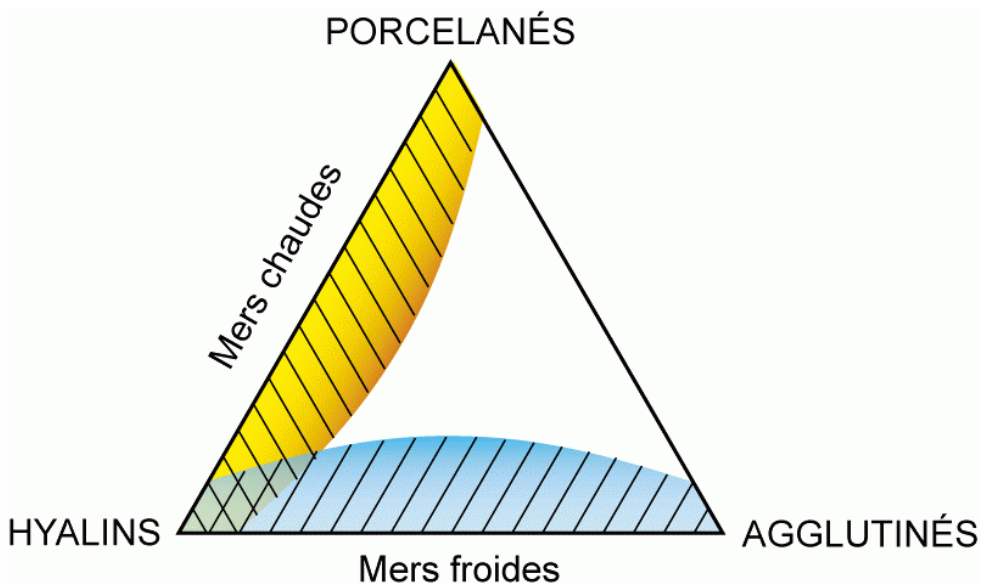


Figure 13 : Emplacement sur un diagramme triangulaire des biocénoses des domaines infra- et circa- littoraux (d'après MURRAY, 1991).

DIAGRAMME TRIANGULAIRE ET CONDITIONS PHYSICO-CIMIQUES

Dans le cas des domaines infra- et circa- littoraux, la proportion relative des tests hyalins, porcelanés et agglutinés permet d'évaluer la température de l'eau (MURRAY, 1991). Ainsi une analyse simple de la composition d'une biocénose, fondée sur la distinction des trois types de natures des tests, informe-t-elle sur les conditions physico-chimiques ambiantes (Fig. 13 : un point situé à chaque sommet du triangle signifie que la population comporte 100% du type concerné, sur les bases du triangle 0% du type indiqué au sommet opposé). Il ressort nettement de ces diagrammes que les biocénoses dans lesquelles dominent les hyalins et les porcelanés correspondent aux mers chaudes, alors que les hyalins et les agglutinés prédominent dans les mers froides.

c - Foraminifères planctoniques, paléogéographies et paléoclimats

La biodiversité des foraminifères planctoniques **actuels** permet de délimiter cinq provinces biogéographiques latitudinales par hémisphère correspondant à autant d'intervalles thermiques, caractérisés par des associations spécifiques index (BE & TOLDERLUND, 1971 ; compléments dans HEMBELEN *et alii*, 1989). Il s'agit des provinces (Fig. 14) :

- tropicale (1 : 0 à 25°N et 0 à 10°S ; températures de 24 à 30°C) ;
- subtropicale (2 : 25 à 40°N et 10 à 30°S ; températures de 18 à 24°C) ;
- de transition (3 : 40 à 45°N et 30 à 40°S ; températures de 10 à 18°C) ;
- subpolaire (4 : 45 à 60°N et 40 à 50°S ; températures de 5 à 10°C) ;
- polaire (5 : 60 à 90°N et 50 à 90°S ; températures de 0 à 5°C).

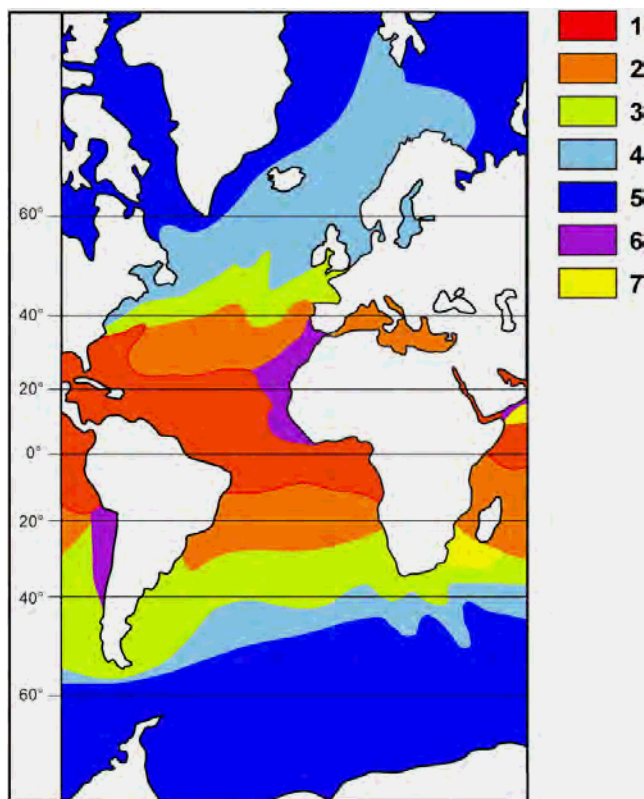


Figure 14 : Provinces biogéographiques délimitées par la biodiversité des foraminifères planctoniques actuels (modifié d'après BE & TOLDERLUND, 1971 ; HEMLEBEN *et alii*, 1989). 1) province tropicale ; 2) province subtropicale ; 3) province de transition ; 4) province subpolaire ; 5) province polaire ; 6) zones de résurgences côtières ("upwelling") ; 7) province subtropicale/tropicale.

Cette configuration en cinq bandes s'estompe progressivement quand on remonte dans le Cénozoïque. Au Mésozoïque les écarts thermiques sont moins tranchés mais les foraminifères planctoniques sont encore discriminants au **Crétacé**. Paradoxalement, les reconstitutions paléobioprovinciales concer-

nant ce système et publiées à la fin du siècle dernier (synthèse dans HART, 2000), ne tiennent pas compte de la composition spécifique précise des associations. Elles prennent en considération, sur la base de distinctions morphologiques générales, la prépondérance relative des **formes à loges globuleuses** et des **formes carénées**.

Un exemple peut être pris à l'**Albien terminal**, période clé de l'évolution des planctoniques au cours de laquelle un dispositif carénel robuste apparaît sur les tests. Trois biogéoprovinces par hémisphère sont ainsi distinguées (Fig. 15) :

- province téthysienne indivisée (1 = tropicale : 0 à 40°N) ;
- province transitionnelle (2 : 40 à 50°N et 0 à 45°S) ;
- province boréale (ou australe, 3 : 50 à 90°N et 45 à 90°S).

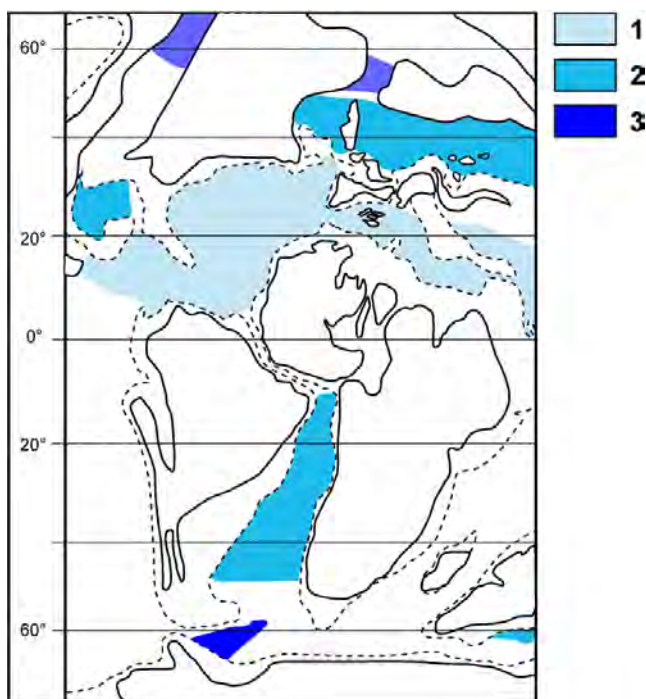


Figure 15 : Paléobiogéoprovinces reconstituées avec les foraminifères planctoniques crétacés à l'Albien terminal (d'après HART, 2000, extrait modifié) : 1) tropicale (Téthysienne); 2) de transition; 3) boréale (Nord) et australe (Sud).

