

Foraminifères benthiques de l'Oxfordien moyen de la plate-forme au bassin dans le Sud-Est de la France : répartition et contrôle environnemental

Autor(en): **Bouhamdi, Abdelkader / Gaillard, Christian / Ruget, Christiane**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **93 (2000)**

Heft 3

PDF erstellt am: **19.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-168825>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Foraminifères benthiques de l'Oxfordien moyen de la plate-forme au bassin dans le Sud-Est de la France. Répartition et contrôle environnemental

ABDELKADER BOUHAMDI¹, CHRISTIAN GAILLARD¹, CHRISTIANE RUGET² & LOUIS BONNET³

Key words: Benthic foraminifers, Oxfordian, Southeastern France, Paleoecology, Paleoenvironments, Paleobathymetry, Organic flux

Mots clés: Foraminifères benthiques, Oxfordien, Sud-Est de la France, Paléocéologie, Paléoenvironnements, Paléobathymétrie, Flux organique

RESUME

Le premier objectif de ce travail est de caractériser les peuplements de foraminifères benthiques le long d'un transect plate-forme/bassin au cours de l'Oxfordien moyen dans le Sud-Est de la France. Ce transect s'appuie sur sept coupes corrélables au banc près permettant de comparer des prélèvements de milieux différents mais parfaitement isochrones. Un inventaire détaillé de 94 taxons est donné pour la zone à Transversarium et quatre associations de foraminifères sont proposées pour caractériser les domaines de bassin, de talus, de plate-forme distale et de plate-forme proximale. Les agglutinants, les spirillines et les lenticulines sont les composants majeurs de la microfaune benthique. La détermination de leurs proportions permet une estimation paléobathymétrique relative. En accord avec les travaux récents sur l'écologie des foraminifères, les facteurs écologiques tels l'abondance des ressources trophiques et la compétition semblent jouer un rôle déterminant dans la distribution de ces microorganismes. Enfin, la microfaune particulière du site de Beauvoisin conforte les hypothèses avancées précédemment sur l'origine des pseudobiohermes qui le caractérisent en accréditant l'idée d'une production primaire chimiosynthétique localisée.

ABSTRACT

The aim of this work is to characterize the associations of benthic foraminifera from the shelf to the basin in southeastern France during Middle Oxfordian time. Seven well correlated sections allow the comparison of samples from different but perfectly isochronous environments. A detailed inventory of 94 taxa is given for the Transversarium zone and 4 associations are proposed to characterize respectively the basin, the slope, the outer shelf and the inner shelf. Agglutinated foraminifera, spirillinids and lenticulinids are the main components of the benthic microfauna. The calculation of their percentage allows to estimate the relative bathymetry. According to recent works on foraminifer ecology, the main controlling factors seem to be food supply and competition. The peculiar microfauna from Beauvoisin is explained by a localized chemosynthetic primary production. This is consistent with the previous hypothesis concerning the origin of the pseudobioherms which characterize this locality.

1. Introduction

Les foraminifères présentent un intérêt particulier pour l'analyse des environnements marins actuels et fossiles. Ils sont en effet généralement présents et souvent nombreux dans tous les types de milieux depuis les plus littoraux jusqu'aux plus profonds. Après des études basées uniquement sur la taxonomie, les recherches récentes se sont intéressées à la morphologie des tests et au mode de vie des foraminifères avec des résultats pertinents sur les groupes morphofonctionnels (Chamney 1976; Severin 1983; Jones & Charnok 1985; Bernhard 1986; Corliss 1985, 1991; Corliss & Chen 1988; Corliss & Fois 1990; Corliss & Emersson 1990). Avec le concept des masses d'eau,

la température et la salinité des eaux furent d'abord considérées comme les principaux facteurs contrôlant la distribution spatio-temporelle de ces microorganismes (Jennings & Helgadottir 1994; Mitchell 1996). Puis il est apparu que d'autres facteurs avaient sans doute un rôle plus déterminant, par exemple l'abondance des ressources trophiques et le taux d'oxygène dissous; il s'agit du nouveau concept du flux organique (Altenbach 1988, 1992; De Stigter et al. 1998; Jorissen et al. 1992, 1995; Barmawidjaja et al. 1992; Sjoerdsma & Van der Zwaan 1992; Smart et al. 1994; Van der Zwaan 1982; Van der Zwaan et al. 1999; Loubere 1996, 1997; Gooday 1994; Gooday & Rathburn 1999).

¹ UFR des Sciences de la Terre et ERS 2042 du CNRS - Paléontologie stratigraphique et Paléocéologie, Université Claude Bernard - LYON I, 27-43 Bd du 11 Novembre, F-69622 Villeurbanne Cedex, France. E-mail: Christian.Gaillard@univ-lyon1.fr.

² Chipier, Route de Pimotin, F-69420 - Tupin et Semons, France.

³ Laboratoire d'écologie terrestre, UMR 5552, Université Paul-Sabatier - Toulouse III, 39 allées Jules Guesde, F-31077 Toulouse Cedex, France.

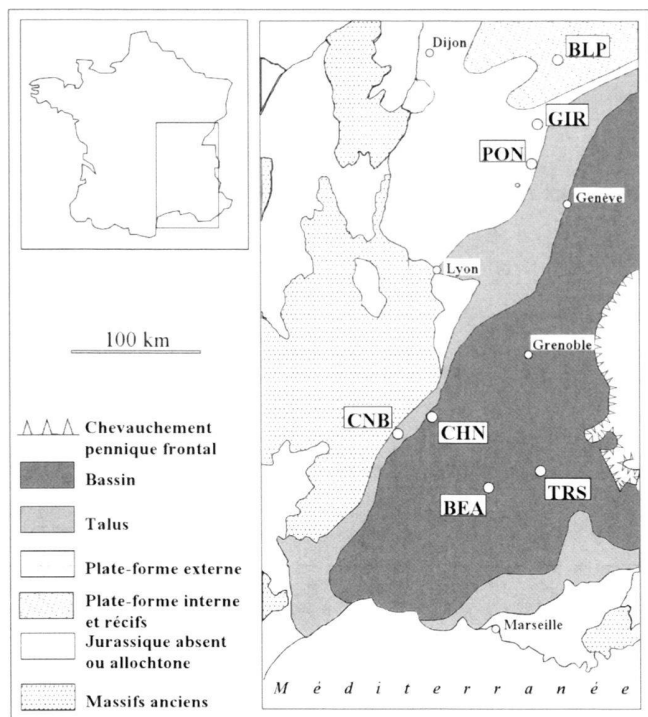


Fig. 1. Situation des coupes étudiées et paléogéographie du Sud-Est de la France pendant la zone à *Transversarium* (d'après Enay et al., 1984, modifié).
Fig. 1. Location of the studied sections and paleogeography of southeastern France during the *Transversarium* zone (after Enay et al., 1984, modified).

L'objectif de ce travail, focalisé sur le Jurassique supérieur (Oxfordien moyen), s'inscrit dans la problématique actuelle de la micropaléontologie et consiste en deux points. Il s'agit d'abord de caractériser les peuplements de foraminifères benthiques le long d'un transect plate-forme/bassin parfaitement isochrone. Il s'agit ensuite d'identifier les principaux facteurs déterminant la répartition ainsi mise en évidence. Ce travail s'inscrit dans le cadre du programme du Groupe Français d'Etude du Jurassique (GFEJ) axé sur la caractérisation des paléomilieus et l'identification de marqueurs paléoenvironnementaux. Pour disposer des données les plus fiables, il concerne une séquence sédimentaire bien individualisée lithostratigraphiquement, bien calée biostratigraphiquement et exprimée dans des milieux très divers, depuis des environnements à madréporaires jusqu'à des environnements marins profonds. Il s'agit de la séquence «argovienne» de l'Oxfordien moyen très bien exposée dans le bassin du Sud-Est de la France et sa bordure.

II. Le cadre de l'étude

1. Le bassin du Sud-Est et sa bordure

La paléogéographie et la répartition des divers faciès de l'Oxfordien moyen dont la signification paléoenvironnementale est

largement admise depuis la dernière synthèse géologique du Sud-Est de la France (Enay et al. 1984) est schématisée en figure 1. A l'Oxfordien moyen, un bassin est bien individualisé dans le Sud-Est de la France (Baudrimont & Dubois 1977; Enay et al. 1980, 1984; Debrand-Passard et al. 1984). Il s'agit d'un bassin intracratonique subsident, généralement considéré comme assez profond et s'ouvrant à l'Est sur la Téthys ligure. Après une phase de rifting au Lias et au Dogger, ce bassin connaît un répit tectonique et voit son remplissage s'homogénéiser progressivement au cours de l'Oxfordien (Lemoine 1985; Lemoine & Graciansky 1988). Succédant à l'épaisse formation des «Terres Noires», les premières alternances calcaireo-marneuses marquent la séquence «argovienne», objet de cette étude. Au cœur du bassin, se produisent des mouvements tectoniques distensifs (Dardeau et al. 1988; 1990), ainsi que des manifestations d'abord considérées comme hydrothermales (Lemoine et al. 1982). Il s'agit en fait de remontées ponctuelles de fluides profonds dont l'origine et la nature ne sont pas encore clairement démontrées mais permettant une chimiosynthèse sur le fond marin. Cela conduit à la formation d'«oasis de vie» fossilisés sous forme de lentilles carbonatées riches en bivalves et définies sous le nom de pseudobiohermes (Gaillard et al. 1985, 1992; Gaillard & Rolin 1986, 1988; Rolin 1987; Rolin et al. 1990; Peckmann et al. 1999). La bordure du bassin est bien individualisée en particulier dans le secteur ardéchois où la sédimentation plus condensée et l'apparition d'un faciès grumeleux à stromatolites traduisent une pente sédimentaire (Bourseau & Elmi 1980; Dromart 1986, 1989; Dromart & Elmi 1986; Dromart et al. 1994). Au-delà de ce talus, se trouve une vaste plate-forme bien développée dans le domaine jurassien. La plate-forme externe est le lieu d'une sédimentation argilo-carbonatée alternante marquée par la présence, uniquement dans sa partie distale, de bioconstructions à spongiaires siliceux et stromatolites caractérisées par un benthos abondant et diversifié (Enay 1966; Gaillard 1983, 1984). La plate-forme interne est marquée par l'apparition des madréporaires qui forment des biostromes ou des biohermes où se concentre aussi une riche faune benthique (Enay 1966; Gaillard 1983; Enay et al. 1988, Contini 1994). Du centre du bassin à la plate-forme externe, la série oxfordienne se caractérise par des dépôts très fins. Il s'agit de marnes grises (40% à 60% de CaCO_3) alternant avec des calcaires micritiques (70% à 90% de CaCO_3). La coupe de Trescléoux illustre bien cette sédimentation. Dans le domaine étudié, tous les faciès particuliers (faciès «grumeleux», pseudobiohermes, biohermes à spongiaires et stromatolites) sont caractérisés par une matrice micritique. Le passage latéral des édifices bioconstruits à la série stratifiée est évident et rapide. Seuls, les dépôts de la plate-forme interne voient se développer les faciès plus franchement carbonatés et plus grossiers (calcarénites, calcaires oolithiques ...). La macrofaune benthique est abondante et diversifiée sur la plate-forme, en situation proximale (faciès à madréporaires) et sur sa bordure distale (faciès à spongiaires). Elle l'est aussi, dans une moindre mesure, dans le bassin, au droit des pseudobiohermes.

