



HAL
open science

Contraindre la transition greenhouse-icehouse du Paléogène par la géochimie des coccolithes

Maxime Tremblin

► **To cite this version:**

Maxime Tremblin. Contraindre la transition greenhouse-icehouse du Paléogène par la géochimie des coccolithes. Climatologie. Sorbonne Université, 2018. Français. NNT : 2018SORUS450 . tel-02924848

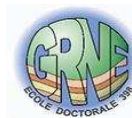
HAL Id: tel-02924848

<https://theses.hal.science/tel-02924848>

Submitted on 28 Aug 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Sorbonne Université

Géosciences, Ressources Naturelles et Environnement - ED 398

Institut des Sciences de la Terre de Paris (ISTeP)

UMR 7193, CNRS-UPMC, 4 Place Jussieu, 75252 Paris CEDEX 05

Contraindre la transition *greenhouse* - *icehouse* du Paléogène par la géochimie des coccolithes

Par **Maxime TREMBLIN**

Thèse de doctorat de Sorbonne Université

Dirigée par Fabrice Minoletti, Delphine Desmares et Michaël Hermoso

Présentée et soutenue publiquement le 07/12/2018

Devant un jury composé de :

Rosalind RICKABY	Professeur	Oxford University	Rapporteur
Yannick DONNADIEU	Directeur de Recherche	CEREGE	Rapporteur
Emanuela MATTIOLI	Professeur	Université de Lyon 1	Examineur
Emmanuelle PUCEAT	Maitre de conférences	Université de Bourgogne	Examineur
Loïc VILLIER	Professeur	Sorbonne Université	Examineur
Fabrice MINOLETTI	Maitre de conférences	Sorbonne Université	Directeur de thèse
Delphine DESMARES	Maitre de conférences	Sorbonne Université	Co-directeur de thèse
Michaël HERMOSO	Chercheur contractuel	Sorbonne Université	Co-directeur de thèse

"Je laisse Sisyphe au bas de la montagne ! On retrouve toujours son fardeau. Mais Sisyphe enseigne la fidélité supérieure qui nie les dieux et soulève les rochers. Lui aussi juge que tout est bien. Cet univers désormais sans maître ne lui paraît ni stérile ni fertile. Chacun des grains de cette pierre, chaque éclat minéral de cette montagne pleine de nuit, à lui seul, forme un monde. La lutte elle-même vers les sommets suffit à remplir un cœur d'homme. Il faut imaginer Sisyphe heureux... "

Albert Camus, « Le mythe de Sisyphe » 1942.

Remerciements

Voilà que cette thèse prend fin et que vient le traditionnel temps des remerciements. Une thèse étant une aventure au long court, j'ai eu l'occasion au cours de ces dernières années de côtoyer un grand nombre de personnes qui sont toutes plus ou moins associées à la conclusion de cette aventure et que je voudrais remercier du fond du cœur.

Tout d'abord, merci à Rosalind Rickaby, Yannick Donnadiou, Emanuela Mattioli, Emmanuelle Pucéat et Loïc Villier d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse et de me faire l'honneur de juger ce travail.

Un grand merci bien sûr à mes directeurs de thèse : Fabrice, Delphine et Michaël. Merci à Fabrice et Delphine qui me suivent depuis le Master (le temps passe vite !) et qui m'ont offert l'opportunité de réaliser cette thèse. Merci pour votre soutien indéfectible, votre patience à toutes épreuves (j'admets qu'il m'arrive parfois d'être têtus...) et votre confiance. Grâce à vous j'ai eu l'occasion de rencontrer une multitude de gens passionnants, que ce soit sur un bateau en pleine mer Méditerranée ou encore au cœur de l'Italie à l'USSP d'Urbino. Je voudrais bien sûr aussi remercier Michaël pour sa disponibilité (et sa capacité à répondre aux mails dans la minute qui suit !), ses conseils toujours avisés et pour son investissement dans ce travail de thèse. Merci à vous trois pour vos encouragements constants, même lors des moments difficiles (et il y en a toujours dans une thèse), pour m'avoir poussé à me dépasser et à aller plus loin que je ne l'aurais jamais imaginé. J'aurai beaucoup appris à vos côtés. Merci pour tout.

Je tiens également à remercier toutes les personnes du laboratoire (BES) avec qui j'ai pu discuter et qui m'ont tous aidé d'une manière ou d'une autre au cours de ces trois années de thèse. J'ai notamment une pensée particulière pour Nathalie et pour son optimisme à toute épreuve, sa capacité d'écoute et pour son aide plus que précieuse au cours de mon travail. Un grand merci à Amélie et à Deborah pour leur coup de pouce sur certaines microséparations et pour leurs sourires et leurs bonnes humeurs. Je remercie aussi les différents étudiants de Licence et de Master que j'ai eu le plaisir d'encadrer : Moh, Pascal, Salomé, Kevin, Yassine et «last but not least » Béatrice qui ont tous amené leur pierre à l'édifice de cette thèse.

Au cours de ces trois années j'ai également pu compter sur le soutien constant de mes colocataires du bureau 518 ! Un grand merci donc à Claire pour son infinie gentillesse, à Saliah qui aura été pendant les premières années notre « maman » à tous, à Vincent et maintenant à

Camille (« la relève », avec qui j'ai eu plaisir à partager ces derniers mois de thèse). J'ai pu au quotidien partager mes joies, mes coups de gueule et mes coups de blues (et dans une moindre mesure mon addiction au café et mes goûts musicaux...). Je voudrais aussi remercier du fond du cœur toutes les doctorantes et tous les doctorants de l'ISTeP qui se sont succédés au cours de ces trois années. Merci donc à « la vieille garde » (Marianne, Aida et les autres... ils se reconnaîtront) pour leurs précieux conseils, leurs encouragements et pour tous les débats interminables que l'on a pu avoir autour d'un nombre (raisonnable) de bière et/ou de mauresque. Un énorme merci à Ella pour son soutien (quand tu étais à Nancy il manquait un petit quelque chose à la fac !) et à Lorella pour sa bonne humeur contagieuse, je crois que les « tours de tour » avec vous me manqueront... Merci bien sûr aussi à tous les autres : Marine, Benjamin, Jean-Baptiste, Maxime, Adeline, Guillaume, Julien, Dia etc... on a bien rigolé et j'espère que ça continuera !

J'ai également une petite pensée pour tous mes amis qui, certes, ne m'ont pas forcément aidé dans ce travail de thèse, mais qui par leurs encouragements, leur présence et leur fidélité inébranlable m'apportent énormément au quotidien. Merci donc aux « Pastres » : Damien, Bérénice, Sandra, Christelle, Claire, Rémi et Jérôme. Merci également à tous mes amis de promo de Licence puis de Master que je n'oublie pas et avec qui j'ai passé des moments merveilleux au cours de ces nombreuses années à Jussieu ! Merci aussi à mes Grenobloises préférées, Alexandra et à Amel (revenons en arrière, qui l'eût cru ?).

Je veux aussi remercier ma famille et mes proches (une petite pensée pour ceux en Auvergne que je ne vois pas autant que je le désirerais), qui m'ont donné la chance de pouvoir faire de longues études et qui m'ont toujours soutenu et encouragé dans mon choix. Enfin pour finir : un énorme merci à toi Flo, pour tout, tout le temps.

Introduction générale	12
I. Reconstitution des températures de surface océaniques et des pressions de CO₂ atmosphériques	16
1. Les producteurs carbonatés	17
1.1. Les foraminifères benthiques et planctoniques	17
1.2. Les Coccolithophoridés	20
2. Les marqueurs de températures inorganiques	21
2.1. La composition isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$)	22
2.2. Le rapport Magnésium/Calcium (Mg/Ca)	28
2.3. Les clumped isotopes (Δ_{47})	34
3. Les marqueurs de températures organiques	38
3.1. L'indice d'insaturation des alcénones (U_{37}^k)	38
3.2. L'index des tétraéthers à 86 carbones (TEX ₈₆)	43
4. Les marqueurs de pCO ₂ atmosphérique	52
4.1. L'indice de densité des stomates	53
4.2. Du système carbonate à l'estimation de la concentration du CO ₂ aqueux	55
4.3. Le signal isotopique du bore ($\delta^{11}\text{B}$)	57
4.4. La composition isotopique en carbone des alcénones	62
II. Contexte paléocéanographique et paléoclimatique au Paléogène	71
1. Les deux régimes climatiques extrêmes du Cénozoïque	72
1.1. Le climat greenhouse du Mésozoïque et du début du Cénozoïque	72
1.2. Le climat icehouse typique de la fin du Cénozoïque	73
2. Le Paléogène : Une période charnière	73
2.1. L'évolution climatique globale	74
2.2. Les excursions isotopiques soudaines du Paléogène	77
2.3. L'évolution de température à long terme des eaux de surface	86
3. Le gradient de température océanique	96
3.1. Le gradient de température océanique actuel	96
3.2. Le gradient de température océanique au Paléogène	100
III. Matériels et Méthodes : du signal isotopique des coccolithes aux reconstitutions de températures et de pCO₂	108
1. Sites d'étude	109
1.1. Températures actuelles des eaux de surface aux sites d'étude	109
1.2. Variations temporelles des paléolatitudes et du pourcentage de carbonate des sites étudiés	111
1.3. L'Atlantique Nord (Sites DSDP 549 et 549A)	113
1.4. La ceinture intertropicale atlantique (Sites ODP 925-929)	114

1.5.	L'océan Atlantique tropical (Le site DSDP 516)	115
1.6.	L'Océan Atlantique sud (Le site ODP 511)	117
1.7.	La partie Austral de l'Océan Atlantique (Les sites ODP 689-690)	118
1.8.	L'Océan Pacifique équatorial (Le site ODP 865)	119
2.	Le $\delta^{18}\text{O}$ des coccolithes : un nouveau paléothermomètre	121
2.1.	Séparation des coccolithes du reste du sédiment	121
2.2.	Estimation des effets vitaux isotopiques au Paléogène	124
2.3.	Reconstitution du $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer au Paléogène	127
3.	Le $\Delta^{13}\text{C}$ des coccolithes : un nouveau paléobaromètre du CO_2	132
4.	Analyse de la taille des cellules	134
5.	La porosité interne des foraminifères planctoniques	136
IV.	Résultats	143
1.	Composition des échantillons sédimentaires	143
1.1.	Séparations granulométriques	143
1.2.	Evolution de la taille des coccolithes	155
2.	Les isotopes stables des fractions séparées	159
2.1.	Isotopes stables de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$)	159
2.2.	Isotope stable du carbone ($\delta^{13}\text{C}$)	167
3.	La porosité interne des foraminifères planctoniques	174
4.	Reconstitutions des SSTs et des pCO_2 atmosphériques cours du Paléogène	176
4.1.	Les températures des eaux de surface (SST)	176
4.2.	Les pCO_2 atmosphérique au Paléogène	182
V.	Discussion	187
1.	Biais possibles sur les reconstitutions de température et de pCO_2 à partir de la géochimie des coccolithes	187
1.1.	Impact du choix de l'effet vital au cours du Paléogène	187
1.2.	Impact de la saisonnalité sur les reconstitutions de température	194
1.3.	Impact de la diagénèse sur les reconstitutions de température	199
1.4.	Température reconstruite une fois les biais présentés pris en compte	207
2.	Evolution climatique du Paléogène : Comparaison entre les résultats issus de la géochimie des coccolithes ($\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$) et ceux issus des autres proxies	209
2.1.	Evolution de la pCO_2 atmosphérique au cours de l'Eocène et de l'Oligocène	209
2.2.	Evolutions des SSTs au cours du Paléogène	211
2.3.	Evolution des températures de subsurface et de la porosité interne des foraminifères planctonique de hautes latitudes au Paléogène	247
3.	L'évolution des gradients latitudinaux de température de l'Océan Atlantique au cours du Paléogène	249
3.1.	Caractérisation des gradients latitudinaux de température océanique	249

3.2. Comparaison entre les données et les modélisations climatiques	256
4. Synthèse	266
VI. Conclusions et perspectives	271
VII. Bibliographie	275
VIII. Liste des figures et des tableaux	305
IX. Annexe	315
1. Annexe1	315
2. Annexe 2	326

Introduction générale

Le Cénozoïque (~66 Ma à l'actuel) est caractérisé par le passage d'un régime climatique très chaud (greenhouse) à un climat glaciaire (icehouse) (Zachos et al., 2001). Le premier point de bascule intervient au Paléogène (~ 66 à 23,3 Ma) lors de la transition Eocène-Oligocène (EOT ; 33,9 Ma). Cette période est caractérisée par des concentrations de CO₂ atmosphérique très élevées (supérieures à 500 ppm) et proches de celles proposées dans les simulations du GIEC (scénarii de la famille A) pour l'horizon 2100 (IPCC, 2013). Le Paléogène représente donc un bon analogue pour comprendre la machine climatique terrestre dans un monde plus chaud et fait l'objet de nombreuses études paléoclimatiques et de modélisations visant à simuler sa dynamique climatique.

Si de nombreux travaux s'intéressent aux événements hyperthermiques soudains (d'une durée < 500 000 ans) qui ponctuent l'histoire climatique du Paléogène, les mécanismes qui ont fait basculer le système Terre d'un régime climatique à un autre restent encore aujourd'hui mal contraints (Pagani et al., 2014).

Cette incertitude provient du fait que les valeurs de SSTs et de pCO₂ atmosphériques du Paléogène sont particulièrement difficiles à estimer. Les évolutions de SSTs décrites sont contradictoires et les écarts entre les différentes estimations peuvent être supérieurs à 10°C. De plus, les modélisations climatiques ne parviennent pas à reproduire la distribution de températures enregistrées par les marqueurs disponibles. Cette difficulté des modèles à reproduire les résultats issus des proxies forme le nœud du problème de la reconstitution climatique du Paléogène (Gitelman et al., 1997; Pagani et al., 2014) et est communément dénommée dans la bibliographie : « The equable climate problem » (Sloan et Barron, 1990; Huber et Caballero, 2011). Ces incohérences peuvent en grande partie provenir des limitations propres aux outils traditionnels pour ces environnements anciens et particulièrement chauds. De nouveaux enregistrements de l'évolution des pCO₂ atmosphériques et des SSTs à différents sites, couvrant une large répartition latitudinale, sont donc nécessaires pour tester les différentes hypothèses proposées quant aux mécanismes de forçage responsables du changement climatique à long terme du début du Cénozoïque.

Parmi les différents composants sédimentaires, l'exosquelette carbonaté fossilisé des coccolithophoridés, les coccolithes (**Figure Introduction.1**), présentent l'avantage d'être produits uniquement dans la zone photique et d'être plus résistants aux phénomènes diagénétiques

que les foraminifères planctoniques. Malgré ces avantages écologiques et sédimentologiques indéniables, ils sont encore largement sous exploités dans les reconstitutions paléoclimatiques.

La difficulté à isoler les coccolithes du reste du sédiment, la méconnaissance relative de la biogéochimie de ces organismes et le concept « d'effet vital » a longtemps contribué à disqualifier ces organismes des études paléoclimatiques. Les techniques de microséparation de ces nanofossiles calcaires développées dans le laboratoire d'accueil de ce travail doctoral (UMR 7193 IStEP) permettent désormais de réaliser des analyses ciblées sur ces particules (Minoletti et al., 2009). Parallèlement, d'importants progrès ont été réalisés sur la compréhension des effets vitaux isotopiques associés à la biominéralisation de ces organismes ouvrant la voie à l'exploitation de cette archive sédimentaire pour les reconstitutions paléoclimatiques (Rickaby et al., 2010; Hermoso et al., 2016a; McClelland et al., 2017).

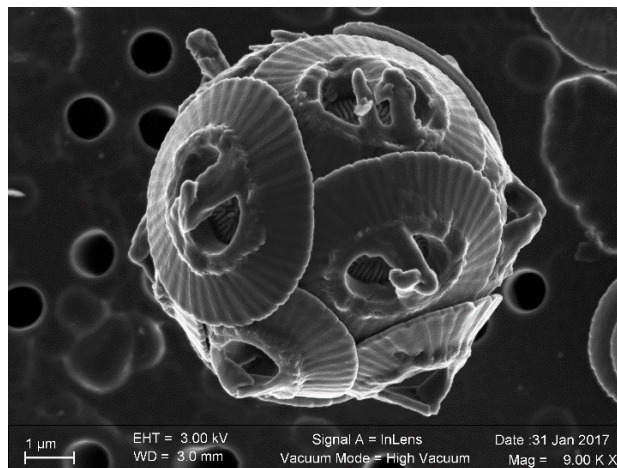


Figure Introduction.1 : Image prise au Microscope électronique à balayage (MEB) d'une coccosphère de l'espèce de coccolithophoridé : Gephyrocapsa oceanica. Echelle : 1 µm.

L'objectif principal de cette thèse est de s'appuyer sur ces avancées afin de reconstituer, à partir du signal isotopique ($\delta^{18}\text{O}$ et $\Delta^{13}\text{C}$) des coccolithes paléogènes de l'Océan Atlantique les évolutions de SSTs et de pCO_2 atmosphérique. Si l'exploration de cette période constitue un défi car les sédiments du Paléogène sont réputés mal préservés, l'obtention à partir d'un marqueur fiable des évolutions de SSTs à différentes latitudes de l'Océan Atlantique permettra de reconstituer l'évolution du gradient de température des eaux de surface au cours de cette période clé du Cénozoïque. Un tel jeu de données combinant SSTs et pCO_2 pourra par ailleurs être confronté aux différentes modélisations climatiques disponibles pour le Paléogène et permettront ainsi aux modélisateurs de mieux contraindre leurs modèles et à la communauté

des paléocéanographes prise dans son ensemble de mieux quantifier les processus qui ont amené le système Terre du climat greenhouse du début du Cénozoïque au climat icehouse caractéristique de notre époque.

Chapitre I :

Reconstitution des températures de surface océaniques et des pressions de CO₂ atmosphérique

1. Les producteurs carbonatés	17
1.1. Les foraminifères benthiques et planctoniques	17
1.2. Les Coccolithophoridés	20
2. Les marqueurs de températures inorganiques	21
2.1. La composition isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$)	22
2.2. Le rapport Magnésium/Calcium (Mg/Ca)	28
2.3. Les clumped isotopes (Δ_{47})	34
3. Les marqueurs de températures organiques	38
3.1. L'indice d'insaturation des alcénones (U_{37}^k)	38
3.2. L'index des tétraéthers à 86 carbones (TEX ₈₆)	43
4. Les marqueurs de pCO₂ atmosphérique	52
4.1. L'indice de densité des stomates	53
4.2. Le système carbonate	55
4.3. Le signal isotopique du bore ($\delta^{11}\text{B}$)	57
4.4. La composition isotopique en carbone des alcénones	62

I. Reconstitution des températures de surface océaniques et des pressions de CO₂ atmosphériques

La connaissance des paléoclimats cénozoïques provient principalement d'études employant divers traceurs géochimiques ou « proxies ». Ces outils géochimiques s'appuient sur l'étude des biominéralisations et de la matière organique produites par les producteurs primaires et les foraminifères planctoniques et benthiques. La grande majorité des études paléocéanographiques et paléoclimatiques se base sur l'analyse géochimique des tests de foraminifères. A l'inverse, les coccolithophores, dont l'étude géochimique formera le cœur de ce travail de thèse, sont très largement sous exploités du fait de limitations méthodologiques et conceptuelles exposées dans la suite de cet exposé. Une première partie détaillera l'écologie et la physiologie des différents producteurs carbonatés ainsi que les problèmes de préservation de ces microfossiles pouvant conduire à l'altération des informations paléoenvironnementales enregistrées.

Les différents proxies (organique et inorganique) et les équations de transfert qui permettent la reconstitution des environnements passés sont en développement constant. L'analyse multi-proxy est essentielle pour approcher au mieux la réalité environnementale. Afin de pouvoir intégrer et confronter les résultats obtenus dans ce travail aux données préexistantes, il est important de discuter des différents marqueurs environnementaux classiquement employés. Un second chapitre présentera donc une sélection non exhaustive des outils utilisés pour les reconstitutions climatiques du Paléogène ainsi que les incertitudes propres à chacun de ces proxies : effets vitaux, diagénèse, variabilité des équations de calibration et leurs effets sur le signal environnemental recherché.

1. Les producteurs carbonatés

1.1. Les foraminifères benthiques et planctoniques

Les foraminifères sont des microorganismes marins unicellulaires (compris entre 0,50 µm et 1 mm) sécrétant un test le plus souvent en carbonate de calcium (CaCO₃). Abondants dans les sédiments depuis le Jurassique moyen (Caron et Homewood, 1983), les foraminifères planctoniques sont distingués par leur morphologie (morpho-espèces) et sont largement utilisés comme marqueurs biostratigraphiques au cours du Mésozoïque et du Cénozoïque ; ils sont des

supports privilégiés des analyses géochimiques ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$, Mg/Ca , $\delta^{11}\text{B}$) et de la majorité des études paléocéanographiques. Ainsi, la plupart des travaux proposant des reconstitutions des conditions océanographiques et/ou climatiques (température et pCO_2) sont issus de l'étude de ce matériel. Si la plupart des espèces planctoniques vivent en surface (généralement dans les 100 premiers mètres), certaines espèces peuvent évoluer plus en profondeur dans la colonne d'eau. Les foraminifères planctoniques peuvent donc potentiellement calcifier et enregistrer les conditions physico-chimiques des différentes tranches de la colonne d'eau (Pearson et al., 1993; Spero et al., 2003; Pearson, 2012). Les foraminifères benthiques quant à eux vivent sur les fonds marins à l'interface eau/sédiment ou dans les premiers centimètres de sédiments ; ils sont donc (pour les sites océaniques profonds) très peu soumis aux variations environnementales de surfaces.

Plusieurs facteurs peuvent compliquer la reconstitution de températures des eaux de surface à partir de ces organismes.

- (1) Si certains foraminifères planctoniques vivent en surface, plusieurs espèces migrent au cours de leur cycle de vie à travers la colonne d'eau (Schiebel et Hemleben, 2005). Ces espèces calcifient donc à différentes profondeurs. La croissance du test se fait par incrémentation de loges successives. Lors de l'ajout d'une nouvelle loge, une couche de calcite recouvre les loges précédentes. Ils sont donc susceptibles d'enregistrer les paramètres physico-chimiques de tranches d'eaux de profondeur différentes. Une sélection rigoureuse d'espèces inféodées aux eaux de surface (actuellement *Globigerinoides ruber*, *Globigerinoides sacculifer*, *Globigerina bulloides*) permet de s'affranchir de cette incertitude (Pearson, 2012).
- (2) Les tests des foraminifères planctoniques criblés de pores sont sensibles aux phénomènes de dissolution et de recristallisation post dépôt. Ces processus diagénétiques sont contrôlés par la taille et l'épaisseur du test, son ornementation, sa minéralogie et sa microstructure (Martin, 1999). Ainsi les espèces vivant proches de la surface, qui permettent d'enregistrer les SSTs, sont les plus sensibles à l'altération du fait de leurs tests plus fins et poreux qui leur assurent une meilleure flottabilité et leur permettent de rester dans la zone photique. Une fois déposées sur les fonds océaniques, les loges peuvent être remplies par de la calcite dont la signature géochimique caractéristique des eaux de fond

est différente de celle des eaux de surface. L'impact de ce phénomène est plus important aux basses latitudes où l'écart thermique entre les eaux de surface et eaux de fond est important. Le degré de recristallisation est évalué par l'aspect des tests. Le terme de « glassy specimens » (Sexton et al., 2006; Pearson et al., 2007) a alors été proposé lorsque les foraminifères apparaissent comme exceptionnellement bien préservés (textures proches des spécimens vivants subactuels), à l'inverse des spécimens dit « frosty » ou « chalky » (Pearson, 2012). Un contrôle systématique de l'état de préservation et, du type de remplissage des loges, est donc essentiel avant le choix de l'emploi ou non de ce marqueur pour des études paléocéanographiques. Quand les sédiments qui remplissent les loges sont peu indurés, ils peuvent être en partie désagrégés par un protocole de nettoyage rigoureux.

- (3) Les différentes espèces sont distinguées par leurs morphologies (morpho-espèces). Plusieurs études révèlent une diversité plus importante qu'initialement estimée au sein des espèces actuelles de foraminifères planctoniques (Darling and Wade, 2008). Il existe donc au sein des morpho-espèces définies, des espèces dites « cryptiques » ayant des préférences écologiques distinctes. Ces préférences pourraient éventuellement se marquer dans la chimie de leurs tests. Des variations du $\delta^{18}\text{O}$ de plus de 1 ‰ peuvent ainsi être observées entre les différentes morpho-espèces de *Globigerinoides ruber* (Numberger et al., 2009).

Jusqu'à une dizaine d'espèces cryptiques peuvent être observées au sein d'une même morpho-espèce (Darling et Wade, 2008). Cette biodiversité cryptique peut s'observer à travers le sens d'enroulement, comme par exemple au sein de *Neoglobobadrina pachyderma* (Bauch et al., 2003), des variations de porosité au sein de *Orbulina universa* et de *Globigerinella siphonifera* (Huber et al., 1997; de Vargas et al., 1999; Morard et al., 2009; Marshall et al., 2015); ou encore dans la variation de couleur des *G. ruber* (Numberger et al., 2009). Il n'est pas exclu que de telles espèces cryptiques existent dans le passé (Desmares et al., 2016), ces phénomènes sont donc à prendre en considération lors des études géochimiques issues de cette archive.

Si les biais écologiques peuvent en partie être surmontés en prenant les précautions nécessaires (mêmes morphotypes, même sens d'enroulement, même nombre de loges et mêmes

tailles entre les spécimens analysés), le biais de préservation constitue lui encore un obstacle important à l'emploi de ces organismes pour les environnements chauds des périodes greenhouse.

1.2. Les Coccolithophoridés

L'archive sédimentaire que nous nous proposons d'utiliser dans cette thèse est l'exosquelette carbonaté fossilisé des coccolithophoridés (ou coccolithophores) : les coccolithes. Les coccolithophoridés sont des microalgues unicellulaires appartenant au phylum des Haptophytes. Leurs premières traces dans le registre fossile remontent au Trias et sont un des principaux producteurs carbonatés des milieux océaniques ouverts depuis le Jurassique (Bown, Lees, et Young, 2004). Ces organismes fournissent un enregistrement abondant et constant au sein de la sédimentation carbonatée pélagique et représentent donc un grand intérêt biostratigraphique. Les coccolithes sont composés d'éléments monocristallins de calcite faiblement magnésienne. Biominéralisés intracellulairement, les coccolithes sont expulsés hors de la cellule autour de laquelle ils s'agencent pour former une coccosphère.

La position de vie des coccolithophoridés en fait un outil de choix pour l'étude de la couche d'eau océanique la plus superficielle, directement en contact avec l'atmosphère (couche de mélange). En effet, ces algues photosynthétiques vivent et calcifient exclusivement dans la zone photique (Roth, 1986) où la lumière est importante. Cette zone peut atteindre une profondeur de 150 mètres dans les zones subtropicales ou les gyres océaniques, alors qu'elle est très réduite au niveau de certaines zones côtières ou en domaine équatorial. Mis à part certaines espèces actuelles à l'origine des DCM (Deep Chlorophyll Maximum), les coccolithophoridés ne migrent pas dans la colonne d'eau comme les foraminifères planctoniques et sont les plus abondants dans les premières dizaines de mètres de la colonne d'eau. Les coccolithophoridés sont des organismes vivant dans des milieux oligotrophes à mésotrophes, ils sont adaptés à une large gamme de température et de salinité (Winter et al., 1979) et présentent une importante distribution latitudinale. Par leur grande abondance et leur capacité à effectuer les processus de photosynthèse et de calcification, ces organismes jouent un rôle majeur dans le cycle du carbone et, sont donc des témoins privilégiés de ses variations au cours du temps géologiques.

La porosité réduite des coccolithes comparée aux foraminifères, l'exportation rapide vers le fond sous forme de pelote fécale (Honjo, 1976; Turner, 2002; Fischer et Karakaş, 2009) et la présence d'un voile organique protecteur (Cook et Egbert, 1979) permettent une bonne préservation de ces particules (Roth et al., 1975). Les processus diagénétiques tels que l'altération

physique et chimique qui se produisent lors du transport et du dépôt post-mortem sont ainsi réduits (Broecker et Clark, 2009; Prentice et al., 2014). Cette relative bonne préservation associée à un cycle de vie strictement de surface et la forte abondance de ces organismes dans le registre sédimentaire font des coccolithes un support d'analyse privilégié des conditions de surfaces océaniques au cours des temps géologiques.

Plusieurs problèmes ont longtemps été un frein à l'emploi de cette archive sédimentaire. Tout d'abord, si les coccolithes représentent une grande partie de la sédimentation pélagique des milieux océaniques ouverts, leurs assemblages sont dans la grande majorité des cas polyspécifiques, or la mise en culture des espèces actuelles a montré qu'il existe une large gamme d'effets vitaux (cf. synthèse dans Hermoso (2014)). Ces effets vitaux interspécifiques ont des amplitudes importantes qui peuvent masquer les variations environnementales enregistrées. De plus, d'autres composants se retrouvent dans les mêmes sédiments (foraminifères, carbonates exportés, précipitations diagenétiques). Une simple analyse du carbonate total ou « bulk » n'est donc pas suffisante. La difficulté à isoler ces différents composants du sédiment a longtemps empêché une analyse ciblée sur les coccolithophoridés et la méconnaissance des mécanismes responsables de ces effets vitaux a longtemps contribué à disqualifier ces organismes dans les études paléoclimatiques.

2. Les marqueurs de températures inorganiques

Parmi les outils géochimiques, les marqueurs inorganiques tels que le $\delta^{18}\text{O}$ et le rapport Mg/Ca des carbonates, ont été les premiers à avoir été utilisés pour reconstituer les évolutions de températures au cours des temps géologiques (Bralower et al., 1995; Zachos et al., 1996; Lear et al., 2000; Zachos et al., 2001; Tripathi et Zachos, 2002; Billups et Schrag, 2003; Tripathi et al., 2003; Pearson, 2012). Depuis maintenant plusieurs années, de nouveaux paléothermomètres basés sur l'analyse de la matière organique, tels que l' U_{37}^k et le TEX_{86} , ont également été développés. Ceux-ci ont notamment permis la reconstitution de SSTs, aux hautes latitudes où la sédimentation carbonatée est réduite (Prah et al., 1988; Schouten et al., 2002; Liu et al., 2009; Plancq et al., 2014; Inglis et al., 2015; Zhang et al., 2016). Enfin, très récemment, un nouvel outil a été développé, les clumped isotopes (Δ_{47}), et sera donc présenté succinctement dans cette partie (Eiler, 2011; Eagle et al., 2013; Petersen et Schrag, 2015; Bonifacie et al., 2017).

2.1. La composition isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$)

L'emploi des isotopes de l'oxygène des carbonates a été à la base d'avancées majeures dans la compréhension des variations climatiques terrestres. Qu'il soit mesuré sur l'ensemble de la fraction carbonatée des sédiments (bulk), des coquilles de mollusques ou sur des tests de foraminifères, le $\delta^{18}\text{O}$ est depuis de nombreuses années un des principaux outils des reconstitutions paléocéanographiques (Urey et al., 1951; Epstein et al., 1953). La compilation de données réalisées sur les foraminifères benthiques a par exemple permis la reconstitution à long terme des variations climatiques majeures du Cénozoïque (Zachos et al., 2001; Cramer et al., 2009). L'emploi de cet outil formera le cœur de ce travail de thèse.

2.1.1. Définition et thermodépendance du $\delta^{18}\text{O}$

Cet outil se base sur le fractionnement thermodynamique qui apparaît entre les isotopes de l'oxygène au cours de la précipitation des carbonates. La composition isotopique du carbonate est exprimée par le rapport d'abondance entre l'isotope lourd plus rare (^{18}O) et l'isotope léger plus abondant (^{16}O) par rapport à un standard international PDB (*Belemnitella americana* de la formation Pee Dee en Caroline du Sud) pour les carbonates (exprimée en ‰ VPDB).

$$\delta^{18}\text{O} (\text{‰}) = \left[\frac{\left(\frac{^{18}\text{O}}{^{16}\text{O}}\right)_{ech}}{\left(\frac{^{18}\text{O}}{^{16}\text{O}}\right)_{std}} - 1 \right] * 1000$$

La composition isotopique du carbonate dépend de la température et de la valeur du $\delta^{18}\text{O}$ du fluide à partir duquel le carbonate minéralise. Ainsi, le $\delta^{18}\text{O}$ mesuré sur la calcite ($\delta^{18}\text{O}_c$) associé à une estimation indépendante du $\delta^{18}\text{O}$ du fluide de minéralisation permet de résoudre une équation de thermodépendance et ainsi d'estimer la température de cristallisation du minéral.

Parmi ces équations de thermodépendance, certaines proviennent directement de précipitations de calcites inorganiques en laboratoire (McCrea, 1950; O'Neil et al., 1969; Kim et O'Neil, 1997), et d'autres sont issues de calcites biominéralisées sur différents taxons d'intérêts en cultures (foraminifères, mollusques, coraux ou coccolithes).

2.1.2. Incertitudes associées à l'emploi du $\delta^{18}\text{O}$

Les analyses géochimiques visant à reconstituer les propriétés des eaux de surface étudient généralement les foraminifères planctoniques ou le carbonate total (bulk). Plusieurs paramètres peuvent complexifier l'interprétation des données issues de cet outil sur ces organismes.

- *L'empreinte biologique sur le $\delta^{18}\text{O}$ et la notion d'effet vital*

Les carbonates analysés dans les études paléocéanographiques sont majoritairement biogènes, les équations issues des précipitations de calcite inorganique en laboratoire ne peuvent donc pas être directement appliquées aux archives sédimentaires. Le signal isotopique enregistré à travers la calcite des organismes peut largement être influencé par des phénomènes biologiques et être décalé par rapport à une calcite purement inorganique (Weiner, 2003). Le décalage mesuré entre le biominéral et un minéral précipité à partir du même fluide et dans les mêmes conditions physico-chimiques est communément appelé « effet vital » (**Figure I.1**) (Adkins et al., 2003; Weiner, 2003; Ziveri et al., 2003; Bolton et al., 2012; Hermoso et al., 2015). La compréhension de l'effet vital associé à la formation des biominéraux, et donc indirectement à l'enregistrement des paramètres environnementaux, est particulièrement importante lors de l'interprétation des résultats issus du $\delta^{18}\text{O}$ des calcites biogènes.

Afin de prendre en compte l'influence de cet effet vital sur le signal calcitique obtenu, plusieurs méthodes peuvent être employées.

La première consiste à définir directement les équations de thermodépendance à partir de la mise en culture des taxons d'intérêt géologique, et par actualisme à appliquer ces équations aux fossiles taxonomiquement les plus proches. Des équations de thermodépendance ont ainsi été développées pour les foraminifères planctoniques (Erez et Luz, 1983; Bemis et al., 1998) et benthiques (Shackleton, 1974), les mollusques (Craig et Gordon, 1965), les coraux (Weber et Woodhead, 1970; Juillet-Leclerc et Schmidt, 2001) et les coccolithophoridés (Dudley et al., 1986; Ziveri et al., 2003; Candelier et al., 2013; Stevenson et al., 2014) (**Figure I.1**). Cette méthode n'est valide que si les effets vitaux définis actuellement sont constants quelles que soient les conditions environnementales ou de croissance cellulaire. Ce n'est pas le cas pour les coccolithophores dont les effets vitaux varient avec la pression de CO_2 ambiante (cf. Chapitre : **III. 2.2 Effets vitaux au Paléogène**). Pour les foraminifères, aucune donnée reliant variation de l'environnement et amplitude des effets vitaux n'est disponible.

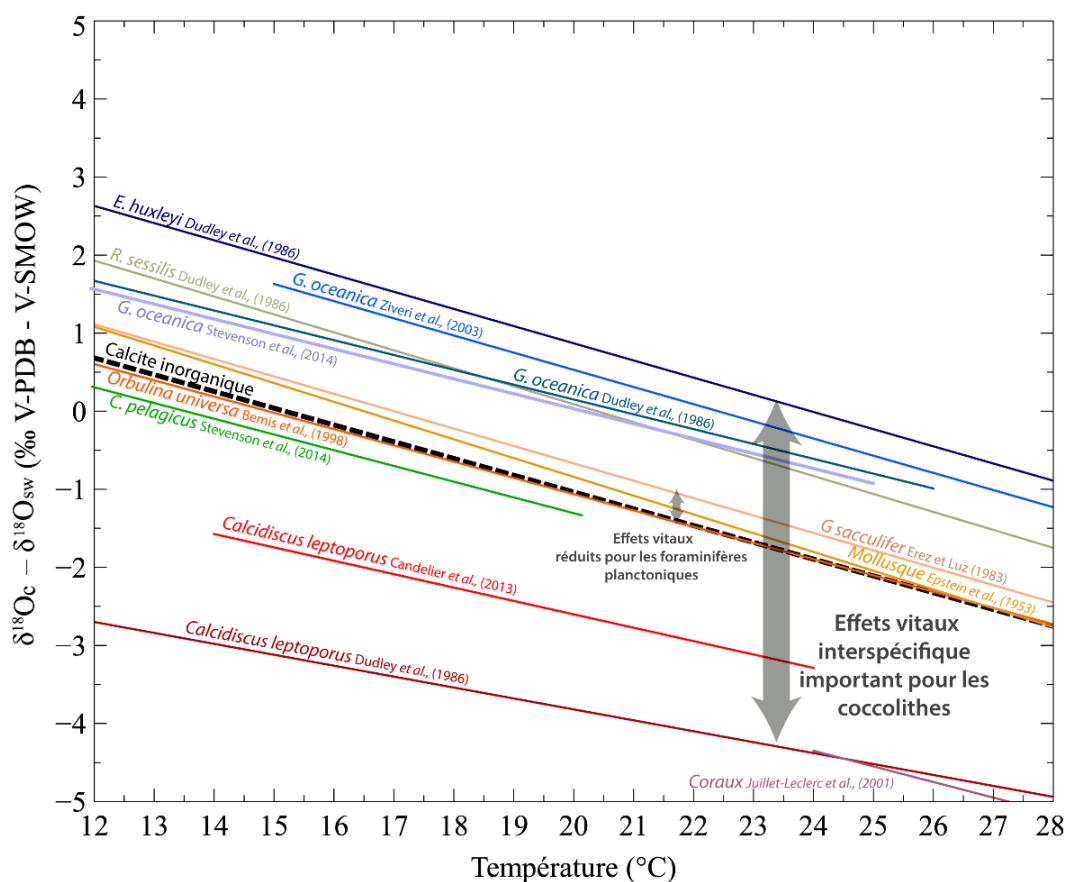


Figure I.1 : Equations de thermodépendances établies pour différents taxons actuels. Le décalage observé avec la calcite inorganique (Kim et O’Neil, 1997) représente « l’effet vital ». Les foraminifères planctoniques (Erez et Luz, 1983; Bemis et al., 1998; Pearson, 2012) possèdent un effet vital réduit en comparaison des coccolithophoridés (Dudley et al., 1986; Ziveri et al., 2003; Candelier et al., 2013; Stevenson et al., 2014).

Dans la seconde méthode, les effets vitaux sont déterminés par des cultures dans différentes conditions environnementales. En mesurant la différence entre le rapport isotopique du matériel produit et celui de la référence inorganique, il est possible d’estimer l’amplitude de l’effet vital et ainsi calculer le signal isotopique d’une calcite inorganique théorique exempte d’empreinte biologique (« vital effect-free ») (Hermoso et al., 2016a; Hermoso et al., 2016b). Cette seconde méthode possède l’avantage qu’il devient ainsi possible d’utiliser tous les travaux réalisés sur la calcite inorganique (Kim et O’Neil, 1997; Watkins et al., 2014). Pour l’application à l’ancien, l’effet vital calibré en culture peut ainsi être directement soustrait du signal mesuré. A partir de cette calcite théorique (non influencée par l’empreinte biologique) il est alors possible, grâce aux équations de thermodépendance établies sur l’inorganique, d’obtenir une valeur de température.

- *La valeur de $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer :*

Une autre source d'incertitude importante dans l'emploi du $\delta^{18}\text{O}$ comme paléothermomètre provient de l'approximation faite sur la valeur de $\delta^{18}\text{O}$ du fluide. Pour les études paléocéanographiques, celle-ci correspond à la valeur de $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer ($\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ ou $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$) exprimée en ‰ SMOW (Standard Mean Ocean Water). Cette valeur a variée au cours des temps géologiques. Celle-ci doit correspondre à celle de l'eau de mer pour la région d'étude et pour l'époque considérée. L'estimation de cette valeur représente un réel défi pour les études paléocéanographiques et est loin d'être triviale puisqu'il dépend à la fois de la valeur océanique globale et du bilan évaporation/précipitation (E/P) local.

La valeur moyenne de l'océan global est directement liée à la quantité de glaces stockées aux pôles. Ainsi, la valeur moyenne globale actuelle du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ est de 0‰ alors qu'au début du Cénozoïque, sous un climat greenhouse sans glace, cette valeur est estimée à -1‰. Cette dernière a été calculée par bilan de masse à partir du volume et des rapports isotopiques des glaces continentales actuelles et de l'océan global actuel (Shackleton et Kennett, 1975).

Le bilan évaporation/précipitation (E/P) local (ou régional) est souvent assimilé à l'effet de salinité, puisqu'il fait varier à la fois le $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer comme la salinité. Celui-ci modifie la valeur des eaux de surface par rapport à la valeur de l'océan global. En effet à travers une distillation de Rayleigh, l'évaporation va augmenter le $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ alors que les précipitations vont le diminuer. Les mesures réalisées au cours des campagnes océanographiques ont été kriegées et compilées et des cartes permettent de connaître le $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ en tout point de l'océan (LeGrande et Schmidt, 2006) comme c'est le cas pour les paramètres physiques du World Ocean Atlas (**Figure I.2**). Si la moyenne globale des eaux de surface est autour de -0,1 ‰, il apparaît que les eaux tropicales, plus évaporées, ont une valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ relativement plus importante (actuellement d'environ 1‰). Les valeurs extrêmes se retrouvent dans les bassins partiellement confinés et hyper-évaporés comme la mer Méditerranée, la mer Rouge et le Golfe Persique avec des valeurs approchant 2‰. A l'inverse les valeurs les plus faibles se retrouvent au niveau de l'Arctique de la mer Baltique du fait d'un bilan évaporation/précipitation (E/P) faible et de l'apport plus important d'eau douce en raison de la proximité de grands fleuves (Saint-Laurent) et de la calotte polaire arctique.

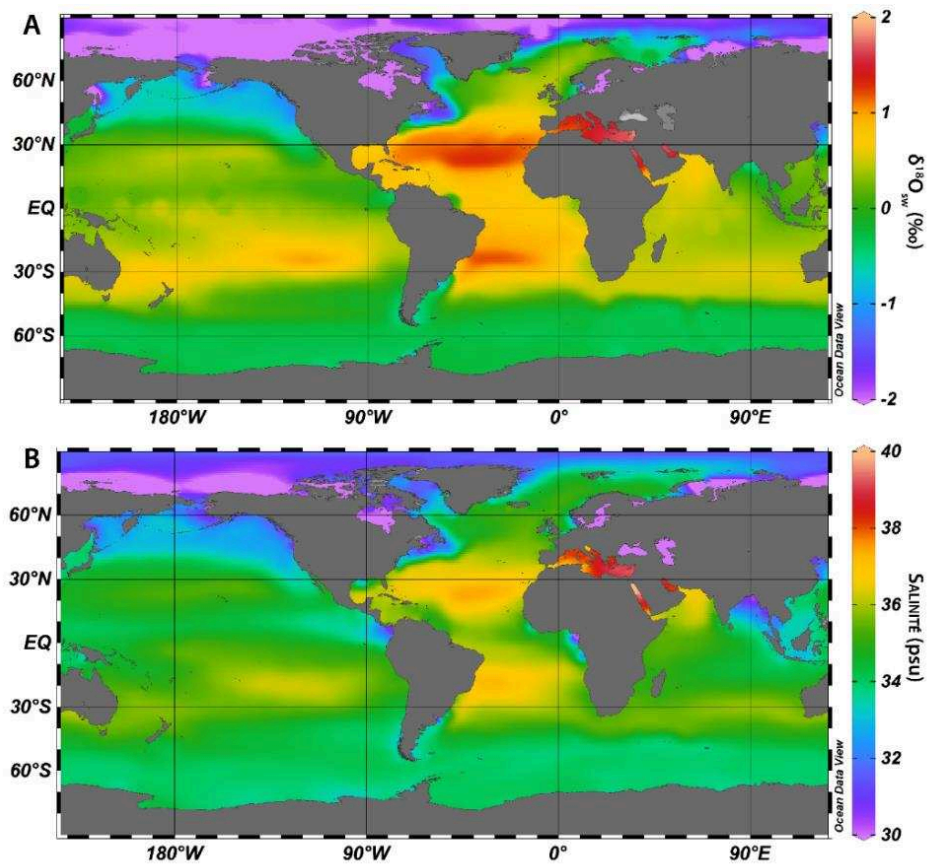


Figure I.2 : (A) Valeurs du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ actuels (surface). (B) Valeurs actuels de salinité (surface). D'importantes similitudes sont observées dans la distribution des $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ et de la salinité. Si en moyenne la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ est de 0‰ une importante variabilité est observée selon les régions. L'Océan Atlantique possède une plus forte salinité et des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ plus élevées que l'Océan Pacifique. Les tropiques présentent des valeurs relativement plus positives et la mer Méditerranée, le golfe Persique et la mer Rouge très évaporés, possèdent les valeurs de salinité et de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ les plus positives (Données issues de : Ocean Data View, <http://odv.awi.de>).

Dans les archives sédimentaires, la composition isotopique de l'eau de mer peut être évaluée en couplant les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ (dépendant de la température et du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$) et des marqueurs supposés uniquement thermodépendants (Mg/Ca ou Δ_{47}). Il est important de noter que par cette approche, les erreurs sont sommées et les facteurs non thermiques de ces marqueurs thermodépendants sont négligés. Ainsi, des estimations de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ ont été proposées pour les eaux du Cénozoïque. Ces évaluations obtenues par l'analyse couplée du $\delta^{18}\text{O}$ et du rapport Mg/Ca mesuré sur les foraminifères benthiques sont cohérentes (Lear et al., 2000; Shevenell et al., 2008). A l'inverse, celles issues des foraminifères planctoniques sont parfois problématiques comme c'est le cas pour les hautes latitudes sud du Miocène moyen qui proposent des valeurs supérieures à 1,5 ‰. Ces valeurs sont bien supérieures à l'actuel (-0,15

‰) et correspondent aux régions actuelles où l'évaporation est très supérieure à la précipitation (Shevenell et al., 2004).

- Diagenèse :

Un facteur à prendre en compte lors de l'interprétation du $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates est l'impact de la diagenèse sur le signal enregistré. Des surcroissances et/ou des recristallisations tardives de carbonates peuvent altérer le signal isotopique mesuré qui n'est alors plus représentatif du milieu de vie de l'organisme mais issu d'un mélange de cristaux précipités sous différentes conditions. Une analyse au microscope électronique à balayage (MEB) est donc primordiale pour valider ou non la bonne préservation des organismes cible. Cette précaution est particulièrement importante si l'objectif est de reconstituer les SSTs des basses latitudes à partir du $\delta^{18}\text{O}$ des tests poreux de foraminifères planctoniques (Pearson et al., 2007; Pearson, 2012). A ces latitudes, l'écart de température entre les eaux de surface (lieu de vie des organismes) et celles des eaux de fond (lieu de dépôt) est particulièrement important (Pearson, 2012).

Les travaux de Bernard et al. (2017) ont également montré que la calcite des tests de foraminifères peut en grande partie être rééquilibrée isotopiquement lors de l'enfouissement sédimentaire. Ces phénomènes de re-équilibration auraient pour conséquence d'altérer le signal primaire. Afin de mettre en évidence ces phénomènes, douze tests de foraminifères planctoniques (*Globigerina bulloides*) ont été exposés dans une eau isotopiquement lourde et à des pressions et température élevées (300°C et 200 bars). Ces conditions P/T bien supérieures à celles rencontrées au cours de l'enfouissement des sédiments sont supposées mimer l'effet de la diagenèse. Les tests avant et après expérience ont été imagés et le signal isotopique a été analysé à la NanoSIMS.

Il apparaît alors qu'il existe des modifications isotopiques à l'échelle sub-micrométrique qui ne sont pas observables grâce à l'ultrastructure des tests de foraminifères (rendant toute hiérarchisation entre « glassy specimens » et « frosty specimens » obsolète). Bernard et al. (2017) concluent que le signal isotopique issu des foraminifères benthiques servant de référence à l'étude des climats du Cénozoïque (Zachos et al., 2001) est biaisé par ces processus de rééquilibration et ne représente donc pas une évolution climatique. Cette étude suggère également que les températures des eaux de surface et de fond au Crétacé et au Paléogène sont à cause de ces phénomènes largement surestimés. Si ces processus sont certainement opérants lors de l'enfouissement des sédiments, les conclusions issues de ce travail sont sujet à débat, les

températures reconstruites une fois modulées de cet effet de rééquilibrations étant incohérentes avec l'ensemble des observations géochimiques (majoritairement réalisées sur des marqueurs organiques) et paléontologique disponibles (cf. le commentaire récent de Evans et al. 2018a).

2.2. Le rapport Magnésium/Calcium (Mg/Ca)

Dès les années 1920, il a été observé que les carbonates précipités dans des eaux plus chaudes présentent une plus forte quantité de magnésium que ceux précipités dans des eaux plus froides (Clarke et Wheeler, 1922). Ce marqueur inorganique est donc utilisé pour déterminer les valeurs de température de formation des coquilles carbonatées. Le rapport Mg/Ca est principalement utilisé sur les tests de foraminifères planctoniques et benthiques, mais également sur les coquilles de bivalves. Malgré l'influence attestée de la salinité, du pH et de la valeur de Mg/Ca de l'eau de mer, il est souvent considéré comme purement thermodépendant et, est donc utilisé pour reconstituer le $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ et donc d'estimer la salinité au cours du temps (Rosenthal et al., 2000; Lear et al., 2000; Arbuszewski et al., 2010).

2.2.1. Définition et thermodépendance du rapport Mg/Ca

Le principe de base de ce marqueur est que la substitution du calcium par le magnésium dans les carbonates est favorisée à plus fortes températures. Les études thermodynamiques de précipitation inorganique de calcites révèlent une augmentation exponentielle du rapport Mg/Ca d'environ 3% par degré Celsius (Oomori et al., 1987; Koziol et Newton, 1995). Dans le registre naturel, l'enregistrement du rapport en Mg/Ca des tests de foraminifères diffère des prédictions thermodynamiques. Les tests contiennent 5 à 10 fois moins de magnésium que les prédictions purement thermodynamiques (Bender et al., 1975). De plus, la réponse du Mg/Ca des tests par rapport à la température est trois fois plus importante que dans les prédictions thermodynamiques, approchant 9 % par degré Celsius (Lea et al., 1999). Certains auteurs ont alors proposé que la réponse du magnésium au changement de température est elle-même dépendante de la quantité de magnésium présente dans la calcite (Oomori et al., 1987; Toyofuku et al., 2000). Quoiqu'il en soit les différentes calibrations reliant rapport Mg/Ca et températures (**Figure I.3**) sont toutes exprimées sous forme exponentielle :

$$\text{Mg/Ca} = B \times e^{A \times T}$$

avec Mg/Ca en mmol mol⁻¹ ; T en degrés Celsius et A et B des constantes.

Depuis, des calibrations ont été établies sur différentes espèces de foraminifères planctoniques et révèlent une bonne concordance entre les résultats issus des sédiments naturels et ceux issus de cultures (Anand et al., 2003) (**Fig. 13**).

$$\text{Mg/Ca} = 0,38 \times \exp^{(0,09 \times T)}$$

avec Mg/Ca en mmol mol⁻¹. T en degrés Celsius. (Anand et al., 2003)

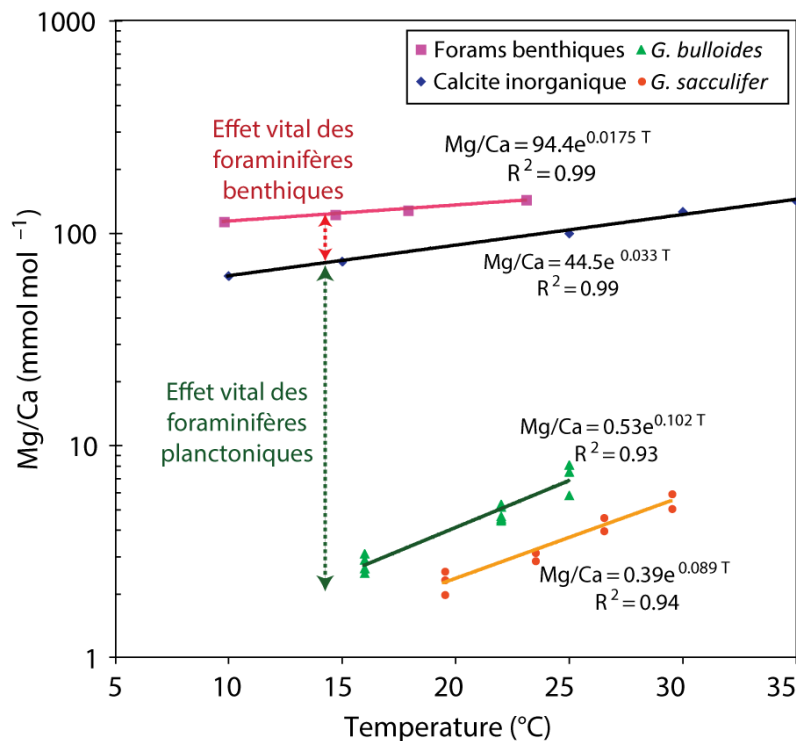


Figure I.3 : Comparaison entre Mg/Ca et température, pour la calcite inorganique (Oomori et al., 1987), les foraminifères benthiques néritiques (Toyofuku et al., 2000), l'espèce tropicale symbiotique Globigerinoides sacculifer (Nürnberg et al., 1996) et l'espèce subpolaire non symbiotique G. bulloides (Lea et al., 1999). Un effet vital très important existe entre les foraminifères planctoniques et la calcite inorganique à l'équilibre. Celui-ci est plus faible pour les foraminifères benthiques néritiques (L'axe de valeurs de Mg/Ca est ici représenté en log) (Modifié d'après Lea, 2014).

Depuis, de nombreuses études issues de données sédimentaires ont proposé différentes calibrations spécifiques ou multispécifiques pour les foraminifères planctoniques (Regenberg et al., 2009) (**Figure I.4**). Deux groupes peuvent être individualisés : ceux qui plongent profondément (deep dwellers) et ceux qui plongent peu dans la tranche d'eau (shallow and

thermocline dwellers). Une différence de 8°C est observée pour un même Mg/Ca entre ces deux groupes. La connaissance du milieu de vie du foraminifère étudié et donc le choix de l'équation associé est primordial lors de l'utilisation de ce marqueur dans les reconstitutions paléoclimatiques.

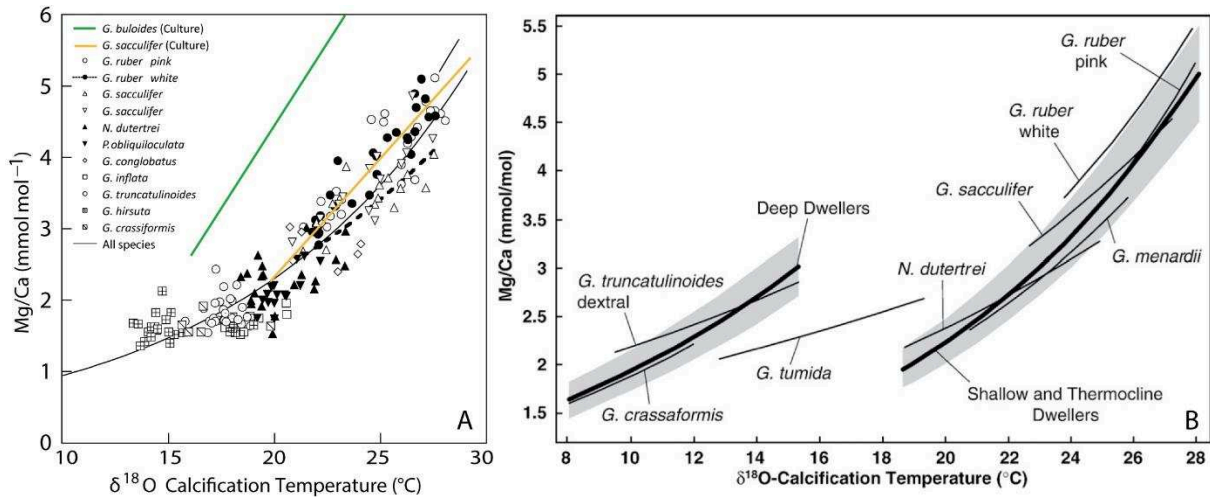


Figure I.4 : (A) Valeurs de Mg/Ca par rapport à la température de calcification calculée à partir du $\delta^{18}\text{O}$ des tests de foraminifères planctoniques. Les calibrations issues de cultures pour *G. sacculifer* (Nürnberg et al., 1996) et pour *G. bulloides* (Lea et al., 1999) ont également été ajoutées. **(B) Rapport Mg/Ca en fonction de la température annuelle de calcification (Modifiée d'après Anand, Elderfield, et Conte 2003).** Les courbes épaisses représentent les calibrations multi-spécifiques (la zone grisée représente la barre d'erreur associée) et les courbes fines les différentes calibrations monospécifiques (Modifié d'après Regenberg et al. (2009) et références associées). Les températures de calcifications sont estimées à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ de ces mêmes organismes. Cette approche comporte donc les incertitudes méthodologiques inhérentes à l'emploi de cet outil (estimation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ et influence des effets vitaux).

Il est à noter que toutes les calibrations suivent toutes une loi exponentielle, la sensibilité baisse donc légèrement pour les températures chaudes. Pour une variation de rapport Mg/Ca donnée (2mmol/mol par exemple) la variation de température est plus faible entre 25 et 30°C qu'entre 19 et 25°C (Tableau I.1).

Calibration	Gamme de températures	$\Delta\text{Mg}/\text{Ca}$ (mmol/mol)	$\Delta\text{Température}$ (°C)
Regenberg et al., 2009	~19-25	2	6
	~25-30	2	4
Anand et al., 2003	~15-25	2	9
	~25-30	2	5

Tableau I.1 : Variation du Mg/Ca des foraminifères planctoniques en fonction de la température selon les calibrations de Regenberg et al., (2009) et Anand et al. (2003). Une perte de sensibilité est observée aux plus fortes températures.

De nombreuses calibrations existent pour les foraminifères benthiques et montrent entre elles une plus forte variabilité. La relation entre le rapport Mg/Ca et la température peuvent être très différentes, notamment aux basses températures correspondant aux eaux de fond où vivent les foraminifères benthiques analysés. Dans la gamme 0-14°C, pour une même valeur de Mg/Ca les températures reconstruites peuvent varier de 4°C (9°C si l'équation établie pour *P. ariminensis* est prise en compte) (**Figure I.5**). Le choix de l'équation utilisée est donc fondamental ce qui pose question quand le taxon analysé n'est pas celui sur lequel a été déterminée l'équation de thermodépendance.

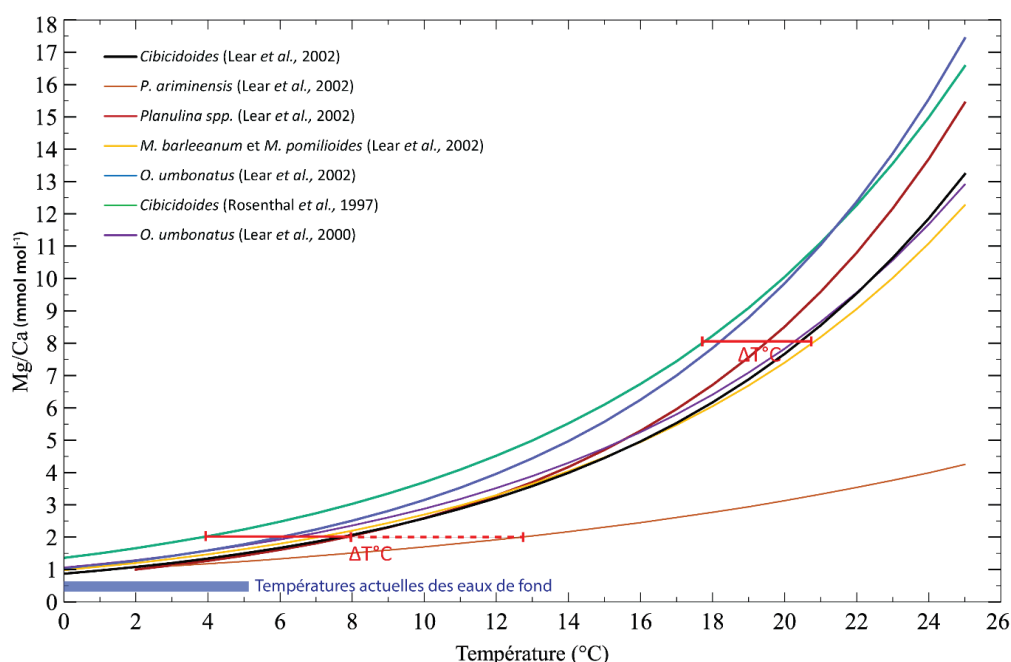


Figure I.5 : Synthèse des différentes calibrations existantes reliant le Mg/Ca à la température pour plusieurs espèces de foraminifères benthiques (Lear et al., 2002). Pour les espèces fossiles (taxonomiquement différentes des espèces mises en culture), le choix de l'équation peut entraîner une forte erreur sur les températures reconstituées. L'équation déterminée pour *P. ariminensis* apparaît moins sensible que les autres. Le choix de l'équation est particulièrement important à basse température.

2.2.2. Incertitudes associées à l'emploi du Mg/Ca

- Effet du changement de pH et de salinité :

L'influence de la salinité et du pH sur ce marqueur est encore mal contrainte (Ferguson et al., 2008; Duenas-Bohorquez et al., 2009; Hoogakker et al., 2009; Dissard et al., 2010; Hönisch et al., 2013). Ainsi, si on considère une réponse du Mg/Ca de 10% par degré Celsius, il est observé une influence du pH de 6% par 0,1 unité de pH, ce qui représente un biais sur la température de $-0,6^{\circ}\text{C}$ (Lea, 2014). Si une estimation du pH est disponible il est possible de corriger le rapport Mg/Ca de l'effet du pH à travers l'équation (Evans et al., 2016; Evans et al., 2018b) :

$$\text{Mg/Ca}_{\text{norm}} = \frac{\text{Mg/Ca}_{\text{mesuré}}}{\frac{0.66}{1 + \exp(6.9 \times (\text{pH} - 8.0))} + 0.76}$$

De même, un excès dans les valeurs de Mg/Ca est observé au niveau des zones subtropicales aux salinités plus importantes (Arbuszewski et al., 2010; Hönisch et al., 2013) (**Figure I.6**). Cette anomalie peut potentiellement biaiser les paléotempératures reconstruites à partir de ce marqueur au niveau de ces zones de moyennes latitudes.

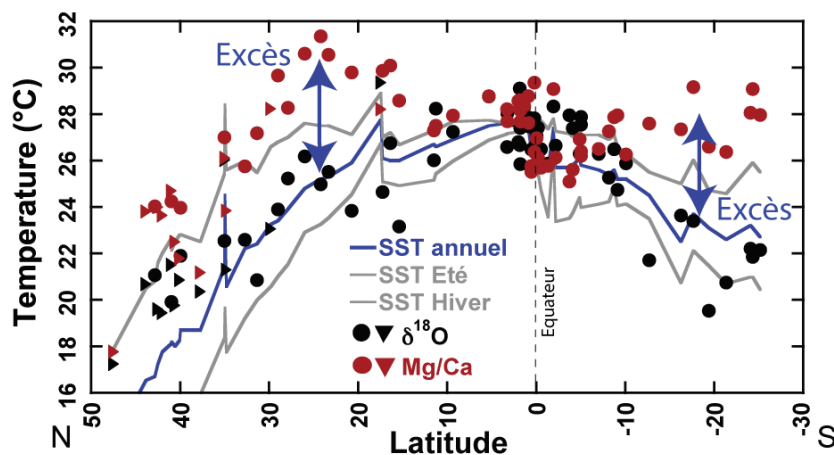


Figure I.6 : Estimation de températures issues du $\delta^{18}\text{O}$ (points noirs) et Mg/Ca (points verts) de *G. ruber* comparées aux valeurs de températures moyennes annuelles (0 m, ligne bleue) et aux valeurs mensuelles minimales et maximales dans l'océan Atlantique. Des valeurs de Mg/Ca anormalement élevées est systématiquement observé au niveau des tropiques entrainant une surévaluation des températures (Modifié d'après Hönisch et al., 2013).

Une relation entre $[\text{CO}_3^{2-}]$ et température a également été mise en évidence à faibles températures pour les foraminifères benthiques (Cibicidoides) (Elderfield et al., 2006). Cependant les valeurs de $[\text{CO}_3^{2-}]$ étant moins variables et les températures bien plus chaudes au niveau des eaux de surface, la composante $\Delta[\text{CO}_3^{2-}]$ aura donc un impact minimal sur les SSTs reconstruites à partir du Mg/Ca de foraminifères planctoniques.

- *Estimation du Mg/Ca de l'eau de mer :*

La teneur en magnésium dans la calcite est dépendante du coefficient d'incorporation du magnésium et du Mg/Ca de l'eau de mer (Medina-Elizalde et al., 2008; Broecker et Yu, 2011). Cette réponse au Mg/Ca de l'eau de mer s'exprime à travers les coefficients A et B des équations exponentielles permettant d'estimer les températures (Evans et al., 2018b). Il est donc primordial de contraindre l'évolution de ce rapport pour les études paléoclimatiques à long terme. L'estimation de ce rapport est particulièrement importante au Cénozoïque car c'est à cette période qu'est enregistrée la plus forte variation du rapport Mg/Ca_{eau de mer} des 250 derniers millions d'années (**Figure I.7**).

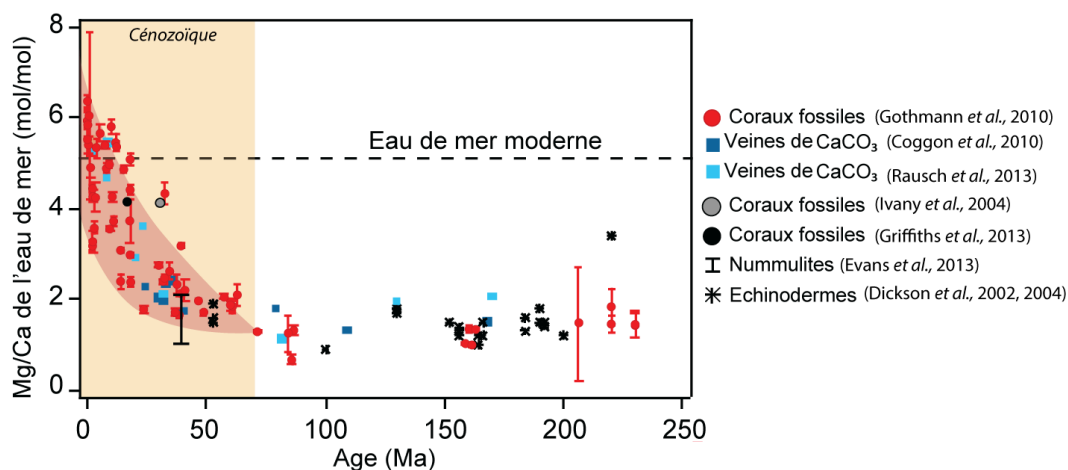


Figure I.7 : Evolution du Mg/Ca de l'eau de mer au cours des derniers 250 Ma. Les valeurs estimées passent d'environ 2 mol/mol entre 250 et 50 Ma avant d'augmenter jusqu'à une valeur actuelle d'environ 5 mol/mol. La dispersion des données est particulièrement importante au cours du Cénozoïque. (Modifié d'après Dickson, 2002, 2004; Ivany et al., 2004; Coggon et al., 2010; Evans et al., 2013; Griffiths et al., 2013; Rausch et al., 2013; Gothmann et al., 2015).

Le rapport Mg/Ca_{eau de mer} passe d'environ 2 mol/mol à 50 Ma à 5 mol/mol environ dans l'actuel (Broecker et Yu, 2011; Lea, 2014; Gothmann et al., 2015). Au sein même de cette évolution à long terme la dispersion des valeurs de Mg/Ca_{eau de mer} est importante : pour un même

âge, les valeurs de $Mg/Ca_{\text{eau de mer}}$ peuvent varier de 2 mol/mol (**Figure I.7**) ce qui correspond à une erreur sur les reconstitutions de températures de 3°C. A une échelle de temps supérieure à ~1 Ma, le choix de la valeur du $Mg/Ca_{\text{eau de mer}}$ aura donc une grande influence sur les températures reconstruites (Tripathi et al., 2003; Evans et al., 2018b).

- Diagenèse

Dans le cas du Mg/Ca , c'est surtout les phénomènes de dissolution qui peuvent altérer le signal. En effet, les foraminifères planctoniques incorporent une proportion variable de Mg/Ca au cours de leur ontogénèse. La dissolution préférentielle de ces parties enrichies en magnésium a pour effet de changer la quantité de magnésium du test (Rosenthal et Boyle, 1993; Lohmann, 1995; Brown et Elderfield, 1996; Lea, 2014). L'état de préservation de ces organismes doit donc être systématiquement évalué afin de quantifier l'impact de la dissolution sur les tests analysés. Ces organismes migrant dans la tranche d'eau, l'impact de la dissolution est d'autant plus compliqué à estimer que les tests sont alors soumis à différents niveaux de solubilité. Dekens et al. (2002) ont, à partir de core-top atlantique et pacifique, quantifié un biais dans le rapport de Mg/Ca de 0,4 à 0,6 soit, de 2,8°C par kilomètre de profondeur d'eau à partir du début de la dissolution effective des foraminifères. Dekens et al. (2002) proposent alors de nouvelles équations corrigées de cet impact applicable quand la profondeur de la paléo-lysocline est connue (ce qui est rarement le cas).

2.3. Les clumped isotopes (Δ_{47})

Les derniers marqueurs inorganiques faisant l'objet d'un développement croissant depuis plusieurs années sont les « clumped isotopes ». L'important essor de cette méthode pour les reconstitutions paléoclimatiques (Price et Passey, 2013; Petersen et Schrag, 2015; Grauel et al., 2016) provient du fait qu'elle permet de contourner les problèmes existant avec les autres proxies inorganiques ($\delta^{18}O$ et Mg/Ca). En effet, cette méthode ne requiert pas de connaître la composition chimique de l'eau de mer à partir de laquelle les carbonates précipitent ($\delta^{18}O_{\text{eau de mer}}$ et $Mg/Ca_{\text{eau de mer}}$). Tout comme le Mg/Ca , cette méthode, couplée à une analyse de $\delta^{18}O$ permet donc aussi d'évaluer le $\delta^{18}O_{\text{eau de mer}}$ passé (Petersen et Schrag, 2015).

2.3.1. Définition et thermodépendance du Δ_{47}

Ce marqueur est basé sur l'association au sein d'une même liaison de deux isotopes rares dans les structures moléculaires du minéral (Eiler et Schauble, 2004; Ghosh et al., 2006; Schauble et al., 2006). Ainsi, le Δ_{47} se base sur la relation entre l'abondance des liaisons ^{13}C - ^{18}O des carbonates et la température de formation du minéral. A basse température, les liaisons ^{13}C - ^{18}O sont thermodynamiquement favorisées alors qu'à forte température, l'abondance des liaisons ^{13}C - ^{18}O suit une répartition stochastique (Eiler, 2007). Comme il n'est pas possible de mesurer directement l'abondance des liaisons ^{13}C - ^{18}O dans le carbonate étudié, le nombre de liaison se mesure alors à partir du nombre de liaison du CO_2 extrait de ce carbonate lors de sa digestion à l'acide phosphorique. La notation Δ_i est utilisée pour exprimer l'excès des isotopologues de masse i dans les molécules d'un échantillon par rapport à l'abondance de ce même isotopologue si celui-ci avait une distribution stochastique. Ainsi, pour le CO_2 , l'isotopologue d'intérêt $^{13}\text{C}^{18}\text{O}^{16}\text{O}$ possède la masse 47 (Eiler, 2007; Katz, 2017), la notation Δ_{47} est donc employée. Le Δ_{47} est alors exprimé ainsi (en ‰) :

$$\Delta_{47} = \left[\left(\frac{R^{47}}{R^{47*}} - 1 \right) \left(\frac{R^{46}}{R^{46*}} - 1 \right) \left(\frac{R^{45}}{R^{45*}} - 1 \right) \right] \times 1000$$

Avec R^{47} , R^{46} et R^{45} les rapports d'abondance des isotopologues de masse 47, 46, 45 par rapport à l'abondance de l'isotopologue de masse 44. R^{47*} , R^{46*} et R^{45*} sont ces mêmes rapports si l'échantillon avait une distribution aléatoire.

Des calibrations reliant Δ_{47} et température existent pour une grande diversité de carbonates (calcites inorganiques, foraminifères, coccolithes, mollusques, brachiopodes, bivalves (**Figure I.8** et références associées)). Si la majorité des biocarbonates étudiés montrent une bonne corrélation entre Δ_{47} et température, la dispersion des valeurs reste importante (notamment aux basses températures entre 0°C et 40°C, températures cibles des environnements marins et notamment au Paléogène). Bonifacie et al. (2017) proposent que cette dispersion dans les données soit principalement due au protocole d'analyse et aux traitements a posteriori des données propres à chaque laboratoire ou à la présence d'effets vitaux (notamment pour les coraux (Spooner et al., 2016)) et présente une calibration universelle retraitée avec une propagation d'erreur adéquate pour tous les types de carbonates (**Figure I.8**) :

$$\Delta_{47} \text{ (en ‰)} = 0,0422 * 10^6/T^2 + 0,2082$$

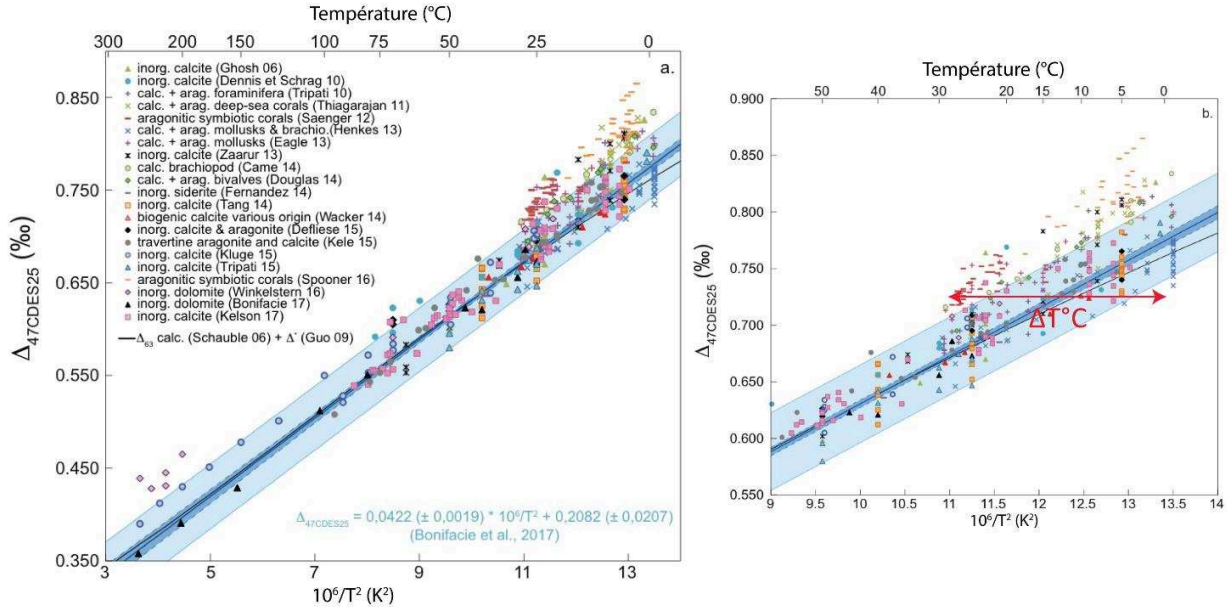


Figure I.8 : (A) Compilation des données de calibration entre Δ_{47} et $1/T^2$ publiées pour une gamme de températures allant de -1 à 300°C . (B) Compilation des données disponibles pour des températures comprises entre -1 et 50°C . Une plus forte dispersion des données est observée à faible température. Les données sont toutes exprimées dans le référentiel $\Delta_{47\text{CDES25}}$. (Modifié d'après Katz, 2017 et références associées).

Depuis, une nouvelle calibration pour des températures comprises entre -2°C et 25°C a été réalisée à partir de 9 espèces de foraminifères planctoniques et de 2 espèces de foraminifères (Peral et al., 2018) :

$$\Delta_{47} \text{ (en ‰)} = 41,63 * 10^3/T^2 + 0,2056$$

Cette étude, confirme que la salinité et la tailles des foraminifères n'a pas d'impact sur la température reconstruite (Peral et al., 2018).

2.3.2. Incertitudes associées à l'emploi du Δ_{47}

En plus des problèmes de diagénèse inhérents à toutes les archives carbonatées et malgré la normalisation proposée par Bonifacie et al. (2017), plusieurs incertitudes subsistent encore lors de l'emploi de ce proxy.

- Effet vital

La question de l'expression ou non d'effet vital sur le signal primaire est toujours sujet à débat. Certains biocarbonates comme par exemple certains coraux semblent exprimer un effet vital (Tripathi et al., 2010; Spooner et al., 2016; Katz et al., 2017). De plus, dans le cas des coccolithes, si aucun effet vital n'est enregistré en culture pour *Emiliana huxleyi*, *Coccolithus braarudii*, et *Calcidiscus leptoporus* (**Figure I.9**), dans le registre fossile, un excès en Δ_{47} est observé, suggérant l'occurrence possible d'effets vitaux (Katz, 2017). Une influence de l'empreinte biologique sur le signal au cours des temps géologiques ne peut donc pas encore être complètement exclue à ce jour.

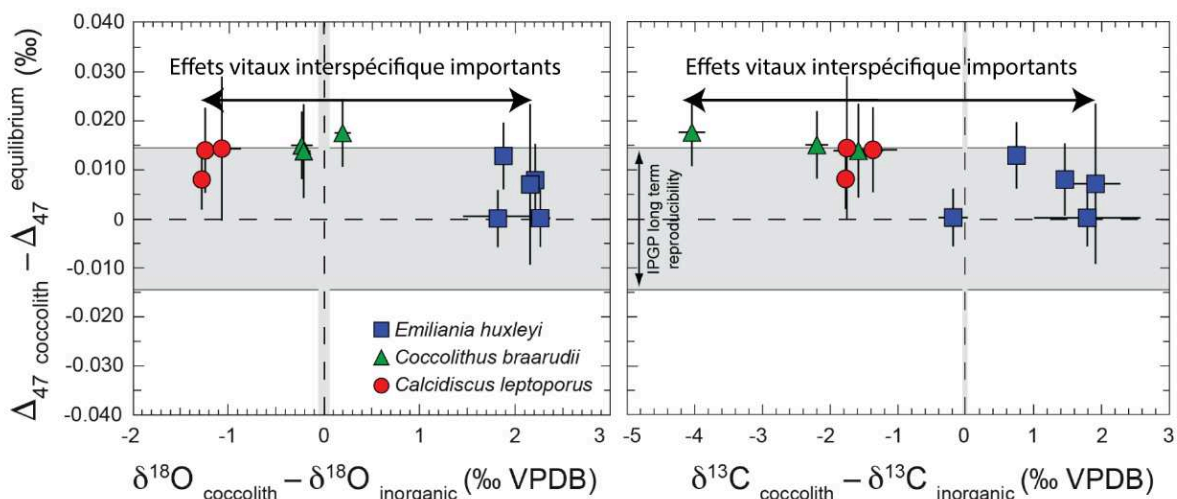


Figure I.9 : Relation entre l'effet vital enregistré par les « clumped isotopes » et par le signal isotopique en oxygène et en carbone de différentes espèces de coccolithes. L'effet vital est exprimé comme la différence entre le signal issu de la calcite des coccolithes ($\Delta_{47\text{coccolith}}$ et $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolith}}$) et la référence inorganique. A l'inverse du rapport isotopique de l'oxygène et du carbone, aucun effet vital ne semble s'exprimer en Δ_{47} (Katz et al., 2017).

- Protocole expérimental :

Un des défis majeurs de cette méthode réside dans le fait qu'elle nécessite un grand nombre de répliques afin de diminuer l'erreur analytique et obtenir des paléotempératures viables statistiquement (Ghosh et al., 2006). Ainsi du fait du faible nombre d'analyses généralement réalisées sur un même échantillon, les barres d'erreur associées à ces données restent souvent importantes (pouvant aller jusqu'à plus de 10°C), ce qui complique la reconstitution de

tendances claires au Paléogène. De plus peu d'études issues de cet outil sont disponibles pour cette période (Douglas et al., 2014; Petersen et Schrag, 2015).

3. Les marqueurs de températures organiques

Afin de pallier l'absence d'enregistrement lorsque la production carbonatée est très faible, et de pallier la mauvaise préservation des archives sédimentaires carbonatées au cours des périodes chaudes, de nouveaux outils basés sur la matière organique ont progressivement été développés.

3.1. L'indice d'insaturation des alcénones (U_{37}^{kl})

Les alcénones sont des molécules hydrocarbonées à longue chaîne (C_{37} , C_{38} et C_{39}), di-, tri- et tétra-insaturées produites exclusivement par quelques espèces d'haptophytes (Volkman et al., 1980). Ces lipides permettraient de réguler la rigidité et la fluidité de la membrane cytoplasmique (Prahl et al., 1988). Dans l'océan actuel, les principaux producteurs connus sont deux espèces de coccolithophoridées : *E. huxleyi* et *Gephyrocapsa oceanica* de la famille des Noelaerhabdaceae. Ces organismes ont besoin de lumière pour se développer et vivent donc principalement dans la zone photique (cf. Chapitre : **I.1 Les producteurs carbonatés**). Les informations enregistrées grâce à ces molécules fossiles sont donc caractéristiques des conditions environnementales des eaux de surface. La production d'alcénones semble insensible aux variations de salinité (Herbert, 2003), leur répartition est mondiale (Conte et al., 2006) et elles sont présentes dans les sédiments marins depuis le Crétacé (~120 Ma) (Farrimond et al., 1986). Malgré cette répartition mondiale, les espèces productrices d'alcénones ne sont présentes qu'en très faible abondance dans certaines bioprovinces océaniques. Elles sont ainsi quasiment absentes dans les environnements favorables au développement des diatomées, comme au niveau des provinces siliceuses de l'Océan Austral (~60°S) (Herbert, 2003). La plupart des sédiments issus des carottages DSDP ou ODP (respectivement : Deep Sea Drilling Project et Ocean Drilling Program) contiennent ainsi des quantités mesurables d'alcénones depuis l'Eocène moyen jusqu'au Pléistocène (Marlowe et al., 1984; Marlowe et al., 1990; Brassell, 2014) ce qui en fait un outil majeur pour les reconstitutions paléoclimatiques.

3.1.1. Définition et thermodépendance de l' $U_{37}^{k'}$

L' $U_{37}^{k'}$ est un marqueur organique qui propose d'utiliser l'abondance relative des composés C_{37} (di- ($C_{37:2}$) tri- ($C_{37:3}$) et tétra- ($C_{37:4}$) insaturés des alcénones comme paléothermomètre. Ce marqueur se base sur l'ajustement du degré d'insaturation des alcénones en fonction de la température de croissance de l'organisme producteur (Brassell et al., 1986). Les premières études de cultures en laboratoire (entre 10°C et 25°C) ont en effet mis en évidence que, si la suite de molécules produites par ces organismes en culture reste la même, les proportions relatives des différents composés varient (Prahl et al., 1988). Une diminution de la proportion de $C_{37:2}$ par rapport au $C_{37:3}$ est ainsi observée avec l'augmentation de la température du milieu (**Figure I.10**). L'indice d'insaturation des alcénones est ainsi défini par :

$$U_{37}^{k'} = (C_{37:2} - C_{37:4}) / (C_{37:2} + C_{37:3} + C_{37:4})$$

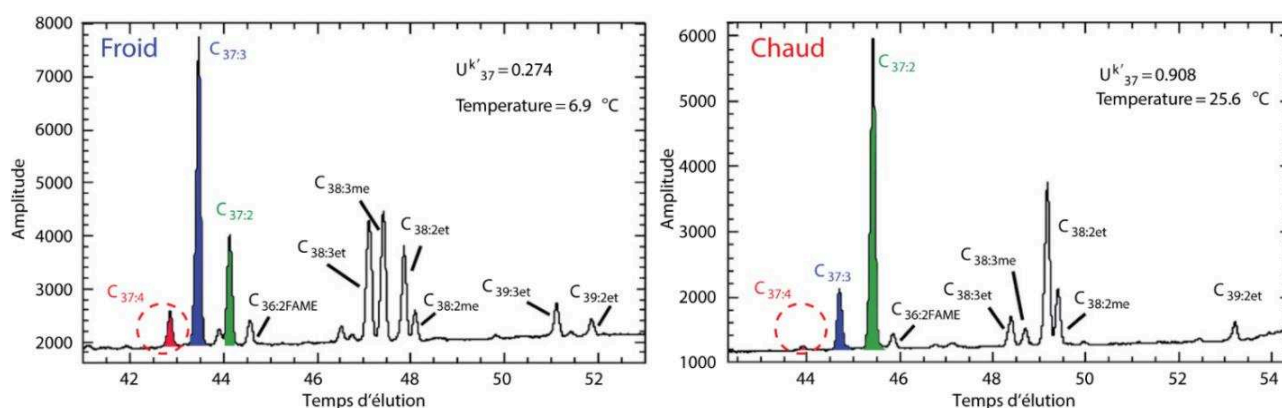


Figure I.10 : Chromatogrammes en phase gazeuse de la composition des chaînes carbonées insaturées. La proportion relative de $C_{37:3}$ (en bleu) par rapport aux $C_{37:2}$ (en vert) est plus importante à 6,9°C qu'à 25,6°C. Le composé $C_{37:4}$ est de faible amplitude et n'est présent que pour les chromatogrammes froids. L' $U_{37}^{k'}$ est donc plus faible aux températures froides. (D'après Herbert, 2014).