Pour cette même période, la prise en considération des **extensions des espèces** fournies par les données révisées des forages "DSDP" (Deep Sea Drilling Project) et "ODP" (Ocean Drilling Program) permet d'envisager une subdivision de la **province téthysienne** en trois bandes latitudinales dont les frontières se dessinent

vers 25 et 30°N (BELLIER & VRIELYNCK, 2007). Dans les trois sous-ensembles de cette province tropicale, les associations sont composées de **morphotypes carénés** et de **morphotypes non carénés**, sans que l'un ou l'autre des deux types prédomine. Dans les eaux atlantiques actuelles, une telle cohabitation caractérise les domaines tropical, subtropical et de transition, soit un créneau

latitudinal compris entre l'équateur et 45°N ou 45°S. D'après les données paléobotaniques, une zonation paléoclimatique est affirmée à l'Albien (CHUMAKOV, 1995, *in* SKELTON *et alii*, 2003), avec trois ceintures de l'équateur au pôle : une ceinture aride équatoriale, une ceinture chaude de moyennes latitudes et une ceinture tempérée de hautes latitudes. Si les distributions des foraminifères crétacés sont en relation avec les variations de températures, comme c'est le cas actuellement, les planctoniques de l'Albien supérieur paraissent indiquer des paléoprovinces océaniques plus restreintes que celles des plantes terrestres. Il semble donc que le microplancton recèle des indicateurs paléoclimatiques des plus sensibles.

Le passage Albien-Cénomaniens serait caractérisé par des **fluctuations importantes des températures**, d'après des mesures du $\delta^{18}\text{O}$ effectuées sur des bélemnites et des mollusques (FRAKES, 1999) : l'Albien correspondrait à un des premiers épisodes chauds qui annoncerait l'effet de serre qui s'installera au Crétacé supérieur, après un épisode froid de très courte durée affectant le passage Albien terminal-Cénomaniens basal. Les foraminifères planctoniques sont bien un matériel de choix pour des analyses isotopiques, mais les données mesurées dans l'intervalle considéré sont rares et inutilisables, car les valeurs proposées sont contradictoires. De plus, les habitats indiqués par les mesures ne sont qu'exceptionnellement en accord avec ce qui est connu des paléoprofondeurs vitales attribuées aux différents taxons, d'après des critères purement paléoenvironnementaux (HART, 2000). Quand on observe les variations de la distribution de toutes les espèces dans l'Atlantique Nord à la transition Albien-Cénomaniens, il apparaît une **augmentation de la biodiversité** qui pourrait aller de paire avec un réchauffement. De même, quand on regarde les seules (18) espèces qui perdurent tout au long de cette transition, on ne constate pas un déplacement sensible de l'extension maximale des taxons vers le Sud (BELLIER & VRIELYNCK, 2007). Les foraminifères planctoniques n'ont donc pas enregistré le refroidissement indiqué par les mesures isotopiques pratiquées sur les invertébrés.

Il est intéressant de constater que les biogéoprovinces de dinoflagellés présentent, à l'Albien supérieur, un front de séparation, localisé entre 25 et 30°N, entre un domaine équatorial et tropical peuplé de taxons endémiques et cosmopolites et un domaine subtropical dans lequel seuls les taxons cosmopolites subsistent (MASURE *et alii*, 2003). Ce front de transition, qui est perceptible dans deux groupes micropaléontologiques distincts, botanique et zoologique, semble donc bien correspondre à une réalité paléoclimatique.

Conclusion

Les foraminifères, fraction importante de la productivité océanique, sont des indicateurs environnementaux et des fournisseurs d'âges souvent disponibles en assez grande quantité. Ces qualités sont particulièrement appréciées dans les travaux de recherches fondamentaux, la cartographie géologique, les explorations pétrolières et les forages océaniques.

Dans les campagnes scientifiques en mer, l'utilité des foraminifères est exemplaire : ce sont les foraminiféristes embarqués, associés aux nanno-fossilistes, qui fournissent les déterminations des âges relatifs initiaux des séquences sédimentaires traversées en suivant la progression des sondages. Tous les 9,5 m dans le cas de la plate-forme de forage du JOIDES Resolution, par exemple, le carottier est remonté du fond marin et un échantillon provenant du "**core catcher**", le "bouchon" qui empêche la carotte de glisser hors du tube, est fractionné et réparti parmi les deux équipes de spécialistes. Des montages entre lames et lamelles sont préparés pour l'étude des nannofossiles calcaires, et une plus grosse partie est lavée pour extraire des foraminifères, en routine. La détermination de l'âge peut être obtenue en moins d'une heure, quelquefois en moins de 15 minutes. L'établissement d'une chronostratigraphie "à grande vitesse" est fondamental pour toutes les analyses effectuées à bord, particulièrement pendant les expéditions visant des événements critiques dans l'histoire de la Terre, comme la **limite Crétacé-Paléogène** ou le **maximum thermique du Paléocène-Éocène**. Ainsi, les stratégies de forage peuvent être ajustées, si nécessaire, pour réduire le risque que l'intervalle intéressant soit disloqué ou perdu entre deux prélèvements.

La reconnaissance des zones biostratigraphiques aide beaucoup à l'identification des **inversions magnétiques** qui sont alors corrélables avec les chrons de l'**échelle de polarité géomagnétique**. La biostratigraphie joue aussi un rôle clé en développant un **modèle d'âge** pour chacune des séquences sédimentaires forées ; des diagrammes âge versus profondeur dans le puits permettent de quantifier les variations des **taux de sédimentation**. Le contrôle de l'âge relatif et une approche de l'âge absolu sont des nécessités pour caler dans le temps tous les types de données et comprendre comment les strates traversées s'insèrent dans le grand schéma temporel de référence.

Remerciements

Nous gardons (J.-P.B. et R.M.) le meilleur souvenir de notre cohabitation, tout au long de ces longues années, avec nos anciens collègues et néanmoins amis Françoise DEPECHE, Claude GUERNET et Gérard BIGNOT (†), de nos confrontations avec les occupants permanents ou épisodiques, enseignants-chercheurs, chercheurs et thésards du Laboratoire de Micropaléontologie de Paris, ayant subi les pérégrinations dudit laboratoire depuis les préfabriqués de la rue Saint-Jacques jusqu'aux tours 15-25 puis 46-56 du campus Jussieu. Nous exprimons aussi notre reconnaissance à L. HOTTINGER et à M. MOULLADE pour les suggestions qui ont contribué à améliorer la version préliminaire de notre manuscrit.

Initialement prévu pour venir en complément d'un **Manuel de Micropaléontologie**, la publication de ce fascicule précède finalement celle du susdit ouvrage co-écrit par le même groupe d'auteurs (auxquels se sont adjoints pour l'occasion d'autres collègues). La raison de ce décalage est d'abord juridique, ensuite technique. Pour certaines illustrations que nous souhaitions utiliser, n'étant pas détenteurs des droits, nous avons dans un premier temps sollicité des autorisations de reproduction auprès des auteurs et des éditeurs. Nous remercions vivement M. HART, ainsi que le B.R.G.M. (Orléans), Elsevier (Oxford), la Geological Society Publishing House (Londres), Koninklijke Brill (Leiden), Zitteliana (Munich) et leurs représentants respectifs : F. TRIFIGNY, C. TRUTER, A. HILLS, G. van RIETSCHOTEN et M. KRINGS pour nous avoir accordé ces permissions ou assisté dans nos démarches. Toutefois il est vite apparu que la traçabilité des droits de toutes les figures n'était pas garantie. Pour cette raison, nous avons opté pour reprendre l'ensemble de l'iconographie et présenter, en lieu et place, de nouvelles illustrations, certes inspirées de celles citées en référence, mais significativement modifiées. Nos remerciements vont à Alexandre LETHIERS et Claude ABRIAL, de l'Atelier d'Infographie du Département de Géologie sédimentaire de l'Université Pierre et Marie Curie, dessinateurs talentueux et respectifs des figures 1-3 & 5-13 et des figures 14-15. Enfin, Nestor SANDER a fourni une aide inestimable par ses contributions à la version anglaise du texte et des figures.