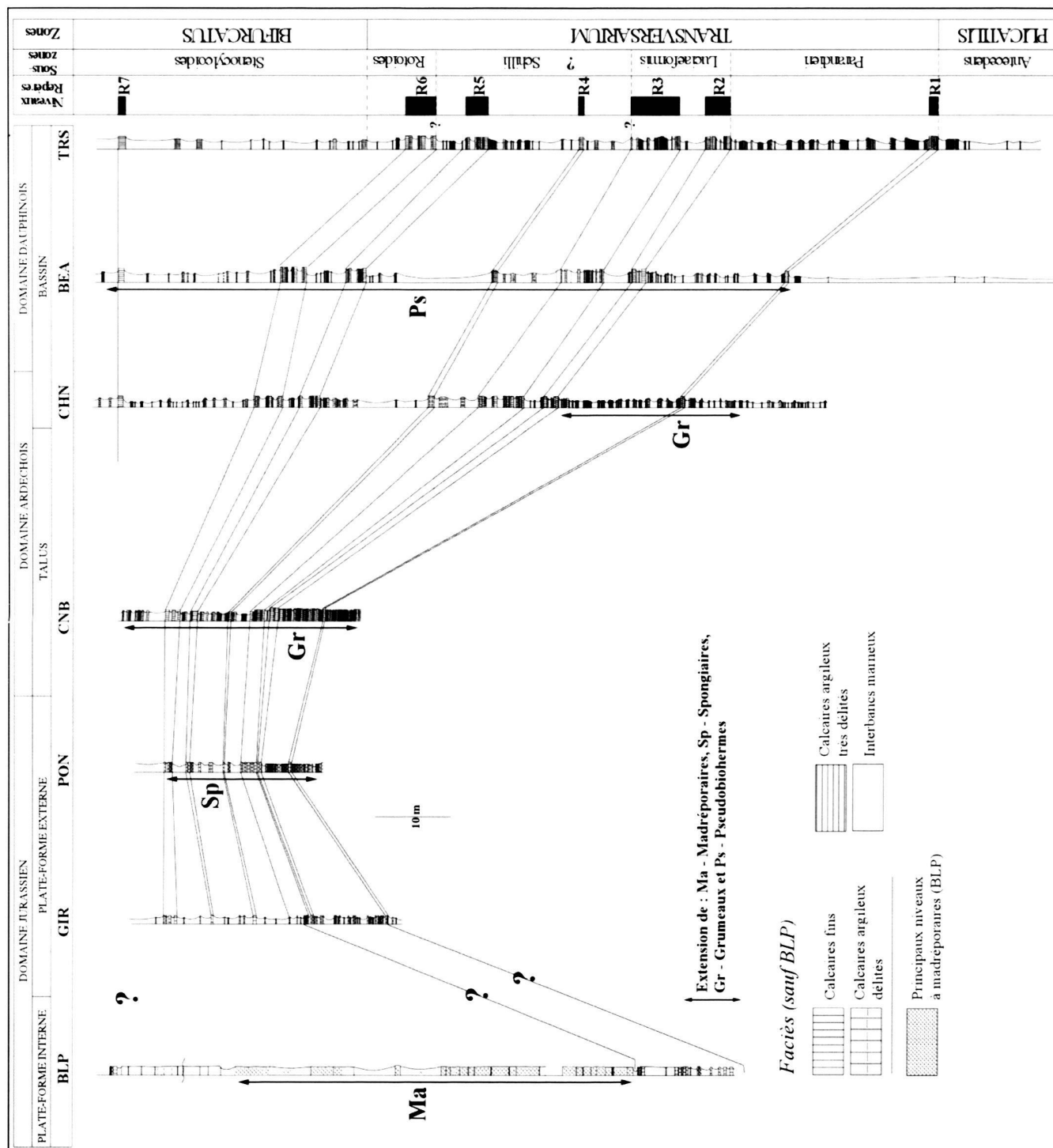


Fig. 2. Coupes étudiées: stratigraphie et corrélations.
Fig. 2. Studied sections: stratigraphy and correlations.

Environnements		Bassin		Talus	Plate-forme distale		Pf. proximale	
Coupes		TRS	BEA	CHN	CNB	PON	GIR	BLP
Prélèvements et niveaux repères	R7							
	It15	111c	99g	119	81	prélèvements impossibles		
	It14	107	95e	111c	77			
	It13	95	85	99	71	87	106	
	R6	89e	79e	93	65	79	98	
	It12	87d	77d	91	59		94	
	R5	83a	73c	87	55	71	92	
	It11	77a	69 _{bas}	79 _{bas}	53	69	84	
	R4	71	67	73	49	67	82	
	It7	61	57a	67b	41	?		
	It6	49	47	59a	33	53	66	
	R2	41a	37	51	29	49	60	
	It4	33	27b	39	23	35	44	
	It3	17	13	25	7	25	32	
	R1	11	9	23	5	21	28	
	It1	1	1	3c	3	11	16	

Fig. 3. Prélèvements étudiés: leur organisation en 15 transects isochrones (It1 à It15) et leur situation par rapport aux niveaux repères R1 à R7.

Fig. 3. The studied samples along 15 isochronous levels (It1 to It15) in relation to the lithologic references R1 to R7.

2. Les coupes étudiées et leur corrélation

Sept coupes disposées selon un transect Est-Ouest ont été échantillonnées. Ce sont, d'Est en Ouest et selon une logique centre de bassin – bordure (Fig. 1): la coupe de Trescléoux (TRS) située au centre du bassin; la coupe de Beauvoisin (BEA) également dans le bassin, mais dans un secteur où se développent de nombreux pseudobiohermes; la coupe du Chenier (CHN), toujours dans le bassin, mais à proximité du talus ardéchois comme en témoigne l'apparition du faciès grumeleux; la coupe de Chanabier (CNB) sur le talus avec une épaisseur réduite et un grand développement du faciès grumeleux; la coupe du Pontet (PON) en bordure de plate-forme externe lieu de développement maximum des biohermes à spongiaires et stromatolites; la coupe du Creux-de-Giron (GIR) dans un secteur plus proximal de la plate-forme externe où les dépôts sont plus épais et dépourvu de bioconstructions; la coupe de Bonnevaux-le-Prieuré (BLP) dans le secteur le plus interne du transect où se développent les faciès à madréporaires. Pour plus de précisions sur la localisation et les caractéristiques lithologiques et paléontologiques de ces coupes on se reportera, pour l'ensemble, aux travaux de Bouhamdi (2000) et du GFEJ (en cours) ainsi qu'aux travaux suivants: TRS (Gaillard et al. 1996), BEA (Bourseau 1977; Rolin 1987; Gaillard et al. 1996), CHN (Gaillard et al. 1996), CNB (Dromart 1986), PON et GIR (Enay 1966; Gaillard 1983), BLP (Contini & Rollet 1971).

Parmi les sept coupes étudiées, six montrent une succession lithologique comparable et se corrélaient très facilement (TRS, BEA, CHN; Gaillard et al. 1996) ou facilement (CNB, PON, GIR) malgré une distance d'environ 250 km entre les deux plus éloignées. Seule la coupe la plus proximale (BLP) caractérisée par le développement des dépôts carbonatés pose d'évidents problèmes de corrélation. A part cette coupe, sept bancs ou faisceaux de bancs repères, notés de R1 à R7, se reconnaissent immédiatement à l'affleurement. Au coeur du bassin, où ils sont les plus visibles, R1 est par exemple le premier

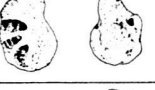
gros banc calcaire situé au toit de la formation des «Terres Noires» et R6 un ensemble très net de trois gros bancs calcaires précédant une importante vire marneuse. Ces repères lithologiques sont utilisés comme éléments de corrélation. Comme il en est de même pour la plupart des autres bancs, il est possible d'établir des corrélations «haute résolution» pour l'essentiel du transect (Fig. 2).

Les corrélations établies grâce aux niveaux repères ont été validées biostratigraphiquement par les ammonites avec une précision au niveau de la sous-zone (Gaillard et al. 1996; GFEJ en cours) selon l'échelle chronostratigraphique proposée par Cariou et al. (1991) pour la province subméditerranéenne (Fig. 2). Les niveaux repères R1 à R7 peuvent ainsi être considérés comme des isochrones. La zone à *Transversarium* débute avec le niveau repère R1 et se termine légèrement au dessus du niveau repère R6. Cela montre avec précision que le présent travail est focalisé sur la zone à *Transversarium* mais intéresse aussi l'extrême sommet de la zone à *Plicatilis* et l'extrême base de la zone à *Bifurcatus*.

III. Matériel et méthode

Ce travail a été limité à l'étude des microfaunes dégagées et ne concerne que les interbancs. La stratégie d'échantillonnage a été établie pour avoir des aperçus quasi-instantanés des peuplements sur l'ensemble du domaine paléogéographique présenté ci-dessus. Grâce aux corrélations très précises établies entre les coupes du transect, il a été possible d'échantillonner des interbancs isochrones régulièrement répartis sur l'ensemble des coupes. 15 transects isochrones, notés It 1 à It 15 ont ainsi été étudiés (Fig. 3).