Le $C_{37:4}$ n'étant produit de manière significative et détectable que dans les eaux froides, Sikes and Sicre (2002) ont montré qu'il n'existe pas de bénéfice empirique à introduire ce composé pour l'estimation des températures (Herbert, 2003) et ont défini un second indice d'insaturation des alcénones simplifié :

$$U_{37}^{k'} = (C_{37:2}) / (C_{37:2} + C_{37:3})$$

La mise en culture d'*E. huxleyi* sous conditions contrôlées par Prahl et al. (1988) a permis une première calibration reliant l'indice d'insaturation ($U_{37}^{k'}$) à la température :

$$U_{37}^{k'} = 0,034 \times T + 0,039$$

De nombreuses autres calibrations ont depuis été établies à partir de cultures de *E. huxleyi* et de *G. oceanica* (Volkman et al., 1995), de sédiments de surface (Sikes et al., 1991; Rosell-Melé et al., 1995; Sonzogni et al., 1997; Sonzogni et al., 1998) ou de prélèvements d'eaux de surface (Conte et al., 2001). Ces corrélations présentent de forts écarts entre elles et doivent être extrapolées pour être utilisées sur l'ensemble de la gamme de température (**Figure I.12**). En 2006, une nouvelle calibration mondiale, non linéaire, compilant environ 700 prélèvements d'eaux de mer de surface et 600 sédiments récents a été publiée (Conte et al., 2006) (**Figure I.11**). Cette calibration a valeur globale et permet de balayer une plus grande gamme de température (entre -1 et 30°C).

$$T (^{\circ}\text{C}) = -0,957 + 54,293 \times (U_{37}^{k'}) - 52,894 \times (U_{37}^{k'})^2 + 28,321 \times (U_{37}^{k'})^3$$

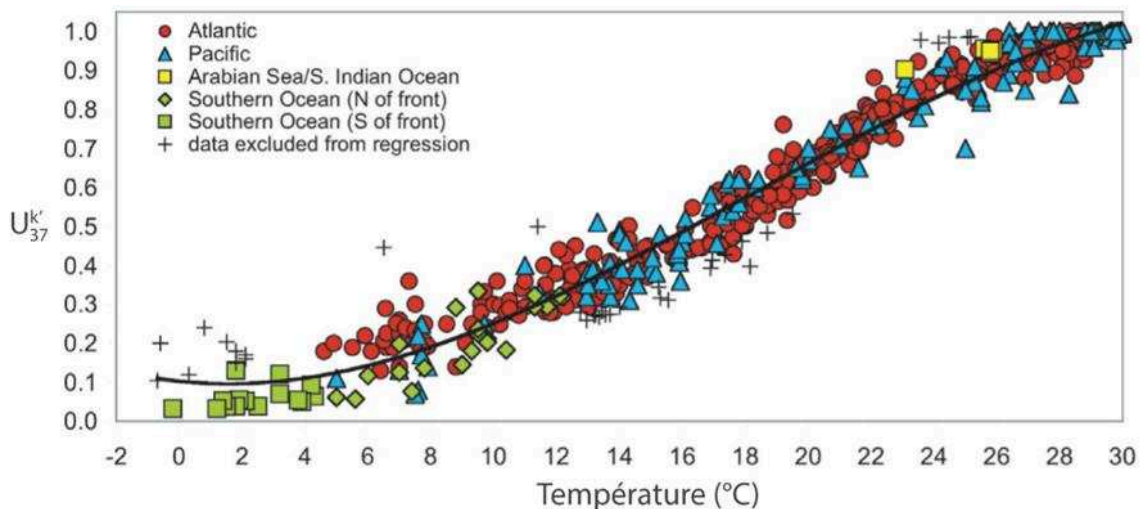


Figure I.11 : Thermodépendance de l'indice d' $U_{37}^{k'}$. Calibration globale de Conte et al. 2006. La barre d'erreur associée à cette nouvelle calibration est de 1,2°C. (D'après Conte et al., (2006))

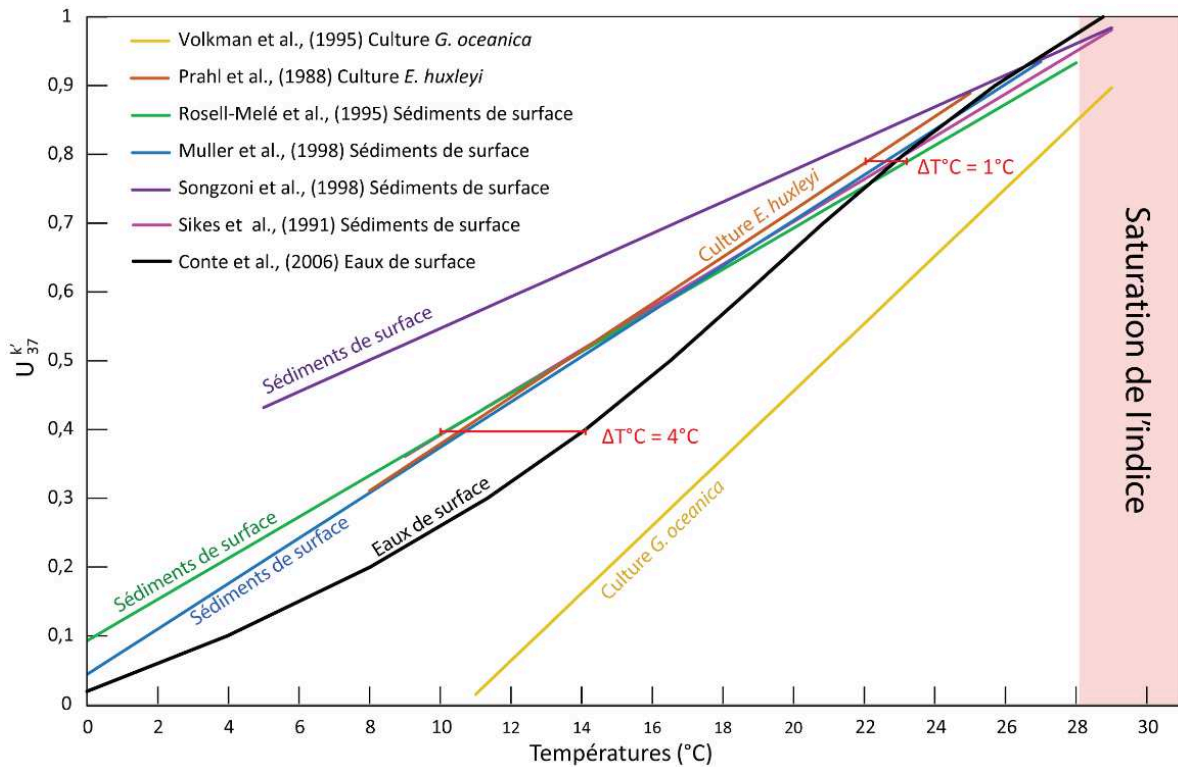


Figure I.12 : Compilation des différentes équations de thermodépendance reliant U_{37}^k et températures. Un fort écart est observé entre les différentes calibrations, notamment aux basses températures. Les calibrations basées sur des sédiments de surface reposent sur l'étude d'un océan unique (Atlantique Nord, Océan Indien) et ne sont donc pas généralisables. Les équations les plus utilisées sont celle de Conte et al. (2006) et dans une moindre mesure celle de Prahl et al. (1988). Toutes les équations (hormis celle de Volkman et al., (1995) et Songzoni et al. (1998) qui sortent de la tendance générale) montrent un bon accord au-dessus de 22°C. Sous cette température, un écart (pouvant aller jusqu'à 3°C pour un même U_{37}^k) est observé entre la calibration de de Conte et al. (2006) et les autres.

3.1.2. Incertitudes associées à l'emploi de l' U_{37}^k

- Nature des organismes producteurs

Les équations de thermodépendances utilisées dans les reconstructions paléoclimatiques sont issues de calibrations établies à partir d'espèces actuelles de Noelaerhabdaceae comme *E. huxleyi* et *G. oceanica* qui n'existent que depuis 0,29 Ma et 1,9 Ma respectivement (Thierstein et al., 1977; Pujos, 1987). Les changements d'assemblage des espèces productrices au cours du temps et/ou des facteurs génétiques et physiologiques peuvent affecter le taux de croissance et donc la réponse des cellules aux variations de température (Conte et al., 1998).

La validité de l'emploi de ces calibrations pour des périodes géologiques plus anciennes pose donc question et il est important de connaître la nature des producteurs d'alcénones du début

du Cénozoïque. L'étude combinée de la présence d'alcénones dans les sédiments et de l'enregistrement micropaléontologique des coccolithes indique que les morphoespèces de la famille des Noelaerhabdaceae, qui sont toujours associées à la présence d'alcénones dans les sédiments, sont certainement la source principale d'alcénones dans le passé (Brassell, 2014). Au sein de cette famille, le genre des Reticulofenestra dont les Gephyrocapsa sont des descendants directs est le seul genre à avoir accompagné la présence d'alcénones dans les sédiments au Miocène, à l'Oligocène et à l'Eocène. Apparu à l'Eocène inférieur, le genre Gephyrocapsa pourrait être le principal producteur d'alcénones du Paléogène (Marlowe et al., 1990). Aucun changement significatif n'a de plus été enregistré dans l' $U_{37}^{k'}$ au cours des changements d'assemblages observés au Pléistocène (Villanueva et al., 2002), validant l'emploi de ce marqueur à travers les temps géologiques.

- *Perte de sensibilité et saturation de l' $U_{37}^{k'}$*

Si de nombreuses études utilisent l'indice d'insaturation des alcénones comme paléothermomètre au Quaternaire et au Néogène, (Sicre et al., 2008; Lopes dos Santos et al., 2010; Rousselle et al., 2013; Brassell, 2014), son utilisation pour les périodes chaudes plus anciennes pose problème. Arrivée à un plafond d'environ 26 ou 27°C (Bentaleb, 2002; Herbert, 2003; Herbert, 2014) la relation entre $U_{37}^{k'}$ et température perd en sensibilité jusqu'à saturer mathématiquement à 28°C. Herbert (2003, 2013) recommande donc de n'interpréter que les valeurs comprises entre ~0,20 (<5°C) et ~0,96 (>27°C) pour les équations de Prahl et al. (1988) et Muller et al. (1998).

- *Diagénèse*

Un des avantages des alcénones est que ces molécules sont réputées très peu sensibles à la diagénèse dans la colonne d'eau et dans les sédiments en comparaison des grosses macromolécules. Bien que les concentrations diminuent après le dépôt, les proportions relatives de $C_{37:2}$ et de $C_{37:3}$ sont bien conservées au cours des processus d'oxydation associés à la sédimentation et à l'enfouissement (Conte et al., 1992; Sicre et al., 1999). Malgré cette faible sensibilité à la diagénèse, une dégradation préférentielle de $C_{37:3}$ a été identifiée et peut ainsi décaler le signal obtenu vers des températures plus chaudes (un biais de l'ordre de +1°C est le plus souvent évoqué) (Hoefs et al., 1998; Gong et Hollander, 1999). Il est donc recommandé

de ne pas analyser des concentrations trop faibles en alcénones afin d'éviter au mieux les incertitudes liées aux techniques de détection inhérentes aux appareils (Grimalt et al., 2001).

3.2. L'index des tétraéthers à 86 carbones (TEX₈₆)

Le TEX₈₆ est le marqueur organique le plus utilisé pour les reconstitutions de SSTs au pré-Quaternaire. Un des principaux atouts du TEX₈₆, en comparaison de l' $U_{37}^{k'}$, est que celui-ci permet de retranscrire des températures supérieures à 28°C (températures attendues pour les périodes greenhouse) et que les organismes producteurs (groupes des Archaea) ont un enregistrement stratigraphique très étendu (Zhang et al., 2006; Spang et al., 2010).

3.2.1. Définition et thermodépendance du TEX₈₆

Le TEX₈₆ se base sur la distribution et le nombre de fractions cyclopentanes des « glycerol dialkyl glycerol tetraethers » (GDGTs). Ces lipides membranaires sont produits par des Archaea méséophiles marines ou lacustres : les Thaumarchaeota appartenant formellement au groupe 1 des Crenarchaeota (Tierney, 2014). Ces organismes synthétisent différents types de GDGTs caractérisés par un nombre variable de cyclopentanes (GDGT-0, GDGT-1, GDGT-2, GDGT-3) ainsi que le Crenarchaeol et son régioisomère (Cren[?]) composé de cinq cyclopentanes et d'un cyclohexane. Il est à noter que quelle que soit la température, l'abondance de GDGT-0 et de Crenarchaeol est toujours dominante, c'est l'abondance des composants mineurs GDGT-1, GDGT-2, GDGT-3 qui varie. La présence de ces molécules est attestée jusque dans des sédiments du Crétacé et du Jurassique (Schouten et al., 2002; Jenkyns et al., 2012; McAnena et al., 2013; Linnert et al., 2014). Dans l'actuel, ces procaryotes sont présents dans tous les océans dans le monde, aussi bien dans les régions polaires que dans les régions tropicales. Bien que les Thaumarchaeota soient présents dans toute la colonne d'eau, le pic d'abondance de ces organismes se situe entre 100-200 m de profondeur dans le Pacifique (Karner et al., 2001). Bien que cet index ne reflète pas strictement les températures des eaux de surface, il est toujours largement considéré comme un marqueur de SST.

Ce biomarqueur est basé sur la capacité qu'ont les microorganismes à ajuster la rigidité de la membrane de leurs cellules en fonction de la température de leur milieu de vie. Le nombre

de fractions cyclopentanes augmente lorsque la température dans laquelle se développent ces cellules augmente (Schouten et al., 2002). Ainsi, les GDGT-0 dominent dans les sédiments issus des régions polaires, alors que les GDGTs-2 et 3, Crenarchaeol et *Cren'* sont plus abondants dans les sédiments tropicaux (Tierney, 2014) (**Figure I.13**). À la suite de cette observation qualitative, l'indice de TEX₈₆ a été défini par Schouten et al. (2002) comme le ratio exprimant la meilleure corrélation empirique entre degré de cyclisation et SST :

$$\text{TEX}_{86} = [\text{GDGT-2}] + [\text{GDGT-3}] + [\text{Cren}'] / [\text{GDGT-1}] + [\text{GDGT-2}] + [\text{GDGT-3}] + [\text{Cren}']$$

Bien, que dominant, le GDGT-0 et Crenarchaeol ne sont pas pris en compte dans la formulation du TEX₈₆ car ils sont également produits par d'autres Archaea, les Euryarchaeota méthanogéniques, et leur prise en compte dans l'indice dilue l'influence des composants mineurs (Schouten et al., 2002).

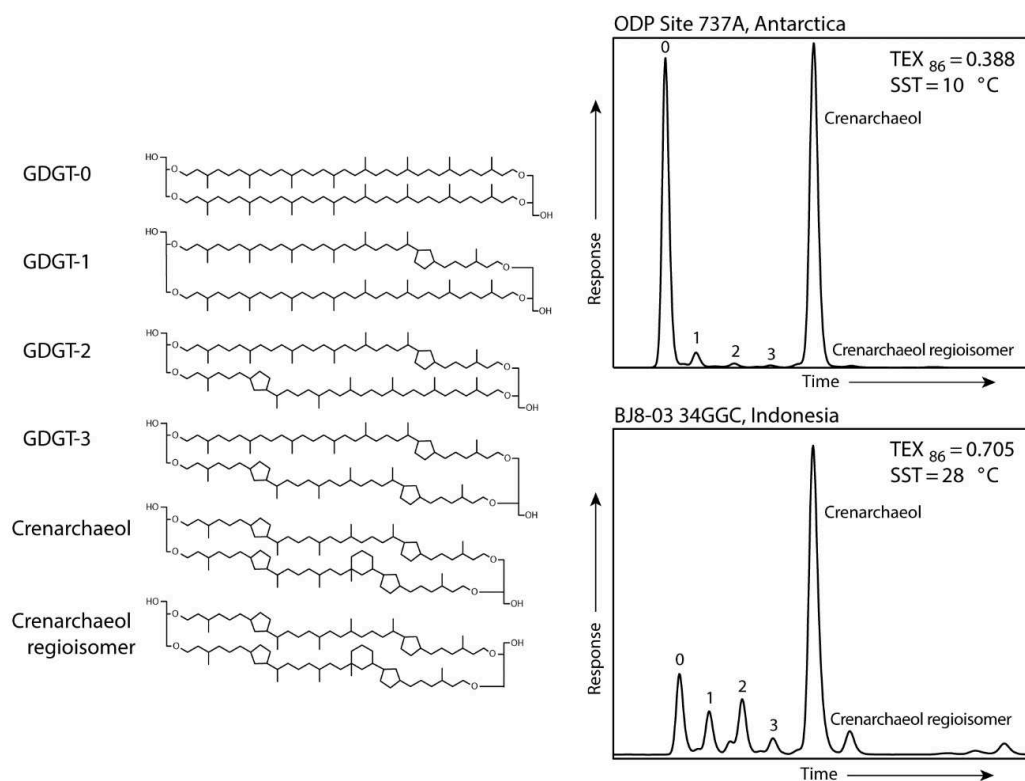


Figure I.13 : Structure des « glycerol dialkyl glycerol tetraethers » couramment présents dans les sédiments marins et utilisés dans l'indice de TEX₈₆. Exemple de chromatogrammes obtenus au HPLC/MS caractéristiques des environnements froids et chauds avec la valeur de TEX₈₆ obtenue, ainsi que les températures, estimées à partir de la calibration de Kim et al. 2010. (Modifié d'après Tierney, 2014)

De nombreuses calibrations reliant la température et le TEX₈₆ existent dans la littérature (**Figure I.14**). La première calibration établie est issue des travaux de Schouten et al. (2002) et montre la corrélation entre les données issues de cet index sur 40 core-top et les moyennes annuelles des températures des eaux de surface océaniques (0 mètre).

$$T (^{\circ}\text{C}) = (\text{TEX}_{86} - 0,28) / 0,015$$

Des études postérieures en cultures ont également montré une corrélation linéaire entre TEX₈₆ et température d'incubation. Ces travaux ont également mis en évidence un impact négligeable de la salinité et de la concentration en nutriments sur le TEX₈₆ (Tierney, 2014).

Depuis Kim et al. (2008) ont complété le jeu de données de Schouten et al. (2002) avec une compilation de 284 core-top, et ont confirmé la relation linéaire unissant SST et TEX₈₆ entre 5 et 30°C :

$$T (^{\circ}\text{C}) = 56,2 \times \text{TEX}_{86} - 10,8$$

Mais ce nouvel échantillonnage a révélé que la relation reliant « SST » et TEX₈₆ n'est pas linéaire entre -2 et 30°C, les variations des valeurs de TEX₈₆ sont beaucoup plus faibles à basses températures. Par la suite Liu et al. (2009) ont de nouveau complété ce jeu de données en ajoutant des échantillons de core tops issus de la Mer Rouge. Une nouvelle calibration a été proposée dont la sensibilité aux hautes températures (entre 25°C et 30°C) est plus faible (Tierney, 2014) :

$$T (^{\circ}\text{C}) = -16,332 \times (1/\text{TEX}_{86}) + 50,475$$

Enfin, l'étude de Kim et al. (2010) montre que le régiosomère de Crenarchaeol joue en réalité un rôle important dans l'adaptation des communautés de Crenarchaeota aux températures chaudes des océans (sub)tropicaux en comparaison des océans (sub)polaires. Deux nouveaux indices ont alors été établis. Le premier pour les températures « chaudes » supérieures à environ 15°C (**TEX₈₆^H**) et un second sans le terme [Cren'] pour l'ensemble de la gamme de température des calibrations (-3 à 30°C) (**TEX₈₆^L**) :

$$\mathbf{TEX}_{86}^H = \log ([\text{GDGT-2}] + [\text{GDGT-3}] + [\text{Cren}'] / ([\text{GDGT-1}] + [\text{GDGT-2}] + [\text{GDGT-3}] + [\text{Cren}'])$$

$$\mathbf{TEX}_{86}^L = \log ([\text{GDGT-2}] / [\text{GDGT-1}] + [\text{GDGT-2}] + [\text{GDGT-3}])$$

Les deux équations qui en découlent sont maintenant les plus utilisées dans les études paléoclimatiques mais elles nécessitent une connaissance a priori de la gamme de température cible (Hollis et al., 2012; Jenkyns et al., 2012; Kim et al., 2015):

$$\mathbf{T} (^{\circ}\text{C}) = 49,9 + 67,5 \times (\mathbf{TEX}_{86}^L)$$

$$\mathbf{T} (^{\circ}\text{C}) = 38,6 + 68,4 \times (\mathbf{TEX}_{86}^H)$$

Ce problème de choix de calibration, et notamment l'exclusion, ou non, de certains points extrêmes est d'autant plus problématique que les équations de thermodépendance actuelles sont extrapolées pour atteindre la gamme de températures plus fortes, caractéristiques des climats de type greenhouse et donc du Paléogène (Tierney, 2014). Ainsi les calibrations incluant les points issus de la mer Rouge afin de simuler les environnements chauds des périodes greenhouse posent question. En effet, ce bassin est actuellement certes très chaud mais également très confiné et hypersalé en comparaison des milieux océaniques chauds et ouverts du Paléogène.

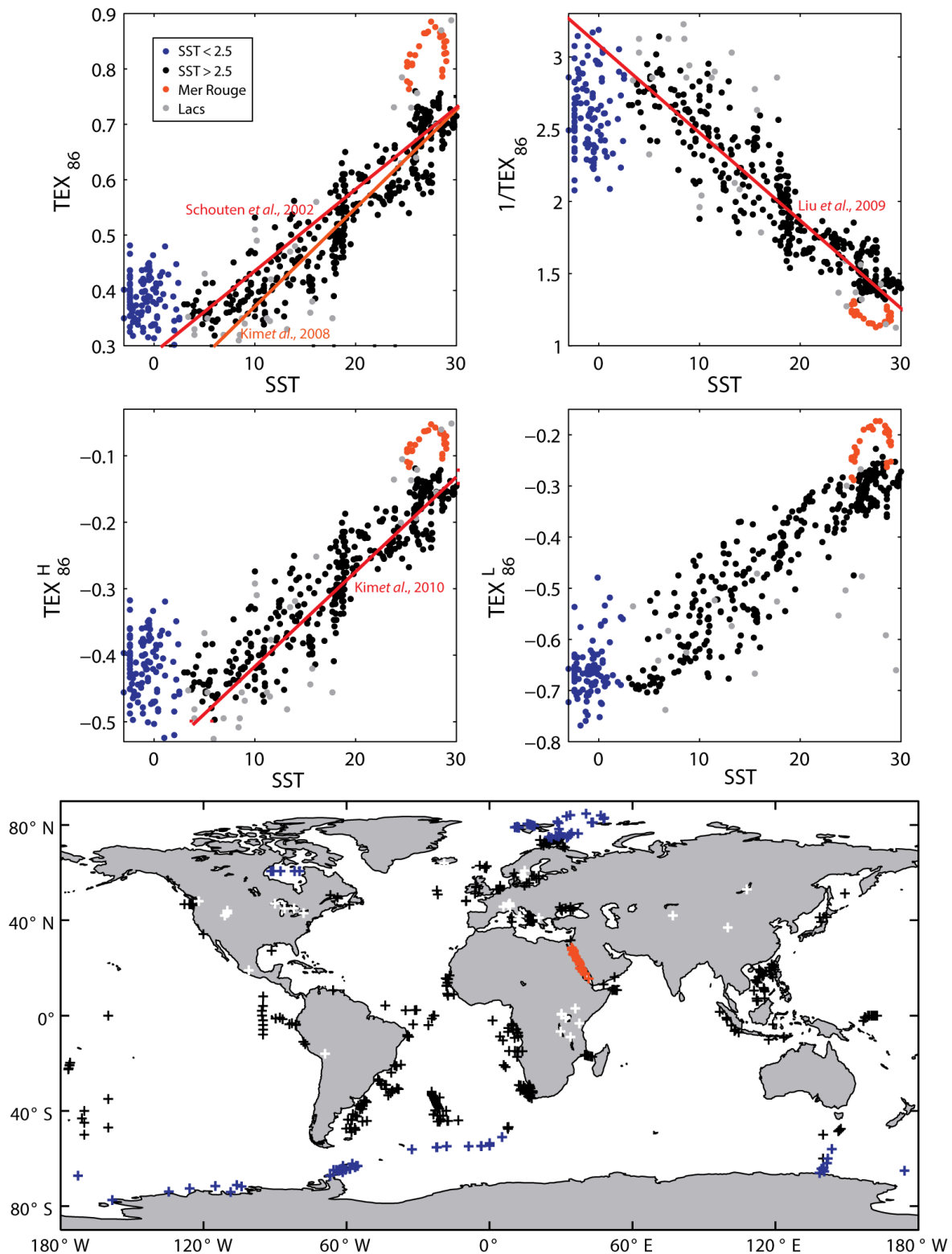


Figure I.14 : Représentation des quatre corrélations entre indices de TEX_{86} et SSTs (ou LSTs pour les lacs) et répartition spatiale des différents points permettant ces corrélations. Les points permettant d'étendre les corrélations vers des températures plus élevées proviennent tous de la mer Rouge. Les points bleus représentent les points pour des SSTs inférieures à 2,5°C et les points gris représentent les points provenant de lacs. Une forte dispersion des données complique le choix de la calibration (Modifié d'après Tierney, 2014).

3.2.2. Incertitudes associées à l'emploi du TEX₈₆

Si les GDGTs et le TEX₈₆ présentent l'avantage, tout comme l' $U_{37}^{k'}$, d'être très peu affectés par des problèmes de diagenèse et/ou d'altération au cours de leur dépôt et de leur enfouissement (Kim et al., 2008; Huguet et al., 2009; Jenkyns et al., 2012), plusieurs autres sources d'incertitudes ont été mises en évidence.

- Pollution continentale

Les Thaumarchaeota et leurs GDGTs sont également abondants dans les sols (Leininger et al., 2006; Weijers et al., 2006). Même si leur concentration relative dans les sédiments est bien plus faible que celle provenant des sources marines, les GDGTs des sols peuvent influencer la valeur de TEX₈₆ lorsque l'apport continental est important. C'est pourquoi un indice, le BIT (« branched isoprenoidal tetraether »), qui est un ratio entre les GDGTs ramifiés venant exclusivement des sols et Crenarchaeol est appliqué afin de déterminer si l'influence des sols est importante dans les sédiments (Hopmans et al., 2004). Ainsi Weijers et al. (2006) proposent d'écarter les valeurs de TEX₈₆ qui présentent un BIT > 0,3 (Tierney, 2014). Toutefois cet indice n'est pas linéaire et est dépendant de l'abondance de GDGTs dans les différents types de sols, entraînant des problèmes de sensibilité (Richey et al., 2011; Smith et al., 2012). Par ailleurs, il pose la question de l'emploi du TEX₈₆ dans tous les environnements (plateforme externe, débouchés de fleuves, milieu pélagique) ainsi que dans des bassins dont les apports continentaux changent au cours du temps.

- Origine des producteurs organiques

La production de GDGTs n'est également pas spécifique aux Thaumarchaeota, un changement dans la population d'Archaea peut alors influencer la distribution de GDGTs dans les sédiments et donc le TEX₈₆. La présence d'espèces d'Euryarchaeota méthanotrophes qui produisent également des GDGT-1, GDGT-2 et GDGT-3 peut ainsi polluer le signal issu des Crenarchaeota. Un indice, le MI (« methane index ») a donc été proposé par Zhang et al. (2011) pour quantifier l'influence de ces espèces méthanotrophes par rapport aux Crenarchaeota non méthanotrophes.

$$\mathbf{MI} = \frac{[\text{GDGT-1}] + [\text{GDGT-2}] + [\text{GDGT-3}]}{[\text{GDGT-1}] + [\text{GDGT-2}] + [\text{GDGT-3}] + [\text{Cren}] + [\text{Cren}]}$$

Cet indice varie entre 0 et 1, une valeur supérieure à 0,3 indique une forte influence des espèces méthanotrophes sur le signal (Zhang et al., 2011).

À la suite de ces travaux, un indice complémentaire a également été proposé pour vérifier la fiabilité des données issues du TEX₈₆. Cet outil, le RI (« Ring index ») est défini par le poids moyen que représente chaque fraction cyclopentane sur la composition totale des GDGTs. Cet indice permet de déterminer si la distribution des GDGTs est influencée par des facteurs non thermiques et si la distribution des GDGTs issus des sédiments a dévié de celle de leurs analogues modernes (Zhang et al., 2016).

$$\mathbf{RI} = 0 \times [\text{GDGT-0}] + 1 \times [\text{GDGT-1}] + 2 \times [\text{GDGT-2}] + 3 \times [\text{GDGT-3}] + 4 \times [\text{Crenarchaeol}] + 5 \times [\text{Cren}]$$

L'application de cette équation aux données issues de core-top à partir desquelles les équations de thermodépendances ont été déterminées (Kim et al., 2010; Ho et al., 2011; Ho et al., 2014) révèle une importante corrélation entre RI et GDGT-0/Crenarchaeol (**Figure I.15**) suivant l'équation :

$$\mathbf{RI}_{\text{TEX}} = -0,77 \times (\text{TEX}_{86}) + 3,32 \times (\text{TEX}_{86})^2 + 1,59$$

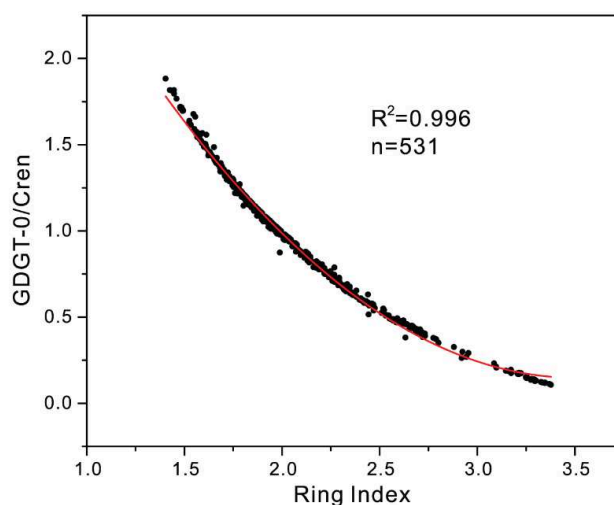


Figure I.15 : Corrélation entre le Ring Index et le ratio de GDGT-0/Crenarchaeol issus des sédiments de core-top global (Zhang et al., 2011).

Afin de quantifier la déviation des échantillons issus des sédiments anciens de la relation $\text{TEX}_{86}\text{-RI}_{\text{globale}}$ actuelle, Zhang et al. 2016 définit le terme ΔRI (ou $|\Delta\text{RI}|$) :

$$\Delta\text{RI} = \text{RI}_{\text{TEX}} - \text{RI}_{\text{échantillon}}$$

Une valeur de $|\Delta\text{RI}| > 0,3$ indique alors que des facteurs non thermiques influent sur le signal. Sur des échantillons du Miocène, Zhang et al. (2016) mettent en évidence, grâce à ce marqueur, des influences continentales et/ou l'impact du méthane jusqu'alors non révélés par l'emploi traditionnel du BIT et MI. Le ΔRI est donc de plus en plus utilisé pour déterminer la robustesse des données issues des valeurs de TEX_{86} .

- Variabilité régionale

L'étude de la distribution spatiale des erreurs résiduelles révèle que le $\text{TEX}_{86}^{\text{L}}$ et le $\text{TEX}_{86}^{\text{H}}$, quand ils sont calibrés avec les températures, tendent à systématiquement sous-estimer les SSTs aux tropiques et surestimer les SSTs aux pôles et en particulier au niveau de l'Océan Austral (**Figure I.16**). En effet, la réponse du TEX_{86} à la température peut être différente selon les bassins océaniques et les environnements. Cette forte hétérogénéité dans les résultats obtenus est mise en relation avec des différences dans la saisonnalité de production des GDGTs (Tierney, 2014). Ces résultats représentent un frein à l'utilisation de ce marqueur pour les reconstitutions spatiales de température et donc pour l'interprétation de gradients de températures fiables au cours des temps géologiques.

Une étude récente de Tierney et Tingley, (2015) propose alors de corriger l'impact de cette hétérogénéité par la calibration d'un nouveau modèle de régression bayésien spatiale variable (BAYSPAR) pour la calibration du TEX_{86} avec la température.

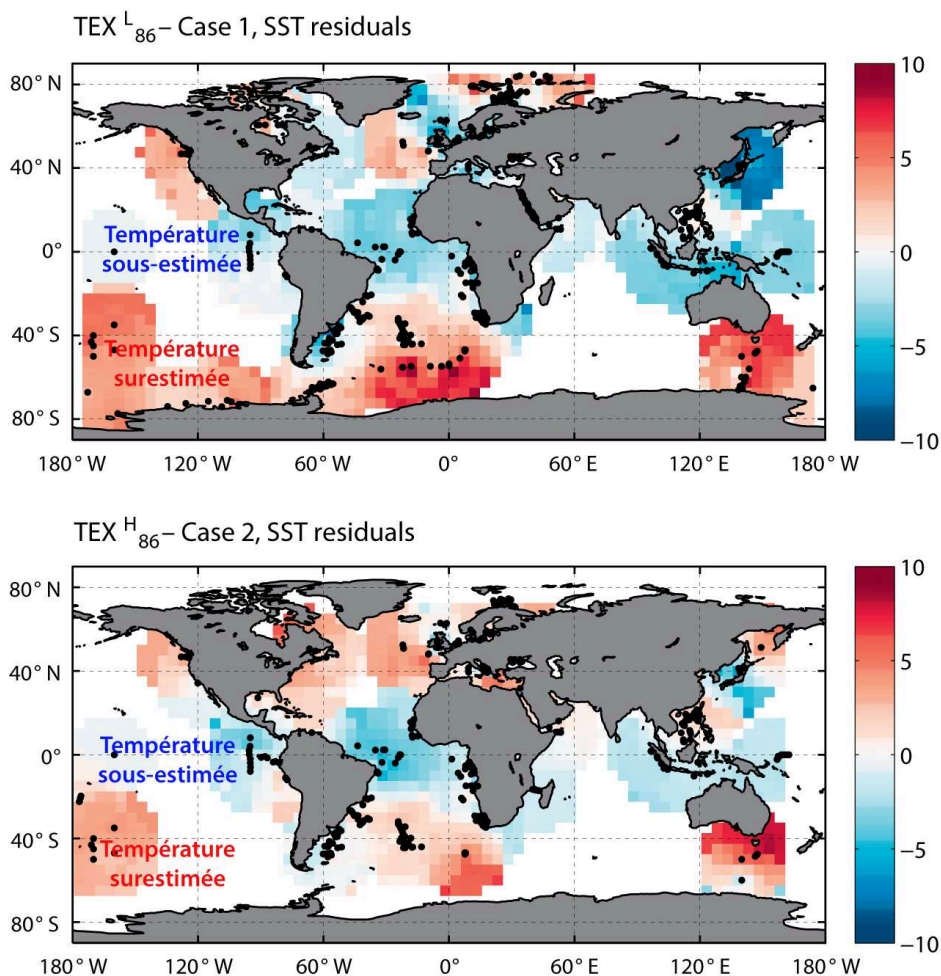


Figure I.16 : Carte des répartitions spatiales des erreurs résiduelles pour les calibrations linéaires de TEX_{86}^L et TEX_{86}^H en SST. Les points noirs représentent les sites à partir desquelles les calibrations ont été établies. Pour les deux calibrations, les températures sont sous-estimées aux basses latitudes et surestimées aux hautes latitudes (Modifiée d'après Tierney et al., 2014).

- Ecologie des producteurs organiques

Le TEX_{86} a très longtemps été corrélé avec les températures des eaux de surface ou du moins comprises entre 0 et 100m (Kim et al., 2008; Kim et al., 2010) bien que l'écologie des organismes producteurs et donc leur température de croissance n'ait pas été clairement établie (Ho et Laepple, 2016). L'étude génétique des populations d'Archaea du bassin de Santa Barbara a mis en évidence des processus métaboliques et physiologiques distincts entre les Euryarchaeota qui dominent dans les eaux de surface et les Thaumarchaeota qui vivent sous la zone photique (**Figure I.17**) (Massana et al., 1997). Ainsi, dans une étude récente, Ho and Laepple, (2016) mettent en évidence que les SSTs issues de l'emploi du TEX_{86}^H sont

systématiquement biaisées vers des valeurs élevées car les températures utilisées pour définir l'équation liant TEX_{86} à température étaient les températures à 0m. Ils proposent alors une nouvelle équation intégrant cette fois les températures de sub surfaces dans lesquelles ces organismes vivent :

$$T (^{\circ}\text{C}) = 40,8 \times \text{TEX}_{86}^{\text{H}} + 22,3$$

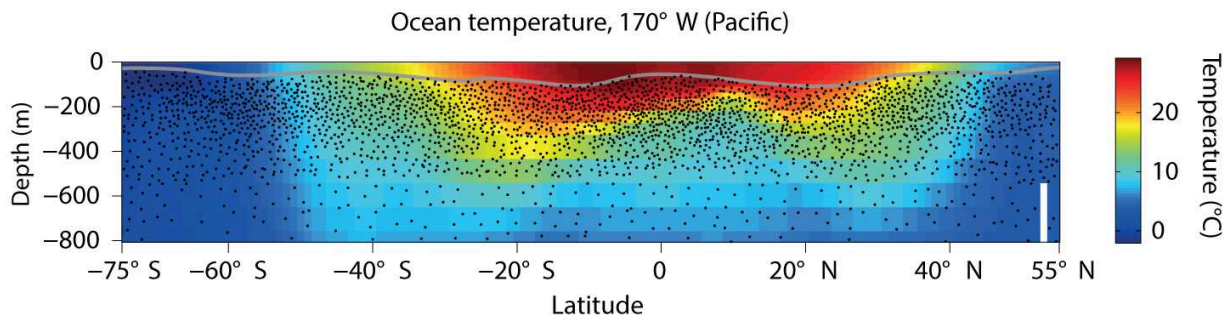


Figure I.17 : Répartition des Thaumarchaeota dans les océans modernes. Les Thaumarchaeota (points noir) apparaissent plus abondants juste sous la zone photique (ligne grise) (D'après Ingalls et al, 2016)

Ces travaux viennent compléter les études sur la capacité de nitrification et sur la signature isotopique en carbone de ces organismes et montrent que ces organismes vivent dans les masses d'eau de sub-surface. Cette nouvelle étude prouve que le TEX_{86} n'est donc pas strictement un marqueur de SST et relance le débat sur le choix de la calibration à employer pour évaluer les températures océaniques à partir du TEX_{86} (Ho et Laepple, 2016; Tierney et al., 2017; Zhang et Liu, 2018).

4. Les marqueurs de pCO_2 atmosphérique

La concentration de CO_2 atmosphérique est un des paramètres de contrôle du climat terrestre. Elle agit sur le bilan radiatif, influençant les températures et donc la dynamique climatique globale. La pCO_2 représente donc un des paramètres d'entrée pour les modélisations climatiques. Une évaluation fine de cette valeur représente un enjeu majeur des études paléoclimatiques. Plusieurs paléobaromètres ont été développés et permettent d'enregistrer la variation des concentrations en CO_2 atmosphérique au cours du temps. Certains marqueurs sont peu utilisés car basés sur des minéraux rares : les nahcolites (carbonate de sodium présent en domaine continental) ou des relations avec la pCO_2 encore mal formalisés, comme c'est

notamment le cas pour le rapport bore/calcium (B/Ca) (Beerling et Royer, 2011; Royer, 2013) ou pour l'étude du $\delta^{13}\text{C}$ de la matière organique préservée dans les frustules de diatomées (Heureux et Rickaby, 2015). A l'inverse, la grande majorité des reconstitutions des pCO_2 se base sur l'emploi de trois paléobaromètres : l'indice de densité de stomates (Steinthorsdottir et al., 2015), la composition isotopique en carbone des alcénones (Pagani et al., 2011; Zhang et al., 2013) et l'analyse isotopique du bore ($\delta^{11}\text{B}$) des tests de foraminifères planctoniques (Pearson et al., 2009; Anagnostou et al., 2016). Parmi ces outils, l'indice de densité de stomates permet une reconstitution directe de la paléo- pCO_2 atmosphérique. Les deux autres sont des marqueurs indirects qui nécessitent de faire des hypothèses complémentaires sur l'état du système carbonate pour reconstituer la pCO_2 . La composition isotopique en carbone des alcénones permet d'estimer le $[\text{CO}_{2\text{aq}}]$ et l'analyse isotopique du bore ($\delta^{11}\text{B}$) la valeur du paléo-pH de l'eau de mer.

4.1. L'indice de densité des stomates

Les stomates sont des orifices microscopiques au niveau de la surface des feuilles des végétaux supérieurs qui permettent les échanges gazeux (CO_2 , O_2 et H_2O) avec l'atmosphère. L'abondance de cellules de stomates peut être mesurée sur les feuilles actuelles ou sur les feuilles fossilisées lorsque celles-ci sont bien préservées (Liu et al., 2016). Ainsi, cet outil se base sur le fait que de nombreuses plantes dans la nature actuelle montrent une corrélation entre valeurs de CO_2 atmosphérique et l'abondance des stomates par unité de surface (SD) et/ou l'indice de stomate (SI).

$$\text{SI} = 100 * \text{densité de stomateq (SD)} / (\text{densité de stomates (SD)} + \text{densité de cellules de l'épiderme (ED)})$$

Même si l'intensité lumineuse peut avoir un impact mineur sur la densité de stomate (SD) et l'indice de stomate (SI) (Royer et al., 2001), l'indice de stomate est préférentiellement utilisé car la densité de stomate est influencée par d'autres paramètres environnementaux (Royer et al., 2001).

Après la mise en évidence d'une relation inverse entre SD et SI et les valeurs de CO_2 atmosphérique (Woodward, 1987), ce paléobaromètre a été formalisé en normalisant la valeur fossile à celle de son équivalent actuel (McElwain, 1998).

$$SR = SI_{\text{actuel}} / SI_{\text{fossile}}$$

Avec SR étant le rapport entre le SD (ou SI) des organismes fossiles par rapport à leur équivalent actuel (SI_{actuel} et SD_{actuel}). Ainsi la pCO_2 peut être estimée au cours du Cénozoïque à travers l'expression :

$$C_f = C_e * SR$$

Avec (C_f) la valeur de pCO_2 fossile et (C_e) la valeur de CO_2 atmosphérique de l'année où la feuille de l'équivalent moderne du fossile étudié a été récoltée (McElwain, 1998).

L'avantage de cette approche est que les facteurs génétiques (Gray et al., 2000; Casson et Gray, 2008) et fonctionnels (Kleidon, 2007; Konrad et al., 2008) qui contrôlent la relation entre densité de stomate et pCO_2 sont assez bien compris (Royer, 2013). De plus, les reconstitutions réalisées à partir de cet indice au Pléistocène et à l'Holocène concordent avec les estimations de pCO_2 issues des carottes de glace (Rundgren et Beerling, 2003; Rundgren et al., 2005).

La principale limitation de ce marqueur provient du fait qu'il est peu sensible à de fortes valeurs de CO_2 . Au-dessus de ~700 ppm la valeur de SR diminue et l'incertitude sur le marqueur devient très importante par rapport aux autres proxies (**Figure I.18**). Or les valeurs de pCO_2 estimées pour les périodes greenhouse sont a priori supérieures à cette limite (Beerling et Royer, 2011). Une autre source d'incertitude provient du fait qu'il est important de contraindre la pression atmosphérique locale et donc la paléo-altitude des échantillons considérés. Enfin, la réponse des stomates aux variations de CO_2 est dépendante de l'espèce considérée, les mesures issues des échantillons fossiles doivent donc être calibrées à partir d'espèces actuelles taxonomiquement proches et ayant une extension stratigraphique importante (Royer, 2013).

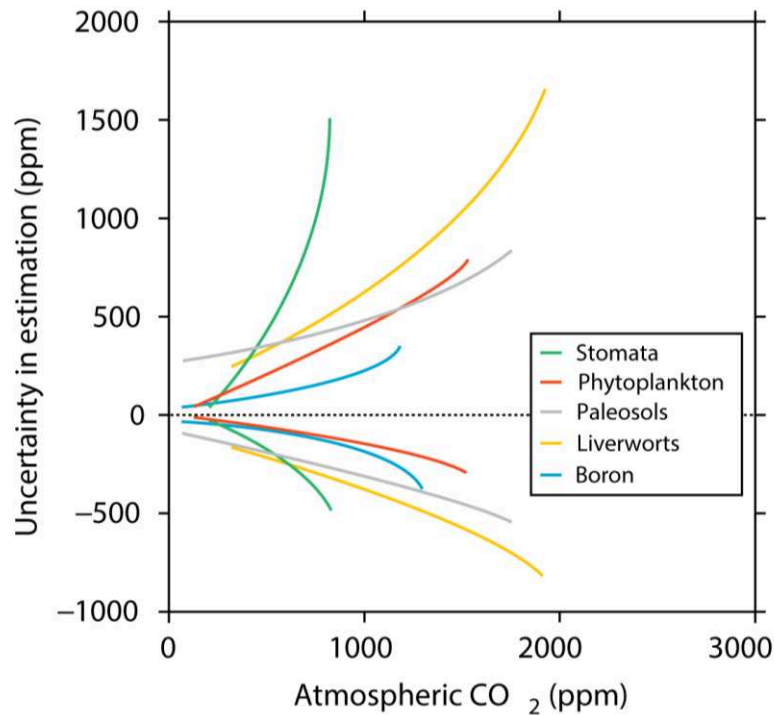
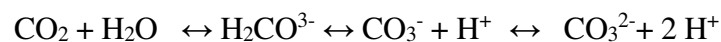


Figure I.18 : Erreur associée aux reconstitutions de CO₂ atmosphérique pour différents proxies (Modifiée d'après Royer, 2013). L'erreur associée à l'indice de densité des stomates augmente grandement aux alentours de 700 ppm. Les erreurs positives et négatives sont estimées séparément. Les erreurs proviennent des barres d'erreurs associées aux mesures issues des études originales pour une valeur de pCO₂ données (Références dans Royer, 2013).

4.2. Du système carbonate à l'estimation de la concentration du CO₂ aqueux

Le système carbonate représente l'ensemble des équations chimiques réversibles qui contrôle la répartition du CO₂ au sein du réservoir océanique. Toute variation dans la pCO₂ atmosphérique va donc se marquer à travers ces équations dans la chimie de l'océan qui représente un des principaux puits de carbone océanique (Pörtner, 2008).

Le CO₂ dissous réagit avec H₂O et OH⁻ (en fonction du pH) pour former du HCO₃⁻ qui s'équilibre avec H₂O.



Ces trois espèces chimiques représentent (si on néglige l'acide carbonique) le carbone inorganique dissous ou DIC (Dissolved inorganic carbon). La proportion entre ces différentes espèces du DIC contrôle le pH (puis secondairement par la température, la salinité et la pression) (**Figure I.19**) (Zeebe et Wolf-Gladrow, 2001).

$$\text{DIC} = \Sigma \text{CO}_2 = [\text{CO}_2] + [\text{HCO}_3^-] + [\text{CO}_3^{2-}]$$

Un autre des paramètres essentiels du système carbonate est l'alcalinité qui représente la capacité à compenser les ions H^+ d'une solution. Une augmentation de l'alcalinité permet un stockage plus important de CO_2 dans l'océan et donc diminue la valeur de pCO_2 atmosphérique alors qu'une augmentation du DIC aura l'effet inverse (**Figure I.20**) (Zeebe, 2012). Dans sa forme condensée celle-ci peut être exprimée comme :

$$\text{TA} = [\text{HCO}_3^-] + 2 [\text{CO}_3^{2-}] + [\text{B}(\text{OH})_4^-] + [\text{OH}^-] - [\text{H}^+] + \text{composants mineurs}$$

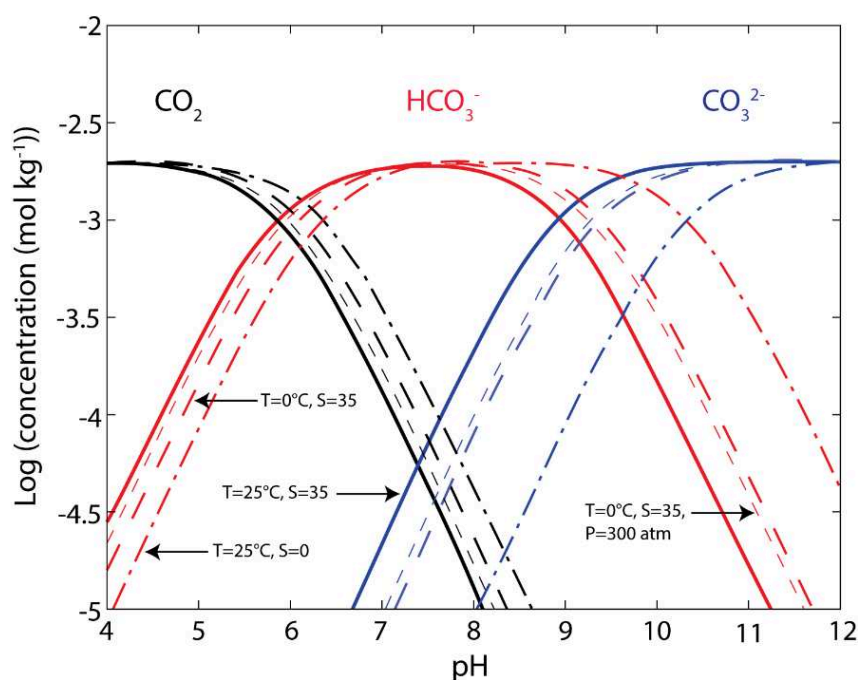


Figure I.19 : Concentration des différentes espèces du DIC en fonction du pH. L'influence de la température, de la salinité et de la pression a également été représentée. La référence est représentée pour $T=25^\circ\text{C}$, $S=35$ et $P=1$ atm (Courbe pleine) (Zeebe et Wolf-Gladrow, 2001).

Si le système est en équilibre thermodynamique et que deux des six paramètres qui le caractérisent (DIC, TA, pH, $[\text{CO}_2]$, $[\text{HCO}_3^-]$, $[\text{CO}_3^{2-}]$) sont connus, il est possible de calculer les autres pour une température, une salinité et une pression donnée (Zeebe et Wolf-Gladrow, 2001). Le DIC et la TA sont des paramètres conservatifs, leur concentration n'est pas affectée par des changements de pression et de température et sont donc les marqueurs utilisés dans les

modélisations numériques reconstruisant l'évolution du cycle du carbone océanique au cours du temps (Zeebe, 2012).

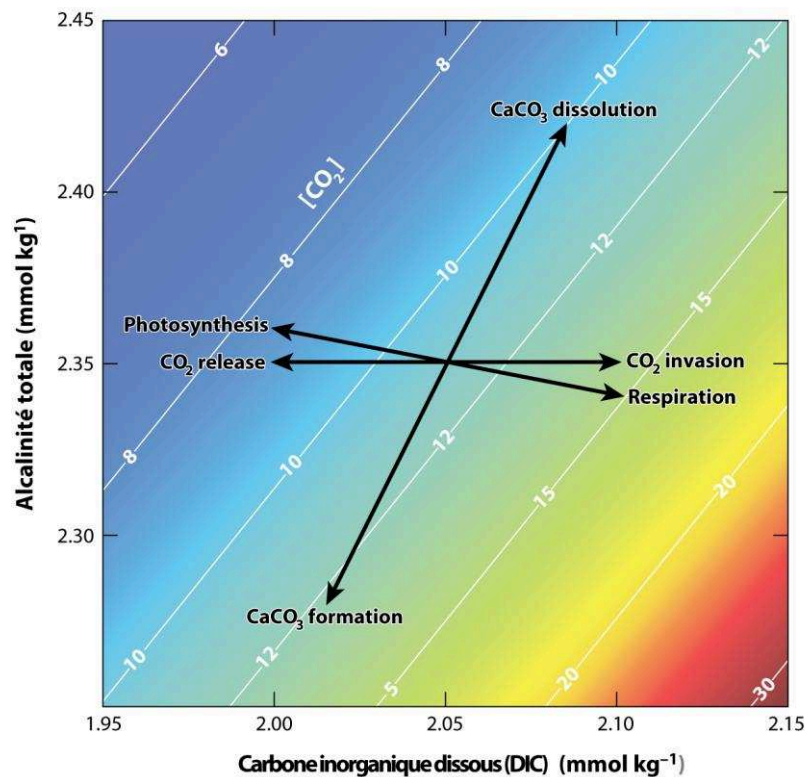


Figure I.20 : Effets de différents processus physicochimiques et biologiques sur le carbone inorganique dissous (DIC) et l'alcalinité (TA). T= 15°C, S=35 et P=1 atm, Isovaleurs : [CO₂]_{aq} (Zeebe, 2012). Ici le système carbonate est réduit à trois de ces composants (DIC, Alcalinité et [CO₂]_{aq}). La réponse du système à toute perturbation dépend de l'état initial.

La concentration de CO₂ gazeux étant connectée par la loi de Henry à la concentration de CO₂ aqueux océanique, il est finalement possible de déterminer la pCO₂ atmosphérique à travers l'expression (si la masse d'eau est en équilibre avec l'atmosphère) :

$$[\text{CO}_{2\text{aq}}] = K_0 \times p\text{CO}_2$$

Avec K₀ le coefficient de solubilité du CO₂. Ce coefficient est thermodépendant et nécessite donc une estimation de la température et, dans une moindre mesure, de la salinité des eaux de surface.

4.3. Le signal isotopique du bore ($\delta^{11}\text{B}$)

Le bore est un élément volatile semi-métallique qui possède deux isotopes stables, le ^{10}B peu abondant (~20%) et le ^{11}B plus abondant (~80%). Les variations isotopiques du bore sont, comme pour les isotopes de l'oxygène et du carbone, exprimées sous la forme d'un delta :

$$\delta^{11}\text{B} (\text{‰}) = \left[\frac{\left(\frac{^{11}\text{B}}{^{10}\text{B}}\right)_{ech}}{\left(\frac{^{11}\text{B}}{^{10}\text{B}}\right)_{std}} - 1 \right] * 1000$$

Le rapport $(^{11}\text{B}/^{10}\text{B})_{std}$ représente la composition isotopique du standard, généralement, le Standard Reference Material (SRM) 951 boric acid ($^{11}\text{B}/^{10}\text{B}=4,04367$) issu du National Institute of Standards Technology (NIST) (D'après Foster et Rae, (2016) et références associées).

Le bore se retrouve principalement dans deux espèces chimiques dans les solutions aqueuses : l'acide borique $[\text{B}(\text{OH})_3]$ et l'ion borate $[\text{B}(\text{OH})_4^-]$ dont l'abondance relative est dépendante du pH. Ainsi la concentration totale en bore dans l'eau de mer correspond à :

$$[\text{B}]_{sw} = [\text{B}(\text{OH})_3] + [\text{B}(\text{OH})_4^-]$$

Du fait des différences structurales entre les deux espèces dissoutes du bore, un fractionnement isotopique est observé entre elles et l'eau de mer : le $\text{B}(\text{OH})_3$ est ainsi enrichi en ^{11}B par rapport au $\text{B}(\text{OH})_4^-$. Le $\text{B}(\text{OH})_3$ a un rapport $^{11}\text{B}/^{10}\text{B}$ supérieur à celui de l'ion borate de 27 ‰ (Klochko et al., 2006). Comme la concentration de chaque espèce dépend du pH, lorsque celui-ci change, l'abondance relative de chaque espèce aqueuse change, de même que leur composition isotopique (**Figure I.21**).

4.3.1. Du rapport isotopique du bore à la reconstitution du pH océanique

Ce marqueur se base sur le fait que c'est l'ion borate qui est majoritairement incorporé dans la calcite des foraminifères, des coraux et des ostracodes. Ces carbonates présentent donc des valeurs de $\delta^{11}\text{B}$ plus faibles que l'eau de mer d'environ 10 à 26 ‰ (Hemming et Hanson, 1992). Or, comme la composition isotopique de cette molécule dépend du pH, l'étude du $\delta^{11}\text{B}$ enregistré par ces organismes permet de déterminer les valeurs de pH océanique (**Figure I.21**).

Ainsi, il est possible d'obtenir le pH grâce à l'équation de Zeebe et Wolf-Gladrow, (2001) si la valeur de $\delta^{11}\text{B}_{\text{sw}}$, les coefficients de fractionnement isotopique entre les deux espèces chimiques sont connus, et que la constante stœchiométrique d'équilibre K_B^* (dépendant de la température, la pression et la salinité) est estimée indépendamment (Foster et Rae, 2016):

$$\text{pH} = \text{p}K_B^* - \log \left(- \frac{\delta^{11}\text{B}_{\text{sw}} - \delta^{11}\text{B}_{\text{CaCO}_3}}{\delta^{11}\text{B}_{\text{sw}} - \alpha_B \delta^{11}\text{B}_{\text{CaCO}_3} - \epsilon_B} \right)$$

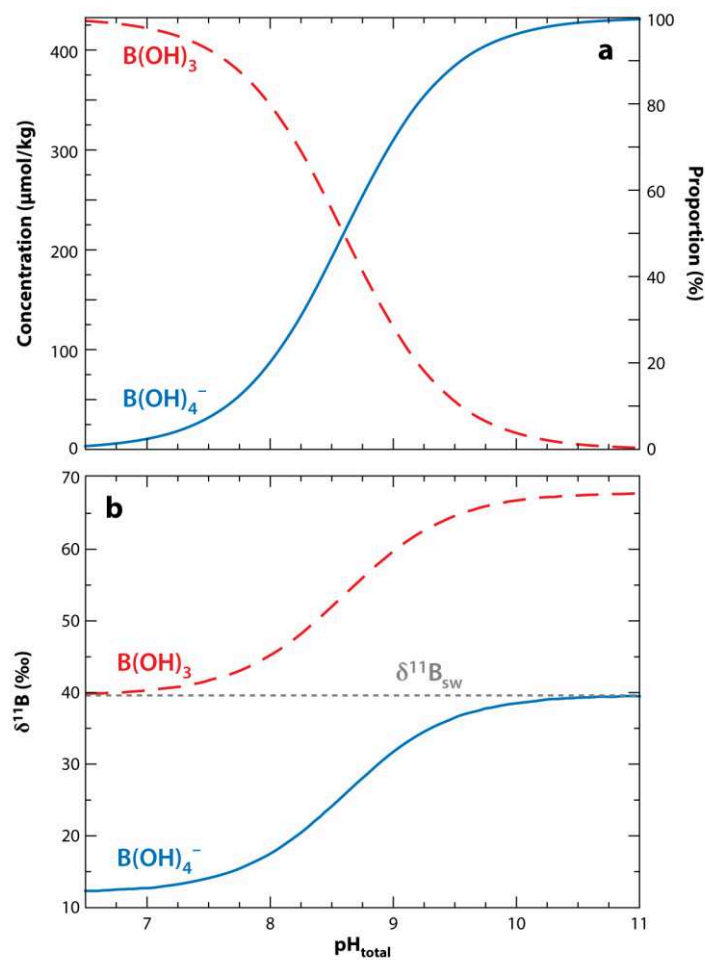


Figure I.21 : Variation de la concentration (a) et de la composition isotopique (b) de l'ion borate (B(OH)_4^-) et de l'acide borique (B(OH)_3) en fonction du pH (total scale). Avec $T^\circ\text{C} = 25^\circ\text{C}$, $S = 34,7$ psu, ($\text{p}K_B^* = 8,6$ et $\alpha_B = 1,0272$) (D'après Foster and Rae, 2016)

La composition isotopique actuelle du bore total dans l'eau de mer ($\delta^{11}\text{B}_{\text{sw}} = 39,61 \text{ ‰}$) est considérée invariante puisque le temps de résidence de cet élément est très long (10-20 Ma) (Foster et al., 2010). Le pH de l'océan et le CO_2 aqueux étant deux variables du système de carbonate étroitement liées, il devient possible à partir du pH et de la loi de Henry de reconstituer

les valeurs de $p\text{CO}_2$ atmosphérique. Pour cela, un second paramètre du système carbonate est nécessaire. Généralement c'est l'alcalinité qui est utilisée (Hönisch et Hemming, 2005; Foster, 2008; Martínez-Botí et al., 2015) car une erreur d'estimation de ce paramètre impacte très peu les valeurs de $p\text{CO}_2$ reconstruites. A titre d'exemple, lorsque le pH est connu, une variation d'alcalinité de $\pm 100 \mu\text{M}$, (ce qui correspond à une grande partie des valeurs de l'océan de surface actuel), modifie les valeurs de $p\text{CO}_2$ de seulement $\pm 12 \mu\text{atm}$ (soit environ 12 ppm) (Foster et Rae, 2016).

4.3.2. Incertitudes associées à l'emploi du $\delta^{11}\text{B}$ des biocarbonates comme paléo-baromètre

Les estimations de pH sont réalisées à partir de mesures faites sur divers biocarbonates, (le plus souvent des foraminifères planctoniques et benthiques ou des coraux) qui présentent tous des relations similaires entre pH de l'eau de mer et $\delta^{11}\text{B}$ (**Figure I.22**).

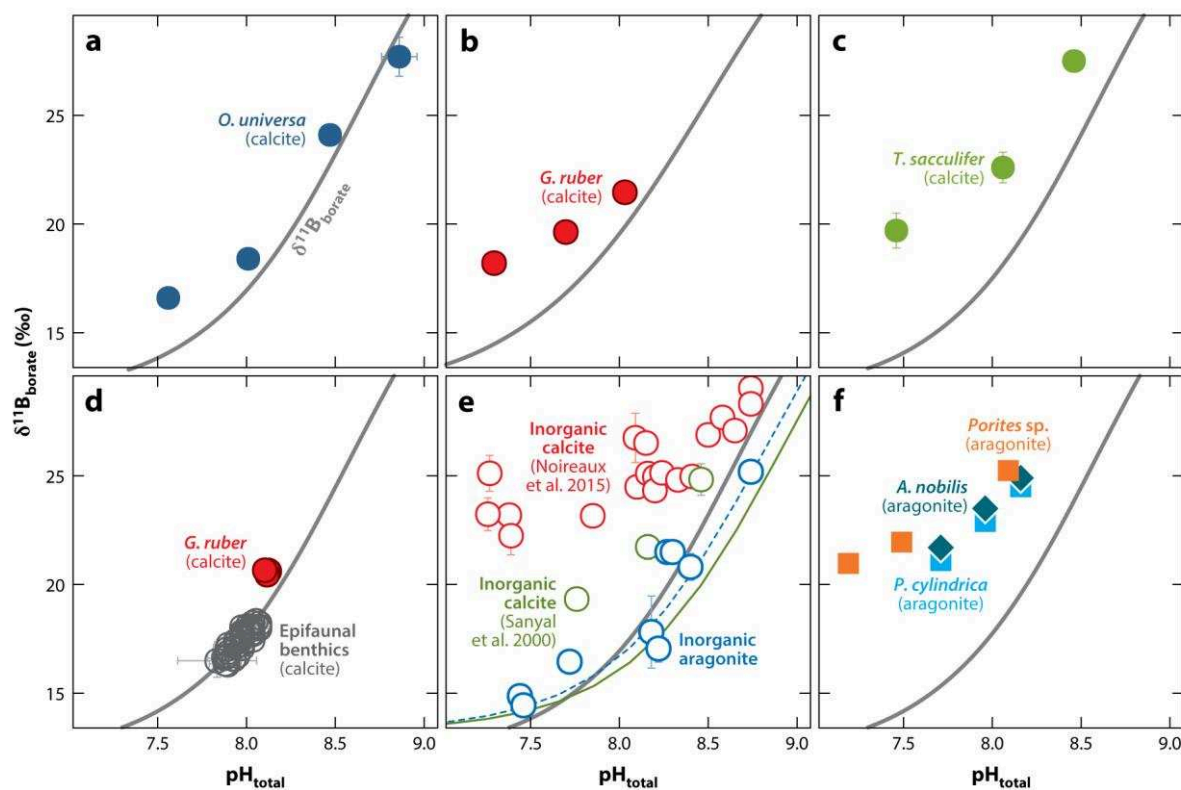


Figure I.22 : Composition isotopique de différents carbonates en fonction du pH de l'eau de mer. (a-d) Foraminifères benthiques et planctoniques, (e) Calcites inorganiques (f) Coraux aragonitiques. Les échelles horizontales et verticales sont identiques dans tous les graphiques. La ligne grise représente la valeur de $\delta^{11}\text{B}_{\text{borate}}$ calculée en conditions contrôlées (D'après Foster and Rae, 2016). Un décalage est observé entre le $\delta^{11}\text{B}_{\text{borate}}$ et celui des organismes étudiés.

Cependant, s'il apparaît qu'il existe pour tous ces organismes (hormis pour les foraminifères benthiques) (Rae et al., 2011) une forte dépendance au pH, les valeurs de $\delta^{11}\text{B}$ des biocarbonates sont plus positives que celles du $\delta^{11}\text{B}_{\text{borate}}$ (**Figure I.22**). Ce décalage peut s'expliquer par le fait qu'une quantité variable d'acide borique est, en plus de l'ion borate, également incorporée dans les carbonates (Noireaux et al., 2015; Uchikawa et al., 2015). De plus, le $\delta^{11}\text{B}$ des biocarbonates n'enregistre pas strictement le pH de l'eau de mer mais reflète celui du fluide de calcification (du cytoplasme ou du microenvironnement autour de l'organisme calcifiant) qui peut être modifié par des processus physiologiques facilitant la calcification (de Nooijer et al., 2009; Nehrke et al., 2013) et/ou par la présence de symbiote pour certaines espèces de foraminifères planctoniques (Rink et al., 1998). La compréhension de l'impact de ces mécanismes contrôlant l'incorporation du bore et des effets vitaux en $\delta^{11}\text{B}$ associés fait encore défaut et complique l'interprétation des résultats issus de cet outil (Foster et Rae, 2016).

Malgré cela, les études réalisées sur les sédiments plus récents ont montré une bonne corrélation entre les résultats issus du $\delta^{11}\text{B}$ des foraminifères planctoniques et les valeurs de CO_2 provenant des carottes de glace (**Figure I.23**).

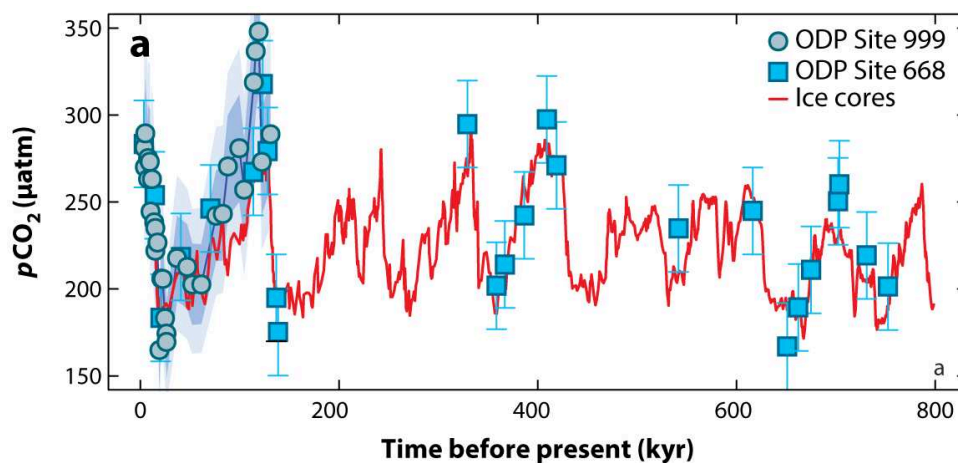


Figure I.23 : Valeurs de pCO_2 atmosphérique des 800 derniers mille ans reconstruites à partir du $\delta^{11}\text{B}$ de foraminifères planctoniques (rond bleu : Foster 2008, carré bleu : Hönisch et al. 2009) comparées aux valeurs de pCO_2 issues de carottes de glace Antarctique (Bereiter et al., 2015) (Figure d'après Foster and Rae 2016).

Pour les périodes plus anciennes, trois facteurs viennent compliquer l'emploi de ce proxy pour les reconstitutions de pCO_2 atmosphérique.

- (1) Il est difficile de quantifier les effets vitaux (i.e. les calibrations entre pH et $\delta^{11}\text{B}$) pour les organismes fossiles n'ayant pas d'équivalents actuels.
- (2) Des problèmes classiques liés à la préservation des foraminifères s'appliquent aussi à ce marqueur et peuvent bruite le signal primaire recherché (Palmer et al., 2018).
- (3) Même si dans l'actuel la valeur de $\delta^{11}\text{B}_{\text{sw}}$ est connue et constante, son évolution temporelle est difficile à déterminer. Or, certaines études proposent une augmentation de de 1 à 3 ‰ au cours des 50 dernières millions d'années (Pearson et Palmer, 2000; Foster et al., 2012; Raitzsch et Hönisch, 2013). De la même manière, des incertitudes subsistent sur l'évolution de l'alcalinité ou de l'indice de saturation de la calcite en surface, paramètres qui sont nécessaires par recalculer les pCO_2 atmosphérique (Foster et Rae, 2016).

4.4. La composition isotopique en carbone des alcénones

Outre les reconstitutions de température grâce à l' U_{37}^k , il est possible à partir du $\delta^{13}\text{C}$ des alcénones d'estimer les valeurs de $[\text{CO}_2]_{\text{aq}}$ et donc les valeurs de pCO_2 atmosphérique (Pagani, 2014).

4.4.1. Du signal isotopique en carbone des alcénones aux valeurs de $[\text{CO}_2]$ aqueux

Ce marqueur se base sur le fait qu'il existe un fractionnement isotopique au cours de la photosynthèse entre la source de carbone, le $[\text{CO}_2]$ aqueux, et la matière organique produite (Jasper et Hayes, 1990; Jasper et al., 1994; Bidigare et al., 1997; Bidigare et al., 1999; Pagani et al., 1999a). Ce fractionnement induit un enrichissement : ε_p (Pagani, 2014) :

$$\varepsilon_p = \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{CO}_2\text{aq}} + 1000}{\delta^{13}\text{C}_{\text{org}} + 1000} \times 1000$$

Si le $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ correspond au signal isotopique de la biomasse algale, le $\delta^{13}\text{C}_{\text{CO}_2\text{aq}}$ doit être estimé indépendamment, avec le $\delta^{13}\text{C}$ d'un carbonate précipitant en équilibre avec le $\delta^{13}\text{C}$ du DIC. Le

plus souvent le $\delta^{13}\text{C}$ du bulk carbonate ou celui des tests de foraminifères planctoniques sont utilisés pour approximer cette valeur (Jasper et Hayes, 1990; Pagani et al., 1999a).

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{calc}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}} + 1$$

Les alcénones sont comme tous les autres lipides relativement appauvris en ^{13}C par rapport à la composition isotopique de la cellule ($\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$). Ainsi, le calcul de ϵ_p à partir du signal isotopique en carbone des alcénones ($\delta^{13}\text{C}_{37:2}$) implique de connaître la correction ($\Delta\delta$) à appliquer entre $\delta^{13}\text{C}_{37:2}$ et $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$:

$$\delta^{13}\text{C}_{37:2} = \delta^{13}\text{C}_{\text{org}} - \Delta\delta$$

Si plusieurs valeurs de $\Delta\delta$ ont été mesurées en cultures (entre 3,1 ‰ et 5,9 ‰) une valeur de 4,2 ‰ pour les alcénones di-insaturés est le plus souvent utilisée dans les reconstitutions de paléo- pCO_2 .

Les valeurs de $[\text{CO}_2]$ peuvent alors être estimées par la relation simplifiée décrite par Jasper et al, 1994 :

$$\epsilon_{p37:2} = \epsilon_f - b / [\text{CO}_{2\text{aq}}]$$

Le terme ϵ_f représente le fractionnement isotopique lié à toutes les réactions de fixation du carbone. La plupart des études considèrent une valeur de ϵ_f de 25 ‰, mais celle-ci peut être comprise entre 25 et 28 ‰ (Popp et al., 1998b; Pagani et al., 2011; Pagani, 2014)). Le terme b intègre toutes les variables pouvant affecter le fractionnement isotopique total du carbone (ϵ_p) au cours de la photosynthèse (taille de la cellule, taux de croissance, concentration en nutriments) (Jasper et al., 1994; Laws et al., 1995; Bidigare et al., 1997; Popp et al., 1998a; Pagani, 2014). Plusieurs études ont montré que la concentration en phosphate $[\text{PO}_4^{3-}]$ des eaux de surface influence directement le taux de croissance algaire (Bidigare et al., 1997). Cette valeur est donc utilisée pour estimer la valeur du terme b (**Figure I.24**). Dans les océans modernes, ce terme est fortement corrélé avec les concentrations de phosphate à travers la relation (ici pour $\epsilon_f=25$ ‰) :

$$b = 84,07 + 118,52 * [\text{PO}_4^{3-}]$$

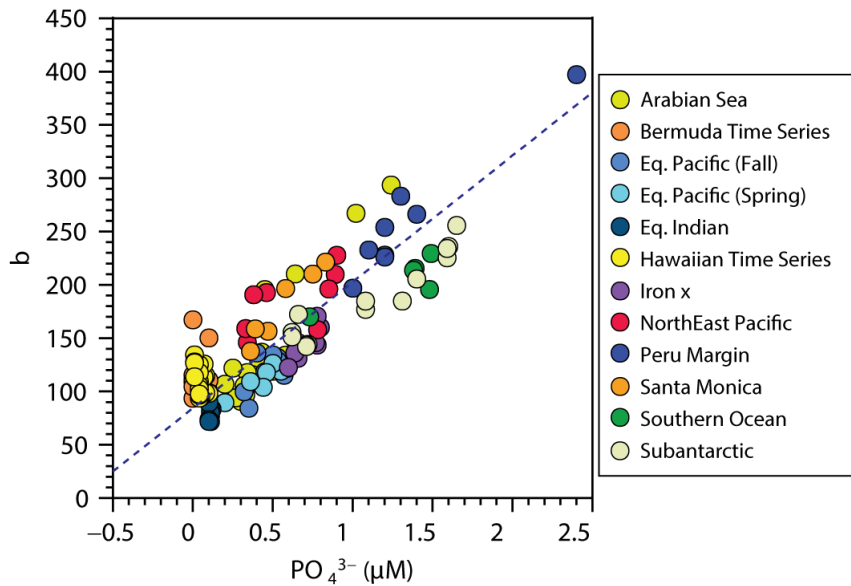


Figure I.24 : Compilation de valeurs calculées du terme b en fonction des phosphates solubles pour une population naturelle d'haptophytes. b calculé par actualisme à partir des valeurs de $[CO_{2aq}]$, des valeurs de $\delta^{13}C_{37:2}$ alcénones et des SSTs locale pour $\epsilon_f=25\%$. Si une autre valeur de ϵ_f est employée la régression linéaire est modifiée. Une déviation de ± 50 à la régression linéaire est observée sur le terme b (D'après Pagani, 2014).

A concentrations en CO_{2aq} similaires, le fractionnement isotopique total (ϵ_p) est plus faible pour les grandes cellules phytoplanctoniques (avec un faible taux de croissance) que pour les petites cellules (avec un taux de croissance élevé) (Laws et al., 1995; Popp et al., 1998a; Pagani et al., 2011). Cette différence de taux de croissance peut donc influencer les valeurs de ϵ_p et le terme b doit donc être corrigé de cet effet de taille de la cellule (Henderiks et Pagani, 2007; Pagani et al., 2011) :

$$b' = b * [V:SA_{fossil}/V:SA_{E.hux}]$$

Avec $V:SA_{fossil}$ le rapport entre le volume (V) et la surface (SA) de la cellule considérée normalisé à celui d'une cellule actuelle d'E. huxleyi ($V:SA_{E.hux}$).

Ce rapport peut être estimé à partir de la morphologie du coccolithe fossile puisque le diamètre moyen de la cellule des coccolithophoridés (D_{cell}) est linéairement corrélé à la longueur du grand axe des coccolithes ($L_{coccolithe}$) (Henderiks et Pagani, 2007; Henderiks, 2008):

$$D_{\text{cell}} = 0,55 + 0,88 * L_{\text{coccolithe}}$$

Le volume de la cellule (V) et sa surface (SA) peuvent alors être calculés en considérant que la cellule est une sphère. $V:SA_{\text{Ehux}}$ est, quant à elle, une valeur constante qui correspond à la dimension de la cellule d'*E. huxleyi* en culture (Henderiks et Pagani, 2007; Henderiks et Pagani, 2008) ($V:SA_{\text{Ehux}} = 0,9 \pm 0,1 \mu\text{m}$; (Popp et al., 1998b)). La concentration en CO_2 de l'eau de mer peut alors être estimée par :

$$[\text{CO}_{2\text{aq}}] = b' / (\epsilon_f - \epsilon_{p37:2})$$

Enfin, grâce à la loi de Henry, il est possible en supposant que les deux réservoirs sont en équilibre de convertir la concentration en dioxyde de carbone dissous dans l'eau de mer ($[\text{CO}_{2\text{aq}}]$) en concentration en dioxyde de carbone atmosphérique ($p\text{CO}_2$) (**Figure I.25**).

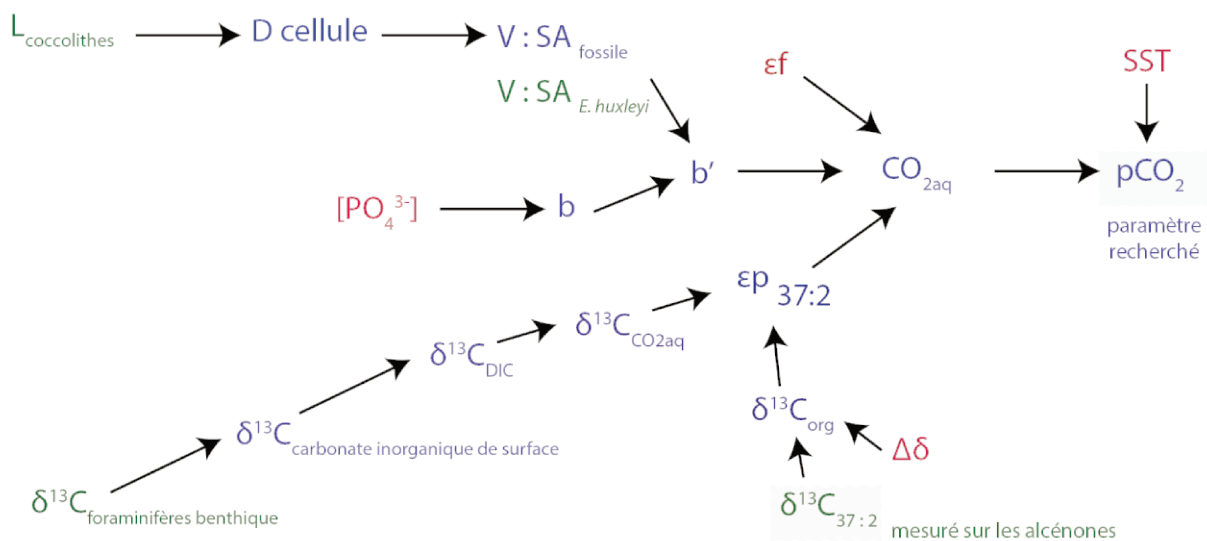


Figure I.25 : Schéma simplifié de la méthode permettant de reconstituer les $p\text{CO}_2$ atmosphériques à partir des alcénones. Tous les paramètres entrant dans ces reconstitutions sont présentés. Le carré vert représente la donnée initiale tirée des alcénones présentes dans les sédiments. Le carré bleu représente le paramètre recherché. Le carré vert représente ce qui est mesuré à partir des alcénones. En vert : les paramètres directement mesurés. En rouge : les paramètres provenant d'une estimation indépendante. En bleu : les paramètres calculés.

4.4.2. Incertitudes associées à la méthode

Dans le cas des alcénones, les incertitudes dans les reconstitutions de $p\text{CO}_2$ proviennent essentiellement de la calibration des différents paramètres employés.

- *Estimation du ε_f , du $\Delta\delta$ et de b*

Tout d'abord, une erreur sur la mesure de $\Delta\delta$ peut avoir un fort impact sur les reconstitutions de CO_2 , d'autant plus si la valeur de ε_p est élevée. Or, on ignore s'il existe une variabilité importante de ce paramètre au sein des systèmes naturels ou au cours des temps géologiques (Pagani, 2014).

De même, l'incertitude sur le terme ε_f (entre 25 ‰ et 28 ‰), peut changer les valeurs de ε_p et donc les valeurs de $p\text{CO}_2$ reconstituées pour une température donnée (Pagani, 2014).

L'estimation du terme b peut également représenter une source d'erreur potentielle. En effet, celle-ci est grandement dépendante de la valeur de $[\text{PO}_4^{3-}]$ qui varie régionalement dans les océans actuels et ne peut être évaluée pour les océans passés. Les études employant ce marqueur utilisent donc la valeur actuelle au site considéré (Pagani et al., 1999a). De plus, une forte corrélation est observée entre ε_p et la géométrie des cellules (Popp et al., 1998b), la taille des cellules a donc un impact sur les valeurs de ε_p reconstituées. Les grosses cellules ont un rapport volume sur surface plus grand et donc des flux de diffusion de CO_2 différents entraînant des valeurs ε_p plus faibles (Laws et al., 1995; Popp et al., 1998b; Pagani, 2014). Une connaissance fine de la variation de taille des cellules au cours du temps est donc fondamentale pour déterminer le terme b .

- *L'estimation du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CO}_2\text{aq}}$*

Une autre source d'erreur possible vient de l'estimation du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CO}_2\text{aq}}$, calculées à partir de celui du DIC, lui-même calculé à partir de la valeur mesurée sur la calcite des foraminifères planctoniques. Même si on considère que ces organismes cacifient dans la même masse d'eau (incertitude d'écologie cf chapitre : **I.1 Les producteurs carbonatés**), ces tests peuvent être mal préservés au cours des temps géologiques et peuvent donc considérablement bruyier le signal reconstruit. De plus, afin de calculer les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{CO}_2\text{aq}}$ à partir du $\delta^{13}\text{C}_{\text{CaCO}_3}$ et de

transformer les valeurs de $[\text{CO}_{2\text{aq}}]$ en pCO_2 , des estimations de températures, avec les erreurs associées, sont indispensables (Pagani et al., 1999a; Pagani, 2014).

Pagani (2014) estime ainsi que l'incertitude sur les pCO_2 associée à cette méthode se situe entre 20% et 30 % pour des valeurs de ε_p sous les 20 ‰, pour des valeurs de phosphates relativement bien contraintes et des valeurs de pCO_2 faibles. L'erreur augmente énormément lorsque les valeurs de ε_p se rapprochent de celles de ε_f , reflétant une perte de sensibilité pour des fortes valeurs de ε_p (**Figure I.26**).

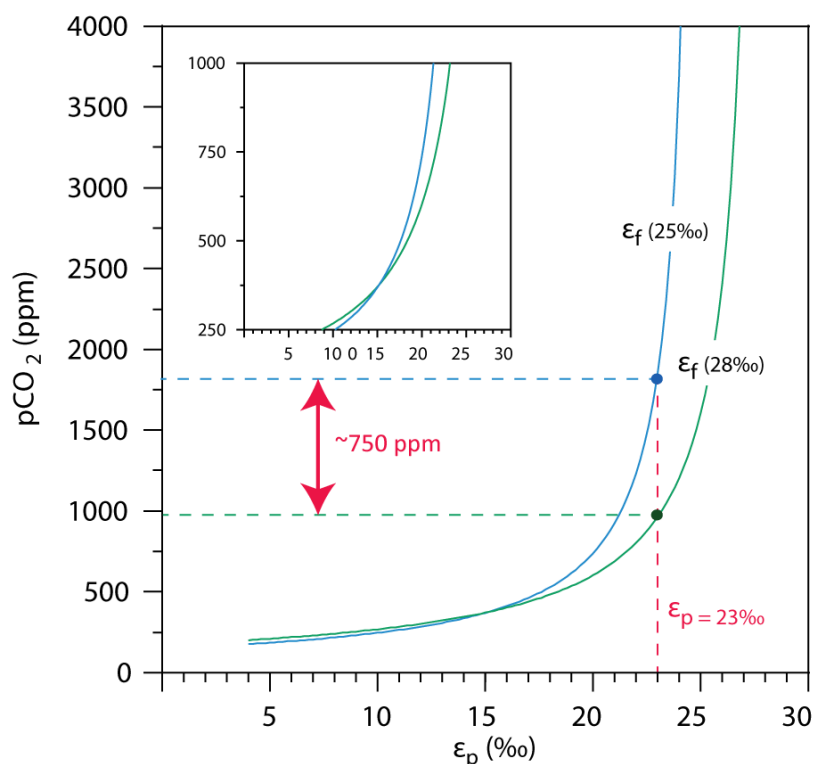


Figure I.26 : Influence de la valeur de ε_f et de ε_p sur les valeurs de pCO_2 issues de l'étude des alcénones $[\text{PO}_4^{3-}] = 0,3 \mu\text{M}$, $T = 20^\circ\text{C}$. A titre d'exemple pour une valeur de ε_p de 23‰, l'incertitude sur les pCO_2 est d'environ 750 ppm entre une valeur de ε_f de 25‰ et de 28‰. (Modifié d'après Pagani, 2014).

- Impact des mécanismes de concentration en carbone (CCMs)

Il est possible que les cellules n'incorporent pas simplement du carbone par diffusion passive de CO_2 . En effet actuellement de nombreuses algues marines ont la capacité de transporter activement du carbone (CCMs) afin d'augmenter leur concentration cellulaire de CO_2 . Or l'incorporation d'ions bicarbonates (HCO_3^-) qui a un $\delta^{13}\text{C}$ environ 10 ‰ plus positif

que celui du CO₂ (à 25°C) aura au final d'importante conséquence sur l'expression du ϵ_p et donc sur les reconstitutions du CO₂ aqueux (Pagani, 2014).

Cependant est difficile de savoir si ces mécanismes étaient opérants au cours des périodes plus anciennes du Cénozoïque. Il est probable que les CCMs soient devenus un mécanisme important qu'au cours du Néogène du fait de l'importante chute de la concentration de CO₂ atmosphérique (Zhang et al., 2013) (**Figure I.27**). Les pCO₂ reconstituées à partir des alcénones au Paléogène sont donc certainement peu affectées par ce biais. La détermination de l'expression et de l'influence de ces CCMs sur les signaux isotopiques des alcénones constitue une étape décisive pour la validation des résultats issus de cet outil pour les périodes les plus anciennes (Pagani, 2014).

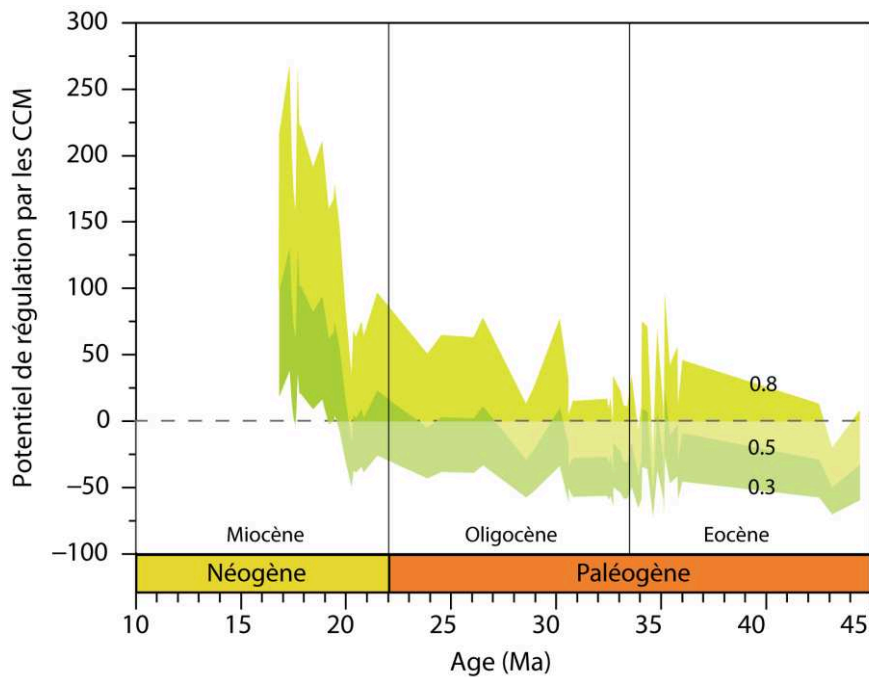


Figure I.27 : Potentiel d'activité des CCMs au cours des temps géologiques. Les calculs ont été effectués pour différents taux de croissance (0,3 ; 0,5 ; et 0,8 j⁻¹). L'influence des CCMs devient importante au cours du Néogène. (Modifié d'après Zhang et al., 2013; Pagani, 2014)

Chapitre II :

Contexte paléocéanographique et paléoclimatique au Paléogène

1. Les deux régimes climatiques extrêmes du Cénozoïque	72
1.1. Le climat greenhouse du Mésozoïque et du début du Cénozoïque	72
1.2. Le climat icehouse typique de la fin du Cénozoïque	73
2. Le Paléogène : Une période charnière	73
2.1. L'évolution climatique globale	74
2.2. Les excursions isotopiques soudaines du Paléogène	77
2.3. L'évolution de température à long terme des eaux de surface	86
3. Le gradient de température océanique	96
3.1. Le gradient de température océanique actuel	96
3.2. Le gradient de température océanique au Paléogène	100

II. Contexte paléocéanographique et paléoclimatique au Paléogène

Il est bien établi que la mise en place des conditions climatiques et des circulations océaniques actuelles s'est faite au cours du Cénozoïque. Cette ère a donc été très étudiée et plusieurs périodes de changements environnementaux importants ont été mises en évidence notamment par l'utilisation de différents marqueurs géochimiques. Sur cette période, plusieurs optima climatiques, épisodes hyperthermiques et glaciations sont enregistrés (Zachos et al., 2001) en association avec des changements de la circulation des masses d'eau (Kennett et Shackleton, 1976; Cramer et al., 2009; Borrelli et al., 2014), des conditions d'oxydoréduction du niveau de saturation des carbonates (Tripathi et al., 2005; Pälike et al., 2006; Pälike et al., 2012) et de la biodiversité marine et terrestre (Zachos et al., 2001). Cette ère représente donc un laboratoire naturel idéal pour l'étude des processus, interne ou externe, responsables de ces changements environnementaux.