Bibliographic references

Références bibliographiques

- ARNI P. (1965).- L'évolution des Nummulitinae en tant que facteur de modification des dépôts littoraux. *In* : Colloque International de Micropaléontologie (Dakar, 6-11 mai 1963).- *Mémoires du Bureau de Recherches et Minières*, Orléans, N° 32, p. 7-20.
- BE A.W.H. & TOLDERLUND D.S. (1971).- Distribution and ecology of living planktonic foraminifera in surface waters of the Atlantic and Indian Oceans. *In* : FUNNELL B.M. & RIEDEL W.R. (eds.), *The micropalaeontology of oceans*.- Cambridge University Press, p. 105-149.
- BELLIER J.-P., DEPECHE F. & MATHIEU R. (1995).- Introduction à la Micropaléontologie.- *Documents pédagogiques du Laboratoire de Micropaléontologie*, Université Pierre et Marie Curie, Paris, N° 1, 50 p.
- BELLIER J.-P. & VRIELYNCK B. (2007).- Distribution des foraminifères planctoniques au passage Albien-Cénomanien dans l'Atlantique Nord : Indices de l'existence d'une zonation latitudinale dans la province téthysienne.- *Revue de Paléobiologie*, Genève, vol. 26, n° 1, p. 55-62.
- BIGNOT G., DEPECHE F. & MATHIEU R. (1975).- Initiation pratique à la Micropaléontologie.- *Travaux du Laboratoire de Micropaléontologie*, Université Pierre et Marie Curie, Paris, N° 4, 217 p.
- BIGNOT G. (2001).- Introduction à la micropaléontologie.- Gordon and Breach Science Publishers, Paris, 258 p.
- BLOW W.H. (1979).- The Cainozoic Globigerinida: A study of the morphology, taxonomy, evolutionary relationships and the stratigraphical distribution of some Globigerinida (mainly Globigerinacea).- 3 vols., E.J. Brill, Leiden, 1413 p.
- BOLLI H.M., SAUNDERS J.B. & PERCH-NIELSEN K. (1985).- Plankton stratigraphy.- Cambridge University Press, 1032 p.
- CARON M. (1983).- Taxonomie et phylogénie de la famille des Globotruncanidae. *In* : 2. Symposium Kreide. München 1982.- *Zitteliana*, München, (Reihe B: Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie), 10, p. 677-681.
- CHUMAKOV N.M. (1995).- Climatic zones in the middle of the Cretaceous Period.- *Stratigraphy and Geological Correlation*, Moscow, vol. 3, p. 3-14.
- FRAKES L.A. (1999).- Estimating the global thermal state from Cretaceous sea surface and continental temperature data. *In* : BARRERA E. & JOHNSON C.C. (eds.), *Evolution of the Cretaceous ocean-climate system*.- *Geological Society of America, Special Paper*, Boulder, vol. 332, p. 49-57.
- GIBSON T.G. (1989).- Planktonic benthonic foraminiferal ratios: modern patterns and Tertiary applicability.- *Marine Micropaleontology*, Amsterdam, vol. 15, n° 1-2, p. 29-52.
- HART M.B. (2000).- Climatic modelling in the Cretaceous using the distribution

- of planktonic Foraminifera. *In* : HART M.B. (ed.), *Climates: Past and Present.- Geological Society, Special Publication*, London, n° 181, p. 33-41.
- HART M., HUDSON W. & SMART C.W. (2007).- Palaeobiogeography of early planktonic foraminifera.- 1^{er} Symposium international de Paléobiogéographie (Paris, 10-13 juillet 2007), Résumés, p. 47.
- HEMBELEN C., SPINDLER M. & ANDERSON O.R. (1989).- Modern planktonic foraminifera.- Springer-Verlag, New-York, xiv + 363 p.
- HOTTINGER L. (2006).- Illustrated glossary of terms used in foraminiferal research.- *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology*, Brest, Memoir 2006/02 (**CG2006_M02**), 126 p.
- LANGER M.R. (1999).- Origin of foraminifera: Conflicting molecular and paleontological data?.- *Marine Micropaleontology*, vol. 38, p. 1-5.
- LECOINTRE G. & LE GUYADER H. (2001).- Classification phylogénétique du Vivant.- Ed. Belin, 544 p. + annexes.
- LISTER J.J. (1895).- VIII. Contributions to the life-history of the foraminifera.- *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, vol. 186, p. 401-453, pls. 6-9.
- LOEBLICH A. & TAPPAN H. (1987).- Foraminiferal genera and their classification.- Van Nostrand Reinhold, New York, vol. 1, 970 p. ; vol. 2, 212 p. + 847 pls.
- MARGULIS L., GOULD S.J., SCHWARTZ K.V. & MARGULIS A.R. (1998).- Five kingdoms: An illustrate guide to the phyla of life on Earth.- Freeman & Co, New York, 448 p.
- MASURE E., VRIELYNCK B. & FIET N. (2003).- Les Dinoflagellés et le gradient de température des eaux océaniques de surface à l'Albien supérieur. *In* : Bassins crétacés de France et d'Europe occidentale.- Séance spécialisée de la Société Géologique de France, 6-7 novembre 2003, résumé.
- MATHIEU R. (1986).- Sédiments et foraminifères actuels de la marge continentale atlantique du Maroc.- Thèse de Doctorat d'État ès Sciences naturelle, Université Pierre et Marie CURIE, Paris 6 ; *Mémoires des Sciences de la Terre*, Paris, n° 86-14, 419 p.
- MATHIEU R. (1988).- Foraminifères actuels et résurgences côtières sur la marge continentale atlantique du Maroc. *In* : Benthos'86.- *Revue de Paléobiologie*, Genève, vol. spécial, n° 2, Partie II, p. 845-850.
- MOULLADE M., BELLIER J.-P. & TRONCHETTI G. (2002).- Hierarchy of criteria, evolutionary processes and taxonomic simplification in the classification of Lower Cretaceous planktonic Foraminifera.- *Cretaceous Research*, London, vol. 23, n° 1, p. 111-148.
- MURRAY J.W. (1991).- Ecology and palaeoecology of benthic foraminifera.- Longman Scientific & Technical, 397 p.
- PAWLOWSKI J., HOLZMANN M., BERNEY C., FAHRNI J., GOODAY A.J., CEDHAGEN T., HABURA A. & BOWSER S.S. (2003).- The evolution of early Foraminifera.- *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, vol. 100, n° 20, p. 11494-11498.
- SARTORIO D. & VENTURINI S. (1988).- Southern Tethys biofacies.- Agip, San Do-

nato Milanese, 235 p.

SEN GUPTA B.K. (1999).- Systematics of modern Foraminifera. *In*: SEN GUPTA B.K. (ed.), Modern Foraminifera.- Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 7-36.

SKELTON W., SPICER R.A., KELLEY S.P. & GIMOUR L. (2003).- The Cretaceous world.- The Open University, Cambridge University Press, 360 p.

Plates

Planches

Plate 1: SEM views of representative morphotypes of the genera *Spiroplectammina* (a), *Bigenerina* (b-c), *Quinqueloculina* (d and g), *Parasorites* (e: oblique view; f: lateral view), *Borelis* (h), *Peneroplis* (i: lateral view; j: oblique view), *Spirolina* (k) - Atlantic margin off Morocco. Graphical scales = 100 μm .

Planche 1 : Vues au MEB de morphotypes représentatifs des genres *Spiroplectammina* (a), *Bigenerina* (b-c), *Quinqueloculina* (d et g), *Parasorites* (e : vue oblique ; f : vue latérale), *Borelis* (h), *Peneroplis* (i : vue latérale ; j : vue oblique), *Spirolina* (k) - Marge atlantique du Maroc. Échelles graphiques = 100 μm .