Pour le dégagement de la microfaune, la technique est celle développée par Ruget et al. (1989). 500 grammes de sédiment ont été traités. Les mailles de la colonne de tamis utilisée sont: 630 – 250 – 125 – 63 micromètres. Les refus de tamis sont pesés

Classes de préservation	indices de préservation	Etat des individus	
Très bonne	5	Tests ne montrant même pas de stries	
Bonne	4	Tests striés et légèrement brisés	
Moyenne	3	Tests avec cassures et galeries	
Mauvaise	2	Tests fragmentés avec galeries très prononcées	
Très mauvaise	1	Tests réduits à de petits morceaux	

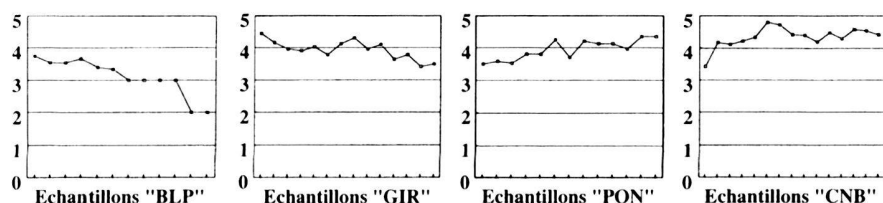


Fig. 4. Analyse taphonomique des sept coupes étudiées.
Fig. 4. Taphonomic analysis of the seven studied sections.

et traités séparément. Dans ce travail, la fraction inférieure à 125 µm n'a pas été prise en compte car elle présente à peu près la même composition et les mêmes abondances relatives que dans la fraction comprise entre 125 et 250 µm. Il en a été de même pour la fraction supérieure à 630 µm représentée uniquement par quelques éléments grossiers du sédiment. En revanche, les fractions comprises entre 125 et 250 µm et entre 250 et 630 µm ont été examinées en détail avec une prise en compte de l'ensemble de la biophasse (microorganismes, microorganites, bioclastes...). Chaque tri n'a été arrêté qu'après atteinte de la constante de récolte. Tous les microorganismes ont été inventoriés et dénombrés. Pour évaluer l'abondance absolue de la microfaune, une correction a été introduite dans le cas d'un tri partiel de résidu de lavage. Elle consiste à estimer le nombre «N» de microorganismes théoriquement présents dans la totalité d'un refus de tamis de masse «M» à partir de la masse «m» de la partie triée et du nombre n de microorganismes qui y ont été dénombrés:

$$N = M \times n / m.$$

Enfin, pour s'assurer, dans la mesure du possible, du caractère autochtone des microfaunes examinées, une étude taphonomique a été réalisée. Une échelle de référence à cinq niveaux de préservation a été établie en s'inspirant des travaux

de Tyska (1994) (Fig. 4). Pour chaque prélèvement a été définie une moyenne de préservation MP obtenue ainsi: $MP = (n \cdot p) / N$ où: n = fréquence de l'indice de préservation, p = valeur de l'indice de préservation particulier, N = nombre total des individus dénombrés dans un échantillon. Généralement comprises entre les indices 4 et 5, les moyennes de préservation (MP) montrent que la dégradation des tests est faible à très faible (Fig. 4). L'effet du transport et des autres processus taphonomiques destructifs est donc restreint. On peut alors considérer que, à part le site BLP où la conservation des tests est moins bonne, les assemblages de foraminifères (taphocénoses) sont vraisemblablement significatifs des biocénoses d'origine.

IV. Résultats et discussion

1. La répartition des foraminifères benthiques

Les variations des abondances absolues de foraminifères le long du transect ont été établies pour les refus de tamis 125 µm et 250 µm (Fig. 5). Dans les deux cas, elles montrent clairement une importante chute dès que l'on quitte la plate-forme. Ce résultat n'est pas étonnant et doit être mis en relation avec l'appauvrissement des ressources trophiques. En effet, dans les milieux profonds, celles-ci sont tributaires des phénomènes de

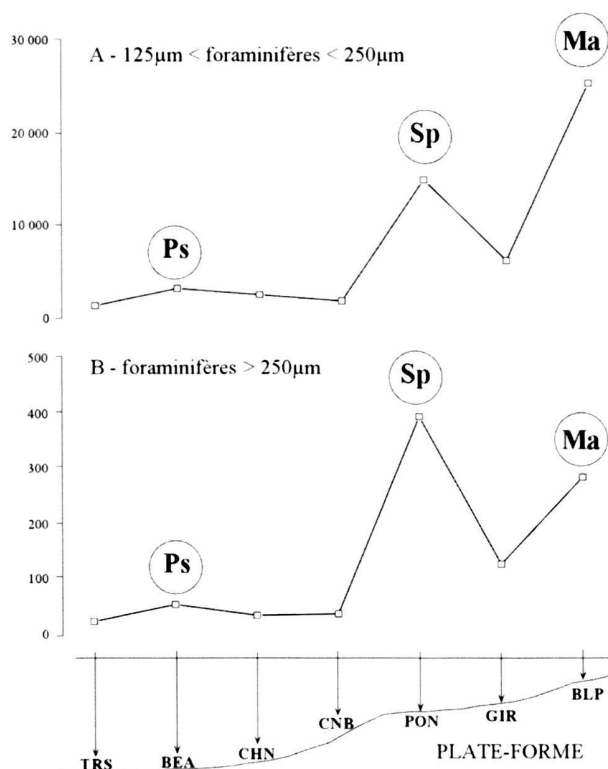


Fig. 5. Evolution de l'abondance absolue des foraminifères de la plate-forme au bassin dans le Sud-Est de la France. Remarquer l'opposition entre les domaines de plate-forme (BLP, GIR, PON) et les domaines plus profonds (CNB, CHN, BEA, TRS). Les pics d'abondance se trouvent là où se sont développés des bioconstructions à madréporaires (Ma) ou à spongiaires (Sp) sur la plate-forme et des pseudobiohermes (Ps) dans le bassin.

Fig. 5. Evolution of the abundance of foraminifera from the shelf to the basin in southeastern France. Note the opposition between the shelf (BLP, GIR, PON) and the deeper environments (CNB, CHN, BEA, TRS). The peak occurrences correspond to sections with bioherms (corals: Ma and sponges: Sp) in the shelf and with pseudobioherms (Ps) in the basin.

transport alors que les milieux peu profonds sont dotés d'une production primaire *in situ*. On remarquera également que les principaux pics d'abondance se situent sur la plate-forme, là où se sont développées des bioconstructions à madréporaires (BLP) ou à spongiaires (PON). Un pic plus discret apparaît aussi dans le bassin, là où se sont développés les pseudobiohermes (BEA). Logiquement, ces pics peuvent aussi indiquer des accroissements localisés de ressources trophiques.

Du point de vue qualitatif, l'inventaire des foraminifères résultant de cette étude est de 94 espèces (système en annexe). A part une espèce planctonique (*Globuligerina oxfordiana*), il s'agit d'une microfaune benthique dominée par les petits agglutinants à structure et paroi interne simples, les nodosariidés et les spirillinidés. On notera la grande diversité des nodosariidés (62 espèces) et des agglutinants simples (19 es-

pèces). Si beaucoup de taxons sont ubiquistes, certains semblent se restreindre à quelques uns des domaines paléogéographiques examinés. Globalement, leur répartition conduit à proposer quatre associations (A1: de bassin - A2: de talus - A3: de plate-forme distale et A4: de plate-forme proximale) dont la composition est donnée en figure 6. On retiendra surtout que l'association la plus profonde se caractérise par une diversification des dentalines, une abondance de petits foraminifères agglutinants à test siliceux enroulé (*Trochammina globigeriniformis*, *T. inflata*, *T. squamata*, *Glomospira*) et la présence des globuligérines. A l'opposé, l'association la moins profonde est surtout représentée par divers agglutinants à test calcaire allongé, dont de gros *Ammobaculites* (*sp.*) et des formes robustes de nodosariidés telles que *Lenticulina polymorpha* ou *L. polypora*.

Du point de vue quantitatif, l'évolution de l'abondance relative des foraminifères le long du transect montre des tendances intéressantes. Pour la fraction 125–250 µm, où l'abondance des foraminifères est très grande, les résultats sont particulièrement significatifs (Fig. 7, 8, 9, 10). L'examen détaillé des répartitions pour chaque transect isochrone montre, à quelques détails près, les mêmes tendances (Fig. 7). Ceci montre l'homogénéité des peuplements benthiques de foraminifères pour la courte période étudiée représentée par guère plus qu'une zone d'ammonites. D'une manière générale, les agglutinants montrent la tendance la plus nette en dominant la microfaune des sites les plus profonds (75% en moyenne) et en restant toujours assez discrets sur la plate-forme (12% en moyenne – Fig. 7, 8). Les petites formes qui abondent dans le bassin comme *Trochammina* et *Glomospira* sont par ailleurs relayées, sur la plate-forme, par les *Ammobaculites*, les *Reophax* et les *Verneuilinoides* (Fig. 9, 10). On notera enfin que les agglutinants à test siliceux enroulés préfèrent les environnements les plus profonds, à l'opposé des agglutinants à test calcaire allongé. Les spirillines constituent un autre élément majeur de la microfaune. Ubiquistes et largement dominées par l'espèce *Spirillina infima*, elles montrent, à l'opposé des agglutinants, une abondance relative plus importante sur la plate-forme (85% en moyenne) que dans le bassin (20% en moyenne). Elles décroissent assez régulièrement en direction du bassin (Fig. 7, 8). Les lenticulines constituent un groupe comptant 25 espèces représentant les morphogénres *Lenticulina*, *Astacolus*, *Marginulopsis*, *Planularia*, *Saracenaria* et *Falsopalmula*. Les espèces dominantes sont *L. muensteri*, *L. quenstedti* et *L. subalata*. Comme les spirillines, elles ont tendance à décroître vers le bassin (Fig. 7, 8). Les autres représentants de la microfaune, beaucoup plus discrets, ne présentent pas de tendances significatives. On notera la rareté des *Ophthalimidium* qui tiennent parfois une place importante dans les microfaunes oxfordiennes (Gaillard 1983). Toutefois, un site s'individualise assez nettement et semble sortir du schéma général mis en évidence. Il s'agit du site de Beauvoisin (BEA) caractérisé par une microfaune à la fois plus fluctuante et plus proche par sa composition de celles de la plate-forme.

Plate-forme			Talus	Bassin			Milieux		Unités
proximale	distale						Coupes	Espèces	
BLP	GIR	PON	CNB	CHN	BEA	TRS			
								A. sp. A	A4
								V. mauritii	
								L. aff. ectypa	
								L. aff. anceps	
								L. polymorpha	A3
								C. clathrata	
								H. subaequale	
								E. sp.	
								H. aequale	
								L. cf. nodosaria	
								R. sterkii	
								R. horridus	
								H. canui	
								P. sp. 1	
								L. cordiformis P.	A2
								L. fraasi	
								N. raphanistriformis	
								D. cf. geniculosa	
								D. goldfusana	
								L. cf. dentaliniformis	
								M. exigua	
								R. multilocularis	
								L. major	
								A. agglutinans	
								L. polypora	A1
								L. turgida	
								L. informis	
								L. pseudoparallela	
								V. sp. 1	
								D. laevigata	
								B. irregularis	
								N. cf. corallina	
								D. torta	
								D. cf. seorsa	
								C. aff. macilenta	foraminifères ubiquistes
								T. inflata	
								T. squamata	
								G. variabilis	
								D. aequabilis	
								L. prima	
								L. polygonata	
								D. cf. ectadia	
								T. globigeriniformis	
								L. varians	
								F. aff. althoffi	A1
								D. sarthacensis	
								D. guembeli	
								D. turgida	
								D. aboleta	
								D. dolioligera	
								D. cf. lutigena	
								N. plicatilis	
								N. cf. nitidaeformis	
								N. cf. ingens	
								G. oxfordiana	foraminifères ubiquistes
								B. rostrata	
								V. sp. 2	
								E. mosquensis	
								L. brevispira	
								Reinholdella sp.	
								Textularia sp.	
								E. metensis	
								D. bicornis	
								D. pseudocommunis	
								D. pseudoarcuata	foraminifères ubiquistes
								O. carinatum	
								L. protracta	
								D. sp.	
								L. filosa	
								L. stilla	
								L. matutina	
								L. beierana	
								N. mutabilis	
								P. vulgata	
								P. sp. 2	foraminifères ubiquistes
								R. fusiformis	
								R. spandeli	
								R. aff. pseudoaculeata	
								S. infima	
								S. elongata	
								R. helveticus	
								C. ornithocephala	
								P. feifeli	
								L. batrakiensis	
								L. franconica	foraminifères ubiquistes
								L. cordiformis F.	
								N. munsterana	
								L. munsteri L.	
								L. subalata L.	
								L. quenstedti L.	
								L. oxfordiana	
								E. bilocularis	
								T. jurassica	
								M. jurassica	

A1 : Association de bassin; A2 : Association de talus; A3 : Association de plate-forme distale;
A4 : Association de plate-forme proximale

Fig. 6. Répartition des Foraminifères de l'Oxfordien moyen dans le Sud-Est de la France.