Au travers du Cénozoïque, le Paléogène (~66-23,3 Ma) représente une période critique. C'est au cours du Paléogène, à la transition Eocène-Oligocène, que le climat va définitivement passer à un régime climatique de type icehouse, caractéristique de la fin du Cénozoïque. Le début du Paléogène est donc la seule période de l'ère tertiaire présentant un climat de type greenhouse offrant donc un cas d'étude utile pour la compréhension des climats chauds futurs.

Si les grandes lignes de l'évolution du climat terrestre au cours du Cénozoïque est relativement bien contrainte, l'histoire thermique des eaux de surfaces au Paléogène reste encore mal contrainte puisque de nombreux problèmes méthodologiques compliquent la reconstitution des SSTs. Ces incertitudes empêchent notamment la reconstitution d'un gradient de température des eaux de surface fiable et donc compliquent la compréhension des mécanismes de transferts de chaleur au cours du Paléogène. De même, si la diminution à long terme de la concentration de CO₂ atmosphérique est relativement bien établie, les valeurs absolues de pCO₂ atmosphériques s'accompagnent encore de larges incertitudes. Or ces deux paramètres sont parmi les principaux facteurs de contrôle du système climatique terrestre que les modélisations climatiques visent à reconstruire.

1. Les deux régimes climatiques extrêmes du Cénozoïque

Si le régime climatique icehouse prévaut depuis environ 34 millions d'années il n'est pas représentatif du climat terrestre. Au cours des dernier 850 Ma seulement 25% du temps correspond à ce régime climatique (National Research Council, 2011). Le dernier «âge glaciaire» majeur remonte ainsi à la fin du Paléozoïque où un climat de type icehouse a persisté pendant environ 70 Ma (**Figure II.1**) (Montañez et Poulsen, 2013).

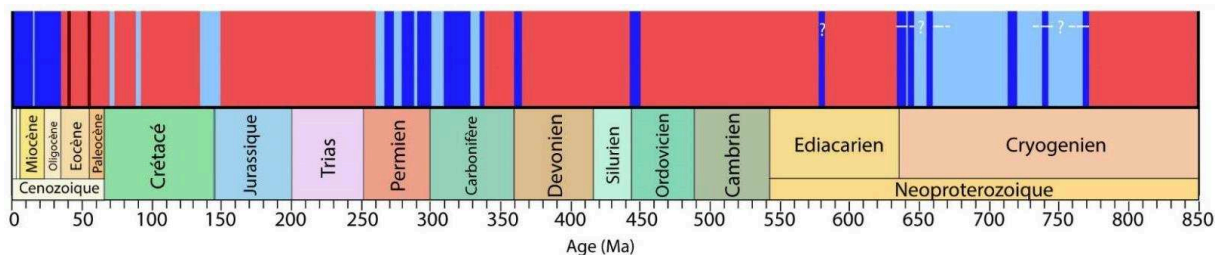


Figure II.1 : Alternance entre les périodes présentant un type greenhouse (en rouge) et Icehouse (en bleu). Le climat de type Greenhouse domine au cours des derniers 850 Ma. Les traits marrons représentent les événements hyperthermiques du Paléogène (PETM : Paleocene-Eocene Thermal Maximum (~55 Ma) et MECO : Middle Eocene Climatic Optimum (~40 Ma)). Les intervalles bleus foncés représentent les intervalles où il existe des indices de glace continentale au moins à un des pôles (Modifiée d'après National Research Council, 2011).

1.1. Le climat greenhouse du Mésozoïque et du début du Cénozoïque

Les périodes de type greenhouse sont des intervalles de temps caractérisés par des valeurs de pCO_2 atmosphériques fortes et des valeurs de températures moyennes annuelles (MAT : Mean Annual Temperature) plus élevées qu'à l'actuel à toutes les latitudes (Pagani et al., 2014). Des reconstitutions paléoclimatiques il ressort que la saisonnalité continentale est plus faible, les températures hivernales restent supérieures à $0^\circ C$ (Pagani et al., 2014) et le gradient de température océanique est décrit comme très réduit (Huber et Caballero, 2011; Hines et al., 2017; Evans et al., 2018b) ce qui empêche la mise en place de glaces d'échelle continentale pérennes (Barron, 1987; Greenwood et Wing, 1995; Wolfe, 1995; Pagani et al., 2014). Les mécanismes permettant le maintien de températures élevées aux hautes latitudes et aux pôles restent encore mal connus. Un mécanisme de transport de chaleur vers les pôles qui serait uniquement océanique est difficile à modéliser (Sloan et al., 1995; Huber et Sloan, 2001). Plusieurs études proposent donc une augmentation de l'efficacité du transfert de chaleur s'effectuant par l'atmosphère (transport de chaleur latente), certainement

facilitée par une plus forte quantité de vapeur d'eau dans l'atmosphère et des cellules de Hadley plus développées (Sloan et Rea, 1995; Huber et Sloan, 2001; Pagani et al., 2014). Le dernier intervalle greenhouse majeur s'étend du Permien supérieur (~260 Ma) jusqu'à la limite Eocène-Oligocène (~33,7 Ma). Il est ponctué de brefs événements plus froids à la limite Jurassique-Crétacé et au cours du Crétacé supérieur (**Figure II.1**). Au sein de cette période, le début de l'Eocène (55 à 48 Ma) apparaît comme un intervalle particulièrement chaud (Huber, 2008). L'absence de glaces aux pôles et l'occurrence de températures annuelles moyennes plus élevées de 2 à 5°C y est attestée par les analyses isotopiques géochimiques, mais également par la présence d'animaux à sang froid (crocodiles et serpents) et de végétaux intolérants au froid aux hautes latitudes (Sloan et Rea, 1995; Head et al., 2009; Huber, 2009; Head et al., 2013).

1.2. Le climat icehouse typique de la fin du Cénozoïque

Le climat actuel de type icehouse est caractérisé, à l'inverse du greenhouse, par des valeurs de pCO₂ plus faibles (moins de 750 ppmv d'après DeConto et Pollard, (2003)) et des températures annuelles moyennes basses (autour de 15°C actuellement). D'importantes calottes polaires ont été identifiées au pôle Sud depuis le Paléogène puis au pôle Nord depuis le Pliocène. Ce climat est marqué par un important gradient de température océanique méridional entre l'équateur et le pôle sud (~28°C) et par des températures continentales atteignant souvent le point de congélation en hiver.

2. Le Paléogène : Une période charnière

Le marqueur le plus communément utilisé pour mettre en évidence l'évolution climatique du Cénozoïque est le rapport isotopique de l'oxygène mesuré sur les foraminifères benthiques ($\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères benthiques}}$). Celle-ci montre la superposition au cours du Paléogène, d'une évolution positive à long terme et de l'occurrence d'accidents isotopiques positifs (EOT) et d'excursions négatives (MECO et PETM) de plus courtes durée (Zachos et al., 2001; Cramer et al., 2009). Ces événements courts perturbent la tendance générale au refroidissement et révèlent une relative instabilité du climat au sein même de cette tendance à long terme (**Figure II.2**). A

cette évolution globale de température est associée une importante diminution de la teneur en [CO₂] atmosphérique (**Figure II.3**).

2.1. L'évolution climatique globale

2.1.1. Le signal des eaux de fond

L'enregistrement du $\delta^{18}\text{O}$ des foraminifères benthiques à long terme ($\delta^{18}\text{O}_{\text{bf}}$) se divise en deux phases : une première diminution du $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates traduisant un réchauffement culminant à l'Optimum climatique de l'Eocène inférieur (EECO, 51-53 Ma), suivie d'une augmentation constante du $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates jusqu'à l'actuel interprétée comme un refroidissement global sur toute la fin du Cénozoïque (**Figure II.2**). Au Paléogène, les températures globales des eaux de fonds océaniques chutent ainsi d'environ 7 à 10°C depuis l'EECO jusqu'au début de l'Oligocène (Zachos et al., 2001). Cette évolution de température issue de l'analyse du $\delta^{18}\text{O}$ des foraminifères benthiques provient d'une compilation de données obtenues sur plusieurs bassins océaniques (Océan Atlantique, Pacifique et Indien) (Zachos et al., 2001 ; Cramer et al., 2009) (**Figure II.2**). Cette compilation largement citée n'a jamais été remise en questions, mis à part l'étude de Bernard et al. (2017) fournit une image de l'évolution climatique globale à long terme. Le principal avantage de cet enregistrement est que les températures des eaux de fond sont plus homogènes que les eaux de surface. Ainsi l'évolution progressive à long terme peut être interprétée en termes de température globale et les variations brutales vers des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères benthiques}}$ positives comme le signe de la mise en place de calotte polaire (cf. Chapitre : **I.2 Les marqueurs de températures inorganiques**).

Cependant plusieurs limites existent lors de l'interprétation de ce signal. Il existe pour un niveau stratigraphique donné, une importante variabilité (pouvant aller jusqu'à 2 ‰) dans les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères benthiques}}$ au sein d'un même bassin. De plus, l'enregistrement par bassin océanique et par ceinture climatique est très discontinu et certaines régions sont sous-représentées dans la compilation. A titre d'exemple, il existe un intervalle de temps compris entre 34 et 40 Ma où extrêmement peu de données sont disponibles dans l'Océan Atlantique aux basses et moyennes latitudes. Cette inconnue est principalement due à la mauvaise préservation des foraminifères benthiques, comme c'est le cas des espèces planctoniques, à ces latitudes au Paléogène (**Figure II.2**). Enfin, le signal issu des foraminifères benthiques n'est pas représentatif

des eaux de surface, or c'est le gradient latitudinal de température des eaux de surface qui contrôle les échanges de chaleur entre l'océan et l'atmosphère et la production de vapeur d'eau aux basses latitudes. C'est donc l'évolution des températures océaniques de surface qui représente un des paramètres primordiaux des modélisations climatiques passées et futures.

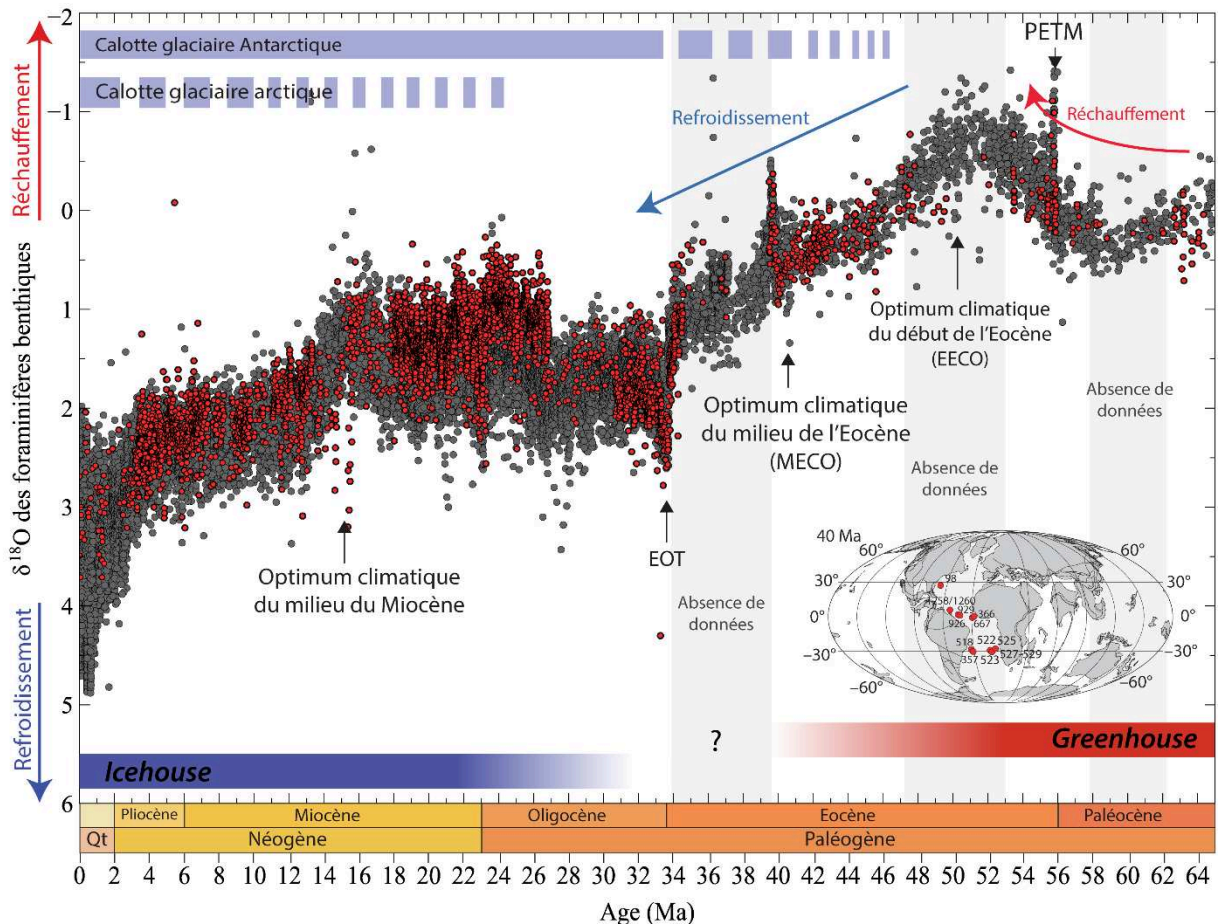


Figure II.2 : Reconstitution de l'évolution du $\delta^{18}O$ des foraminifères benthiques au cours du Cénozoïque et événements climatiques majeurs associés. Les points gris représentent l'enregistrement multibassin. Les points rouges représentent les données obtenues aux basses et moyennes latitudes de l'Océan Atlantique. La carte présente la position des sites équatoriaux et subtropicaux Atlantiques à l'Eocène moyen (Modifiée d'après Zhang et al., 2013). Le $\delta^{18}O$ des foraminifères benthiques diminue au Paléocène puis augmente depuis l'Eocène inférieur jusqu'à nos jours (Données issues de Cramer et al. 2009). Cette évolution climatique est ponctuée par des événements climatiques plus soudains : le PETM, le MECO et l'EOT. La présence de glaces (trait bleu clair) est attestée à l'Oligocène sur l'Antarctique et au Pliocène sur l'Arctique. Des incertitudes subsistent quant à la présence et à l'extension de calottes glaciaires non permanentes (trait bleu pointillés) (Zachos et al., 2001). L'évolution à long terme du $\delta^{18}O$ des foraminifères benthiques des basses et moyennes latitudes de l'Océan Atlantique est similaire à l'évolution globale mais le signal est discontinu au Paléogène. Une absence de données est notamment observée entre 34 et 40 Ma, période qui précède la première glaciation du Cénozoïque (Données issues de Cramer et al., 2009).

2.1.2. La pression partielle de CO₂ atmosphérique

La chute globale des températures au cours du Paléogène est associée à une baisse importante des valeurs de pCO₂ atmosphérique (~600 ppm, valeur variable selon les études) (Pearson et Palmer, 2000; Zachos et al., 2008; Pearson et al., 2009; Beerling et Royer, 2011; Pagani et al., 2011; Hönisch et al., 2012; Zhang et al., 2013; Heures et Rickaby, 2015; Anagnostou et al., 2016) (**Figure II.3**). Cette évolution est attestée par l'étude comparée de plusieurs paléobaromètres (Pearson et Palmer, 2000; Beerling et Royer, 2011). Les pCO₂ atmosphériques passent d'une valeur moyenne supérieure à 1000 ppmv, avec des maximums à 4000 ppmv, au début de l'Eocène à des valeurs d'environ 500 ppmv à l'Oligocène inférieur. Quel que soit le marqueur utilisé les tendances à long terme restent toujours les mêmes avec une chute progressive de la concentration de CO₂ atmosphérique au cours du Paléogène. Cependant les valeurs absolues publiées sont très différentes et les barres d'erreurs très importantes (notamment à l'Eocène inférieur) (**Figure II.3**). Cette chute de pCO₂ atmosphérique est souvent considérée comme la cause principale de la détérioration du climat à long terme au cours du Paléogène (DeConto et Pollard, 2003; Huber et al., 2004; Caballero et Huber, 2013; Inglis et al., 2015; Anagnostou et al., 2016).

La chute progressive des valeurs de pCO₂ atmosphérique est attribuée à une baisse de l'activité tectonique/volcanique au début du Cénozoïque et à l'arrivée de masses continentales importantes dans la ceinture équatoriale associée et au début de l'uplift himalayen (Kent et Muttoni, 2008). Les transformations minéralogiques à travers la réaction d'altération des silicates est très efficace au niveau des chaînes montagneuses entraînant la séquestration de grande quantité de CO₂ et donc une diminution de la pCO₂ atmosphérique (pompe à CO₂) (Kent et Muttoni, 2008; Zachos et al., 2008; Montañez et Poulsen, 2013).

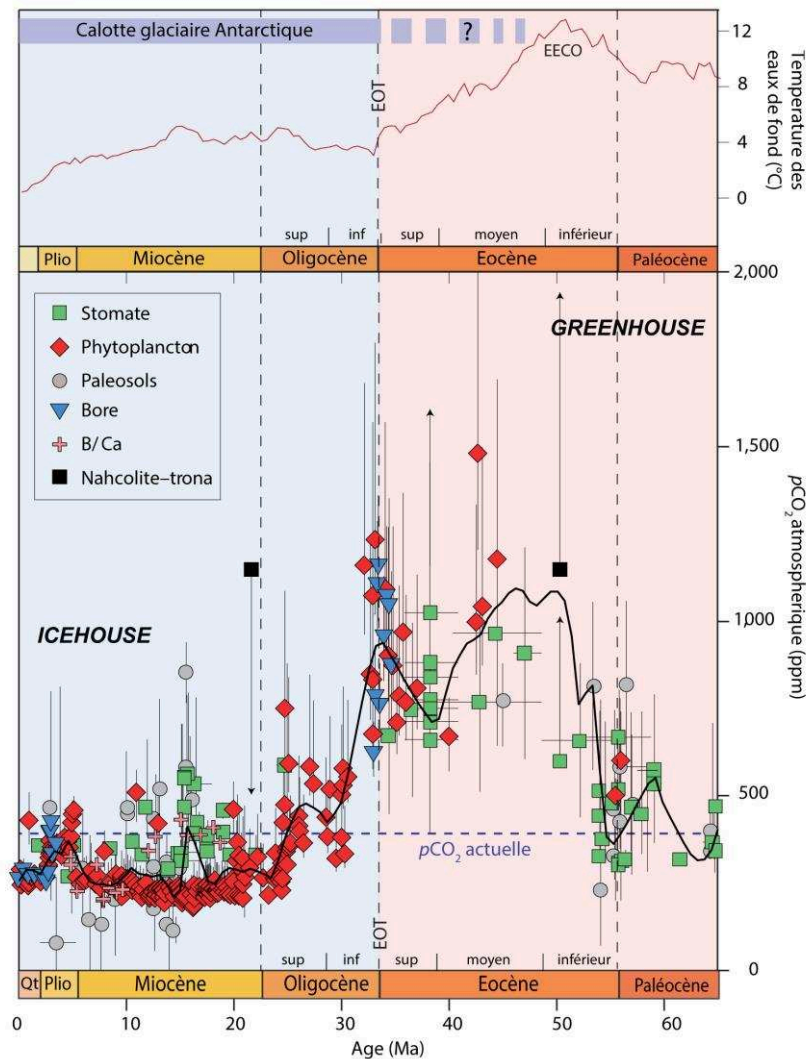


Figure II.3 : Evolution des pCO₂ atmosphériques. Les valeurs de pCO₂ chutent depuis un maximum à l'Eocène jusqu'à nos jours. L'évolution des températures semble corrélée à long terme avec l'évolution des pCO₂ atmosphérique au Cénozoïque. Les pointillés représentent les valeurs de pCO₂ actuelle (390 ppm). Les valeurs de pCO₂ atmosphérique sont supérieures au niveau actuel au cours du Paléogène. (Modifiée d'après Beerling et Royer, 2011).

2.2. Les excursions isotopiques soudaines du Paléogène

Trois excursions isotopiques majeures ($\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$) ponctuent l'évolution climatique à long terme au Paléogène.

2.2.1. Le maximum thermique de la limite Paléocène/Eocène (PETM)

La limite Paléocène/Eocène (55 Ma) se marque par un événement hyperthermal brutal (environs 10 ka) : le PETM (Paleocene-Eocene thermal maximum). Ce dernier s'enregistre à

travers une excursion négative importante dans le signal isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) (Bice et Marotzke, 2001; Thomas et Bralower, 2005; Kaiho et al., 2006; Zachos et al., 2010; Aze et al., 2014). L'hypothèse la plus probable pour expliquer cet événement serait une déstabilisation d'hydrates de méthanes ou de matières organiques stockées dans les sols permafrost (DeConto et al., 2012). Cet événement est associé à un important transfert de carbone isotopiquement léger dans le réservoir inorganique océan-atmosphère (Bowen et al., 2004; Nicolo et al., 2007; Dunkley Jones et al., 2013). L'absorption par l'océan d'une large quantité de carbone a eu pour conséquence une acidification des océans et une diminution de la profondeur de compensation de la calcite (CCD) (Zachos et al., 2005). Du fait de sa soudaineté et de son importance cet événement thermique est l'un des plus étudiés à ce jour. Il représente une importante crise dans la biodiversité des foraminifères, 30 % à 50 % des espèces benthiques disparaissent et un important turnover est observé chez les organismes planctoniques.

Au cours du PETM, le $\delta^{18}\text{O}$ mesuré sur les foraminifères benthiques et planctoniques et le TEX_{86} marquent un réchauffement soudain et à toutes les latitudes, de l'océan profond et des eaux de surfaces jusqu'à 9°C (Dunkley Jones et al., 2013) (**Figure II.4**).

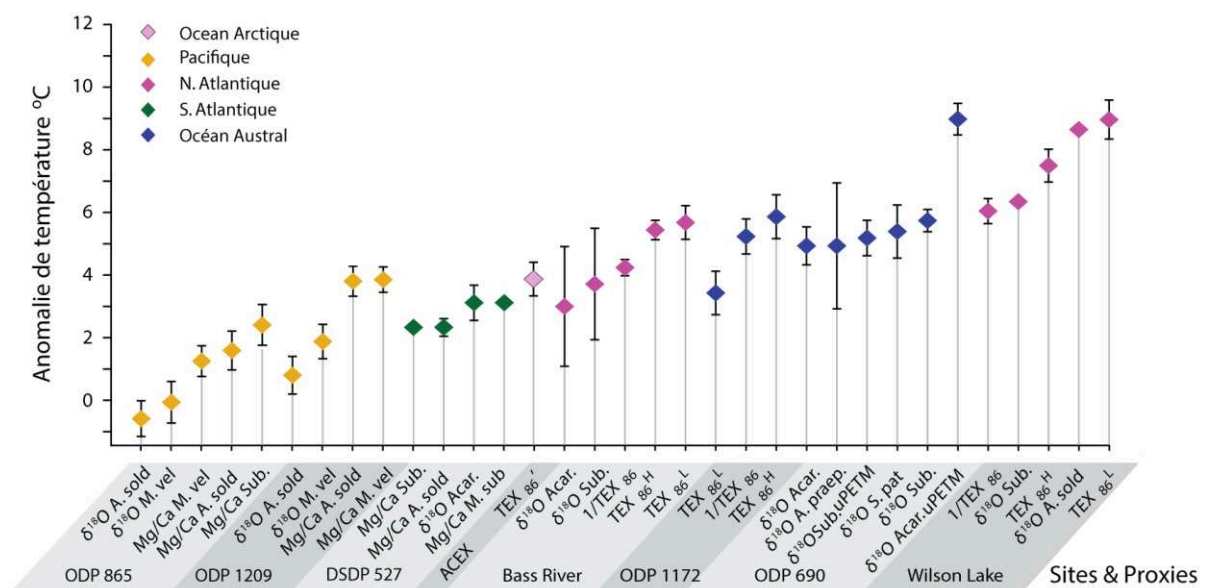


Figure II.4 : Compilation multisite des anomalies de température de surface au cours du PETM. Un réchauffement est observé pour tous les sites. L'océan Pacifique enregistre un réchauffement relativement plus faible que pour les autres océans (Modifié d'après Dunkley Jones et al., 2013).

2.2.2. L'optimum climatique de l'Eocène moyen (MECO)

L'optimum climatique de l'Eocène moyen (MECO : Middle Eocene Climatic Optimum, 40 ou 41 Ma selon les auteurs), représente le second événement majeur du Paléogène (Bohaty et Zachos, 2003; Edgar et al., 2010; Sluijs et al., 2013; Boscolo-Galazzo et al., 2014). Celui-ci se marque par une excursion négative dans le signal isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) (**Figure II.2**). Cet événement a été décrit pour la première fois dans l'Océan Austral (Bohaty et Zachos, 2003) puis a été mis en évidence dans l'Océan Atlantique et la Téthys révélant ainsi peu à peu son aspect global (Jovane et al., 2007; Bohaty et al., 2009; Edgar et al., 2010; Spofforth et al., 2010).

Le MECO se marque par un réchauffement de forte amplitude (4°C à 6°C) et de courte durée (~500 000 ans). Si le MECO, comme le PETM, révèle une perturbation importante du cycle du carbone, les causes sont difficiles à établir car la durée de l'anomalie climatique et la difficulté à corréliser excursion négative du carbone et réchauffement complexifie encore aujourd'hui la compréhension de cet événement (Sluijs et al., 2013).

2.2.3. La transition Eocène-Oligocène (EOT)

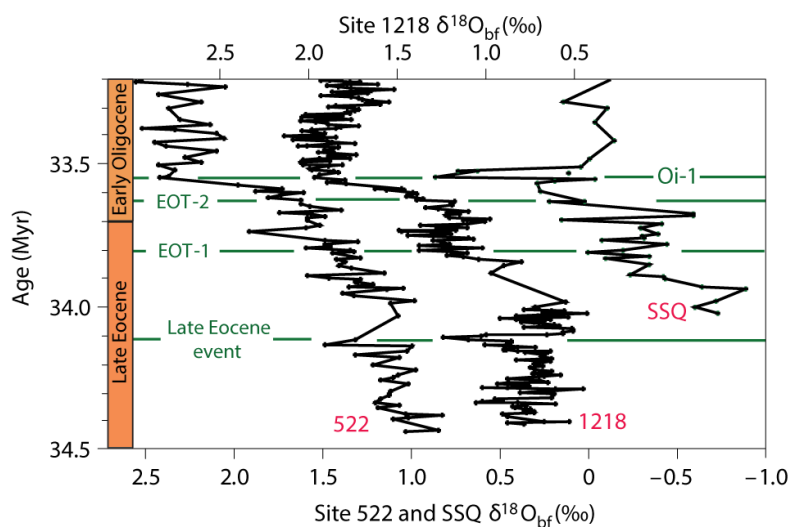
- *L'enregistrement de l'EOT à travers le $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates*

Le dernier événement majeur qui s'enregistre nettement dans le signal isotopique des foraminifères benthiques est l'augmentation soudaine du $\delta^{18}\text{O}_{\text{bf}}$ d'environ 1 à 1,5 ‰ au moment de la transition Eocène-Oligocène (EOT, 33-34 Ma) (Kennett et Shackleton, 1976; Miller et al., 1991; Zachos et al., 2001) (**Figure II.2**). Cette excursion positive est enregistrée à toutes les latitudes et dans tous les bassins océaniques et représente donc un événement global. Les températures des eaux de fond étant relativement stables, ce décalage des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères benthiques}}$ est principalement interprété comme une importante variation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$. Ainsi, la majeure partie (~0,6 ‰) de l'excursion isotopique enregistrée à travers le $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères benthiques}}$ est attribué au développement d'une importante calotte glaciaire permanente en Antarctique à l'EOT (Zachos et al., 2001). Cette transition marque donc définitivement la fin de la période greenhouse du début du Cénozoïque.

Des études à plus haute résolution ont apporté une meilleure compréhension du découpage temporel et la séquence d'événements au cours de cette transition (Coxall et al., 2005; Katz et

al., 2008; Lear et al., 2008; Miller et al., 2008). Si les excursions isotopiques reconnues restent les mêmes, l'amplitude de celles-ci ainsi que leurs interprétations en termes de refroidissement et/ou de variation du niveau eustatique varie d'une étude à l'autre. En effet, Miller et al. (2008) identifient plusieurs étapes au sein même de l'EOT. Cette étude met en évidence un événement précurseur, y a environ 33,8 Ma, marqué par une augmentation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères benthiques}}$ de 0,5 ‰ interprété comme un refroidissement d'environ 2°C. Il est suivi de l'Oi-1 (Oligocène isotope event 1 - 33,6) Ma caractérisé par une augmentation du $\delta^{18}\text{O}$ de 1 ‰. La chute eustatique estimée à partir de séquence stratigraphique de Saint Stephen Quarry (SSQ) en Alabama, étant d'environ 55 mètres, il est estimé que seul ~0,4 ‰ de cette excursion est dûe à une chute de température (de 2 à 4°C) (Miller et al., 2008).

L'étude croisée de ces données avec les enregistrements de $\delta^{18}\text{O}$ et de Mg/Ca des sites ODP 522 (Atlantique Sud) et 1218 (Pacifique) révèle finalement trois étapes distinctes (Katz et al., 2008). Celles-ci enregistrent l'influence grandissante du volume de glace sur le signal isotopique en oxygène au cours de la transition Eocène-Oligocène (**Figure II.5**).



Event	$\delta^{18}\text{O}_{\text{bf}}$ increase (‰)	Cooling (°C)	SL fall (m)
Oi-1 (33.545 Myr)	1.0	2	105
EOT-2 (33.63 Myr)	0.8	No data	> 0
EOT-1 (33.8 Myr)	0.9	2.5	30
Late Eocene (34.1 Myr)	0.5*	0†	40

*Sites 522 and 1218.

†Site 1218.

Figure II.5 : Comparaison entre le signal en $\delta^{18}\text{O}_{\text{bf}}$ aux sites 522, 1218 et SSQ et résumé des événements associés à la transition Eocène-Oligocène. Quatre événements sont identifiés, chacun associé à un refroidissement et/ou une chute du niveau marin. L'EOT-1 mis en évidence par (Katz et al., 2008) coïncide avec l'évènement précurseur décrit par (Miller et al., 2008). De même l'Oi-1 se marque également bien à travers le signal isotopique des sites 522, 1218 et SSQ, mais l'amplitude du décalage ainsi que l'interprétation diffère selon les études (Modifié d'après Katz et al., 2008).

L'étude du site Tanzanien de relativement basse latitude TDP (Tanzania Drilling Program) caractérisé par un taux de sédimentation important et par la présence de foraminifères planctoniques particulièrement bien préservés permet une étude à haute résolution de cet événement. Il apparaît alors que la fin de l'EOT est marquée par un maxima dans les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ qui va durer pendant environ 400 ka, au cours de l'Oligocène inférieur, traduisant une période particulièrement froide (Liu et al., 2004; Dunkley Jones et al., 2008). Cet événement représente le maximum glaciaire de l'Oligocène inférieur ou EOGM (Eocene Oligocene Glacial maximum) (**Figure II.6**) (Liu et al., 2004; Coxall et al., 2005; Dunkley Jones et al., 2008). L'EOGM est corrélée à une importante chute dans la diversité des nannofossiles calcaires et par l'augmentation relative de taxons d'eau froide dans l'Océan Austral (Persico et Villa, 2004) et par un changement important des assemblages phytoplanctoniques au niveau du site TDP (Dunkley Jones et al., 2008; Pearson et al., 2008).

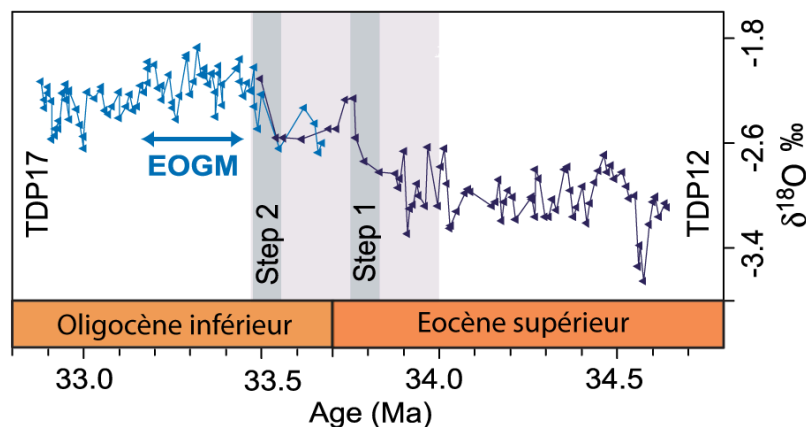


Figure II.6 : Evolution du $\delta^{18}\text{O}$ des foraminifères planctoniques au site TDP. La zone grisée représente l'EOT. Le « Step 1 » correspond au précurseur Eocène et le « Step 2 » à l'Oi-1 décrit par (Katz et al., 2008; Miller et al., 2008). Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de l'Oligocène sont stables et correspondent au maximum glaciaire de la transition Eocène-Oligocène (EGOM - modifié d'après Dunkley Jones et al., 2008).

- *Les causes probables de l'EOT*

La glaciation Eocène-Oligocène fait partie des événements climatiques du Cénozoïque les plus étudiés. En effet, la mise en place d'une importante calotte polaire impacte directement le niveau marin, l'albedo, modifie le taux d'altération continentale et donc la chimie de l'océan ainsi que les circulations océaniques. Tous ces paramètres représentent des conditions aux limites majeures pour le système climatique terrestre. Ainsi, les modifications dans le fonctionnement de l'un de ces mécanismes peuvent avoir d'importantes conséquences sur le

régime climatique planétaire et engendrer de profonds changements océanographiques et écologiques à l'échelle régionale et globale. Trois causes sont invoquées pour expliquer la détérioration globale du climat et l'installation de glaces pérennes au pôle Sud à partir de l'EOT.

(1) Variation des paramètres astronomiques

La transition Eocène-Oligocène correspond à un intervalle de faible excentricité et de faible variation dans l'amplitude de l'obliquité. Cette configuration astronomique favorise une saisonnalité relativement plus importante et des conditions plus humides. Ces conditions empêchent la succession d'étés chauds et réduit donc la fonte des neiges hivernales ce qui facilite la mise en place de calotte polaire en Antarctique (Coxall et al., 2005; Pälike et al., 2006).

(2) Chute de la pCO₂ atmosphérique

Les modélisations climatiques ont mis en évidence que lorsque la concentration de CO₂ atmosphérique passe sous le seuil critique de 750 ppm, l'accumulation rapide de glaces en Antarctique devient possible (DeConto et Pollard, 2003; DeConto et al., 2008). Or la majorité des reconstitutions paléoclimatiques paléogènes montrent que les valeurs de pCO₂ atmosphériques passent sous les 750 ppm au moment de la transition Eocène-Oligocène (Pearson et al., 2009; Pagani et al., 2011; Zhang et al., 2013; Anagnostou et al., 2016) (**Figure II.7**). Seules les valeurs de pCO₂ établies à partir de l'analyse du $\delta^{13}\text{C}$ de la matière organiques des diatomées retranscrit, malgré une évolution similaire, des valeurs supérieures à ce seuil (Heureux et Rickaby, 2015). Cette observation couplée aux modélisations climatiques souligne le rôle primordial de la chute de pCO₂ atmosphérique sur la dynamique climatique à long terme du Paléogène et sur le passage entre un monde greenhouse et icehouse.

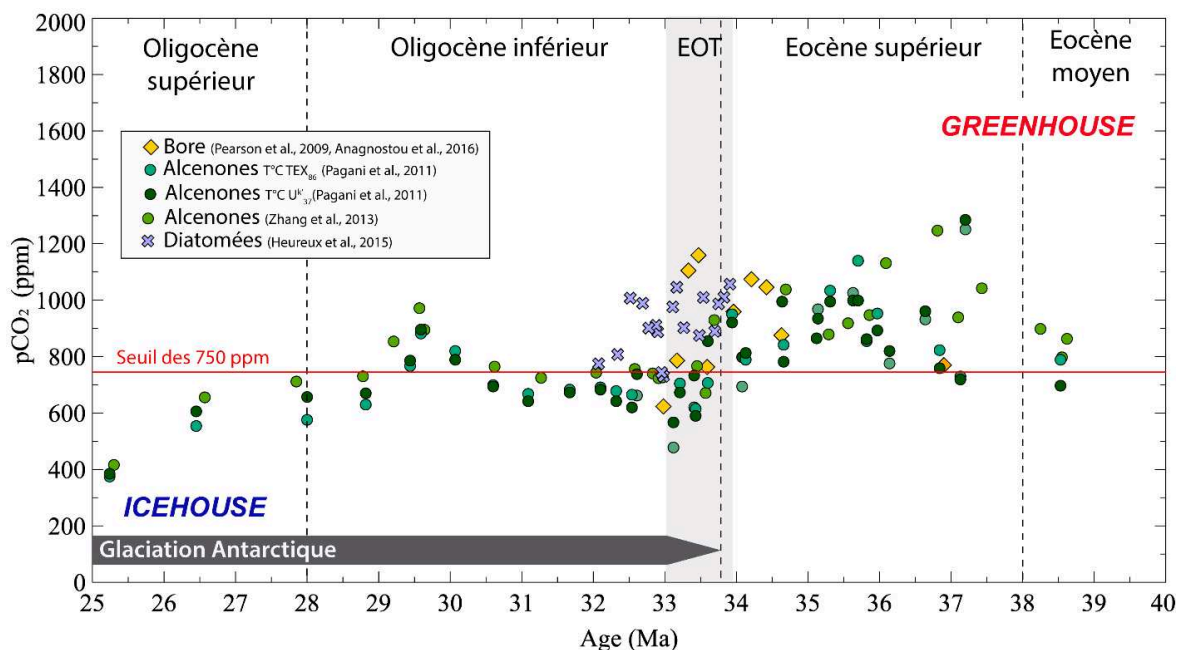


Figure II.7 : Reconstitution des valeurs de CO₂ atmosphérique à travers l'EOT. Les valeurs de pCO₂ reconstruites à partir de l'isotopie du bore (Pearson et al., 2009; Anagnostou et al., 2016) et de l'étude des alcénones (Pagani et al., 2011; Zhang et al., 2013) passent sous le seuil de 750 ppm de pCO₂ au cours de l'EOT. Seules les valeurs reconstruites à partir du δ¹³C des diatomées restent supérieures à ce seuil. Du fait de l'importante incertitude sur les valeurs de pCO₂ reconstruites par les stomates (supérieures à 700 ppm), les valeurs issues de ce proxy ont été écartées de cette synthèse.

(3) Ouverture des seuils tectoniques et changements de la courantomologie globale

Dans la circulation océanique actuelle, le courant circumpolaire antarctique (ou ACC pour Antarctic circumpolar current) représente un composant essentiel de la redistribution globale de la chaleur. L'activation d'un ACC efficace est un mécanisme qui a la capacité d'empêcher les eaux de surfaces chaudes, entraînées depuis l'équateur par les gyres subtropicales, de venir réchauffer l'Antarctique (Toggweiler et Bjornsson, 2000).

Ainsi, les premiers travaux de Kennett, (1977) basés sur des reconstitutions géodynamiques et des données sédimentologiques, isotopiques et biogéographiques proposent que l'ouverture de seuils tectoniques au niveau de l'Océan Austral (Passage de Drake au sud de l'Amérique du sud et passage Tasman au sud de l'Australie) ont permis la mise en place d'un ACC vigoureux à l'EOT entraînant l'isolement thermique et donc de la glaciation antarctique.

Toutefois, si l'approfondissement du seuil de Tasmanie est contemporain de l'EOT (Kennett et Exon, 2004), l'histoire tectonique du détroit de Drake est plus complexe (Scher and Martin, 2006; Livermore et al., 2007; Cramer et al., 2009). La mise en évidence par Scher et Martin, (2006) de variations dans l'isotopie du néodyme au niveau de l'Atlantique Sud atteste

d'une connexion océanique entre l'Océan Pacifique Sud et l'Atlantique dès 41 Ma, et donc de la présence d'un proto-ACC avant l'EOT (Lagabrielle et al., 2009; Borrelli et al., 2014) (**Figure II.8**). Ce changement dans la circulation océanique se marque également par une plus forte hétérogénéité du signal isotopique des foraminifères benthiques (Cramer et al., 2009; Borrelli et al., 2014) entre les différents bassins à partir de 35 Ma. Certains auteurs proposent même une ouverture encore plus précoce de ces seuils, autorisant le passage d'eaux très superficielles au niveau du passage de Drake et de Tasmanie, dès l'Eocène inférieur (~49-50 Ma) (Livermore et al., 2007; Bijl et al., 2013).

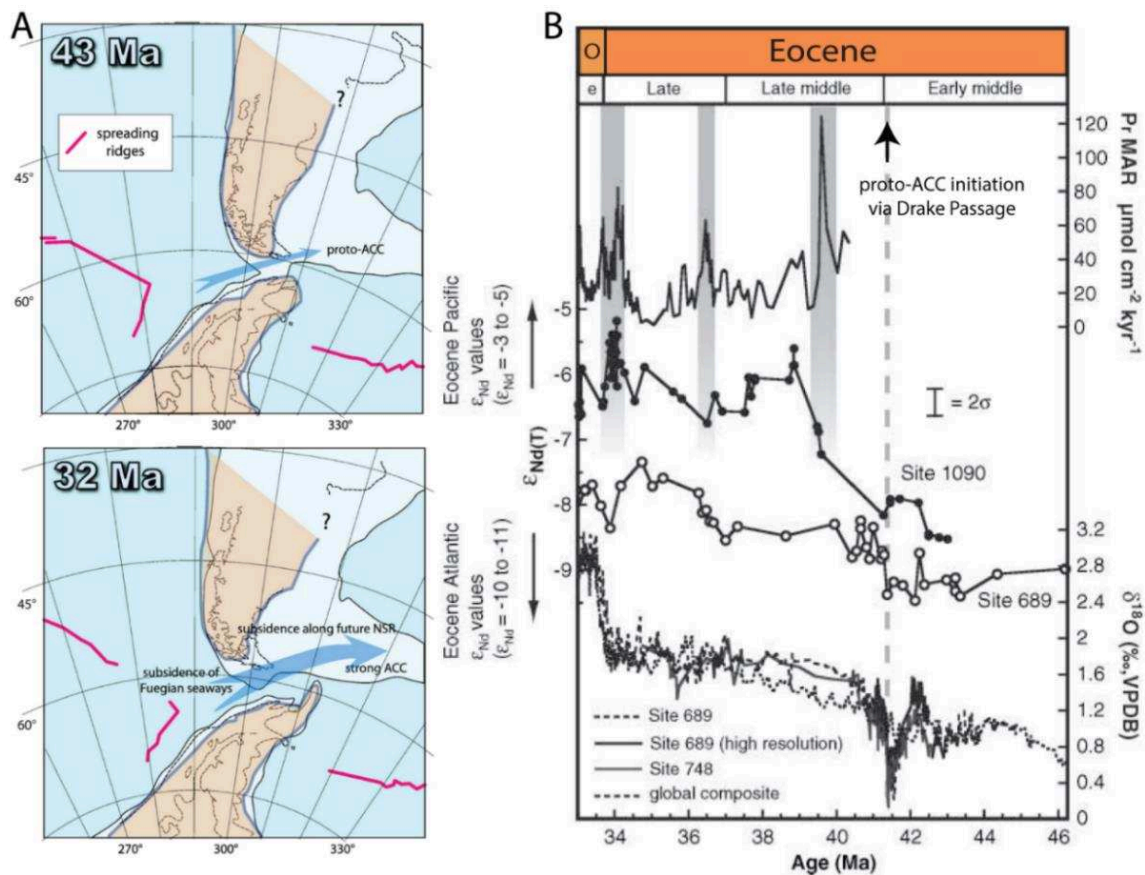


Figure II.8 : (A) Reconstitution tectonique de l'évolution du passage de Drake à l'Eocène et à l'Oligocène (Modifiée d'après Lagabrielle et al., 2009). (B) Evolution du signal géochimique du Néodyme au cours de l'Eocène. L'apparition d'un proto-ACC est possible dès 43 Ma avant de se renforcer à 32 Ma. Une plus forte influence Pacifique est observée dans le signal au niveau des sites atlantique sud autour de 41 Ma (Modifiée d'après Scher et Martin, 2006).

La chute de la $p\text{CO}_2$ peut être reliée à l'ouverture des seuils tectoniques (Elsworth et al., 2017) il est donc également possible que la combinaison de ces trois causes potentielles soit finalement responsable de la mise en place de la calotte polaire en Antarctique au cours de l'EOT.

- Glaciations éphémères pré-EOT ?

Si la mise en place de glace permanente au pôle sud n'est attestée qu'à partir de l'Oligocène inférieur, plusieurs indices suggèrent la présence de glaces éphémères et/ou réduites bien avant l'EOT. Géochimiquement, la présence de glaces au pôle est attestée à travers la reconstitution du $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer ($\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$) au niveau de l'Océan Austral au Cénozoïque (Lear et al., 2000; Billups et Schrag, 2003). Le stockage important de glace isotopiquement légère aux pôles bouleverse le cycle hydrologique terrestre et entraîne d'importantes variations du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de l'océan global. Ainsi, l'enregistrement du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ obtenu en combinant l'analyse du Mg/Ca et du $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ des foraminifères benthiques est compatible pour l'Eocène inférieur avec les valeurs « Ice-Free » de Shackleton et Kennett, (1975) pour une Terre sans glaces (environ -1 ‰), deux périodes présentant des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ légèrement plus positives sont observées à l'Eocène moyen et supérieur. La première entre ~48 Ma et ~45 Ma se caractérise par une augmentation de 0,2 ‰ du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ et la seconde, entre ~40 Ma et ~36 Ma, par une hausse de 0,4 ‰ pouvant traduire l'accumulation transitoire de glaces au pôle sud (Billups et Schrag, 2003) (**Figure II.9**).

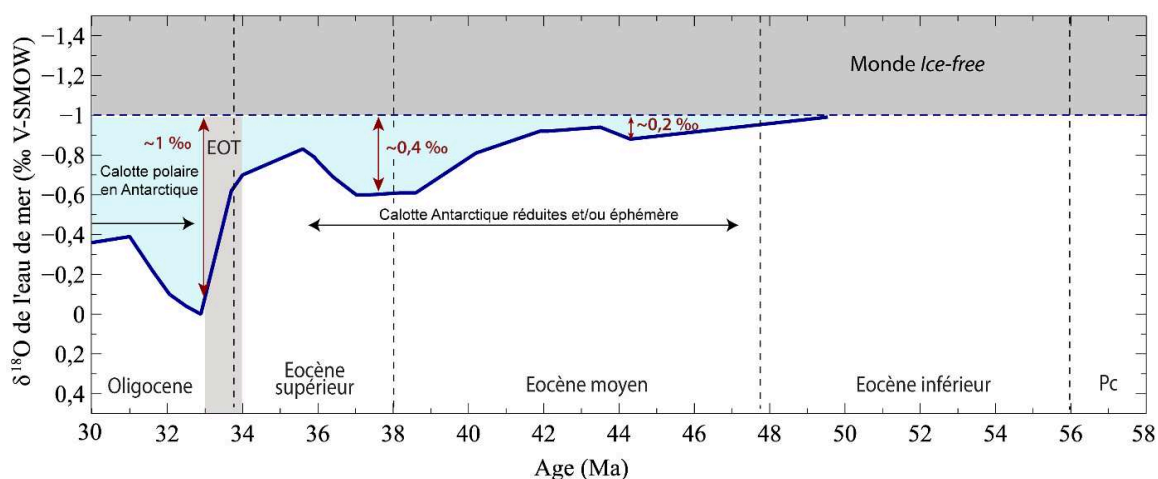


Figure II.9 : Evolution du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ au cours du Paléogène. Cette évolution est estimée à partir de l'étude combinée du signal en $\delta^{18}\text{O}$ et du Mg/Ca des foraminifères benthiques (Données issues de Lear, Elderfield et Wilson, 2000).

Cette hypothèse est étayée par des indices sédimentologiques. Les sédiments des sites ODP 689 et 690 (Maud Rise, Océan Austral) enregistrent, à travers l'étude des cortèges argileux, des teneurs en carbonates et de la granulométrie, la mise en place progressive de glaciers en Antarctique et le passage à des conditions plus glaciaires dès le milieu de l'Eocène

(Ehrmann et Mackensen, 1991). De même, Browning et al. (1996) proposent des corrélations entre les variations du $\delta^{18}\text{O}$ et les séquences stratigraphiques de l'Eocène moyen de la plaine côtière du New Jersey. Celles-ci seraient reliées à des variations eustatiques provoquées par la présence de glaces au pôle sud entre 42 et 43 Ma. Enfin l'étude conjointe des variations de la CCD et du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$, (Tripathi et al., 2005) associée à l'identification récente d'IRD (Ice-Rafted Debris) dans l'océan Arctique (Tripathi et Darby, 2018) et Antarctique (Carter et al., 2017) mettent en évidence l'occurrence de plusieurs périodes de refroidissement et d'accumulation de glace (pouvant être aux deux pôles) au cours de l'Eocène moyen et supérieur.

2.3. L'évolution de température à long terme des eaux de surface

De nombreux travaux paléocéanographiques et paléoclimatiques se sont focalisés sur les événements climatiques soudains, mais peu de travaux se proposent de reconstituer l'évolution de température à long terme entre ces événements brutaux. Pourtant cette évolution à long terme du climat reste fondamentale pour comprendre la dynamique climatique globale terrestre dans un contexte greenhouse (Pagani et al., 2014).

La reconstitution de paléo-SSTs au cours des temps géologique est loin d'être triviale et relativement peu de données sont disponibles pour cette période. Comme nous l'avons vu précédemment de nombreux biais de préservation et de méthodologie/calibration compliquent l'interprétation des signaux obtenus. Ces problèmes dans l'acquisition de données sont particulièrement importants sous les environnements chauds comme ceux du Paléogène. La connaissance de l'évolution et de la distribution des SSTs au cours de cette période est donc encore très mal contrainte.

En première approche il apparaît, qu'à l'inverse des eaux de fond, il existe une importante variabilité dans les tendances et SSTs reconstruites selon le bassin et la latitude étudiée. Cette variabilité dans les SSTs semble particulièrement importante au niveau des hautes latitudes sud, les parties Pacifique sud et Atlantique sud seront donc traitées séparément dans cette synthèse bibliographique. Toutes les données présentées seront compilées sous la forme d'une figure synthétique globale à la fin de ce chapitre.

2.3.1. Les basses latitudes

L'histoire thermique des basses et moyennes latitudes du Paléogène reste en grande partie inconnue (Zachos et al., 2002). Peu de données existent dans la bibliographie et selon les méthodes utilisées, les valeurs de SSTs et les tendances décrites peuvent apparaître contradictoires (Bralower et al., 1995; Tripathi et al., 2003; Pearson et al., 2007; Liu et al., 2009; Inglis et al., 2015).

Les premières études réalisées aux basses latitudes à partir du $\delta^{18}\text{O}$ des foraminifères planctoniques ont révélé des températures tropicales anormalement froides au cours de l'Eocène inférieur (Bralower et al., 1995) en comparaison des hautes latitudes (**Figure II.10**). Cette incohérence thermique, aussi appelée « cool tropics paradox » (D'Hondt et Arthur, 1996), est liée à l'impact de la diagenèse précoce (surcroissances précipitées sur le fond) et a eu pour conséquence de profondément compliquer la compréhension et la modélisation du climat au Paléogène (Pearson et al., 2001; Sexton et al., 2006; Pearson et al., 2007).

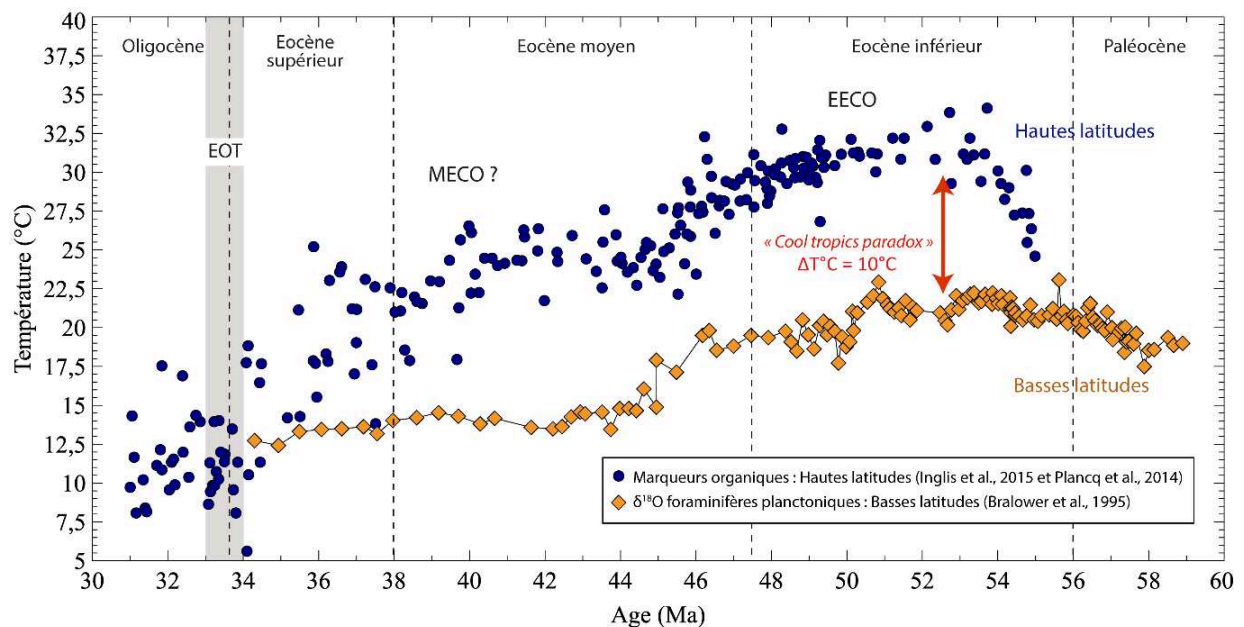


Figure II.10 : Reconstitution de températures issues du signal isotopique des foraminifères planctoniques du site 865 (losanges orange) et températures des hautes latitudes sud (ronds bleu) estimées à partir de la matière organique (TEX_{86} et $l'U_{37}^{k'}$). Les SST des basses latitudes apparaissent plus froides ($\sim 12^\circ\text{C}$) que celles des hautes latitudes au cours du Paléogène (Données issues de Bralower et al., 1995; Plancq et al., 2014; Inglis et al., 2015).

Une forte contribution de la recristallisation a en effet été observée sur le signal isotopique mesuré sur les foraminifères planctoniques (« frosty specimens ») des sites de basses latitudes

(Sexton et al., 2006; Pearson et al., 2007; Pearson, 2012) (**Figure II.11**). L'analyse ultérieure du rapport Mg/Ca de ces foraminifères (Tripathi et al., 2003) et l'étude du $\delta^{18}\text{O}$ de spécimens extrêmement bien préservés (« glassy specimens ») en Tanzanie a finalement montré que les températures tropicales étaient beaucoup plus chaudes ($>30^\circ\text{C}$) que celles initialement décrites et montrent une relative stabilité thermique des basses latitudes au cours de l'Eocène (Pearson et al., 2007) (**Figure II.12**).

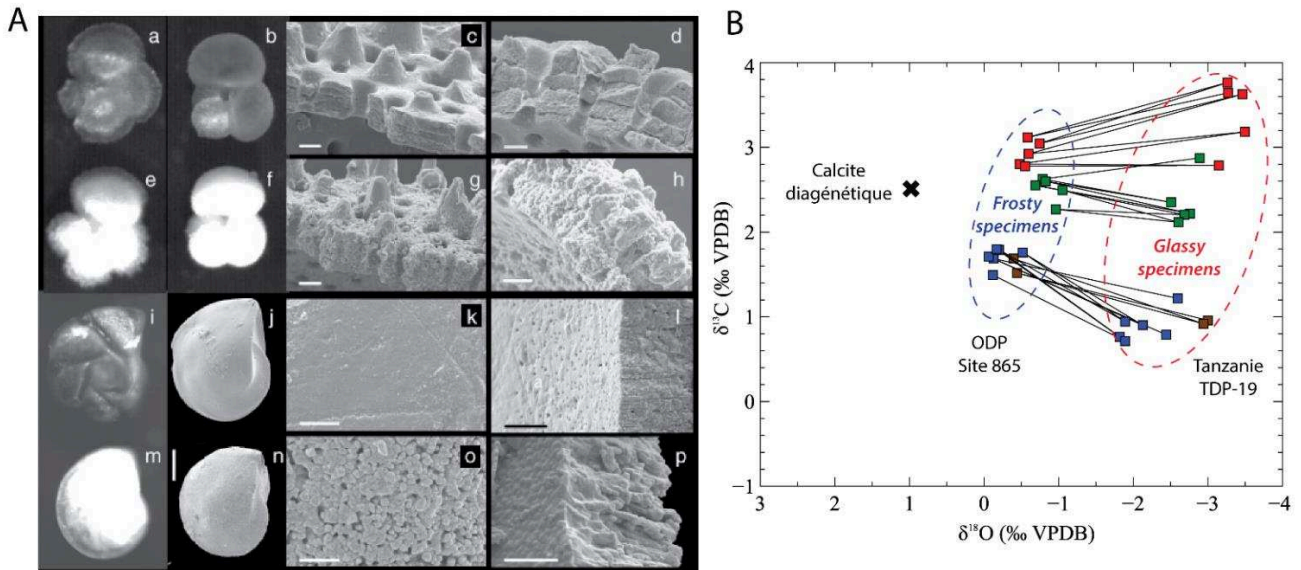


Figure II.11 : (A) Textures diagenétiques. Les photographies présentent des foraminifères planctoniques (a-d) et benthiques (i-l) bien préservés (« Glassy specimens ») et des spécimens des mêmes espèces présentant une importante recristallisation (e-h, m-p) (« Frosty specimens »). (B) Comparaison du signal isotopique entre un assemblage de foraminifères tropicaux de l'Eocène moyen bien préservé (Site TDP) et un assemblage de foraminifères recristallisés (Site ODP 865, Pacifique central). Les rapports isotopiques en carbone et en oxygène des spécimens recristallisés convergent vers la composition d'une calcite diagenétique typique d'eau de fond précipitée à 11°C (Pearson, 2012). Les sites Paléogène où l'état de préservation des organismes est considéré comme « glassy » sont rares (or TDP) et la classification formelle entre « glassy et frosty specimens » toute relative ce qui complique l'emploi de cette archive aux basses latitudes (Modifiée d'après Pearson et al. 2007 et Pearson, 2012).

La stabilité de température décrite par les foraminifères du TDP semble également attestée par le TEX_{86} (calibration $1/\text{TEX}_{86}$ et $1/U_{37}^k$) des sites ODP 925 et 929 de l'Atlantique équatorial (Liu et al., 2009; Inglis et al., 2015; Zhang et al., 2016) qui enregistrent des valeurs de SSTs plus élevées (entre 28°C et 33°C) et un faible refroidissement au cours de l'Eocène ne dépassant pas $2,5^\circ\text{C}$ (Inglis et al., 2015) (**Figure II.12**).

Une étude récente vient compléter ce jeu de données et propose à partir du TEX_{86}^H une évolution à long terme des valeurs de SSTs pour l'Océan Atlantique équatorial (Cramwinckel et

al., 2018). L'évolution reconstruite enregistre les événements hyperthermiques soudains du PETM et du MECO avec un réchauffement de 4°C dans les deux cas mais ne marque pas la stabilité de température proposée par Pearson et al. (2007) dans l'Océan Indien. Celle-ci montre un réchauffement de 2-3°C du Paléocène jusqu'à l'EEOCO suivi d'un refroidissement des eaux de surface au cours de l'Eocène moyen de 7°C et par un refroidissement de 2°C à l'EOT (Cramwinckel et al., 2018). Ces nouvelles valeurs de températures remettent en cause l'hypothèse selon laquelle les températures tropicales des périodes greenhouse seraient tamponnées par des thermostats naturels qui maintiendraient les SSTs tropicales autour des valeurs actuelles (Pierrehumbert, 1995; Huber et Sloan, 2000; Huber, 2008).

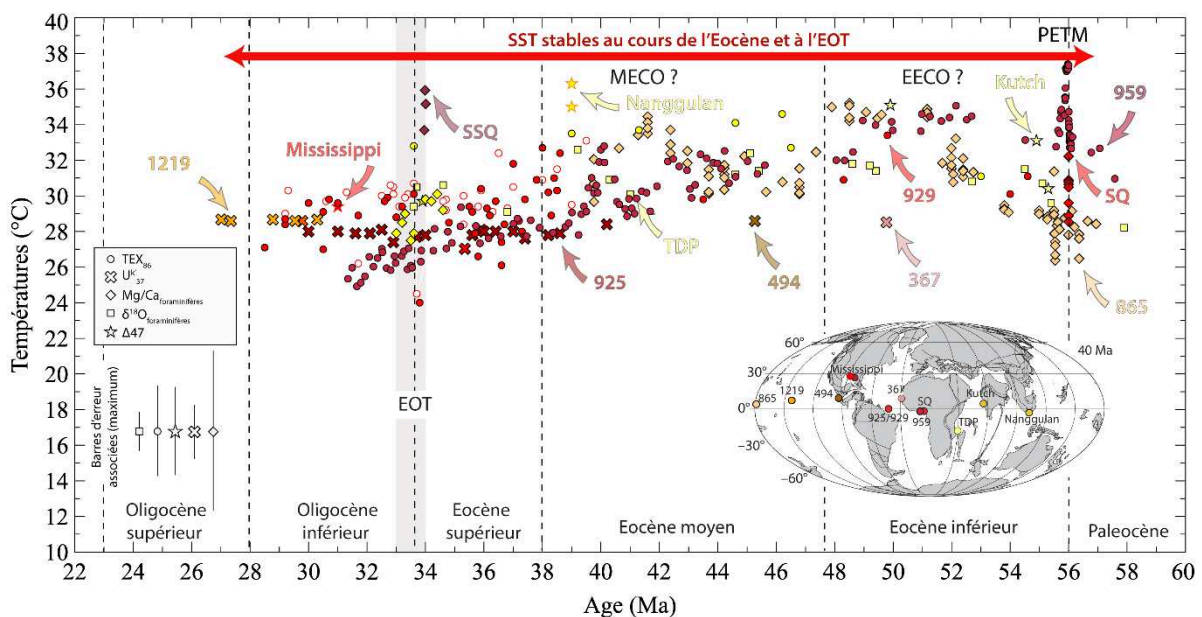


Figure II.12 : Evolution des SST aux basses latitudes au cours du Paléogène (30°N-30°S). En jaune : les données issues de l'Océan Indien (Pearson et al., 2007; Evans et al., 2018b). En orange : Océan Pacifique (Tripathi et al., 2003; Brassell, 2014; Evans et al., 2018b). Les résultats provenant de l'étude de Bralower et al., (1995) ont volontairement été exclus de cette compilation du fait de la mauvaise préservation des foraminifères analysés (Pearson, 2012). En rouge : Océan Atlantique (Liu et al., 2009; Brassell, 2014; Inglis et al., 2015; Cramwinckel et al., 2018). L'évolution de température retranscrite aux basses latitudes pour le paléogène est le fruit de données issues de différents bassins. La majorité des données disponibles aux basses latitudes pour l'Eocène inférieur et moyen proviennent des Océans Atlantique et Indien alors que pour l'Eocène inférieur, l'EOT et l'Oligocène, celles-ci proviennent de l'Océan Atlantique.

Il est à noter que la mise en évidence par l' U_{37}^k de température stable à 28°C entre 30°S et 30°N au cours de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène est certainement la conséquence de la saturation de ce marqueur (les valeurs d' U_{37}^k atteignent 1 aux alentours de 28°C). Cette

saturation des alcénones s'observe particulièrement bien à travers la compilation de Brassell, (2014) qui recense l'ensemble des données de SST du Paléogène issues de cet outil (**Figure II.13**).

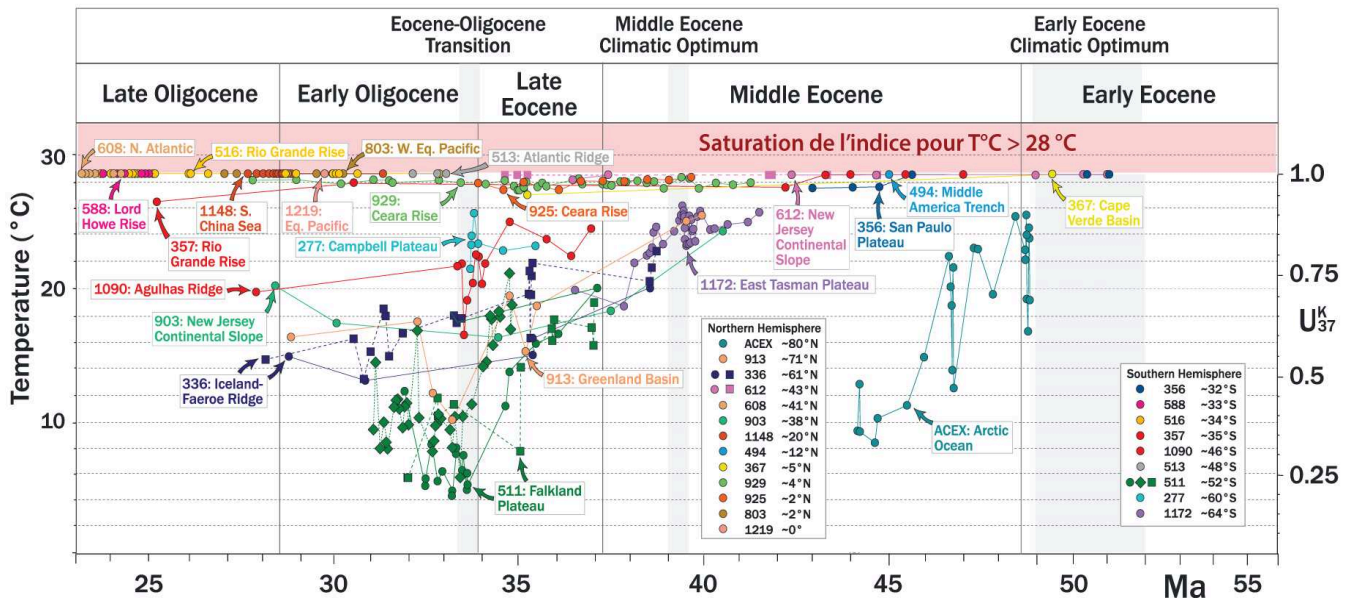


Figure II.13 : Compilation des SSTs reconstitués à partir des alcénones au cours du Paléogène. La saturation à $28^{\circ}C$ du marqueur U_{37}^k s'enregistre au niveau de nombreux sites (notamment aux basses latitudes) (Modifié d'après Brassell, 2014).

2.3.2. Les hautes latitudes Nord

Notre connaissance des valeurs de SSTs des hautes latitudes Nord au cours du Paléogène provient essentiellement de l'Océan Atlantique. Tout comme pour les basses latitudes, les tendances et valeurs absolues reconstituées sont souvent différentes. Selon le site et le marqueur employé, les températures varient entre $31^{\circ}C$ et $16^{\circ}C$ au cours de l'Eocène puis sont comprises entre $28^{\circ}C$ et $10^{\circ}C$ au cours de l'Oligocène (**Figure II.14**).

Les températures provenant des marqueurs organiques (U_{37}^k et TEX_{86}) montrent des évolutions contradictoires. Les SSTs des sites océaniques ODP 903, ODP 913 et DSDP 336 révèlent un refroidissement d'environ $12^{\circ}C$ entre l'Eocène moyen et l'Oligocène sites (van der Smissen et Rullkotter, 1996; Pagani et al., 1999a; Pagani et al., 2005; Liu et al., 2009; Pagani et al., 2011; Brassell, 2014), alors que les SSTs du site U1404 montrent un refroidissement plus faible de seulement $2^{\circ}C$ (Liu et al., 2018). L'importante différence dans l'évolution des SSTs entre les sites ODP 903, U1404 et DSDP 612 est particulièrement étrange car ces sites sont pourtant très proches les uns des autres (respectivement $38^{\circ}N$ $40^{\circ}N$ et $42^{\circ}N$). Le $\delta^{18}O$ mesuré

sur des foraminifères planctoniques particulièrement bien préservés (« glassy specimens ») du site DSDP 401 montre des températures relativement stables autour de 20°C au cours de l’Eocène inférieur et moyen (Bornemann et al., 2016). Les SSTs issues du Δ_{47} montrent à l’inverse une importante variabilité au cours de cet intervalle de temps (Evans et al., 2018b) (**Figure II.14**).

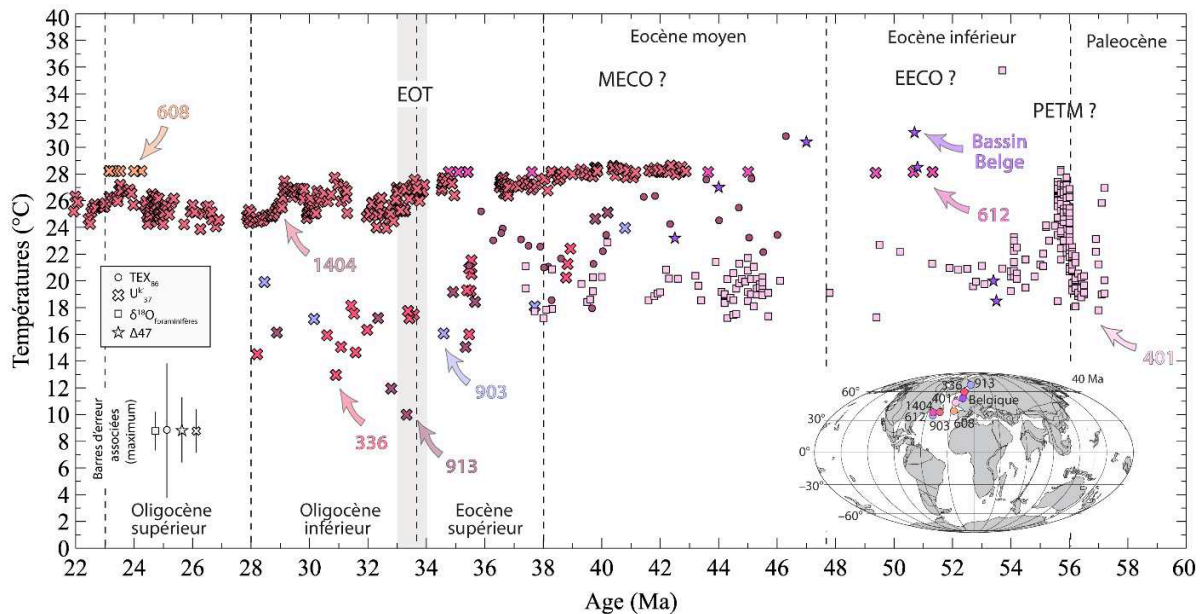


Figure II.14 : Evolution des SSTs de l’Océan Atlantique aux hautes latitudes nord au cours du Paléogène (30°N-90°N). Les marqueurs organiques signent deux évolutions contradictoires : un refroidissement d’environ 12°C au cours de l’Eocène moyen et de l’Oligocène pour les sites océaniques ODP 903, ODP 913 et DSDP 336 sites (van der Smissen et Rullkotter, 1996; Pagani et al., 1999b; Pagani et al., 2005; Pagani et al., 2011; Brassell, 2014) ou de 2°C pour le site U1404 (Liu et al., 2018). Le $\delta^{18}O$ des foraminifères planctoniques ne montre pas de variations significatives au cours de l’Eocène mais enregistre un réchauffement d’environ 10°C au PETM (Bornemann et al., 2016). Les valeurs de Δ_{47} marquent des températures très variables pour cette période (Evans et al., 2018b).

2.3.3. Les hautes latitudes Sud

- *L’Océan Pacifique*

La chute globale de température observée dans les eaux de fond (**Figure II.2**) s’enregistre également dans les SSTs des hautes latitudes sud du Pacifique (**Figure II.15**) (Lear et al., 2000; Zachos et al., 2001; Billups et Schrag, 2003; Cramer et al., 2009; Liu et al., 2009; Hollis et al., 2012; Hollis et al., 2014; Inglis et al., 2015; Hines et al., 2017). Dans l’Océan Pacifique les marqueurs organiques (TEX₈₆ et l’U₃₇^{k1}) indiquent un refroidissement moyen des SSTs d’environ 10°C à travers l’Eocène inférieur et moyen (Liu et al., 2009; Bijl et al., 2010; Pagani et al., 2011;

Hollis et al., 2012; Brassell, 2014; Hollis et al., 2014; Inglis et al., 2015). Si le PETM est bien marqué par le Mg/Ca des foraminifères planctoniques, les températures enregistrées pour l'Eocène inférieur sont plus variables et légèrement plus froides (entre 22°C et 33°C) que celles estimées par le TEX₈₆ (Evans et al., 2018b) (**Figure II.15**). Peu de données sont disponibles pour l'Eocène supérieur et l'Oligocène, l'évolution climatique de cette région au cours de l'EOT est donc difficile à déterminer.

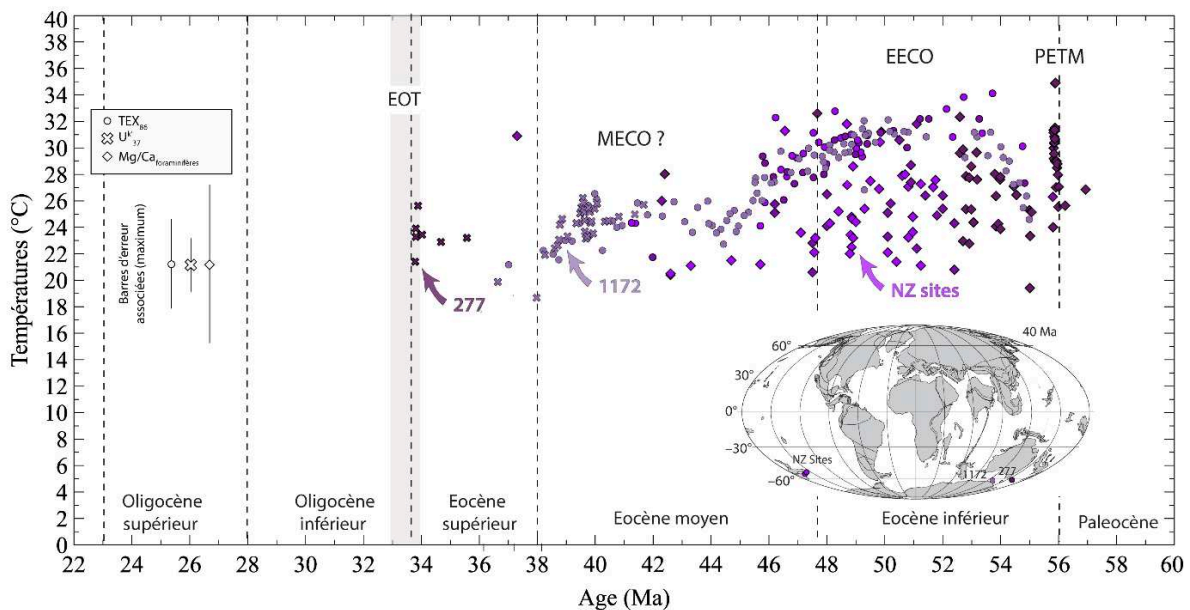


Figure II.15 : Evolution des SSTs de l'Océan Pacifique Sud au cours du Paléogène (45°S-90°S). Les valeurs estimées à partir du TEX₈₆ apparaissent plus importantes que pour le Mg/Ca des foraminifères planctoniques ou une forte dispersion dans les SSTs est observée. Les données issues du TEX₈₆ signent un refroidissement important des SSTs au cours de l'Eocène inférieur et moyen (Données issues de : Brassell, 2014; Inglis et al., 2015; Evans et al., 2018b).

- *L'Océan Atlantique*

Pour l'Océan Atlantique Sud plusieurs données existent et couvrent la majeure partie du Paléogène. Cependant selon le proxy utilisé, les tendances et les valeurs de SST varient énormément (jusqu'à ±14°C à l'Eocène moyen) (**Figure II.16**). Le δ¹⁸O des foraminifères planctoniques et des bivalves marquent une chute de température d'environ 6°C depuis des valeurs maximum autour de 14°C à l'Eocène inférieur jusqu'à des valeurs d'environ 8°C au cours de l'Oligocène (Mackensen et Ehrmann, 1992; Ivany et al., 2008). Les températures issues du Δ₄₇ sont très variables entre 22°C et 11°C au cours de l'Eocène inférieur (Douglas et al., 2014; Petersen et Schrag, 2015; Evans et al., 2018b). Les marqueurs organiques (TEX₈₆ et l'U^k₃₇) enregistrent des valeurs de SSTs plus chaudes (entre 12 et 23°C) au cours de l'Eocène

moyen puis un refroidissement de 5°C à 10°C au cours de l'Eocène supérieur (Liu et al., 2009; Plancq et al., 2014) (**Figure II.16**).

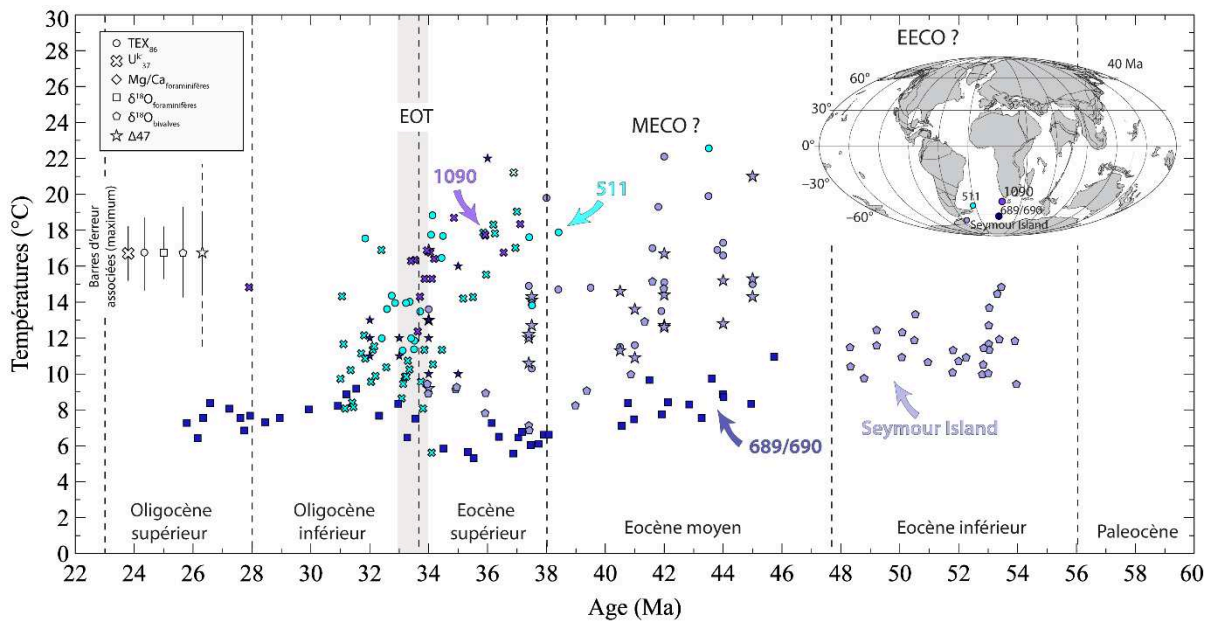


Figure II.16 : Evolution des SST de l'Océan Atlantique Sud au cours du Paléogène (45°S-90°S). Les valeurs de températures reconstruites apparaissent très variables selon le proxy employé. Si tous les proxies reconstituent un refroidissement des SSTs au cours du Paléogène, les tendances et valeurs absolues estimées divergent énormément, compliquant la compréhension de l'évolution climatique de cette région clé (Données issues de : Ehrmann et Mackensen, 1991; Ivany et al., 2008; Liu et al., 2009a; Plancq et al., 2014; Petersen et Schrag, 2015; Evans et al., 2018b).

2.3.4. Synthèse

Une fois compilées toutes les données disponibles, il est possible de dégager une évolution générale de SSTs pour chaque latitude. Ces évolutions sont synthétisées dans la **Figure II.17**. Si les SSTs montrent dans l'ensemble une tendance au refroidissement au cours du Paléogène, les évolutions et les températures reconstruites sont très variables.

- Aux hautes latitudes nord les sites de l'Océan Arctique (60°N-90°N) marquent un refroidissement de 15°C entre l'Eocène moyen et l'Oligocène alors que les sites plus au sud (30°N-60°N) enregistrent un refroidissement plus faible d'environ 2°C au cours de tout le Paléogène. Les températures reconstruites varient selon le marqueur employé et sont comprises entre 10°C et 30°C.

- L'évolution des SSTs de basses latitudes (30°N-30°S) au cours du Paléogène est incertaine. Certaines études enregistrent une stabilité de température ($U_{37}^{k'}$, TEX_{86} , $\delta^{18}O_{\text{foraminifères planctoniques}}$) tandis que d'autres marquent un léger refroidissement progressif (TEX_{86}^H). Les températures reconstruites sont comprises entre 25°C et 36°C.
- Au niveau des régions subtropicales sud (30°S- 45°S) les quelques données disponibles montrent des SSTs proches de 28°C au PETM puis au cours de l'Oligocène. Toutefois les SSTs oligocène provenant principalement de l' $U_{37}^{k'}$, ces températures sont certainement la conséquence de la saturation de ce marqueur.
- Aux hautes latitudes sud (45°S-90°S) les SSTs de l'Océan Pacifique sont plus chaudes de 10°C à 20°C que celles de l'Océan Atlantique. Le refroidissement de l'Océan Pacifique est plus fort que celui de l'Atlantique et les températures convergent à l'Oligocène.

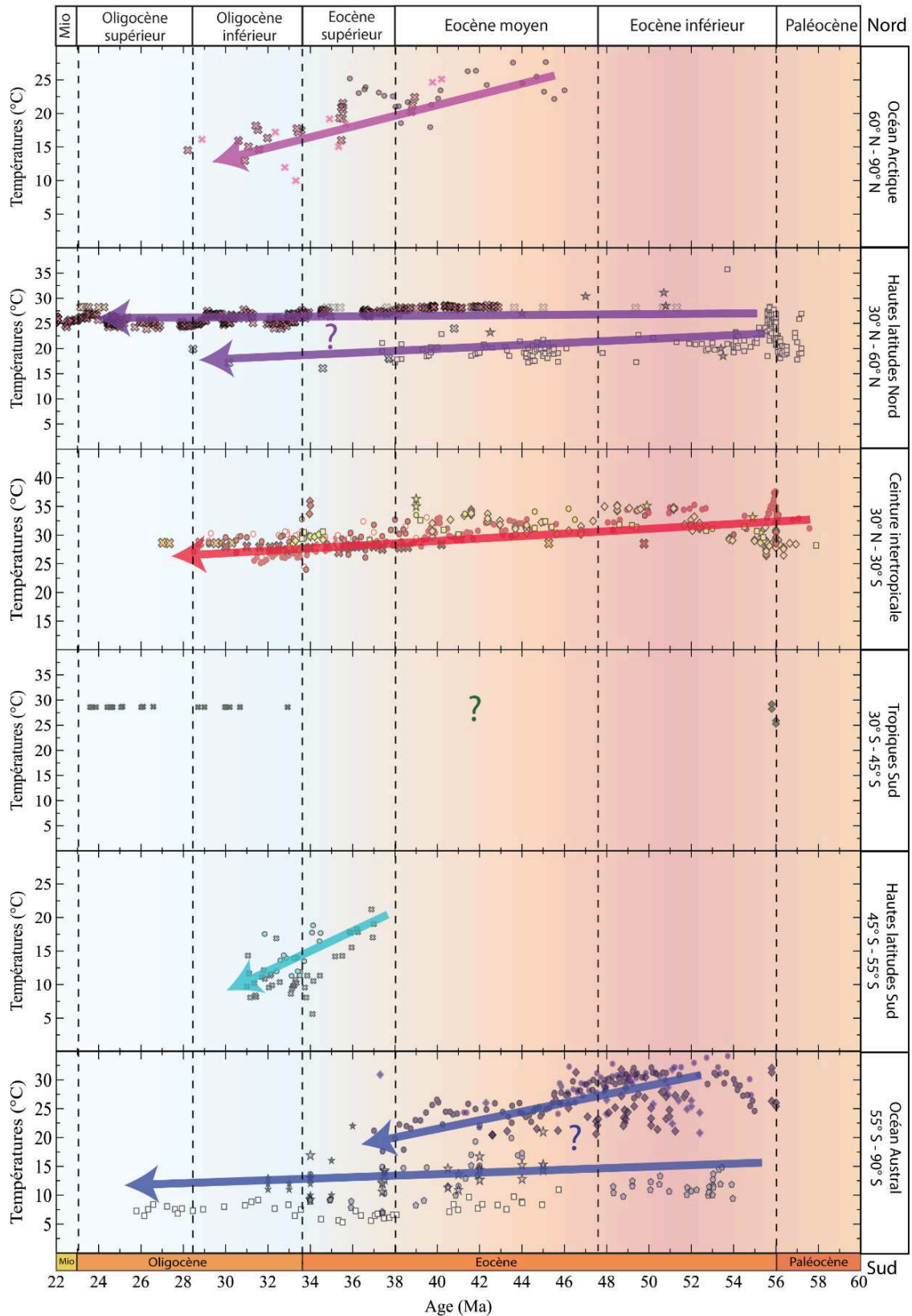


Figure II.17 : Synthèse bibliographique de l'évolution de températures des eaux de surface (SSTs) au cours du Paléogène. Les évolutions de températures proviennent de l'étude de divers proxies et de différents océans. Les SSTs enregistrent un refroidissement global mais d'intensité variable selon la méthode et le site étudié.