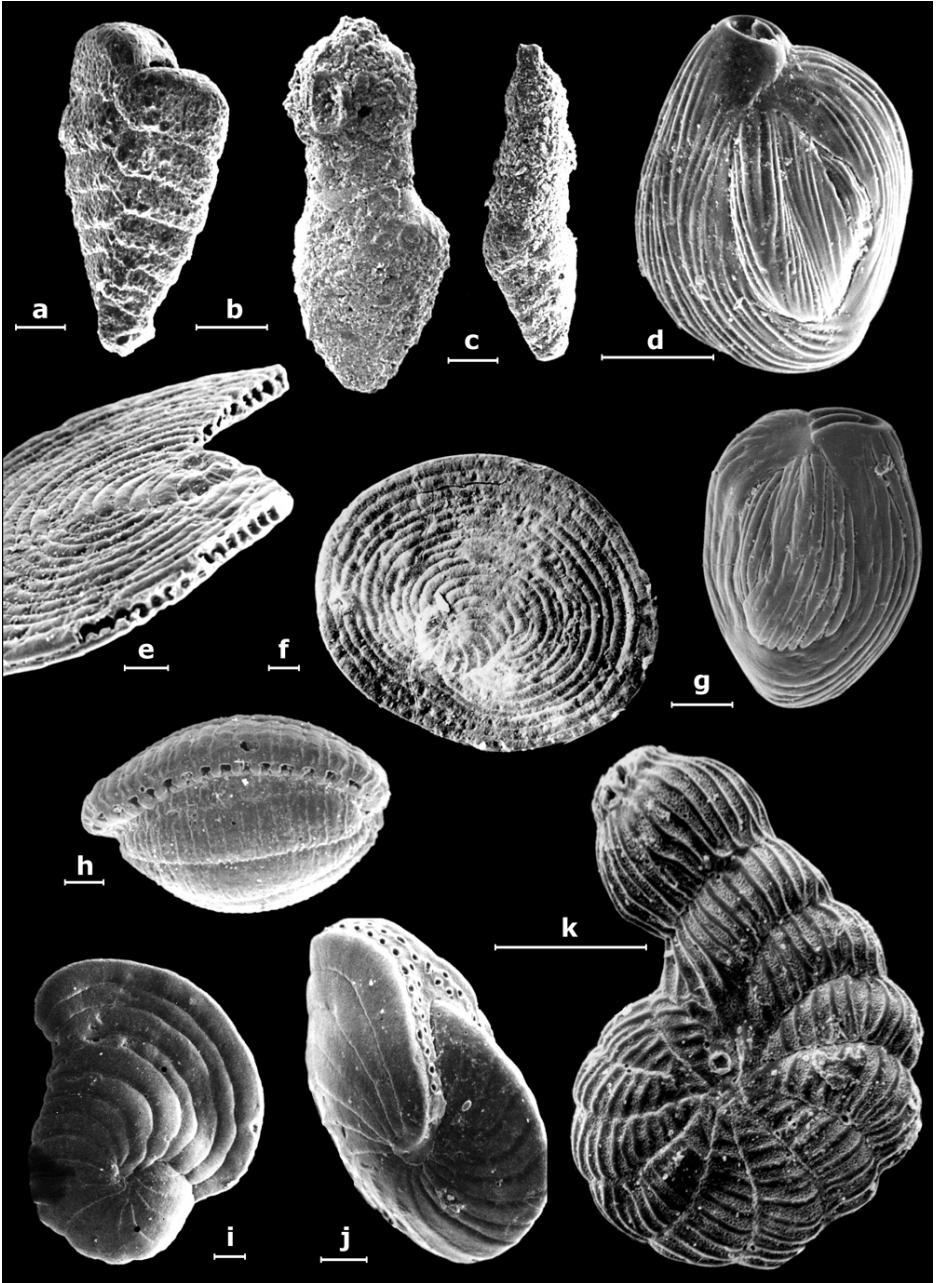


Plate 2: SEM views of representative morphotypes of the genera *Oolina* (a), *Bulimina* (b: in MATHIEU, 1986, Pl. 8, fig. 10), *Uvigerina* (c: lateral view in MATHIEU, 1986, Pl. 9, fig. 10), *Lagena* (d), *Fissurina* (e: oblique view; g: apical view), *Lenticulina* (f: in MATHIEU, 1986, Pl. 6, fig. 10), *Dentalina* (h), *Amphicoryna* (i), *Bolivina* (j-m) - Atlantic margin off Morocco. Graphical scales = 100 µm.

Planche 2 : Vues au MEB de morphotypes représentatifs des genres *Oolina* (a), *Bulimina* (b : in MATHIEU, 1986, Pl. 8, fig. 10), *Uvigerina* (c : vue latérale in MATHIEU, 1986, Pl. 9, fig. 10), *Lagena* (d), *Fissurina* (e : vue oblique ; g : vue apicale), *Lenticulina* (f : in MATHIEU, 1986, Pl. 6, fig. 10), *Dentalina* (h), *Amphicoryna* (i), *Bolivina* (j-m) - Marge atlantique du Maroc. Échelles graphiques = 100 µm.

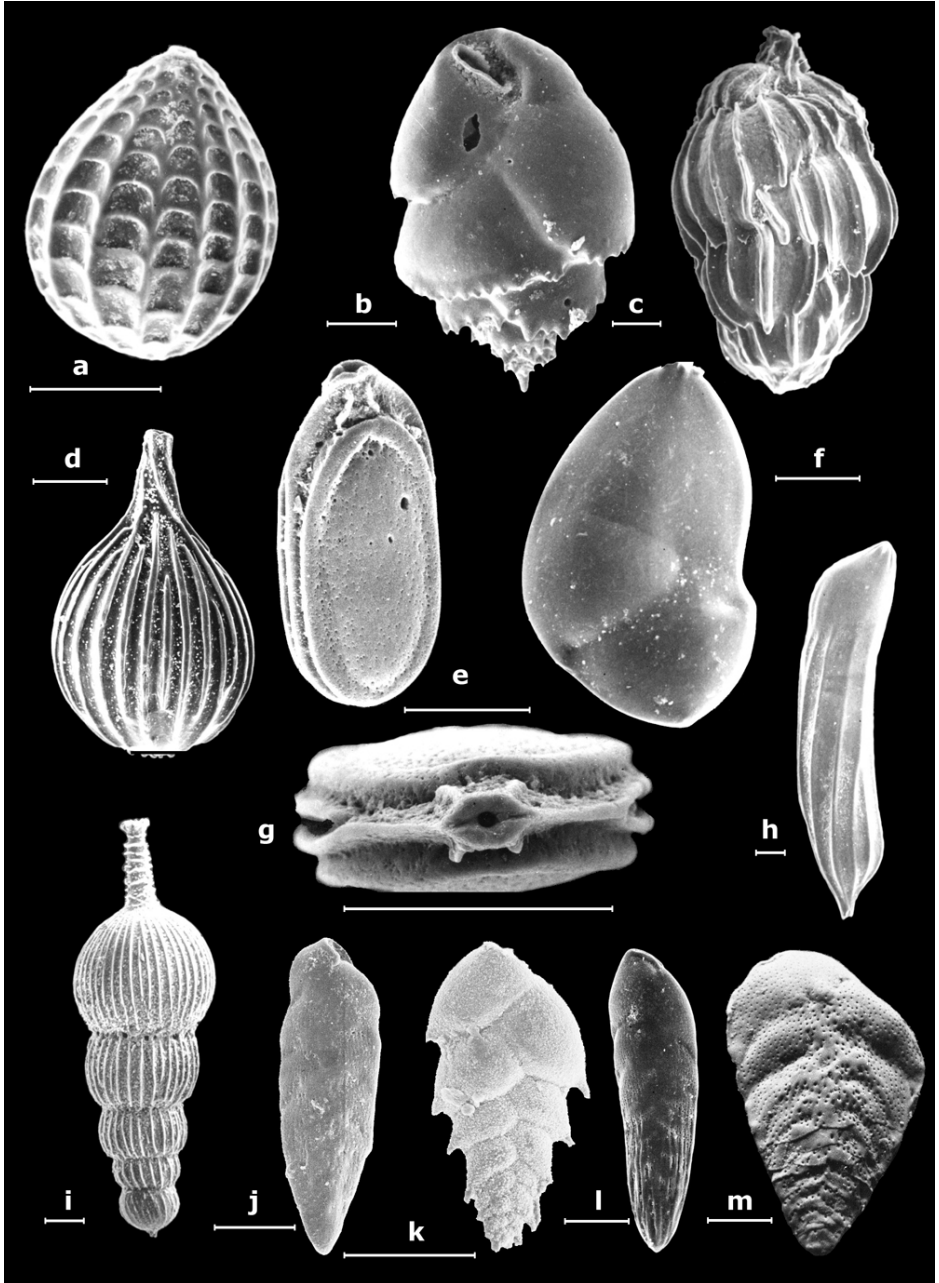


Plate 3: SEM views of representative morphotypes of the genera *Cassidulina* (a: spiral face in MATHIEU, 1986, Pl. 10, fig. 7; b: umbilical face), *Gyroidina* (c: umbilical face; d: profile in MATHIEU, 1986, Pl. 17, fig. 5; e: spiral face in MATHIEU, 1986, Pl. 17, fig. 4), *Amphistegina* (f: umbilical face), *Melonis* (g: lateral view in MATHIEU, 1986, Pl. 14, fig. 10; h: profile in MATHIEU, 1986, Pl. 14, fig. 12) - Atlantic margin off Morocco. Graphical scales = 100 μm , except in f = 500 μm .

Planche 3 : Vues au MEB de morphotypes représentatifs des genres *Cassidulina* (a : face spirale in MATHIEU, 1986, Pl. 10, fig. 7 ; b : face ombilicale), *Gyroidina* (c : face ombilicale ; d : profil in MATHIEU, 1986, Pl. 17, fig. 5 ; e : face spirale in MATHIEU, 1986, Pl. 17, fig. 4), *Amphistegina* (f : face ombilicale), *Melonis* (g : vue latérale in MATHIEU, 1986, Pl. 14, fig. 10 ; h : profil in MATHIEU, 1986, Pl. 14, fig. 12) - Marge atlantique du Maroc. Échelles graphiques = 100 μm , sauf f = 500 μm .