Fig. 6. Distribution of Middle Oxfordian foraminifera in southeastern France.

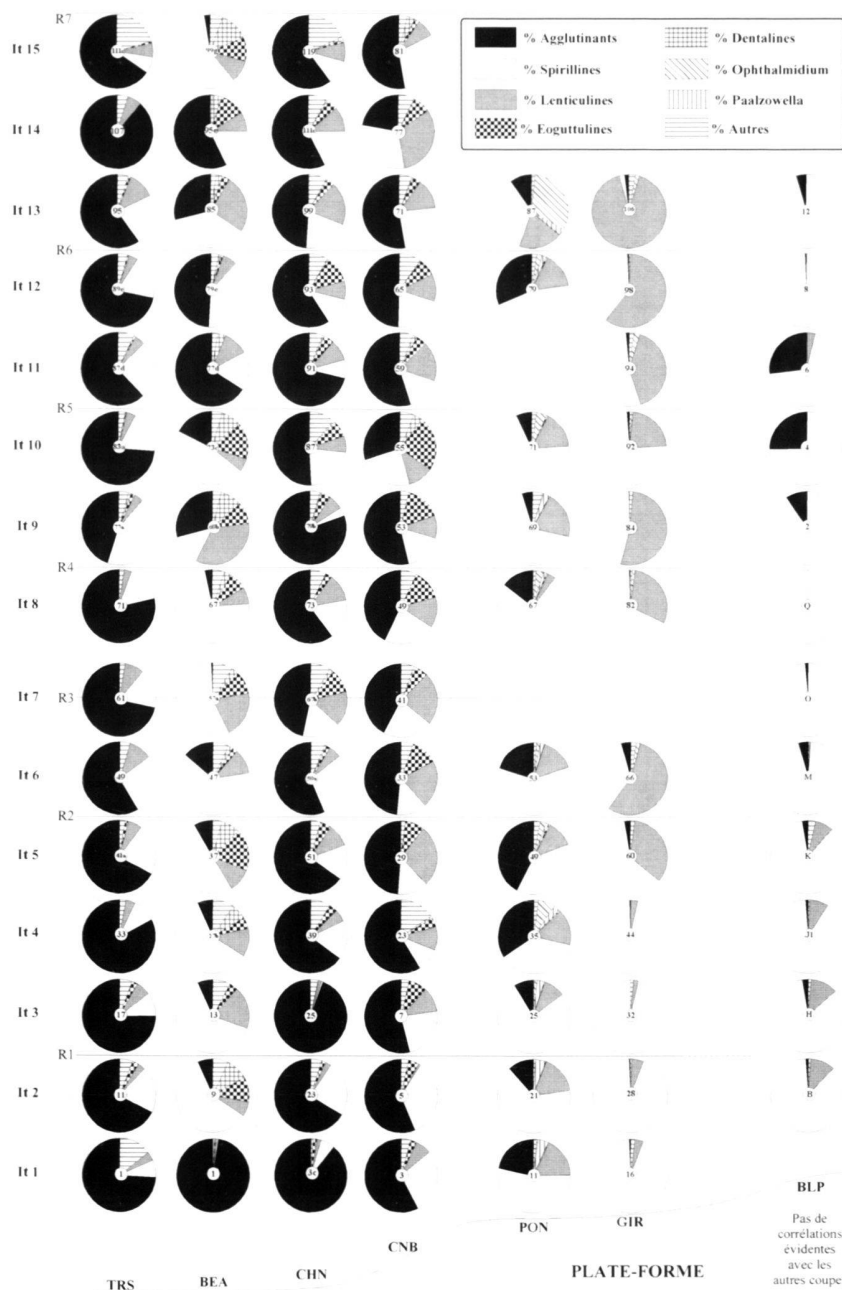


Fig. 7. Evolution spatio-temporelle des principaux groupes de foraminifères de l'Oxfordien moyen dans le Sud-Est de la France (foraminifères de taille comprise entre 125 et 250 μm).
 Fig. 7. Distribution in space and time of the main groups of foraminifera in southeastern France during the Middle Oxfordian (size of foraminifera from 125 to 250 μm).

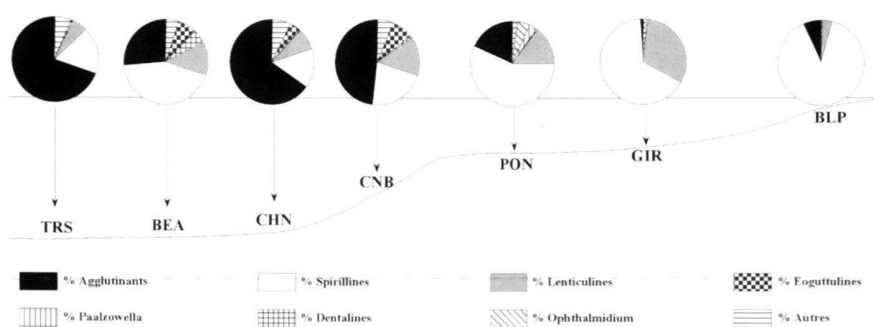


Fig. 8. Evolution des proportions relatives moyennes des principaux groupes de foraminifères de la plate-forme au bassin (foraminifères de taille comprise entre 125 et 250 μm).
 Fig. 8. Evolution of the relative abundance of the main groups of foraminifera from the shelf to the basin (size of foraminifera from 125 to 250 μm).

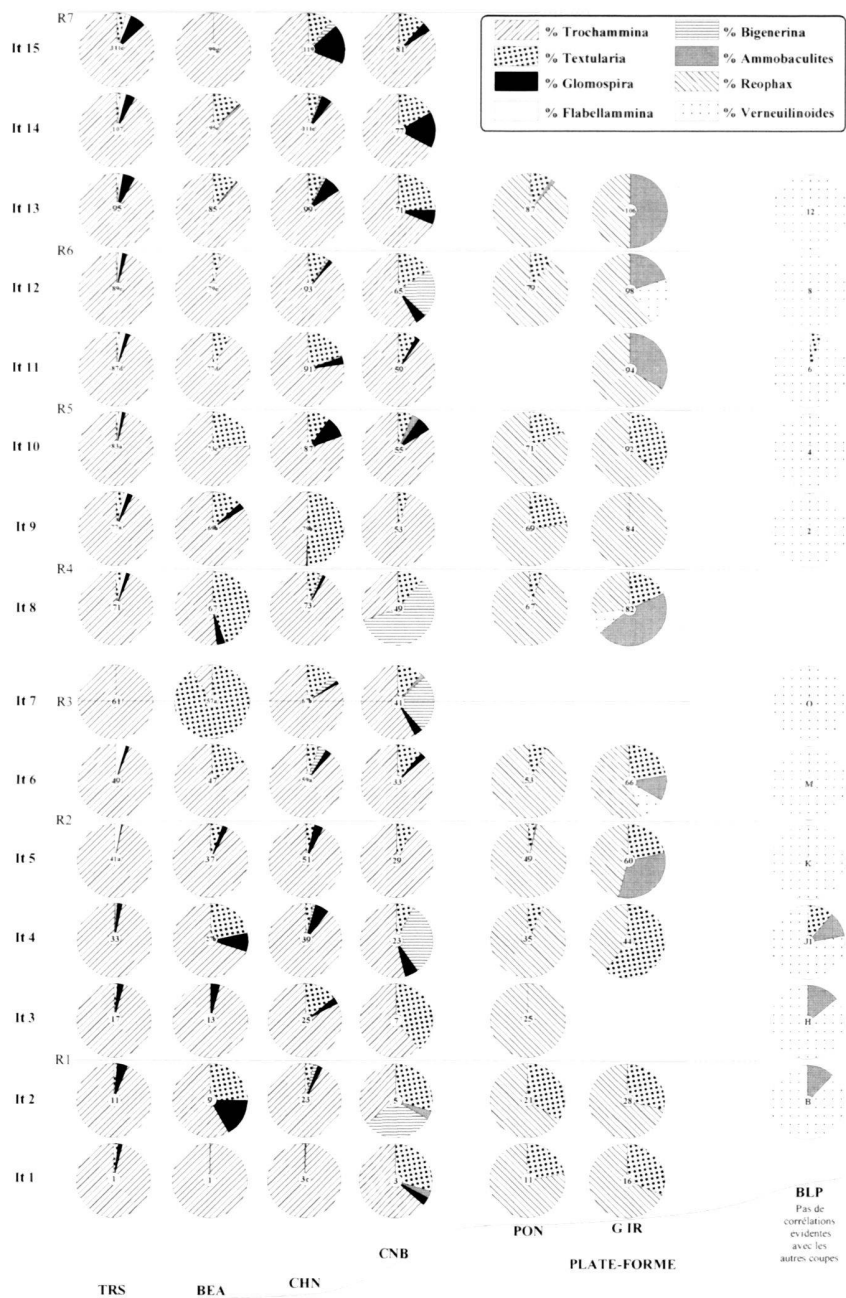


Fig. 9. Evolution spatio-temporelle des foraminifères agglutinants de l'Oxfordien moyen dans le Sud-Est de la France (foraminifères de taille comprise entre 125 et 250 μ m).

Fig. 9. Distribution in space and time of agglutinated foraminifera in southeastern France during the Middle Oxfordian (size of foraminifera from 125 to 250 μ m).

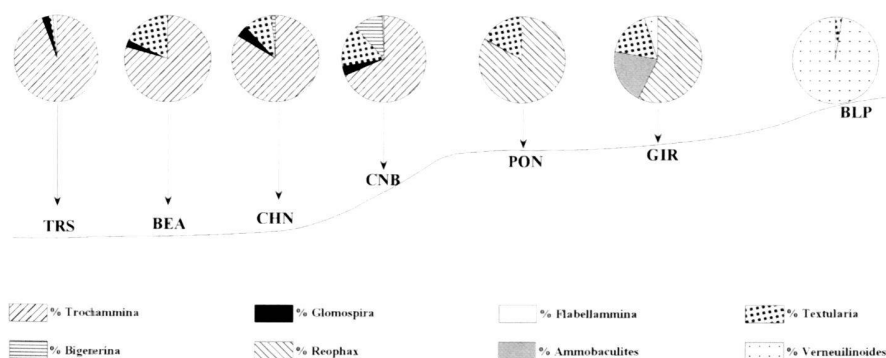


Fig. 10. Evolution des proportions relatives moyennes des foraminifères agglutinants de la plate-forme au bassin (foraminifères de taille comprise entre 125 et 250 μ m).