3. Le gradient de température océanique

3.1. Le gradient de température océanique actuel

3.1.1. Définition et mécanismes

La distribution géographique des température de l'équateur aux pôles est un paramètre important pour la caractérisation des systèmes climatiques (Lindzen, 1994; Gitelman et al., 1997). Le gradient méridional de température (GMT), correspond à la différence de température entre l'équateur et les pôles. Le différentiel d'énergie solaire reçu entre l'équateur et les pôles produit un important déséquilibre de température. Ce déséquilibre entraîne des mouvements atmosphériques et océaniques qui, à leur tour, modifient, par le transport de chaleur vers les pôles, la valeur du gradient de température (Stone, 1984). Ainsi, le GMT est maintenu grâce à l'équilibre entre l'énergie reçue à l'équateur et le flux de chaleur qui va être transporté par les cellules atmosphériques et/ou par la circulation méridienne océanique moyenne (MOC, pour Meridional overturning circulation, AMOC pour l'Océan Atlantique ou PMOC pour l'Océan Pacifique), et les autres courants océaniques. Ce transfert de chaleur va avoir pour conséquence de refroidir les tropiques et de réchauffer les régions polaires. A ce titre, la MOC est un paramètre clé du système climatique actuel (Garzoli et Matano, 2011; Deshayes et al., 2013; Buckley et Marshall, 2015) qui représente un des principaux acteurs du transfert des eaux chaudes de surface des tropiques vers les pôles (**Figure II.18**) .

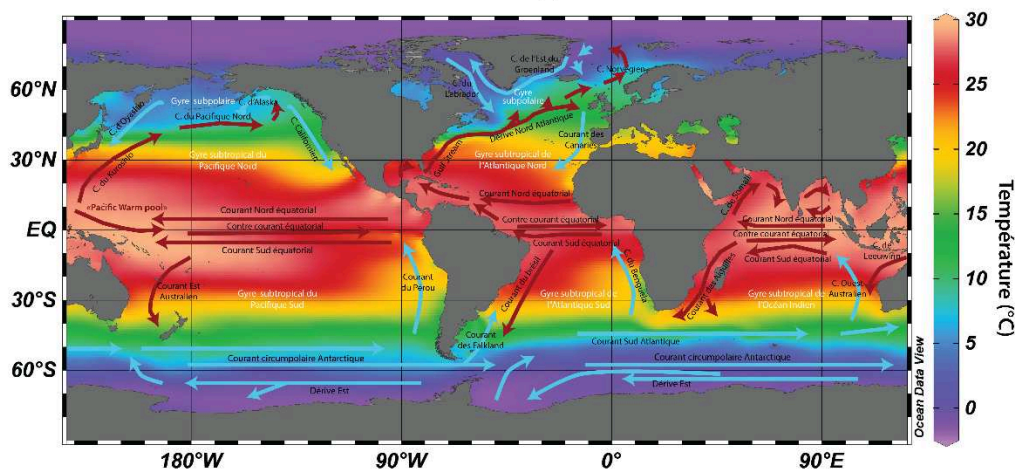
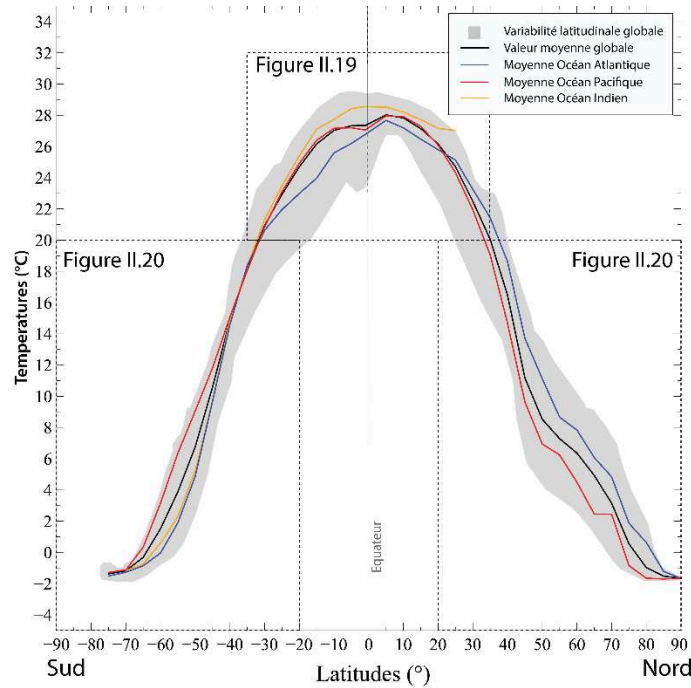


Figure II.18 : Distribution des valeurs de SSTs annuelles moyennes dans les océans actuels (Enveloppe grise) et carte des températures de surface océaniques et les principaux courants de surface actuels (Tomczak et Godfrey, 1994). Les températures indiquées correspondent aux températures océaniques moyennes de tous les océans (noir), de l'océan Indien (jaune), du Pacifique (rouge) et de l'Atlantique (bleu) (Données issues de : Ocean Data View, <http://odv.awi.de>).

3.1.2. Variabilité du gradient de SSTs

Le gradient méridional de température moyen est une courbe qui représente la distribution des SSTs de plusieurs océans, mais cette distribution diffère d'un océan à un autre. Ces différences dans les profils de GMT pour une même latitude sont en grande partie dues aux courants océaniques de surface. Ces disparités peuvent être étudiées grâce à l'emploi des bases

de données océanographiques. Ainsi, même si la forme générale du gradient actuel reste la même quel que soit l'océan étudié, plusieurs différences sont observables :

- Il existe une variabilité dans les valeurs de SSTs (en particulier aux basses latitudes et dans l'hémisphère Nord) entre deux océans pour une même latitude (8°C au maximum) (**Figure II.18**).
- L'Océan Indien est en moyenne plus chaud que l'Océan Atlantique et Pacifique aux basses latitudes. Celui-ci est la continuité de la « Pacific warm pool », qui est actuellement la région océanique la plus chaude (SST >28°C). De plus, la fermeture du bassin au Nord, le contre-courant équatorial qui bloque les masses d'eau au sud et l'absence d'upwelling équatoriaux vigoureux (comme dans l'Océan Atlantique et Pacifique) contribuent à maintenir ces valeurs de SSTs très élevées (Tomczak et Godfrey, 1994) (**Figure II.19**).

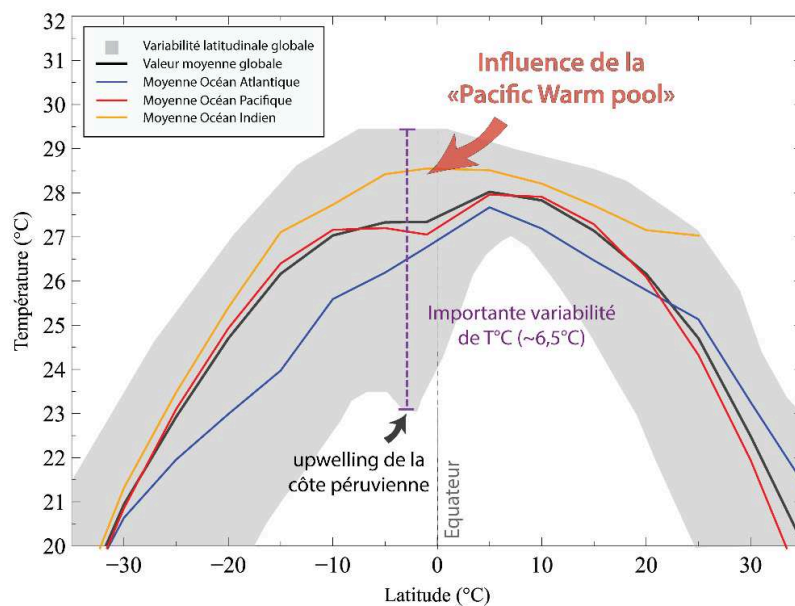


Figure II.19 : Distribution des valeurs de SSTs annuelles moyennes dans les océans actuels aux basses latitudes. Les températures indiquées correspondent aux températures océaniques moyennes de tous les océans (noir), de l'océan Indien (jaune), du Pacifique (rouge) et de l'Atlantique (bleu) (Données issues de : Ocean Data View, <http://odv.awi.de>).

- Une importante dichotomie est observée entre l'Océan Atlantique et l'Océan Pacifique. L'Océan Pacifique est en moyenne plus chaud que l'Océan Atlantique dans l'hémisphère Sud mais à l'inverse plus froid dans l'hémisphère Nord. Dans l'Atlantique

Nord, le Gulf Stream redistribue efficacement la chaleur des eaux de surface depuis les Caraïbes jusqu'à l'Europe du Nord, (Buckley et Marshall, 2015) entraînant des températures moyennes plus élevées dans ces régions (**Figure II.20**). De plus, l'Océan Pacifique est marqué par un important gradient longitudinal de température entre l'est et l'ouest (Tomczak et Godfrey, 1994). A l'Est les courants du Pérou et Californien entraînent des eaux froides aux basses latitudes alors qu'à l'ouest la présence de la « Pacific warm pool » entraîne des températures très élevées. Cette forte hétérogénéité dans le gradient de température longitudinal de l'Océan Pacifique a pour conséquence d'augmenter les valeurs moyennes de SST par rapport à l'Océan Atlantique dans l'hémisphère Sud.

Dans l'Océan Atlantique Sud, le courant des Falkland et la présence du front polaire à de plus basses latitudes (Moore et al., 1999) contribuent également à refroidir les moyennes régionales par rapport au Pacifique Sud (**Figure II.20**).

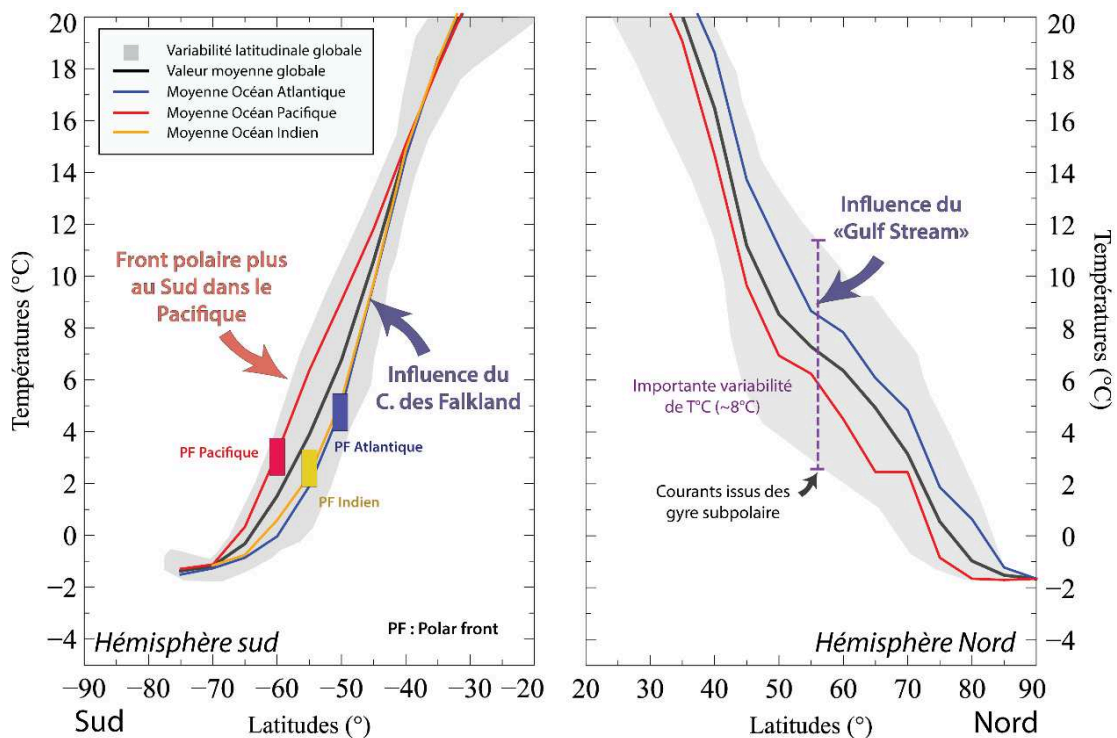


Figure II.20 : Distribution des valeurs de SSTs annuelles moyennes dans les océans actuels aux hautes latitudes. Les températures indiquées correspondent aux températures océaniques moyennes de tous les océans (noir), de l'océan Indien (jaune), du Pacifique (rouge) et de l'Atlantique (bleu). En moyenne, l'Océan Atlantique est plus chaud dans l'hémisphère Nord que la valeur moyenne et que l'Océan Pacifique mais plus froid dans l'hémisphère sud (Données issues de : Ocean Data View, <http://odv.awi.de>).

Ces observations sur le gradient méridional de température actuel ont une importance lors de l'interprétation des résultats issus des archives géologiques. Ainsi, par actualisme, trois hypothèses peuvent être avancées :

- Les valeurs latitudinales moyennes de SSTs pour chaque bassin sont proches de la valeur moyenne globale. Indépendamment l'océan étudié, la forme du gradient latitudinal est conservée. Les valeurs absolues de SSTs à un site donné peuvent cependant être grandement influencées par les courants de surfaces et donc être différentes de la moyenne océanique régionale et globale. Toutefois, si on suppose une courantologie identique entre l'actuel et la période d'étude considérée ces variations sont transposables.
- Du fait de ces différences entre bassins, il est préférable d'étudier un océan unique afin de reconstruire le plus raisonnablement possible le paléo-gradient de température océanique de surface. De plus, avant d'intégrer un enregistrement passé ponctuel comme global, du fait de l'influence des courants de surface, il est nécessaire d'intégrer la différence de SST actuelle entre ce site et la valeur moyenne globale.
- Les gradients de températures issus de modélisations paléoclimatiques ne sont pas propres à un océan mais représentent des moyennes latitudinales de température. Les SSTs issues de l'étude d'un site particulier peuvent donc être différentes (jusqu'à 5°C) de cette valeur moyenne modélisée.

3.2. Le gradient de température océanique au Paléogène

Période chaude et à forte pCO₂, le Paléogène est souvent considéré comme un équivalent de l'Anthropocène. A ce titre, il a fait l'objet de nombreux travaux visant à évaluer les températures océaniques de surface et notamment leur répartition latitudinale (gradient latitudinal de température). Les deux approches complémentaires envisagées (modèles et proxies) ont donné des résultats ambigus et incompatibles.

Les modélisations numériques du climat, de l’océan ou du développement des calottes polaires sont devenus au cours du temps une importante source d’informations pour la compréhension de l’évolution du système Terre. Les modèles peuvent aider à la localisation de nouveaux sites d’études et donc à l’acquisition de nouvelles carottes sédimentaires, maximisant ainsi le succès potentiel des expéditions océanographiques. Les modèles permettent également de valider les résultats ainsi que les hypothèses issues des proxies. Cette comparaison directe entre données et modélisations permet en contrepartie d’affiner les conditions aux limites et la performance des modèles climatiques. Au final, l’amélioration de ces modèles et la meilleure compréhension de la réponse du système Terre aux différents forçages, telle que la fluctuation naturelle des gaz à effets de serre, permet d’améliorer nos prédictions climatiques pour le futur (Figure II.21) (The international ocean discovery program, 2013).

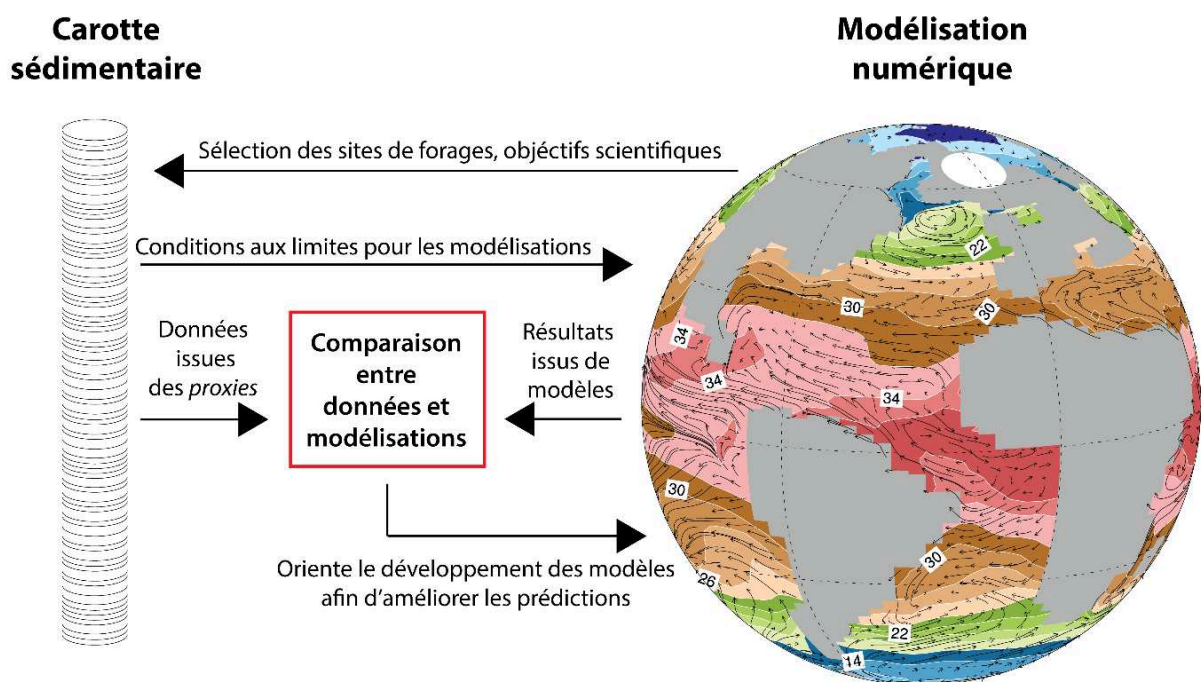


Figure II.21 : Intégration des données issues de modèles et des archives géologiques. (Modifié d’après : The international ocean discovery program, 2013)

Un des paramètres climatiques que les modèles tentent de reproduire est la distribution géographique des températures des eaux de surface et donc le gradient de température entre l’équateur et les pôles. Contraindre ce qui contrôle l’intensité des gradients de SST et leurs liens avec le système couplé océan-atmosphère est essentiel pour comprendre les évolutions climatiques globales à long terme (Fedorov et al., 2015) et fait donc l’objet d’un nombre

important de travaux (Huber et Sloan, 2000; Shellito et al., 2003; Huber et Caballero, 2011; Hollis et al., 2012; Caballero et Huber, 2013; Sago et al., 2013; Sijp et England, 2015; Ho et Laepple, 2016; Tierney et al., 2017; Baatsen et al., 2018; Cramwinckel et al., 2018).

La valeur de ce gradient n'est pas constante à l'échelle des temps géologiques. Si, celui-ci est élevé pendant les périodes glaciaires, plusieurs indices paléontologiques attestent de températures plus élevées aux pôles et, puisque les températures aux basses latitudes sont également chaudes, implique l'existence d'un gradient plus faible au cours des périodes chaudes (Barron, 1987; Greenwood et Wing, 1995; Wolfe, 1995; Gitelman et al., 1997; Hines et al., 2017). Dans le détail, les problèmes méthodologiques dans la reconstitution des températures des basses latitudes (cf. le « cool tropics paradox » **Chapitre II. 2.3.1 Les basses latitudes**) empêchent la reconstitution fine de ce gradient. Si l'étude de foraminifères planctoniques particulièrement bien préservés du site TDP a levé ces incohérences, plusieurs études géochimiques (essentiellement issues du TEX₈₆ et Mg/Ca des foraminifères planctoniques) proposent maintenant des valeurs de températures extrêmement chaudes au cours de l'Eocène inférieur pour les hautes latitudes (entre 20°C et 36°C dans l'Océan Pacifique) et donc la quasi-absence d'un gradient de température océanique pour cette période (**Figure II.22**).

Cette observation complique grandement la compréhension globale du climat pour ces périodes chaudes. En effet, les différents modèles climatiques ne parviennent pas à reproduire les valeurs de températures tempérées à chaudes des hautes latitudes et aucun changement dans les valeurs de températures équatoriales (Huber et Sloan, 2000; Shellito et al., 2003; Huber et Caballero, 2011) (**Figure II.22**). Cette difficulté des modèles à reproduire les valeurs de températures issues des proxies forme le nœud du problème de la reconstitution climatique du Paléogène (Gitelman et al., 1997; Pagani et al., 2014) et est communément dénommé dans la bibliographie : « The equable climate problem » (Sloan et Barron, 1990; Huber et Caballero, 2011).

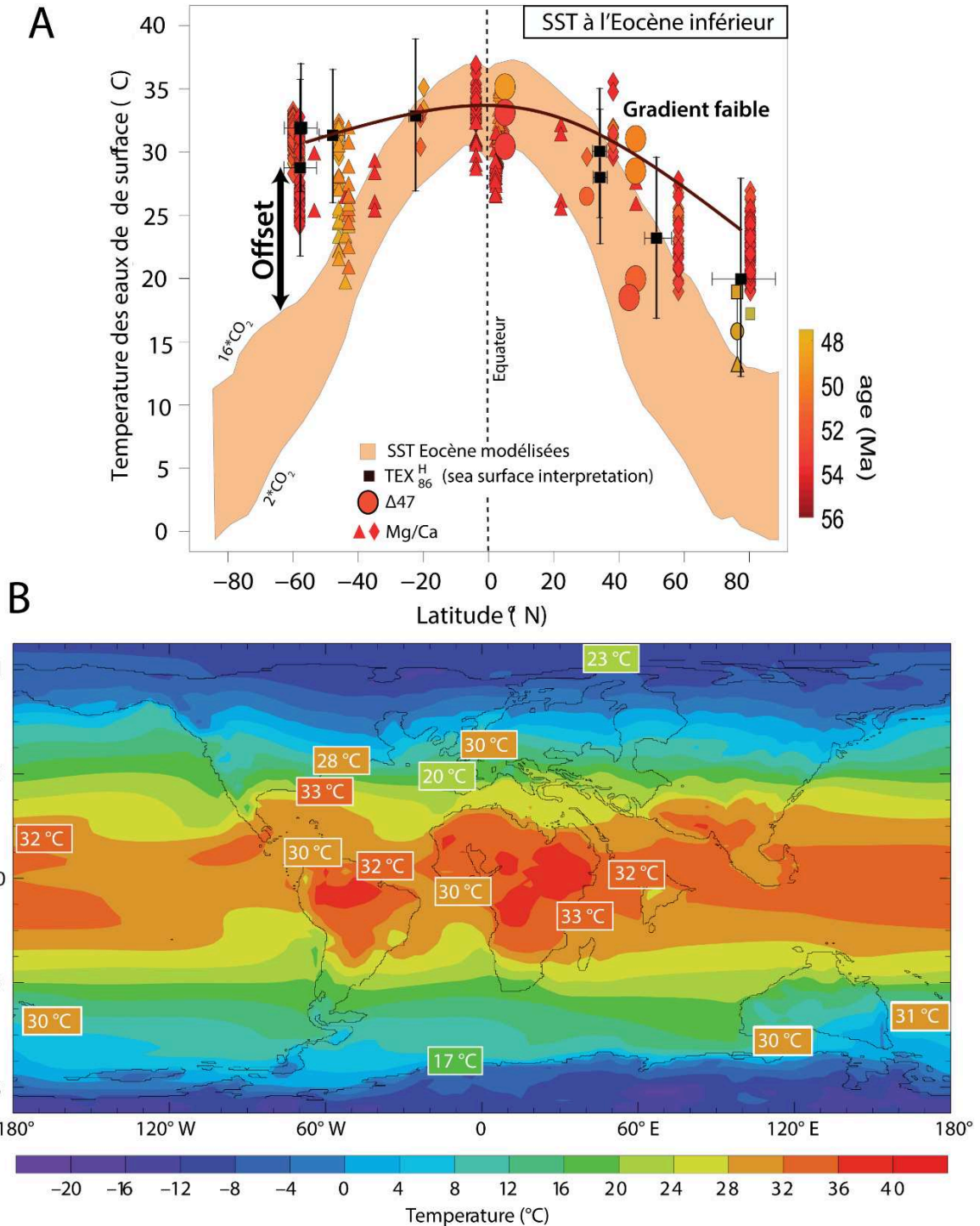


Figure II.22 : (A) Gradients de température océanique de surface issus des différents proxies et températures modélisées à l'Eocène inférieur pour différentes valeurs de pCO₂ atmosphérique. Le gradient de température reconstitué est plus faible que celui modélisé pour différentes valeurs de pCO₂ (Données issues de Lunt et al. 2012 et Ho et Laepple, 2016 et Evans et al., 2018). **(B) Distribution des températures simulées pour (8*CO₂ couleur du fond) et reconstruites (températures encadrées) pour l'Eocène inférieur.** Les températures reconstruites proviennent du jeu de données précédemment présenté. Les prédictions des modèles pour les températures moyennes de surface concordent relativement bien aux basses latitudes. Aux hautes latitudes en revanche, les différences entre modèles et proxies peuvent atteindre jusqu'à 20°C (Modifié d'après Valdes, 2011).

Deux hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer cette différence :

- (1) Les modèles ne sont pas suffisamment bien calibrés (Valdes, 2011) ou un phénomène physique échappe encore aux modélisateurs afin de reconstituer cette absence de gradient.

Cette hypothèse est largement explorée dans la littérature et plusieurs théories ont été proposées afin d'expliquer la combinaison d'un GMT océanique faible et de plus fortes valeurs de pCO₂ atmosphérique. L'existence d'un transport océanique plus fort que dans l'actuel (2 à 3 fois la valeur actuelle) ou d'un plus important transfert atmosphérique par chaleur latente (Pagani et al., 2014) ont ainsi été évoqués sans qu'il soit possible d'expliquer clairement les mécanismes physiques responsables de ces phénomènes (Sloan et Rea, 1995; Huber et Sloan, 1999; Huber et Sloan, 2001). Les rétroactions climatiques responsables de l'amplification polaire demeurent donc encore difficilement modélisables (Valdes, 2011).

La solution la plus souvent utilisée afin d'expliquer le réchauffement global, notamment aux pôles, au cours des climats greenhouse, est d'augmenter dans les modèles les valeurs de pCO₂ atmosphérique au-delà des estimations issues des proxies de paléo-pCO₂ (Beerling et Royer, 2011; Pagani et al., 2014). Les premiers résultats issus de ces modèles pour des valeurs de pCO₂ supérieures à 2000 ppmv ont mis en évidence un réchauffement des SSTs tropicales qui ne s'enregistrait pas dans les paléo-data (le « cool tropics paradox ») (Shellito et al., 2003). Si depuis, des températures plus chaudes ont été enregistrées aux basses latitudes (Pearson et al., 2007), celles-ci restent plus faibles que celles estimées par les modèles pour des concentrations de CO₂ qui permettent de simuler les températures des hautes latitudes (« The equable climate problem ») (**Figure II.22**).

Un problème dans la calibration de la sensibilité du climat pourrait également expliquer cette impossibilité des modèles à simuler les températures enregistrées par les proxies. En effet, la sensibilité des températures au doublement des valeurs de pCO₂ est peu contrainte, or ce paramètre est un des paramètres clés pour la calibration des modèles (Caballero et Huber, 2013). Il est possible que celui-ci soit trop faible dans la plupart des simulations climatiques (Pagani et al., 2014; Cramwinckel et al., 2018).

Les simulations les plus récentes proposent ainsi des résultats qui commencent à reproduire un gradient de température plus faible mais pour des conditions à très fortes valeurs de pCO₂ et de température globale moyenne (**Figure II.23**) (Lunt et al., 2012; Pagani et al., 2014).

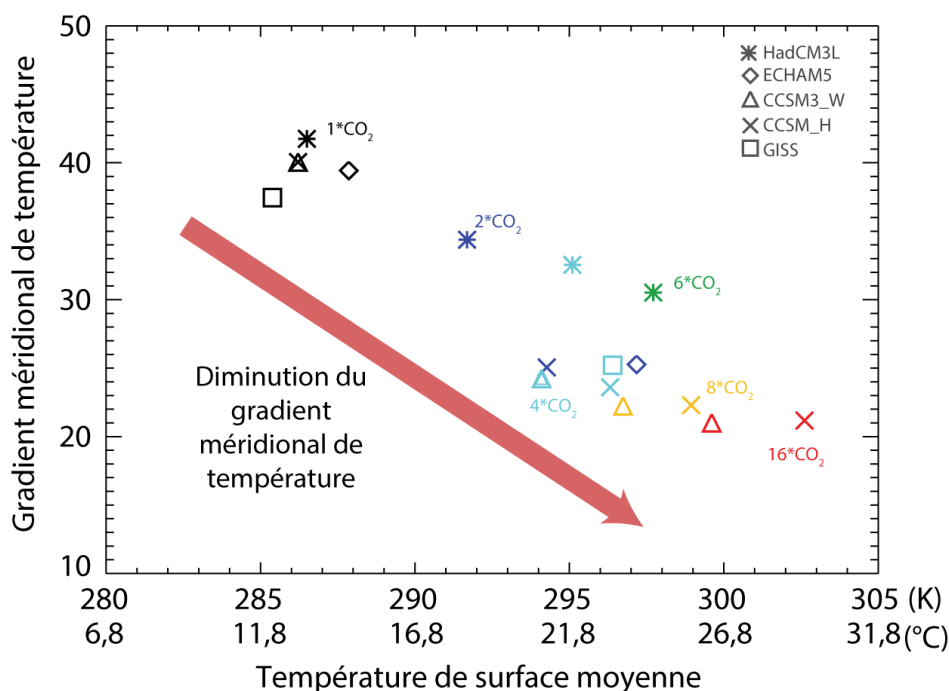


Figure II.23 : Valeur du gradient méridional de température en fonction des MAT. D'après les différents modèles climatiques, le gradient de température de l'équateur aux pôles est fonction de la température moyenne globale (Pagani et al., 2014). Les différents symboles représentent les différents modèles climatiques tandis que les couleurs représentent les différentes valeurs de CO₂ atmosphérique. Le gradient de température diminue avec les températures globales moyennes dans tous les modèles (Modèles HadCM3L, ECHAM5, CCSM3_W, CCSM_H, GISS compilés dans le projet EoMIP (Lunt et al., 2012; Pagani et al., 2014). La valeur du gradient de température reconstitué par les proxies (entre 5 et 10°C) reste bien inférieure aux résultats issus des modèles pour l'Eocène inférieur, même à fortes valeurs de pCO₂ (Modifié d'après Pagani et al., 2014).

(2) Les SSTs reconstituées par les proxies sont biaisées ou bien ne sont pas représentatives de l'océan global

Comme nous l'avons vu précédemment, les proxies employés pour les reconstitutions climatiques au Paléogène sont en perpétuelle amélioration mais sont encore soumis à de larges incertitudes. Ainsi aux pôles, région critique pour la reconstitution du gradient de température, une importante variabilité de température (parfois supérieur à 10°C) est observée selon la méthode employée. Du fait de la difficulté à obtenir des données au cours de cette période, le marqueur le plus souvent employé pour reconstruire le gradient de température des eaux de surface est le TEX₈₆, or nous avons vu précédemment que les résultats issus de ce marqueur sont largement dépendants de la calibration employée et restent sujets à débats (Tierney, 2014; Ho et Laepple, 2016; Tierney et al., 2017).

La plupart des données utilisées pour comparer données issues de proxies et modèles aux hautes latitudes sud proviennent de l’Océan Pacifique, et plus particulièrement de sites de Nouvelle-Zélande (Hollis et al., 2009; Inglis et al., 2015). Or le caractère global de cette évolution de SSTs pour les hautes latitudes au Paléogène reste hypothétique car d’importantes différences de températures peuvent s’observer entre les océans (**Figure II.24**). Cette hétérogénéité est mise en évidence par la comparaison entre les valeurs de TEX_{86} et de Δ_{47} issues des deux bassins à l’Eocène par Douglas et al., (2014). Il n’est donc pas totalement exclu qu’un effet des circulations océaniques régionales contribue à biaiser notre connaissance du gradient de température pour cette époque.

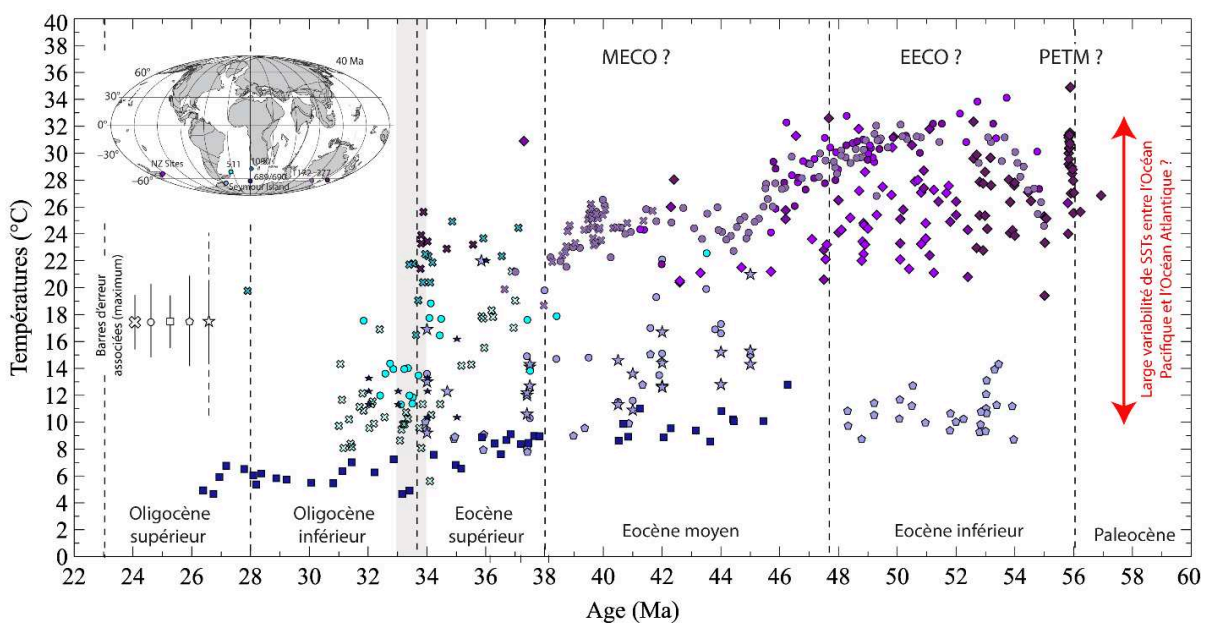


Figure II.24 : Comparaison entre les températures de surface issues de l’Océan Pacifique Sud et de l’Océan Atlantique Sud. Un important écart de température est observé au cours de l’Eocène inférieur et moyen entre les deux bassins. Cette différence pose question quant à la validité d’un gradient unique de température à cette époque. (Mackensen et Ehrmann, 1992; Ivany et al., 2008; Brassell, 2014; Douglas et al., 2014; Inglis et al., 2015; Petersen et Schrag, 2015; Evans et al., 2018b)

Chapitre III :

Matériels et Méthodes : du signal isotopique des coccolithes aux reconstitutions de températures et de pCO₂

1. Sites d'étude	109
1.1. Températures actuelles des eaux de surface aux sites d'étude	109
1.2. Variations temporelles des paléolatitudes et du pourcentage de carbonate des sites étudiés	111
1.3. L'Atlantique Nord (Sites DSDP 549 et 549A)	113
1.4. La ceinture intertropicale atlantique (Sites ODP 925-929)	114
1.5. L'océan Atlantique tropical (Le site DSDP 516)	115
1.6. L'Océan Atlantique sud (Le site ODP 511)	117
1.7. La partie Austral de l'Océan Atlantique (Les sites ODP 689-690)	118
1.8. L'Océan Pacifique équatorial (Le site ODP 865)	119
2. Le $\delta^{18}\text{O}$ des coccolithes : un nouveau paléothermomètre	121
2.1. Séparation des coccolithes du reste du sédiment	121
2.2. Estimation des effets vitaux isotopiques au Paléogène	124
2.3. Reconstitution du $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer au Paléogène	127
3. Le $\Delta^{13}\text{C}$ des coccolithes : un nouveau paléobaromètre du CO₂	132
4. Analyse de la taille des cellules	134

III. Matériels et Méthodes : du signal isotopique des coccolithes aux reconstitutions de températures et de pCO₂

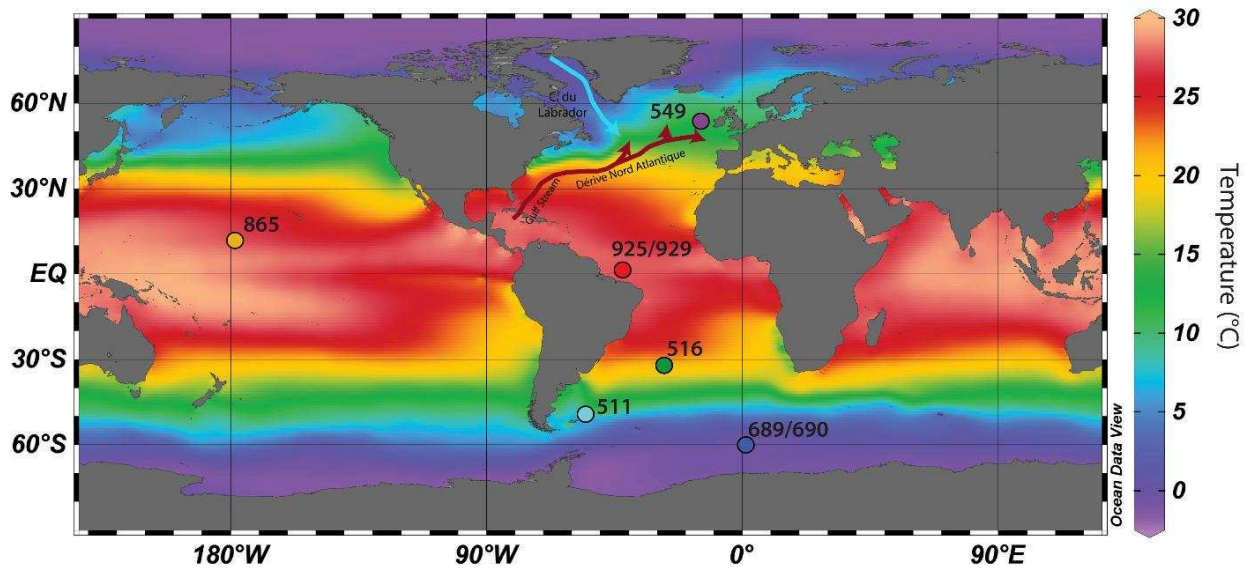
Dans cette thèse, nous nous proposons d'étudier le signal isotopique en oxygène et en carbone des coccolithes afin de reconstituer les températures et les valeurs de pCO₂ atmosphérique. Les coccolithes étant de très petite taille ils sont, à l'inverse des foraminifères, très difficiles à isoler des sédiments océaniques. Cependant, depuis plusieurs années divers développements méthodologiques ont rendu possible l'étude du signal isotopique porté par ces nanofossiles calcaires. Les coccolithophoridés présentent l'avantage de permettre une étude paléoclimatique double. Les SSTs et les valeurs de pCO₂ pouvant être obtenues à partir de leurs matières organiques (alcénones) et maintenant à travers leurs parties minéralisées (coccolithes).

1. Sites d'étude

Cette étude se focalise principalement sur l'Océan Atlantique à travers cinq sites ODP et DSDP répartis entre 50°N et 60°S. Deux proviennent de l'Océan Atlantique Sud et sont distants les uns des autres d'une trentaine de degrés (DSDP 516 et ODP 689/690). Un site supplémentaire couvrant l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur a également été sélectionné (DSDP 511). Un site Atlantique équatorial (ODP 925/929) et un site de l'Océan Atlantique Nord ont été étudiés (DSDP 549). Ces cinq sites représentent le cœur de ce travail de thèse. Enfin, à titre exploratoire, un site Pacifique de basses latitudes a également été étudié : le site ODP 865.

1.1. Températures actuelles des eaux de surface aux sites d'étude

Les valeurs annuelles moyennes de températures des eaux de surface à nos sites d'études peuvent être déterminées grâce aux banques de données océaniques (données issues du World Ocean Atlas compilées dans Ocean Data View <http://odv.awi.de>). Ces dernières sont synthétisées dans le **Tableau III.1**.



Site	Océan	Latitude (°)	Longitude (°)	SST (°C)
DSDP 549 DSDP 549A	Atlantique Nord	49°05 N 49°05 N	12°05 W 13°05 W	13,5°C
ODP 865	Pacifique équatorial	18,26°N	179,33°W	26°C
ODP 925 ODP 929	Atlantique équatorial	4°12 N 5°59 N	43°29 W 43°44 W	27,6°C
DSDP 516	Atlantique Sud	30°16 S	35°17 W	21,7°C
DSDP 511	Atlantique Sud	51,00° S	46,58° W	7°C
ODP 689 ODP 690	Atlantique Sud	64°31 S 65°90 S	03°05 E 01°12 E	0°C

Tableau III.1 : Position et température actuelle des eaux de surface (moyenne annuelle) pour chaque site d'études (Données issues d'Ocean Data View <http://odv.awi.de>).

Aux sites DSDP 511, ODP 689/690, DSDP 516 et ODP 925/929 valeurs actuelles de température à ces sites sont représentatives des valeurs moyennes de température de l'Océan Atlantique et de l'Océan global aux mêmes latitudes (**Figure III.1**). Il en va de même pour la valeur de température du site Pacifique ODP 865B et la température moyenne de l'Océan Pacifique et de l'Océan global aux mêmes latitudes. En revanche, le site DSDP 549 n'est pas représentatif des températures moyennes de l'Océan Atlantique à cette latitude. En effet, la température est en moyenne 2,4°C plus chaude que la moyenne atlantique et 5°C plus chaud que la moyenne globale (**Figure III.1**). Ce réchauffement est dû à l'influence du Gulf Stream et de la Dérive Nord Atlantique qui transfèrent les eaux chaudes de la ceinture intertropicale (mer de

Caraïbes) vers la partie orientale de l’Océan Atlantique Nord (cf. Chapitre : **II. 3. Le gradient de température océanique**).

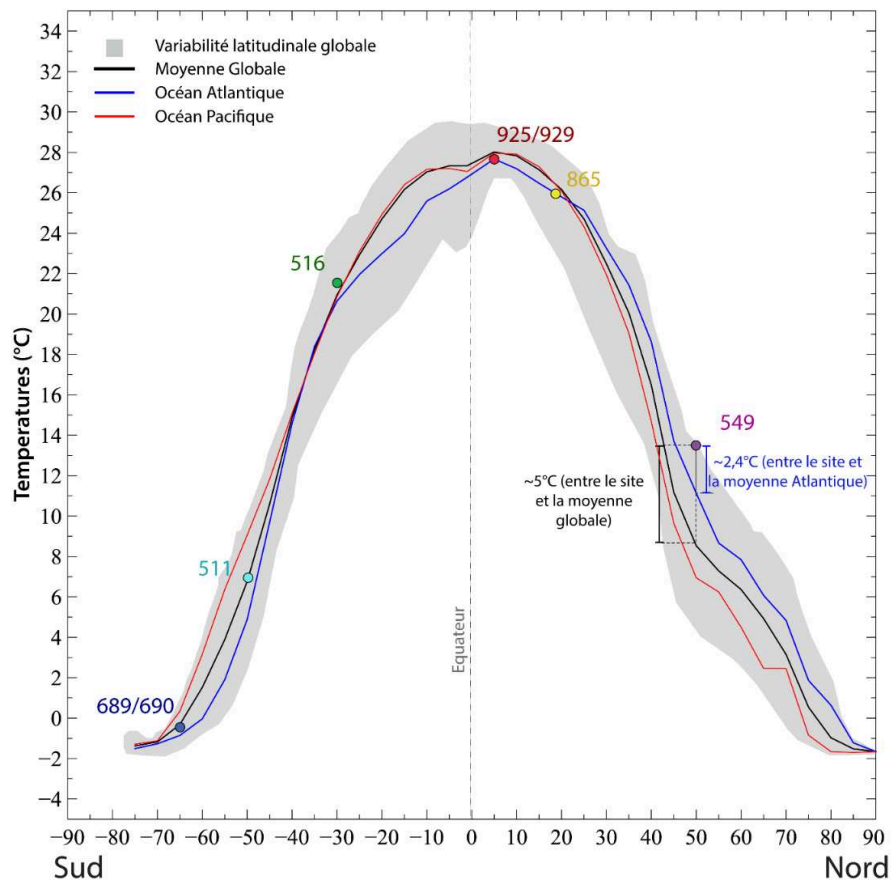


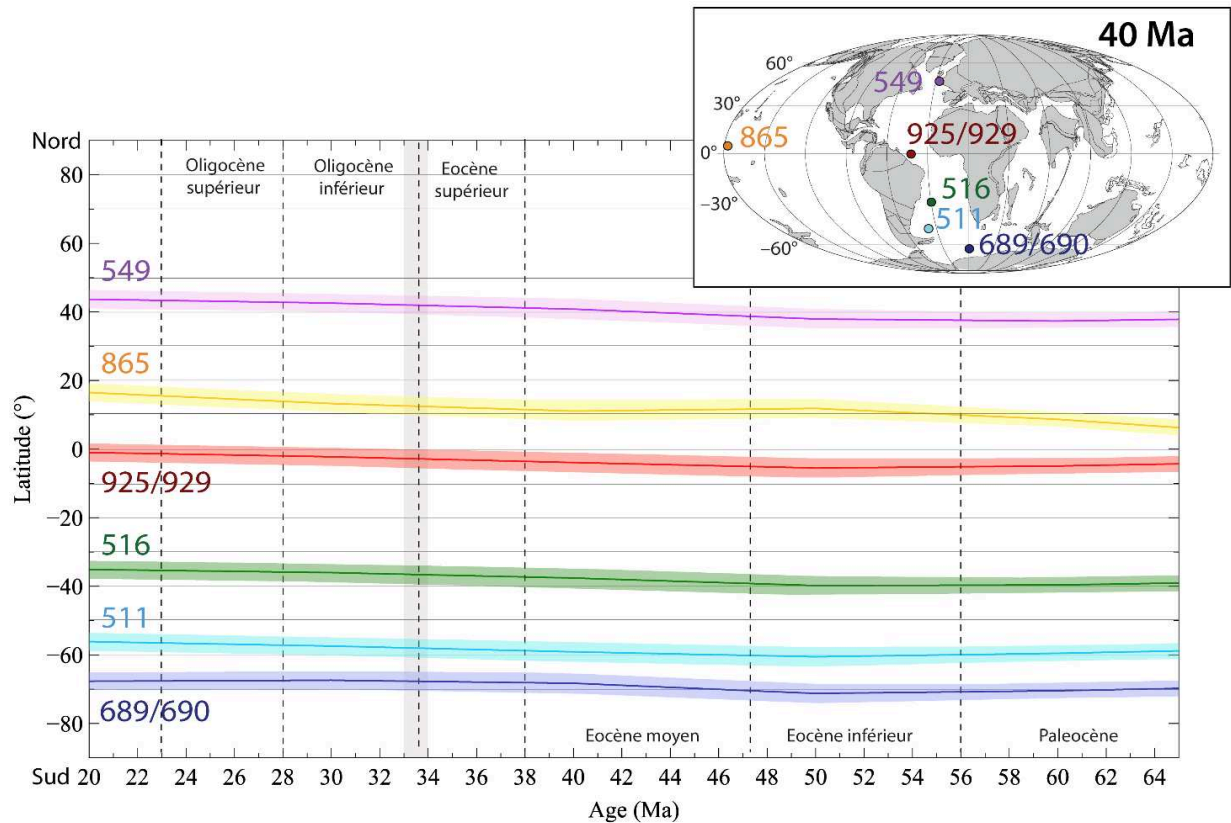
Figure III.1 : Distribution des valeurs moyennes de SSTs dans les océans actuels (Enveloppe grise) et carte de températures actuelles des eaux de surface et positions des sites d'étude. Les courbes représentent les valeurs moyennes de SST pour chaque latitude de l'Océan global (en noir), de l'Océan Atlantique (en bleu) et de l'Océan Pacifique (en rouge). (Données issues d'Ocean Data View <http://odv.awi.de>).

1.2. Variations temporelles des paléolatitudes et du pourcentage de carbonate des sites étudiés

- Les paléolatitudes

Afin de reconstruire correctement l'évolution du gradient méridional de température au cours du Paléogène, il est indispensable de connaître les paléolatitudes des sites d'études. Ces dernières ont été recalculées grâce au calculateur de paléolatitudes disponible en ligne : www.paleolatitudo.org (Van Hinsbergen et al., 2015). Aucune variation de latitude significative

n'est observée pour nos sites d'étude au cours du Paléogène (**Figure III.2**). Seul le site Pacifique ODP 865 migre de 10° vers le Nord au cours de notre intervalle d'étude. Actuellement il existe une différence de 2°C entre la position actuelle du site ODP 865 et la température moyenne de l'Océan Pacifique 10° plus au Sud.



- Le pourcentage de carbonate

Les différents sites d'étude (hormis le site ODP 511) présentent la plupart du temps un fort taux de carbonate (**Figure III.3**). Les niveaux les plus carbonatés ont été privilégiés pour la sélection des niveaux à étudier.

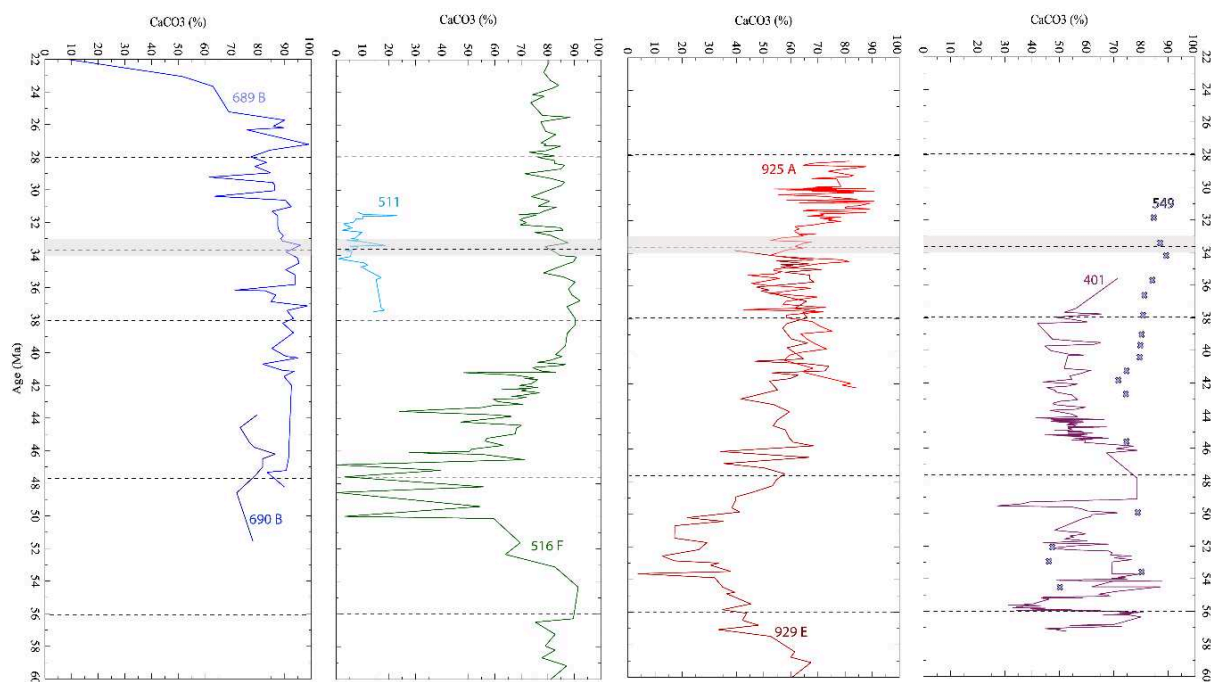


Figure III.3 : Pourcentages de carbonate (issus des différents shipboard) aux différents sites d'études de l'Océan Atlantique. Le site DSDP 549 est représenté par le site DSDP 401 issu du même Leg (Leg 80) que le site DSDP 549 et représente le même environnement de dépôt. Les valeurs du site DSDP 549 proviennent des valeurs proposées par Renard, (1984). Hormis au site ODP 511, le pourcentage de carbonate est important à tous les sites au cours de l'Eocène moyen et supérieur. Un intervalle de faibles teneurs en carbonate est observé au cours de l'Eocène inférieur pour les sites de basses et moyennes latitudes (ODP 929 et DSDP 516). Cet intervalle de temps correspond au minimum de profondeur de la CCD mis en évidence dans l'Océan Pacifique (Pälike et al., 2012).

1.3. L'Atlantique Nord (Sites DSDP 549 et 549A)

Les sites DSDP 549 et 549A (Leg 80) (respectivement 49°05 N ; 12°05 W et 49°05 N et 13°05 W) se situent au niveau du Goban Spur dans l'Atlantique Nord. La succession sédimentaire est continue sur l'ensemble du Paléogène et correspond à des craies riches en nanfossiles calcaires et en foraminifères. La présence de spicules d'éponges, de radiolaires et de diatomées est observée sur certains niveaux mais reste rare ou minoritaire. Le pourcentage de carbonate est élevé et généralement compris entre 75 et 90% (**Figure III.3**). Seuls trois échantillons de l'Eocène inférieur ont un taux de carbonates plus faible (~50%). La préservation des fossiles est considérée comme bonne à excellente (Shipboard Scientific Party, 1981). Le modèle d'âge a été établi à partir de 20 bioévénements de foraminifères planctoniques et de nanfossiles calcaires (Müller, 1983; Snyder et Waters, 1983). Ces points de contrôle ont par la suite été replacés dans la version 2012 de l'échelle des temps géologiques (Gradstein et al.,

2012) (**Figure III.4**). L'échantillonnage s'étale sur un intervalle de temps d'environ 21 Ma (entre 32 et 55 Ma). Aucune donnée de température n'existe dans la bibliographie.

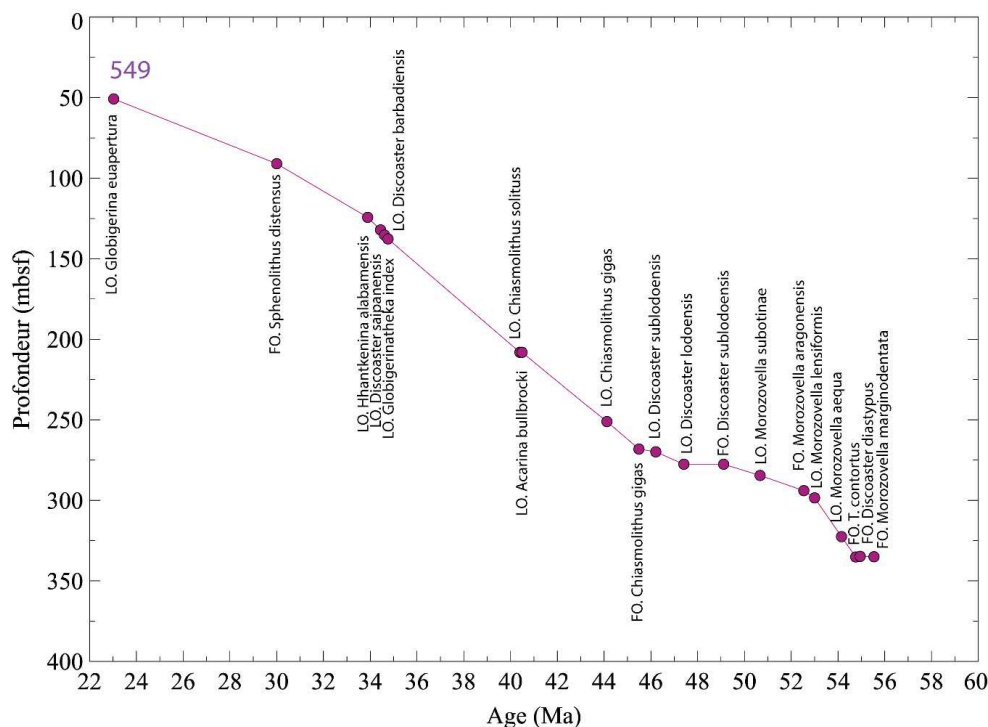


Figure III.4 : Modèle d'âge pour le site 549. Les bioévénements ont été replacés à partir de la GTS 2012 (Gradstein et al., 2012).

1.4. La ceinture intertropicale atlantique (Sites ODP 925-929)

Les sites ODP 925A-929E (Leg 154) (respectivement 4°12 N ; 43°29 W et 5°59 N ; 43°44 W) se situent au niveau de Ceara Rise dans l'Océan Atlantique équatorial et permettent un enregistrement des SSTs aux basses latitudes. La combinaison des carottes 925A et 929E de ces deux sites permet l'étude complète de l'intervalle de temps compris entre l'Eocène inférieur (environ 58 Ma) et le début de l'Oligocène inférieur (environ 28 Ma). Ce site a été sélectionné car il permet une comparaison directe de nos résultats avec ceux déjà publiés précédemment pour l'Océan Atlantique équatorial (Liu et al., 2009; Inglis et al., 2015; Zhang et al., 2016). La succession sédimentaire est représentée par des craies riches en nannofossiles calcaires avec une faible fraction argileuse. Le pourcentage de carbonate est supérieur à 60% sur tout l'intervalle (hormis à l'Eocène inférieur où il est compris entre 10 et 50%) (**Figure III.3**). L'assemblage des nannofossiles calcaires indique une absence d'upwelling important sur ces

sites au cours de l'Eocène et de l'Oligocène (Shipboard Scientific Party, 1995). Comme pour d'autres sites de basses latitudes (hormis au TDP), la préservation des foraminifères planctoniques est mauvaise (frosty specimens). L'échantillonnage à ce site s'étale sur un intervalle de temps de 20 Ma (entre 30 Ma et 50 Ma) et couvre ainsi une majeure partie de l'Eocène et le début de l'Oligocène inférieur. Le modèle d'âge a été établi à partir de bioévénements de foraminifères planctoniques et de nannofossiles calcaires (10 pour le site 925 et 15 pour le site 929) (Chaisson et Pearson, 1997; Pagani et al., 2011) qui ont été replacés dans la version 2012 de l'échelle des temps géologiques (GTS 2012) (Gradstein et al., 2012) (**Figure III.5**).

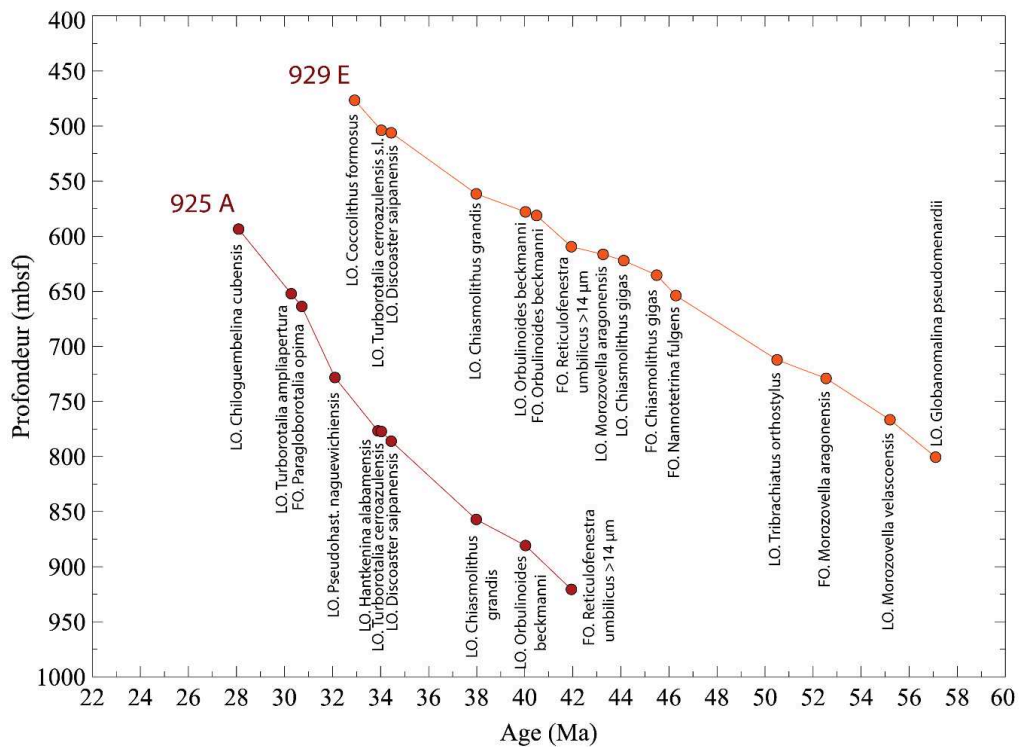


Figure III.5 : Modèle d'âge pour les sites 925A (rouge) et 929E (Orange). Les bioévénements ont été replacés à partir de la GTS 2012 (Gradstein et al., 2012).

1.5. L'océan Atlantique tropical (Le site DSDP 516)

Le site DSDP 516F (Leg 72) se situe sur la ride du Rio Grande Rise (30°16 S ; 35°17 W) dans l'Atlantique sud au niveau des tropiques. L'étude de la carotte 516F permet de couvrir la majeure partie de l'Eocène et de l'Oligocène (de 53 Ma à environ 25 Ma). La succession sédimentaire est représentée par des craies riches en nannofossiles calcaires et en foraminifères.

Le pourcentage de carbonate est généralement élevé (compris entre 70 et 90%) sauf au cours de l'Eocène inférieur et au début de l'Eocène moyen où celui-ci baisse pour atteindre des valeurs parfois extrêmement faibles (entre 0 et 50%) (Shipboard Scientific Party, 1980) (**Figure III.3**). La préservation des foraminifères planctoniques est mauvaise au cours Paléogène.

L'échantillonnage à ce site s'étale sur un intervalle de temps identique au site ODP 925-929, soit environ 20 Ma (entre 31 et 56 Ma). Aucune donnée de températures n'a été obtenue sur ce site pour le début du Paléogène, la plupart des données disponibles pour l'océan Atlantique à ces latitudes proviennent du site ODP 522 au large de l'Afrique.

Le modèle d'âge a été établi à partir de 14 bioévénements de foraminifères planctoniques et de nannofossiles calcaires (Pujol, 1983; Wei et Wise, 1989). Ces points de contrôle ont été replacés dans la version 2012 de l'échelle des temps géologiques (Gradstein et al., 2012) (**Figure III.6**). Un slump vient perturber la succession lithologique de cette coupe entre 850m et 888m de profondeur (entre ~47 Ma et ~53 Ma) (Party, 1983b). Aucun échantillon n'a donc été analysé dans cet intervalle. Seules quelques données issues de l'étude des alcénones existent pour l'Oligocène (Pagani et al., 2011; Plancq et al., 2012).

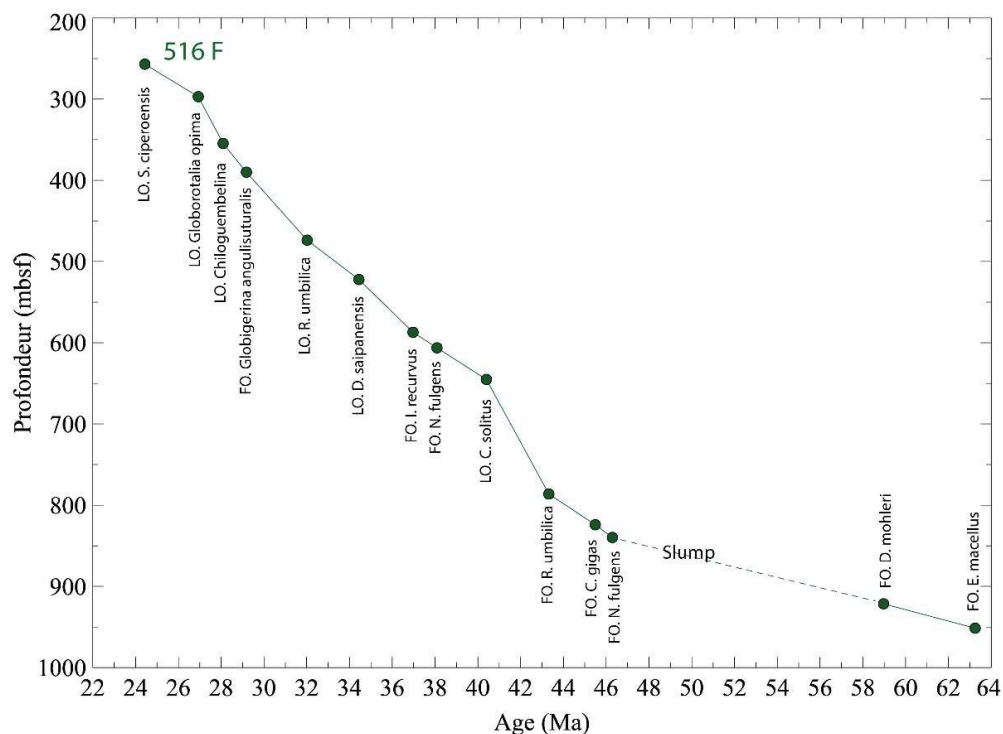


Figure III.6 : Modèle d'âge pour le site 516F. Les bioévénements ont été replacés à partir de la GTS 2012 (Gradstein et al., 2012).

1.6. L'Océan Atlantique sud (Le site ODP 511)

Le site 511 (Leg 71) (51,00° S, 46,58° W) se situe au niveau du Plateau des Falkland dans l'Océan Atlantique Sud. Ce forage permet l'étude de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène. La succession sédimentaire est composée de boue à diatomées/nannofossiles et de craies à nannofossiles (Party, 1983a). Le pourcentage de carbonate est particulièrement faible (entre 0 et 20%) (**Figure III.3**) du fait de l'abondance importante des organismes siliceux (Party, 1983a). Les nannofossiles calcaires présentent un bon état de préservation (Plancq et al., 2014). L'échantillonnage à ce site s'étale sur un intervalle de temps d'environ 6 Ma (entre 31 et 37,5 Ma). Les échantillons étudiés ont été fournis par Emanuela Mattioli du Laboratoire de Géologie de Lyon (Terre, Planètes, Environnement). Ils correspondent à certains niveaux étudiés à travers une étude micropaléontologique et géochimique précédente (Plancq et al., 2014). Ces échantillons permettront une comparaison stricte des résultats issus des alcénones et ceux provenant de nos données. Le modèle d'âge est le même que celui employé dans les études de Plancq et al. (2014) et provient de 6 bioévénements de foraminifères planctoniques et de nannofossiles calcaires. Ces points de contrôle sont également calibrés à partir de l'échelle des temps géologiques de 2012 (Gradstein et al., 2012) (**Figure III.7**).

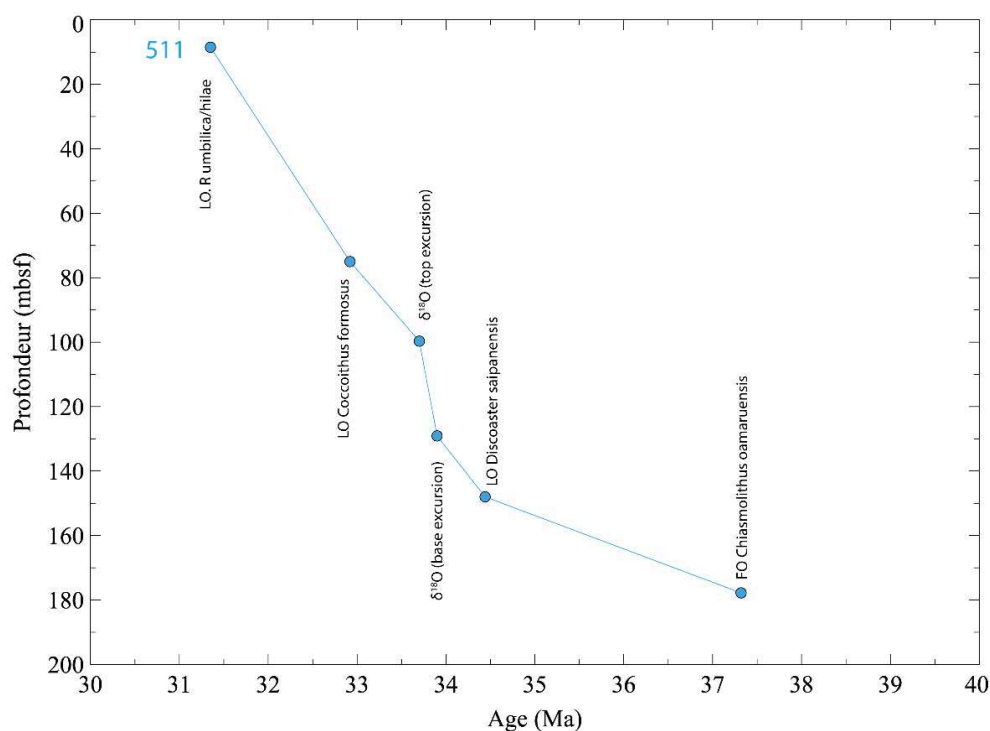


Figure III.7 : Modèle d'âge pour le site 511. Les bioévénements ont été remplacés à partir de la GTS 2012 (Gradstein et al., 2012).

1.7. La partie Austral de l'Océan Atlantique (Les sites ODP 689-690)

Les sites ODP 689B/690B (Leg 113) se situent au niveau de Maud Rise (respectivement : 64°31 S ; 03°05 E et 65°9 S, 01°12 E) dans l'Océan Austral. L'étude conjointe des carottes 689B et 690B permet l'exploration, comme pour les sites précédents, d'une majeure partie de l'Eocène et de l'Oligocène (de 53 Ma à environ 25 Ma). Ce site a été sélectionné comme témoin de l'évolution thermique de la partie atlantique de l'Océan Austral car il représente un site de référence et de nombreuses données paléocéanographiques et paléoclimatiques existent dans la bibliographie, ce qui permet une comparaison directe de nos résultats avec ceux déjà existants. (Lear et al., 2000; Bohaty et Zachos, 2003; Petersen et Schrag, 2015). La succession sédimentaire se compose de sédiments biogéniques calcaires et siliceux. Les sédiments des intervalles représentent principalement une succession de craies riches en nannofossiles calcaires avec des quantités variables de foraminifères et de radiolaires dont l'abondance diminue avec la profondeur pour être quasiment absents des sédiments de l'Eocène moyen et inférieur. (Shipboard Scientific Party, 1991). Le pourcentage de carbonate à ces sites est important sur tout l'intervalle d'étude (généralement >80%) (Party, 1988a) (**Figure III.3**). Les foraminifères planctoniques présentent ici un meilleur état de préservation qu'au niveau des basses et moyennes latitudes. Le modèle d'âge employé est le même que celui issu des études préliminaires de Bohaty et Zachos, (2003) et de Funakawa et Nishi, (2005). Celui-ci a été établi à partir de plusieurs événements magnétochronologiques et de bioévénements. Ces points de contrôle ont par la suite été replacés à partir de l'échelle des temps géologiques de 2012 (Gradstein et al., 2012) (**Figure III.8**). Une incertitude existe sur le dernier point de contrôle au niveau du site 689B. En effet, l'étude de Bohaty et Zachos, (2003) attribue arbitrairement à 48,5 Ma la fin de la succession. Il est donc impossible de replacer directement ce dernier point avec la nouvelle échelle des temps géologiques de 2012. Aucun bioévènement n'a de plus été observé autour entre 200m et 183m de profondeur et un hiatus après 200m de profondeur empêche toute interpolation et donc, une estimation d'âge précise pour cette profondeur. Dans notre étude, un âge de 48,1 Ma a été arbitrairement affecté à 201m de profondeur. Les âges replacés à partir de l'échelle des temps géologiques de 2012 précédant ce point étant estimés 400 000 ans plus jeunes et le taux de sédimentation étant supposé constant, un correctif de 400 000 ans a également été appliqué pour les échantillons de cette profondeur.

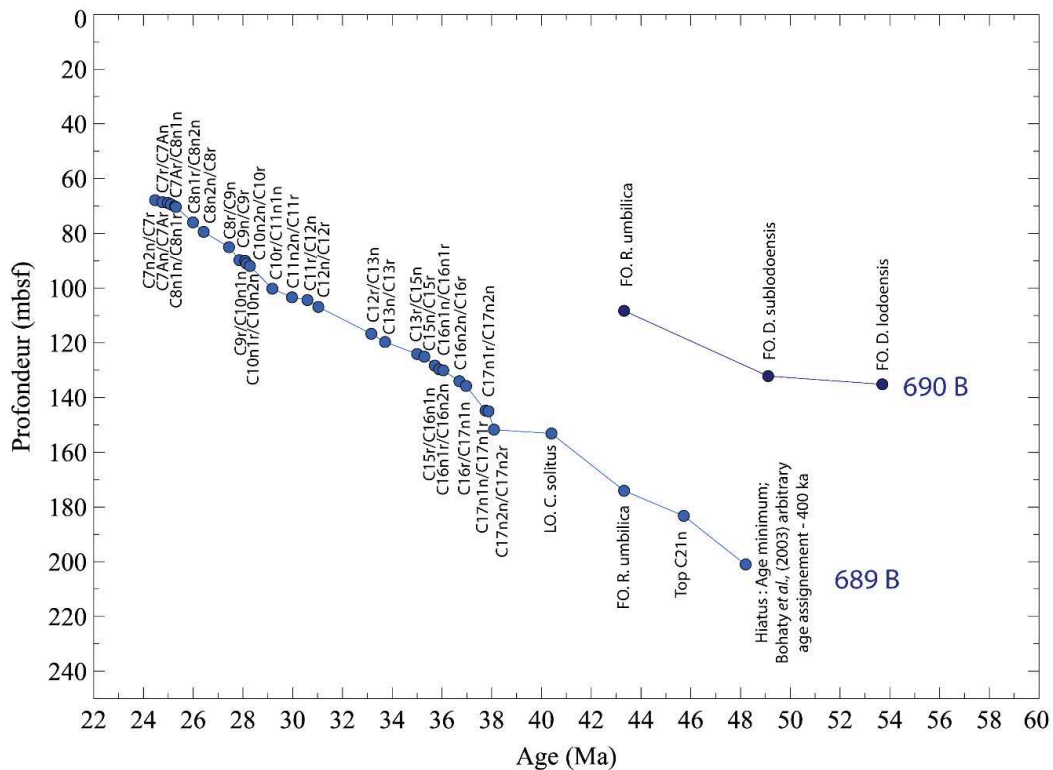


Figure III.8 : Modèle d'âge pour le site 689B (bleu foncé) et 690B (bleu clair). Les bioévénements ont été replacés à partir de la GTS 2012 (Gradstein et al., 2012).

1.8. L'Océan Pacifique équatorial (Le site ODP 865)

Le site 865B (Leg 143) *d'Allison Guyot* se situe dans l'Océan Pacifique équatorial, au niveau des monts du milieu du Pacifique. Ce forage permet l'étude de tout le Cénozoïque. La succession sédimentaire est représentée par des craies à foraminifères et nannofossiles ainsi que par des sables à foraminifères. L'état de préservation de ces organismes se détériore avec la profondeur (notamment au Paléocène) du fait d'une dissolution et fragmentation plus importante. A ce site, le pourcentage de carbonate reste toujours supérieur à 90% (Party, 1993). L'échantillonnage s'étale sur un intervalle de temps compris entre 41 et 60 Ma, et couvre donc l'essentiel du Paléocène et de l'Eocène inférieur et moyen.

Le modèle d'âge est le même que celui employé dans les études de Bralower et al. (1995) et de Tripathi et al. (2003) et provient de 12 bioévénements de foraminifères planctoniques et de nannofossiles calcaires. Ces points de contrôle sont également calibrés à partir de l'échelle des temps géologiques de 2012 (Gradstein et al., 2012) (**Figure III.9**).

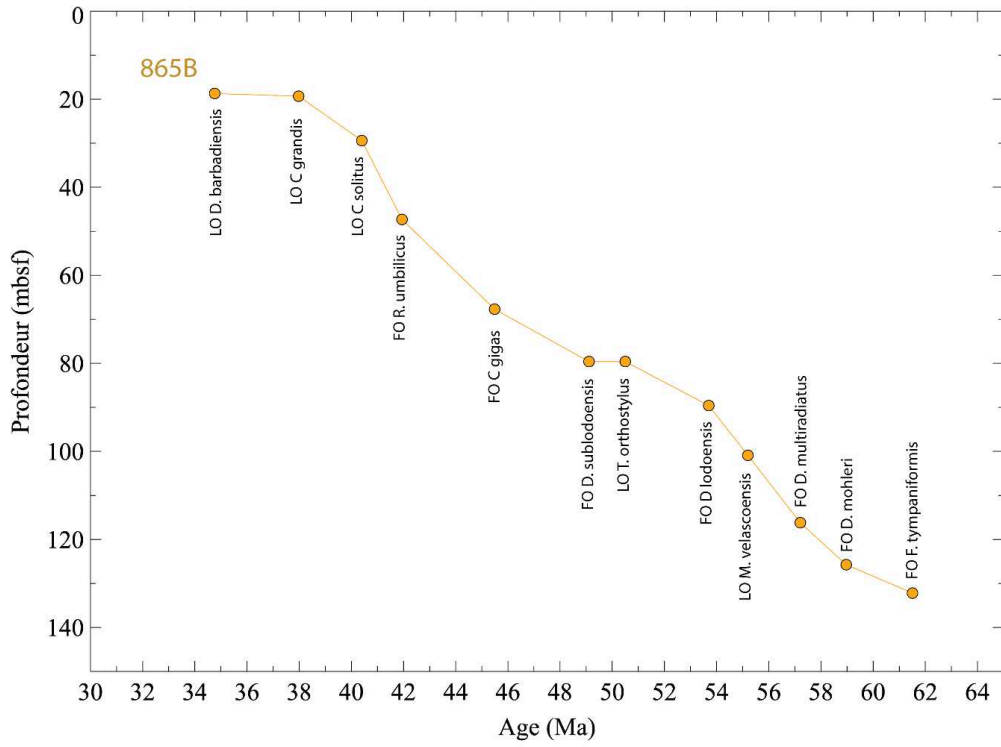


Figure III.9 : Modèle d'âge pour le site 865B. Les bioévénements ont été remplacés à partir de la GTS 2012 (Gradstein et al., 2012).

2. Le $\delta^{18}\text{O}$ des coccolithes : un nouveau paléothermomètre

Dans cette étude nous nous proposons d'évaluer les valeurs de SSTs à partir du $\delta^{18}\text{O}$ des coccolithes. Dans ce travail, nous nous proposons ainsi de transformer les termes « $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ » en valeurs de SSTs grâce à l'équation dérivée de Kim et O'Neil, (1997) (**Equation 1**) :

$$\text{SST } (^{\circ}\text{C}) = \frac{18,03 * 1000}{1000 * \ln \left[\frac{1000 + 1,03091 * (\delta^{18}\text{O} - \delta^{18}\text{O VE}) + 30,91}{1000 + \delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}} \right] + 32,17} - 273,15$$

Équation 1 : Equation de thermodépendance dérivée de Kim et O'Neil, (1997) utilisé dans cette étude.

Afin de pouvoir utiliser ce paléothermomètre, il est nécessaire de réunir plusieurs conditions à chacun de nos sites :

- (1) Obtenir des fractions purifiées à coccolithes sur lesquelles les analyses isotopiques seront effectuées (Terme : $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ de l'**Equation 1**. Unité : ‰ VPDB).
- (2) Appliquer le bon coefficient d'effet vital à nos fractions purifiées paléogènes (Terme : $\delta^{18}\text{O VE}$ de l'**Equation 1**).
- (3) Estimer de façon indépendante le $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer (Terme : $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de l'**Equation 1**. Unité : ‰ SMOW).

2.1. Séparation des coccolithes du reste du sédiment

Les échantillons issus des différents sites d'études sont composés d'un mélange hétérogène de particules carbonatées biogènes dont les proportions varient. Ils sont dominés par les coccolithes et par les fragments de foraminifères, mais d'autres nanfossiles calcaires et de fines particules difficilement reconnaissables s'ajoutent à ces assemblages. L'objectif des séparations est d'obtenir à partir de chaque échantillon des fractions purifiées, très enrichies en coccolithes.

Pour chaque niveau stratigraphique sélectionné aux différents sites, entre 2 et 4 grammes de sédiments sont prélevés. Un échantillon bulk en est tout d'abord observé au microscope afin d'obtenir une première estimation de la composition du sédiment et de la gamme de taille de nos particules cibles. Cette phase préliminaire permet de choisir au mieux les étapes de filtrations à mettre en place.

Dans les assemblages paléogènes deux taxons dominant : le groupe des *Coccolithus pelagicus* entre 6 μm et 10 μm de long et le genre *Reticulofenestra* entre 3 μm et 8 μm de long. Ces deux taxons possèdent des descendants actuels sur lesquels ont été calibrés des effets vitaux (Ziveri et al., 2003; Stevenson et al., 2014). Les deux taxons cibles sont de dimensions similaires à tous les sites sur tout l'intervalle d'étude, à l'exception des sédiments des sites de hautes latitudes présentant également de nombreuses *Reticulofenestra* de grande taille ($>8\mu\text{m}$). Par suite, les mêmes étapes de filtration ont donc été effectuées pour chacun des sites étudiés.

- Un premier tamisage à 160 μm est alors réalisé afin d'isoler les plus gros éléments. Cette étape permet d'isoler les foraminifères benthiques et planctoniques présents dans les sédiments. Ces fractions sont ensuite observées à la loupe binoculaire et au microscope électronique à balayage (MEB) de paillasse afin d'estimer l'état de préservation des foraminifères planctoniques. Si celui-ci est bon, ils pourront être prélevés et nettoyés pour être analysés séparément des coccolithes. L'étape de nettoyage consiste en une remise en suspension dans de l'eau déminéralisée/neutralisée et en une étape d'ultrasons complémentaire (10 secondes à la puissance minimale) afin de désagréger au mieux les coccolithes présents sur leur test et autant que possible ceux piégés dans les loges.

Le reste des sédiments est ensuite mis en suspension dans une eau déminéralisée et neutralisée suivant le protocole décrit par Minoletti et al. (2009). Ce protocole est basé sur une cascade de microfiltrations qui permettent de trier les particules du sédiment par gamme de taille. Chaque échantillon traverse successivement quatre membranes de polycarbonates ou de nylon :

- La première de 20 μm permet d'isoler les petits foraminifères, les fragments de foraminifères et dans certains cas, les dinoflagellés calcaires du reste du sédiment.

- La membrane à 8 μm permet d'isoler les plus gros coccolithes, les petits fragments de foraminifères et les Discoasters. Cette étape est particulièrement importante car les sédiments paléogènes, notamment aux basses et moyennes latitudes, peuvent être composés d'une part non négligeable de Discoasters qui en raison de leur ultrastructure faite de six cristaux peu imbriqués sont facilement sujets aux recristallisations et peuvent altérer le signal primaire (Dedert et al., 2014).
- Les membranes de 5 μm et de 3 μm permettent quant à elles d'isoler les taxons cible, les plus gros se retrouvent concentrés dans la fraction 5-8 μm et les plus petits dans la fraction 3-5 μm , tout en laissant passer les particules plus fines qui se retrouveront finalement dans la fraction inférieure à 3 μm (**Figure III.10**).

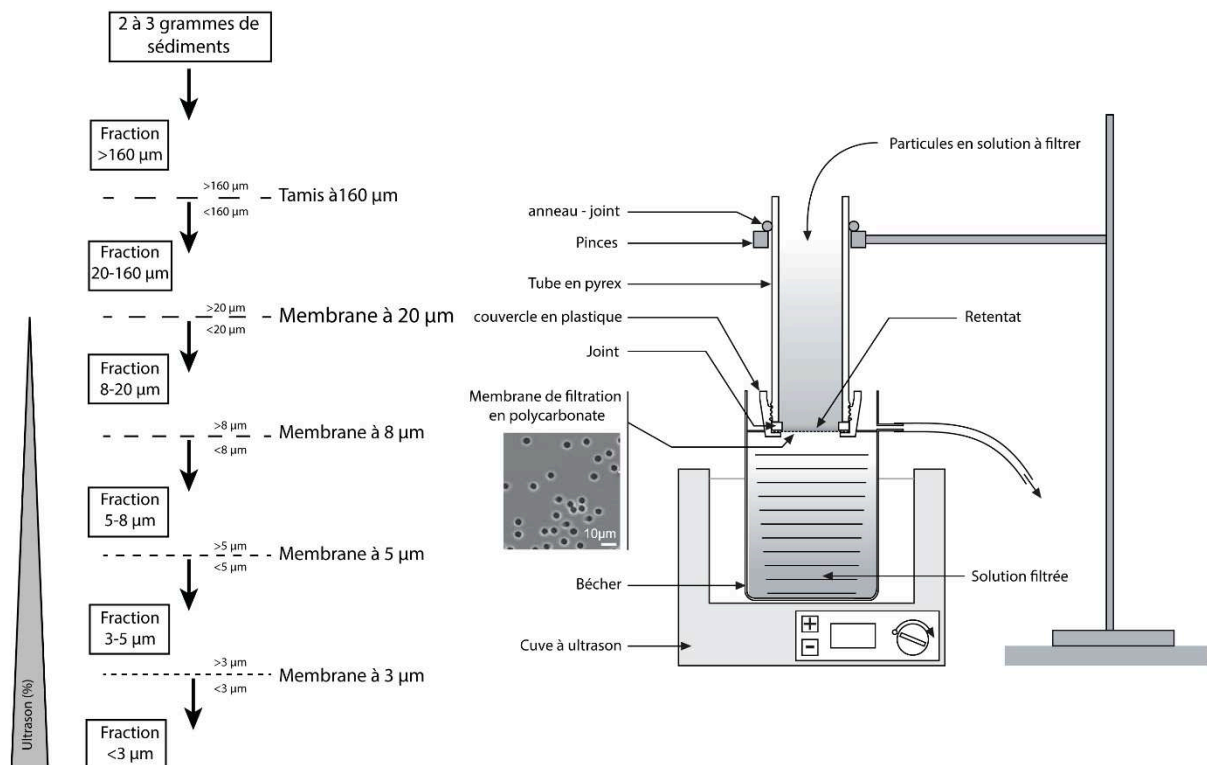


Figure III.10 : Protocole de séparation granulométrique. 2 à 3 grammes de sédiments sont prélevés. 5 étapes de filtration sont réalisées successivement à puissance d'ultrason croissante. Le résidu de chaque membrane est récupéré et pesé pour analyses isotopiques. (Modifié d'après Minoletti et al., 2009).

Des observations en microscopie optique et au MEB ont été réalisées afin de contrôler la préservation de nos organismes cibles sur notre intervalle d'étude. Les mesures isotopiques sont ensuite effectuées sur un spectromètre de masse Kiel IV Carbonate Device DeltaV

avantage de chez Thermo Scientific. Les mesures sont faites par attaque sous vide à l'aide d'acide orthophosphorique anhydre à 70°C pendant 4 minutes (McCrea, 1950). Le CO₂ est ensuite purifié dans un système de piégeage cryogénique automatisé. Les mesures ont été normalisées à partir d'un standard international (NBS19) puis exprimé sur l'échelle ‰ VPDB. La reproductibilité de la mesure basée sur les répétitions d'analyse atteint 0,02 ‰ pour le δ¹³C et ± 0,07 ‰ pour le δ¹⁸O.

Il est à noter que certaines séparations granulométriques ont été réalisées grâce à l'aide précieuse d'Amélie Guittet, Moh Belkacemi (M1), Salomé Bailleux (L3) et de Marwin Flocan (L3).

2.2. Estimations des effets vitaux isotopiques des coccolithes au Paléogène

Afin de reconstituer des valeurs de températures de surface océanique à partir de la géochimie des coccolithes, il est important de prendre en compte les mécanismes responsables du décalage isotopique (ou effet vital) entre les coccolithes et les conditions d'équilibre. Depuis plusieurs années, de nombreuses études biogéochimiques s'intéressant à comprendre la relation entre la composition isotopique des coccolithes et l'environnement de vie des coccolithophoridés ont ouvert la voie à l'emploi des coccolithes fossiles pour les reconstitutions paléoenvironnementales.