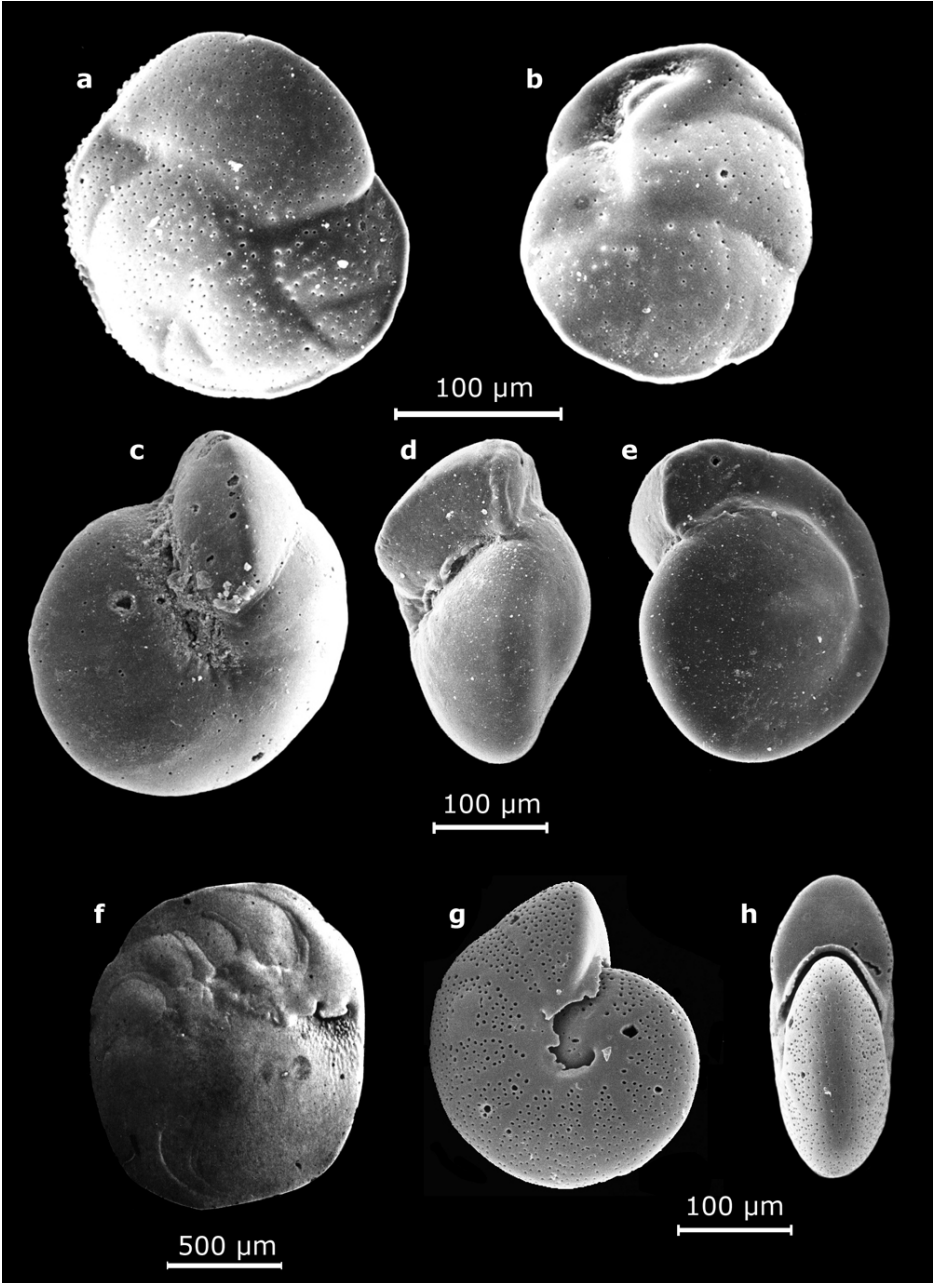


Plate 4: SEM views of representative morphotypes of the genera *Heterolepa* (a: umbilical face; b: profile in MATHIEU, 1986, Pl. 15, fig. 3; c: spiral face), *Ammonia* (d: umbilical face; e: spiral face), *Criboelphidium* (f: oblique view), *Elphidium* (g: lateral view in MATHIEU, 1986, Pl. 16, fig. 10; h: oblique view in MATHIEU, 1986, Pl. 16, fig. 11; i: detail of h) - Atlantic margin off Morocco. Graphical scales = 100 μ m.

Planche 4 : Vues au MEB de morphotypes représentatifs des genres *Heterolepa* (a : face ombilicale ; b : profil in MATHIEU, 1986, Pl. 15, fig. 3 ; c : face spirale), *Ammonia* (d : face ombilicale ; e : face spirale), *Criboelphidium* (f : vue oblique), *Elphidium* (g : vue latérale in MATHIEU, 1986, Pl. 16, fig. 10 ; h :vue oblique in MATHIEU, 1986, Pl. 16, fig. 11 ; i : détail de h) - Marge atlantique du Maroc. Échelles graphiques = 100 μ m.

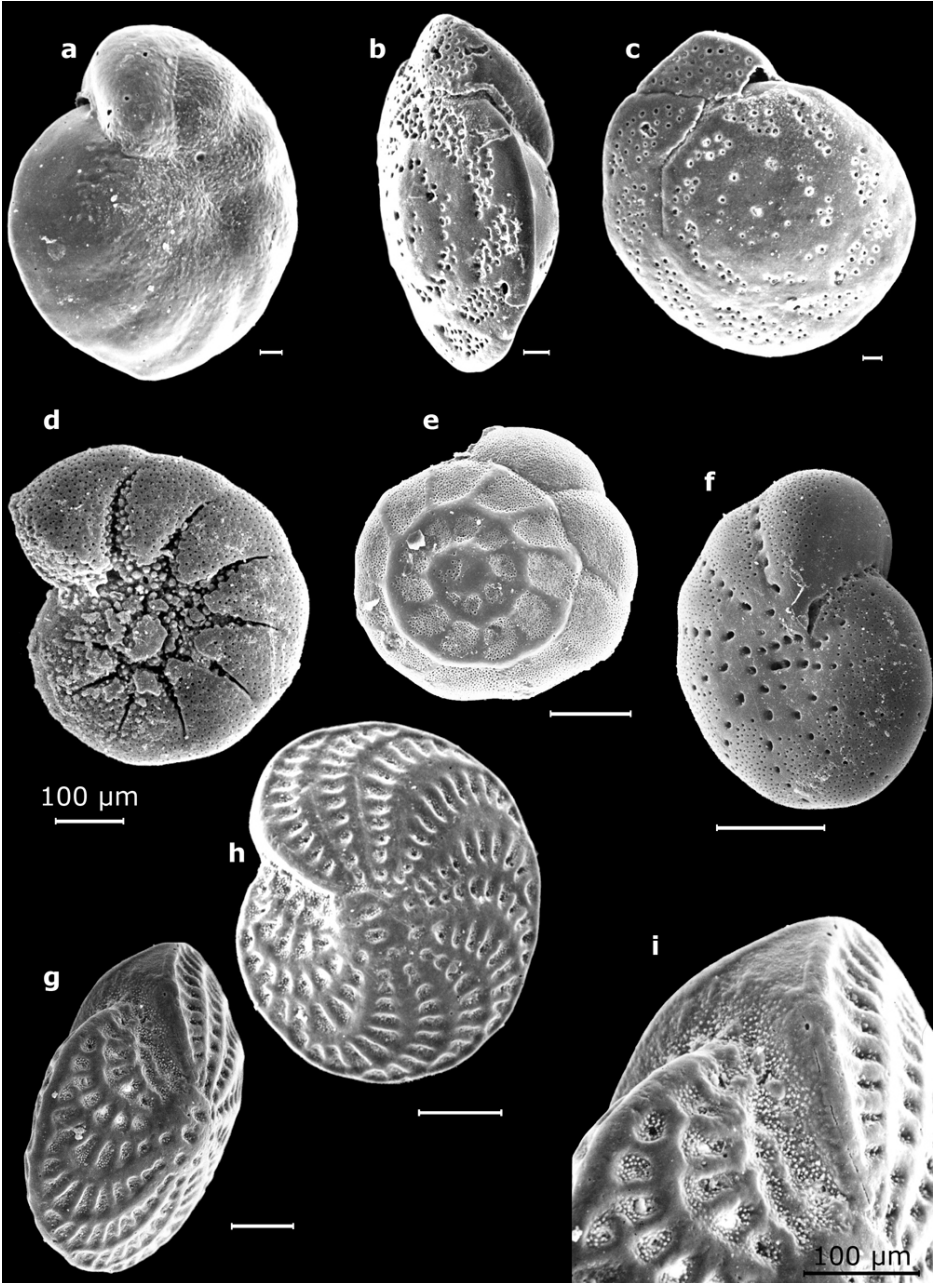


Plate 5: SEM views of representative morphotypes of the genera *Operculina* (a: lateral view), *Planorbulina* (b: umbilical face in MATHIEU, 1986, Pl. 14, fig. 2; d: spiral face in MATHIEU, 1986, Pl. 14, fig. 1), *Spirillina* (c: lateral view), *Astrononion* (e: oblique view in MATHIEU, 1986, Pl. 14, fig. 7) - Atlantic margin off Morocco. Graphical scales = 100 μm , except in a = 500 μm .

Planche 5 : Vues au MEB de morphotypes représentatifs des genres *Operculina* (a : vue latérale), *Planorbulina* (b : face ombilicale in MATHIEU, 1986, Pl. 14, fig. 2 ; d : face spirale in MATHIEU, 1986, Pl. 14, fig. 1), *Spirillina* (c : vue latérale), *Astrononion* (e : vue oblique in MATHIEU, 1986, Pl. 14, fig. 7) - Marge atlantique du Maroc. Échelles graphiques = 100 μm , sauf a = 500 μm .