Fig. 10. Evolution of the relative abundance of the agglutinated foraminifera from the shelf to the basin (size of foraminifera from 125 to 250 μ m).

2. Un modèle pour l'évaluation paléobathymétrique relative?

Compte tenu de ces résultats, la proportion d'agglutinants, de spirillines et de lenticulines peut être utilisée comme marqueur paléoenvironnemental et en particulier, paléobathymétrique. Une représentation par diagramme ternaire peut être proposée selon une méthode utilisée par d'autres auteurs (Murray 1973, 1991; Jones & Charnock 1985; Nagy 1992; Samson 1997) (Fig. 11). On notera que cette représentation organise parfaitement les sites étudiés selon leur bathymétrie relative supposée, sauf pour le site de Beauvoisin dont la composition en foraminifères présente un cachet peu profond. On reviendra sur cet aspect déjà évoqué ci-dessus. Enfin, ces conclusions diffèrent notablement de celles de Samson (1997) qui concernent également le Jurassique supérieur. En effet, selon cet auteur, les trochammines abondent surtout sur la plate-forme. Malgré la rigueur de l'approche de ce travail et la cohérence des résultats obtenus, il faut tester ce modèle à des époques et dans des domaines différents et certainement éviter une généralisation trop hâtive.

3. Principaux facteurs écologiques contrôlant la répartition constatée.

Pour faciliter l'identification de ces facteurs, deux traitements mathématiques se sont révélés intéressants: l'Analyse des Correspondances Multiples (ACM) et l'Analyse Factorielle Discriminante (AFD). Afin de traiter un stock de données homogènes, le site de Bonnevaux-le-Prieuré (BLP) n'a pas été pris en compte (nombre d'espèces réduit, prélèvements limités à la base de la coupe, corrélation incertaine avec les autres coupes).

La distribution des points-gisements dans l'espace factoriel des deux premiers axes de l'ACM présente une allure générale en parabole (Fig. 12). Cet aspect caractéristique de l'effet Guttman traduit une liaison mathématique quadratique entre les axes F1 et F2. En complément, l'AFD réalisée sur les données des cinq premiers axes de l'ACM (100% d'inertie) montre, dans l'espace des facteurs discriminants, la persistance des distributions initiales obtenues sur les axes de l'ACM (Fig. 13). En effet, les mêmes oppositions et la même disposition des centres de groupes en structure parabolique se constatent sur les axes de l'AFD. Ainsi, la distribution des gisements (Fig. 12) ou des centres de groupes (Fig. 13) le long de la structure parabolique et en projection sur l'axe F1 oppose les environnements de bassin et de talus, à gauche, et de plate-forme, à droite. Ceci visualise donc assez fidèlement l'organisation des coupes le long du transect étudié (Fig. 1). L'axe F1 exprime donc un gradient proximal-distal susceptible d'avoir une signification bathymétrique. Autrement dit, cet axe représente un ensemble de paramètres liés qui évoluent en fonction de la profondeur et qui déterminent la distribution des foraminifères à l'échelle de l'ensemble du bassin du Sud-Est de la France.

L'axe F2 oppose principalement les sites TRS et CHN à celui de BEA dont la position singulière souligne encore une

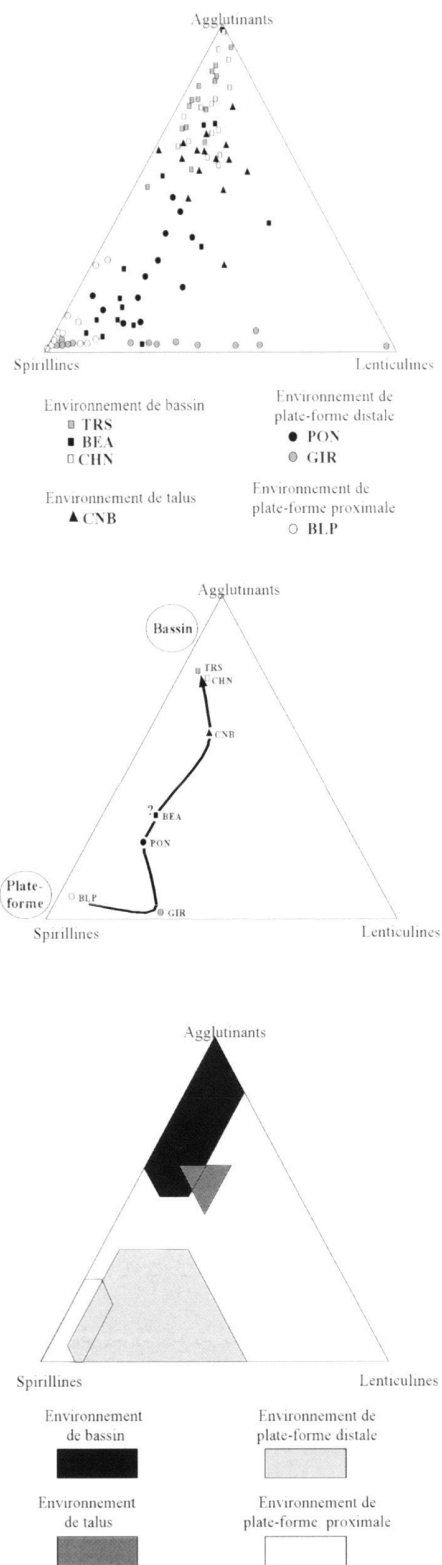


Fig. 11. Le diagramme ternaire «Agglutinants - Spirillines - Lenticulines» et son utilisation pour les estimations paléobathymétriques.

Fig. 11. The «Agglutinated foraminifera - spirillinids - lenticulinids» diagram used as paleobathymetric indicator.

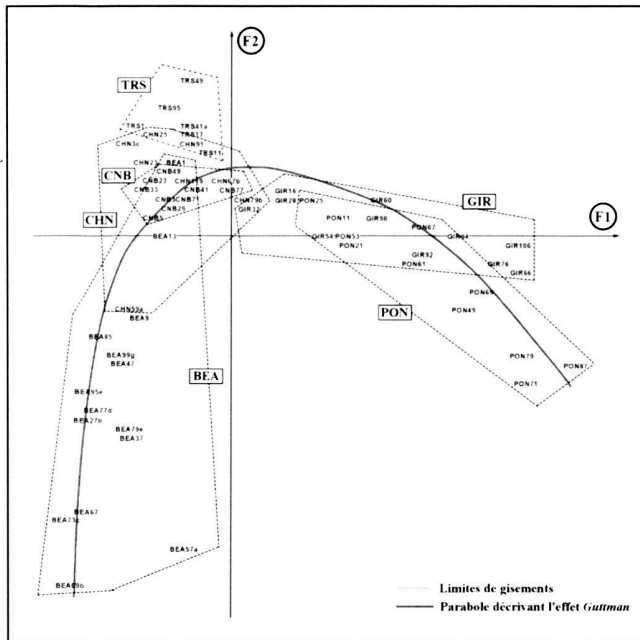


Fig. 12. ACM: 87 individus (gisements) $\times$ 103 variables (foraminifères). Figuration des prélèvements dans le plan factoriel F1–F2.

F1: gradient distal – proximal (facteur de portée générale)

F2: abondance des éléments nutritifs au niveau du bassin – plate-forme (facteur d'ordre régional)

Fig. 12. Multiple Factorial Analysis of Correspondence (MAC) of the list of 103 present taxa in 87 samples. Representation of samples in the space of the first two factors (F1, F2).

F1: distal – proximal gradient (general factor)

F2: food supply in basin – shelf environment (regional factor)

fois l'originalité. On constatera qu'il s'agit des sites profonds du transect où les problèmes trophiques sont normalement les plus cruciaux. Du point de vue trophique, sont opposés d'une part les sites TRS et CHN où les apports nutritifs sont moindres du fait de leur position distale et de leur dépendance des systèmes de transport et, d'autre part, le site de BEA. Ce dernier est également situé en position distale, mais dans lequel le manque d'apports nutritifs est compensé par une production primaire très localisée, de type chimiosynthétique, comme en témoigne la faune benthique des pseudobiohermes (Rolin et al. 1990; Gaillard et al. 1992). L'axe F2 a donc vraisemblablement une signification trophique (nature et abondance des ressources nutritives disponibles sur le fond). L'abondance des ressources trophiques et la profondeur étant des facteurs plus ou moins liés, on comprend bien l'effet Guttman illustré par la distribution des points-gisements sur les axes factoriels de l'ACM.

L'axe F3 est difficile à interpréter mais intéressant car il oppose cette fois les sites peu profonds de PON et de GIR (Fig. 13B). A l'inverse de F2, F3 est l'expression d'un facteur sensible sur la plate-forme et presque pas dans le bassin. En se souvenant de l'abondance absolue de la microfaune beaucoup

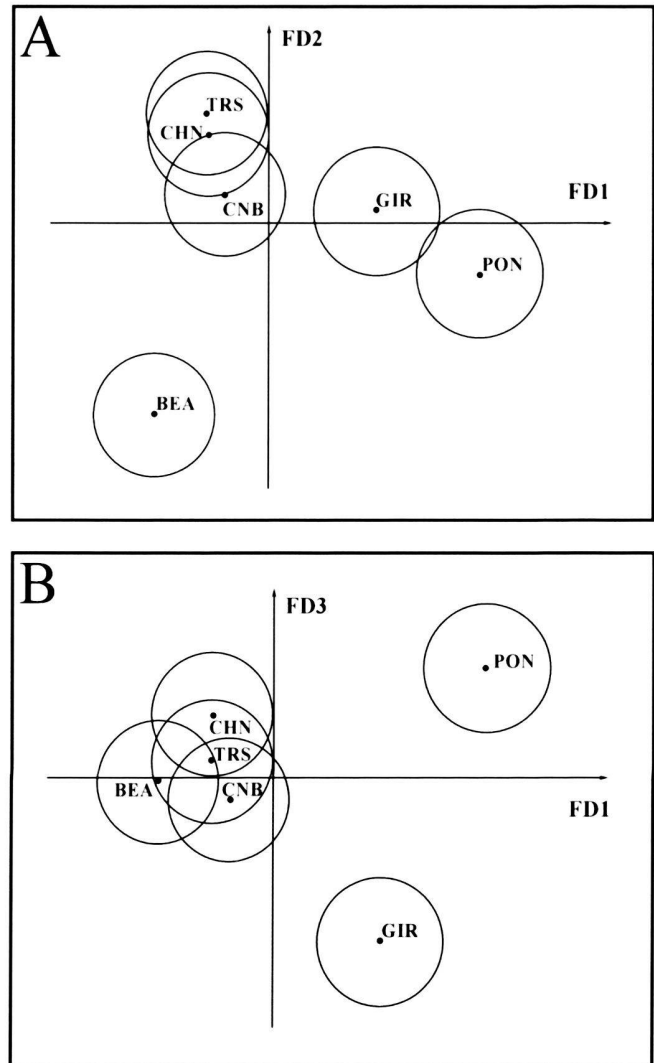


Fig. 13. A) AFD sur les 5 premiers axes de l'ACM. Figuration des centres de groupes accompagnés des cercles de confiance à 95% dans le plan discriminant FD1–FD2 (90,34% inertie totale).