Depuis les années 1980, la mise en culture en laboratoire de plusieurs espèces de coccolithophoridés a permis une calibration empirique des effets vitaux pour différentes espèces actuelles en fonction de la température de calcification (Dudley et al., 1986; Ziveri et al., 2003; Candelier et al., 2013; Stevenson et al., 2014; Hermoso et al., 2016b). Ces études en milieu contrôlé ont révélées qu'il existe, dans l'actuel, une large gamme d'effets vitaux en oxygène et en carbone entre les différentes espèces de coccolithes (**Figure III.11**). Plus récemment, de nouvelles études ont examiné l'influence d'autres paramètres-clé comme la pCO₂, le pH, les [CO₃²⁻] et ont permis une meilleure compréhension des mécanismes responsables de ces effets vitaux (Rickaby et al., 2010; Ziveri et al., 2012; Bolton et Stoll, 2013; Hermoso, 2014; Hermoso, 2015; McClelland et al., 2017). Enfin, d'autres études ont confirmées l'expression des effets vitaux dans les environnement naturel (sédiments de surface

« core-top » ou récents (Pléistocènes) (Candelier et al., 2013; Hermoso et al., 2015; Jin et al., 2018).

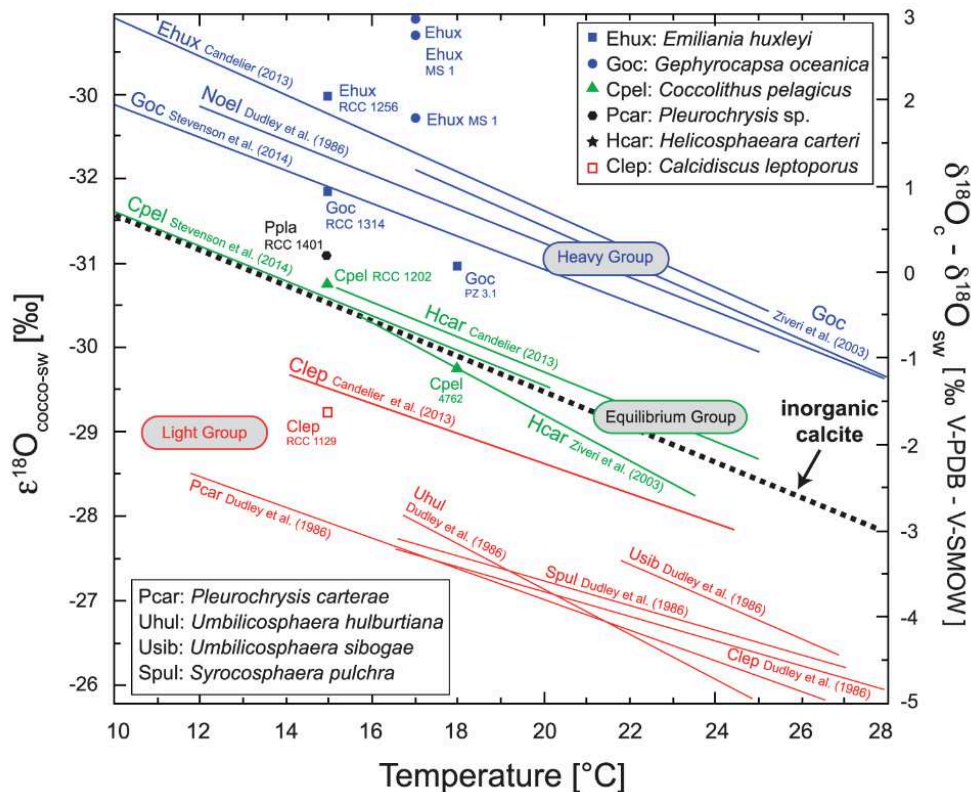


Figure III.11 : Compilation des différentes équations de thermodépendance produites grâce aux cultures de coccolithes dans l'actuel (Hermoso, 2014). La ligne de la calcite inorganique considérée classiquement comme à l'équilibre provient de l'étude de Kim et O'Neil (1997). Une large gamme d'effets vitaux interspécifiques est actuellement observée entre coccolithes.

Prises dans leur ensemble, il ressort de ces études que l'amplitude des effets vitaux n'est pas constante pour une espèce donnée, mais varie largement en fonction des conditions environnementales. Les relations entre $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ et températures décrites dans la **Figure III.11** peuvent changer lorsque la concentration de CO_2 dans le milieu augmente. Ainsi, les effets vitaux interspécifiques en oxygène et en carbone (différentiel maximal d'environ 4 ‰ pour les deux systèmes isotopiques) diminuent lorsque ces derniers sont exposés à de plus fortes concentrations de carbone inorganique dissous (DIC) et donc de pCO_2 (Rickaby et al., 2010; Hermoso, 2015; Hermoso et al., 2016a) (**Figure III.12**).

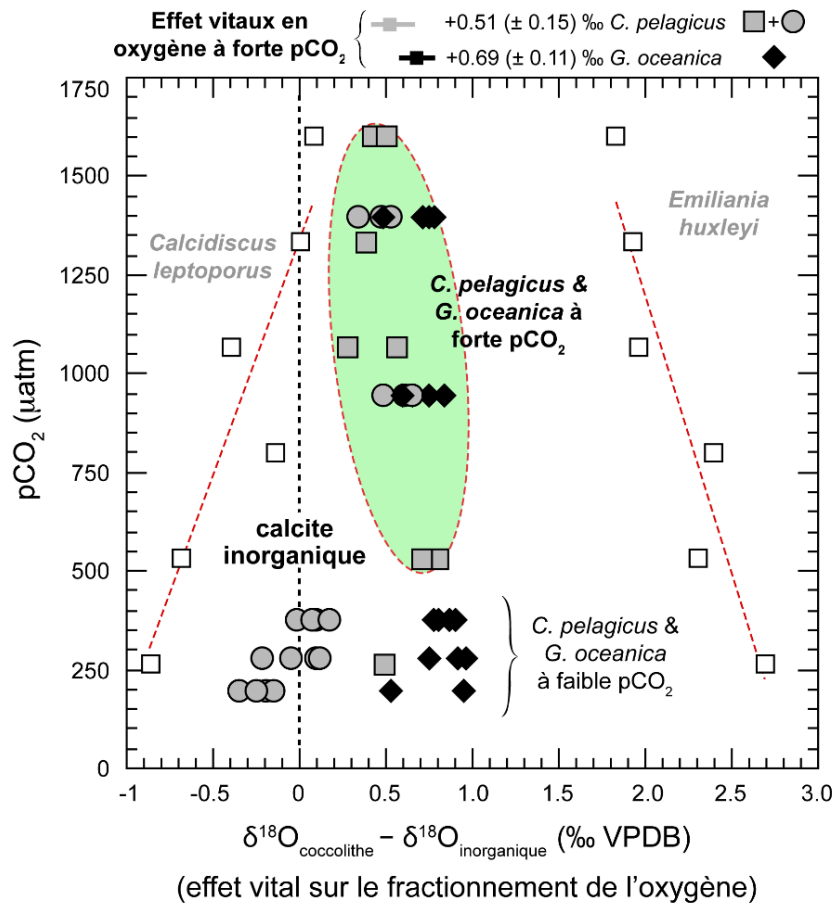


Figure III.12 : Evolution des effets vitaux en oxygène (décalage en $\delta^{18}\text{O}$ depuis la valeur de la calcite inorganique) en fonction de l'augmentation des pCO_2 pour différentes espèces de coccolithes mises en cultures en laboratoire. Le champ de valeurs compris entre 0,4 ‰ et 0,9 ‰ (enveloppe verte) représente l'amplitude possible des effets vitaux aux valeurs de pCO_2 du Paléogène (>500 ppm) (Modifié d'après Hermoso et al. (2016a), Tremblin et al. (2016)).

Ce fonctionnement décrit en culture peut être mis en relation avec les données issues du registre sédimentaire. Celles-ci décrivent des effets vitaux interspécifiques en carbone et en oxygène très faibles (<1 ‰) au PETM (Stoll, 2005; Bolton et al., 2012). L'amplitude de l'effet vital observé dans les cultures réalisées à des valeurs de pCO_2 actuelles est l'expression d'une limitation cellulaire importante en carbone (Rickaby et al., 2010; Hermoso et al., 2016a). Ce mécanisme est en accord avec les données géologiques de Bolton et Stoll (2013) qui montrent que la large gamme d'effets vitaux en carbone observée actuellement, ne se serait mise en place qu'à partir du Miocène (**Figure III.13**), lorsque les valeurs de pCO_2 atmosphériques passent sous une valeur seuil d'environ 375-575 ppm.

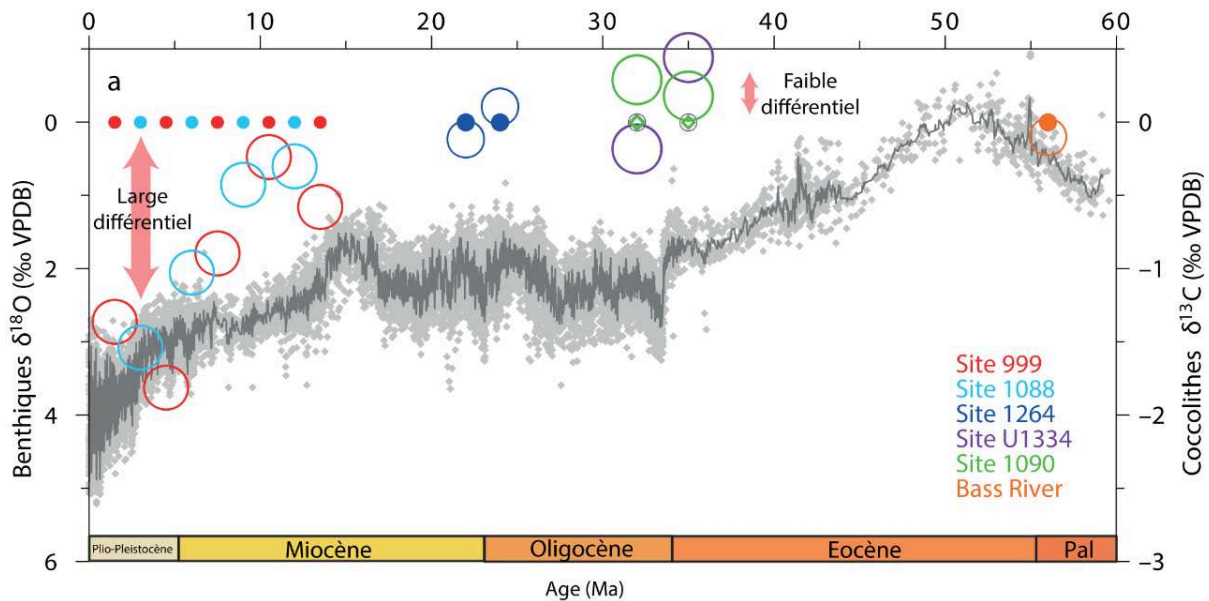


Figure III.13 : Evolution du $\delta^{18}\text{O}$ des foraminifères benthiques (points gris) et du $\delta^{13}\text{C}$ des petits et gros coccolithes au cours du Cénozoïque (cercles colorés). La taille des cercles simule approximativement les tailles relatives des coccolithes. Aucun différentiel n'est observé entre petits et gros coccolithes avant le Miocène (Modifié d'après Bolton et Stoll, (2013)).

Si la gamme d'effets vitaux est relativement importante dans les cultures avec des valeurs de $p\text{CO}_2$ actuelles, les données de culture et du registre sédimentaire suggèrent donc des effets vitaux réduits au Paléogène, là où les valeurs de $p\text{CO}_2$ atmosphériques sont a priori considérées comme supérieures à 500 ppm (**Fig. II.3 et II.7**). Considérant les deux espèces de coccolithes (*Emiliana huxleyi* et *Calcidiscus leptoporus*) correspondant aux cas extrêmes d'effet vital en $\delta^{18}\text{O}$ (respectivement +3 ‰ et -1 ‰ par rapport à la référence inorganique (Kim et O'Neil, 1997), leur effet vital différentiel ($\delta^{18}\text{O}_{\text{E.huxleyi}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{C.leptoporus}}$) se réduit de 55% à une valeur de $p\text{CO}_2$ de 1200 ppm (**Figure III.12**). Notons toutefois que ces deux taxons ne sont pas présents dans le registre fossile au Paléogène. A l'inverse, les *C. pelagicus* et les coccolithes de la famille des Noelaerhabdaceae, dont font partie les *G. oceanica* et le genre *Reticulofenestra*, sont présents au Paléogène et ne présentent qu'un faible décalage (moins de 1 ‰) avec la calcite inorganique et leur effet vital différentiel en oxygène apparaît également réduit à forte $p\text{CO}_2$ (**Figure III.12**). Dans le détail, il est possible de calculer l'effet vital moyen pour chacune de nos espèces cibles au-dessus du seuil de 500 ppm. La valeur de l'effet vital à appliquer à l'**Equation 1** sera respectivement de $0,51 \text{ ‰} \pm 0,15 \text{ ‰}$ pour les fractions enrichies en *Coccolithus* et de $0,69 \text{ ‰} \pm 0,11 \text{ ‰}$ pour les fractions enrichies en *Reticulofenestra*.

D'un point de vue biogéochimique, les effets vitaux différentiels en carbone et en oxygène traduisent donc au premier ordre des différences dans la limitation en carbone, elle-

même fonction de la taille des cellules qui peut être approchée par leur rapport volume sur surface (McClelland et al., 2016; McClelland et al., 2017). Les petites cellules au fort taux de croissance (μ) de type *E. huxleyi* laissent peu de temps au CO_2 (présentant un excès de ^{18}O par rapport aux autres espèces de DIC) incorporé par diffusion passive de s'équilibrer isotopiquement avec le H_2O intracellulaire, le $\delta^{18}\text{O}$ des coccolithes de ces cellules est donc caractérisées par une signature isotopique relativement plus lourde. Lorsque la concentration de CO_2 aqueux du milieu augmente, les cellules sont moins limitées en carbone. Le temps de résidence des espèces du DIC dans le réservoir intracellulaire augmente donc, ce qui laisse plus de temps au CO_2 incorporé de se rééquilibrer avec le H_2O . Ainsi, l'amplitude de l'effet vital en oxygène diminue et la composition isotopique de l'oxygène des coccolithes se rapproche de la composition d'une calcite inorganique minéralisée à l'équilibre (Hermoso et al., 2016a; Hermoso et al., 2016b).

Les biais associés au choix de la valeur d'effet vital sur les SSTs reconstituées seront discutés plus amplement dans le chapitre : **V.1. Biais possibles sur les reconstitutions de températures et de pCO_2 à partir de la géochimie des coccolithes.**

2.3. Reconstitution du $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer au Paléogène

Afin d'interpréter les variations de $\delta^{18}\text{O}$ portées par les fractions purifiées en coccolithes ($\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$) en valeurs de SSTs, il est également primordial d'estimer au mieux le $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer ($\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ ou $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$) à appliquer à l'équation de thermodépendance (**Equation 1**). La reconstitution temporelle et spatiale de ce paramètre n'est pas triviale et implique plusieurs hypothèses sur l'évolution du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de l'océan global (principalement liées à la proportion de glace piégée sous forme de calottes glaciaires) et sur les effets du régime hydrographique de chaque région d'étude.

- Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ de l'océan global

Au cours du Meso-Cénozoïque, les variations du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de l'océan sont principalement dues à la présence ou non de glaces aux pôles. Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ fluctue ainsi depuis des valeurs d'environ -1,0 ‰ pour un monde sans glace de type greenhouse (Shackleton et Kennett, 1975) à des valeurs proches de 0 ‰ pour les périodes actuelles de type icehouse où

il existe des calottes polaires. L'évolution temporelle du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de l'océan global a été évalué à partir du Mg/Ca qui contrairement au fractionnement de l'oxygène, n'est pas sensible à la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$. Ainsi, l'étude combinée du Mg/Ca et du $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$ des foraminifères benthiques des zones de convection profondes aux hautes latitudes a permis d'obtenir une estimation de la variation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de l'océan au cours du Cénozoïque (Lear et al., 2000).

Il apparaît qu'au cours du Paléogène les valeurs reconstituées de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ varient positivement depuis -1,0 ‰ (valeur minimum fixée par Lear et al., 2000) à l'Eocène inférieur jusqu'à environ -0,3 ‰ à l'Oligocène inférieur. Au cours de l'Eocène moyen et supérieur seulement de petits intervalles de valeurs plus positives (entre 48 et 45 Ma et entre 40 et 36 Ma) sont observés ; ils sont interprétés comme l'occurrence de glaciations éphémères (Ehrmann et Mackensen, 1991; Browning et al., 1996; Tripathi et al., 2005). L'EOT, quant à lui, se retrouve bien marqué par une brusque augmentation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ d'environ +1 ‰ suivie d'une diminution de 0,4 ‰ au cours de l'Oligocène inférieur, évolution qui correspond bien à la mise en place de la calotte polaire antarctique à l'EOT, suivie de sa fonte partielle au début de l'Oligocène inférieur (Zachos et al., 2001).

- La variabilité régionale

L'étude de Lear et al. (2000) nous renseigne sur l'évolution à long terme du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de l'océan global mais ne nous donne pas les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ des eaux de surface de nos sites d'étude. La valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ globale doit ainsi être corrigée des effets du bilan hydrologique local (effet du rapport évaporation/précipitation local). Ces variations régionales ont été quantifiées pour l'Eocène inférieur par l'utilisation d'un GCM (6* pCO₂ actuelle) incluant le cycle hydrologique (Tindall et al., 2010) (**Figure III.14**).

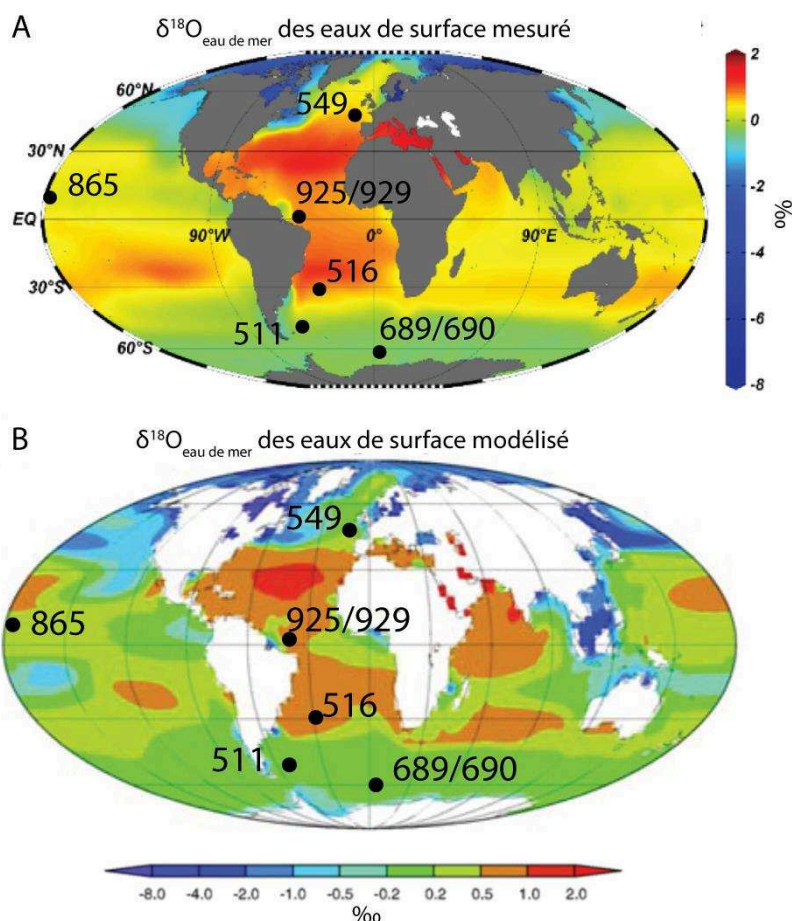


Figure III.14 : Distribution de la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ des eaux de surface. (A) Valeurs mesurées dans les océans actuels (Ocean Data View, <http://odv.awi.de>). (B) Valeurs modélisées pour l'actuel par Tindall et al. (2010). Une bonne correspondance est observée entre les résultats issus de la modélisation et les valeurs mesurées. Cette importante similitude enregistrée valide l'approche de modélisation.

Ce travail illustre que :

- (1) Les résultats de la modélisation sur l'actuel sont cohérents avec les valeurs mesurées (Ocean Data View, <http://odv.awi.de>).
- (2) La répartition des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ (différence entre valeur locale et valeur globale) est très proche entre le Paléogène, le Pliocène (Tindall et Haywood, 2015) et l'actuel (**Figure III.14**).
- (3) Il est donc possible de déterminer ce différentiel local-global pour chaque site étudié
- (4) A partir de l'évolution temporelle du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ globale et en considérant que le différentiel entre local et global est constant, on peut déterminer l'évolution du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ des eaux de surface pour chacun des sites d'étude au cours du Paléogène (**Figure III.15**).

L'emploi de ce correctif constant implique l'hypothèse que les gradients latitudinaux d'évaporation/précipitation n'ont pas sensiblement évolué au cours du Paléogène et ont gardé la même amplitude indépendamment des variations des températures et de la présence de glace aux pôles.

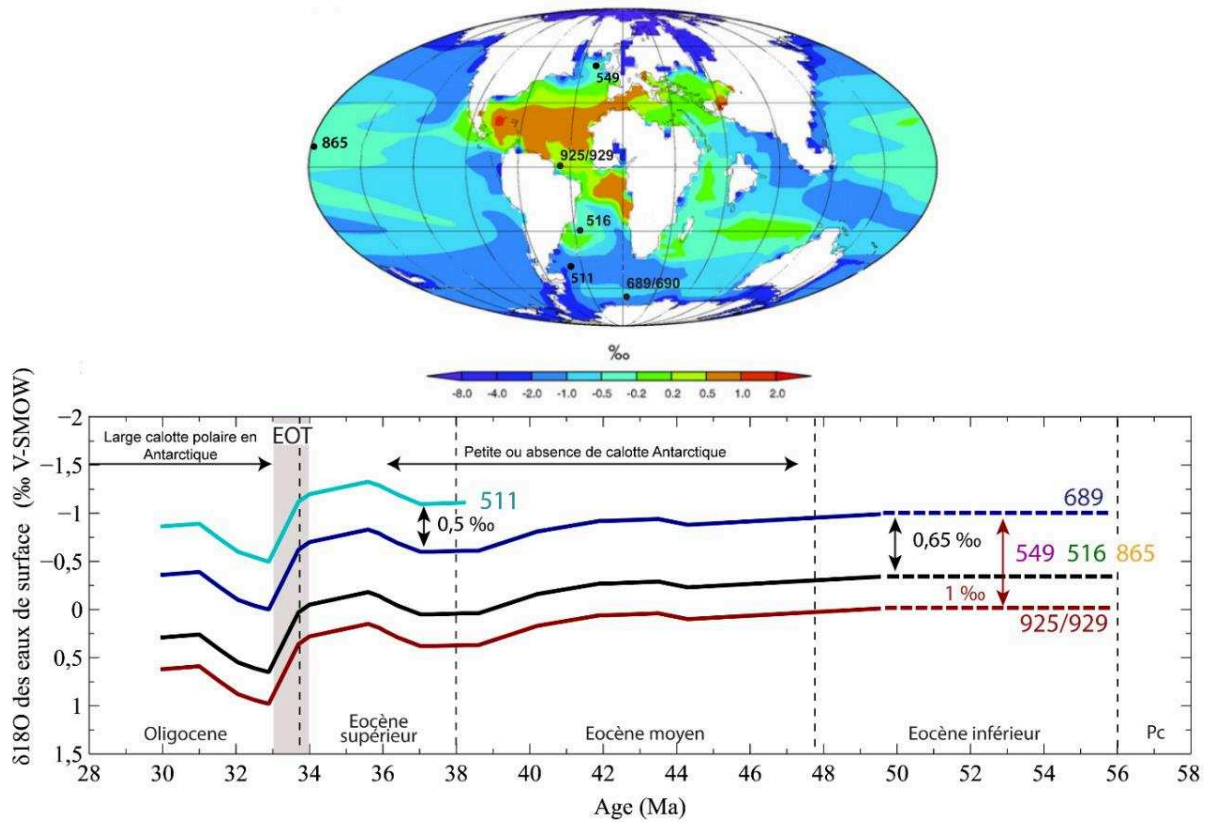


Figure III.15 : Distribution géographique des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ à l'Eocène inférieur (Modifié d'après Tindall et al., 2010). Evolution du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ au cours du Paléogène pour nos différents sites d'études. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ des sites ODP 689/690 sont forcées à -1 ‰ à l'Eocène inférieur et au Paléocène (Données issues de Tindall et al., (2010) et Lear et al., (2000)).

3. Le $\Delta^{13}\text{C}$ des coccolithes : un nouveau paléobaromètre du CO_2

Les effets vitaux en carbone ne sont pas une constante spécifique, ils varient à la fois avec la biodisponibilité en CO_2 aqueux (et donc la pCO_2), et avec plusieurs autres paramètres. En effet, le $\delta^{13}\text{C}$ des coccolithes dépendent également de :

- Du rapport surface sur volume des cellules. Ce rapport peut être approximer par la taille des coccolithes à travers les relations mises en évidence par la « coccoliths size rule » de Henderiks (2008) (cf. chapitre **III.4. Analyse de la taille des cellules**).
- Du taux de croissance (μ). Valeur difficilement estimable pour le Paléogène mais qui peut être approximer par la taille des cellules (Aloisi, 2015).
- Du rapport entre la production inorganique de carbone et la production organique de carbone (PIC/POC). Rapport difficilement estimable pour le Paléogène.
- De la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ du CO_2 ambiant. Cette valeur est inconnue mais a priori identique pour toutes les cellules de coccolithophoridés ayant évolué dans le même milieu.

La calibration du paléobaromètre du CO_2 utilisé dans ce travail provient des résultats de deux études qui ont comparées le signal isotopique de deux espèces de coccolithes *G. oceanica* (petites cellules) et *C. pelagicus* (grosses cellules) à différentes valeurs de DIC/ pCO_2 pour un pH constant (**Figure III.16**). Ces taxons sont proches des *Reticulofenestra* et des *C. pelagicus* que l'on retrouve dans les sédiments paléogènes. D'un point de vue empirique, *G. oceanica* montre des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ constantes alors que *C. pelagicus* varie sur la gamme de DIC/ pCO_2 explorée par les auteurs (Rickaby et al., 2010; Hermoso et al., 2016a). Le $\Delta^{13}\text{C}$ entre *C. pelagicus* et *G. oceanica* dépend donc de la DIC. A partir de ces résultats, une calibration empirique reliant DIC et signal isotopique en carbone des coccolithes a pu être établie (**Equation 2**). Ce nouveau proxy est donc basé sur le différentiel dans la limitation en carbone entre « grosses » et « petites » cellules qui s'enregistre à travers la différence de $\delta^{13}\text{C}$ des gros coccolithes, concentrées dans les fractions 5-8 μm , et des petits coccolithes qui composent les fractions 3-5 μm . L'influence du PIC/POC et du taux de croissance (μ) est difficile à intégrer dans ces calibrations empiriques. Ainsi, bien qu'étant des paramètres importants sur le contrôle de l'amplitude des effets vitaux en carbone, le PIC/POC et μ ne sont pas directement pris en compte dans cette calibration.

Les limites associées à cette méthode seront discutées plus amplement dans le chapitre :
V.1. Biais possibles sur les reconstitutions de températures et de pCO₂ à partir de la géochimie des coccolithes.

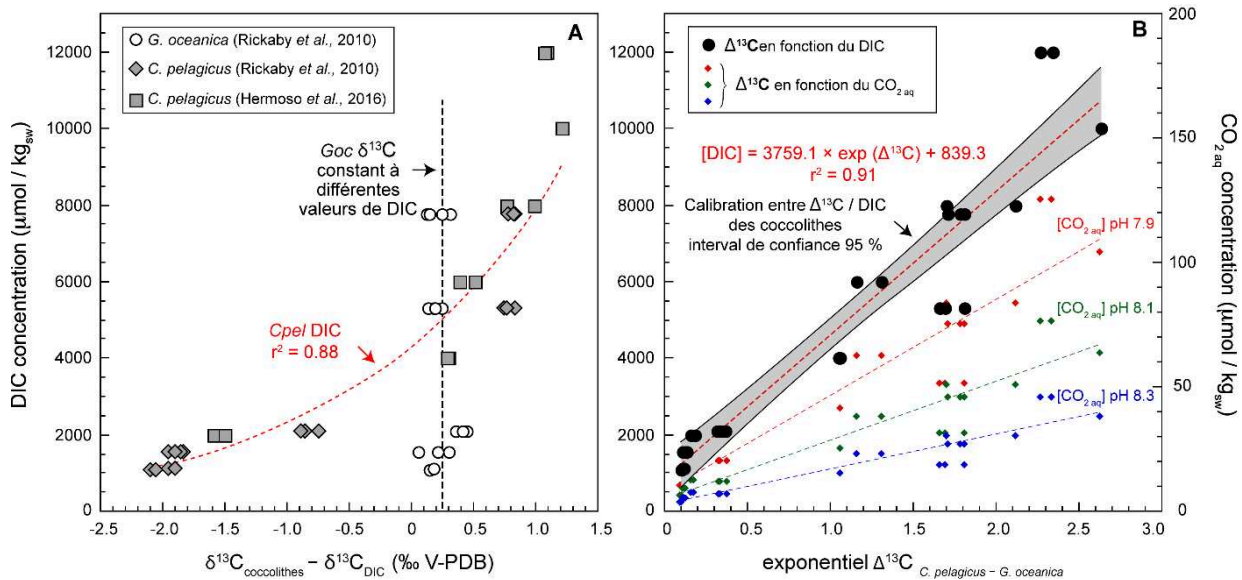


Figure III.16 : Relation issue des cultures entre le signal isotopique en carbone des coccolithes et le niveau de DIC ambiant. (Modifiée d'après Rickaby et al. (2010); Hermoso et al. (2016a); Tremblin et al. (2016)).

$$[\text{DIC}] = 3759,1 * \exp(\Delta^{13}\text{C}) + 839,3$$

Équation 2 : Equation issue des résultats de cultures en milieu contrôlé. Cette équation relie le DIC avec le $\Delta^{13}\text{C}$ de la calcite des coccolithes. Le terme $\Delta^{13}\text{C}$ représente : $\delta^{13}\text{C}_{\text{gros coccolithes}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{petits coccolithes}}$, Unité : ‰ VPDB.

A partir du DIC, il est ensuite possible, grâce aux constantes de dissociation du CO₂ dans l'eau, de la température, la salinité et du pH de convertir ces valeurs en concentration de CO₂ atmosphérique (Zeebe et Wolf-Gladrow, 2001). Les valeurs de températures employées sont issues des résultats issus du $\delta^{18}\text{O}$ des coccolithes, la salinité est considérée constante et de 35. La valeur de pH provient des estimations déjà disponibles dans la bibliographie pour cette époque (Ridgwell, 2005; Pearson et al., 2009). Les valeurs de pCO₂ calculées dans cette étude avec le logiciel CO₂CALC (Robbins et al. 2010 et références associées).

Ce paléobaromètre du CO₂ étant basé sur le $\Delta^{13}\text{C}$ de coccolithes de tailles différentes, il est essentiel d'obtenir pour chaque niveau étudié deux fractions purifiées à coccolithes. Les fractions 5-8 µm étant parfois « polluées » par d'autres nannolithes et/ou Discoaster aux basses

et moyennes latitudes, il n'a pas été possible de reconstruire des valeurs de pCO₂ à partir de cet outil sur tout l'intervalle d'étude et à tous les sites.

4. Analyse de la taille des cellules

Les intensités des effets vitaux sont contrôlées par la limitation en carbone qui dépend en grande partie du rapport entre la surface et le volume des cellules de coccolithophoridés (Hermoso et al., 2016a; McClelland et al., 2017).

Une variation potentielle de la taille des coccolithes et donc des cellules au sein de nos fractions au cours de notre période d'étude pourrait donc impacter les reconstitutions de paléo-DIC ou de températures. En effet, la valeur corrective de l'effet vital à appliquer au signal ($\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}} - ^{18}\text{O}_{\text{VE}}$) est fonction de la taille des cellules, de plus notre nouveau paléobaromètre est basé sur un différentiel de taille, une variation importante de celle-ci au sein même de nos fractions pourrait également en compliquer l'emploi. Ce contrôle est particulièrement important pour les fractions 3-5 μm dominées par les Reticulofenestra car il a été montré que la taille des cellules des Reticulofenestra peut, à l'inverse celles de *C. pelagicus*, changer en fonction de la valeur de pCO₂ (Henderiks et Rickaby, 2007). Or les valeurs de pCO₂ ne sont pas constantes au cours de notre intervalles d'étude (Beerling et Royer, 2011).

Des études ont montré qu'il existe une relation entre la taille des coccosphères et des cellules et le grand axe des coccolithes (Henderiks et Pagani, 2007; Henderiks, 2008). S'il est donc possible de mesurer la valeur de ce grand axe dans nos fractions au cours du temps, il est alors possible d'estimer l'évolution de la taille moyenne des cellules et des coccosphères au cours du temps pour nos différents sites d'études (**Figure III.17**).

Avec pour Reticulofenestra les équations linéaires :

$$D_{\text{sphere}} = 1,02 + 1,42 * L_{\text{Reticulofenestra}}$$

$$D_{\text{cellule}} = 0,55 + 0,88 * L_{\text{Reticulofenestra}}$$

Et pour *Coccolithus* sp. les équations linéaires :

$$D_{\text{sphere}} = 1,10 + 1,53 * L_{\text{Coccolithus sp.}}$$

$$D_{\text{cellule}} = 1,36 + 0,94 * L_{\text{Coccolithus sp.}}$$

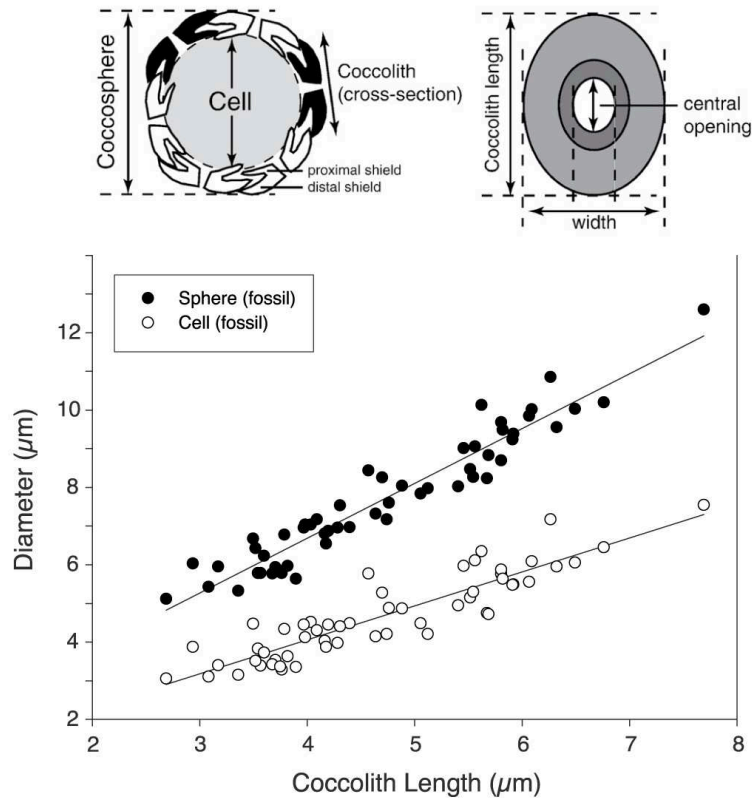


Figure III.17 : Evolution du diamètre des coccosphères (en noir) et du diamètre des cellules (en blanc) pour les *Reticulofenestra* spp. en fonction de la longueur du grand axe des coccolithes. (Modifiée d'après Henderiks et Pagani, (2007) et Henderiks (2008))

Le comptage visuel classique et la mesure du grand axe des coccolithes est difficile et demande un temps d'observation très important afin d'obtenir une valeur statistiquement représentative puisqu'un grand nombre de mesures doit être réalisé sur chacune des fractions d'intérêt. Pour palier à ce problème méthodologique, une procédure d'analyse d'images numériques a été développée au sein du laboratoire Biominéralisation et Environnements Sédimentaires (BES) de l'ISTeP. Ce protocole peut être divisé en 5 étapes. Pour chaque fraction séparée à quantifier, un frottis peu dense (22 ng/mm² max) est réalisé afin de limiter la présence de coccolithes jointifs. Ces frottis sont imagés en lumière polarisée analysée en polarisation circulaire (CPL) grâce à un microscope motorisé Zeiss AxioImager M1 équipé d'une caméra

haute résolution AxioCam MRc5. L'acquisition d'un grand nombre d'images numériques (entre 100 et 300) sans recouvrement permet d'obtenir un nombre statistiquement représentatif de particules présentes dans les fractions. Le traitement numérique automatisé réalisé grâce au logiciel Fiji qui permet une automatisation des tâches détecte les zones sombres de chaque image (background) afin d'isoler les régions d'intérêt plus claires correspondant aux composants sédimentaires biréfringents (les particules carbonatées). Chaque zone d'intérêt est placée dans une image indépendante de petite taille qui peut être traitée indépendamment. Dans un deuxième temps les coccolithes sont identifiés et isolés par une analyse de forme permettant de déterminer si une particule est ovale. Une vérification manuelle des images lors de cette étape de traitement est parfois nécessaire afin d'améliorer la qualité du traitement. En effet, il est possible que le logiciel confonde certaines particules ovales ou circulaires avec des coccolithes et les classe avec ces derniers. Cette vérification est donc particulièrement importante afin de s'assurer que les mesures de biométrie ne seront bien réalisées que sur les coccolithes. Une fois cette classification faite, le grand axe de chaque coccolithe est mesuré.

Ce travail de classification permet en outre d'estimer la pureté en coccolithes de nos échantillons. Il s'avère donc particulièrement utile pour les échantillons où d'autres composants viennent polluer les fractions (Discoaster, fragments de foraminifères, autres nannolithes).

5. La porosité interne des foraminifères planctoniques

Un autre paramètre, morphologique celui-là, a été testé à titre exploratoire au cours de ce travail de thèse : la variation de la porosité interne des foraminifères planctoniques. Ce travail est le fruit de l'encadrement de deux étudiants : Yassine Azzimani (M1 - 2017) et Beatrice Below (M2 - 2018). L'étude de la porosité interne des foraminifères planctoniques impliquant un état de préservation suffisant de ces organismes, ce paramètre n'a pu être testé que sur deux sites d'étude : le site austral ODP 689/690 et le site DSDP 549, où la préservation est considérée comme bonne à moyenne pour notre intervalle d'étude.

Les pores sont des perforations des tests hyalins des foraminifères de l'ordre de 2 à 10 μm de diamètre. Les pores sont créés par la résorption de la calcite précédemment déposée au niveau de certains sites de la paroi du test. Si leur fonction reste très peu documentée, les regroupements de mitochondries près des pores suggèrent un rôle dans les échanges gazeux (Burke et al., 2018). En 1968, Bé montre que la porosité de différentes espèces de foraminifères planctoniques semble homogène au sein de mêmes ceintures climatiques latitudinales (**Figure**

III.18) (Bé, 1968). La porosité interne de ces organismes pourrait donc servir d'indicateur climatique (Frerichs et al., 1972; Fisher et al., 2003; Desmares et al., 2016). La porosité représente la surface occupée par les pores sur une portion de test. Elle est contrôlée à la fois par la taille des pores et par leur densité. Si la taille, la forme et la répartition des pores sont relativement constantes au sein d'une même espèce à un temps donné (ces paramètres peuvent changer en fonction des changements environnementaux), d'importantes variations peuvent être observées entre les familles et les genres (Bé, 1980).

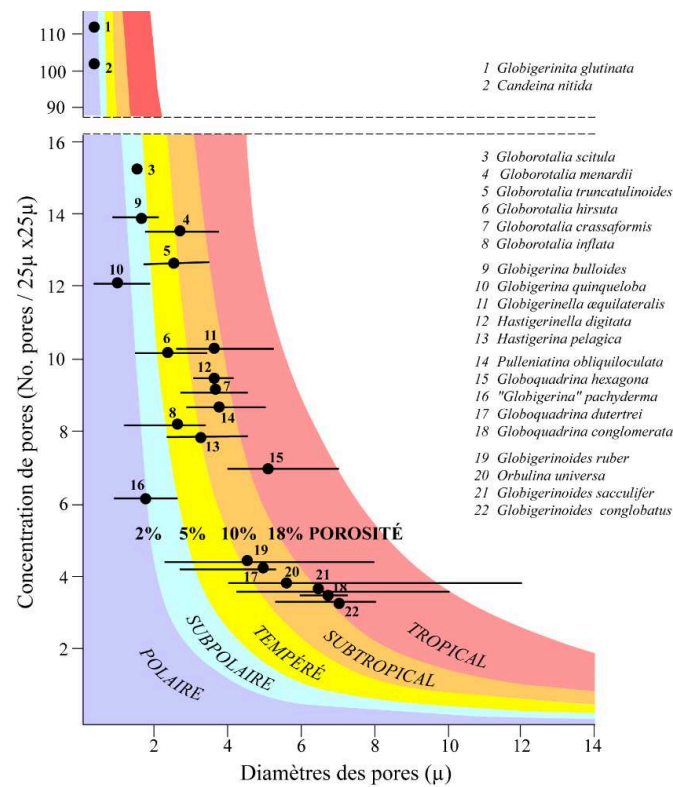


Figure III.18 : Porosité interne de 22 morpho-espèces de foraminifères planctoniques actuels en fonction des ceintures climatiques. Les limites de couleur entre les différents domaines correspondent aux isoporosités 2, 5, 10 et 18% (Modifiée d'après Bé (1968)).

L'avantage de cette méthode est qu'étant basée sur une réponse physiologique aux paramètres environnementaux, elle est indépendante des proxys géochimiques et des incertitudes qui leur sont propres. Même s'il n'existe pas encore d'équation de transfert direct entre la porosité et la température, lorsque la température augmente le diamètre, la densité des pores et donc la porosité augmente. Cependant, parmi ces deux variables il semble que le diamètre de pores est le principal facteur qui contrôle la porosité (Burke et al., 2018). La densité de pores serait également influencée par la salinité : une augmentation de salinité faisant

diminuer la densité de pores (Bijma et al., 1990). La comparaison entre les valeurs de la porosité (porosité, diamètre moyen des pores et densités de pores) et le signal isotopique de ces mêmes foraminifères planctoniques permet de discuter du signal (température, salinité...) porté par les deux proxies.

Au cours des travaux des étudiants de Master (Azzimani, 2017; Below, 2018) l'espèce cible est une forme globuleuse à test trochospiralé : *Subbotina linaperta*. Cette espèce présente une large répartition stratigraphique (50 Ma à 33 Ma) permettant son étude sur tout l'Eocène. Cette espèce cosmopolite est présente en abondance à toutes les latitudes. De plus, des analyses isotopiques ont déjà été réalisées sur cette archive aux sites ODP 689/690 (Mackensen et Ehrmann, 1992). *S. linaperta* est une forme de thermocline (Olsson et al., 2006); son étude nous renseignera donc sur l'évolution des températures de subsurface. Il aurait été pertinent de comparer l'évolution de la porosité de ces formes de thermocline à celle de formes de surface parmi les *Morozovella*. L'étude de ces formes de surfaces aurait également permis la comparaison directe inter-proxies entre le signal isotopique des foraminifères planctoniques et des coccolithes. Malheureusement, très peu de spécimens de *Morozovella* ont été retrouvés au niveau de nos sites d'étude (hormis le site Pacifique ODP 865 où ce genre est particulièrement abondant). Si la porosité des foraminifères change au cours de l'ontogénèse, celle-ci se stabilise au stade adulte (Hemleben et al., 1989). Les spécimens sélectionnés doivent donc être autant que possible dans la même gamme de taille ($300 \mu\text{m} \pm 50 \mu\text{m}$) et la porosité sera toujours mesurée sur la dernière loge (**Figure III.19**).

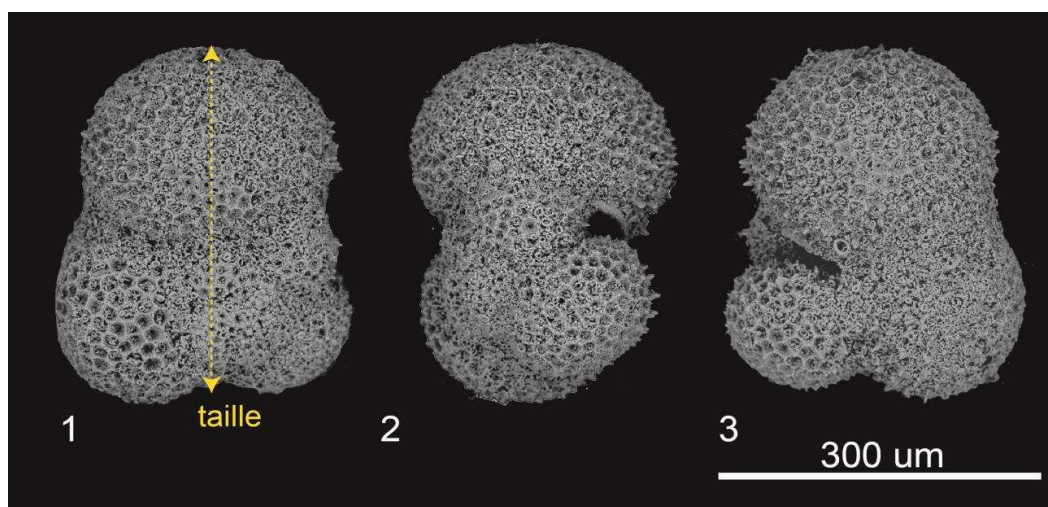


Figure III.19 : Images au microscope électronique de paillasse d'une *Subbotina linaperta* (face spirale) du site ODP 690 (52,4 Ma). La préservation est considérée comme modérée à bonne. En jaune : mesure de la taille du foraminifère (Photo de Yassine Azzimani (M1)).

La dernière loge est désolidarisée du reste du test en utilisant une aiguille ou une lamelle de verre. Les fragments de cette loge sont ensuite prélevés et photographiés au microscope électronique Hitachi tabletop SEM TM3000 (Laboratoire CR2P). Les images sont ensuite analysées grâce au logiciel JmicroVision (**Figure III.20**). Les paramètres alors obtenus sont l'aire de la surface analysée (μm^2), le nombre de pores dans cette surface et le diamètre de chacun de ces pores. Afin de comparer nos résultats avec ceux déjà existant provenant du travail de (Bé, 1968) une surface de référence de $625 \mu\text{m}^2$ a été sélectionnée. Les pores sont identifiés par nuances de gris par le logiciel, les surfaces les plus sombres sont alors assignées à une classe correspondant aux pores.

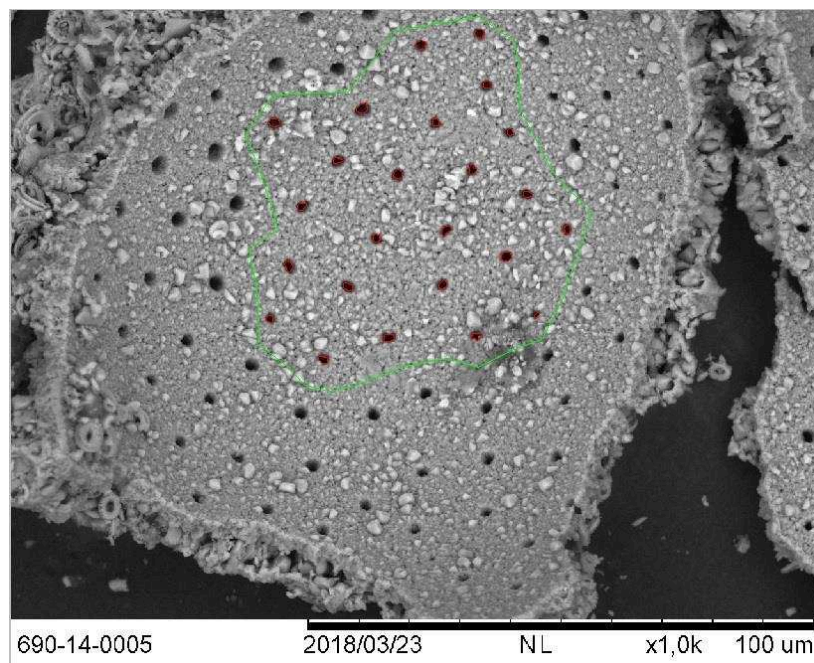


Figure III.20 : Image de la porosité interne de *S. linaperta* du site ODP 690 (49,6 Ma). Contour vert : Polygone défini manuellement. En rouge : porosité estimée à partir du seuillage de gris (Below, 2018).

Le bon seuillage par nuances de gris du logiciel est systématiquement vérifié pour chaque photographie avant de lancer le calcul du pourcentage de porosité. Ce pourcentage correspond à l'espace occupé par les pores par rapport à la surface analysée. La répétition des analyses sur le même fragment indique une erreur de 0,5 % sur le pourcentage de porosité entre les mesures (Desmares et al., 2016). Aucune erreur sur le nombre de pores n'est observée, la source d'erreur réside dans le calcul de l'aire des pores qui est fonction du seuillage proposé

par le logiciel et acceptée par l'utilisateur. Le logiciel propose alors une porosité moyenne mais les paramètres de la porosité peuvent ensuite être calculés :

$$\text{Densité de pores} = \frac{\text{nombre de pores par polygone} \times 625}{\text{surface du polygone}}$$

Et la formule du diamètre de pore qui en résulte :

$$\text{Diamètre}_{\text{moyen}} (\mu\text{m}) = \sqrt{\left(\frac{625 \times \frac{\text{porosité}}{100} \times 4}{3.14 \times \text{Densité de pores}}\right)}$$

Chapitre IV :

Résultats

1. Composition des échantillons sédimentaires	143
1.1. Séparations granulométriques	143
1.2. Evolution de la taille des coccolithes	155
2. Les isotopes stables des fractions séparées	159
2.1. Isotopes stables de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$)	159
2.2. Isotope stable du carbone ($\delta^{13}\text{C}$)	167
3. La porosité interne des foraminifères planctoniques	174
4. Reconstitutions des SSTs et des pCO₂ atmosphériques cours du Paléogène	176
4.1. Les températures des eaux de surface (SST)	176
4.2. Les pCO ₂ atmosphérique au Paléogène	182

IV. Résultats

1. Composition des échantillons sédimentaires

1.1. Séparations granulométriques

1.1.1. Composition et pureté des fractions séparées

Parmi les 136 échantillons ont été étudiés, 42 correspondent aux sites ODP 925/929, 18 aux sites DSDP 549/549A, 27 au site DSDP 516, 8 au site ODP 511, 24 aux sites ODP 689/690 et 19 au site pacifique ODP 865. Le protocole de séparation précédemment décrit a été appliqué à nos échantillons et a permis d'isoler les différents constituants du sédiment. Seuls 18 niveaux stratigraphiques n'ont pas été traités de la même manière (9 du site ODP 929 et 9 du site ODP 865). Sur ces derniers, l'étape avec la membrane à 5 μm n'a pas été réalisée afin de raccourcir le temps de filtration. La fraction 3-8 μm représente donc un bulk à coccolithes de tailles hétérogènes. Les fractions non purifiées en coccolithes ou présentant un mauvais état de préservation ont été analysées, mais systématiquement écartées de notre étude.

Afin de vérifier la qualité et la pureté de chaque fraction isolée, un frottis a systématiquement été observé au microscope. L'observation de nos différentes fractions séparées de dégager ce schéma général :

- Les fractions $> 160 \mu\text{m}$ sont composées de foraminifères et d'agrégats qui n'ont pas été désagrégés au cours de la première étape de filtration. La présence de ces agrégats s'explique par le fait que, afin de ne pas briser les foraminifères planctoniques présents dans ces fractions qui pourraient ensuite polluer les fractions inférieures à coccolithes, la puissance des ultrasons et le temps de filtration sur toile à 20 μm ont été minimisés. Les foraminifères planctoniques analysés ont été prélevés au sein de ces fractions.
- Les fractions $> 20 \mu\text{m}$ sont principalement constituées de fragments de foraminifères et de petits foraminifères (**Figure IV.1**). Selon le niveau stratigraphique et le site, ces fractions peuvent également être constituées d'une part variable de dinoflagellés

calcaires (calcisphères). Enfin, une part importante de bio-silice est également observée à l'Eocène supérieur et à l'Oligocène dans les sites de hautes latitudes (ODP 511 et ODP 689/690).

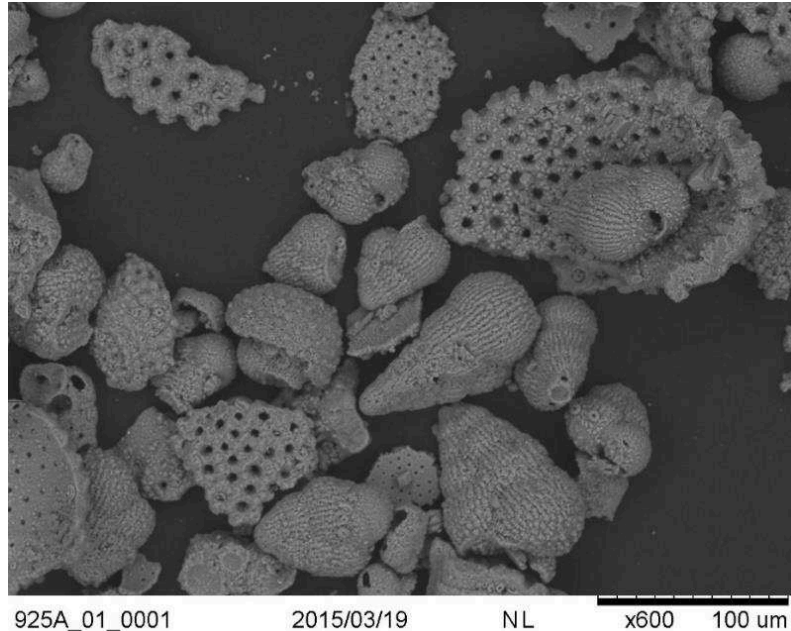


Figure IV.1: Image prise au MEB de paillasse d'une fraction 20–160 μm du site ODP 925 (29,9 Ma). Cette fraction est composée de petits foraminifères planctoniques trisériés et de fragments de loges de foraminifères planctoniques.

Les fractions inférieures à 20 μm représentent les fractions d'intérêt principal pour notre étude. C'est dans ces fractions que les coccolithes ont le plus de chances d'être concentrés.

- La composition des fractions 8-20 μm varie énormément d'un site à l'autre. Aux sites ODP 925/929, ODP 865 et DSDP 516 de basses latitudes, ces fractions comportent de nombreux petits fragments de foraminifères et une importante proportion de Discoaster. A l'inverse, aux hautes latitudes (Sites ODP 689/690 et DSDP 549), celles-ci peuvent être enrichies en gros coccolithes (essentiellement de grosses Reticulofenestra) (**Figure IV.2**).

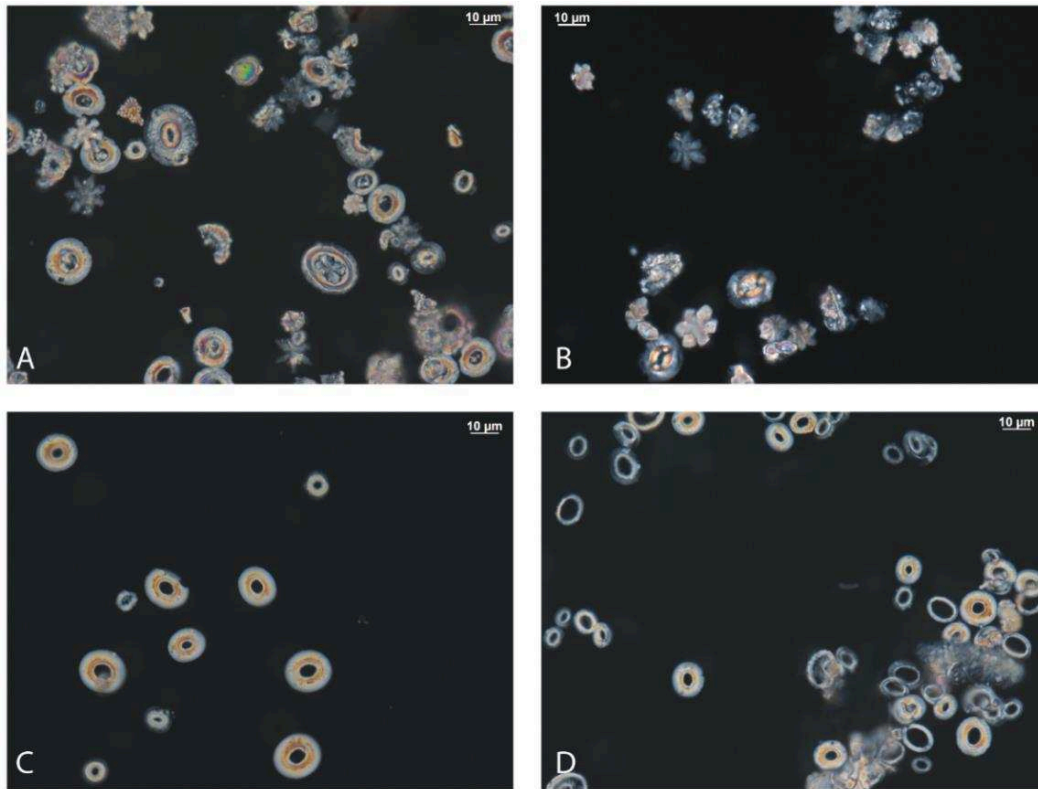


Figure IV.2 : Photographie au microscope électronique à fort grossissement de la composition des fractions 8-20 µm. (A) Site DSDP 516 (41,8 Ma). (B) Site ODP 925 (38,5Ma). (C) Site DSDP 549 (31,9 Ma). (D) Site ODP 689 (34,2 Ma).

- Les fractions 5-8 µm sont, elles, constituées de gros coccolithes, principalement des *C. pelagicus* et de grosses *Reticulofenestra*. Bien que la grande majorité de ces fractions soient principalement composées de coccolithes celles-ci peuvent ponctuellement être polluées par de petits fragments de foraminifères. Les fractions 5-8 µm des échantillons des basses et moyennes latitudes (ODP 925/929, ODP 865 et DSDP 516) peuvent également être polluées au cours de l'Eocène inférieur et moyen par des *Discoaster* de petite taille qui n'ont pas été retenus dans la fraction supérieure (8-20 µm).
- Les fractions 3-5 µm sont composées en grande majorité d'un assemblage de petits coccolithes : des *Reticulofenestra*, et une proportion variable de petits *C. pelagicus* (**Figure IV.3**). Les *Reticulofenestra* de la lignée des *Noelaerhabdaceae*, sont des organismes à petites cellules, ancêtres des *G. oceanica* actuels. *Reticulofenestra* regroupe des espèces elliptiques à sub-circulaires avec une aire centrale largement ouverte et sans fentes sur le disque distal (Hay et al., 1966). La morphologie relativement simple de ce genre rend la subdivision en espèces problématique, si bien que dans la pratique on les distingue surtout en fonction de leur taille (Young et al.,

2003). Les *C. pelagicus* sont des coccolithes élliptiques avec une aire centrale ouverte ou recouverte par une barre disjointe sur la surface proximale.

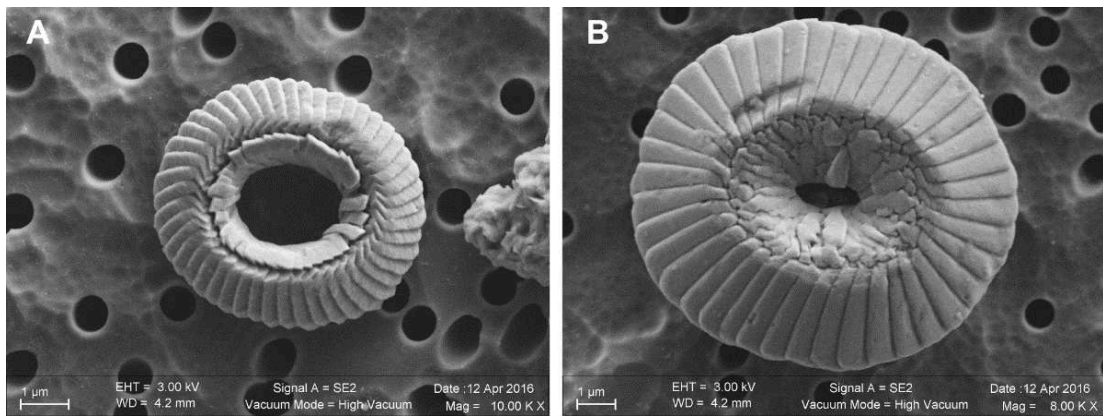


Figure IV.3 : Image MEB de : (A) *Reticulofenestra* et (B) *C. pelagicus* du site ODP 925 (Tremblin et al., 2016).

Les polluants principaux de ces fractions sont d'autres petits nannolithes : les *Fasciculithus* et les *Sphenolithus* qui peuvent être retrouvés en proportion variable selon le site et le niveau stratigraphique étudié. Ces organismes représentent des groupes éteints d'organismes unicellulaires phytoplanctoniques dont les structures ne peuvent être directement liées aux coccolithes. Ils sont donc classés dans les incertae sedis. Tout comme les coccolithophoridés, ces algues vivaient certainement dans les premiers mètres de la tranche d'eau. L'impact sur le signal isotopique de nos fractions est difficile à estimer, aucune fraction pure composée de ces organismes n'ayant pu être obtenue.

- Les fractions inférieures à 3 µm sont constituées d'une proportion variable de petits coccolithes et de nombreuses particules carbonatées difficiles à déterminer (**Figure IV.4**). Bien que comprenant des coccolithes ces fractions ne seront pas interprétées en termes de températures car il est difficile de quantifier la proportion relative et l'impact sur le signal de ces différents composants.

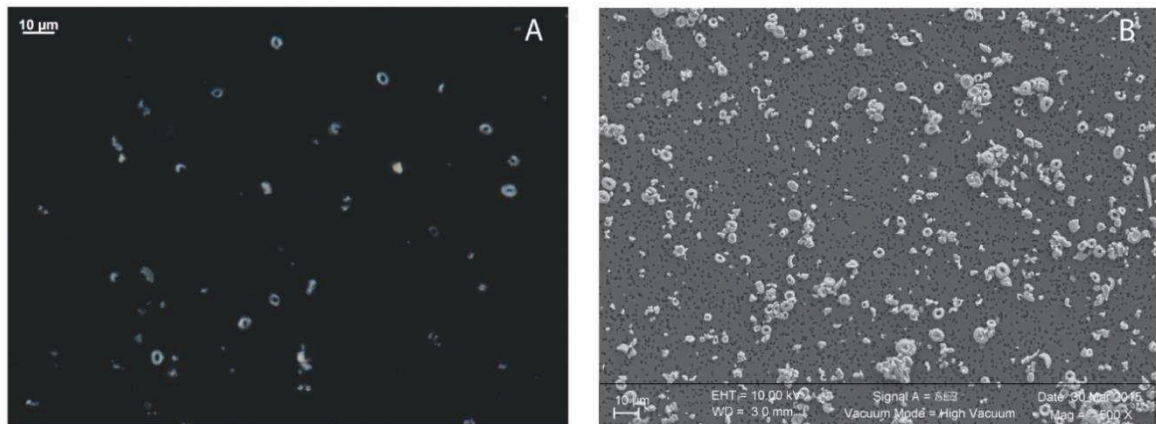


Figure IV.4 : Photographies au microscope optique (A) et au MEB (B) d'une fraction inférieure à 3 µm. Fraction issue du site ODP 925 (33,9 Ma). Cette fraction est constituée d'un assemblage hétérogène de très petits coccolithes et d'une proportion variable de particules difficilement identifiables.

Dans ce schéma général le site ODP 511 fait figure d'exception. En effet, les sédiments de ce site sont constitués de boues siliceuses faiblement carbonatées. Les différentes fractions sont donc largement composées de restes d'organismes siliceux (diatomées et radiolaires). La partie carbonatée des fractions d'intérêts, 3-5 µm, 5-8 µm et 8-20 µm est cependant systématiquement composée en grande majorité de coccolithes (**Figure IV.5**). Peu de fragments de foraminifères ou d'autres nannolithes viennent polluer ces fractions.

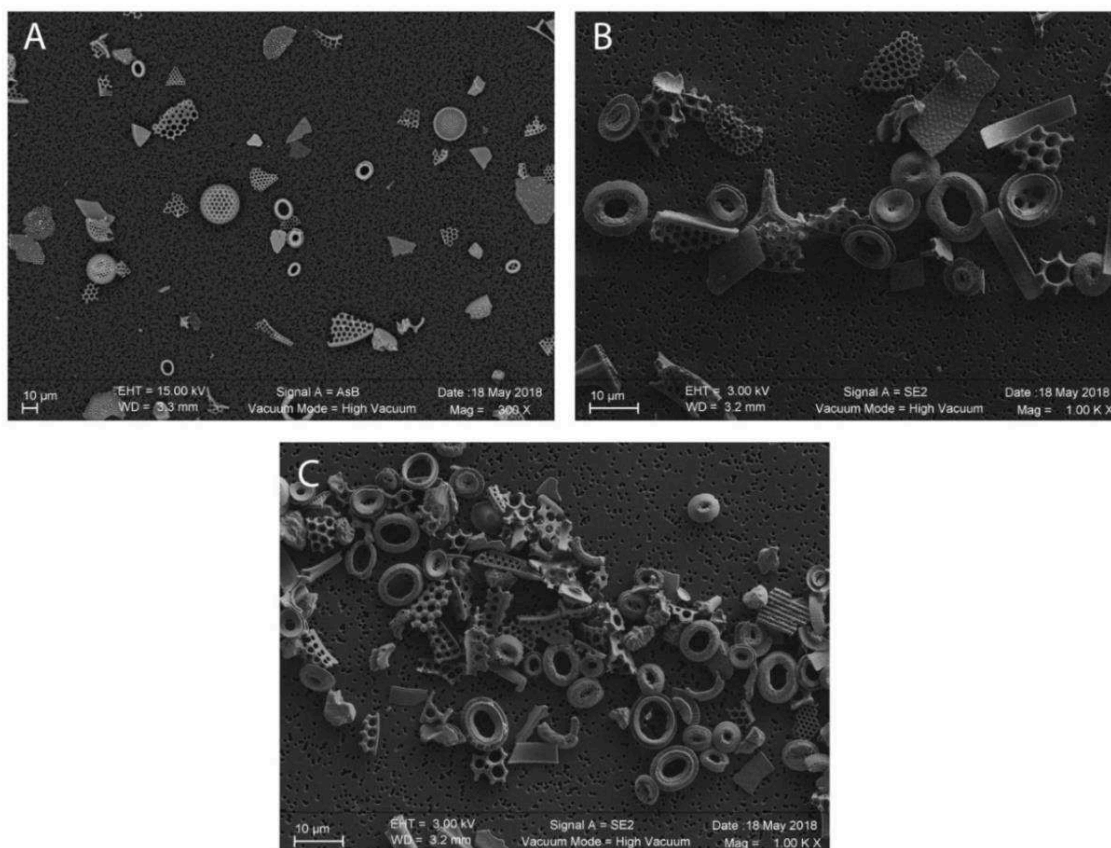


Figure IV.5 : Images au MEB de différentes fractions séparées au site ODP 511 (31,6 Ma). (A) fraction 3-5 µm. (B) fraction 5-8 µm. (C) fraction 8-20 µm. L'assemblage est essentiellement constitué de restes d'organismes siliceux. La partie carbonatée est représentée par des coccolithes qu'il sera possible d'analyser.

Les fractions sont considérées comme pures lorsque les coccolithes représentent 80 % ou plus de l'assemblage (**Figure IV.6**). Lorsque la proportion de coccolithes est supérieure à 65 %, les échantillons sont considérés comme très purifiés et le signal porté par ces fractions sera inclus dans nos interprétations. Les échantillons présentant moins de 50% de coccolithes sont eux exclus (**Figure IV.6**). Finalement sur 136 échantillons, seulement 124 échantillons seront étudiés dans le reste de ce travail.

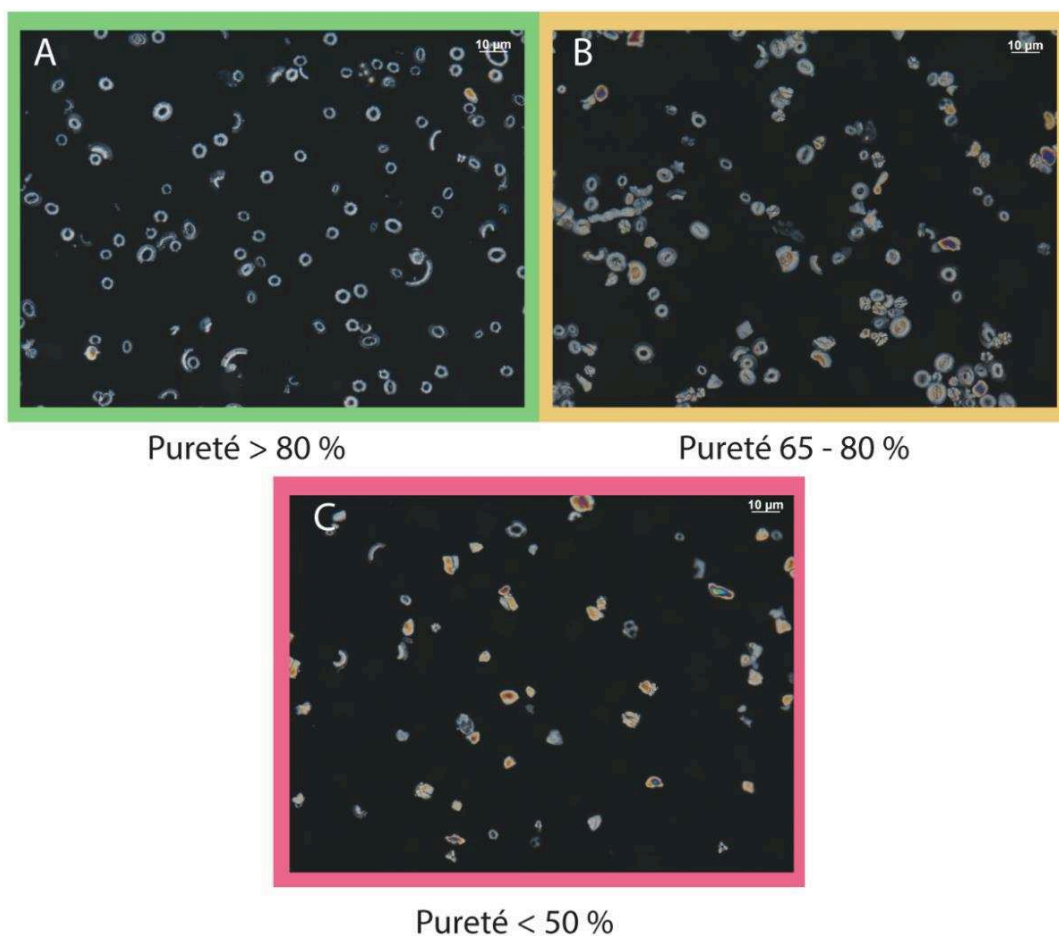


Figure IV.6 : Photographies en microscopie optique présentant les puretés typiques des fractions obtenues. (A) Cadre vert : fraction 3-5 µm du site ODP 689 (38,2 Ma) extrêmement purifiée en coccolithes (>80%). (B) Cadre jaune : fraction 3-5 µm du site DSDP 516 (36,6 Ma) très enrichie en coccolithes (65 – 80%). (C) Cadre rouge : fraction 3-5 µm du site DSDP 516 (42,2 Ma) non purifiée en coccolithes (< 50%).

Pour l'ensemble des sites, la fraction 3-5 µm est la plus enrichie en coccolithes, et ce, sur tout l'intervalle d'étude (**Figure IV.9**). Seuls quelques niveaux stratigraphiques de l'Eocène moyen et inférieur des basses et moyennes latitudes sont pollués par une proportion variable d'autres nannolithes carbonatés. Les valeurs de températures présentées seront surtout estimées à partir du $\delta^{18}\text{O}$ des fractions 3-5 µm et en moindre mesure à partir des fractions 3-8 µm. Quelques données complémentaires issues des fractions 5-8 µm seront également présentées lorsque ces fractions sont suffisamment enrichies en coccolithes.

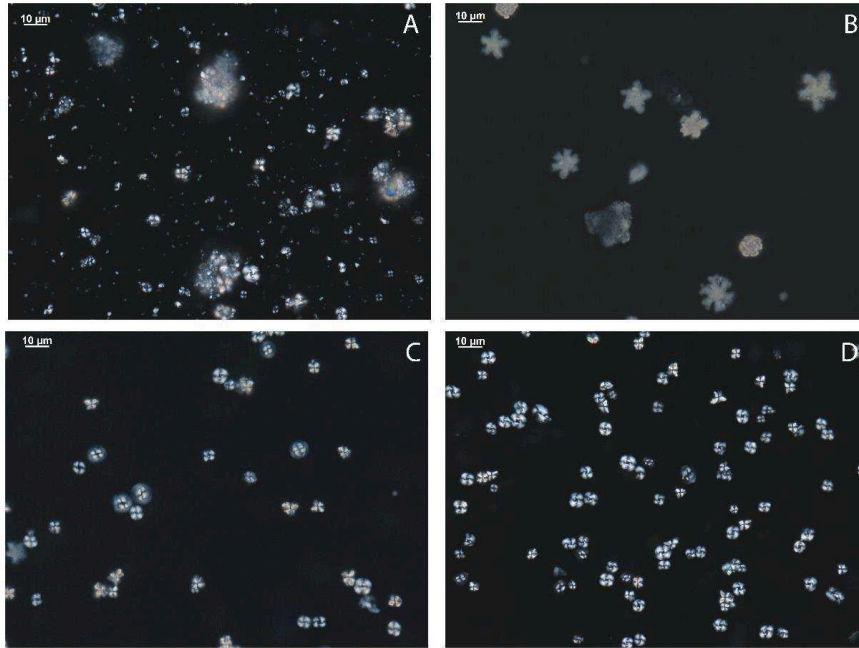


Figure IV.7 : Photographies de frottis issus de la séparation d'un sédiment oligocène du site ODP 925 (31 Ma). (A) Bulk composé d'un mélange hétérogène de particules carbonatées. (B) Fraction 8-20 μm composée principalement de fragments de foraminifères et de Discoaster. (C) Fraction 5-8 μm : Fraction enrichie en coccolithes, principalement composée de *C. pelagicus*. (D) Fraction 3-5 μm fraction enrichie en petits *Reticulofenestra*. La fraction la plus purifiée en coccolithes est la fraction 3–5 μm .

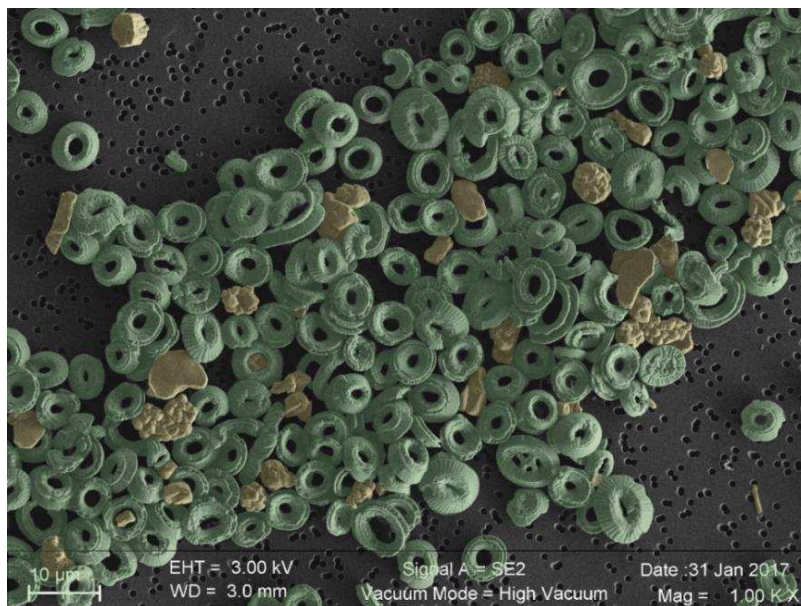


Figure IV.8 : Image MEB issue de sédiments de l'Eocène inférieur (52 Ma) du site ODP 690 attestant de la bonne préservation et de la pureté en coccolithes des fractions 3-5 μm (>80 %). En vert : coccolithes, en jaune : polluants, principalement constitués de fragments de foraminifère, d'autres nanofossiles ou d'argile.

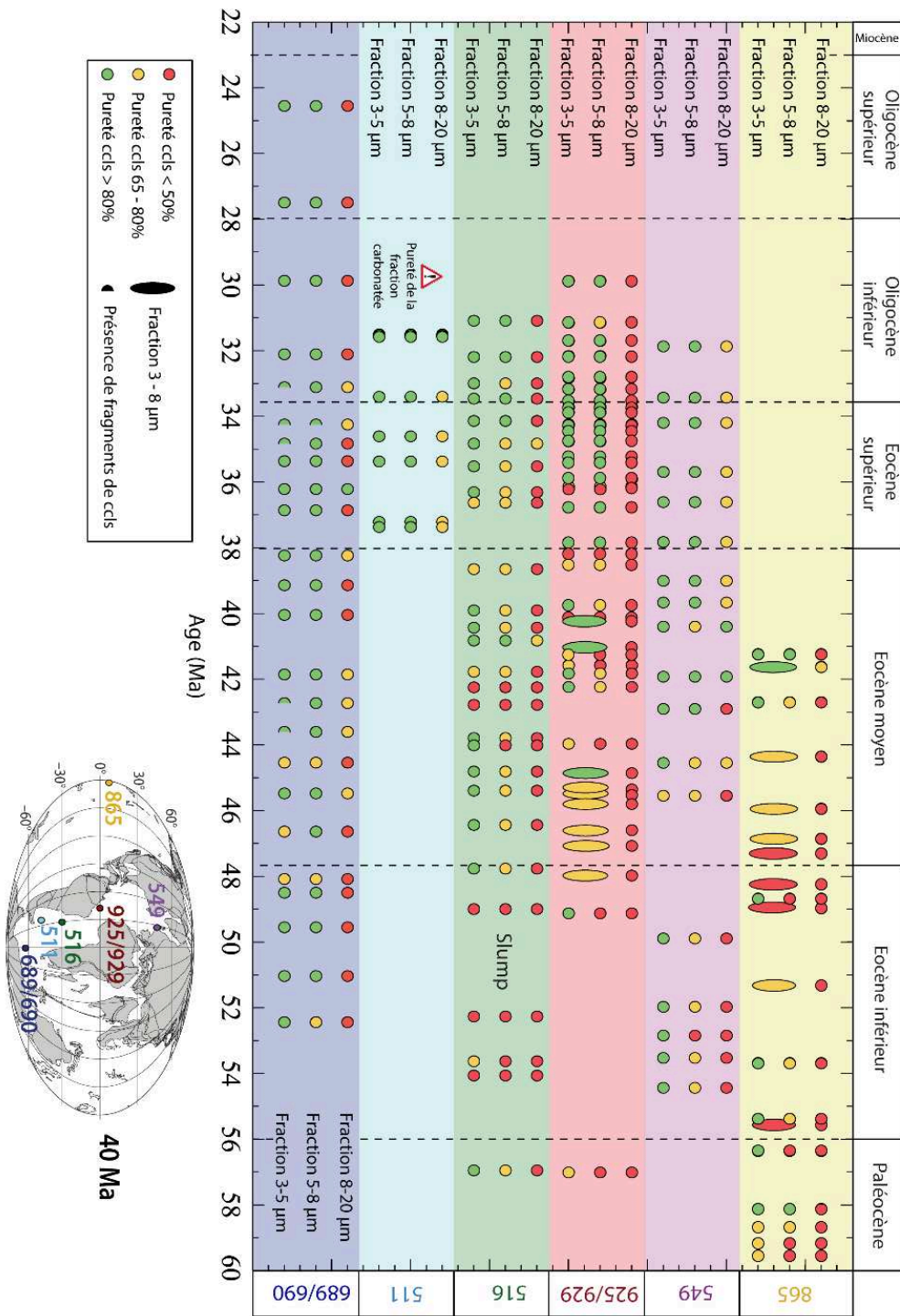


Figure IV.9 : Bilan de l'évaluation des puretés des fractions séparées 3-5 µm, 5-8 µm, 8-20µm obtenues. La pureté des fractions est moins bonne aux basses latitudes à l'Eocène moyen et inférieur. Les fractions 3-5 µm sont celles qui sont les plus pures en coccolithes pour l'ensemble de nos sites d'études. Au niveau du site ODP 689, des fragments de gros coccolithes viennent ponctuellement polluer la fraction inférieure (3-5 µm) au cours de l'Eocène supérieur et de l'EOT. La pureté estimée au site ODP 511 (et ODP 689 pour l'Oligocène) représente la pureté en coccolithes de la fraction carbonatée qui sera analysée.

1.1.2. Pourcentage en masse des différentes fractions

Grâce aux pesées des différentes fractions, il est possible d'estimer l'importance relative de chacune de celles-ci au cours de notre intervalle d'étude pour chacun de nos sites (**Figure IV.10 et Tableau IV.1**). En première approximation (i.e. en négligeant la variabilité de la teneur en carbonate des fractions séparées) ce pourcentage permet d'estimer l'évolution de la production primaire. Les fractions 3-5 μm et 5-8 μm étant principalement constituées de nannofossiles calcaires et les fractions >160 μm et 20-160 μm de foraminifères planctoniques et de leurs fragments (hormis au site ODP 511 où les sédiments sont principalement composés d'organismes siliceux) (**Annexe 1**).

Il apparaît que les fractions inférieures à 3 μm , composées d'une proportion variable de petites particules difficiles à identifier et de très petits coccolithes, constituent l'essentiel du sédiment initial (bulk). A l'inverse, les fractions très enrichies en coccolithes (fractions 3-5 μm et 5-8 μm) qui portent le signal environnemental primaire de cette étude ne représentent qu'une petite partie du sédiment total. En moyenne, ces deux fractions représentent 22 % du sédiment aux sites 689/690, 25 % au site ODP 549, 28 % au site DSDP 516 et seulement 11 % aux sites ODP 925/929 (**Figure IV.10 et Tableau IV.1**). Il n'existe pas de relation claire entre proportion de coccolithes et de foraminifères planctoniques dans nos fractions permettant de mettre en évidence un changement de la production primaire au cours du temps. De même, aucun changement important dans la répartition en masse des différentes fractions n'est observé au cours des différents événements paléoclimatiques du Paléogène (EECO, MECO ou EOT).

Il est à noter qu'un biais sur le pourcentage de masse existe pour les fractions >160 μm des sites de basses latitudes DSDP 516 et ODP 925/929. Le pourcentage en masse de ces fractions est artificiellement augmenté. Ce biais provient du fait que de nombreux agrégats composés de petites particules sont pris en compte dans la masse finale de ces fractions.

Sites	689/690	511	516	925/929	549
Pourcentage massique moyen des fractions cible 3-5 μm	15 %	10 %	16 %	5 %	18 %
Pourcentage massique moyen des coccolithes des fractions 3-5 μm et 5-8 μm	22 %	15 %	28 %	11 %	25 %
Pourcentage massique moyen des coccolithes des fractions inférieures à 3 μm , 3-5 μm et 5-8 μm	66 %	60 %	56 %	36 %	67 %

Tableau IV.1 : Tableau présentant les moyennes du pourcentage en masse de la fraction cible à coccolithes (3-5 μm) ainsi que le pourcentage en masse total des coccolithes au sein du « bulk » pour les différents sites d'étude de l'Océan Atlantique. La dernière ligne du tableau représente le pourcentage massique moyen des fractions fines principalement constituées de coccolithes.

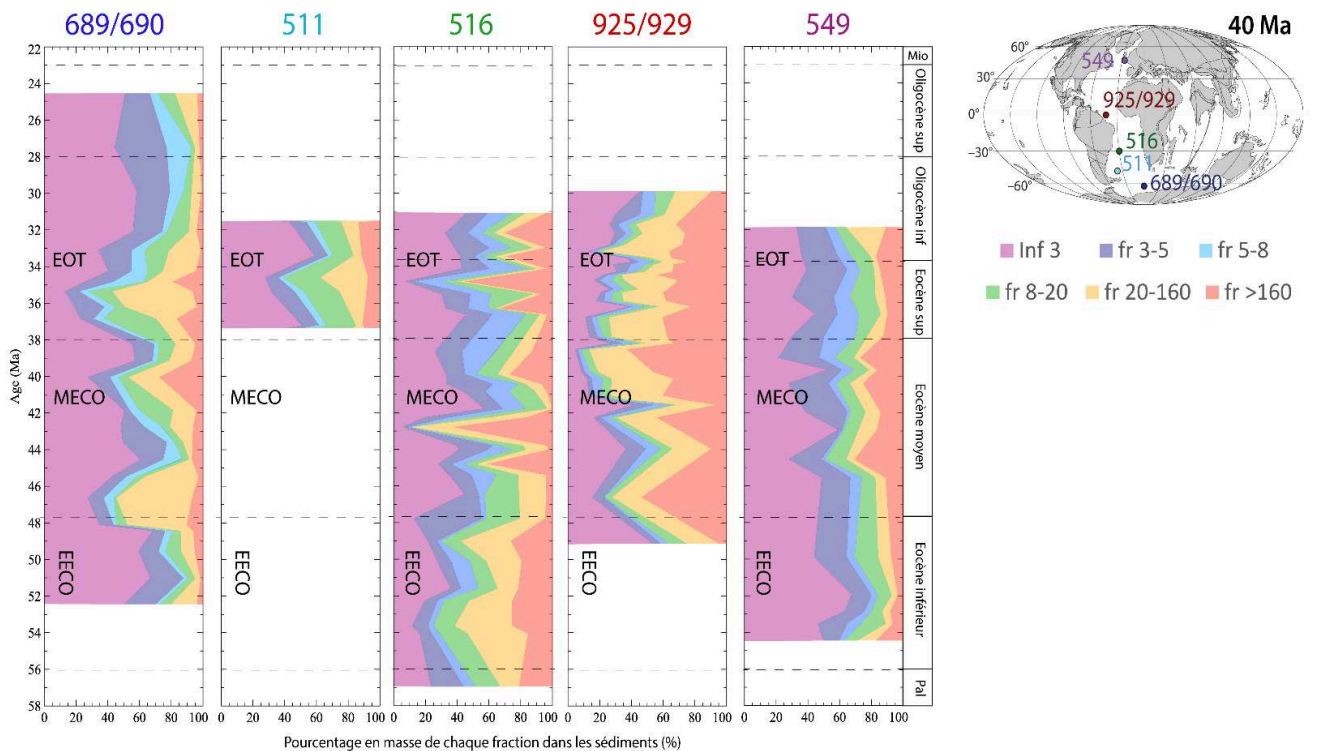


Figure IV.10 : Pourcentage en masse de chacune des fractions séparées pour les sites atlantiques. Les fractions à coccolithes 3–5 μm et 5–8 μm , ne représentent qu'une petite partie du sédiment total. Les fractions inférieures à 3 μm dominent largement la composition du sédiment aux différents sites d'étude. Aucun changement important dans la distribution de la masse des différentes fractions n'est observé au cours de l'EECO ou de l'EOT.

1.1.3. Préservation des foraminifères planctoniques

Aux basses et moyennes latitudes, les foraminifères planctoniques sont très mal préservés en comparaison des coccolithes et présentent systématiquement un aspect « frosty ». Au niveau des sites équatoriaux ODP 925/929 et tropicaux DSDP 516, l'état de préservation des foraminifères est particulièrement mauvais. En revanche aux hautes latitudes (sites ODP 689/690 et DSDP 549), même s'il ne correspond pas à un aspect strictement « glassy », la préservation est bonne (**Figure IV.11**). Plusieurs spécimens de *S. linaperta* ont donc été prélevés pour analyses. Quatorze niveaux pour les sites ODP 689/690 et onze pour le site DSDP 549 ont été analysés. Les résultats isotopiques issus de ces échantillons seront présentés avec le reste du jeu de données.