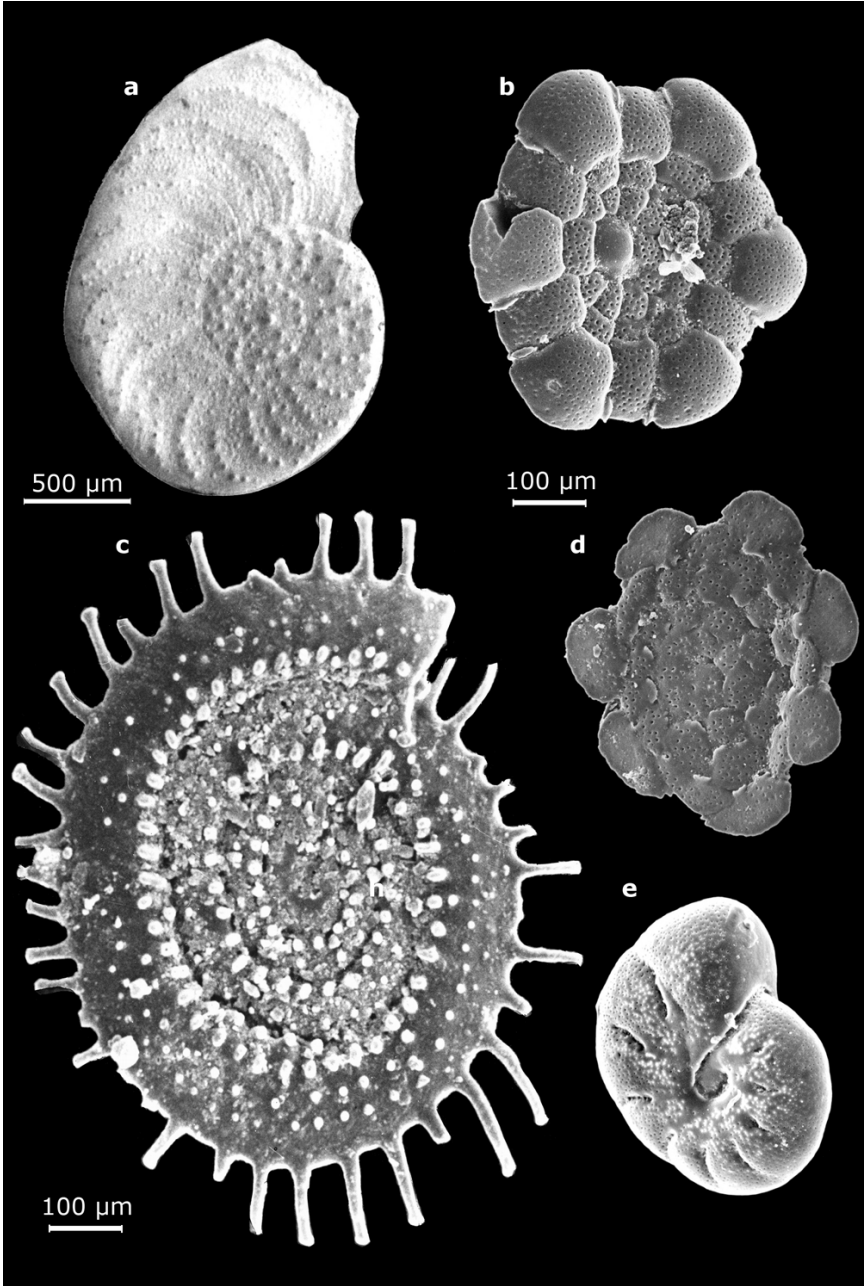


Plate 6: SEM views of representative morphotypes of the genera *Globigerinoides* (a: spiral view; b: spiral view in MATHIEU, 1986, Pl. 18, fig. 3), *Neogloboquadrina* (c: umbilical view), *Globigerinella* (d: lateral view in MATHIEU, 1986, Pl. 18, fig. 5), *Globigerina* (e: umbilical view in MATHIEU, 1986, Pl. 18, fig. 7), *Orbulina* (f: expanded view in MATHIEU, 1986, Pl. 18, fig. 1), *Globorotalia* (g: umbilical view; h: profile in MATHIEU, 1986, Pl. 19, fig. 11) - Atlantic margin off Morocco. Graphical scales = 100 μm .

Planche 6 : Vues au MEB de morphotypes représentatifs des genres *Globigerinoides* (a : vue spirale ; b: vue spirale in MATHIEU, 1986, Pl. 18, fig. 3), *Neogloboquadrina* (c : vue ombilicale), *Globigerinella* (d : vue latérale in MATHIEU, 1986, Pl. 18, fig. 5), *Globigerina* (e : vue ombilicale in MATHIEU, 1986, Pl. 18, fig. 7), *Orbulina* (f : vue éclatée in MATHIEU, 1986, Pl. 18, fig. 1), *Globorotalia* (g : vue ombilicale ; h : profil in MATHIEU, 1986, Pl. 19, fig. 11) - Marge atlantique du Maroc. Échelles graphiques = 100 μm .

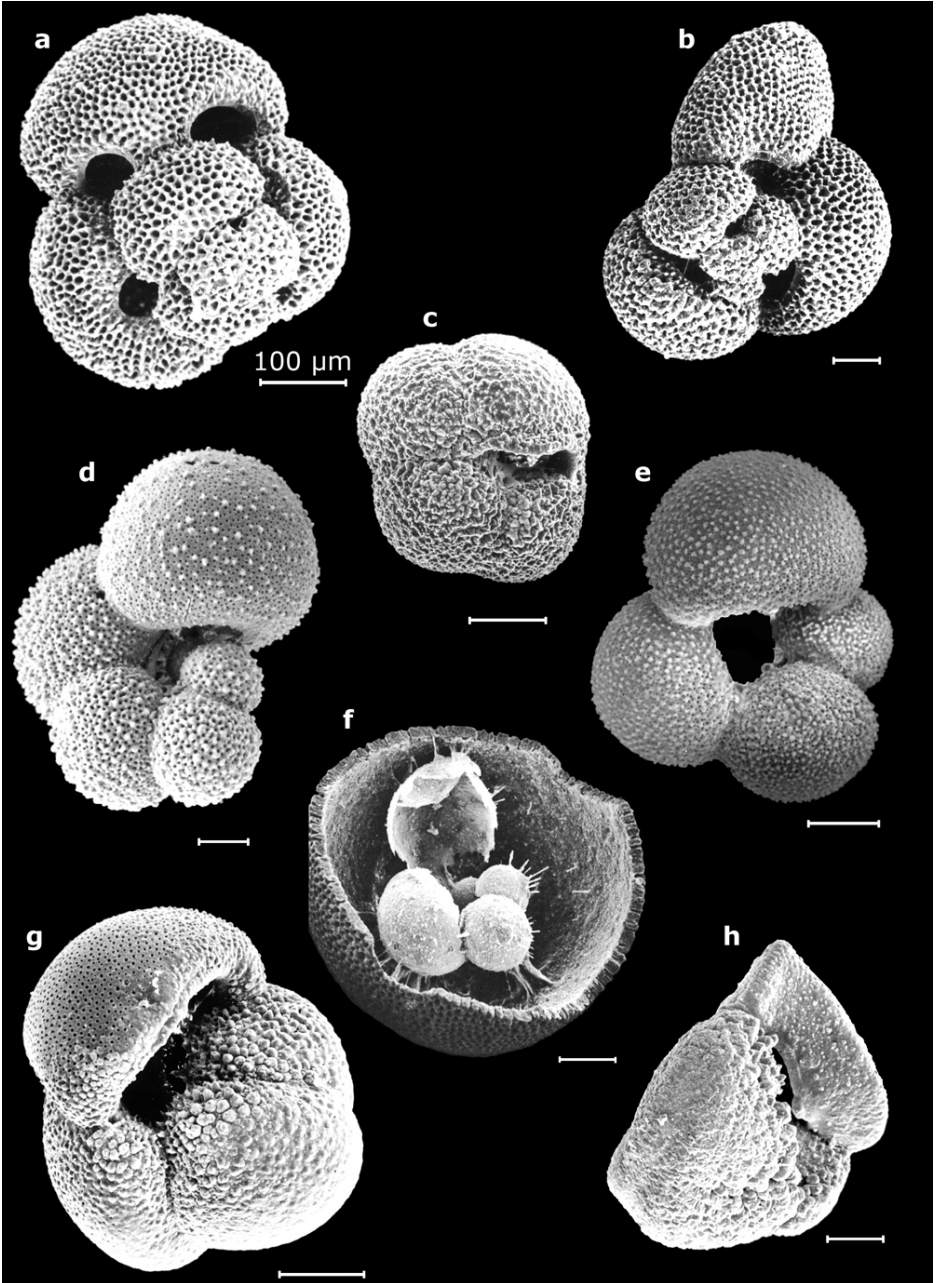


Plate 7: SEM views of representative morphotypes of the genera *Ticinella* (a: spiral face; b: profile; c: umbilical face), *Biticinella* (d et f: lateral faces; e: profile), *Rotalipora* (g: spiral face; h: profile; i: umbilical face; j: detail of g, main aperture and supplementary apertures) - ODP Leg 171B, Site 1050. Graphical scales = 100 μm .

Planche 7 : Vues au MEB de morphotypes représentatifs des genres *Ticinella* (a : face spirale ; b : profil ; c : face ombilicale), *Biticinella* (d et f : faces latérales ; e : profil), *Rotalipora* (g : face spirale ; h : profil ; i : face ombilicale ; j : détail de g, ouverture principale et ouvertures supplémentaires) - ODP Leg 171B, Site 1050. Échelles graphiques = 100 μm .