B) AFD sur les 5 premiers axes de l'ACM. Figuration des centres de groupes accompagnés des cercles de confiance à 95% dans le plan discriminant FD1–FD3 (74,34% inertie totale).

Fig. 13. A) Factorial Discriminant Analysis (FDA) from the first five axes of the MCA. Representation of the centres of groups with confidence limits (circle) at 95% in the discriminant space FD1–FD2 (90,34% of total inertia).

B) Factorial Discriminant Analysis (FDA) from the first five axes of the MCA. Representation of the centres of groups with confidence limits (circle) at 95% in the discriminant space FD1–FD3 (74,34% of total inertia).

plus grande sur la plate-forme que dans le bassin (Fig. 5), on peut invoquer un facteur biotique comme la compétition. Celle-ci devait s'exprimer tant pour l'exploitation de la nourriture que pour l'occupation de l'espace disponible. Il est clair que cette compétition devait être plus importante sur le site de PON où les biohermes à spongiaires (Fig. 5) témoignent d'un

benthos plus abondant et diversifié que sur le site de GIR nettement moins riche en faune.

Malgré l'importance de ce facteur, l'effet de l'oxygénation n'a pas été mis en évidence dans cette étude. Cela peut s'expliquer doublement. D'abord par le fait que tous les sites examinés semblent, par leurs caractéristiques sédimentologiques et faunistiques, avoir été normalement oxygénés. Ensuite par le fait que tous les niveaux prélevés témoignent d'un substrat argilo-carbonaté très fin, partout de même nature et de même granulométrie, donc sans doute pénétré de manière identique par l'oxygène.

En conclusion, ces résultats sont, dans l'ensemble, en accord avec les travaux les plus récents qui ont montré que les peuplements de foraminifères benthiques sont principalement contrôlés par trois facteurs: la disponibilité en ressources trophiques, l'oxygénation et la compétition (Barmawidjaja et al. 1992; Jorissen et al. 1995; Van der Zwaan et al. 1999). Cette étude fournit ainsi une bonne illustration, avec un exemple fossile, du concept du flux organique.

IV. Conclusion

Les résultats majeurs de ce travail sont les suivants:

- Un inventaire détaillé de 94 taxons est donné pour l'Oxfordien moyen, et plus précisément pour la zone à Transversarium, du Sud-Est de la France.
- Quatre associations de foraminifères sont proposées pour caractériser les domaines de bassin, de talus, de plate-forme distale et de plate-forme proximale.
- Les trois composants majeurs de la microfaune benthique sont les agglutinants, les spirillines et les lenticulines. Ils évoluent de façon significative de la plate-forme au bassin. La détermination de leurs proportions permet une estimation paléobathymétrique relative.
- Parmi les facteurs écologiques qui régissent la distribution des foraminifères, l'abondance des ressources trophiques et la compétition semblent jouer un rôle déterminant comme le montrent les travaux récents sur l'écologie des foraminifères.
- Les caractéristiques de la microfaune de Beauvoisin confirment le caractère très particulier de ce site et confortent les hypothèses avancées précédemment sur l'origine des pseudobiohermes en accréditant l'idée d'une production primaire chimiosynthétique localisée.

Remerciements

Les auteurs remercient tous les membres du Groupe Français d'Etude du Jurassique qui ont participé au projet (F. Atrops, Y. Bodeur, R. Enay, M. Hanzo, B. Lathuillère, D. Marchand, J.P. Nicollin & W. Werner) ainsi que Mme Bou-Dagher-Fadel et M. Sepfontaine qui, en tant que rapporteurs, ont contribué à améliorer cet article par leurs remarques constructives. Ils remercient tout particulièrement N. Podevigne et A. Prieur pour leur aide efficace pour l'iconographie.

REFERENCES

- ALTENBACH, A.V. 1988: Deep sea benthic foraminifera and flux rate of organic carbon. *Rev. Paleobiol.* 2, 719-720.
- 1992: Short term processes and patterns in the foraminiferal response to organic flux rates. *Marine Micropaleont.* 19, 119-129.
- BARMAWIDJAJA, D.M., JORISSEN, F.J., PUSKARIC, S. & VAN DER ZWAAN G.J. 1992: Microhabitat selection by benthic foraminifera in the Northern Adriatic Sea. *J. foram. Res.* 22, 297-317.
- BAUDRIMONT, A. F. & DUBOIS, P. 1977: Un bassin mésogéen du domaine péri-alpin: le Sud-Est de la France. *Bull. Cent. Rech. Pau - SNPA* 1, 261-308.
- BERNHARD, J.M. 1986: Characteristic assemblages and morphologies of benthic foraminifera from anoxic, organic-rich deposits: Jurassic through Holocene. *J. foram. Res.* 16, 207-215.
- BOUHAMDI, A. 2000: Composition, distribution et évolution des peuplements de foraminifères benthiques de la plate-forme au bassin. Oxfordien moyen du Sud-Est de la France. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon* 151, 1-213.
- BOURSEAU, J.P. 1977: L'Oxfordien moyen à nodules des «Terres Noires» de Beauvoisin (Drôme) - Ammonitina de la zone à Plicatilis, paléontologie et biostratigraphie: milieu de sédimentation et genèse des nodules carbonatés. *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon* 15, 1-116.
- BOURSEAU, J.P. & ELMEL, S. 1980: Le passage des faciès de bordure («Calcaires grumeleux») aux faciès de bassin dans l'Oxfordien de la bordure vivaro-cévenole du Massif Central français (Ardèche - Gard). *Bull. Soc. Géol. France* 7, 607-611.
- CARIOU, E., ENAY, R., ATROPS, F., HANTZPERGUE A. P., MARCHAND, D. & RIOULT, M. 1997: Oxfordien. In: GROUPE FRANÇAIS D'ETUDE DU JURASSIQUE (1997). - Biostratigraphie du Jurassique Ouest-européen et méditerranéen: zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. CARIOU E. & HANTZPERGUE P. (coord.). *Bull. Cent. Rech. Pau - SNPA* 17, 79-86.
- CHAMNEY, T.P. 1976: Foraminiferal morphogroup symbol for paleoenvironmental interpretation of drill cutting samples: Arctic America, Albian continental margin. *Maritime sediments. Spec. Publ.* 1b, 585-624.
- CONTINI, D. 1994: Les limites de séquences du Jurassique supérieur, Strata, 1er Congrès Français de Stratigraphie - CFS'94, 1, 84.
- CONTINI, D. & ROLLET, A. 1971: L'Oxfordien de Bonnevaux-le-Prieuré (Plateau d'Ornans, Bous). *Ann. sci. Univ. Besançon* 3, 3-10.
- CORLISS, B.H. 1985: Microhabitats of benthic foraminifera within deep-sea sediments. *Nature* 314, 435-438.
- 1991: Morphology and microhabitat preferences of benthic foraminifera from the northwest Atlantic Ocean. *Marine Micropaleont.* 17, 195-236.
- CORLISS, B.H. & CHEN, C. 1988: Morphotype patterns of Nowegian Sea deep-sea benthic foraminifera and ecological implications. *Geology* 16, 716-719.
- CORLISS, B.H. & EMERSON, S. 1990: Distribution of Rose Bengal stained deep-sea benthic foraminifera from the Nova scotian continental margin and Gulf of Maine. *Deep-Sea Res.* 37, 381-400.
- CORLISS B.H. & FOIS, E. 1990: Morphotype analysis of deep-sea benthic foraminifera from the Northwest Gulf of Mexico. *Palaos* 5, 589-605.
- DARDEAU, G., ATROPS, F., FORTWENGLER D., GRACIANSKY, P.C., & MARCHAND, D. 1988: Jeu de blocs et tectonique distensive au Callovien et à l'Oxfordien dans le bassin du Sud-Est de la France. *Bull. Soc. géol. France* 8, 771-777.
- DARDEAU, G., FORTWENGLER D., GRACIANSKY, P.C., JACQUIN, T., MARCHAND, D. & MARTINOD, J. 1990: Halocinèse et jeu de blocs dans les Baronnies: diapirs de Propiac, Montaulieu, Condorcet (Département de la Drôme, France). *Bull. Cent. Rech. Pau - SNPA* 14, 111-159.
- DE STIGTER, H.C., JORISSEN, F.J. & VAN DER ZWAAN, G.J. 1998: Bathymetric distribution and microhabitat partitioning of live (Rose Bengal stained) benthic foraminifera along a shelf to deep sea transect in the southern Adriatic Sea. *J. foram. Res.* 28, 40-65.
- DROMART, G. 1986: Faciès grumeleux, noduleux et cryptalgaires des marges jurassiques de la Téthys nord-occidentale et de l'Atlantique central: genèse, paléoenvironnements et géodynamiques associés. Thèse Doct., Lyon I, 1-162, inédit.