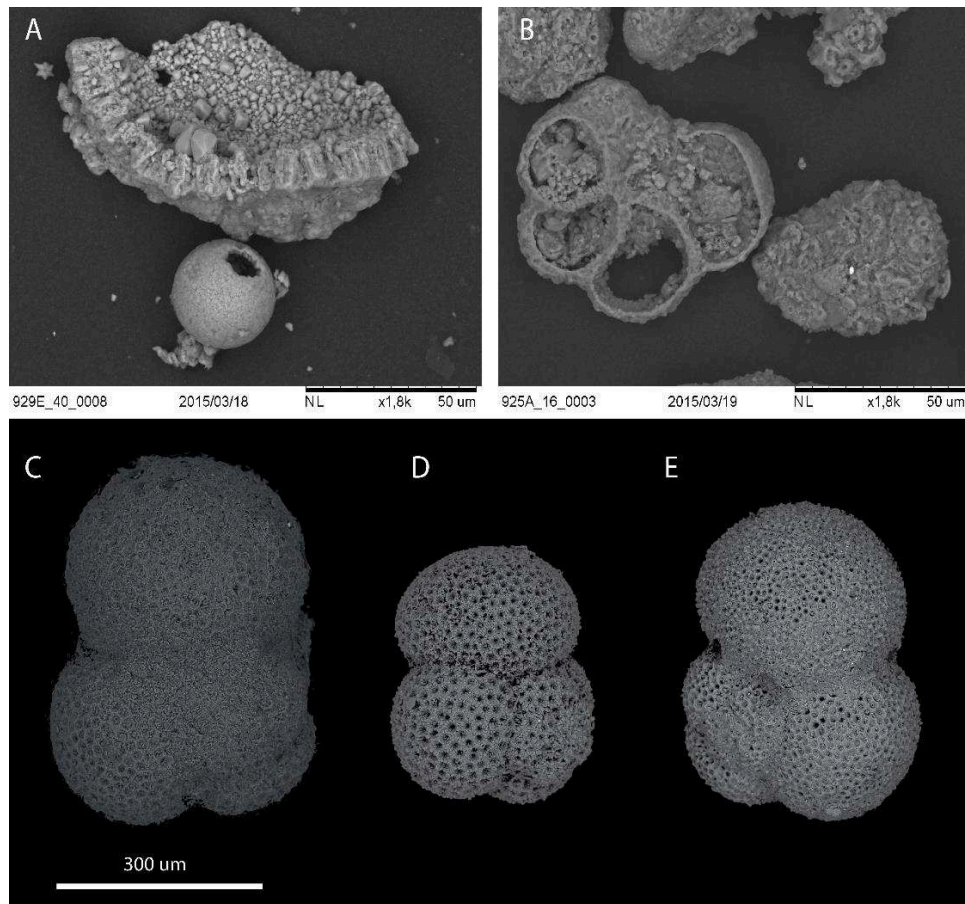


Figure IV.11 : Images MEB présentant l'état de préservation des foraminifères planctoniques pour les différents sites d'études. (A) Fragment de loge de foraminifères planctoniques du site ODP 925 (49,1 Ma). (B) Foraminifère planctonique fragmenté du site ODP 925 (32,8 Ma). (C) *S. linaperta* (site DSDP 516 ; 46,4 Ma). (D) *S. linaperta* (site ODP 865 ; 56,4 Ma). (E) *S. linaperta* (site ODP 549 ; 52,9 Ma). Les foraminifères issus des sites de basses et moyenne latitude (A, B, C) sont particulièrement mal préservés, de nombreuses traces de recristallisations sont observées (Frosty)

specimens (Sexton et al., 2006)). Le spécimen D du site ODP 865 montre lui d'importantes traces de dissolutions. Les foraminifères de hautes latitudes (représentés par le spécimen E) présentent un état de préservation modéré à bon.

1.2. Evolution de la taille des coccolithes

Si la distribution des tailles des coccolithes et donc des cellules aux sites ODP 925/929 est similaire à celles des cellules actuelles mises en culture (*G. oceanica* et *C. pelagicus*) (Pagani et al., 2011) (Figure IV.12), une variation de la taille des coccolithes, et donc des cellules, pour les autres sites d'étude reste à vérifier.

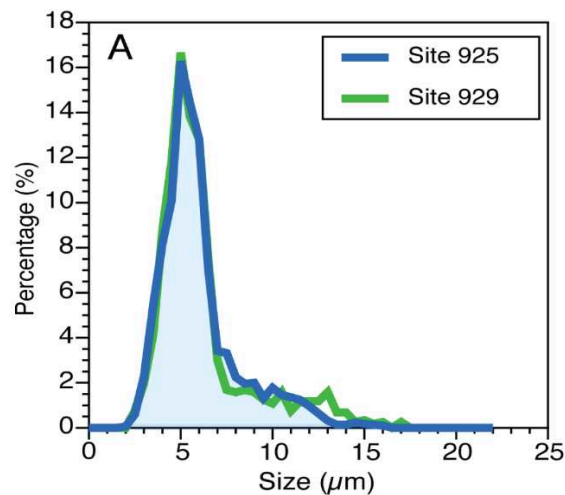


Figure IV.12 : Distribution de la taille des coccolithes aux sites ODP 925/929 au cours de la transition Eocène-Oligocène (Pagani et al., 2011). La taille moyenne des coccolithes est de 5 µm.

Sur différents niveaux des sites ODP 689/690, DSDP 516, DSDP 549 et ODP 511, les mesures des valeurs moyennes du grand axe ont été réalisées à partir des analyses des images des fractions enrichies en coccolithes (3-5 µm et 5-8 µm). Les tailles des coccolithes ont ensuite été utilisées pour estimer la taille des cellules et des coccosphères au cours du temps.

1.2.1. Mesures du grand axe des coccolithes

- Les sites ODP 689/690

Huit niveaux ont été étudiés aux sites ODP 689/690. La taille moyenne des coccolithes au sein de la fraction 3-5 µm est de 7,4 µm avec un maximum de 9,7 µm (à 25,3 Ma) et un

minimum de 6,1 μm (à 38 Ma). La taille moyenne des coccolithes au sein de la fraction 5-8 μm est de 10,1 μm avec un maximum de 11,2 μm (à 38 Ma) et un minimum de 8,9 μm (à 30 Ma) (**Figure IV.13**). La taille des coccolithes de la fraction 3-5 μm de l'échantillon du site ODP 689 daté à 25,3 Ma étant identique aux valeurs caractéristiques des fractions 5-8 μm , il est probable que de gros coccolithes provenant de la fraction supérieure polluent la fraction 3-5 μm . Ce problème est certainement le résultat d'un souci au cours de l'étape de filtration 5-8 μm (membrane plus fragile ou percée en cours de filtration).

- Le site ODP 511

Quatre niveaux ont été étudiés aux sites ODP 511. La taille moyenne des coccolithes au sein de la fraction 3-5 μm est de 7 μm avec un maximum de 9,42 μm (à 37,4 Ma) et un minimum de 6,7 μm (à 31,5 Ma). La taille moyenne des coccolithes au sein de la fraction 5-8 μm est de 9,3 μm avec un maximum de 10 μm (à 37,4 Ma) et un minimum de 8,2 μm (à 31,5 Ma). (**Figure IV.13**).

- Le site DSDP 516

Six niveaux ont pu être étudiés au site de moyenne latitude DSDP 516. La taille moyenne des coccolithes au sein de la fraction 3-5 μm est de 6,3 μm avec un maximum de 6,7 μm (à 31,1 Ma) et un minimum de 5,5 μm (à 44,8 Ma). La taille moyenne des coccolithes au sein de la fraction 5-8 μm est de 9 μm , avec un maximum à 10,5 μm (à 33,5 Ma) et un minimum de 8 μm (à 44,8 Ma) (**Figure IV.13**).

- Le site ODP 549

Neuf niveaux ont été étudiés pour le site DSDP 549 de hautes latitudes Nord. La taille moyenne des coccolithes au sein de la fraction 3-5 μm est de 7 μm avec un maximum de 7,6 μm (à 42,9 Ma) et un minimum de 6,53 μm (à 54,4 Ma). La taille moyenne des coccolithes au sein de la fraction 5-8 μm est de 10 μm avec un maximum de 10,7 μm (à 54,4 Ma) et un minimum de 9,2 μm (à 31,9 Ma) (**Figure IV.13**).

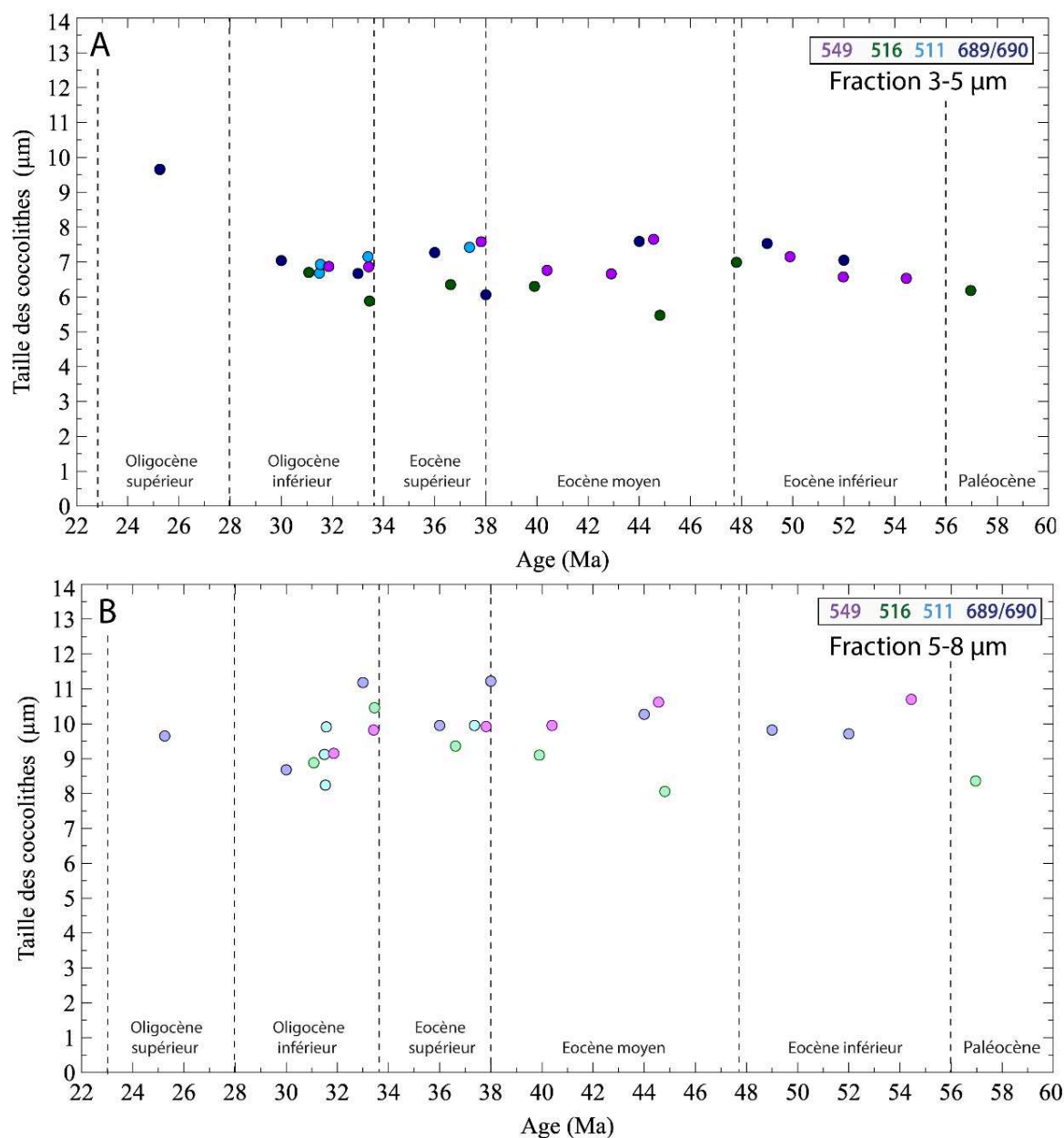


Figure IV.13 : (A) Evolution de la taille du grand axe des coccolithes des fractions 3-5 µm et (B) 5-8 µm au cours du Paléogène pour les sites ODP 689/690, 511 et DSDP 516, 549. La taille des coccolithes ne varie pas significativement au sein des fractions 3-5 µm et 5-8 µm au cours du Paléogène.

La taille des coccolithes ne varie pas significativement aux différents sites d'étude au cours du Paléogène. La taille moyenne du grand axe des coccolithes est ainsi en moyenne de 6,9 µm pour les fractions 3-5 µm et de 9,7 µm pour les fractions 5-8 µm au cours du Paléogène (**Figure IV.13**).

1.2.2. Estimation du diamètre des cellules et des coccosphères

A partir de la mesure de la taille moyenne du grand axe des coccolithes il est possible de calculer la taille des cellules et des coccosphères au cours du Paléogène (**Figure IV.14**).

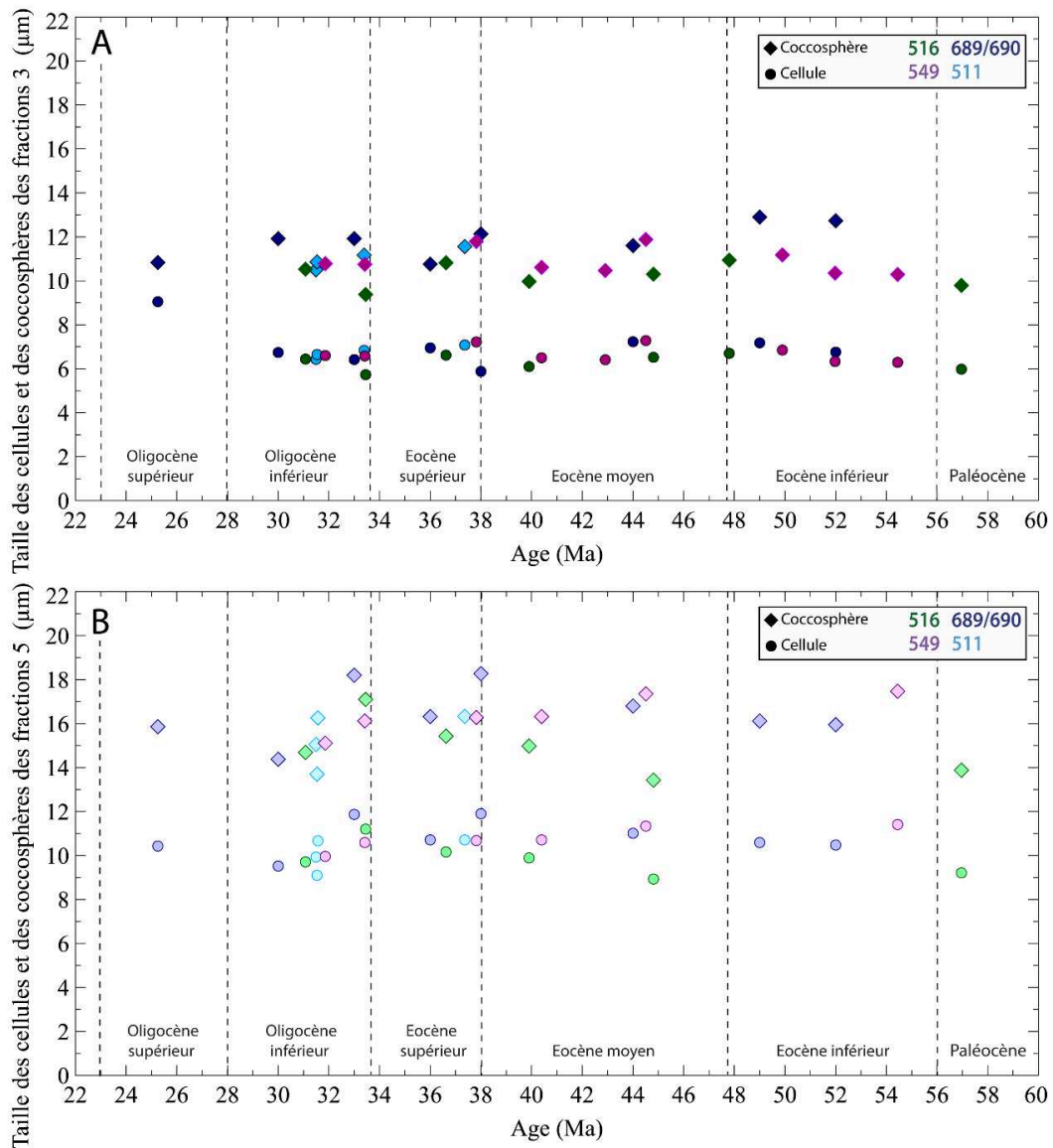


Figure IV.14 : Evolution du diamètre des cellules et des coccosphères au sein des fractions 3-5 µm (A) et des fractions 5-8 µm (B) des sites DSDP 549, DSDP 516, ODP 511 et ODP 689/690 au Paléogène. La taille respective des cellules et des coccosphères est constante au sein de nos différentes fractions au cours du Paléogène. Diamètres des cellules et des coccosphères recalculés d'après Henderiks (2008).

Le diamètre des cellules peut être calculé à partir de la longueur du grand axe. Pour les cellules ayant produit les coccolithes des fractions 3-5 μm , il varie entre 5,7 μm et 9 μm (valeur extrême des sites ODP 689/690) avec une moyenne de 6,7 μm . Pour les fractions 5-8 μm , il varie entre 9 μm et 16 μm avec une moyenne de 10,7 μm . Le diamètre calculé des coccosphères au sein des fractions 3-5 μm varie entre 9,4 μm et 14,7 μm avec une moyenne de 10,9 μm . Le diamètre calculé des coccosphères au sein des fractions 5-8 μm varie entre 13,4 μm et 18,3 μm avec une moyenne de 15,9 μm (**Figure IV.14**).

2. Les isotopes stables des fractions séparées

Les analyses isotopiques de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) au spectromètre de masse (Kiel IV Carbonate Device DeltaV advantage de chez Thermo Scientific) ont été réalisées sur chacune des fractions séparées (n = 680 échantillons) (**Annexe 1**). En plus de ces fractions, les rapports isotopiques de l'oxygène et du carbone de *S. linaperta* de 11 niveaux du site DSDP 549 et de 14 niveaux des sites ODP 689/690 ont été mesurés.

La composition isotopique en oxygène et en carbone des différentes fractions seront présentées de deux manières différentes. Tout d'abord les valeurs absolues seront présentées pour toutes les fractions à chaque niveaux stratigraphiques et sites étudiés, puis celles-ci seront exprimées en différentiel par rapport au $\delta^{18}\text{O}$ des fractions 3-5 μm enrichies en coccolithes.

2.1. Isotopes stables de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$)

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ sont variables et comprises entre -5 ‰ et 3 ‰. Celles-ci augmentent d'environ 3 ‰ à tous les sites étudiés au cours du Paléogène. Les valeurs les plus négatives sont enregistrées aux sites ODP 925/929 et DSDP 516 et les valeurs les plus positives aux sites ODP 689/690 et ODP 511. L'ensemble de ces valeurs sont compilées à la fin de cette partie dans la **Figure IV.15**.

- Sites ODP 925/929

La composition isotopique en oxygène du carbonate total ($\delta^{18}\text{O}_{\text{bulk}}$) varie le long de l'enregistrement depuis un minimum de -4,3 ‰ au Paléocène jusqu'à un maximum de -1,2 ‰ à l'Oligocène. Une importante variabilité est observée (amplitude allant de 0,5 ‰ à 1,6 ‰) au cours de l'Eocène moyen. Une excursion positive de 1,2 ‰ est enregistrée à l'EOT. Au cours du Paléogène, toutes les fractions marquent une augmentation constante des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$.

Le $\delta^{18}\text{O}$ des fractions inférieures à 3 μm ($\delta^{18}\text{O}_{\text{inf3}}$) varie depuis -4,3 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à -0,8 ‰ à l'Oligocène. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de ces fractions sont dans leur ensemble plus élevées que celles des autres fractions.

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des fractions 3-5 μm ($\delta^{18}\text{O}_{\text{fr3-5}}$) et 5-8 μm ($\delta^{18}\text{O}_{\text{fr5-8}}$) très enrichies en coccolithes enregistrent une évolution similaire. Celles-ci varient depuis -4 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à -1,4 ‰ à l'Oligocène pour les fractions 3-5 μm et de -4,3 ‰ à -1,5 ‰. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ augmentent entre 48 Ma et 42 Ma puis marquent, tout comme le $\delta^{18}\text{O}_{\text{bulk}}$, une plus forte variabilité au cours de l'Eocène moyen avant de diminuer de $\sim 1,5$ ‰ au cours de l'Eocène supérieur puis de rediminuer au cours de l'Oligocène inférieur.

Le $\delta^{18}\text{O}$ des fractions 8-20 μm ($\delta^{18}\text{O}_{\text{fr8-20}}$) évolue depuis un minimum de -4,6 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à des valeurs de -1,4 ‰ à l'Oligocène.

Le $\delta^{18}\text{O}$ des fractions 20-160 μm ($\delta^{18}\text{O}_{\text{fr20-160}}$) enregistre des valeurs globalement plus faibles que les autres fractions et marquent une plus grande variabilité. Ces valeurs varient depuis -5,2 ‰ jusqu'à -1,4 ‰ (**Figure IV.15**).

- Site DSDP 516

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{bulk}}$ augmente le long de l'enregistrement depuis un minimum de -2,2 ‰ jusqu'à un maximum de 0,2 ‰ au début de l'Oligocène.

Les $\delta^{18}\text{O}_{\text{inf3}}$ varient depuis un minimum de -1,8 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à 0,2 ‰ à l'Oligocène. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de ces fractions sont plus élevées que le reste des fractions.

Les $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}3-5}$ et les $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}5-8}$ marquent une évolution très similaire l'une par rapport à l'autre. Celles-ci varient de -2,2 ‰ à 0 ‰ pour les fractions 3-5 μm et de -2 ‰ à -0,2 ‰ pour les fractions 5-8 μm .

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}8-20}$ évolue depuis un minimum de -2 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à des valeurs de 0,1 ‰ à l'Oligocène.

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}20-160}$ enregistre une variabilité plus forte dans les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ en comparaison des autres fractions avec des valeurs très négatives entre 44 Ma et 56 Ma, comprises entre -2 ‰ et -3,75 ‰, et des valeurs plus positives autour de -0,5 ‰ à partir de 40 Ma.

Les courbes de $\delta^{18}\text{O}$ des différentes fractions enregistrent toutes une excursion positive de 0,5 ‰ au cours de l'EOT (**Figure IV.15**).

- Site ODP 511

Du fait du faible pourcentage en carbonate des échantillons issus de ce site, les mesures n'ont pu être réalisées que sur la fraction carbonatée des fractions 3-5 μm , 5-8 μm et 8-20 μm . Ces trois fractions étant enrichies en coccolithes, leur signature isotopique en oxygène est très similaire.

Les courbes de $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}3-5}$ et de $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}5-8}$ varient depuis un minimum de 0,1 ‰ à l'Eocène supérieur jusqu'à des valeurs comprises entre 0,9 ‰ et 0,3 ‰ à l'Oligocène inférieur.

Les courbes des différentes fractions enregistrent toutes une excursion positive de 0,5 ‰ au cours de l'EOT (**Figure IV.15**).

- Sites ODP 689/690

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{bulk}}$ augmente le long de l'enregistrement depuis un minimum de -0,3 ‰ jusqu'à un maximum de 2,4 ‰ à l'Oligocène.

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{mf}3}$ varie depuis un minimum de -0,3 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à 2,5 ‰ à l'Oligocène. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de ces fractions sont plus élevées que le reste des fractions. Ces fractions composent la majeure partie du sédiment, il n'est donc pas étonnant que les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de ces dernières soient très proches des valeurs du « bulk ».

Les $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}3-5}$ et les $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}5-8}$ marquent une évolution très similaire l'une par rapport à l'autre. Celles-ci varient depuis -1 ‰ jusqu'à 2,1 ‰ pour les fractions 3-5 μm et de -0,7 ‰ à 2 ‰. Une variabilité plus importante est, comme pour le site 925/929, observée entre 46 Ma et 40 Ma avec l'occurrence de deux excursions négatives (d'environ 0,5 ‰) à 43,6 Ma et 42 Ma.

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}8-20}$ évolue depuis un minimum de -0,3 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à des valeurs de 2,2 ‰ à l'Oligocène. Hormis à l'Eocène inférieur où un différentiel d'environ 0,5 ‰ est observé, le $\delta^{18}\text{O}$ de ces fractions est proche de celui des fractions à coccolithes.

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}20-160}$ enregistre des valeurs globalement similaires aux autres fractions. Les valeurs augmentent depuis des valeurs de -0,4 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à 2,5 ‰ à l'Oligocène.

Les courbes de $\delta^{18}\text{O}$ des différentes fractions enregistrent toutes une excursion positive de 1,5 ‰ au cours de l'EOT (**Figure IV.15**).

Le $\delta^{18}\text{O}$ de *S. linaperta* ($\delta^{18}\text{O}_{\text{S. linaperta}}$) augmente au cours de l'Eocène depuis des valeurs comprises entre 0 ‰ et 0,5 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à des valeurs comprises entre 1 ‰ et 1,5 ‰ à l'Eocène supérieur puis 2,3 ‰ à l'Oligocène (**Figure IV.15**).

- Site DSDP 549

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{bulk}}$ augmente le long de l'enregistrement de -1 ‰ à 1,2 ‰ à l'Oligocène.

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{inf}3}$ varie depuis un minimum de -1,9 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à 1,5 ‰ à l'Oligocène. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de ces fractions sont toujours plus élevées d'en moyenne 0,5 ‰ que celles des autres fractions.

Comme pour les autres sites, les $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}3-5}$ et les $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}5-8}$ marquent une évolution très similaire l'une par rapport à l'autre. Celles-ci varient depuis -2 ‰ jusqu'à 0,9 ‰ pour les fractions 3-5 μm et de -2 ‰ à 0,6 ‰. Dans le détail, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des fractions 5-8 μm augmentent entre 53 Ma et 42 Ma avant de se stabiliser autour de 0 ‰ jusqu'à l'EOT alors que les fractions 3-5 μm continue à diminuer (~0,5 ‰).

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}8-20}$ évolue depuis un minimum de -2,4 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à des valeurs de 0,8 ‰ à l'Oligocène. A partir de 42 Ma, où ces fractions sont enrichies en coccolithes, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ sont comprises entre les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des fractions enrichies en coccolithes 3-5 μm et 5-8 μm .

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}20-160}$ enregistre des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ globalement similaires aux autres fractions (hormis inférieure à 3 μm). Les valeurs augmentent depuis des valeurs de -1 ‰ à -2 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à 1,2 ‰ à l'Oligocène.

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{S. linaperta}}$ augmente au cours de l'Eocène avec des valeurs comprises entre -1 ‰ et -2 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à des valeurs comprises entre 0 ‰ et 1 ‰ à l'Eocène supérieur (**Figure IV.15**).

- Site ODP 865

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{bulk}}$ diminue entre le Paléocène et l'Eocène inférieur et passe de -0,85 ‰ à -1,17 ‰. Cette diminution est ensuite suivie d'une augmentation jusqu'à un maximum de -0,12 ‰ à l'Eocène moyen.

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{inf}3}$ varie depuis un maximum de -0,57 ‰ au Paléocène jusqu'à un minimum de -0,95 ‰ entre 54 et 56 Ma. Cette évolution est suivie d'une augmentation constante jusqu'à des valeurs de 0,15 ‰ à l'Eocène moyen.

Les $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}3-5}$ et les $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}5-8}$ marquent une évolution très similaire l'une par rapport à l'autre. Celles-ci varient depuis un maximum d'environ -1 ‰ au Paléocène jusqu'à un minimum de -1,7 ‰ à -1,8 ‰ entre 54 et 56 Ma. Cette évolution est suivie d'une augmentation constante jusqu'à des valeurs de -0,2 ‰ à l'Eocène moyen.

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}8-20}$ évolue depuis un maximum en moyenne de -1 ‰ à l'Eocène inférieur et au Paléocène jusqu'à des valeurs comprises entre -0,8 ‰ de -0,2 ‰ à l'Eocène moyen.

Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{fr}20-160}$ enregistre une évolution des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ globalement similaires aux autres fractions. Celles-ci varient depuis un maximum d'environ -0,9 ‰ au Paléocène jusqu'à un minimum de -1,3 ‰. Cette évolution est suivie d'une augmentation constante jusqu'à des valeurs comprises entre -0,2 ‰ et -0,6 ‰ à l'Eocène moyen (**Figure IV.15**).

- ★ *S. linaperta*
- ✕ Bulk
- Fraction 20-160 μm
- ◆ Fraction 8-20 μm
- Fraction 5-8 μm
- Fraction 3-5 μm
- Fraction inférieure à 3 μm

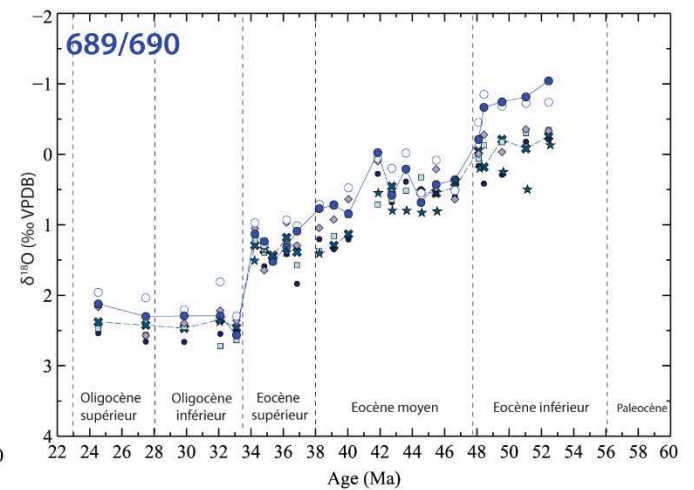
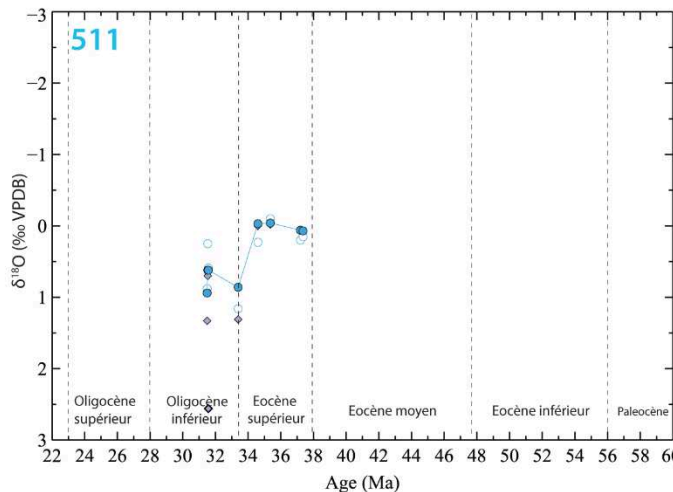
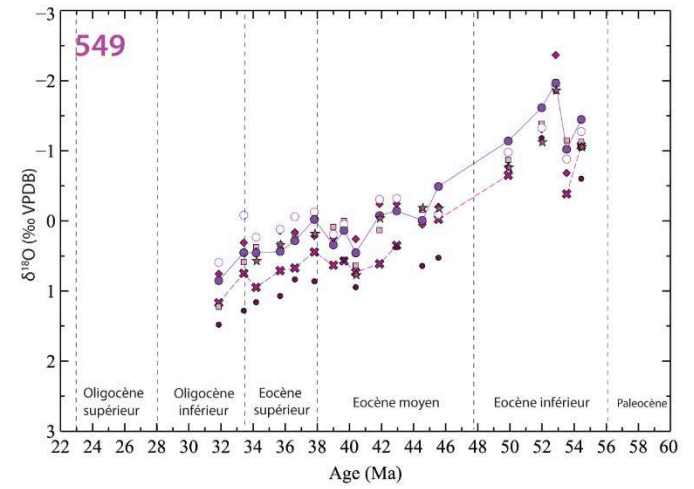
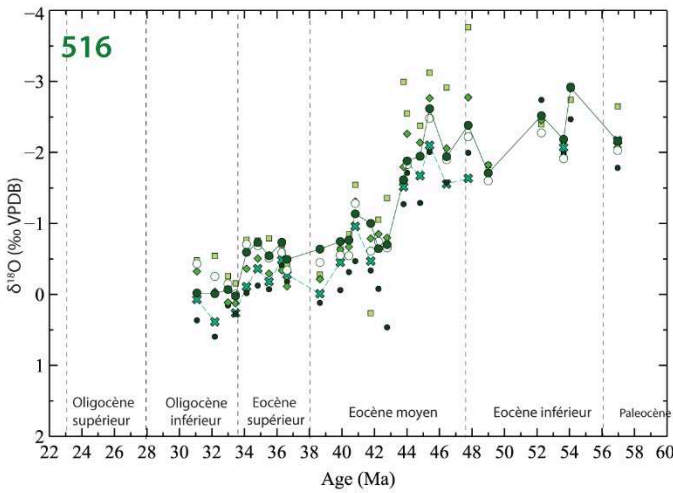
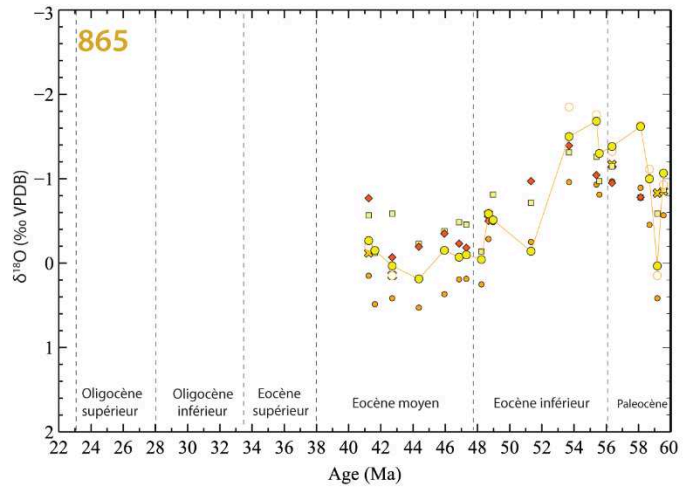
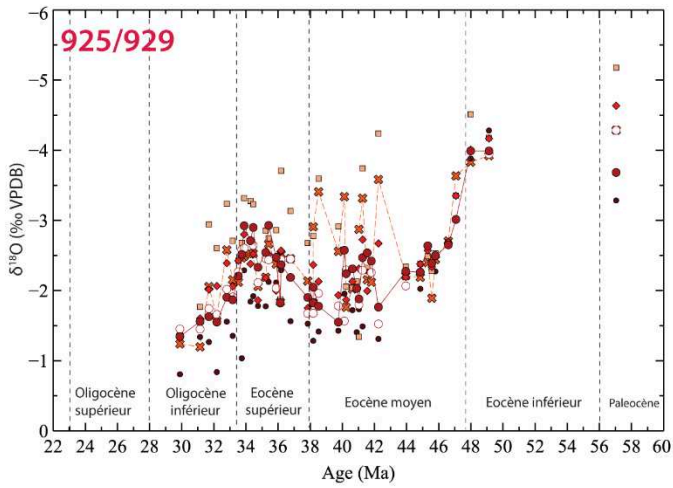
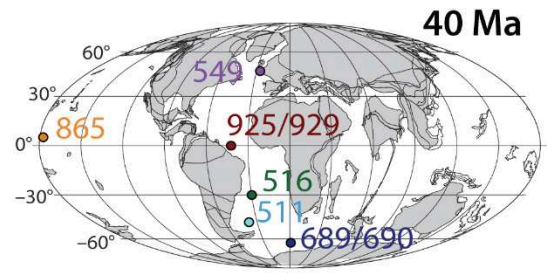


Figure IV.15 : Evolution du signal isotopique en oxygène des différentes fractions séparées, du bulk et des espèces de foraminifères planctoniques de subsurface *S. linaperta* aux différents sites d'étude au cours du Paléogène. Les traits pleins représentent l'évolution du $\delta^{18}\text{O}$ des fractions cibles 3-5 μm . Les traits pointillés représentent l'évolution du $\delta^{18}\text{O}_{\text{bulk}}$. Dans leur ensemble les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ sont comprises entre -5 ‰ et 3 ‰. Celles-ci augmentent globalement d'environ 3 ‰ à tous les sites étudiés au cours du Paléogène. Les valeurs les plus négatives sont enregistrées aux sites ODP 925/929 et DSDP 516 et les valeurs les plus positives aux sites ODP 689/690 et 511. L'erreur analytique est de $\pm 0,07$ ‰. Tous les résultats issus d'isotopie sont ici présentés, indépendamment de leur exclusion dans les interprétations finales.

- Le différentiel entre valeurs issues des fractions 3-5 μm et les autres fractions séparées

Lorsque l'on analyse le différentiel isotopique entre les fractions 3-5 μm et 5-8 μm il apparaît qu'il n'existe pas d'écart important dans les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$. De même, les valeurs isotopiques des différentes fractions et du bulk des sites ODP 511, ODP 689/690 et DSDP 516 de hautes latitudes sont relativement similaires. Les coccolithophoridés étant les principaux producteurs carbonatés de ces sites de haute latitude et les effets vitaux interspécifiques en oxygène étant réduit au Paléogène, la similitude entre les courbes de $\delta^{18}\text{O}$ des différentes fractions enrichies à coccolithes (fractions 3-5 μm , 5-8 μm et certaines 8-20 μm) et de bulk n'est pas surprenante

A l'inverse une importante dispersion dans les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ est observée entre les fractions 3-5 μm et les fractions supérieures au niveau des sites Atlantique ODP 925/929 et DSDP 516 de basses et moyennes latitudes (sauf pour la fraction à 5-8 μm). Cet écart entre les valeurs est particulièrement important au cours de l'Eocène moyen (**Figure IV.16**).

Figure IV.16 : Evolution du différentiel entre le signal isotopique en oxygène des fractions 3-5 μm et des différentes autres fractions aux différents sites d'étude au cours du Paléogène. Les zones grises correspondent à l'erreur analytique. Les points compris dans cette zone sont équivalents. Les différentiels sont faibles aux sites ODP 511, ODP 689/690 et DSDP 549 où les sédiments sont majoritairement composés de coccolithes de tailles variables. Tous les résultats issus d'isotopie sont ici présentés, indépendamment de leur exclusion dans les interprétations finales.

2.2. Isotope stable du carbone ($\delta^{13}\text{C}$)

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont comprises entre 3,5 ‰ et -0,2 ‰. L'ensemble de ces valeurs est compilé à la fin de cette partie dans la **Figure IV.17**. A l'inverse du signal en $\delta^{18}\text{O}$, l'évolution des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des différentes fractions séparées pour chaque site peut être très variable (**Figures IV.17 et IV.18**).

- Sites ODP 925/929

La composition isotopique en carbone du carbonate total ($\delta^{13}\text{C}_{\text{bulk}}$) varie le long de l'enregistrement depuis un maximum de 2,5 ‰ jusqu'à des valeurs comprises entre 1,5 ‰ et 2 ‰ à l'Eocène moyen puis jusqu'à une valeur de 1 ‰ à l'Oligocène.

Le $\delta^{13}\text{C}$ des fractions inférieures à 3 μm ($\delta^{13}\text{C}_{\text{inf3}}$) varie depuis des valeurs comprises entre 1 ‰ et 1,5 ‰ à l'Eocène inférieur et moyen jusqu'à des valeurs de 1,5 ‰ à 2,5 ‰ à l'Oligocène.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des fractions 3-5 μm ($\delta^{13}\text{C}_{\text{fr3-5}}$) et 5-8 μm ($\delta^{13}\text{C}_{\text{fr5-8}}$) très enrichies en coccolithes enregistrent une évolution similaire. Celles-ci varient depuis 2,5 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à des valeurs comprises entre 1,5 ‰ et 2 ‰ au cours de l'Eocène moyen. Au cours de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène, le $\delta^{13}\text{C}$ de ces deux fractions diverge. A partir de l'EOT le $\delta^{13}\text{C}$ des fractions 3-5 μm augmente (~0,5 ‰) alors que celui des fractions 5-8 μm diminue (~0,5 ‰).

Le $\delta^{13}\text{C}$ des fractions 8-20 μm ($\delta^{13}\text{C}_{\text{fr8-20}}$) évolue depuis des valeurs de 1 ‰ à 1,5 ‰ entre 42 et 52 Ma avant d'atteindre des valeurs maximums de 2,5 ‰ à la fin de l'Eocène moyen. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de ces fractions vont ensuite diminuer de manière importante pour atteindre des valeurs de 0,5 ‰ à l'Oligocène.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des fractions 20-160 μm ($\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}20-160}$) enregistrent une évolution similaire à celle des fractions 8-20 μm ; les valeurs maximales enregistrées étant légèrement plus faibles et n'atteignant que 2 ‰ à la fin de l'Eocène moyen (**Figure IV.17**).

- Site DSDP 516

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{bulk}}$ varie le long de l'enregistrement depuis un minimum de 2,5 ‰ jusqu'à des valeurs comprises entre 1,5 ‰ et 2 ‰ à l'Eocène moyen puis jusqu'à une valeur de 1 ‰ à l'Oligocène.

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{inf}3}$ varie depuis des valeurs comprises entre 1 ‰ et 1,5 ‰ à l'Eocène inférieur et moyen jusqu'à des valeurs de 1,5 ‰ à 2,5 ‰ à l'Oligocène.

Les courbes de $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}3-5}$ et de $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}5-8}$ sont similaires. Celles-ci évoluent depuis 2,5 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à des valeurs comprises entre 1,5 ‰ et 2 ‰ au cours de l'Eocène moyen. A partir de l'EOT, les courbes de $\delta^{13}\text{C}$ de ces deux fractions s'écartent : le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}3-5}$ augmente (~0,5 ‰) alors que le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}5-8}$ diminue (~0,5 ‰).

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}8-20}$ évolue depuis des valeurs de 1 ‰ à 1,5 ‰ entre 42 et 52 Ma avant d'atteindre des valeurs maximums de 2,5 ‰ à la fin de l'Eocène moyen. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de ces fractions vont ensuite diminuer de manière importante pour atteindre des valeurs de 0,5 ‰ à l'Oligocène.

Les $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}20-160}$ enregistrent des valeurs et une évolution globalement identique à celles fractions 8-20 μm , les valeurs maximums enregistrées sont juste légèrement plus faibles et n'atteignent que 2 ‰ à la fin de l'Eocène moyen (**Figure IV.17**).

- Site ODP 511

Du fait du faible pourcentage en carbonate des échantillons à ce site, les mesures isotopiques ont seulement été réalisées sur les fractions 3-5 μm , 5-8 μm et 8-20 μm .

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des fractions à coccolithes 3-5 μm et 5-8 μm varient depuis un maximum de 2,5 ‰ à l'Eocène supérieur jusqu'à un minimum de 1 ‰ à l'EOT avant d'augmenter jusqu'à des valeurs comprises entre 2 ‰ et 3 ‰ à l'Oligocène inférieur.

Les $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}8-20}$ varient entre 1,5 ‰ et 2,5 ‰ entre l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur (**Figure IV.17**).

- Sites ODP 689/690

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{bulk}}$ augmente le long de l'enregistrement depuis un minimum de 0,5 ‰ jusqu'à un maximum de 3 ‰ à l'Eocène supérieur puis celles-ci diminuent jusqu'à 1,5 ‰ au cours de l'Oligocène.

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{inf}3}$ montre la même évolution et les mêmes valeurs que celles du bulk précédemment décrites.

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}3-5}$ et le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}5-8}$ marquent une évolution similaire l'une par rapport à l'autre au cours de l'Eocène. Les fractions 3-5 μm varient depuis 0,5 ‰ jusqu'à 3 ‰ et les fractions 5-8 μm depuis 1 ‰ jusqu'à 3,25 ‰. Au cours de l'Oligocène les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de ces fractions diminuent de 1 ‰. Un écart plus important est observé entre ces deux fractions. Les fractions 5-8 μm présentent des valeurs plus positives d'environ 0,5 ‰ que les fractions 3-5 μm .

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}8-20}$ évolue depuis un minimum de 0,7 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à des valeurs comprises entre de 1 ‰ et 1,9 ‰ à l'Eocène moyen. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de ces fractions vont ensuite atteindre des valeurs maximums comprises entre 2,5 ‰ et 3 ‰ au cours de l'Eocène supérieur. Tout comme les fractions inférieures enrichies en coccolithes les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ vont ensuite diminuer énormément pour atteindre au cours de l'Oligocène des valeurs comprises entre 0,6 ‰ et 1,2 ‰.

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}20-160}$ enregistre des valeurs globalement plus faibles que les autres fractions. Les valeurs sont très variables et comprises entre 0 ‰ et 2,5 ‰.

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{S. linaperta}}$ augmente depuis des valeurs comprises entre 1 ‰ et 1,5 ‰ à l'Eocène inférieur et moyen (hormis un point à 0,5 ‰) jusqu'à des valeurs comprises entre 2 ‰ et 2,5 ‰ à l'Eocène supérieur avant de diminuer à l'Oligocène pour atteindre 1,25 ‰ (**Figure IV.17**).

- Site DSDP 549

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{bulk}}$ est relativement stable le long de l'enregistrement avec des valeurs minimum de 0,5 ‰ et maximum de 2 ‰.

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{inf}3}$ montre la même évolution et les mêmes valeurs que celles du bulk précédemment décrites. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de ces fractions sont juste légèrement plus positives au cours de l'Oligocène.

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}3-5}$ et le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}5-8}$ marquent une évolution similaire au cours de l'Eocène. Leur signal isotopique est également très proche de celui du bulk. Au cours de l'Oligocène un écart plus important est observé entre ces deux fractions. Les fractions 5-8 μm présentent des valeurs systématiquement plus négatives d'environ 0,5 ‰ que les fractions 3-5 μm .

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}8-20}$ montre la même évolution et les mêmes valeurs que celles du bulk précédemment décrites

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}20-160}$ enregistre des valeurs plus faibles que les autres fractions. Les valeurs sont très variables et comprises entre 0 ‰ et 1,5 ‰.

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{S. linaperta}}$ augmente depuis des valeurs comprises entre 0,5 ‰ et 1 ‰ à l'Eocène inférieur jusqu'à des valeurs comprises entre 1 ‰ et 1,5 ‰ à l'Eocène supérieur (**Figure IV.17**).

- Site ODP 865

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{bulk}}$ diminue depuis le Paléocène et l'Eocène inférieur de valeurs comprises entre 3 ‰ et 3,5 ‰ à 2 ‰ au cours de l'Eocène moyen.

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{inf}3}$ varie depuis des valeurs comprises entre 3 ‰ et 2 ‰ au Paléocène jusqu'à des valeurs comprises entre 1 ‰ à 2 ‰ à l'Eocène moyen.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des fractions 3-5 μm et 5-8 μm (ou 3-8 μm) marquent une évolution très similaire l'une par rapport à l'autre au cours de notre intervalle d'étude. Celles-ci varient depuis un maximum d'environ 3 ‰ au Paléocène jusqu'à des valeurs comprises entre 1,4 ‰ à 2 ‰ à l'Eocène moyen.

Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}8-20}$ diminue depuis un maximum de -3 ‰ au Paléocène et à l'Eocène inférieur jusqu'à des valeurs comprises entre 1 ‰ de 1,8 ‰ à l'Eocène moyen.

Tous comme aux autres sites, le $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}20-160}$ enregistre des valeurs plus faibles que les autres fractions. Les valeurs passent d'environ 3 ‰ au Paléocène et Eocène inférieur à des valeurs comprises entre 1 ‰ et 1,5 ‰ au cours de l'Eocène moyen (**Figure IV.17**).

- ★ *S. linaperta*
- ✕ Bulk
- Fraction 20-160 μm
- ◆ Fraction 8-20 μm
- Fraction 5-8 μm
- Fraction 3-5 μm
- Fraction inférieure à 3 μm

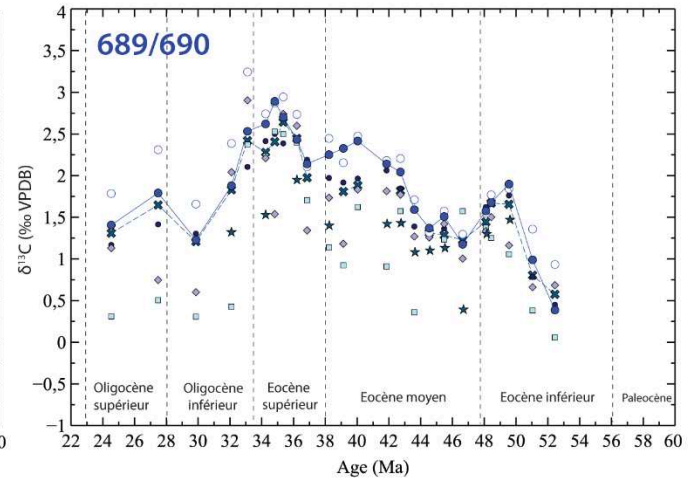
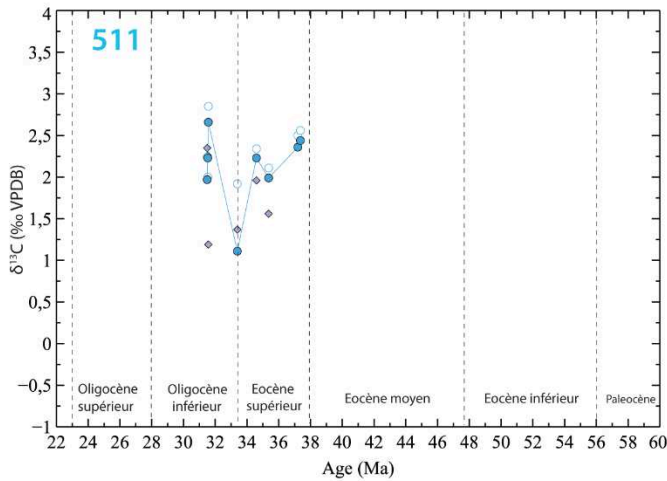
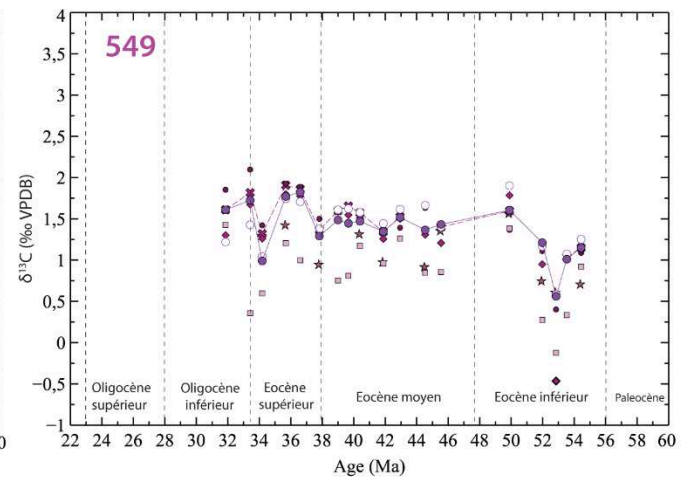
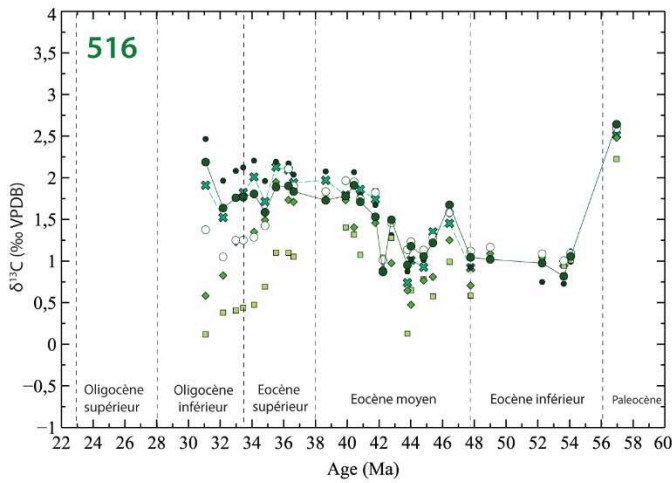
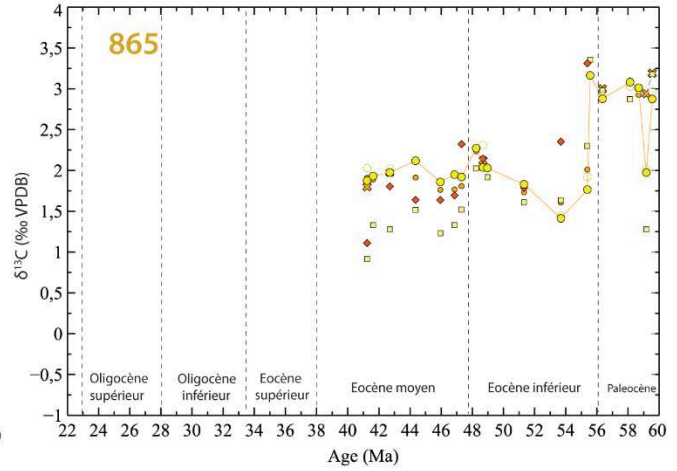
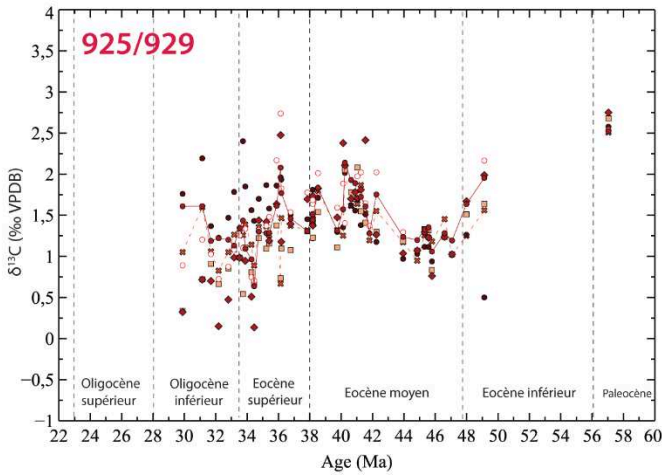
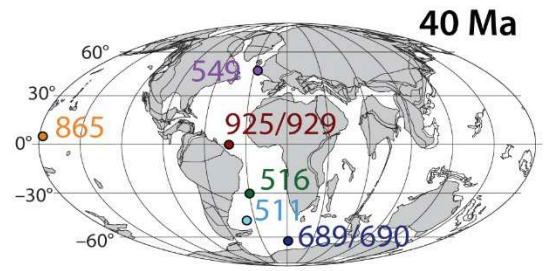


Figure IV.17 : Evolution du signal isotopique en carbone des différentes fractions séparées, le bulk et de *S. linaperta* pour nos différents sites d'étude au cours du Paléogène. Les traits pleins représentent l'évolution du $\delta^{13}\text{C}$ des fractions cibles 3-5 μm . Les traits pointillés représentent l'évolution du $\delta^{13}\text{C}_{\text{bulk}}$. Contrairement au $\delta^{18}\text{O}$, les valeurs et les évolutions du $\delta^{13}\text{C}$ sont très variables selon les fractions et sites étudiés. L'erreur analytique est de $\pm 0,02 \text{ ‰}$. Tous les résultats issus d'isotopie sont ici présentés, indépendamment de leur exclusion dans les interprétations finales.

- Le différentiel entre valeurs issues des fractions 3-5 μm et les autres fractions séparées

Les différentiels en $\delta^{13}\text{C}$ entre les fractions 3-5 μm et les autres fractions constitutives du sédiment sont bien plus importants que ceux précédemment décrits en oxygène. Le différentiel est particulièrement important entre les $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}3-5}$ et les $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}8-20}$ ou les $\delta^{13}\text{C}_{\text{fr}20-160}$.

A l'inverse, le différentiel en valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ entre les fractions à coccolithes 3-5 μm et 5-8 μm est très faible au cours de l'Eocène inférieur et moyen. Ces dernières commencent à différer significativement à partir de 38 Ma jusqu'à l'Oligocène. Ce différentiel marque l'apparition d'effets vitaux différentiels en carbone entre petits et gros coccolithes et donc entre petites et grosses cellules au cours de l'Eocène supérieur. C'est l'amplitude de ce différentiel en carbone qui forme le cœur du paléobaromètre appliqué dans ce travail de thèse (**Figure IV.18**).

Figure IV.18 : Evolution du différentiel entre le signal isotopique en carbone des fractions 3-5 μm et des différentes autres fractions pour nos différents sites d'étude au cours du Paléogène. Les barres grises correspondent à l'erreur analytique. Les points compris dans cette zone sont donc équivalents. Les différentiels sont importants entre les fractions 3-5 μm et 8-20 μm et supérieures à 20 μm . Le différentiel entre les fractions 3-5 μm et 5-8 μm est faible au cours de l'Eocène inférieur et moyen et augmente au cours de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène. Tous les résultats issus d'isotopie sont ici présentés, indépendamment de leur exclusion dans les interprétations finales.

3. La porosité interne des foraminifères planctoniques

La porosité interne des tests de *S. linaperta* ainsi que les paramètres associés (diamètre de pore et densité de pores) a pu être mesurée sur plusieurs échantillons des sites de hautes latitudes (ODP 689/690 et DSDP 549).

D'une manière générale, la porosité interne de *S. linaperta* de ces deux sites diminue au cours de l'Eocène et de l'Oligocène inférieur. Au site DSDP 549 la moyenne de la porosité interne passe de 5 % à 6 % à l'Eocène inférieur à des valeurs comprises entre 2 % et 4 % à l'Eocène inférieur. Au site ODP 689/690 la porosité interne de *S. linaperta* évolue de 4 % à 2 % entre 53 Ma et 51 Ma avant d'augmenter jusqu'à des valeurs de 5 % au début de l'Eocène moyen. Après ce maximum, les porosités diminuent jusqu'à des valeurs de 2 % à l'Oligocène (**Figure IV.19**).

Les diamètres de pores au site DSDP 549 sont relativement constants et compris entre 2 μm et 3 μm de moyenne au cours de l'Eocène. A l'inverse, aux sites ODP 689/690 l'évolution des diamètres de pores est plus variable. Le diamètre passe de 2 μm à l'Eocène inférieur à 4 μm au début de l'Eocène moyen avant de diminuer jusqu'à des valeurs inférieures à 2 μm à l'Eocène supérieur et à l'Oligocène. L'évolution du diamètre de pores co-varie avec la porosité. C'est donc le diamètre de pore qui est le contrôle principal de la porosité interne de *S. linaperta* aux sites ODP 689/690 et DSDP 549 (**Figure IV.19**).

La densité de pore de *S. linaperta* du site DSDP 549 diminue depuis des valeurs supérieures à 5 à des valeurs moyennes inférieures à 5 au cours de l'Eocène supérieur. Aux sites ODP 689/690, la densité de pores diminue depuis 5 à l'Eocène inférieur jusqu'à 2,5 au début de l'Eocène moyen avant de re-augmenter au cours de la fin de l'Eocène pour revenir à des valeurs de 5. A ce site l'évolution de ce paramètre est anti-corrélée à l'évolution du diamètre de pores (**Figure IV.19**).

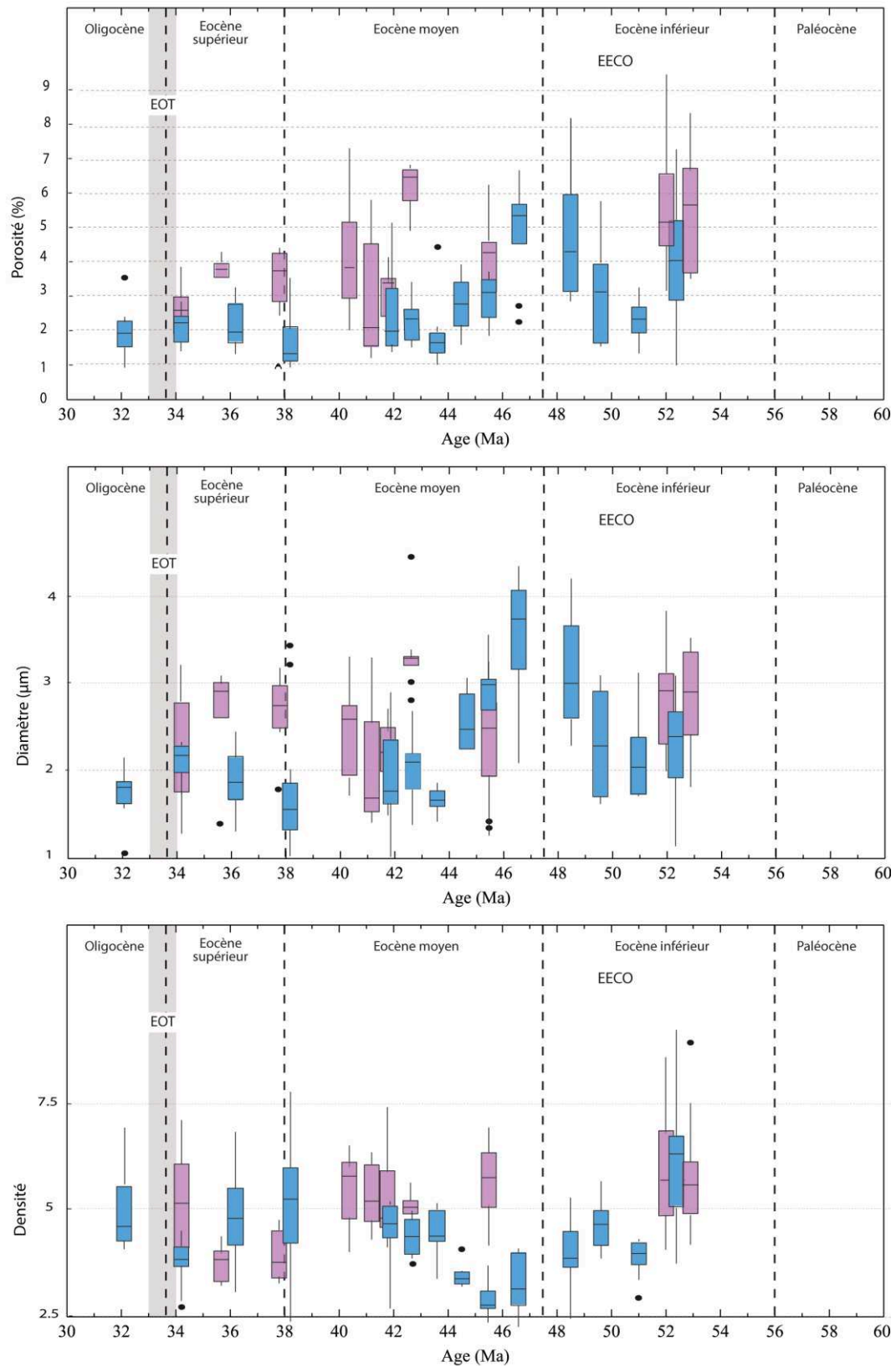


Figure IV.19 : Evolution de la porosité interne, du diamètre et de la densité de pores du foraminifère planctonique *S. linaperta* des sites ODP 689/690 et DSDP 549 au cours du Paléogène. La porosité interne diminue aux deux sites étudiés au cours du Paléogène. Le diamètre de pores co-varie avec la porosité.

4. Reconstitutions des SSTs et des pCO₂ atmosphériques cours du Paléogène

L'emploi de la méthodologie précédemment décrite a permis d'estimer les valeurs de températures des eaux de surface et de pCO₂ atmosphérique pour tous les sites d'étude au cours du Paléogène. En plus des SSTs, lorsque l'état de préservation des foraminifères planctoniques était suffisamment bon, des valeurs de températures des eaux de subsurfaces ont également été estimées.

4.1. Les températures des eaux de surface (SST)

Les résultats des deux fractions enrichies en coccolithes, les fractions 3-5 µm et 5-8 µm, seront présentés pour chaque site. En première approche, la valeur de l'effet vital appliquée est de 0,69 ‰ pour les fractions 3-5 µm enrichies en *Reticulofenestra* spp. et de 0,51 ‰ pour les fractions 5-8 µm enrichies en *C. pelagicus*.

Les SSTs qui seront discutées par la suite sont celles issues des fractions 3-5 µm où la pureté est le plus souvent supérieure à 80%. Quelques SSTs reconstruites partir des fractions 5-8 µm seront toutefois également présentées

Des températures de subsurface ont été établies aux sites de hautes latitudes ODP 689/690 et DSDP 549. L'équation de transfert utilisée (Erez et Luz, 1983) est la même que celle déjà employée au site ODP 689/690 dans l'étude de Mackensen et Ehrmann (1992). Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ utilisées pour les reconstitutions des températures de surface et de subsurface sont estimées pour chaque niveau stratigraphique à chaque site.

- Les sites ODP 925/929 – Océan Atlantique équatorial

Les SSTs reconstruites à partir des fractions 3-5 µm aux sites 925/929 sont comprises entre 26°C et 38°C et montrent une évolution complexe. Un refroidissement de 10°C est enregistré entre l'Eocène inférieur et l'Eocène moyen. Entre 42 Ma et 40 Ma une importante variabilité de température est observée avec deux réchauffements soudains d'environ 5°C. Cette perturbation est suivie d'un réchauffement progressif de 8°C au cours de l'Eocène supérieur jusqu'à l'EOT. Après l'EOT un refroidissement de 7°C est observé au cours de l'Oligocène

supérieur. Cette évolution de température est confirmée par le signal des fractions 5-8 μm qui décrit les mêmes tendances (**Figure IV.20**).

Les premiers résultats du site ODP 925 et 929 obtenus au cours de cette thèse ont été présentés dans l'article publié dans Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (Tremblin et al., 2016) (**Annexe 2**). Quatre nouvelles valeurs de SSTs ont depuis été estimées à ces sites : une pour le Paléocène et trois pour l'Eocène moyen. Les SSTs supplémentaires reconstituées à l'Eocène moyen viennent confirmer la forte variabilité de température déjà observée entre 40 Ma et 43 Ma.

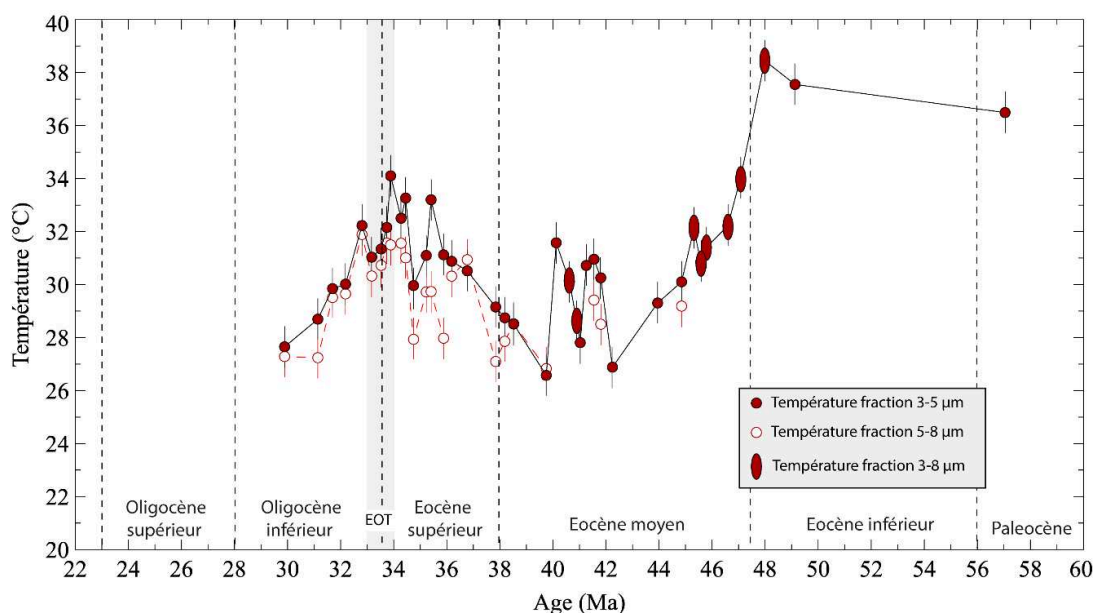


Figure IV.20 : Evolution des SSTs aux sites équatoriaux ODP 925/929 au cours du Paléogène. L'évolution de température est la même entre les fractions 3-5 μm et 5-8 μm .

- Le site DSDP 516 – Océan Atlantique subtropical

Les SSTs reconstruites à partir des fractions 3-5 μm pour ce site sont comprises entre 26°C et 31°C à la fin de l'Eocène inférieur et au début de l'Eocène moyen avant de chuter d'environ 8°C au cours de l'Eocène moyen pour atteindre des valeurs relativement stables d'environ 21°C (19°C pour les SSTs fractions 5-8 μm) au cours de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène inférieur (**Figure IV.21**).

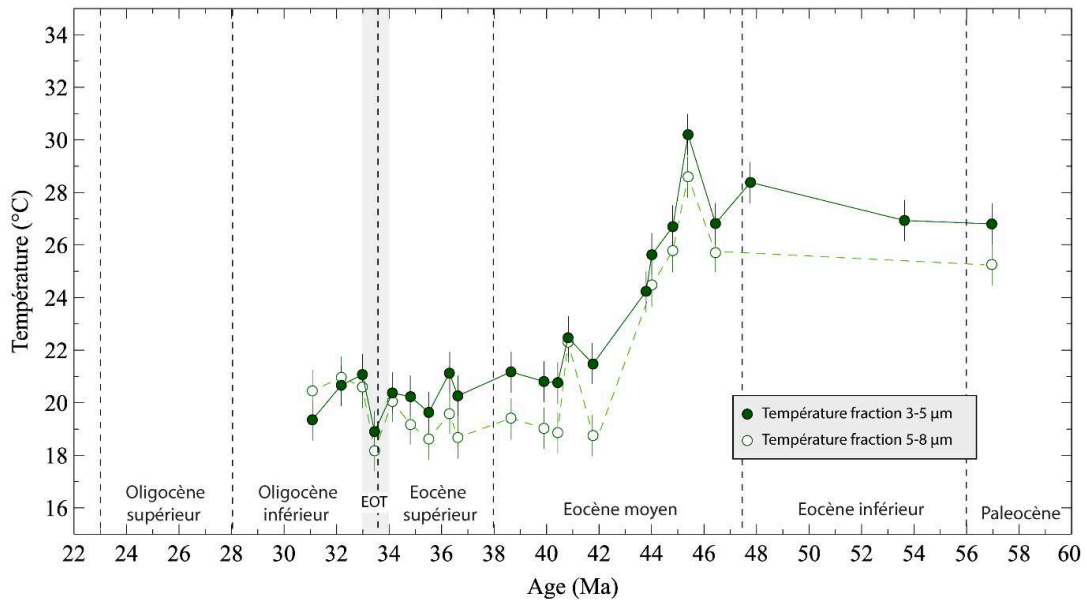


Figure IV.21 : Evolution des SSTs de l'Océan Atlantique subtropicale (site ODP 516) au cours du Paléogène. L'évolution de température est la même entre les fractions 3-5µm et 5-8µm.

- Le site ODP 511 – Océan Atlantique sud

Au cours de l'Eocène supérieur les SSTs reconstruites à partir des fractions 3-5 µm sont stables autour de 12°C, les températures diminuent de 1°C à l'EOT avant de remonter à 12°C à l'Oligocène inférieur. Les températures estimées à partir des fractions 5-8 µm montrent la même évolution mais avec des températures inférieures de 1 à 2°C (**Figure IV.22**).

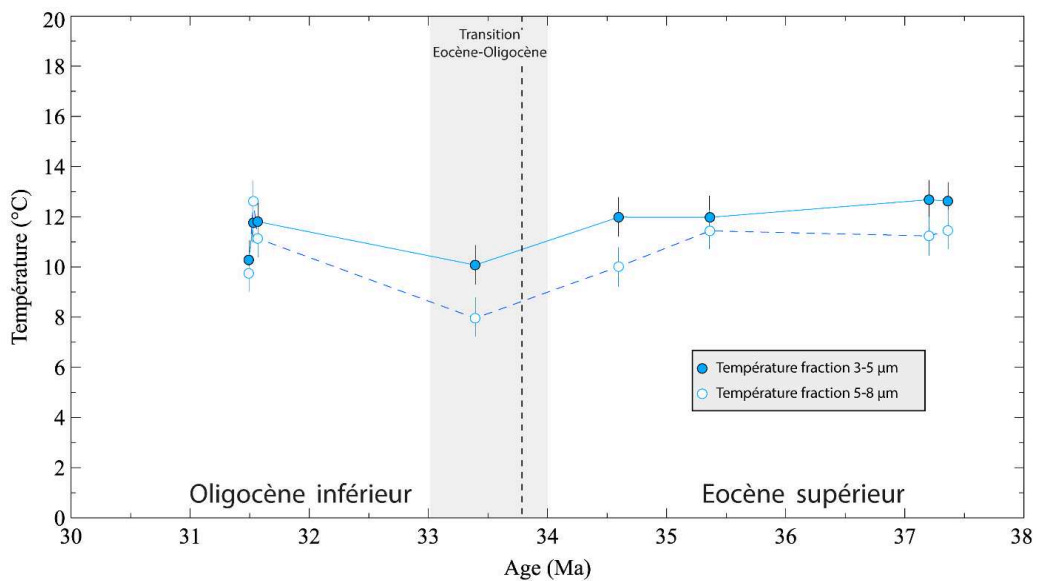


Figure IV.22 : Evolution des SSTs de l'Océan Atlantique sud (site ODP 511) au cours du Paléogène. L'évolution de température est la même entre les fractions 3-5µm et 5-8µm.

- Les sites ODP 689-690 – *Partie Australe de l’océan Atlantique*

A ce site la totalité des niveaux stratigraphiques sélectionnés ont permis d’obtenir des valeurs de températures. Les SSTs reconstruites à partir des fractions 3-5 μm aux sites 689/690 marquent un refroidissement progressif depuis des valeurs comprises entre 16°C et 18°C jusqu’à atteindre des températures de 6°C à l’Oligocène supérieur. Ce refroidissement se fait en plusieurs paliers : un premier refroidissement de 4°C est observé entre l’Eocène inférieur et moyen, puis un second refroidissement de 6°C à l’Eocène supérieur. Un réchauffement de 4°C il y a 42 Ma est également enregistré à ce site. Les SSTs estimées à partir des fractions 5-8 μm montrent la même évolution (**Figure IV.23**).

Les températures de subsurface passent de 13°C à 10°C au cours de l’Eocène inférieur avant d’augmenter jusqu’au début de l’Eocène moyen jusqu’à des valeurs de 12°C. Les températures de subsurface diminuent ensuite au cours de l’Eocène moyen et supérieur pour atteindre 6°C au cours de l’Oligocène (**Figure IV.23**).

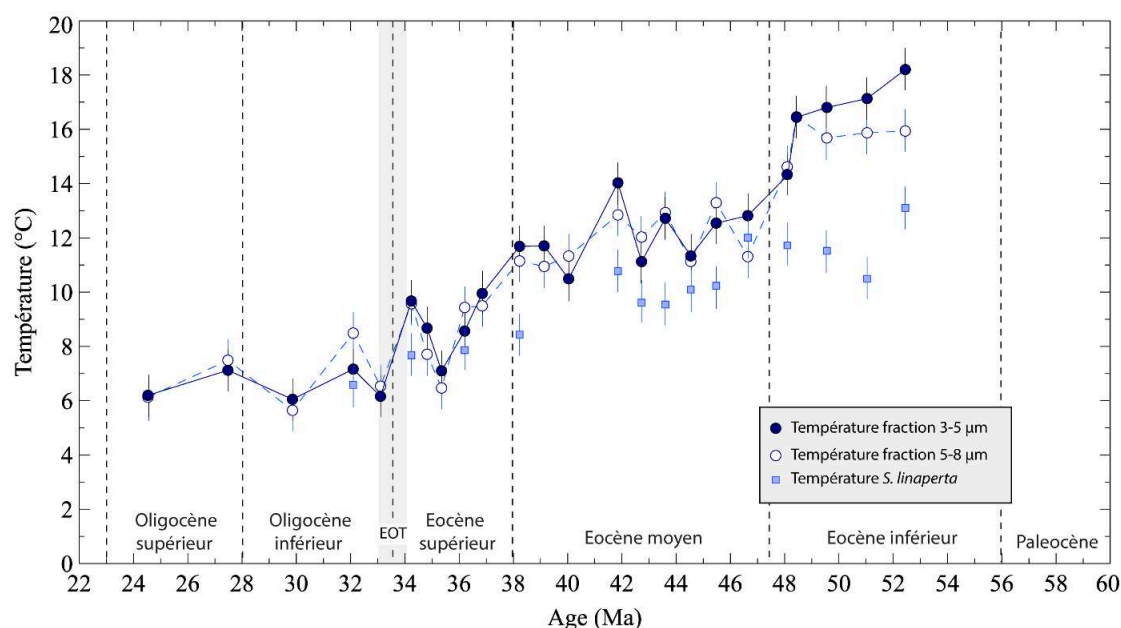


Figure IV.23 : Evolution des SSTs et des températures de subsurface de la partie Australe de l’Océan Atlantique (site ODP 689/690) au cours du Paléogène. L’évolution de température est la même entre les fractions 3-5 μm et 5-8 μm . Les températures de subsurface déterminées à partir $\delta^{18}\text{O}_s$ *linaperta* sont identiques aux SSTs au cours de l’Eocène supérieur et de l’Oligocène inférieur mais sont plus froides au cours de l’Eocène inférieur et moyen.

- Les sites DSDP 549 et 549A – Océan Atlantique Nord

La quasi-totalité des niveaux stratigraphiques sélectionnés ont permis d'obtenir des valeurs de températures pour ce site de l'Atlantique Nord. Les SSTs estimées à partir des fractions 3-5 μm pour l'Atlantique Nord sont comprises entre 26°C et 15°C. Comme pour les autres sites un maximum de température est observé au cours de l'Eocène inférieur et au début de l'Eocène moyen avec des températures comprises entre 21°C et 26°C. Ce maximum est suivi par un refroidissement de 8°C au cours de l'Eocène moyen pour atteindre un palier de température d'environ 17°C au cours de la fin de l'Eocène moyen. A l'Eocène supérieur et à l'EOT une relative stabilité des températures autour de 15°C est observée. Les SSTs estimées à partir des fractions à coccolithes 5-8 μm signent une évolution similaire mais présentent des températures plus froides de 2°C au cours de l'Eocène inférieur (**Figure IV.24**).

Les températures de subsurface augmentent au cours de l'Eocène inférieur, celles-ci passent de 20°C à 24°C. Au cours de l'Eocène, tout comme les SSTs, les températures de subsurface diminuent pour atteindre des valeurs de 14°C (**Figure IV.24**).

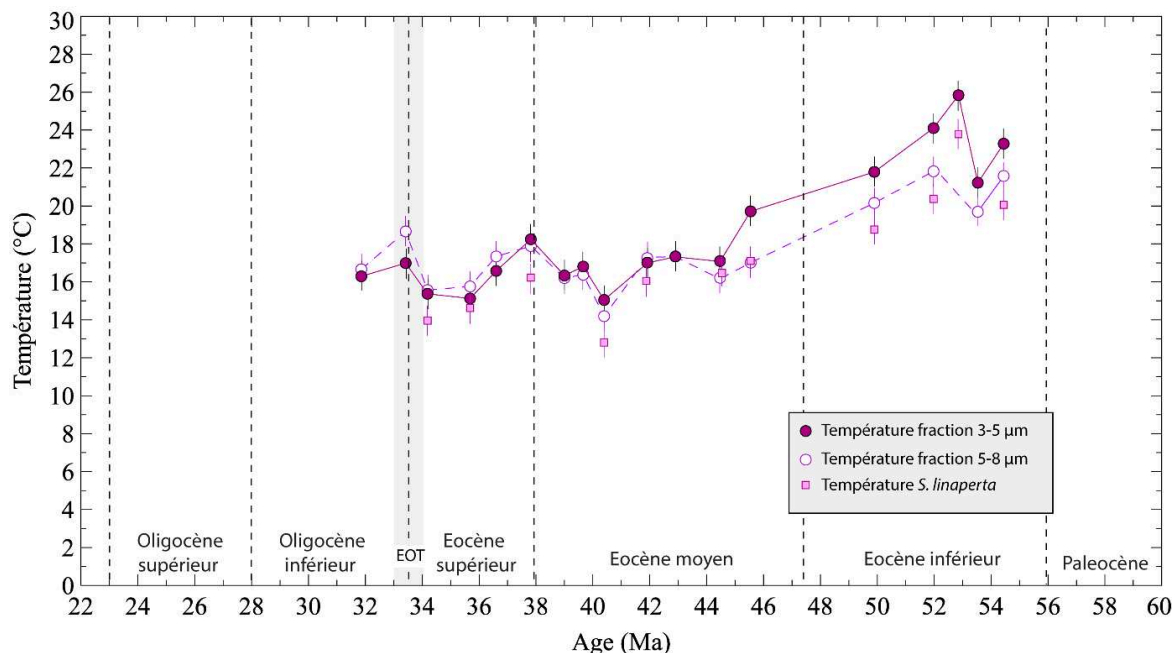


Figure IV.24 : Evolution des SSTs et des températures de subsurface de l'Océan Atlantique Nord (site ODP 549) au cours du Paléogène. L'évolution de température est la même entre les fractions 3-5 μm et 5-8 μm . Les températures estimées à partir des fractions 5-8 μm sont légèrement plus froides (~2°C) que celles estimées à partir des fractions 3-5 μm . Les températures de subsurface déterminées à partir du $\delta^{18}\text{O}_{s, linaperta}$ sont plus froides que les SSTs au cours du Paléogène

- Le site ODP 865 – Océan Pacifique équatorial

Les SSTs reconstruites à partir des fractions 3-5 μm pour ce site varient entre 16°C et 25°C. Au Paléocène, un refroidissement de 6°C est suivi d'un réchauffement de 8°C entre 59 Ma et 58 Ma. Cet optimum thermique est suivi d'un refroidissement des eaux de surface de 8°C au cours de l'Eocène inférieur et moyen (**Figure IV.25**). Les températures reconstruites à partir des fractions 5-8 μm signent la même évolution que celles estimées par les fractions 3-5 μm .

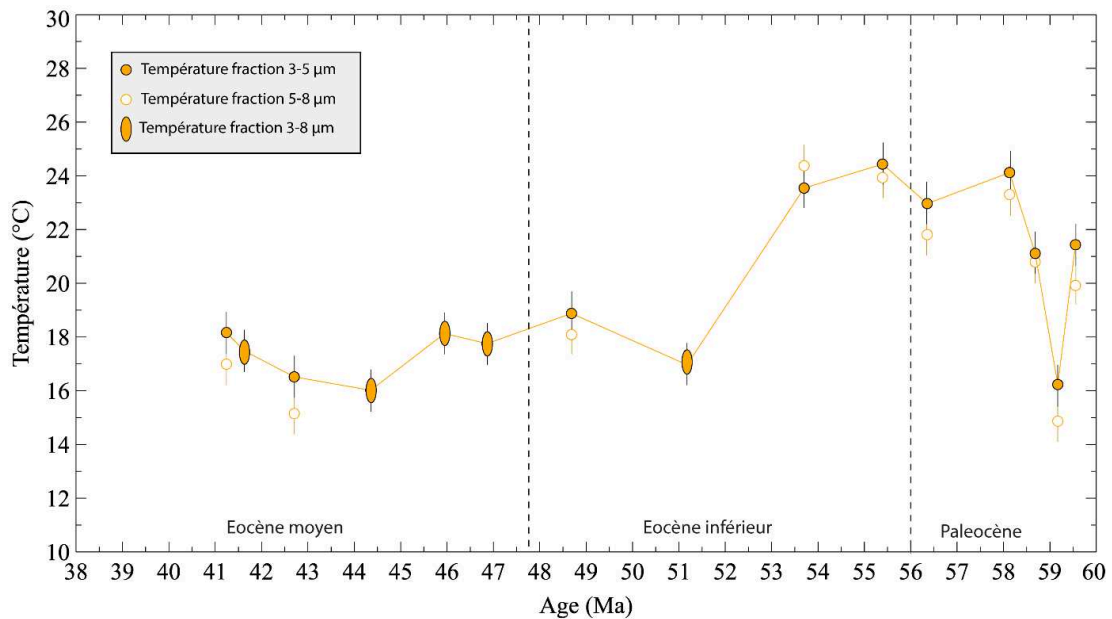


Figure IV.25 : Evolution des SSTs de l'Océan Pacifique équatoriale (site ODP 865) au cours du Paléogène. L'évolution de température est la même entre les fractions 3-5 μm et 5-8 μm .

4.2. Les pCO₂ atmosphérique au Paléogène

Les valeurs de DIC ont été estimées pour tous les niveaux stratigraphiques présentant des fractions enrichies en coccolithes à la fois dans la gamme de taille 3-5 µm et 5-8 µm. Toutefois, notre nouveau paléobaromètre étant basé sur l'étude du différentiel en carbone entre ces deux fractions, les échantillons plus vieux que 43 Ma ou aucun différentiel en δ¹³C n'est observé ne permettent donc pas de reconstituer les valeurs de DIC.

Les valeurs de DIC reconstituées au cours de l'Eocène et de l'Oligocène aux différents sites marquent deux évolutions opposées à partir de l'Eocène supérieur. Celles-ci chutent depuis un palier de 5000 µM/KgSW pour atteindre des valeurs de 2500 à 3000 µM/KgSW au cours de l'Oligocène inférieur pour les sites ODP/DSDP 925/929, 549 et 516, alors que les sites ODP 689/690 et 511 augmentent soudainement pour atteindre des valeurs comprises entre 8500 à 9000 µM/KgSW (**Figure IV.26**).

En fixant la salinité et le pH (Pearson et Palmer, 1999), il est possible à travers la loi de Henry de reconstituer les valeurs de pCO₂ atmosphérique à chaque site étudié. Les températures employées pour ces reconstitutions sont les températures estimées à partir du δ¹⁸O_{coccolithes} des fractions 3-5 µm. Les pCO₂ estimées varient depuis un plateau d'environ 1000 ppm au cours de l'Eocène moyen avant de diminuer de 500 ppm au cours de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène inférieur pour les sites ODP 925/929, DSDP 516 et DSDP 549. Les pCO₂ reconstruites aux sites ODP 511 et 689/690, quant à elles, passent de 1000 ppm au cours de l'Eocène moyen et supérieur à des valeurs comprises entre 1700 et 1900 ppm au cours de l'Oligocène inférieur (**Figure IV.26**). Le différentiel entre les hautes latitudes sud et les autres sites est constant et autour de 700ppmV.