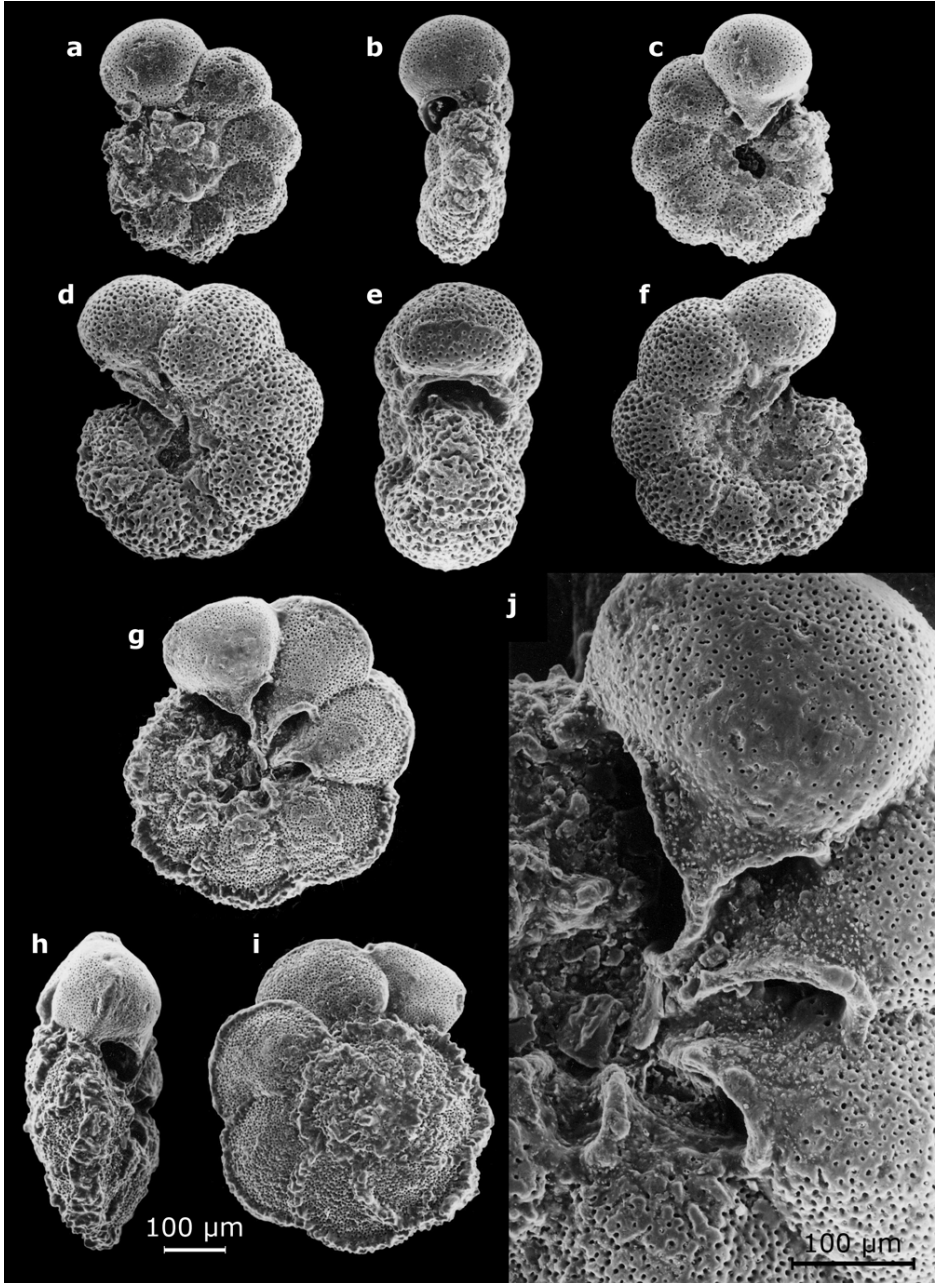


Plate 8: SEM views of representative morphotypes of the genera *Rotalipora* (a: umbilical face; b: profile; c: spiral face), *Helvetoglobotruncana* (d: umbilical face; e: profile; f: spiral face), *Planomalina* (g and i: lateral faces; h: profile) - ODP Leg 171B, Site 1050. Graphical scales = 100 μm .

Planche 8 : Vues au MEB de morphotypes représentatifs des genres *Rotalipora* (a : face ombilicale ; b : profil ; c : face spirale), *Helvetoglobotruncana* (d : face ombilicale ; e : profil ; f : face spirale), *Planomalina* (g et i : faces latérales ; h : profil) - ODP Leg 171B, Site 1050. Échelles graphiques = 100 μm .

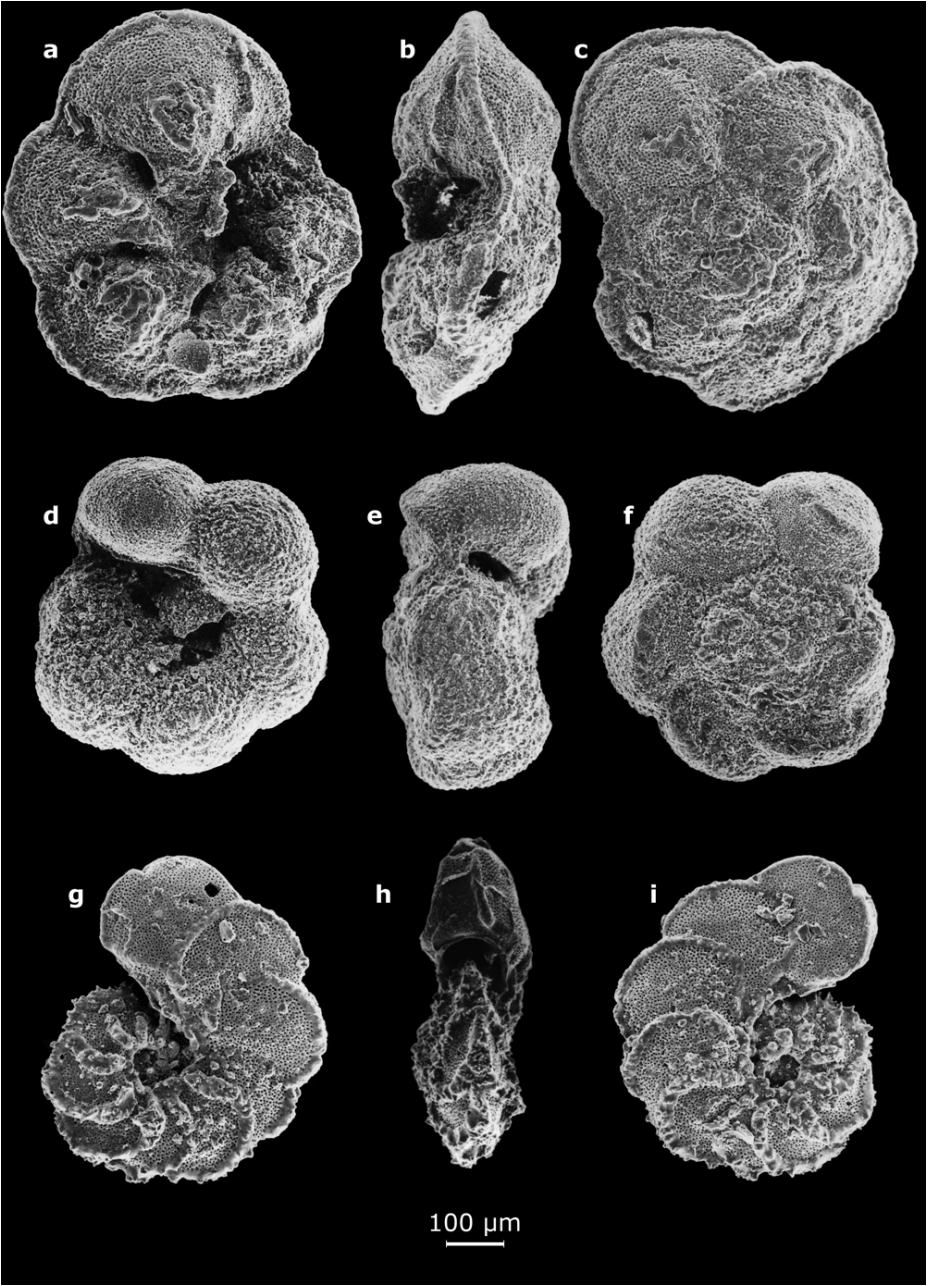


Plate 9: SEM views of representative morphotypes of the genera *Praeglobotruncana* (a: umbilical face; b: profile; c: spiral face), *Dicarinella* (d: umbilical face; e: profile; f: spiral face), *Contusotruncana* (g: umbilical face; h: profile; i: spiral face) - ODP Leg 171B, Site 1050. Graphical scales = 100 μm .

Planche 9 : Vues au MEB de morphotypes représentatifs des genres *Praeglobotruncana* (a : face ombilicale ; b : profil ; c : face spirale), *Dicarinella* (d : face ombilicale ; e : profil ; f : face spirale), *Contusotruncana* (g : face ombilicale ; h : profil ; i : face spirale) - ODP Leg 171B, Site 1050. Échelles graphiques = 100 μm .