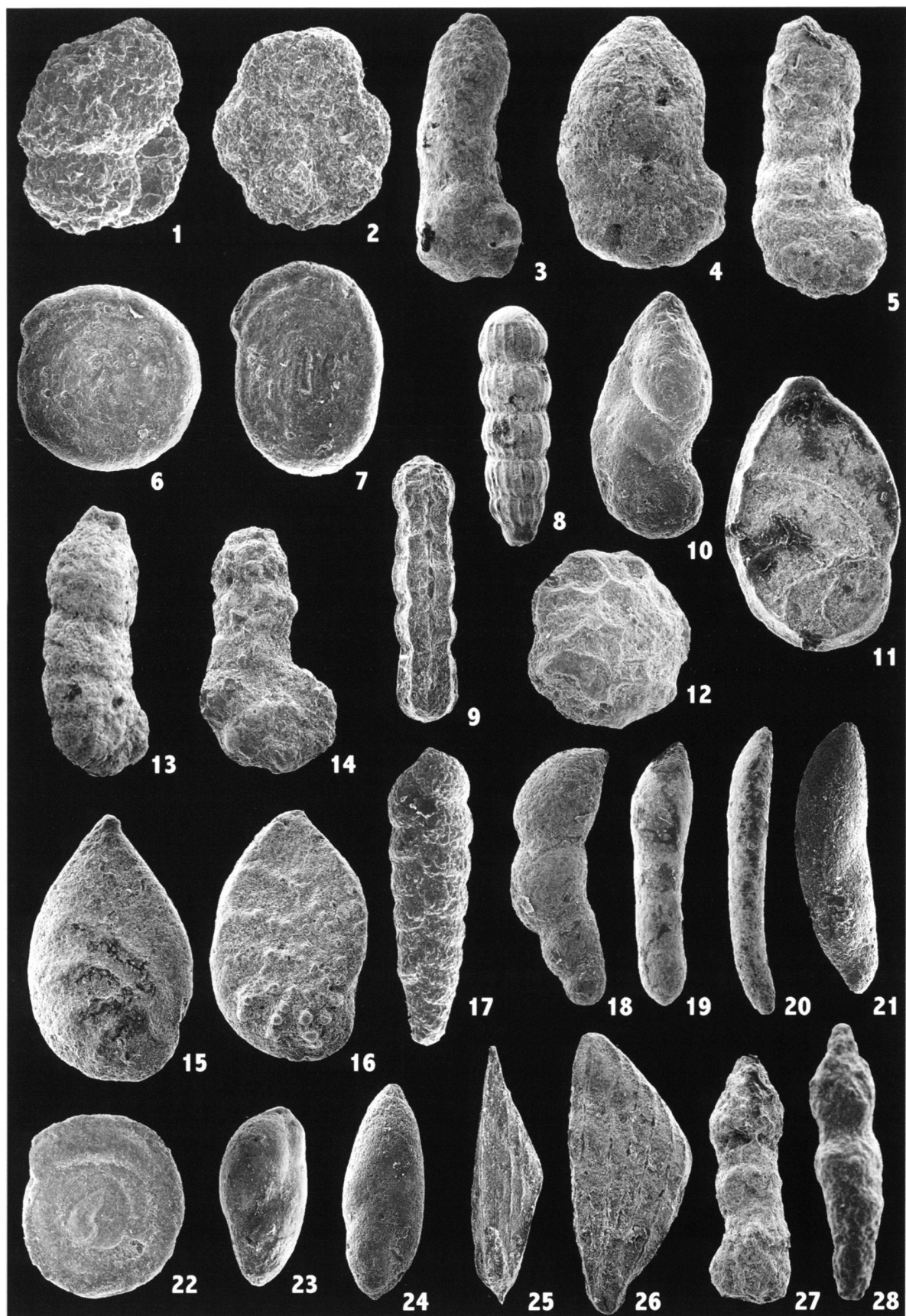
- 1989: Deposition of Upper Jurassic fine-grained limestones in the Western Subalpin Basin. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 69, 23–43.
- DROMART, G. & ELM, S. 1986: Développement de structures cryptalgaires en domaine pélagique au cours de l'ouverture des bassins jurassiques (Atlantique central, Téthys occidentale). *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 303, 311–316.
- DROMART, G., GAILLARD, C. & JANS, F. 1994: Deep marine microbial structures in the upper Jurassic of Western Tethys. In: Bertrand-Sarfati, J. & Monty, C. (eds.), *Phanerozoic Stromatolites II*, Kluwer Academic Publishers, 295–318.
- ENAY, R. 1966: L'Oxfordien dans la moitié Sud du Jura français. Etude stratigraphique. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon* 8, I (Stratigraphie) 1–324, II (Paléontologie) 1–300.
- ENAY, R., MANGOLD, C., CARIOT, E., CONTINI, D., DEBRAND-PASSARD, S., GABILLY, J., LEFAVRAIS-RAYMOND, A., MOUTERDE, R. & THIERRY, J. 1980: Synthèse paléogéographique du Jurassique Français. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon H.S.* 5, 1–210.
- ENAY, R. (coord.) et al. 1984: Jurassique supérieur. In: DEBRAND-PASSARD, S. et al., *Synthèse géologique du Sud-Est de la France*, *Mém. Bur. Rech. géol. min. France* 125, 223–286.
- ENAY, R. & DEBRAND-PASSARD, S. (coord.) et al. 1984: Oxfordien moyen, planche JS2. In: DEBRAND-PASSARD, S. et al. *Synthèse géologique du Sud-Est de la France*, *Mém. Bur. Rech. géol. min. France* 126.
- ENAY, R., CONTINI, D. & BOULLIER, A. 1988: Le Séquanien de Franche-Comté (Oxfordien supérieur): datations et corrélations nouvelles, conséquences sur la paléogéographie et l'évolution du Jura et des régions voisines. *Ecol. géol. Helv.* 81, 295–363.
- GAILLARD, C. 1983: Les biohermes à spongiaires et leur environnement dans l'Oxfordien du Jura méridional. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon* 90, 1–515.
- 1984: Bioconstructions jurassiques. In: DEBRAND-PASSARD, S. et al., *Synthèse géologique du Sud-Est de la France*, *Mém. Bur. Rech. géol. min. France* 125, 276–281.
- GAILLARD, C., BOURSEAU, J.P., BOUDEULLE, M., PAILLERET, P., RIO, M. & ROUX, M. 1985: Les pseudobiohermes de Beauvoisin (Drôme): un site hydrothermal sur la marge téthysienne à l'Oxfordien?. *Bull. Soc. géol. France* 8, 69–78.
- GAILLARD, C. & ROLIN, Y. 1986: Paléobiocoénoses susceptibles d'être liées à des sources sous-marines en milieu sédimentaire. L'exemple des Terres Noires (S.E. France) et des tepee buttes de la Pierre Shale Formation (Colorado, U.S.A.). *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 303, 1503–1508.
- 1988: Relation entre tectonique synsédimentaire et pseudobiohermes (Oxfordien de Beauvoisin-Drôme-France). Un argument supplémentaire pour interpréter les pseudobiohermes comme formés au droit de sources sous-marines. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 307, 1265–1270.
- GAILLARD, C., RIO, M., ROLIN, Y. & ROUX, M. 1992: Fossil chemosynthetic communities related to vents or seeps in sedimentary basins: the Pseudobioherms of Southeastern France compared to other world examples. *Palaios* 7, 451–465.
- GAILLARD, C., ATROPS, F., MARCHAND, D., HANZO, M., LATHULIERE, B., BODEUR, Y., RUGET, C., NICOLLIN J.P. & WERNER W. 1996: Description stratigraphique préliminaire des faisceaux alternants de l'Oxfordien moyen dans le bassin dauphinois (Sud-Est de la France). *Géologie de la France* 1, 17–24.
- GOODAY, A.J. 1994: The biology of deep-sea foraminifera: a review of some advances and their applications in paleoceanography. *Palaios* 9, 14–31.
- GOODAY, A.J. & RATHBURN, A.E. 1999: Temporal variability in living deep-sea benthic foraminifera: a review. *Earth-Sci. Rev.* 46, 187–212.
- JENNINGS, A.E. & HELGADOTTIR, G. 1994: Foraminiferal assemblages from the Fjords and Shelf of Eastern Greenland. *J. foram. Res.* 24, 123–144.
- JONES R. W. & CHARNOCK M. A. 1985: «Morphogroups» of agglutinating foraminifera. Their life positions and feeding habits and potential applicability in (Paleo)ecological studies. *Rev. Paléobiol.* 4, 311–320.
- JORISSEN, F.J., BARMANWIDJAJA D.M., PUSKARIC, S. & VAN DER ZWAAN, G.J. 1992: Vertical distribution of benthic foraminifera in northern Adriatic Sea: The relation with the organic flux. *Marine Micropaleont.* 19, 131–146.
- JORISSEN, F.J., DE STIGTER, H.C. & WIDMARK J.G.V. 1995: A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Marine Micropaleont.* 26, 3–15.
- LEMOINE, M. 1985: Structuration jurassique des Alpes occidentales et paléopastique de la Téthys ligure. *Bull. Soc. géol. France* 8, 126–137.
- LEMOINE, M., ARNAUD-VANNEAU, A., ARNAUD, H., LETOLLE, R., MEVEL, C. & THIEULOUY, J.P. 1982: Indices possibles de paléo-hydrothermalisme marin dans le Jurassique et le Crétacé des Alpes occidentales (océan téthysien et sa marge continentale européenne): essai d'inventaire. *Bull. Soc. géol. France* 7, 641–647.
- LEMOINE, M. & GRACIANSKY, P.R. 1988: Histoire d'une marge continentale passive: les Alpes occidentales au Mésozoïque. Introduction. *Bull. Soc. géol. France* 8, 597–600.
- LOUBERE, P. 1996: The surface ocean productivity and bottom water oxygen signals in the deep water benthic foraminiferal assemblages. *Marine Micropaleont.* 28, 247–261.
- 1997: Benthic foraminiferal assemblage formation, organic carbon flux and oxygen concentrations on the outer continental shelf and slope. *J. foram. Res.* 27, 93–100.
- MITCHELL, S.F. 1996: Foraminiferal assemblages from the late Lower and Middle Cenomanian of Speeton (North Yorkshire, UK): relationships with sea-level fluctuations and watermass distribution. *J. Micropaleont.* 15, 37–54.
- MURRAY, J.W. 1973: Distribution and ecology of living foraminiferids. *Heinemann* 1–274.
- 1991: Ecology and paleoecology of benthic foraminifera. *John Wiley and Sons Inc* 1–379.
- NAGY, J. 1992: Environmental significance of foraminiferal morphogroups in Jurassic North Sea deltas. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 95, 111–134.
- PECKMANN, J., THIEL, V., MICHAELIS, W., CLARI, P., GAILLARD, C., MARTIRE, L. & REITNER, J. 1999: Cold seep deposits of Beauvoisin (Oxfordien; southeastern France) and Marmorito (Miocene; northern Italy): microbially induced authigenic carbonates. *Int. J. Earth Sci.* 88, 60–75.
- ROLIN, Y. 1987: Gisements fossilifères liés à des sources sous-marines dans le bassin des Terres Noires: le site oxfordien de Beauvoisin (Drôme), comparaison avec les sites océaniques actuels. Thèse Univ. Lyon 1 1–126, inédit.
- ROLIN, Y., GAILLARD, C. & ROUX, M. 1990: Ecologie des pseudobiohermes des Terres Noires jurassiques liés à des paléo-sources sous-marines. Le site oxfordien de Beauvoisin (Drôme, Bassin du Sud-Est, France). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 80, 79–105.
- RUGET, C., CUBAYNES, R., NICOLLIN, J.P. & ROQUET, A.M. 1989: Une méthode de traitement (prélèvement, lavage, tri) pour l'analyse paléocéologique appliquée aux nodosariidés du Toarcien des coupes de Penne et de Caylus (Quercy, France). *Rev. Micropaleont.* 32, 45–52.
- SAMSON, Y. 1997: Utilisation des foraminifères dans l'estimation des variations bathymétriques des environnements de dépôts marins jurassiques: Application au Kimmérigien de l'Ouest-Européen. Thèse Doct. Univ. P. et M. Curie (Paris VI) 1–398, inédit.
- SEVERIN, K.P. 1983: Test morphology of benthic foraminifera as a discriminator of biofacies. *Marine Micropaleont.* 8, 65–76.
- SJOERDSMA, P.G. & VAN DER ZWAAN, G.J. 1992: Simulating the effect of changing organic flux and oxygen content on the distribution of benthic foraminifera. *Marine Micropaleont.* 19, 163–180.
- SMART, C., W., KING, S.C., GOODAY, A. J. & THOMAS, E. 1994: A benthic foraminiferal proxy of pulsed organic matter paleofluxes. *Marine Micropaleont.* 23, 89–99.
- TYSZKA, J. 1994: Response of Middle Jurassic benthic foraminiferal morphogroups to dysoxic/anoxic conditions in the Pieniny Klippen Basin, Polish Carpathians. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 110, 55–81.
- VAN DER ZWAAN, G.J. 1982: Paleo-oceanographical reconstructions by means of foraminifera. *Bull. Soc. géol. France* 7, 589–596.
- VAN DER ZWAAN, G.J., DUINSTEEL, I.A.P., DEN DULK, M., ERNST, S.R., JANINK, N.T. & KOUWENHOVEN T.J. 1999: Benthic foraminifera: proxies or problems? A review of paleoecological concepts. *Earth-Sci. Rev.* 46, 213–236.