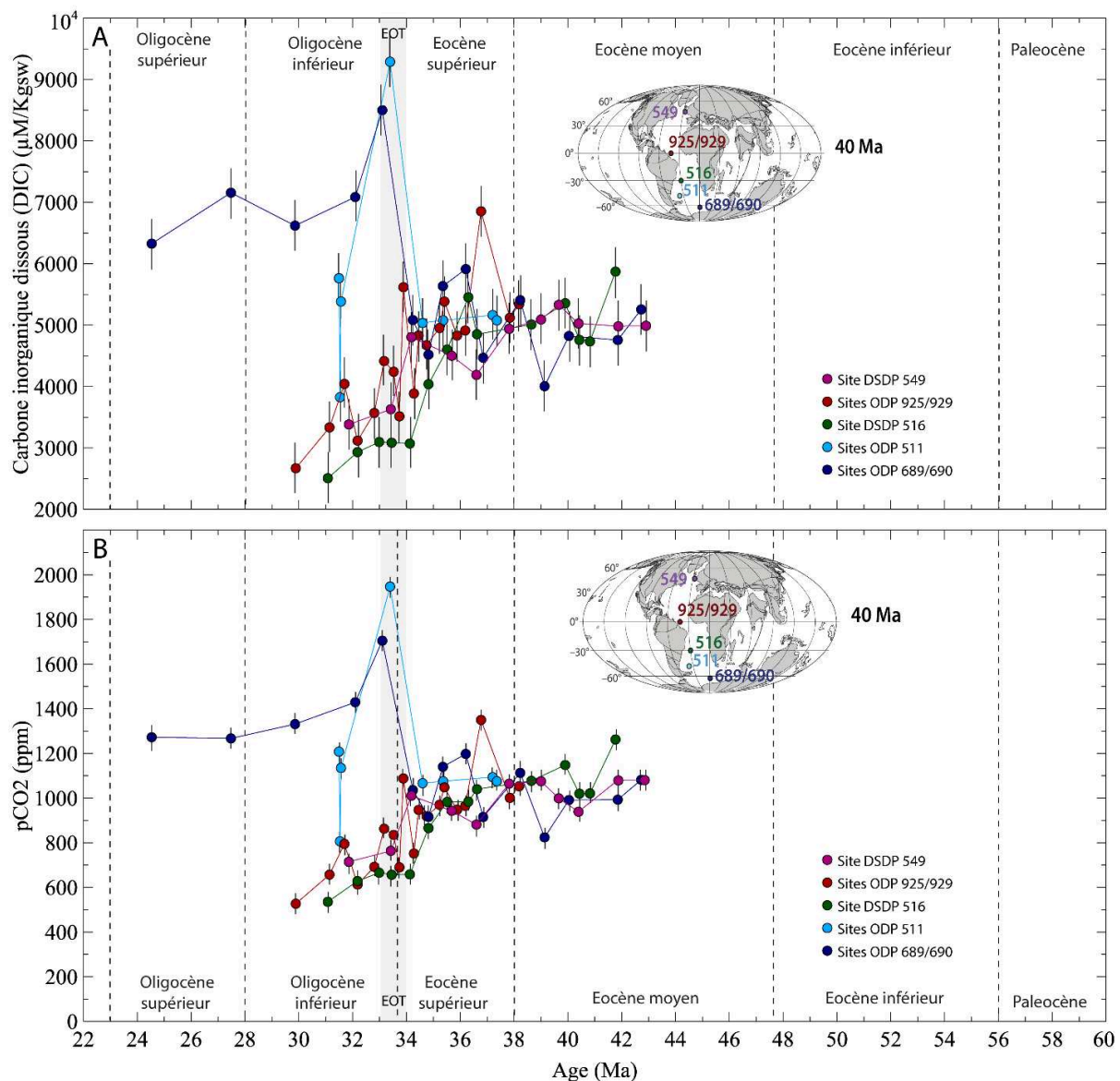


Figure IV.26 : (A) Evolution du DIC et (B) des valeurs de pCO₂ atmosphérique au cours du Paléogène pour les différents sites d'étude de l'Océan Atlantique. Les valeurs de DIC sont estimées à partir de l'étude du signal isotopique des coccolithes des fractions 3-5 µm et 5-8 µm enrichies en coccolithes. Les valeurs de pCO₂ sont estimées pour S=35 psu, pH = 8,05 et T°C = SST issues du δ¹⁸O_{coccolithes} des fractions 3-5 µm.

Aux sites ODP 925/929 le déséquilibre entre l'océan et l'atmosphère est considéré comme nul (environ 22 ppm) (Takahashi et al., 2009; Zhang et al., 2013; Martínez-Botí et al., 2015), aucun correctif ne sera donc appliqué à nos résultats. De même pour les autres sites étudiés aucun déséquilibre majeur n'est observé et aucun correctif n'est donc appliqué à nos valeurs (**Figure IV.27**).

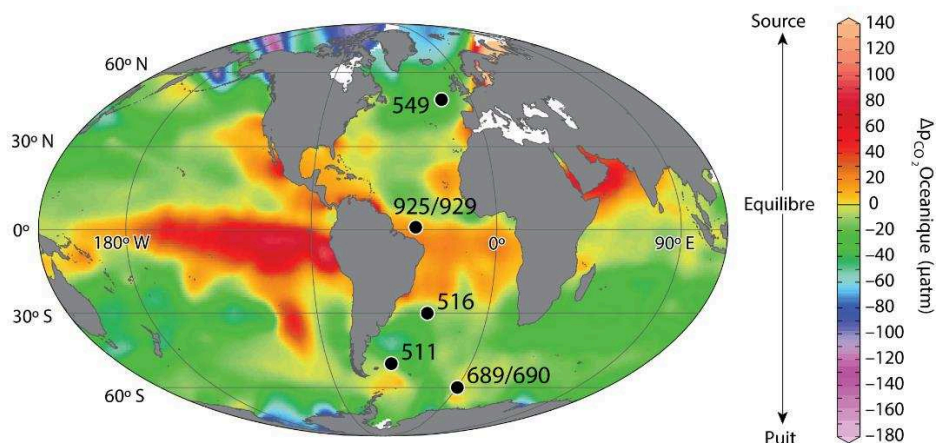


Figure IV.27 : Carte présentant les déséquilibres actuels entre les valeurs de pCO₂ de l’Océan et de l’atmosphère ($\Delta p\text{CO}_2 = p\text{CO}_2(\text{ocean}) - p\text{CO}_2(\text{air})$). Les couleurs chaudes représentent les zones où l’océan est une source de CO₂ pour l’atmosphère. (Modifiée d’après Martínez-Botí et al., 2015).

Il est à noter que l’effet de la température sur la reconstitution de la pCO₂ est mineur (± 30 ppm). L’emploi à titre d’exemple d’une salinité de 33 ne fait varier la valeur de pCO₂ que de 10 ppm. A l’inverse, l’effet du pH sur la calibration est important. La valeur de pH des océans au Paléogène employée est de 8,05 (Ridgwell, 2005). A titre de comparaison, une valeur de pH de 7,9 (Pearson et al., 2009) augmente la valeur de pCO₂ atmosphérique d’environ +400 ppm sans en altérer la tendance (Tremblin et al., 2016) (**Annexe 2**).

Chapitre V :

Discussion

1. Biais possibles sur les reconstitutions de température et de pCO₂ à partir de la géochimie des coccolithes	187
1.1. Impact du choix de l'effet vital au cours du Paléogène	187
1.2. Impact de la saisonnalité sur les reconstitutions de température	194
1.3. Impact de la diagénèse sur les reconstitutions de température	199
1.4. Température reconstruite une fois les biais présentés pris en compte	207
2. Evolution climatique du Paléogène : Comparaison entre les résultats issus de la géochimie des coccolithes ($\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$) et ceux issus des autres proxies	209
2.1. Evolution de la pCO ₂ atmosphérique au cours de l'Eocène et de l'Oligocène	209
2.2. Evolutions des SSTs au cours du Paléogène	211
2.3. Evolution des températures de subsurface et de la porosité interne des foraminifères planctonique de hautes latitudes au Paléogène	247
3. L'évolution des gradients latitudinaux de température de l'Océan Atlantique au cours du Paléogène	249
3.1. Caractérisation des gradients latitudinaux de température océanique	249
3.2. Comparaison entre les données et les modélisations climatiques	256
4. Synthèse	266

V. Discussion

1. Biais possibles sur les reconstitutions de température et de pCO₂ à partir de la géochimie des coccolithes

1.1. Impact du choix de l'effet vital au cours du Paléogène

L'effet vital appliqué dans nos reconstitutions de SSTs est issu d'études ayant mis en culture plusieurs coccolithophoridés d'espèces et de tailles différentes. Ces études ont montré que les effets vitaux spécifiques en oxygène et en carbone sont fonction du degré de limitation en carbone des cellules. Ainsi, ils sont faibles (composition isotopique des coccolithes proche des conditions inorganiques/d'équilibre) lorsque les milieux de culture sont enrichis en CO_{2aq} (Rickaby et al., 2010; Hermoso et al., 2016a; McClelland et al., 2017) ce qui serait également le cas pour les périodes à forte concentration de CO₂ atmosphérique. Cependant, plusieurs autres paramètres physiologiques peuvent venir compliquer la reconstitution des SSTs et des pCO₂ atmosphériques à partir de cet outil et sont donc à prendre en compte.

- Les effets vitaux en oxygène et les reconstitutions de SSTs

Dans nos reconstitutions de SSTs, l'amplitude des effets vitaux est celle tirée des cultures à fortes concentrations en DIC (et donc de CO_{2aq}) de *G. oceanica* et de *C. pelagicus* (Rickaby et al., 2010; Hermoso et al., 2016a). Même si les pCO₂ atmosphériques estimées pour notre période d'étude restent toujours au-dessus de 500 ppm, l'application à tous les niveaux stratigraphiques d'un effet vital unique peut poser question car des variations de tailles au sein des assemblages existent au cours du Cénozoïque (Henderiks et Pagani, 2008) et peuvent donc également exister au sein nos fractions séparées. Or c'est la taille des cellules qui est un des principaux contrôles de l'expression des effets vitaux en oxygène (cf. chapitre III.2. *Le δ¹⁸O des coccolithes : un nouveau paléothermomètre*)

La taille des coccolithes a donc été mesurée sur les fractions séparées de 28 niveaux stratigraphiques (**Figure V.1**). Cette comparaison entre la taille des coccolithes présents dans nos fractions et celles issues des cultures actuelles permet de valider l'emploi de la valeur d'effet vital choisie. Il apparaît alors que la taille des coccolithes au sein des fractions ciblées reste

relativement constante sur notre intervalle d'étude. Les grands axes des coccolithes des fractions 5-8 μm sont compris entre 8 μm et 11 μm et sont donc plus gros que pour *C. pelagicus* actuel qui présentent un effet vital en oxygène très réduit (-0,2 ‰). Les coccolithes des fractions 3-5 μm ont quant à eux une taille moyenne comprise entre 6 μm et 8 μm et sont en grande majorité représentatifs de la gamme de taille des *G. oceanica* actuel (**Figure V.1**). Ce contrôle justifie l'emploi de l'effet vital calibré en culture pour cette espèce pour les reconstitutions de températures issues des fractions 3-5 μm de cette étude. Toutefois, afin d'étudier l'influence sur nos reconstitutions d'une erreur dans le choix de l'effet vital, les températures ont été reconstituées en appliquant un effet vital minimal de type *C. pelagicus* (« EV *C. pelagicus* ») et maximal de type *E. huxleyi* (« EV *E. huxleyi* »). Même si l'emploi d'un effet vital de type *E. huxleyi* n'est pas raisonnable car elles possèdent une physiologie très différente de nos espèce étudiées (taux de croissance très élevées et CCMs importants), ces deux évolutions de températures représenteront ainsi les « cas aux limites » de l'influence du choix de l'effet vital sur les reconstitutions de SSTs proposées.

La valeur de l'effet vital en oxygène pour les différents cas a été modulée en fonction de l'évolution de la gamme de valeur des pCO_2 atmosphériques paléogènes estimée indépendamment à ce travail. Les valeurs moyennes ont été estimées par période à partir de la compilation de données provenant de différents marqueurs (alcénones, stomates, isotopie du bore, paléosols et nahcolithe) issu de l'étude de Beerling et Royer, (2011). Ainsi celles-ci seront de 500 μatm pour le Paléocène, 1600 μatm à l'Eocène inférieur et l'EEO, 950 μatm à l'Eocène moyen, 850 μatm à l'Eocène supérieur et de 575 μatm pour l'Oligocène inférieur (**Figure II.3**).

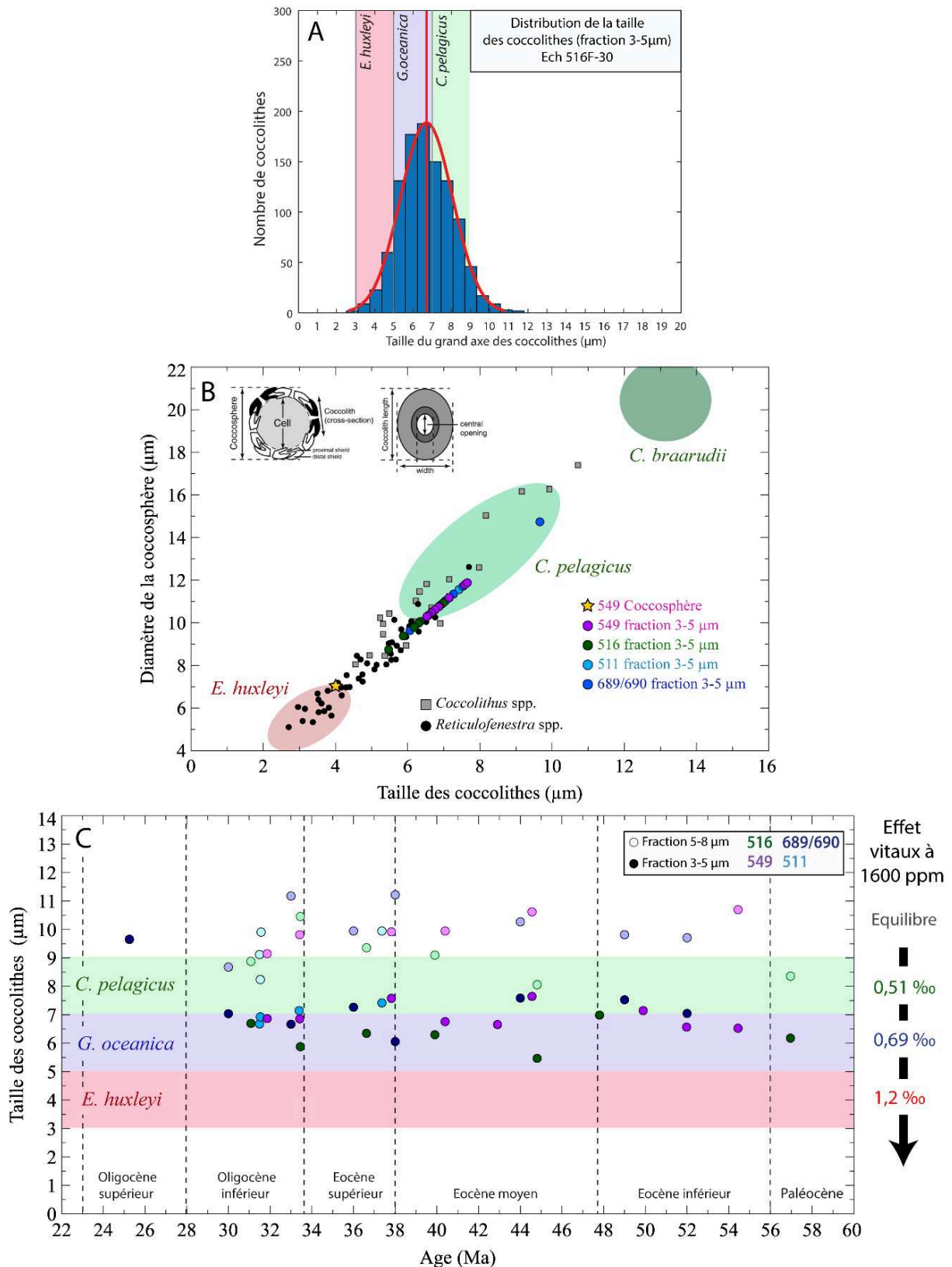


Figure V.1 : (A) Exemple de la distribution de la taille des coccolithes au sein des fractions 3-5 μm (ici fraction du site DSDP 516) (B) Relation entre la taille des coccolithes et le diamètre des coccosphères d'espèces actuel et fossile. (C) Evolution de la taille des coccolithes des fractions 3-5 μm et 5-8 μm des sites ODP 689/690, ODP 511, DSDP 549 et DSDP 516 au cours du Paléogène.

La valeur de l'effet vital en oxygène étant constante pour les grosses cellules de type *C. pelagicus*, le décalage entre nos reconstitutions initiales et celles issues de l'emploi de « EV *C. pelagicus* » est constant et de l'ordre de $\pm 1^\circ\text{C}$. A l'inverse, la valeur de l'effet vital pour les petites cellules d'*E. huxleyi* varie grandement avec la $p\text{CO}_2$, le décalage entre SSTs initiales et SSTs re-calibrées avec « EV *E. huxleyi* » varie donc au cours du Paléogène. Ce différentiel est plus faible au cours de l'Eocène inférieur où les valeurs de $p\text{CO}_2$ sont élevées et est très important à l'Oligocène inférieur où les $p\text{CO}_2$ estimées sont très basses (**Figure V.2**). En prenant en compte un effet vital maximal de type *E. huxleyi* les températures reconstruites sont ainsi entre 4°C et 6°C plus élevées.

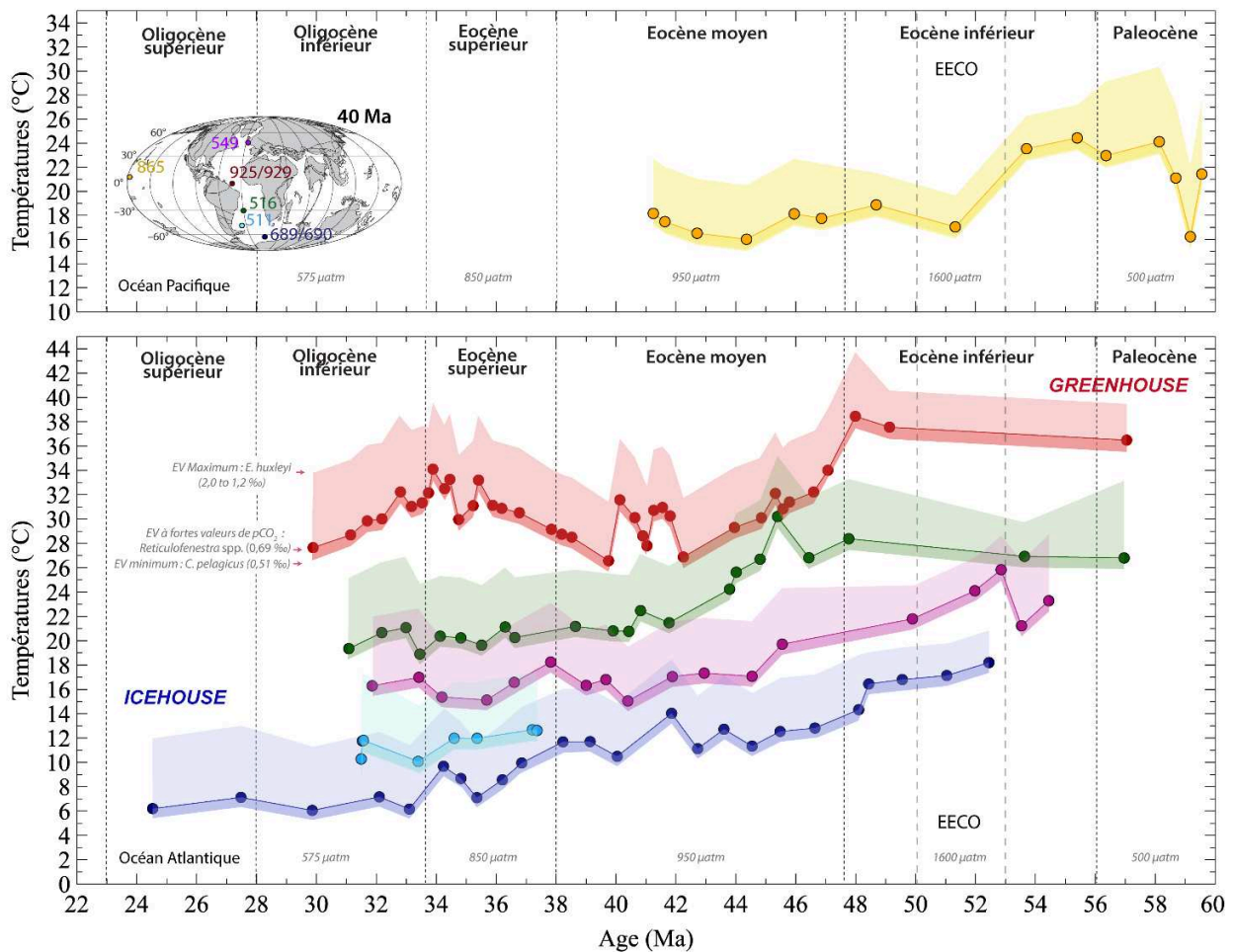


Figure V.2 : Evolution des SSTs pour les différents sites d'étude en fonction de la valeur de l'effet vital appliqué à l'équation de thermodépendance. Températures obtenues à partir des fractions 3-5 μm . Les enveloppes de couleur représentent l'impact du choix de l'effet vital sur la reconstitution de température pour chaque site. Les courbes représentent les SSTs pour un effet vital de type *G. oceanica* pour des valeurs de $p\text{CO}_2$ fortes et constantes. La taille des coccolithes dans nos fractions étant proche de celles de *G. oceanica* et *C. pelagicus* les enveloppes foncées représentent la gamme de température possible pour un effet vital compris entre « EV *C. pelagicus* » et « EV *G. oceanica* ».

L'utilisation d'un « EV *E. huxleyi* » apparaît cependant inappropriée. Ces cellules sont particulièrement petites en comparaison des cellules de coccolithophoridés paléogènes, elles possèdent un taux de croissance (μ) extrêmement important et elles ne sont apparues que très récemment dans le registre fossile sous des conditions de faibles concentrations de $[\text{CO}_2]$ et possèdent donc d'importants CCMs. De plus quand la gamme de taille des coccolithes présents dans les différentes fractions dévie des valeurs de *G. oceanica* ces elles varient vers des valeurs plus importantes et proches de celles propres aux *C. pelagicus*. Or le décalage entre les effets vitaux de *G. oceanica* et *C. pelagicus* est très faible à forte concentration de CO_2 ($\sim 0,18\%$) et l'impact sur les températures est donc très faible ($< 1^\circ\text{C}$).

En conclusion le choix d'un effet vital en oxygène de type *G. oceanica*, ou *C. pelagicus* aura peu d'influence sur les reconstitutions de température au Paléogène. Dans la suite de ce travail la valeur de $+0,69\%$ propre aux *G. oceanica* sera donc utilisée dans les reconstitutions de SSTs et les interprétations issues des fractions 3-5 μm .

- *L'effet vital en carbone et les reconstitutions de $p\text{CO}_2$ atmosphérique*

Nos reconstitutions de $p\text{CO}_2$ se basent uniquement sur le différentiel en limitation en carbone entre des cellules modernes de tailles différentes (Rickaby et al., 2010; Hermoso et al., 2016a). Or si la taille, via le rapport volume/surface, est un des contrôles principaux de l'amplitude de l'effet vital pour l'oxygène, pour le carbone, la calibration précise de l'effet vital est plus complexe (cf. chapitre : **III.3. Le $\Delta^{13}\text{C}$ des coccolithes : un nouveau paléobaromètre du CO_2**). L'amplitude de ce dernier dépend à la fois du rapport entre la production inorganique de carbone et la production organique de carbone (PIC/POC) et de l'index d'utilisation τ (McClelland et al., 2017). En effet, au sein du chloroplaste la formation de la matière organique est catalysée par l'enzyme RuBisCO qui incorpore préférentiellement le ^{12}C dans la matière organique par rapport au ^{13}C . La matière organique des coccolithophores aura donc un $\delta^{13}\text{C}$ faible. En conséquence le $\delta^{13}\text{C}$ du cytosol, de la vésicule de calcification et donc des coccolithes sera plus élevé que celui de la matière organique. Cette relation obéit à un processus de distillation de Rayleigh et explique l'importance des rapports PIC/POC dans l'expression des effets vitaux. Ainsi, plus la production de matière organique sera importante, plus la calcite aura une composition en $\delta^{13}\text{C}$ élevé. La composition isotopique de la calcite est donc intrinsèquement liée à la production de matières organique (McClelland et al., 2017). Or, le

PIC/POC n'est sûrement pas fixe dans le temps, car il dépend de la physiologie des cellules. En effet, il est fonction du degré d'utilisation du carbone par rapport à ce qui est disponible dans le milieu (τ) ainsi il est probable qu'une petite cellule soit moins limitée en carbone et donc que son PIC/POC soit plus faible que celui d'une grosse cellule.

Plusieurs paramètres permettent d'exprimer τ : le rayon de la cellule, la densité du carbone cellulaire, le taux de croissance, la perméabilité de la membrane et la concentration de CO₂ externe (McClelland et al., 2017).

$$\tau = \frac{\text{taux de croissance} \cdot \text{volume de la cellule} \cdot \text{densité du carbone cellulaire}}{\text{perméabilité de la membrane} \cdot \text{surface de la cellule} \cdot [\text{CO}_2]} = \frac{r\rho\mu}{3Pc[\text{CO}_2]}$$

Où r est le rayon de la cellule (m), ρ est la densité du carbone cellulaire (constant, en mol.m⁻³), μ le taux de croissance (s⁻¹), Pc la perméabilité de la membrane (constant, en m.s⁻¹) et $[\text{CO}_2]$ la concentration externe en CO₂ (mol.m⁻³).

L'écart par rapport à la référence inorganique est plus élevé lorsque l'utilisation du carbone intracellulaire est élevée, c'est-à-dire quand μ ou r sont élevés ou que la $[\text{CO}_2]$ est faible (McClelland et al., 2017) (**Figure V.3**). Or l'influence du taux de croissance et du rapport PIC/POC sur le $\delta^{13}\text{C}$ de la calcite n'est pas directement pris en compte dans notre calibration de pCO₂. L'impact de ces deux autres paramètres (PIC/POC et τ) sur le $\delta^{13}\text{C}_{\text{coccolithes}}$ est d'autant plus énigmatique que ces derniers ont certainement varié au cours du Cénozoïque.

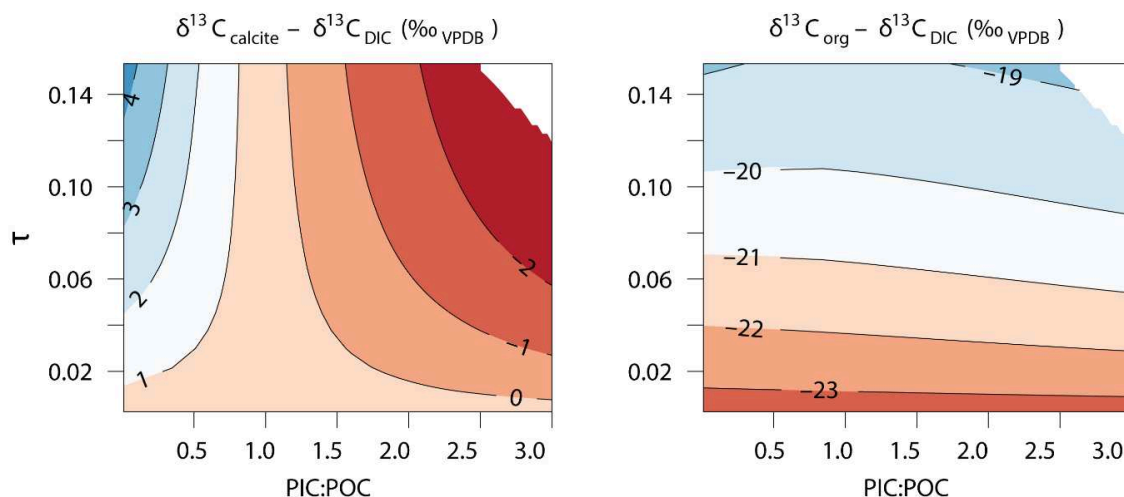


Figure V.3 : Effet de l'utilisation cellulaire en carbone (τ) et du PIC : POC sur le signal isotopique des coccolithes et de la matière organique.

Des mises en culture complémentaires en milieu contrôlé sur des souches d'intérêt géologique restent à être effectuées afin d'améliorer notre compréhension de l'influence de ces paramètres (PIC/POC, μ) sur le signal isotopique en carbone des coccolithes et donc d'améliorer nos reconstitutions de $p\text{CO}_2$ atmosphérique.

Enfin, la calibration $\Delta^{13}\text{C}/\text{CO}_{2\text{aq}}$ présentée dans le chapitre **III. Matériel et Méthodes** et appliquée dans cette thèse et dans Tremblin et al. (2016) repose sur une assimilation passive de CO_2 au travers des membranes des coccolithophoridés pour constituer le réservoir intracellulaire de DIC. Or, comme nous l'avons vu, il est possible que les cellules incorporent du carbone à la fois par diffusion passive de CO_2 , mais également par l'assimilation par gradient ou par voies actives d'ions bicarbonates (HCO_3^-) à travers les parois cellulaires (cf. chapitre : **I.4. Les marqueurs de $p\text{CO}_2$ atmosphérique**). Le HCO_3^- ayant un $\delta^{13}\text{C}$ environ 10 ‰ plus positif que celui du CO_2 (25°C), il peut influencer sur la composition isotopique des coccolithes. Ce point biogéochimique a été discuté en détail par Pagani (2014) avec la quantification de l'expression des CCMs (pompage actif de HCO_3^-) sur les valeurs ϵ_p et donc sur les reconstitutions du CO_2 aqueux ambiants (Pagani, 2014).

Toutefois il est probable que les CCMs ne soient devenus un mécanisme important qu'à partir du Miocène du fait de l'importante chute de la concentration de CO_2 atmosphérique (Zhang et al., 2013) (**Figure I.27**). Cette hypothèse a déjà été proposée par Bolton et Stoll (2013) avec un "Miocene threshold" étayé par des données à long terme de $\Delta^{13}\text{C}$ sur le Cénozoïque.

1.2. Impact de la saisonnalité sur les reconstitutions de température

Les températures proposées dans cette thèse sont basées sur l'hypothèse d'une production des coccolithes répartie de manière homogène sur l'ensemble de l'année et représentent donc, comme les valeurs proposées par les modélisations, des moyennes annuelles pour la région considérée. Toutefois, si la température des eaux de surface varie significativement au cours d'une année, la saisonnalité de la production des coccolithes peut alors impacter les températures reconstituées à partir de notre marqueur. La température estimée sera ainsi plus chaude que la moyenne annuelle réelle si la production des coccolithes a lieu en été. Inversement les températures seront biaisées vers les températures froides si la production a lieu majoritairement en hiver.

L'étude d'échantillons d'eaux de mer, de pièges à sédiment ou d'images satellites a montrés que dans l'Océan Atlantique la production actuelle des coccolithes n'est pas constante au cours de l'année selon les espèces et les provinces biogéographiques (Okada et McIntyre, 1979; Holligan et al., 1983; Ziveri et al., 1995) (**Figure V.4**). En effet si la production de *C. pelagicus* est cyclique pour la province subarctique avec une production à la saison chaude, au niveau des autres provinces géographique la production n'est pas cyclique ou alors les enregistrements disponibles ont été réalisés sur des durées trop courtes pour identifier une cyclicité annuelle de production (**Figure V.4**). A titre d'exemple aux basses latitudes une seule année ou moins est documentée dans l'étude de Okada et McIntyre (1979).

Ces résultats fragmentaires ne permettent donc pas de trancher clairement sur une saison préférentielle de production des assemblages pour ces latitudes. Même si la production de *C. pelagicus* est actuellement estivale aux hautes latitudes, cette espèce est cantonnée à ces provinces froides depuis 2,74 Ma seulement (Sato et al., 2004) et était présente à toutes les latitudes au Paléogène. Il est donc impossible de transposer la saisonnalité actuelle certainement contrôlée par les températures froides de l'Océan Arctique à notre période d'étude.

En conclusion selon le site étudié la distribution saisonnière de la production de coccolithophoridés peut varier et les données disponibles dans la bibliographie ne permettent pas de dégager une réponse claire et surtout transposable pour le Paléogène aux taxons *Reticulofenestra*. et *C. pelagicus* qui forment l'essentiel de nos échantillons.

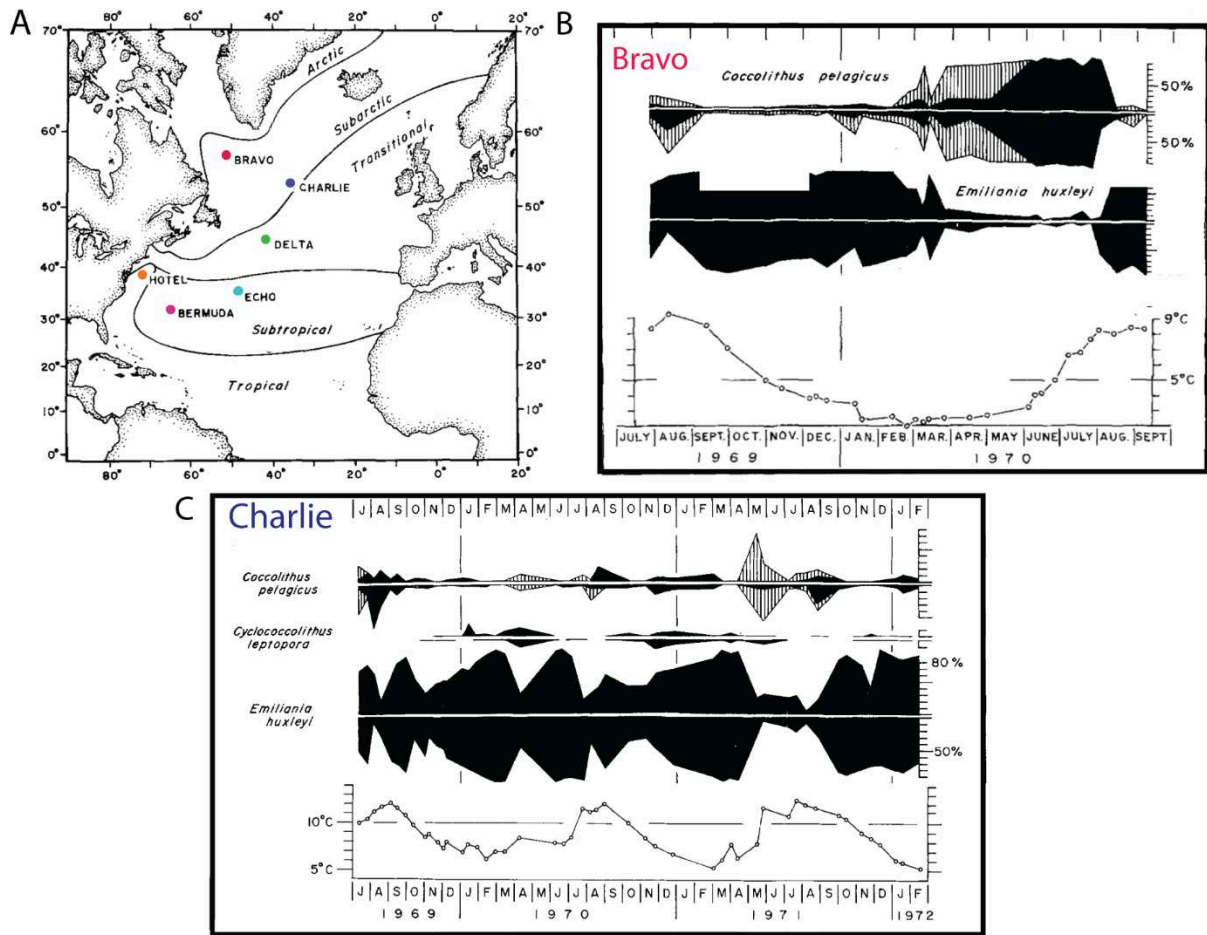


Figure V.4 : (A) Carte des sites étudiés dans l'étude d'Okada et McIntyre (1979) et répartition annuelle de l'abondance relative des principales espèces de coccolithophoridés au site Bravo (B) et au site Charlie (C) (Okada et McIntyre, 1979). La production des *C. pelagicus* se fait actuellement de manière préférentielle à la période chaude aux hautes latitudes. Aux plus basses latitudes aucune cyclicité claire ne se dégage.

Afin de tester quand même l'impact de la saisonnalité de production des coccolithes sur nos SSTs, il est possible d'utiliser les différentiels de températures actuels entre les moyennes annuelles locales et les températures maximales et minimales à chaque site qui sont accessibles grâce aux bases de données océanographiques (World Ocean Atlas 2013) (Tableau V.1). En considérant une saisonnalité de température identique entre le l'actuel et le Paléogène les différentiels de températures ($\Delta T^{\circ}\text{C}_{\text{Moyenne-Extrême}}$) pourront ensuite être appliqués à nos échantillons fossiles. Cette approche purement actualiste maximise l'impact possible de la saisonnalité puisque les différences de température entre saisons chaudes et froides pendant les périodes greenhouse était plus faible qu'à l'actuel (Pagani et al., 2014).

Sites	DSDP 549	ODP 925/929	ODP 865	DSDP 516	ODP 511	ODP 689/690
Zone géographique	Océan Atlantique Nord	Océan Atlantique équatorial	Océan Pacifique équatorial	Océan Atlantique subtropical	Océan Atlantique Sud	Partie australe de l'Océan Atlantique
SST moyenne annuelle	13,5°C	27,4 °C	26,8°C	21,1°C	4,7 °C	-0,4°C
SST saison froide	11,1°C	26,4 °C	25,9°C	19,4 °C	2,3°C	-2°C
$\Delta T_{\text{moyenne-froid}}$	2,4°C	1°C	0,9°C	1,7°C	2,4°C	0,6°C
SST saison chaude	16,6°C	27,8°C	28°C	24,4°C	5,7°C	0,6°C
$\Delta T_{\text{moyenne-chaud}}$	-3,1°C	-0,4°C	-1,2°C	-3,3°C	-1°C	-0,4°C

Tableau V.1 : Valeurs de SSTs moyenne, de la saison froide et de la saison chaude aux différents sites d'étude (Données issues de : Ocean Data View, <http://odv.awi.de>). Les $\Delta T^{\circ}\text{C}_{\text{Moyenne-Extrême}}$ représente le décalage à la moyenne annuelle.

A partir de ces températures et en considérant qu'une part de la production est faite pendant la saison chaude (ou froide), il est possible de recalculer la moyenne annuelle théorique pour chaque site. Six cas ont alors été envisagés avec X = le pourcentage de la production qui a lieu au cours des différents extrêmes thermiques. La température moyenne annuelle est donnée par l'équation : $T_{\text{Moyenne}} = T_{\text{fraction}} + X * (\Delta T_{\text{Moyenne-Extrême}})$

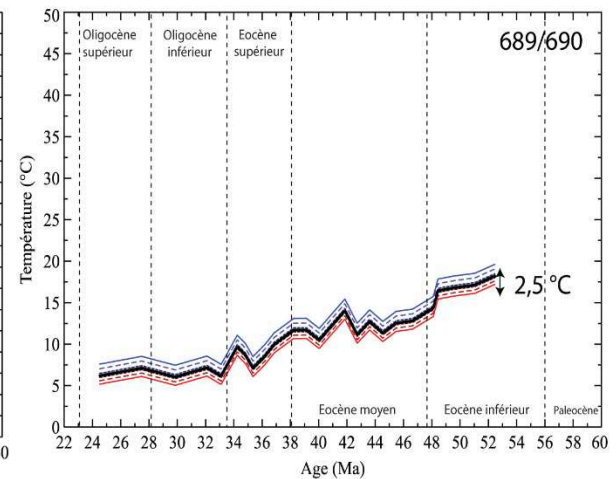
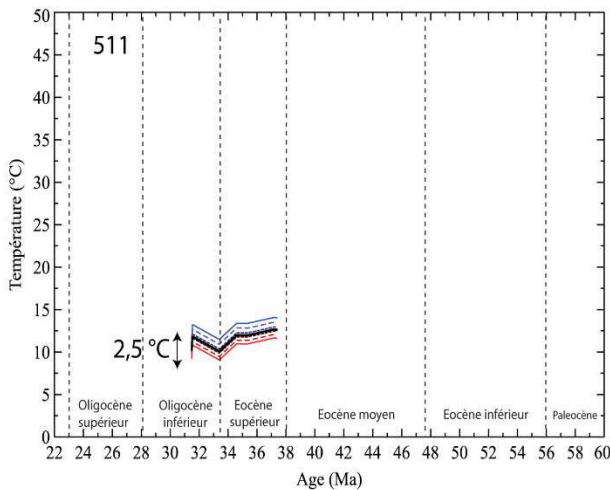
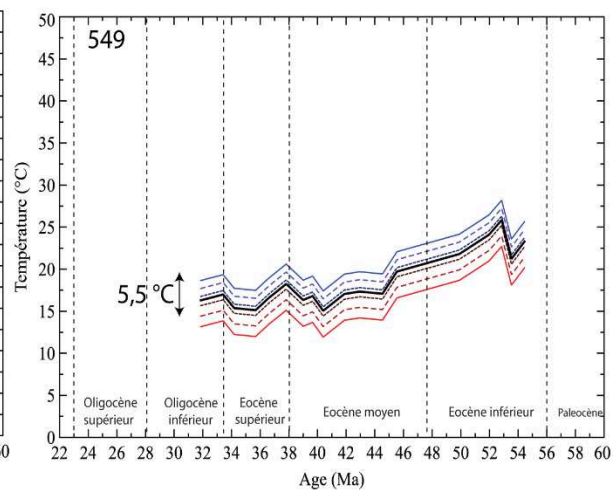
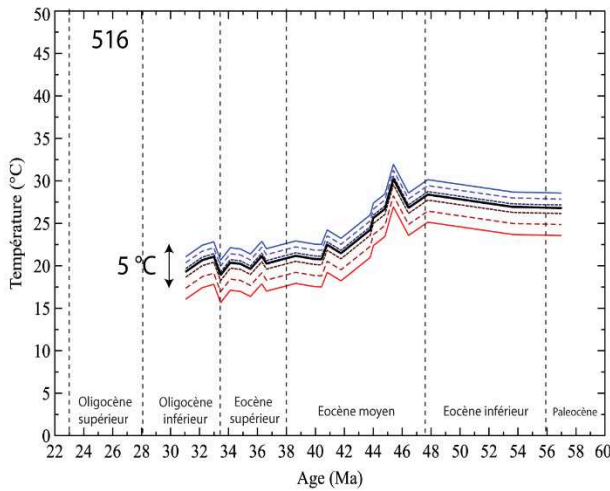
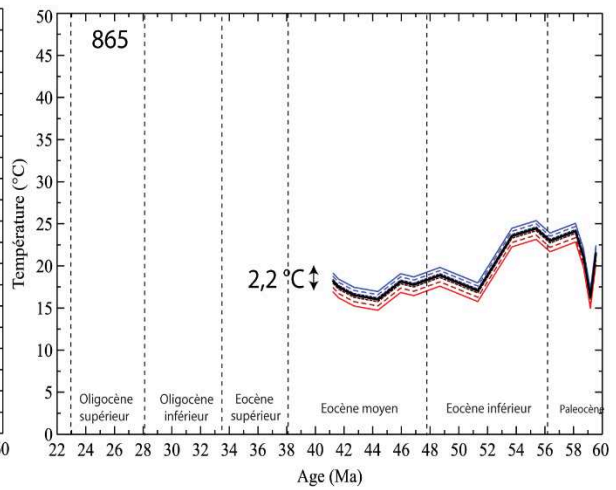
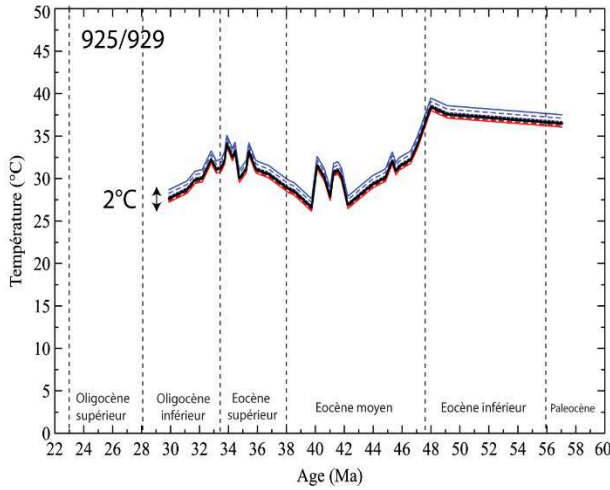
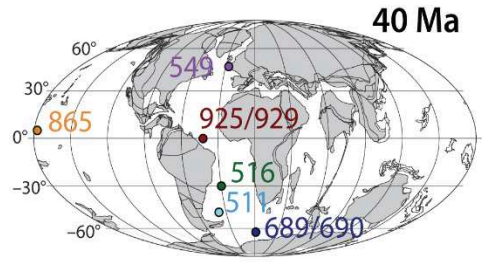
- Cas (1) : X = 100 % de la production a lieu au cours de la saison chaude
- Cas (2) : X = 100 % de la production a lieu au cours de la saison froide
- Cas (3) : X = 60 % de la production a lieu au cours de la saison chaude et le reste au cours de l'année
- Cas (4) : X = 20 % de la production a lieu au cours de la saison chaude et le reste au cours de l'année
- Cas (5) : X = 60 % de la production a lieu au cours de la saison froide et le reste au cours de l'année
- Cas (6) : X = 20 % de la production a lieu au cours de la saison froide et le reste au cours de l'année

Actuellement le différentiel de température ($\Delta T^{\circ}\text{C}_{\text{Moyenne-Extrême}}$) étant plus important aux moyennes latitudes, c'est aux sites DSDP 549 et 516 que la saisonnalité a la plus grande influence sur nos estimations de SSTs. Une différence d'environ 5°C y est observée entre les deux cas extrêmes (1) et (2). A l'inverse l'impact de la saisonnalité est faible aux sites de basses latitudes (ODP 925/929 et 865) avec un écart maximum de $2,4^{\circ}\text{C}$ entre les cas (1) et (2) (**Figure V.5**). De même aux hautes latitudes sud (Sites ODP 511 et 689/690) l'écart de température reconstitué entre températures maximum et minimum est très faible. Il est également à noter que ces différentiels de température représentent des valeurs maximales possibles pour le Paléogène. En effet la saisonnalité climatique était plus faible pendant les périodes greenhouse (Pagani et al., 2014), ainsi les différences de température entre saisons chaudes et froides était réduites. De plus l'impact de la saisonnalité étant particulièrement faible aux sites ODP 925/929 et ODP 689/690 (**Figure V.5**), ce phénomène n'impactera pas la reconstitution du gradient latitudinal de température pour le Paléogène

Ainsi même si la production des coccolithes peut être marquée par une saisonnalité importante et impossible à déterminer pour le Paléogène, l'impact maximal déterminé par une approche actualiste reste mineur sur l'enregistrement des températures proposé dans ce travail. On peut donc considérer que la production des assemblages de coccolithes est constante au cours de l'année sur tout le Paléogène. Les températures présentées pourront alors être directement interprétées comme des valeurs moyennes annuelles de SSTs régionales.

Figure V.5 : Impact de la saisonnalité sur les températures des eaux de surface reconstituées aux différents sites étudiés. Plusieurs cas ont été testés à chaque site : une production uniquement estivale ou hivernale, ou une production annuelle avec un pic de production supplémentaire de 20% ou 60% en été ou en hiver. Les températures corrigées ne sont pas très différentes de celles estimées initialement en prenant en compte une production annuelle constante. Les sites de moyennes latitudes à la saisonnalité actuelle plus importante sont plus impactés par la prise en compte de ce biais sur les températures.

- 100 % de production en été
- - - 60 % de production en été
- · · 20 % de production en été
- SST reconstruite
- · · 20 % de production en hiver
- - - 60 % de production en hiver
- 100 % de production en hiver



1.3. Impact de la diagenèse sur les reconstitutions de température

En plus de l'observation au microscope optique à fort grossissement, de l'imagerie au microscope électronique à balayage (MEB) a été réalisée sur plusieurs niveaux stratigraphiques le long de notre intervalle d'étude et pour chacun des différents sites étudiés (**Figure V.6**). Ceci dans le but de s'assurer, qualitativement, de la bonne préservation de nos particules cibles.

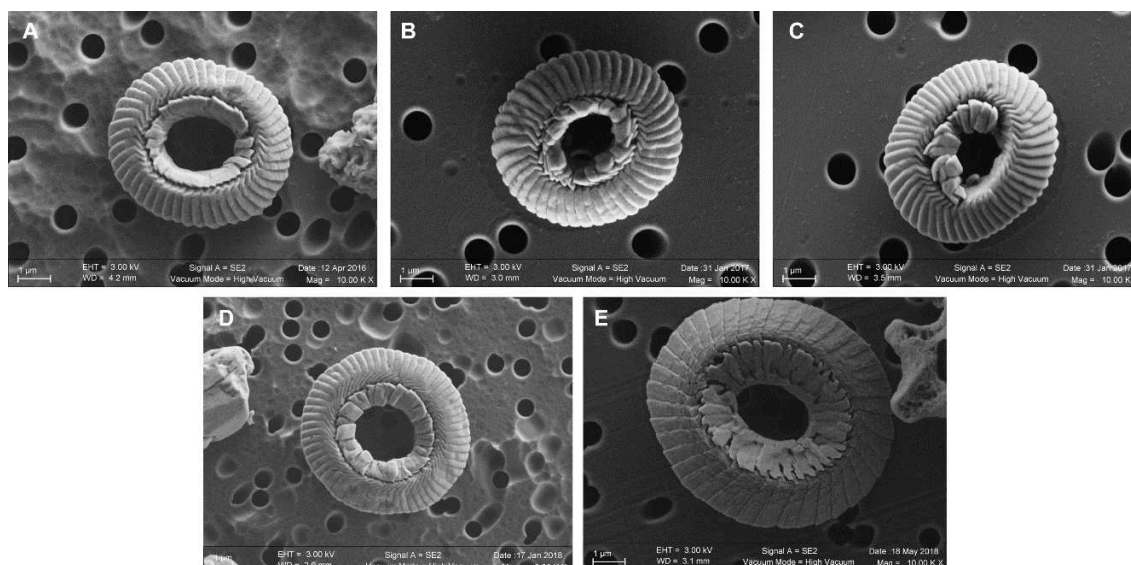


Figure V.6 : Images MEB attestant de la bonne préservation des coccolithes. (A) Reticulofenestra (Sites ODP 925/929 ; 42,1 Ma). (B) Reticulofenestra (Site DSDP 516 ; 36,3 Ma). (C) Reticulofenestra (Site ODP 689/690 ; 52 Ma). (D) Reticulofenestra (Site DSDP 549 ; 42,6 Ma). (E) Reticulofenestra (Site ODP 511 ; 35,4 Ma).

Si la plupart de nos échantillons présentent un bon état de préservation (**Figure V.6**), plusieurs recristallisations et/ou surcroissances peuvent tout de même être observées.

Après leur dépôt, les coccolithes peuvent être affectés par deux types de précipitations diagenétiques : tout d'abord, la diagenèse précoce correspond aux précipitations de calcite inorganique directement sur les fonds océaniques et qui enregistre donc la température des eaux de fond. Dans un second temps, la diagenèse tardive entraîne la précipitation de calcite inorganique en cours d'enfouissement, et qui enregistre donc la température dans la colonne sédimentaire induite par le gradient géothermique local. Les observations au MEB montrent la présence de cristallisations secondaires sur certains cristaux du bouclier distal et du tube. La présence d'un placage isopaque sur l'ensemble des éléments des boucliers semble peu probable,

donc ces surcroissances ponctuelles correspondent aux précipitations diagénétiques dont l'influence sur les reconstitutions de températures doit être évaluée.

Afin d'estimer la proportion relative de ces deux phénomènes et leurs impacts sur le signal reconstitué il est nécessaire de faire des hypothèses sur l'origine des différentes cristallisations observées. Au cours de l'enfouissement sédimentaire, ces deux diagénèses peuvent avoir des impacts opposés sur les températures reconstruites et quantifier la part respective de chacune d'elle sur nos organismes est difficile. La nature automorphe des cristaux rhomboédriques visibles sur le tube des coccolithes plaide pour une origine précoce (précompaction) et seront considérés comme l'expression de la diagénèse précoce. Les cristaux xénomorphes parfois observés entre les boucliers proximaux et distaux des coccolithes (**Figure V.7**) auraient précipité en cours de ou après la compaction dans les espaces résiduels et représenteraient quant à eux de la diagénèse tardive.

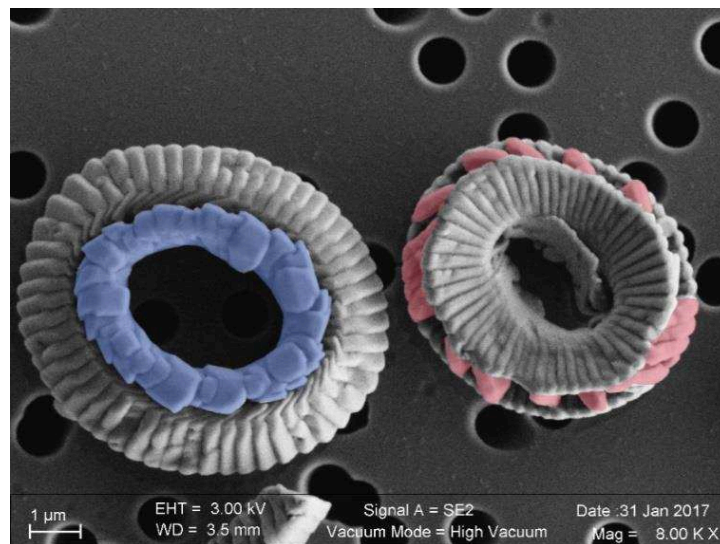


Figure V.7 : Exemple de deux coccolithes présentant de la diagénèse précoce (bleu) ou tardive (rouge) observé sur un échantillon du site ODP 689 (36,2 Ma). Image MEB. La part originel et diagénétique est particulièrement difficile à estimer pour la diagénèse précoce. Sur cette illustration, la part de diagénèse précoce est ainsi certainement exagérée.

1.3.1. La diagénèse précoce

Afin de simuler l'impact potentiel de cette cristallisation secondaire de calcite au niveau des eaux de fond océaniques sur le signal reconstruit, il est nécessaire de connaître la température des eaux de fond au Paléogène pour chacun des sites étudiés. Ces températures

n'ont été évaluées qu'aux sites ODP 689/690 grâce à la mesure du rapport Mg/Ca des foraminifères benthiques (Lear et al., 2000).

Dans les océans actuels, les températures des eaux de fond (BWT pour Bottom water temperature) sont très homogènes du fait de la circulation thermohaline et sont comprises entre 0,3°C et 4°C pour nos sites d'étude (**Tableau V.2**). On peut raisonnablement considérer que cette homogénéité existait déjà au Paléogène et que les précipitations diagénétiques précoces présentes sur les coccolithes ont enregistré les températures déterminées aux hautes latitudes sud par les foraminifères benthiques. L'étude de Bornemann et al. (2016) réalisée sur le $\delta^{18}\text{O}$ des foraminifères benthiques conforte ce postulat et montre des valeurs de température homogènes ($\pm 4^\circ\text{C}$) et une évolution similaire au cours du Paléocène et de l'Eocène (**Figure V.8**).

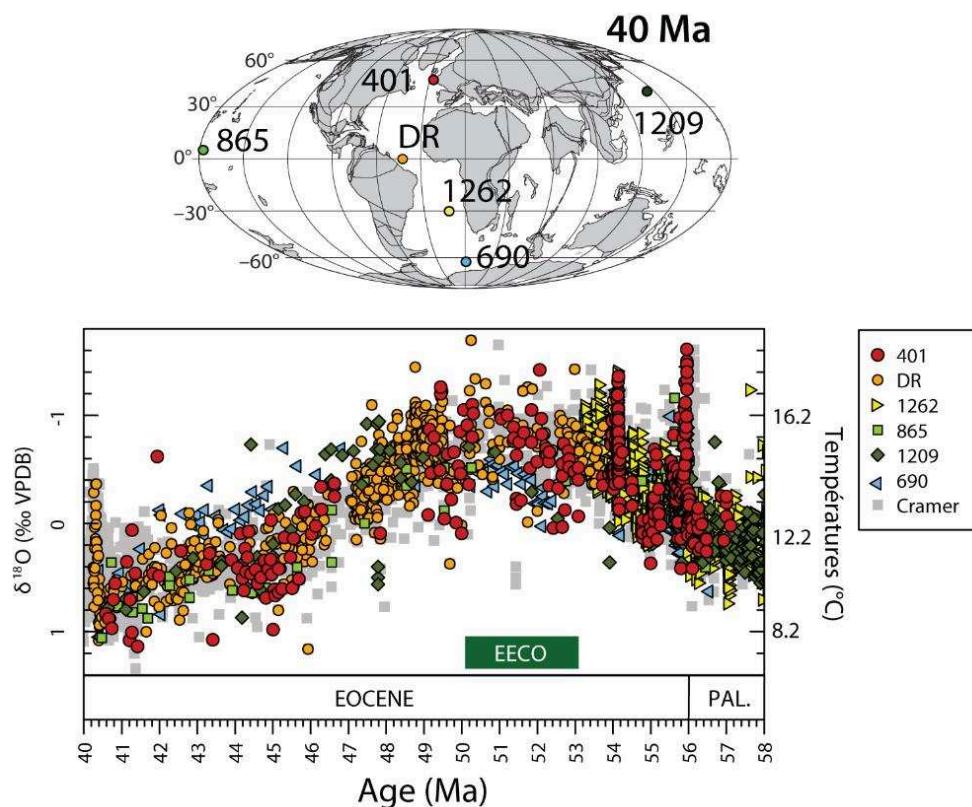


Figure V.8 : Evolutions des températures des eaux de fond déterminées à partir du $\delta^{18}\text{O}$ des foraminifères benthiques pour différents sites de l'Océan Atlantique et Pacifique. Cette compilation propose des valeurs de températures pour toutes les latitudes étudiées. Le site DR est très proche des sites ODP 925/909. Le site ODP 1212 est proche du site DSDP 516. Le site DSDP 401 est proche du site DSDP 549. Les températures des eaux de fond sont globalement similaires entre les différents sites et proches de l'évolution de température estimée par Lear et al. (2000) aux sites ODP 689/690.

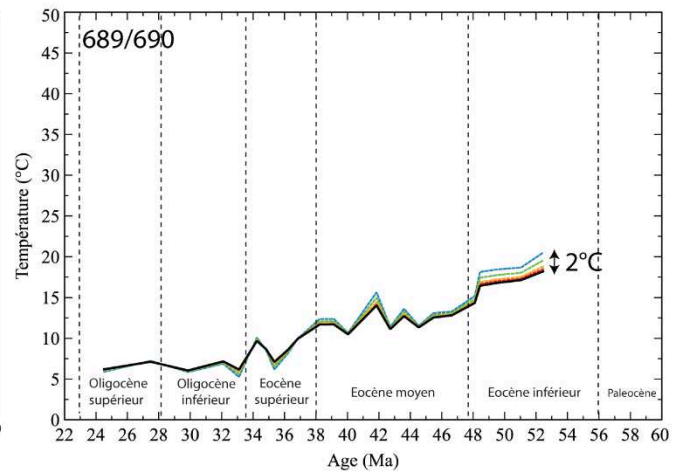
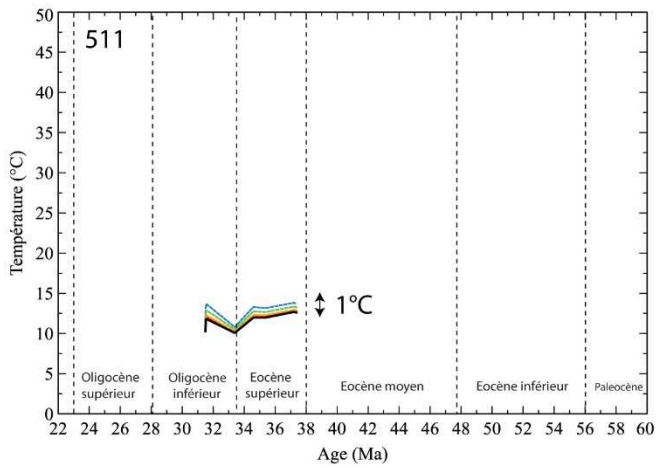
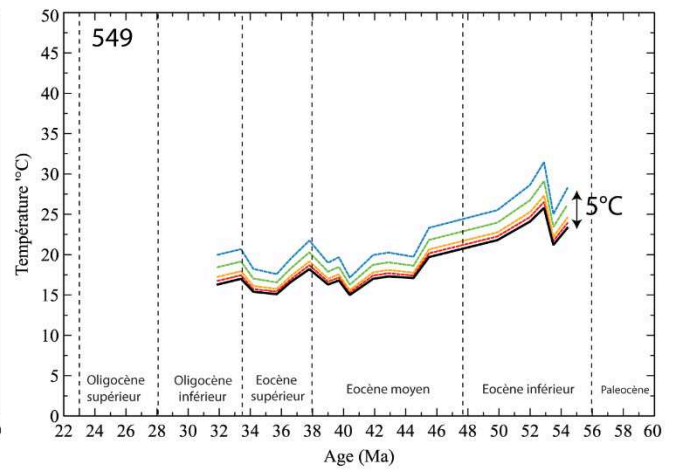
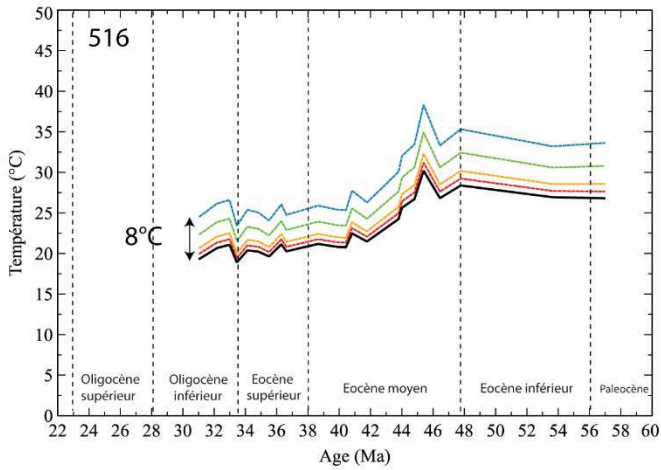
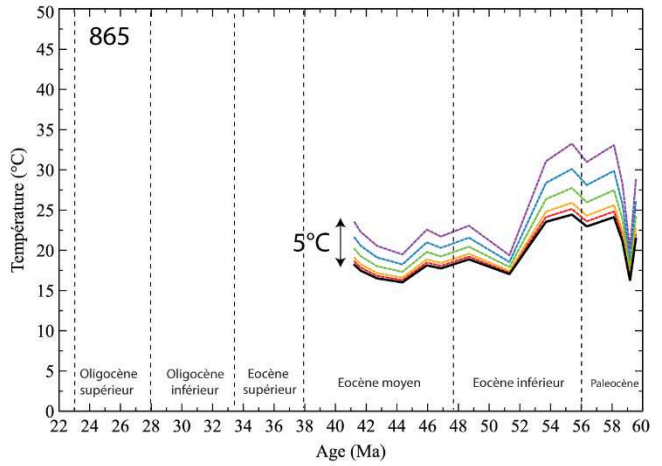
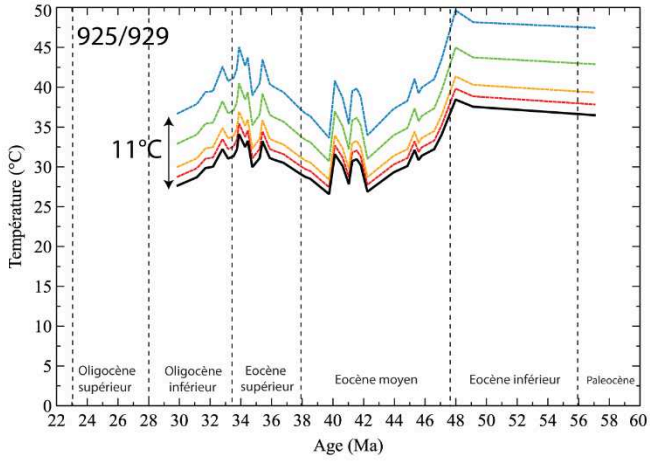
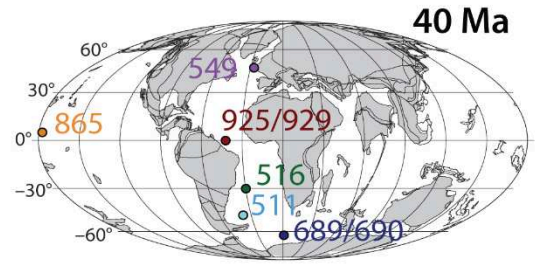
Sites	DSDP 549	ODP 925/929	ODP 865	DSDP 516	ODP 511	ODP 689/690
Zone géographique	Océan Atlantique Nord	Océan Atlantique équatorial	Océan Pacifique équatorial	Océan Atlantique tropical	Océan Atlantique sud	Partie australe de l'Océan Atlantique
SST moyenne surface actuelle	13,5°C	27,4 °C	26,8°C	21,1°C	4,7 °C	-0,4°C
BWT moyenne fond actuelle	3,9°C	1,2 °C	1,8°C	0,2 °C	2,4°C	0,3°C
ΔT surface - fond actuelle	9,6°C	26,2°C	25°C	20,9°C	2,3°C	-0,8°C
ΔT surface - fond Paléogène	8°C	21,3°C	8,4°C	12,9°C	3°C	1,1°C

Tableau V.2: Températures actuelles des eaux de surface moyenne, hivernale et estivale aux différents sites d'étude et différentiel de température entre eaux de surface et de fond actuel. Le différentiel de température pour le Paléogène a été calculé à partir de la moyenne des SSTs issue du signal isotopique des coccolithes moins la moyenne des températures des eaux de fond issues du Mg/Ca des sites ODP 689/690. Ces différentiels confirment que l'effet de la diagénèse précoce peut être important aux basses latitudes (différentiel supérieur à 20°C) et quasi nul aux hautes latitudes sud (différentiel de 1°C) (Données issues de : Ocean Data View, <http://odv.awi.de>).

Plusieurs cas ont alors été testés pour chacun des sites. L'impact de 5%, 10%, 20% et 30% de diagénèse précoce sur le signal a été étudié. Un cas supplémentaire extrême de 40% a également été envisagé pour le site ODP 865 où la préservation des organismes carbonatés (en particulier les foraminifères planctoniques) est beaucoup moins bonne (Tripathi et al., 2003; Sexton et al., 2006; Pearson, 2012). Ce fort pourcentage de recristallisation a déjà été testé par Tripathi et al. (2003) qui propose des valeurs pouvant aller jusqu'à 50 %. Pour chaque cas le pourcentage de précipitations diagénétique est considéré comme constant au cours du Paléogène puisqu'il est très difficile de déterminer un pourcentage spécifique pour chaque échantillon (**Figure V.9**).

Figure V.9 : Impact de la diagénèse précoce sur les températures des eaux de surface reconstituées aux différents sites étudiés. Plusieurs cas ont été testés à chaque site avec un pourcentage de diagénèse précoce égal à 5%, 10%, 20%, 30% et 40% (pour le site ODP 865 uniquement). Les sites de basses et moyennes latitudes où l'écart de température entre la surface et le fond est important sont plus impactés. Lorsqu'une proportion raisonnable de diagénèse précoce (entre 5 % et 10 %) est prise en compte, le décalage maximum de température observé est de 2,5°C.

- 40 % de diagénèse précoce
- 30 % de diagénèse précoce
- 20 % de diagénèse précoce
- 10 % de diagénèse précoce
- 5 % de diagénèse précoce
- SST reconstruite



La diagénèse précoce a une influence plus importante sur le signal reconstitué pour les basses et moyennes latitudes où l'écart de température entre surface et fond est la plus importante (**Figure V.9**). Dans les cas les plus extrêmes explorés (30 % à 40 % de diagénèse précoce), le décalage est de 6°C au site DSDP 516, de 8°C aux sites ODP 925/929 et peut atteindre jusqu'à 10°C pour le site ODP. Cependant, si les températures reconstruites pour 30% et 20% de diagénèse précoce sont présentées, les observations au MEB montrent clairement que cette gamme de valeurs est surestimée et que les recristallisations de ce type sont comprises entre 5% et 10% du carbonate du coccolithe. Le biais sur les SSTs reconstruites est donc beaucoup plus faible avec au maximum un décalage vers des températures plus chaudes de 2,5°C (valeur maximum aux sites ODP 925/929) et le plus souvent une valeur intérieure à 1°C (**Figure V.9**).

1.3.2. La diagénèse tardive

La température enregistrée par une calcite diagénétique tardive précipitée en cours d'enfouissement est plus difficile à évaluer puisqu'elle dépend du gradient géothermique local et de la profondeur à laquelle a lieu la précipitation, elle-même contrôlée par le taux de sédimentation.

Afin d'estimer l'impact de la diagénèse tardive à chacun des sites, il sera considéré qu'une calcite précipitant à l'équilibre à partir d'un fluide circulant à une profondeur donnée aura une valeur de température uniquement influencée par la valeur du gradient géothermique local. Cette approche va donc surévaluer l'effet de la diagénèse tardive puisque ces précipitations peuvent survenir dès le début de l'enfouissement et enregistrer donc une température moins chaude que celle prise en compte par notre approche. Pour chaque site, la profondeur de prélèvement des différents échantillons étudiés (en mbsf pour « meters below sea-floor ») et la valeur locale du gradient géothermique peut être trouvée dans les comptes-rendus de mission (Shipboard) et être convertie température de précipitation (Party, 1983a; Party, 1983b; Party, 1985; Party, 1988a; Party, 1988b; Party, 1993; Party, 1995a; Party, 1995b). Les gradients géothermiques peuvent être très variables, ainsi au site DSDP 549 le gradient géothermique moyen est estimé à 25°C/km, c'est-à-dire légèrement plus faible que le gradient géothermique moyen, alors qu'au site ODP 511 celui-ci est compris entre 40°C/km et 70°C/km. Au site ODP 925 un gradient géothermique de 50°C/km est employé lors des études issues des

vitesses acoustiques (Party, 1995a). En plus de cette valeur, une valeur minimale et maximale de 30°C/km et de 60°C/km sera testée pour évaluer l'influence maximale de la diagénèse précoce sur le signal. Lorsque aucun gradient de température n'a été estimé au site d'étude, trois cas seront présentés correspondant aux gradient géothermique moyen (30°C/km), aux valeurs minimum (40°C/km) et aux valeurs maximum (60°C/km) utilisées dans l'étude de Bernard et al. (2017). Tout comme pour la diagénèse précoce plusieurs cas ont alors été testés avec l'influence de 5%, 10%, 20% et 30% de diagénèse tardives (**Figure V.10**).

L'impact maximal de la diagénèse tardive est très variable selon les sites. Aux sites ODP 925/929 et DSDP 516 les températures réévaluées peuvent être plus faibles ou plus fortes que celles initialement estimées alors qu'aux autres sites ces dernières sont systématiquement plus importantes. Lorsqu'une part raisonnable de diagénèse tardive est prise en compte (entre 5% et 10%), l'impact sur les températures est, comme pour la diagénèse précoce, très faible avec un différentiel maximum de 3°C selon le cas considéré.

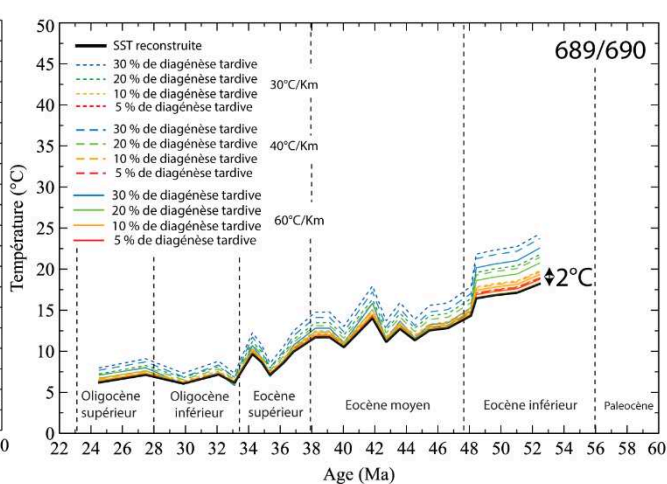
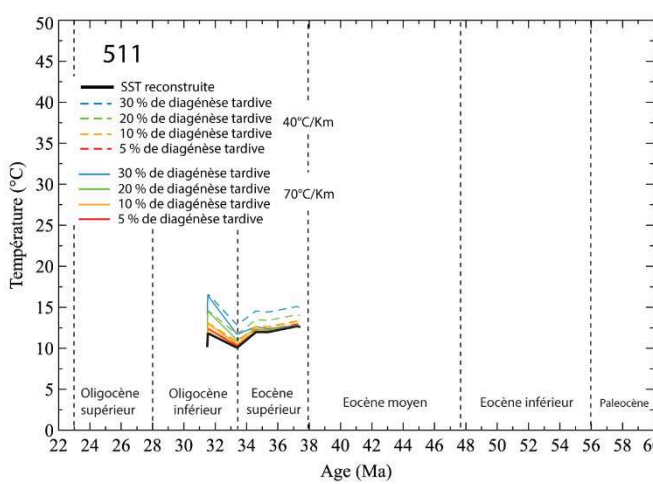
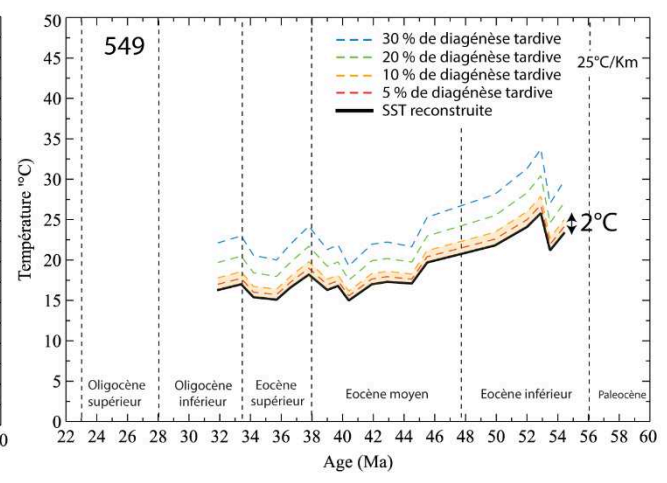
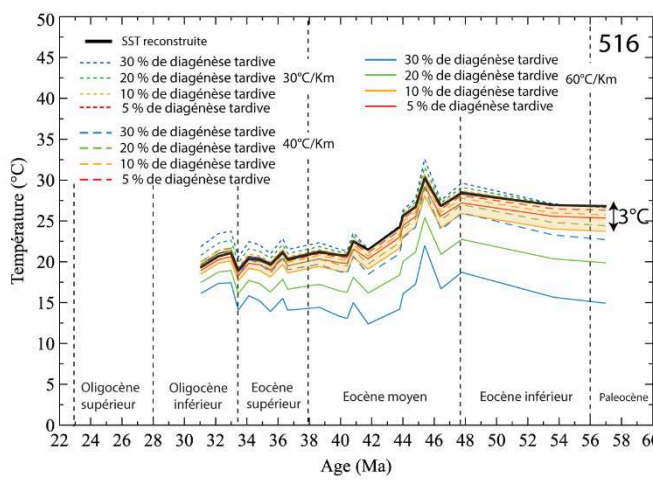
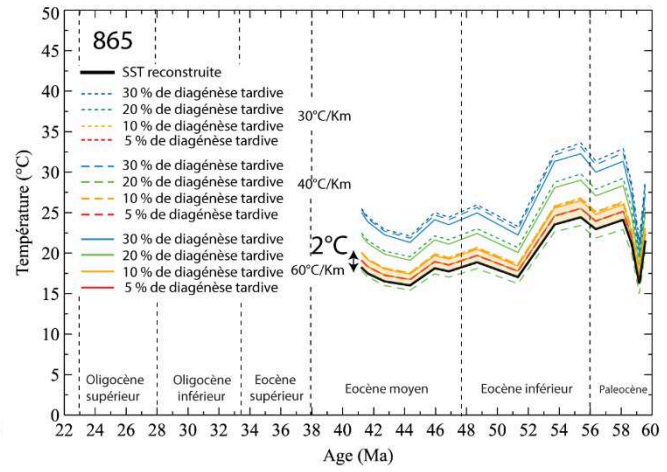
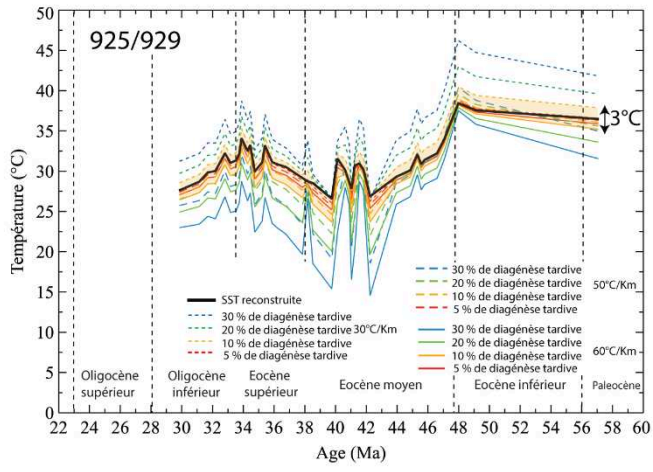
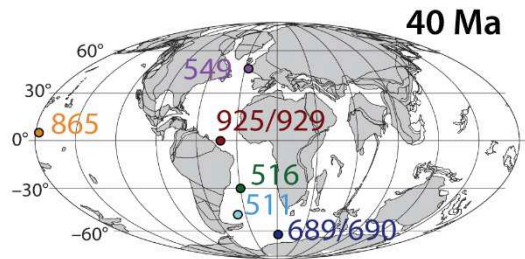


Figure V.10 : Impact de la diagénèse tardive sur les températures des eaux de surface reconstituées aux différents sites étudiés. Plusieurs cas ont été testés à chaque site : l'influence de 5%, 10%, 20% et 30% de diagénèse tardive et de différents gradients géothermiques sur le signal ont été étudiés. Le choix du gradient géothermique aura un réel impact uniquement sur les sites ODP 925/929 et DSDP 516 avec des écarts maximums de température d'environ 10°C selon le gradient employé. Toutefois, quel que soit le gradient géothermique appliqué et pour tous les sites étudiés, l'influence de 5% à 10% de diagénèse tardive sur le signal est faible avec un écart maximum de température de 3°C.

1.4. Températures reconstruites une fois les biais présentés pris en compte

Afin de prendre en compte l'ensemble des biais précédemment décrits, les SSTs ont alors été reconstruites comme précédemment à partir des fractions 3-5 μm , en prenant en compte un effet vital constant de 0,69 % et en négligeant l'effet de la saisonnalité de production mais en corrigeant de l'influence de la diagénèse précoce et tardive de façon variable selon les sites. L'estimation de la proportion relative de diagénèse provient des observations réalisées au MEB. Une influence constante de 10 % de diagénèse précoce et de 10 % de diagénèse tardive a été appliquée aux sites ODP 925/929 et DSDP 516 de basses et moyennes latitudes, dans lesquels les coccolithes sont relativement bien préservés. Une influence constante de 5 % de diagénèse précoce et de 5 % de diagénèse tardive a été appliquée aux sites ODP 511 et DSDP 549, du fait du bon état de préservation des coccolithes. Ce bon état de préservation a déjà été mis en évidence au site ODP 511 dans l'étude de Plancq et al. (2014). Une proportion constante de 10 % de diagénèse précoce et de 5 % de diagénèse tardive a été appliquée aux sites ODP 689/690, bien préservés. Une influence constante de 20 % de diagénèse précoce et de 10 % de diagénèse tardive ont été appliquées au site ODP 865 où les foraminifères planctoniques sont considérés comme particulièrement mal préservés (« frosty specimens ») (Tripathi et al., 2003; Sexton et al., 2006; Pearson, 2012). Ces valeurs représenteront pour chaque cas les valeurs maximales de diagénèse observées.

Les SSTs reconstruites après l'intégration de ces biais enregistrent les mêmes évolutions temporelles mais sont décalées de quelques degrés vers des températures plus chaudes. L'effet intégré des biais testés est très faible aux moyennes et hautes latitudes (ODP 689/690, ODP 511 et DSDP 549) et au maximum de 2°C aux basses latitudes (principalement du fait de l'effet possible de la diagénèse précoce) (**Figure V.11**).

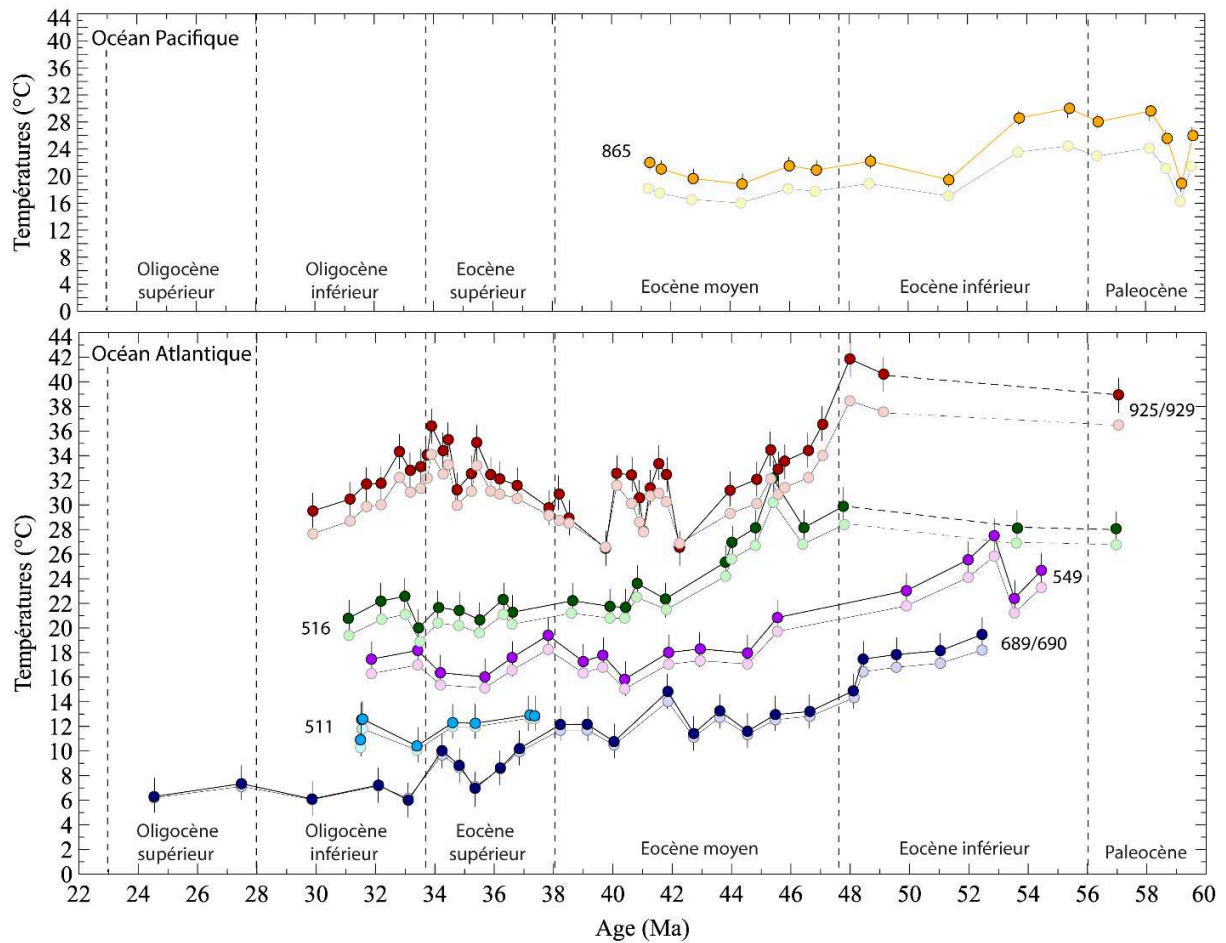


Figure V.11 : Evolutions des SSTs de l'Océan Atlantique et des basses latitudes de l'Océan Pacifique reconstruites à partir du signal isotopique en oxygène des coccolithes et corrigé des différents biais identifiés. Fractions : 3-5 μm , Effet vital : 0,69 ‰, $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ issus de Lear et al., (2000) et Tindall et al. (2010), Saisonnalité : constante, Diagenèse précoce et tardive modulée pour chaque site. Les températures reconstruites sont légèrement plus fortes que celles initialement estimées.

2. Evolution climatique du Paléogène : Comparaison entre les résultats issus de la géochimie des coccolithes ($\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$) et ceux issus des autres proxies

Afin de valider les données issues de l'analyse géochimique des coccolithes, et ainsi d'estimer au mieux les conditions paléoenvironnementales du Paléogène, il est important de confronter les différents proxies disponibles les uns avec les autres. Cette comparaison est d'autant plus importante que les SSTs estimées dans ce travail sont les premières issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$. Dans cette partie nos résultats seront donc mis en relation, lorsque cela est possible, avec ceux provenant des autres proxies géochimiques. Les différences observées seront alors discutées à la lumière des incertitudes propres à chaque marqueur utilisé.

2.1. Evolution de la pCO_2 atmosphérique au cours de l'Eocène et de l'Oligocène

Si le protocole de séparation a permis d'isoler deux fractions enrichies à coccolithes dans chacun des sites étudiés, les valeurs obtenues ne suivent pas la même tendance. Jusqu'à l'EOT les valeurs de DIC sont similaires pour chaque site étudié mais à l'Eocène supérieur et à l'Oligocène les valeurs déterminées sont très supérieures aux hautes latitudes (sites ODP 511 et 689/690) (**Figure IV.26**). Cette différence ne peut être imputée à des pCO_2 atmosphériques distinctes entre basses et hautes latitudes, elle est donc obligatoirement liée à des différences dans la chimie des carbonates.

Aux sites ODP 511 et 689/690 une chute importante du $\delta^{13}\text{C}$ ($\pm 1,5 \text{ ‰}$) est observée pour l'ensemble des fractions séparées (**Figure IV.17**) ce qui signifie que les carbonates sont produits dans des eaux isotopiquement légères. En milieu marin ouvert, les eaux de surface sont enrichies en ^{13}C par rapport aux eaux profondes (Kroopnick, 1985; Berger et Vincent, 1986). La chute importante des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ à ces sites implique donc la remontée d'eaux profondes enrichies en ^{12}C et donc l'existence de cellules d'upwellings aux hautes latitudes sud au cours de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène. Cette hypothèse est par ailleurs confirmée par l'évolution des assemblages phytoplanctoniques au cours de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène avec une proportion de plus en plus importante de frustules de diatomées qui sont souvent mis en relation avec les zones d'upwelling (e.g., Ziveri et al., 1995; Schiebel et al., 2004; Egan et al., 2013; Plancq et al., 2014). L'existence de cellules d'upwelling associées à la

mise en place d'un ACC de plus en plus vigoureux au cours de l'Eocène supérieur a déjà été mise en évidence à ces sites grâce au $\delta^{13}\text{C}$ de foraminifères planctoniques et benthiques (Muza et al., 1983; Schumacher et Lazarus, 2004; Plancq et al., 2014). Le système carbonate étant perturbé à ces latitudes par la remontée de ces eaux profondes, les valeurs de DIC estimées à partir du $\Delta^{13}\text{C}$ des coccolithes aux sites ODP 511 et 689/690 ne peuvent pas être transformées en valeurs de pCO_2 atmosphérique globale car les eaux de surface ne sont pas en équilibre avec l'atmosphère.