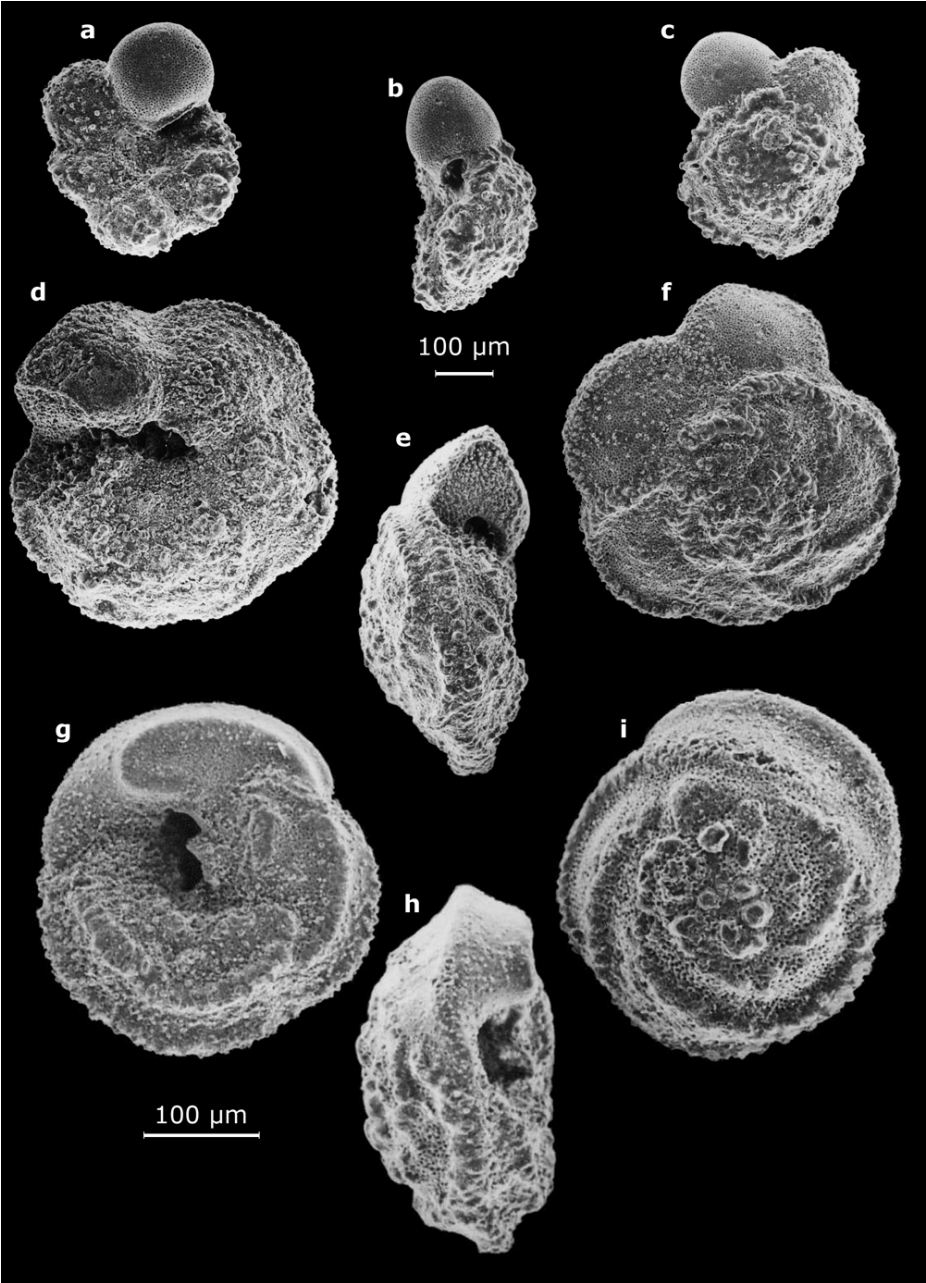
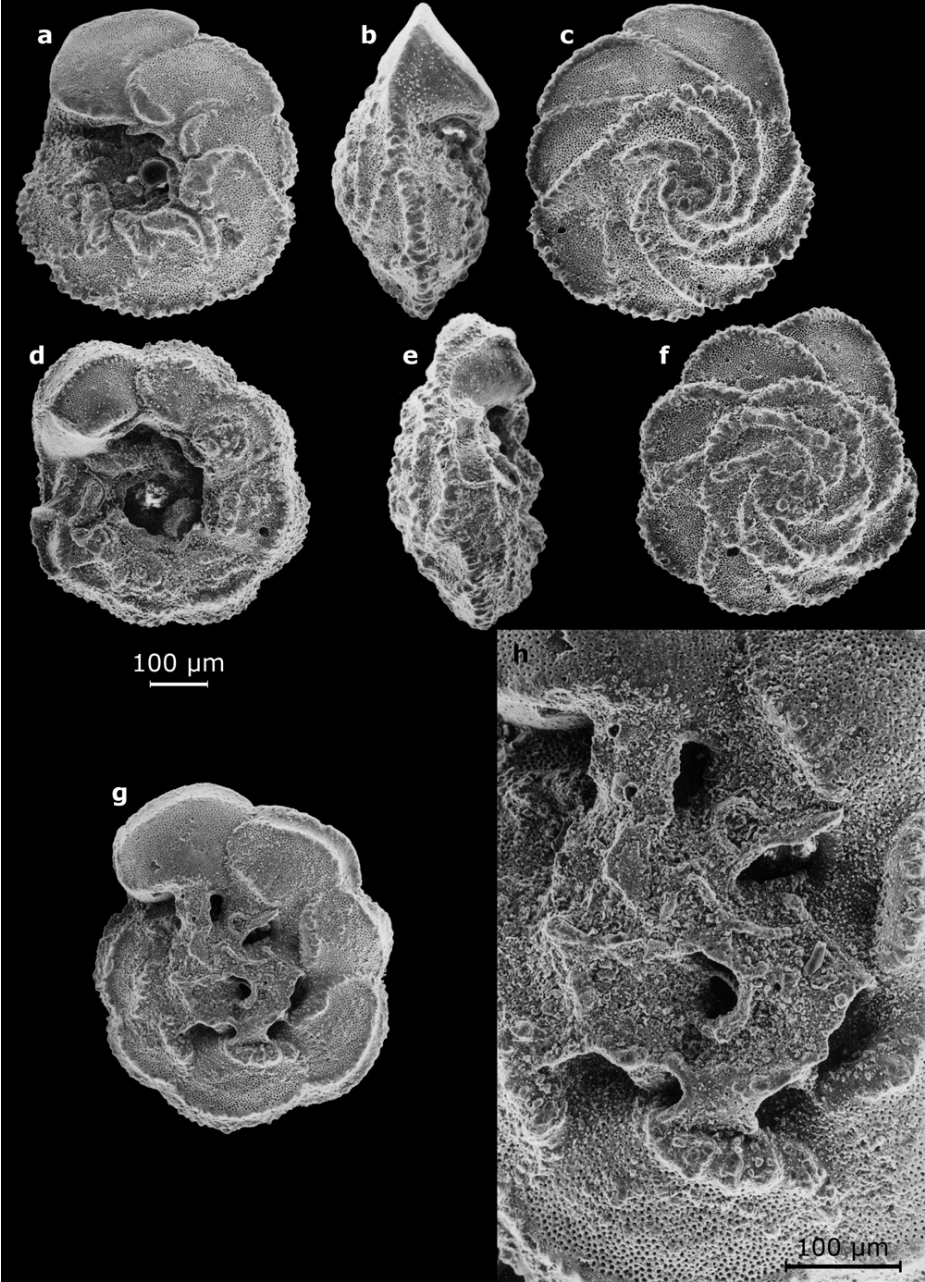


Plate 10: SEM views of representative morphotypes of the genera *Globotruncanita* (a: umbilical face; b: profile; c: spiral face), *Globotruncana* (d and g: umbilical faces; e: profile; f: spiral face; h: detail of g, umbilical plates) - ODP Leg 171B, Site 1050. Graphical scales = 100 μm .

Planche 10 : Vues au MEB de morphotypes représentatifs des genres *Globotruncanita* (a : face ombilicale ; b : profil ; c : face spirale), *Globotruncana* (d et g : faces ombilicales ; e : profil ; f : face spirale ; h : détail de g, plaques ombilicales) - ODP Leg 171B, Site 1050. Échelles graphiques = 100 μm .



Citation

BELLIER J.-P., MATHIEU R. & GRANIER B. (2010).- Short Treatise on Foraminiferology (Essential on modern and fossil Foraminifera) [Court traité de foraminiférologie (L'essentiel sur les foraminifères actuels et fossiles)].- Carnets de Géologie - Notebooks on Geology, Brest, Book 2010/02 (**CG2010_B02**), 104 p., 15 figs, 10 pls.

BELLIER J.-P., MATHIEU R. & GRANIER B. (2010).- Court traité de foraminiférologie (L'essentiel sur les foraminifères actuels et fossiles) [Short Treatise on Foraminiferology (Essential on modern and fossil Foraminifera)].- Carnets de Géologie - Notebooks on Geology, Brest, Livre 2010/02 (**CG2010_B02**), 104 p., 15 figs, 10 pls.