Manuscrit reçu le 3 janvier 2000

Révision acceptée le 2 août 2000

Planche 1

- Fig. 1. *Trochammina inflata* (MONTAGU), $\times 240$; BEA 73c.
 Fig. 2. *Trochammina squamata* PARKER & JONES, $\times 300$; TRS 89.
 Fig. 3. *Bigennerina irregularis* (GUEMBEL), $\times 250$; CHN 91.
 Fig. 4. *Haplophragmium aequale* (ROEMER), $\times 130$; GIR 106.
 Fig. 5. *Haplophragmium subaequale* (MJATLIUK), 110; GIR 106.
 Fig. 6. *Spirillina infima* (STRICKLAND), $\times 220$; TRS 89e.
 Fig. 7. *Spirillina elongata* BIELECKA & POZARYSKI, $\times 200$; BEA 77d.
 Fig. 8. *Nodosaria raphanistiformis* (GUEMBEL), $\times 170$; PON 79.
 Fig. 9. *Nodosaria mutabilis* TERQUEM, $\times 170$; PON 35.
 Fig. 10. *Lenticulina brevispira* (WISNIOWSKI) mg *Planularia*, $\times 250$; TRS 83.
 Fig. 11. *Lenticulina polymorpha* (TERQUEM) mg *Planularia*, $\times 250$; GIR 106.
 Fig. 12. *Epistomina mosquensis* UHLIG, $\times 220$; TRS 111c.
 Fig. 13. *Ammobaculites* sp. A., $\times 80$; BLP B.
 Fig. 14. *Ammobaculites agglutinans* (d'ORBIGNY), $\times 200$, GIR 94.
 Fig. 15. *Lenticulina cordiformis* (TERQUEM), mg *Planularia*, $\times 200$; PON 71.
 Fig. 16. *Lenticulina polypora* (GUEMBEL) mg *Planularia*, $\times 300$; PON 71.
 Fig. 17. *Textularia jurassica* (GUEMBEL), $\times 180$; BEA 67.
 Fig. 18. *Dentalina pseudoarcuata* SEIBOLD & SEIBOLD, $\times 250$; BEA 57a.
 Fig. 19. *Dentalina turgida* SCHWAGER, $\times 130$; BEA 69bas.
 Fig. 20. *Dentalina* sp. RIEGRAF, LUTERBACHER & LECKIE, $\times 110$; BEA 95e.
 Fig. 21. *Dentalina bicornis* TERQUEM, $\times 160$, BEA.
 Fig. 22. *Glomospira variabilis* (KUBLER & ZWINGLI), 220; TRS 95.
 Fig. 23. *Eoguttulina metensis* (TERQUEM), $\times 260$; BEA 37.
 Fig. 24. *Eoguttulina bilocularis* (TERQUEM), $\times 260$; BEA 37.
 Fig. 25. *Citharina ornithocephala* WISNIOWSKI, $\times 150$; BEA 57a.
 Fig. 26. *Citharina clathrata* (TERQUEM), $\times 220$; GIR 106.
 Fig. 27. *Reophax horridus* (SCHWAGER), $\times 170$; PON 11.
 Fig. 28. *Reophax sterkii* HAUESLER, $\times 200$; PON 11.



Liste des foraminifères

- Lenticulina* aff. *anceps* (TERQUEM), 1870 mg *Planularia*.
Lenticulina batrakiensis (MYATLIUK), 1939 mg *Astacolus* et *Marginulinopsis*.
Lenticulina beierana (GUEMBEL), 1862 mg *Planularia*.
Lenticulina brevispira (WISNIOWSKI), 1890 mg *Lenticulina* et *Planularia*.
Lenticulina cordiformis (TERQUEM), 1863 mg *Planularia* et *Falsopalmula*.
Lenticulina cf. *cornucopiae* (SCHWAGER), 1865 mg *Saracenaria*.
Lenticulina aff. *ectypa* (LOEBLICH & TAPPAN), 1950 mg *Astacolus*.
Lenticulina filosa (TERQUEM), 1866 mg *Planularia*.
Lenticulina fraasi (SCHWAGER), 1865 mg *Astacolus* et *Marginulinopsis*.
Lenticulina aff. *franconica* (GUEMBEL), 1862 mg *Astacolus*.
Lenticulina informis (SCHWAGER), 1865 mg *Astacolus*.
Lenticulina major (BORNEMANN), 1854, mg. *Planularia*.
Lenticulina matutina (d'ORBIGNY), 1850 mg *Astacolus* et *Marginulinopsis*.
Lenticulina muensteri (ROEMER), 1839 mg. *Lenticulina* et *Astacolus*.
Lenticulina oxfordiana (TAPPAN), 1955 mg. *Saracenaria*.
Lenticulina pseudoparallela (SEIBOLD & SEIBOLD), 1956 mg *Planularia*.
Lenticulina polygonata (FRANKE), 1936 mg *Lenticulina* et *Astacolus*.
Lenticulina polymorpha (TERQUEM), 1870 mg *Planularia*.
Lenticulina polypora (GUEMBEL), 1865 mg *Planularia*.
Lenticulina prima (d'ORBIGNY), 1850 mg. *Lenticulina* et *Astacolus*.
Lenticulina protracta (BORNEMANN), 1854 mg. *Astacolus*.
Lenticulina quenstedtii (GUEMBEL), 1862 mg *Lenticulina* et *Astacolus*.
Lenticulina stilla (TERQUEM), 1866 mg *Planularia*.
Lenticulina subalata (REUSS), 1854 mg *Lenticulina* et *Astacolus*.
Lenticulina turgida (SCHWAGER), 1865 mg *Marginulinopsis*.
Lenticulina varians (BORNEMANN), 1854, mg *Lenticulina* et *Astacolus*.
Marginulina jurassica GUEMBEL, 1862.
Marginulina exigua (SCHWAGER), 1865.
Dentalina aboleta SCHWAGER, 1865.
Dentalina aequabilis SCHWAGER 1865.
Dentalina bicornis TERQUEM, 1870.
Dentalina dolioligera SCHWAGER, 1865.
Dentalina cf. *ectadia* LOEBLICH & TAPPAN, 1950.
Dentalina cf. *geniculosa* SCHWAGER, 1865.
Dentalina goldfussana GUEMBEL, 1862.
Dentalina guembeli SCHWAGER, 1865.
Dentalina laevigata SCHWAGER, 1865.
Dentalina cf. *lutigena* BARNARD, CORDEY & SCHIPP, 1981.
Dentalina pseudoarcuata SEIBOLD & SEIBOLD, 1960
Dentalina pseudocommunis FRANKE, 1936.
Dentalina cf. *seorsa* SCHWAGER, 1865.
Dentalina sp. RIEGRAF, LUTERBACHER & LECKIE, 1984.
Dentalina torta TERQUEM, 1858.
Dentalina turgida SCHWAGER, 1865.
Nodosaria cf. *corallina* GUEMBEL, 1862.
Nodosaria cf. *ingens* (TERQUEM), CIFELLI, 1959.
Nodosaria mutabilis TERQUEM, 1870
Nodosaria munsterana GUEMBEL, 1862.
Nodosaria cf. *nitidaeformis* Mitjanina, 1963.
Nodosaria plicatilis WISNIOWSKI, 1890.
Nodosaria raphanistiformis (GUEMBEL), 1962.
Pseudonodosaria vulgata (BORNEMANN), 1854
Pseudonodosaria sp. 1.
Pseudonodosaria sp. 2.
Lingulina cf. *dentaliniformis* (TERQUEM) 1870.
Lingulina franconica (GUEMBEL), 1862;
Lingulina cf. *nodosaria* (TERQUEM), 1870
Citharina clathrata (TERQUEM), 1863.
Citharina aff. *macilenta* (TERQUEM), 1867.
Citharina ornithocephala WISNIOWSKI, 1890.
Vaginulina sp. 1
Vaginulina sp. 2
Eoguttulina bilocularis (TERQUEM), 1864.
Eoguttulina metensis (TERQUEM) 1864.
Ramulina fusiformis KHAN, 1950.
Ramulina spandeli PAALZOW, 1917.
Ramulina aff. *pseudoaculeata* BARNARD, 1972.
Bullopore rostrata QUENSTEDT, 1858.
Reophax helveticus (HAUESLER), 1881.
Reophax horridus (SCHWAGER), 1865.
Reophax multilocularis HAUESLER, 1883.
Reophax sterkii HAUESLER, 1886.
Ammobaculites agglutinans (d'ORBIGNY), 1846.
Ammobaculites sp. A.
Flabellamina aff. *althoffi* BARTENSTEIN, 1937
Haplophragmoides canui, CUSHMAN, 1930.
Haplophragmium aequale (ROEMER), 1841.
Haplophragmium subaequale (MJATLIUK), 1939.
Verneuilinoides mauritii TERQUEM, 1866.
Textularia jurassica (GUEMBEL), 1862.
Textularia sp.
Bigenerina irregularis (GUEMBEL) 1862.
Trochammina globigeriniformis (PARKER & JONES) 1865.
Trochammina inflata (MONTAGU), 1808.
Trochammina squamata PARKER & JONES, 1860.
Glomospira variabilis (KUBLER & ZWINGLI), 1870.
Paalzwella feifeli (PAALZOW), 1932.
Spirillina infima (STRICKLAND), 1846 emend. BARNARD, 1952.
Spirillina elongata BIELECKA & POZARYSKI, 1954.
Ophthalmidium carinatum (KUBLER & ZWINGLI) 1866, emend. WOOD, 1947.
Epistomina mosquensis UHLIG, 1883.
Epistomina sp.
Reinholdella sp.
Globuligerina oxfordiana GRIGELIS, 1958.