Une première évolution des pCO_2 atmosphérique aux sites ODP 925/929 estimées à partir du $\Delta^{13}\text{C}$ des coccolithes a déjà été présentée à travers l'article publié dans Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (Tremblin et al., 2016) (**Annexe 2**). Depuis la publication du manuscrit, des estimations complémentaires ont été réalisées à partir de cette même méthode aux sites DSDP 516 et 549. Celles-ci confirment les premières estimations provenant des sites ODP 925/929. Les pCO_2 atmosphériques reconstruites diminuent progressivement depuis environ 1000 ppm à l'Eocène moyen jusqu'à 500 ppm à l'Oligocène inférieur (**Figure V.12**). Cette évolution correspond à une diminution de ~55 ppm de CO_2 par million d'année totalement compatible avec l'évolution à très long terme proposée pour l'ensemble du Cénozoïque (Pearson et al., 2009; Pagani et al., 2011; Zhang et al., 2013). Ainsi, malgré les incertitudes dans l'amplitude des effets vitaux en carbone entre petites et grosses cellules, les résultats issus du $\Delta^{13}\text{C}$ des coccolithes concordent en tendance et en valeur absolue avec les valeurs de pCO_2 estimées à partir des alcénones et du signal isotopique du bore (Pearson et al., 2007; Pagani et al., 2011; Zhang et al., 2013; Anagnostou et al., 2016). Nos reconstitutions confirment le passage des pCO_2 atmosphériques sous le seuil de 750 ppm au cours de l'EOT, le seuil classiquement envisagé dans les modèles climatiques comme le déclencheur de la mise en glace de l'Antarctique (**Figure V.12**).

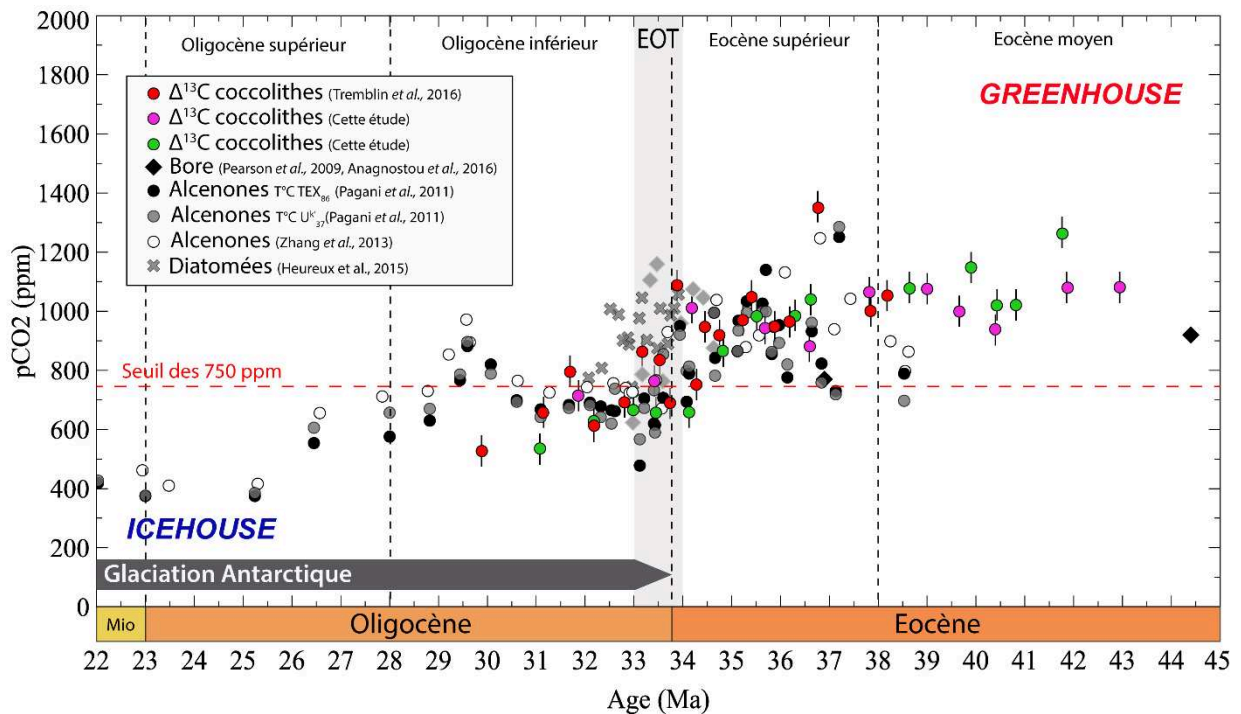


Figure V.12 : Evolution de la pCO₂ atmosphérique depuis l'Eocène moyen jusqu'à l'Oligocène. Les valeurs de pCO₂ représentées dans cette figure proviennent seulement des résultats de l'étude de la chimie du système carbonaté. Les différentes pCO₂ reconstruites sont cohérentes les unes par rapport aux autres et marquent une chute de la pCO₂ au cours de l'intervalle étudié. La pCO₂ atmosphérique passe sous le seuil de 750 ppm au cours de l'EOT. Les pCO₂ issus du $\Delta^{13}\text{C}$ des coccolithes ont été estimées pour un pH de 8,05 et à partir des SSTs issues des coccolithes estimées à chaque site et pour chaque niveau stratigraphique. La barre d'erreur représente l'erreur associée aux calibrations biogéochimiques (Données issues de Pearson et al., 2007; Pagani et al., 2011; Zhang et al., 2013; Heureux et Rickaby, 2015; Anagnostou et al., 2016; Tremblin et al., 2016). Du fait de l'importante incertitude sur les valeurs de pCO₂ reconstruites par les stomates au dessus de 700 ppm les valeurs issues de ce proxy ont été écartées.

2.2. Evolutions des SSTs au cours du Paléogène

Les valeurs de SST reconstruites à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ sont parfois différentes des données précédemment publiées en termes d'évolution et de valeurs absolues. Nos résultats seront donc comparés à ceux déjà publiés en intégrant les incertitudes de chaque marqueur (cf. Chapitre : **I. Reconstitution des températures de surface océaniques et des pressions de CO₂ atmosphériques**) afin d'écarter les données sujettes à caution et ainsi de déterminer une évolution paléoclimatique multi-proxies cohérente. Le site DSDP 516 fait figure d'exception et n'est pas présenté dans cette partie car les seules estimations de SSTs proposées pour la partie subtropicale sud de l'Océan Atlantique pour l'intervalle étudié proviennent du Mg/Ca de foraminifères planctoniques du site DSDP 527 au PETM (Tripathi et Elderfield, 2004; Evans et

al., 2018b). Ces valeurs seront cependant présentées dans la synthèse finale reconstituant l'évolution des SSTs de l'Océan Atlantique au Paléogène.

2.2.1. L'océan Atlantique équatorial (Sites ODP 925/929)

Comme nous l'avons vu précédemment, très peu d'études proposent des valeurs de SSTs pour les basses latitudes de l'Océan Atlantique. Notre connaissance de l'évolution climatique à long terme de cette région provient essentiellement des marqueurs organiques ($1/\text{TEX}_{86}$ ou $\text{TEX}_{86}^{\text{H}}$) et de $U_{37}^{\text{K}'}$ (Liu et al., 2009; Zhang et al., 2013; Brassell, 2014; Cramwinckel et al., 2018). A cela viennent s'ajouter quelques points épars provenant de l'étude du Mg/Ca de foraminifères planctoniques du site de Sagamu Quarry (SQ, Nigeria) (Frieling et al., 2017; Evans et al., 2018b) et du site de St Stephens Quarry (SSQ, USA) (Wade et al., 2012; Evans et al., 2018b) ou du Δ_{47} réalisés sur des Nummulites du Mississippi (Evans et al., 2018b). Les températures reconstituées au cours du Paléogène par ces différents proxies sont comprises entre 26°C et 35°C avec un pic de température à 37°C au cours du PETM (Cramwinckel et al., 2018) (**Figure V.13**). Ce pic de température correspond aux températures très élevées (40°C) déjà proposées pour le PETM au site indien TDP (Aze et al., 2014). Au cours de l'Eocène et de l'Oligocène, les marqueurs organiques marquent deux évolutions différentes : le TEX_{86} enregistre un refroidissement progressif de 7°C au cours de l'Eocène et de 2°C supplémentaire à travers l'EOT alors que $U_{37}^{\text{K}'}$ signe une stabilité de température autour de 28°C.

Les SSTs obtenues à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ sont comprises entre 26°C et 37°C sur tout l'intervalle (en excluant deux points à plus 40°C) (**Figure V.13**). Elles concordent à l'EOT avec celles estimées à partir du Mg/Ca des foraminifères planctoniques au site SSQ (Wade et al., 2012; Evans et al., 2018b) et à l'Oligocène par les valeurs d' $U_{37}^{\text{K}'}$ et de Δ_{47} (Liu et al., 2009; Evans et al., 2018b). Toutefois, si cette gamme de températures est globalement identique à celles déjà proposées dans la bibliographie, l'évolution à long terme est bien plus complexe (**Figure V.13**).

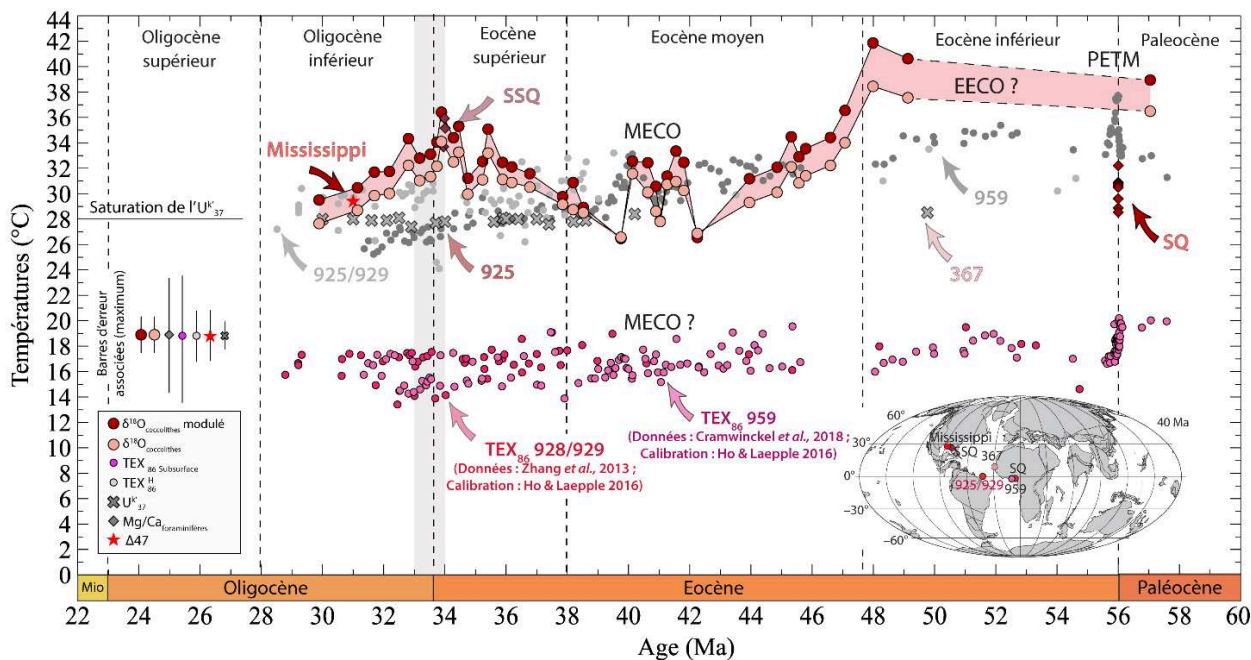


Figure V.13 : Evolution des températures des eaux de surface de l'Océan Atlantique équatorial au cours du Paléogène. En gris : les données précédemment publiées qui ne sont pas représentatives des eaux de surface (Saturation de l' U_{37}^k et problèmes de calibration du TEX_{86}). En rose et violet : les valeurs de TEX_{86} réinterprétées en subsurface. (Données issues de Liu et al., 2009a; Wade et al., 2012; Zhang et al., 2013; Brassell, 2014; Tremblin et al., 2016a; Frieling et al., 2017; Evans et al., 2018b; Cramwinckel et al., 2018)

Tout d'abord, les températures obtenues pour l'Eocène inférieur sont plus élevées que celles issues du TEX_{86}^H au site ODP 959 (**Figure V.13**) et ce maximum thermique est suivi par un important refroidissement des eaux de surface ($\sim 10^\circ\text{C}$) au cours de l'Eocène moyen jusqu'alors jamais caractérisé. Il y a 40 Ma le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ enregistre un important réchauffement des eaux de surface ($\sim 5^\circ\text{C}$) (Tremblin et al., 2016). Cet événement hyperthermique correspond à la première caractérisation du MECO aux basses latitudes (Tremblin et al., 2016) (**Figure V.14**) qui n'avait précédemment été décrit que dans les régions extratropicales de l'hémisphère sud du fait de la préservation notoirement mauvaise des archives paléoclimatiques à ces latitudes. Ce réchauffement soudain et brutal (4°C) des basses latitudes a depuis été également identifié à partir des données de TEX_{86}^H du site ODP 959 de la partie est de l'Océan Atlantique équatorial (Cramwinckel et al., 2018). Nos résultats associés à l'étude de Cramwinckel et al. (2018) prouvent donc que le MECO se caractérise également au niveau de la ceinture intertropicale. De même, tout comme le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$, le TEX_{86}^H semble enregistrer une variabilité de température pré-MECO (Cramwinckel et al., 2018) (**Figure V.14**). Ce second

événement hyperthermique éocène (événement pré-MECO) de durée et d'amplitude similaire au MECO est encore énigmatique et n'a pas encore été étudié dans la bibliographie.

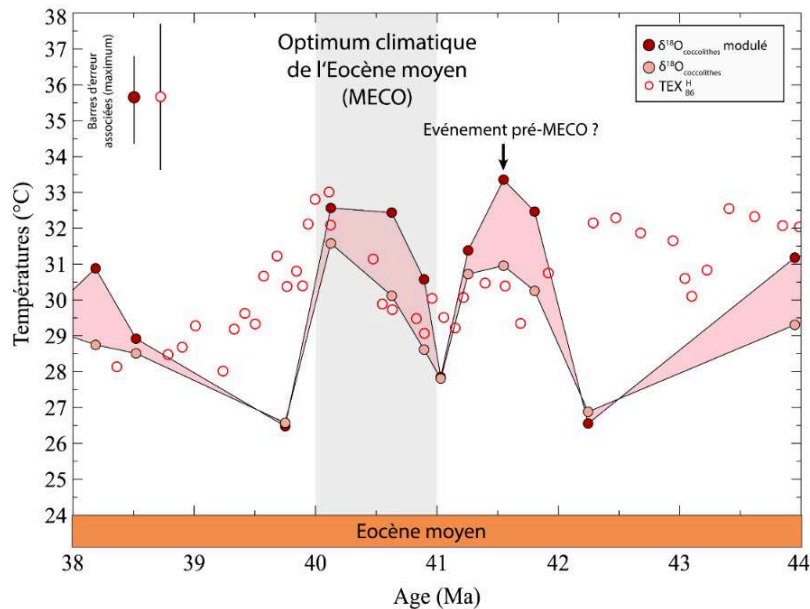


Figure V.14 : Evolution des températures de surface de l'Océan Atlantique équatorial au cours de l'Eocène moyen. Le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ des sites ODP 689/690 et le $\text{TEX}_{86}^{\text{H}}$ du site ODP 959 signent deux événements hyperthermiques au cours de l'Eocène moyen. Celui à 40 Ma correspond à la première caractérisation du MECO aux basses latitudes. Un second événement de la même amplitude et jusqu'alors jamais mis en évidence précède cet événement il y a 41,5 Ma.

Au cours de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ enregistre une évolution de SSTs différentes que celles estimées par les marqueurs organiques. Les SSTs augmentent progressivement de 8°C au cours de l'Eocène supérieur avant de refroidir soudainement de 3°C à l'EOT puis de 3°C au cours de l'Oligocène (**Figure V.13**). Ces différences entre les évolutions apparentes de SSTs retranscrites par le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ et les marqueurs organiques (TEX_{86} et $l'U_{37}^{k'}$) peuvent être dues à plusieurs facteurs :

- Saturation de $l'U_{37}^{k'}$

Tout d'abord, même si cet argument n'est jamais avancé dans la bibliographie, il est avéré que la stabilité de températures que ce marqueur indique (Liu et al., 2009; Brassell, 2014) est purement artificielle et ne représente pas la réalité paléoenvironnementale. En effet, $l'U_{37}^{k'}$ sature à 28°C et ne peut donc pas enregistrer de températures supérieures à ce seuil. Les SSTs estimées

par l' $U_{37}^{k'}$ marquent donc les valeurs minimums de SSTs possibles. Cette hypothèse est confortée par la caractérisation de SSTs supérieures à 28°C à différents autres sites de l'Océan Atlantique de basses latitudes (Wade et al., 2012; Evans et al., 2018b).

- Impact du choix de la calibration sur les valeurs du TEX_{86}

L'évolution à long terme des SSTs reconstituée à partir des données de TEX_{86} (Zhang et al., 2013; Zhang et al., 2016; Cramwinckel et al., 2018) pose questions. En effet, comme nous l'avons vu précédemment, l'utilisation de cet outil comme marqueur de température de surface fait encore débat (Ho et Laepple, 2016; Tierney et al., 2017; Zhang et Liu, 2018) et les évolutions retranscrites seraient plutôt représentatives de eaux de sub-surface. Dans ce cas, les différences observées entre les températures reconstruites par le $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ (strictement de surface) et par le TEX_{86} (eaux de subsurface) marqueraient alors des variations de la stratification des masses d'eaux superficielles (variation du $\Delta T^{\circ}C$ surface-subsurface).

Une fois recalculées à partir de l'équation calibrée pour des températures de subsurface (Ho et Laepple, 2016) les températures issues du TEX_{86} sont plus faibles (entre 14°C et 18°C) et constantes au cours du Paléogène. A l'inverse des résultats issus de la calibration de surface (TEX_{86}^H) (Cramwinckel et al., 2018), le MECO ne s'enregistre alors pas au site ODP 959, suggérant que ce réchauffement est limité aux eaux les plus superficielles (**Figure V.13**). La mauvaise préservation des foraminifères planctoniques à ces latitudes n'a pas permis d'obtenir indépendamment des valeurs de subsurface à partir d'espèces "deep dwellers".

Nos nouveaux résultats confirment l'hypothèse selon laquelle les températures tropicales des périodes greenhouse ne sont pas tamponnées par des thermostats naturels (Pierrehumbert, 1995; Huber et Sloan, 2000; Huber, 2008). De plus la mise en évidence d'événements hyperthermiques soudains ainsi que l'évolution à long terme des SSTs reconstruite contredisent les travaux de Pearson et al. (2007) qui proposent une stabilité dans les températures des eaux de surfaces de basses latitudes au cours de l'Eocène.

A la lumière des dernières calibrations du TEX_{86} (marqueur de subsurface), de la saturation de l' $U_{37}^{k'}$ à 28°C et de la mauvaise préservation des foraminifères, les températures obtenues par la géochimie des coccolithes (Tremblin et al., 2016) sont finalement les premières

qui retranscrivent fidèlement l'évolution thermique des eaux de surface de l'océan Atlantique équatorial au cours du Paléogène (**Annexe 2**).

2.2.2. L'Océan Atlantique sud (Site ODP 511)

Le site ODP 511 a une place particulière dans cette thèse car il permet une comparaison directe entre les SSTs estimées à partir de la fraction carbonatée ($\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$) et de la matière organique ($U_{37}^{k'}$ issu de Plancq et al., 2014) des coccolithophoridés. Dérivant des mêmes organismes producteurs, cette approche croisée permet de confronter directement deux marqueurs géochimiques de températures des eaux de surface en s'affranchissant des problèmes écologiques liés à la comparaison inter-proxies (migration dans la tranche d'eau pour le $\delta^{18}\text{O}$ et Mg/Ca des foraminifères planctoniques, incertitudes sur la profondeur de production des GDGTs pour le TEX_{86}).

En plus des SSTs établies à partir de l' $U_{37}^{k'}$, des valeurs de températures ont également déjà été proposées à ce site à partir du TEX_{86} (calibration de surface de la forme $1/\text{TEX}_{86}$) (Liu et al., 2009) et du $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères planctoniques}}$ (Muza et al., 1983). Les températures reconstituées par les alcénones passent d'environ 20°C à l'Eocène supérieur à 10 °C au cours de l'Oligocène (**Figure V.17**). Les SSTs estimées par les $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères planctoniques}}$ de l'étude de Muza et al. (1983) sont, elles, bien plus faibles et comprises entre 8°C et 12°C (valeurs déterminées en utilisant les $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ reconstitués par notre approche et grâce aux travaux de Lear et al. (2000) et de Tindall et al. (2010)).

Les SSTs issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ sont stables et varient entre 13°C et 10°C au cours de notre intervalle d'étude. Si au cours de l'Oligocène nos reconstitutions confirment les valeurs de SSTs déjà proposées par l' $U_{37}^{k'}$, pour l'Eocène supérieur, les températures issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ sont plus faibles (**Figure V.15 et V.17**). Cette différence ne peut pas s'expliquer par un problème de saturation de l' $U_{37}^{k'}$ car les températures reconstituées sont comprises dans la gamme de sensibilité de ce proxy ($T^{\circ}\text{C} < 28^{\circ}\text{C}$). De même, les coccolithes présentent un bon état de préservation (Plancq et al., 2014 et confirmé lors de ce travail) et l'impact précédemment estimé de la diagenèse (cf. chapitre : **V.1. Biais possibles sur les reconstitutions de température et de pCO_2 à partir de la géochimie des coccolithes**) est très faible pour ce site et ne peut donc à lui seul expliquer le décalage observé vers des températures plus froides. D'autres hypothèses sont donc à explorer pour expliquer cet écart de 4°C à 9°C entre l' $U_{37}^{k'}$ et le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$.

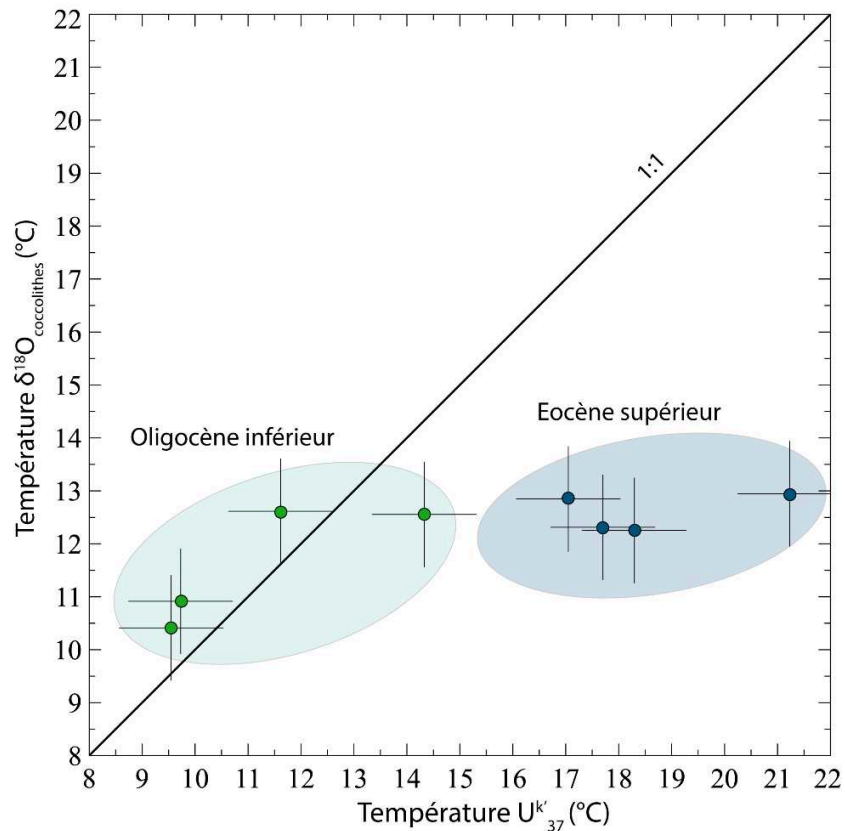


Figure V.15 : Comparaison entre les SSTs issues du $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ et celles issues de l' $U_{37}^{k'}$ pour le site ODP 511. Les valeurs de SSTs reconstituées par les deux marqueurs concordent à l'Oligocène (points verts). A l'Eocène supérieur, les SSTs issues du $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ sont plus froides (points bleus).

- Le choix de la calibration de $U_{37}^{k'}$.

Comme nous l'avons vu précédemment, plusieurs équations de thermodépendance existent pour l' $U_{37}^{k'}$. Certaines ont été établies à partir de cultures, d'autres à partir de sédiments de surface ou des eaux de surface (Sikes et al., 1991; Rosell-Melé et al., 1995; Volkman et al., 1995; Sonzogni et al., 1998; Conte et al., 2001). Ces équations peuvent présenter de forts écarts entre elles, notamment lorsqu'elles sont extrapolées à des températures fortes et faibles hors des températures sur lesquelles elles ont été établies. Depuis 2006, une calibration globale non linéaire permet la transformation des indices $U_{37}^{k'}$ en valeurs de températures indépendamment de la région océanique considérée (Conte et al., 2006). Cette équation, qui provient d'une compilation de plusieurs études réalisées dans différentes régions océaniques et a été modifiée par Liu et al. (2009), est celle utilisée dans l'étude de Plancq et al. (2014). Cependant, il est

également possible de reconstituer les valeurs de SSTs à partir de la calibration de Muller et al., (1998) réalisée à partir de données issues de sédiments de surfaces provenant exclusivement de la région d'étude (l'Océan Atlantique Sud), ou bien à partir d'une équation de thermodépendance définie uniquement sur la gamme de valeurs de l' $U_{37}^{k'}$ (entre 0,38 et 0,87) mesurée dans l'étude de Plancq et al., (2014) (**Fig. XX**). (**Figure V.16**).

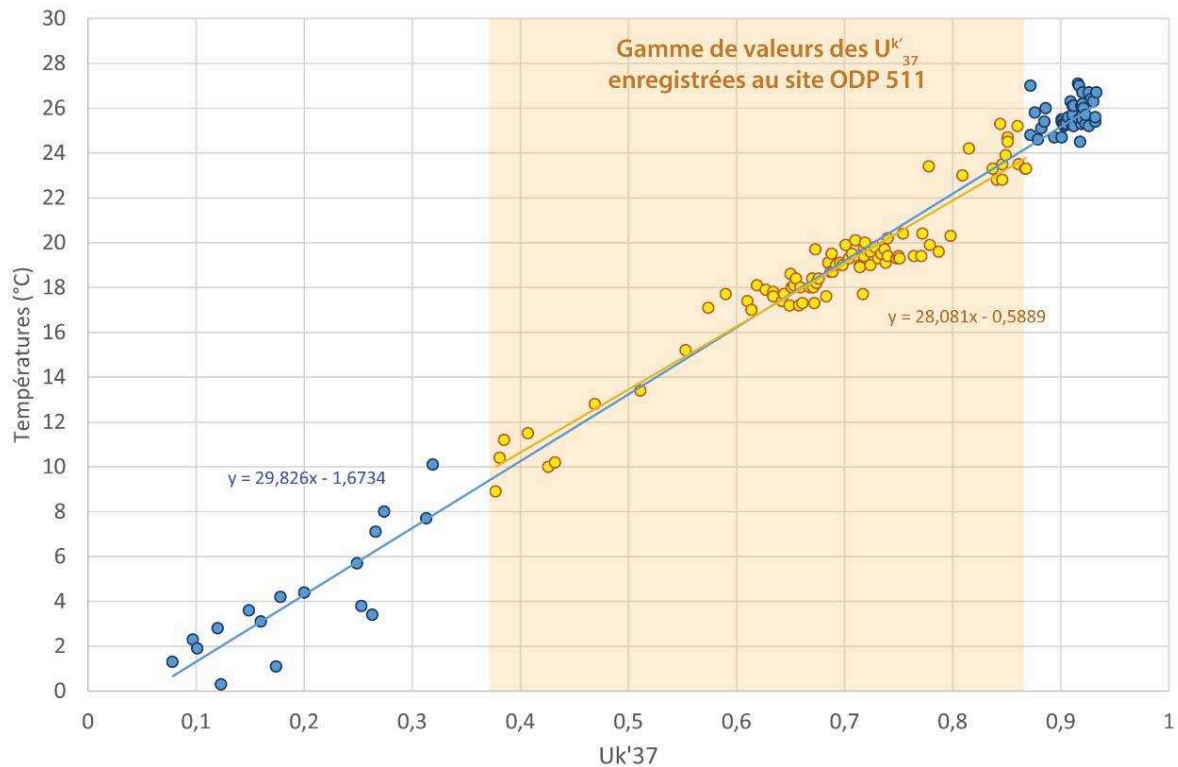


Figure V.16 : Equation de thermodépendance recalculée à partir du jeu de données disponible pour l'Océan Atlantique sud. Une faible variation de sensibilité est observée entre l'équation établie à partir de tous le jeu de donnée et celle établie pour des valeurs d' $U_{37}^{k'}$ comprises entre 0,38 et 0,87. (Données issues de Muller et al., 1998).

Lorsque cette dernière équation, dont la pente est plus faible que celle utilisée par Plancq et al. (2014), est utilisée, les SSTs estimées à partir de l' $U_{37}^{k'}$ diminuent de 2°C et se rapprochent des SSTs provenant du $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ (**Figure V.17**).

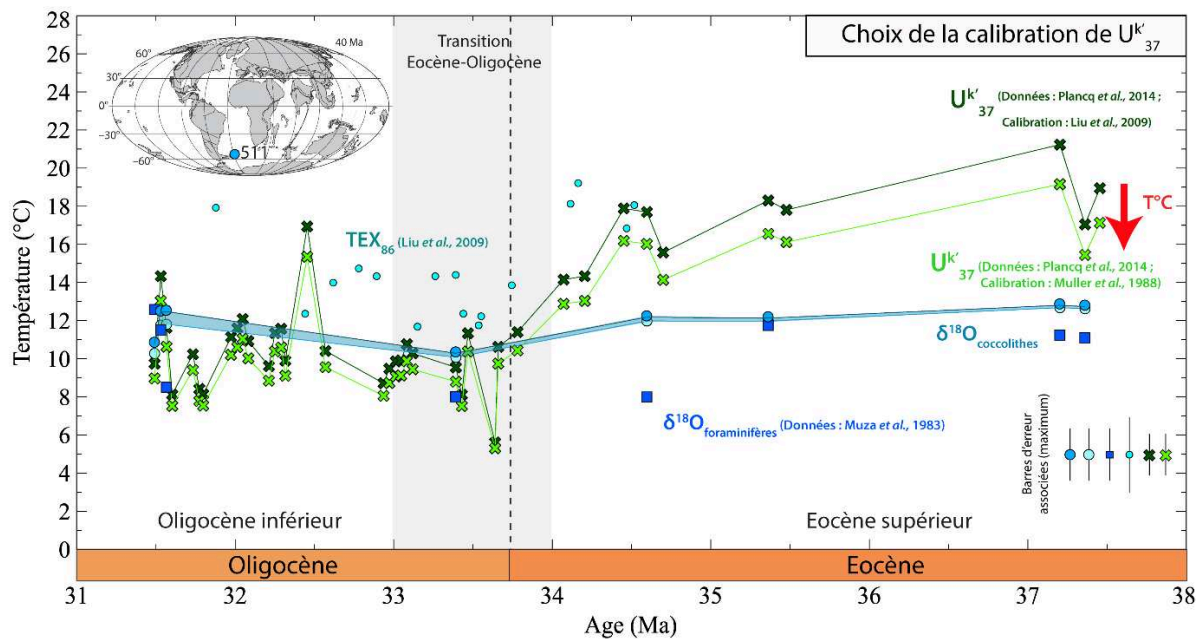


Figure V.17 : Impact du choix de la calibration de l' $U_{37}^{k'}$ sur les températures reconstituées. Les valeurs de SSTs estimées à partir de l' $U_{37}^{k'}$ (Calibration Muller et al., 1988) diminuent de 2°C.

- La valeur du $\delta^{18}O_{\text{eau de mer}}$

L'écart de température observé entre $U_{37}^{k'}$ et $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ peut également être la conséquence d'une erreur dans les valeurs de $\delta^{18}O_{\text{eau de mer}}$ appliquées aux équations de thermodépendance issues du $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$. A partir du $\delta^{18}O$ de foraminifères planctoniques particulièrement bien préservées (Muza et al., 1983) et des températures issues de l' $U_{37}^{k'}$ il est possible de recalculer le $\delta^{18}O_{\text{eau de mer}}$. Les valeurs ainsi recalculées sont alors comprises entre 1,5 ‰ et 0 ‰, soit 1 ‰ à 2,5 ‰ plus positives que les valeurs initialement employées dans notre étude. Une fois ces valeurs de $\delta^{18}O_{\text{eau de mer}}$ appliquées à notre équation de thermodépendance les SSTs recalculées sont plus élevées de 5°C à 7°C que celles provenant de l' $U_{37}^{k'}$ (Plancq et al., 2014) et enregistrent un refroidissement depuis des valeurs moyennes de 23°C à l'Eocène supérieur jusqu'à des valeurs de 15°C à l'Oligocène (**Figure V.18**).

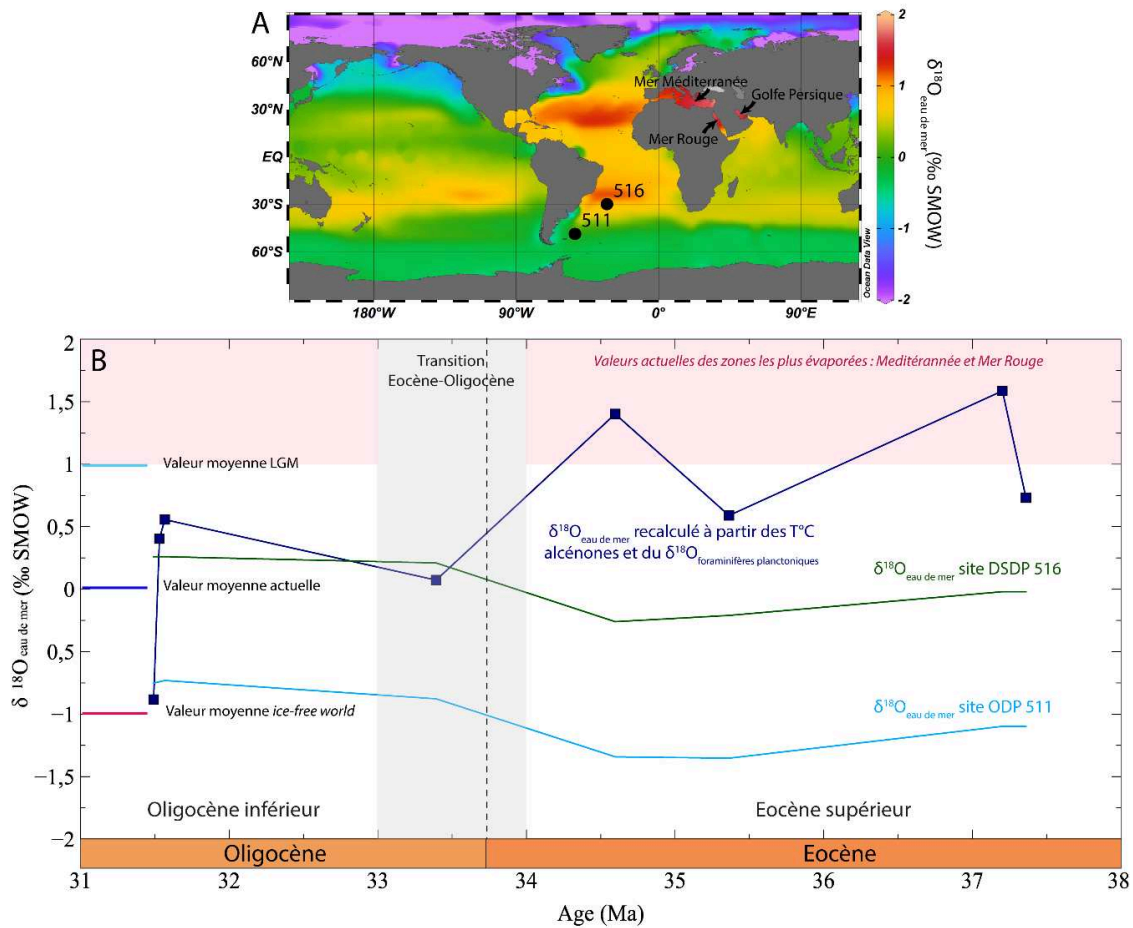


Figure V.18 : (A) Carte des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de surface actuel. (B) Evolution des différentes valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ employées dans les reconstitutions des SSTs du site ODP 511. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ recalculées marquent des eaux très évaporées. (Les données employées pour les reconstitutions sont issues de Muza et al., 1983; Lear et al., 2000; Plancq et al., 2014).

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ estimées par cette approche sont de 1,5 ‰ à 2,5 ‰ plus fortes que la moyenne de l'océan global pour le Paléogène. Un tel différentiel signifie que les eaux considérées seraient hyper-évaporées comme c'est le cas dans les bassins confinés actuels (mer Méditerranée, golfe Persique et mer Rouge) (**Figure I.2**). Il est probable que la mauvaise préservation des foraminifères planctoniques à cette période (Party, 1983a) soit responsable de cette incohérence. Des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ aussi fortes sont, en tout état de cause, incompatibles avec le contexte océanographique de l'Atlantique sud et peuvent être exclues.

Dans la même logique, une autre hypothèse peut être testée pour déterminer des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$. Dans cette hypothèse la ceinture subtropicale est plus développée à l'Eocène qu'à l'actuel comme cela a déjà été proposé dans l'Atlantique Nord (Liu et al., 2018). D'un point de vue océanographique, ce correctif implique qu'avant l'EOT et la mise en place d'un

ACC vigoureux, la gyre subtropicale sud était plus étendue qu'à l'heure actuelle et atteignait les latitudes du site ODP 511 (51°S). Dans ce cas, la valeur moyenne des eaux océaniques est conservée (Lear et al., 2000) mais le différentiel entre moyenne globale et eaux de surfaces locales n'est plus celui donné par le modèle de Tindall et al. (2010) défini pour l'Eocène inférieur, mais serait celui appliqué aux latitudes plus basses (site DSDP 516). Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ ainsi évaluées seraient plus positives qu'au site ODP 511 et marqueraient donc une évaporation plus importante. Les SSTs reconstituées à partir de ces valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ deviennent plus chaudes d'environ 5°C et sont similaires aux valeurs de températures estimées à partir de l' U_{37}^k (Figure V.19).

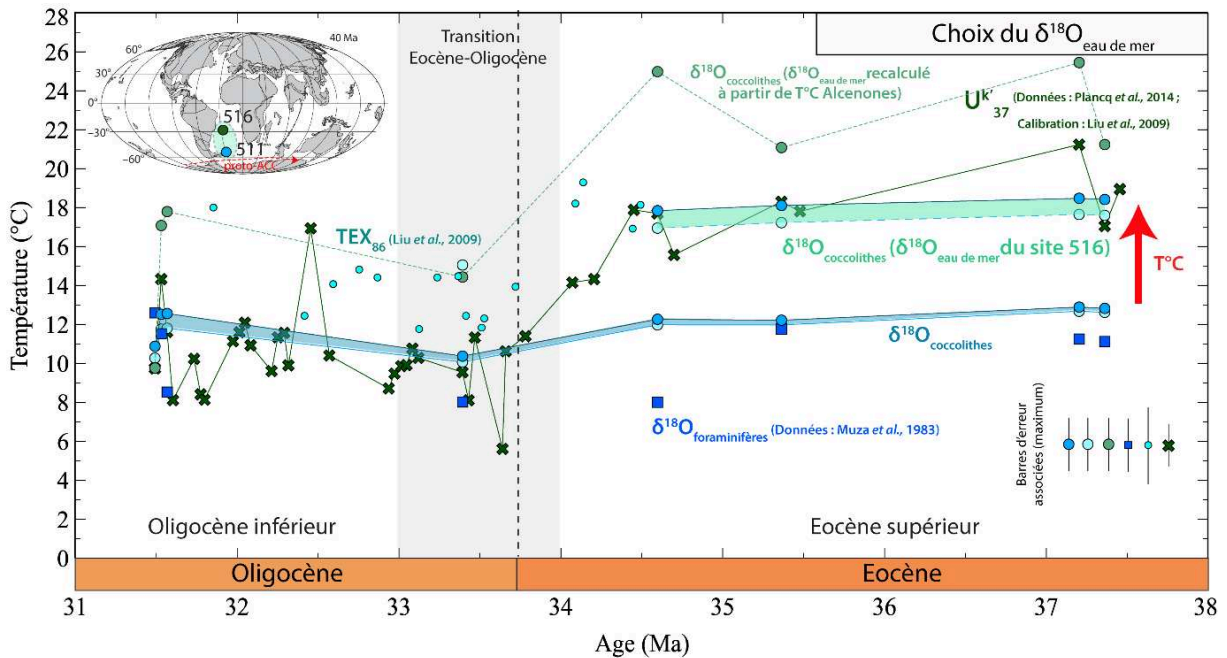


Figure V.19 : Impact du choix de la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ sur les températures reconstituées. Les valeurs de SSTs estimées pour l'Eocène supérieur à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ du site DSDP 516 sont plus chaudes d'environ 5°C. L'emploi de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ plus positives qu'initialement estimées pour ce site implique des eaux de surfaces plus évaporées et donc de l'extension à de plus hautes latitudes de la gyre subtropicale de l'Atlantique sud avant l'EOT et la mise en place de l'ACC.

Une fois prises en compte ces deux corrections, il est possible de réconcilier les SSTs issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ et de l' U_{37}^k (Figure V.20). L'application de la calibration de Muller et al. (1988) va avoir tendance à diminuer les SSTs issues des alcénones, alors que le choix de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ plus positives et compatibles avec l'hypothèse de gyres océaniques larges proposée par Liu et al. (2018) augmente les SSTs reconstituées à partir du signal isotopique des coccolithes

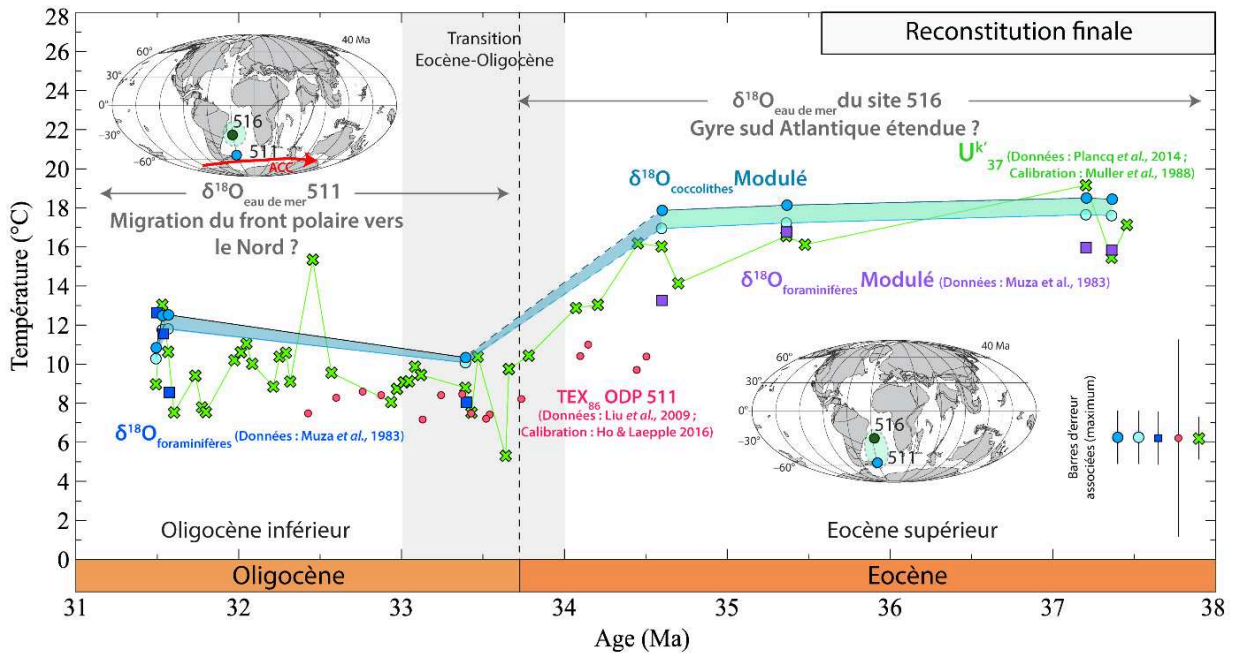


Figure V.20 : Evolutions des SSTs reconstituées pour le site ODP 511 au cours de l'Eocène et de l'Oligocène. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ appliquées au $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ (rond bleu) et $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères}}$ planctoniques (carré violet) pour l'Eocène supérieur sont les mêmes que celles estimées pour le site DSDP 516. Les SSTs issues de l' $U_{37}^{k'}$ (croix verte) ont été calculées à partir de l'équation de Muller et al. (1988). Les valeurs de TEX_{86} (rond rouge) représentent les températures de subsurface (A partir de la calibration de Ho et Laepple, (2016)). Cette interprétation implique l'occurrence d'une gyre subtropicale plus étendue au cours de l'Eocène supérieur et la contraction de celle-ci après la mise en place d'un ACC vigoureux à l'EOT. (Données issues de Muza et al., 1983; Muller et al., 1998; Liu et al., 2009a; Plancq et al., 2014).

En intégrant les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de plus basse latitude, les SSTs mesurées à partir des coccolithes sont comprises entre 14°C et 19°C à l'Eocène supérieur avant de chuter de 8°C à travers l'EOT pour atteindre des valeurs comprises entre 8°C et 13°C au cours de l'Oligocène. Les valeurs de SSTs déterminées par les foraminifères planctoniques (Muza et al., 1983) sont cohérentes avec celles issues des autres proxies mais marquent un refroidissement légèrement plus faible (~5°C) au cours de l'EOT (**Figure V.20**).

- Impact du choix de la calibration sur les valeurs du TEX_{86}

Comme pour les sites ODP 925/929 et 959 il est également possible à partir des valeurs de TEX_{86} (Liu et al., 2009) et de l'équation de Ho et Laepple, (2016) de recalculer les températures de subsurface. Les températures obtenues sont comprises entre 12°C et 7°C (**Figure V.20**). Ces

températures sont plus faibles que les SSTs estimées à partir de l' $U_{37}^{k'}$, du $\delta^{18}O_{\text{foraminifères}}$ planctoniques et du $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ à l'Eocène supérieur et sont identiques au cours de l'Oligocène. Cette homogénéisation des températures indique une baisse du gradient vertical de température après la mise en place d'un ACC efficace à l'EOT.

L'étude de ce site confirme l'intérêt de l'étude croisée du $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ avec un autre outil strictement thermodépendant (idéalement $U_{37}^{k'}$ ou Δ_{47} des coccolithes) afin d'obtenir des estimations indépendantes du $\delta^{18}O_{\text{eau de mer}}$.

2.2.3. La partie Australe de l'Océan Atlantique (Sites ODP 689/690)

Notre connaissance de l'évolution des SSTs à ces latitudes provient essentiellement de l'étude du site proximal de Seymour Island (~67°S) et des sites océaniques ODP 689/690 (~65°S). Ces SSTs sont issues de différents marqueurs et les intervalles étudiés ne permettent pas un enregistrement continu des températures au cours du Paléogène. Cependant la comparaison directe des résultats disponibles pour ces deux sites est intéressante car les modélisations climatique suggèrent qu'ils présentaient les mêmes températures à l'Eocène (Douglas et al., 2014), les différents marqueurs devraient donc théoriquement reproduire les même valeurs de SSTs.

A Seymour Island, les températures proviennent principalement du $\delta^{18}O$ mesuré sur des coquilles de bivalves (Ivany et al., 2008) (*Cucullaea* et *Eurhomalea*, formes benthiques mais qui permettent d'approximer les SST à ce site peu profond) et marque des températures inférieures à 15°C à l'Eocène inférieur et un refroidissement de 5°C au cours de l'Eocène. A ces données sont venues s'ajouter des mesures de TEX_{86} et de Δ_{47} réalisées sur les mêmes taxons de bivalves que ceux déjà étudiés dans les travaux de Ivany et al. (2008) (Douglas et al., 2014). Les températures reconstituées à partir de ces deux nouveaux marqueurs sont compatibles (comprises entre 10°C et 21°C) et marquent également un refroidissement des eaux de surface au cours de l'Eocène (**Figure V.21**).

Au site ODP 689/690 les seules valeurs de températures disponibles proviennent de l'étude du $\delta^{18}O$ (Mackensen et Ehrmann, 1992) et du Δ_{47} (Petersen et Schrag, 2015; Evans et

al., 2018b) de foraminifères planctoniques de subsurface (*Subbotina* sp.) bien préservés. Le Δ_{47} enregistre un important refroidissement (plus de 10°C) au cours l'Eocène supérieur mais aucune variation de températures au cours de l'EOT. Lorsque l'on combine les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ estimées pour ce site aux données issues de Mackensen et Ehrmann, (1992), les températures de subsurface estimées enregistrent un refroidissement de 7°C depuis des températures de 12°C à l'Eocène moyen jusqu'à 5°C à l'Eocène supérieur (**Figure V.21**).

Dans ce contexte nos nouvelles données provenant du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ représentent le premier enregistrement continu de l'évolution thermique des eaux de surface de la partie australe de l'Océan Atlantique au cours du Paléogène. Les valeurs de SSTs chutent depuis un maximum de 20°C à l'Eocène inférieur jusqu'à 12°C à l'Eocène moyen. Les mesures de Δ_{47} réalisées sur des bivalves de Seymour Island enregistrent également des valeurs de SSTs comprises entre 10°C et 17°C au cours de l'Eocène moyen (Douglas et al., 2014) mais ne marquent pas l'augmentation de 4°C observée par le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ à 42 Ma. Ce réchauffement est synchrone de celui déjà mis en évidence par le $\delta^{18}\text{O}$ des bivalves de Seymour Island (Ivany et al., 2008) et par la compilation de $\delta^{18}\text{O}$ des foraminifères benthiques de l'Océan Austral (Bohaty et Zachos, 2003) et correspond au MECO. Les SSTs chutent ensuite de 5°C au cours de l'Eocène supérieur et de l'EOT pour atteindre des valeurs de 6°C au cours de l'Oligocène. Les nouvelles estimations de températures de subsurface obtenues grâce au $\delta^{18}\text{O}_{\text{S. linaperta}}$ concordent avec celles déjà estimées à partir des données de Mackensen et Ehrmann, (1992) et permettent de prolonger l'enregistrement des températures des eaux de subsurface jusqu'à l'Eocène inférieur (**Figure V.21**).

Ainsi, la tendance au refroidissement des eaux de surface est clairement confirmée par le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$. Les SSTs reconstruites sont comprises entre celles plus froides de $\delta^{18}\text{O}_{\text{bivalves}}$ de Seymour Island et du $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifère planctonique}}$ du site ODP 689 et celles plus chaudes provenant du TEX_{86} de Seymour Island et du Δ_{47} des foraminifères planctoniques (*Subbotina* sp.) du site ODP 689. De plus, le Δ_{47} des foraminifères planctoniques (*Subbotina* sp.) n'enregistre pas le refroidissement de température mis en évidence à l'EOT par le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$.

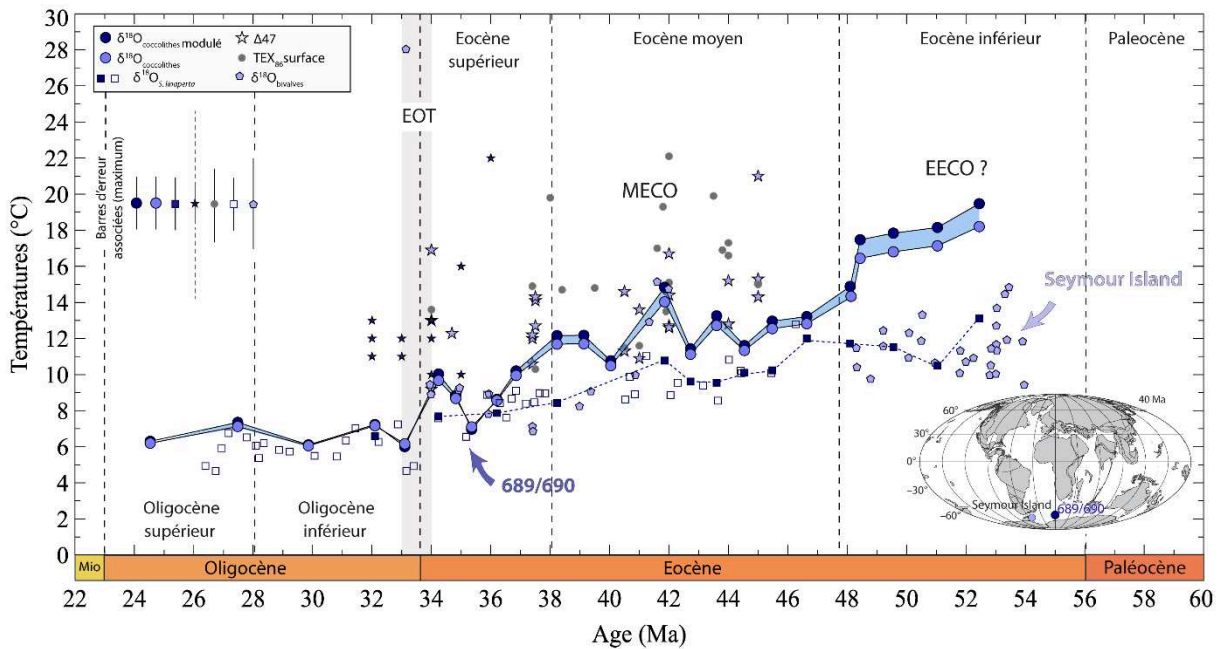


Figure V.21 : Comparaison entre les températures de surfaces issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ et des autres proxies pour la partie australe de l’Océan Atlantique au cours du Paléogène. Pour les valeurs de températures issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifère}}$ planctonique les carrés bleus représentent les résultats de cette étude et les carrés blancs les points issus des travaux de Mackensen et Ehrmann, (1992). Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}$ de mer employées aux sites ODP 689/690 proviennent de l’étude conjointe de Lear et al. (2000) et de Tindall et al. (2010). Les valeurs de SSTs issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{bivalves}}$ (hexagone bleu clair) proviennent des travaux de Ivany et al., (2008). Les SSTs issues du TEX_{86} (rond gris) et du Δ_{47} (étoile bleu clair) à Seymour Island proviennent de l’étude de Douglas et al. (2014). Les SSTs issues du Δ_{47} (étoile bleu foncé) au site ODP 689 proviennent de Petersen et Schrag, (2015).

- Impact de la calibration de subsurface sur les valeurs du TEX_{86} de Seymour Island

Tout comme pour l’Océan Atlantique équatorial, il est possible à partir de l’équation de Ho et Laepple, (2016) de transformer les valeurs de TEX_{86} de Seymour Island (Douglas et al., 2014) en températures de subsurface. Ces températures, qui oscillent entre 15°C et 8°C au cours de l’Eocène moyen et supérieur, sont plus froides que celles estimées à partir du Δ_{47} et sont proches des valeurs issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{bivalves}}$ de Seymour Island (Ivany et al., 2008; Douglas et al., 2014). Lorsque l’on compare ces températures avec nos données issues des sites ODP 689/690, les températures reconstruites à partir du TEX_{86} sont comprises entre celles des eaux de surface issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ et celles de subsurface reconstruites à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{S.linaperta}}$. Pour ce qui est des tendances, le TEX_{86} , enregistre le même refroidissement (entre 3°C et 5°C si le point extrêmement chaud à 15°C il y a 38 Ma est exclu) au cours de l’Eocène moyen que celui enregistré par le $\delta^{18}\text{O}$ (**Figure V.22**). Même si les barres d’erreur sont importantes, cette observation tend à confirmer l’emploi du TEX_{86} comme marqueur des conditions de subsurface.

- La valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de Seymour Island

Si les SSTs estimées à partir de cet outil sont cohérentes avec les autres données disponibles au cours de l'Eocène moyen, les températures reconstruites pour l'Eocène inférieur sont en moyenne plus froides de 6°C que celles déterminées à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ aux sites ODP 689/690. Les spécimens étudiés au site de Seymour Island présentant un bon état de préservation (Ivany et al., 2008), un biais diagénétique ne peut être invoqué pour expliquer ces différences. Toutefois, le site de Seymour Island est un site très proximal et représentait un environnement de dépôt de type estuarien au cours de l'Eocène (Ivany et al., 2008; Douglas et al., 2014). L'apport d'eau douce via les réseaux fluviaux rend difficile l'estimation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ et impacte fortement les reconstitutions de températures issues pour ce site. Cette influence peut être évaluée en utilisant les valeurs de Δ_{47} et de $\delta^{18}\text{O}$ des bivalves (Douglas et al., 2014) pour reconstituer le $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$. Les valeurs ainsi calculées oscillent autour d'une moyenne de -1,2 ‰ au cours de l'Eocène moyen (soit 0,8 ‰ plus positif que la valeur employée par Ivany et al. (2008)) ce qui confirme l'influence de l'apport d'eau douce à ce site. L'emploi de cette nouvelle valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ entraîne une augmentation dans les valeurs de température 3,5°C et diminue l'écart observé entre nos données et les résultats issus de $\delta^{18}\text{O}$ des bivalves (Figure V.22).

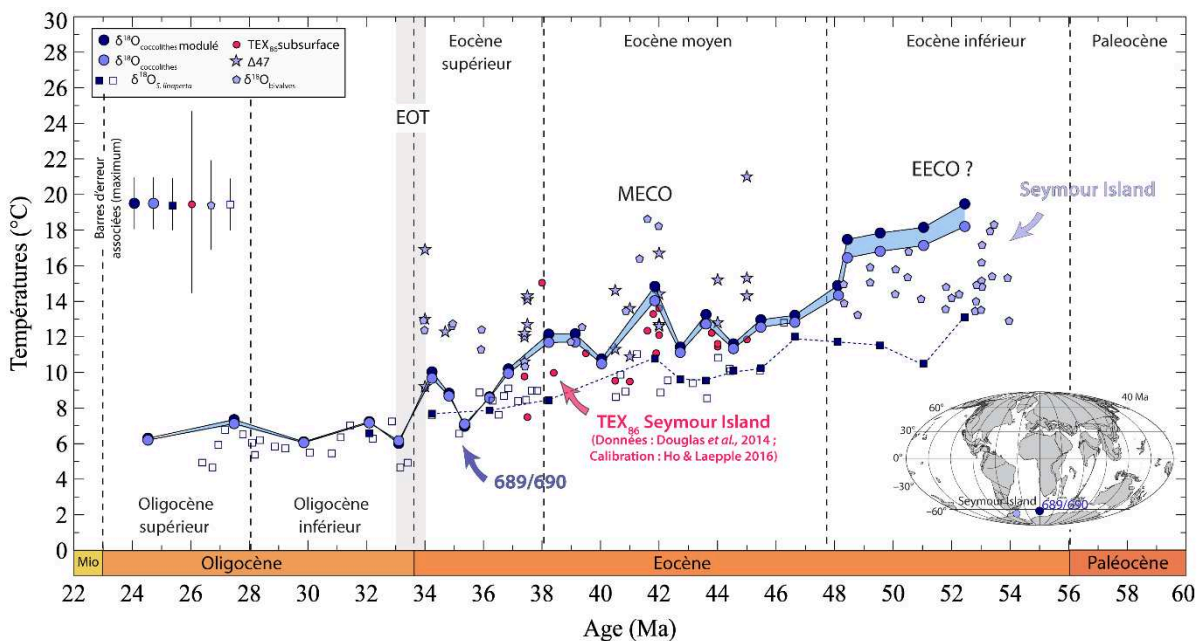


Figure V.22 : Evolution de températures des eaux de surface et de subsurface de la partie Australe de l'Océan Atlantique au cours du Paléogène. Les SSTs issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{bivalves}}$ (Ivany et al., 2008) ont été recalculées à partir de la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ estimées par le Δ_{47} (Douglas et al., 2014) (hexagone

bleu clair). Les valeurs de TEX_{86} ont été recalculées à partir de la calibration de subsurface (Ho et Laepple, 2016) (point rouge). Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ employées aux sites ODP 689/690 proviennent de l'étude conjointe de Lear, Elderfield et Wilson, (2000) et de Tindall et al., (2010) (carré bleu et blanc). Les valeurs de SSTs issues du Δ_{47} des foraminifères planctoniques (*Subbotina* sp.) du site ODP 689 (Petersen et Schrag, 2015) ont ici été exclues.

- *Les valeurs de Δ_{47} du site ODP 689*

Les SSTs estimées à partir du Δ_{47} des foraminifères *Subbotina* sp. du site ODP 689 enregistrent une stabilité de température autour de 12°C au cours de l'EOT. Ces températures, plus chaudes de 5°C que celles mesurées à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères planctoniques}}$ et du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$, posent problème.

Tout d'abord ces valeurs de SSTs apparaissent trop chaudes pour cette période où la présence d'une calotte polaire antarctique permanente et développée est attestée (Zachos et al., 2001; Katz et al., 2008; Liu et al., 2009; Petersen et Schrag, 2015). A titre de comparaison une modélisation climatique (Pollard et DeConto, 2005) pour cette période marque des températures estivales plus fraîches et comprises entre 4°C et 7°C (à 65°S avec : $\text{pCO}_2 = 700$ ppm, calotte polaire antarctique) ou entre 7°C et 11°C (à 65°S avec : $\text{pCO}_2 = 700$ ppm, sans calotte polaire antarctique). Les résultats de cette modélisation (calculés à partir d'une valeur de pCO_2 cohérentes avec nos nouvelles estimations provenant du $\Delta^{13}\text{C}$ (**Figure IV.26**)) sont parfaitement en accord avec les SSTs reconstituées à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ et tendent donc à disqualifier les résultats issus du Δ_{47} .

La plupart des études portant sur l'EOT enregistrant une quantité variable de refroidissement, l'absence de variation de températures au cours de l'EOT est également étonnante. Deux hypothèses sont proposées par Petersen et Schrag, (2015) pour expliquer cette stabilité apparente de température :

- (1) La résolution temporelle des mesures ne permet pas l'enregistrement du refroidissement au cours de la transition.
- (2) Les foraminifères *Subbotina* sp. vivent en subsurface et témoignent donc d'une stabilité de la température de la thermocline au cours de l'EOT (Petersen et Schrag, 2015). Cette dernière hypothèse est cependant invalidée puisque les températures issues du $\delta^{18}\text{O}$ des

foraminifères planctoniques marquent bien un refroidissement (entre 1°C et 2,5°C) au cours de l'EOT (nos résultats et ceux issus de l'étude de Mackensen et Ehrmann, 1992).

Enfin, si on considère que les températures de Δ_{47} sont correctes et qu'on recalcule les $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$, on obtient des valeurs extrêmement fortes et comprises entre 1 ‰ et 3 ‰ (Petersen et Schrag, 2015). Comme les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de haute latitude sont similaires à celles de l'océan global, ces valeurs, supérieures à celles du dernier maximum glaciaire (LGM), sont incohérentes pour l'Eocène qui est caractérisée par une calotte antarctique réduite et/ou transitoire avant l'EOT (Browning et al., 1996; Lear et al., 2000; Tripathi et al., 2005) et des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de l'océan global comprises entre -1 ‰ (mode Ice-free) et 0 ‰ (calotte de type actuelle) (**Figure V.23**)

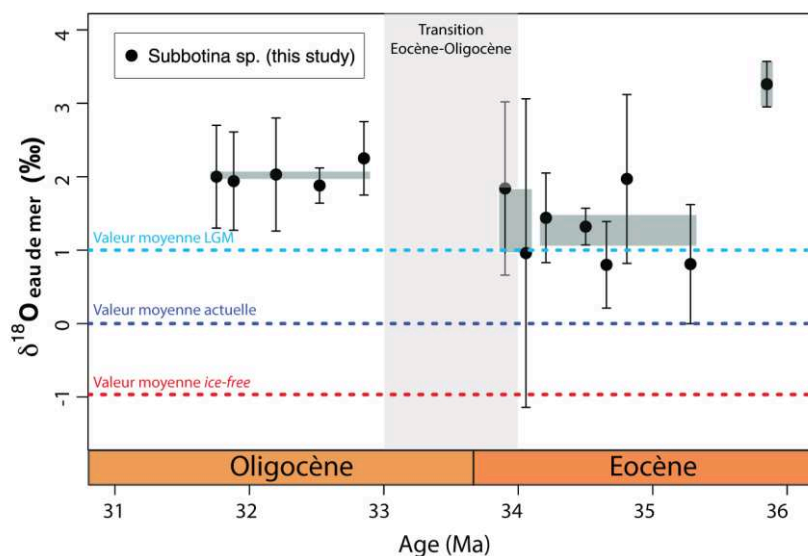


Figure V.23 : Valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ calculées à partir du Δ_{47} des foraminifères planctoniques *Subbotina sp.* au site ODP 689. Les valeurs moyennes de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ pour un monde sans glace (ice-free), pour l'actuel et pour le dernier maximum glaciaire (LGM) sont présentées pour comparaison. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ estimées sont très positives et supérieures à la valeur moyenne LGM. (Modifié d'après Petersen et Schrag, (2015).

Cette différence ne peut pas s'expliquer par une déviation entre la valeur globale et locale à ces latitudes car actuellement le différentiel entre la valeur globale et celles du site ODP 689 est faible (~ 0,4 ‰). Ainsi une fois appliqué ce différentiel à la valeur moyenne globale paléogène les valeurs supposées de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ pour ce site sont théoriquement comprises entre -0,6 ‰ et 0,4 ‰. A titre de comparaison ces valeurs sont proches de celles comprises entre -

0,9 ‰ et -0,1 ‰ déjà estimées à ce site (Lear et al., 2000) et de la valeur moyenne de -1,2 ‰ proposée à Seymour Island (Douglas et al., 2014).

Les valeurs de Δ_{47} pour le site ODP 689 sont donc incohérentes, probablement en raison du choix de la calibration utilisée (selon la calibration la température obtenue peut être plus froide de 6°C), de l'expression d'un effet vital chez les foraminifères planctoniques *Subbotina* sp. ou à de la diagénèse (Petersen et Schrag, 2015). Du fait de ces incohérences et incertitudes, les valeurs de SSTs issues de cette étude ont été exclues de nos comparaisons (**Figure V.22**).

Notre nouvelle évolution de SSTs aux sites ODP 689/690 indique un refroidissement progressif d'environ 8°C des eaux de surface. Cette évolution est similaire à celle obtenue dans région de Seymour Island (Ivany et al., 2008; Douglas et al., 2014) et du Pacifique sud (Inglis et al., 2015) et confirme donc l'aspect global du refroidissement des hautes latitudes sud au cours de l'Eocène (**Figure V.22**).

2.2.4. L'Océan Atlantique Nord (Site DSDP 549)

Les évolutions de températures disponibles pour l'Océan Atlantique Nord sont souvent fragmentaires. Si quelques valeurs de SSTs issues des marqueurs organiques (van der Smissen et Rullkötter, 1996; Pagani et al., 1999; Pagani et al., 2005; Liu et al., 2009a; Pagani et al., 2011; Brassell, 2014) et du Δ_{47} de nummulites (Evans et al., 2018b) sont proposées pour différentes latitudes (entre 40°N et 75°N), les seules évolutions à long terme disponibles pour cette partie de l'Océan Atlantique au Paléogène proviennent de l'étude de l' $U_{37}^{k'}$ au niveau de la marge de Terre-Neuve (site U1404, 40°N, 52°W) (Liu et al., 2018) et du $\delta^{18}O_{\text{foraminifères planctoniques}}$ au site DSDP 401 (47°N, 8°W) (Bornemann et al., 2016). Les valeurs de SSTs reconstituées par ces différents proxies sont très variables (entre 32°C et 16°C) et les tendances retranscrites sont parfois contradictoires (**Figure V.24**).

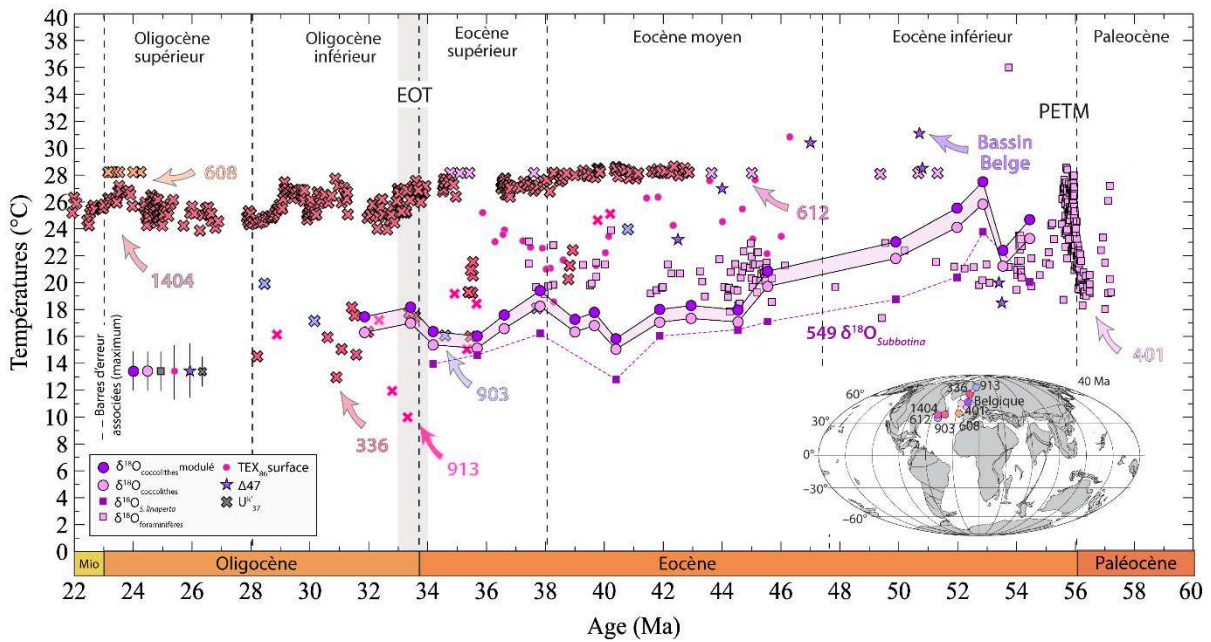


Figure V.24 : Comparaison entre les températures de surfaces issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ et des autres proxies pour l’Océan Atlantique Nord au cours du Paléogène. Pour les valeurs de températures issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifère}}$ planctonique les carrés violets représentent les résultats de cette étude et les carrés roses les points issus des travaux de Bornemann et al. (2016). Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}$ de mer employées aux sites DSDP 549 et 401 proviennent de l’étude conjointe de Lear et al. (2000) et de Tindall et al. (2010). Les SSTs issues du TEX_{36} (rond rose) proviennent du site de très hautes latitudes ODP 913 (Liu et al., 2009). Les données de Δ_{47} (étoile violette) proviennent de coupes à terre du bassin Belge (Evans et al., 2018b). Les SSTs issues de l’ U^{37}_{K} (croix) proviennent de différents sites (van der Smissen et Rullkotter, 1996; Pagani et al., 1999b; Pagani et al., 2005; Liu et al., 2009; Pagani et al., 2011; Brassell, 2014).

Dans ce contexte nos nouvelles reconstitutions de SSTs issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ au site DSDP 549 (49°N, 12°W) enregistrent un refroidissement depuis des valeurs maximums de 27°C à l’Eocène inférieur jusqu’à des valeurs minimums d’environ 16°C à l’Oligocène. Les températures de subsurface estimées pour ce site sont de 2°C à 4°C plus faibles et marquent également ce refroidissement Eocène (**Figure V.25**). A l’inverse des sites ODP 925/929, 511 et 689/690 aucune valeur de SSTs n’a été précédemment établie pour ce site au cours de notre intervalle d’étude. Aucune comparaison directe ne peut donc être réalisée. Cependant nos résultats concordent avec l’évolution des températures des eaux de surface et de subsurface déjà décrite à partir du $\delta^{18}\text{O}$ de foraminifères planctoniques particulièrement bien préservés du site voisin DSDP 401 (47°N, 8°W) pour l’Eocène inférieur et moyen (Bornemann et al., 2016). Ces valeurs de températures correspondent également avec les températures atmosphériques (~18°C à 16°C) (Stap et al., 2017) et continentales (~21°C à 13°C) modélisées en Amérique du Nord (Zanazzi et al., 2007) à l’Eocène supérieur et à l’Oligocène. Cependant, à l’inverse des

foraminifères planctoniques, les températures issues des coccolithes marquent un refroidissement des eaux de surface d'environ 8°C au cours de l'Eocène inférieur et moyen.

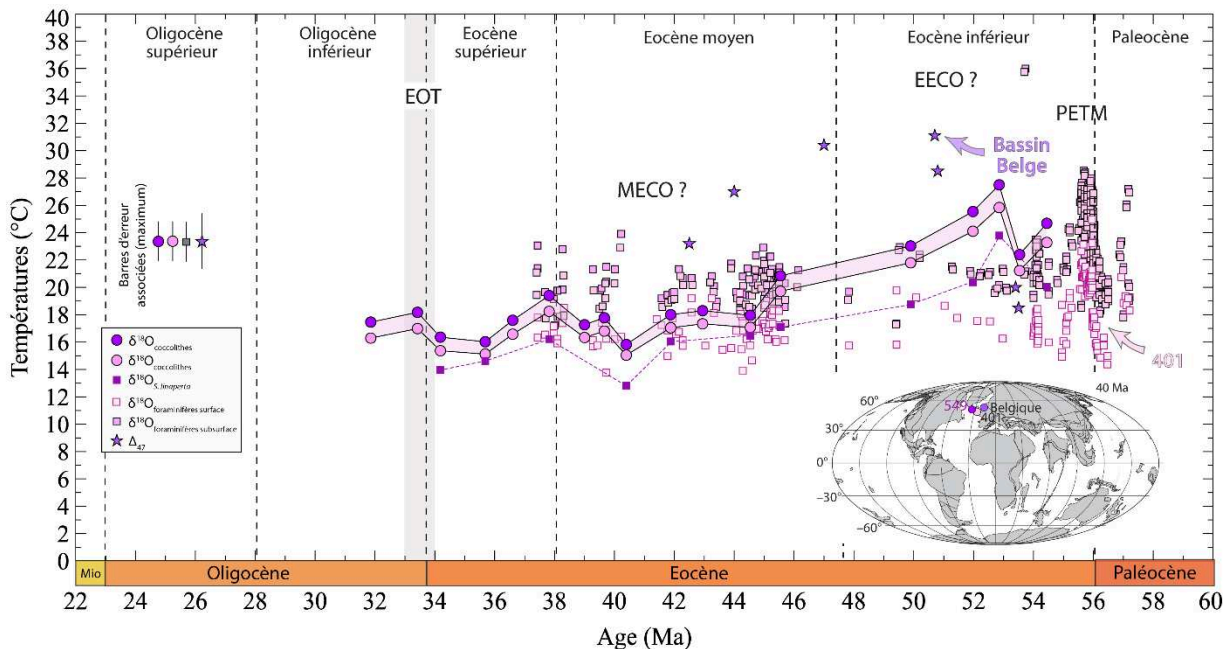


Figure V.25 : Evolution de températures des eaux de surface et de subsurface de l'Océan Atlantique Nord au cours du Paléogène. Pour les valeurs de températures issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifère}}$ planctonique les carrés violets représentent les résultats de cette étude et les carrés roses les points issus des travaux de Bornemann et al. (2016). Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ employées aux sites DSDP 549 (49°N, 12°W) et 401 (47°N, 8°W) proviennent de l'étude conjointe de Lear et al. (2000) et de Tindall et al. (2010). Les données de Δ_{47} (étoile violette) proviennent de coupes à terre du bassin Belge (~45°N) (Evans et al., 2018b).

A l'inverse, d'importantes différences sont observées entre nos résultats et ceux issus des marqueurs organiques provenant d'autres localités de l'Océan Atlantique Nord (Liu et al., 2009; Brassell, 2014; Liu et al., 2018).

- Les données d' U_{37}^{kl} de la marge de Terre-Neuve et du plateau continental du New Jersey

Les valeurs de SSTs estimées à partir de l' U_{37}^{kl} pour cette région marquent trois évolutions différentes selon les marqueurs et les sites étudiés :

- (1) Les sites DSDP 612 (Pagani et al., 2005; Pagani et al., 2011) et DSDP 608 (Pagani et al., 1999b) enregistrent une stabilité de température à 28°C au cours de l'Eocène et de

l'Oligocène. Toutefois, du fait de la saturation de ce marqueur à cette valeur de température, cette évolution correspond aux valeurs minimales des eaux de surface (**Figure V.26**).

(2) A l'inverse, le site ODP 903 (van der Smissen et Rullkotter, 1996) enregistre un refroidissement de 8°C des eaux de surface au cours de l'Eocène supérieur suivi d'un réchauffement de 4°C à l'Oligocène (**Figure V.26**). Cette évolution diffère de celles reconstruites aux sites DSDP 612 et 680 pourtant très proches (plus au nord de 3° à 5°). Cependant une altération diagénétique de l'assemblage d'alcénones est soupçonné au cours de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène (van der Smissen et Rullkotter, 1996). Un enregistrement plus complet et des investigations supplémentaires sur des échantillons adjacents permettraient de clarifier l'influence de ce biais potentiel et permettraient de confirmer ou non cette évolution des SSTs.

(3) La seule évolution de température disponible provient donc des travaux récents de Liu et al. (2018) au niveau du site de Terre-Neuve U1404. Les SSTs marquent un refroidissement de 2°C au cours de l'Eocène et de l'Oligocène (**Figure V.26**). Tout comme pour les sites DSDP 612 et 608 du fait de la saturation à 28°C de l' $U_{37}^{k'}$ il est probable que les températures étaient en réalité plus chaudes pour ce site à l'Eocène moyen.

Les températures provenant du $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ sont plus froides de 3°C à 10°C que celles du site U1404 (9° plus au sud) ce qui est également le cas dans l'actuel. Les enregistrements peuvent donc être tous les deux valides impliquant que la répartition des températures de l'Atlantique Nord est comparable entre l'Eocène et l'actuel. D'un point de vue océanographique, la mise en évidence à l'Eocène d'un $\Delta T^{\circ}C$ comparable implique l'existence d'un gradient de température proche de celui observé de nos jours.

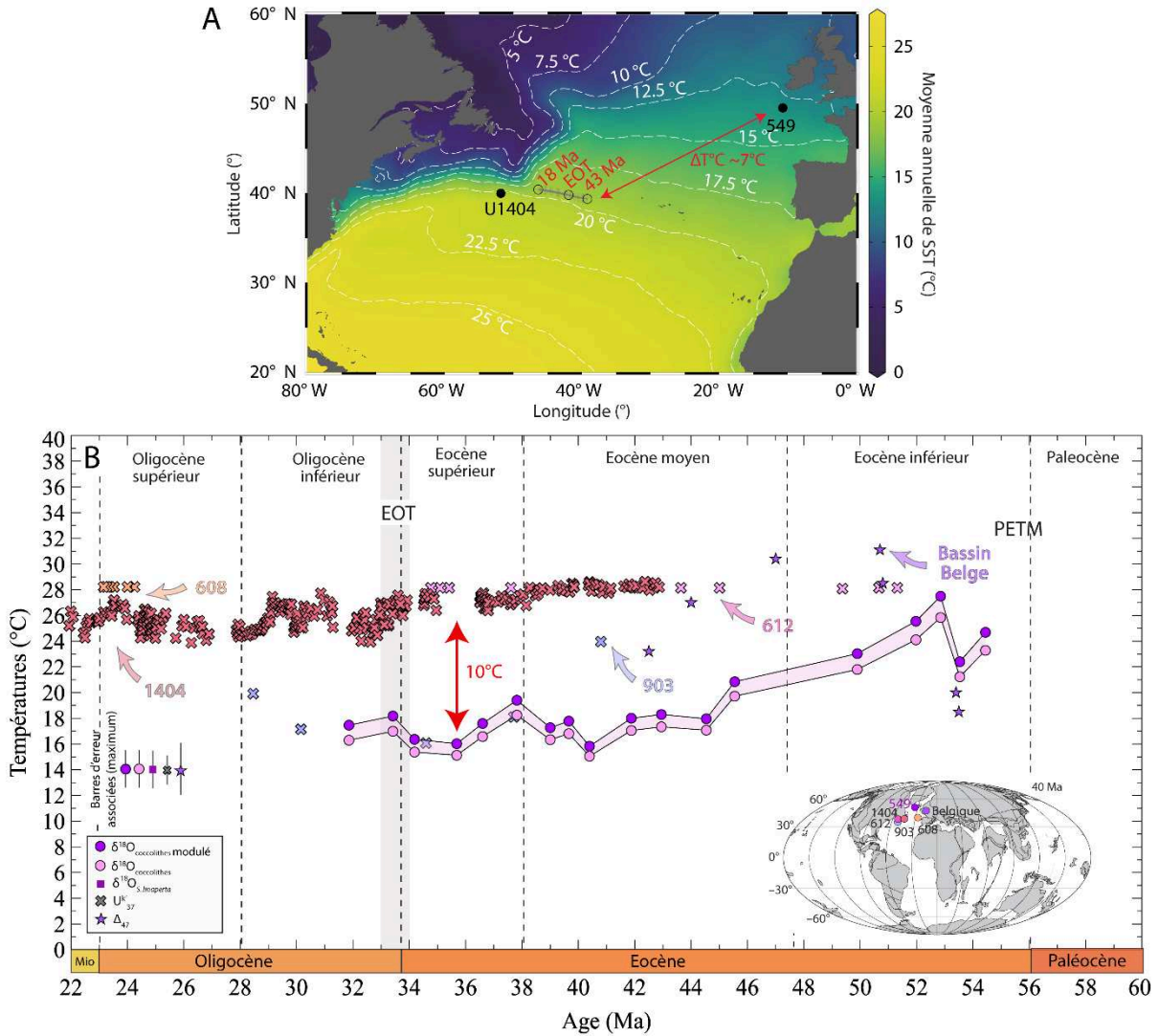


Figure V.26 : (A) Températures moyennes des eaux de surface dans l’Océan Atlantique Nord (B) Evolution de températures des eaux de surface et de subsurface de l’Océan Atlantique Nord au cours du Paléogène. Les SSTs issues de l’ U_{37}^{kr} (différentes croix) proviennent de différents sites (van der Smissen et Rullkötter, 1996; Pagani et al., 1999b; Pagani et al., 2005; Liu et al., 2009; Pagani et al., 2011; Brassell, 2014). Un écart maximum de 10°C est observé entre les résultats de notre étude au site DSDP 549 (49°N) et les SSTs provenant de la marge de Terre Neuve plus au sud (Sites U1404, 608, 612 et 903 compris entre 43°N et 38°N). Les données de Δ_{47} (étoile violette) proviennent de coupes à terre du bassin Belge (~45°N) ont également été représentées (Evans et al., 2018b).

- Les marqueurs organiques (U_{37}^{kr} et TEX_{86}) des hautes latitudes Nord (61°N et 75°N)

Les valeurs de TEX_{86} estimées au site ODP 913 (Bassin du Groenland 75°N) enregistrent des SSTs très chaudes et supérieures de 2°C à 10°C à celles issues du $\delta^{18}O$ des coccolithes et des foraminifères planctoniques des sites DSDP 549 et 401 (respectivement 49°N et 48°N) (**Figure V.25**). Cette différence importante de température est difficile à expliquer et

impliquerait un gradient de température inversé entre 49°N et 75°N. Cependant, tout comme pour les sites ODP 925/929, 959 et de Seymour Island, il est possible à partir des valeurs de TEX₈₆ de ce site (Inglis et al., 2015) et de l'équation Ho et Laepple, (2016) d'évaluer les températures de subsurface qui oscillent entre 18°C et 8°C entre l'Eocène moyen et supérieur (2 points particulièrement froids sont également enregistrés il y a 40 Ma). Ces températures de subsurface sont très proches de celles déjà estimées à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{S. linaperta}}$ et plus froides que celles obtenues à partir des coccolithes au site DSDP 549 (**Figure V.26**). La différence de température des eaux de subsurface actuelle entre ces deux sites est également très faible (moins de 5°C). Cette bonne concordance, associée aux résultats déjà présentés pour les autres sites étudiés tend à confirmer l'emploi du TEX₈₆ comme marqueur de subsurface plutôt que de surface.

Les quelques autres valeurs de SSTs disponibles pour ces latitudes proviennent également des sites DSDP 336 (Ride de l'Islande et des îles Féroé) et ODP 913 à travers l'étude l' U_{37}^k . Ces températures sont étonnamment plus élevées (en particulier il y a environ 40 Ma au site ODP 913) que celles estimées aux sites DSDP 549 et DSDP 401 pourtant plus au sud de 12° à 26°. De même le refroidissement enregistré diffère de la stabilité de température observée par les autres sites de l'Océan Atlantique Nord au cours de cette période. Il est donc probable que ces températures moyennes issues de l' U_{37}^k soient biaisées vers des températures estivales à ces sites de très hautes latitudes. De même le refroidissement de 6°C à 10°C des SSTs enregistré au cours de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène (**Figure V.27**) diffère de la stabilité de température observée par les autres sites de l'Océan Atlantique Nord au cours de cette période. Cependant la résolution temporelle de cette évolution est très faible et un enregistrement plus complet reste à réaliser afin de valider ou non cette évolution de température des très hautes latitudes nord.

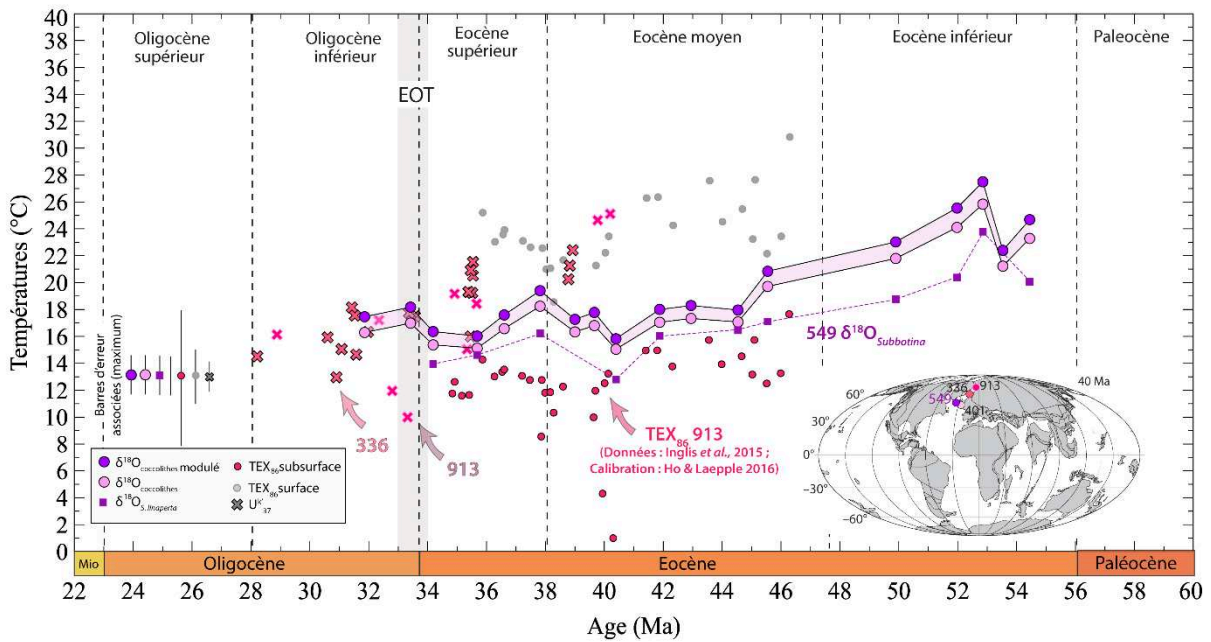


Figure V.27 : Evolution de températures des eaux de surface et de subsurface de l'Océan Atlantique Nord au cours du Paléogène. Les valeurs de TEX_{86} ont été réinterprétées en températures de subsurface à partir de la calibration issue de Ho et Laepple, (2016) (Données issues de Liu et al., 2009a; Inglis et al., 2015).

Nos nouvelles données de $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ au site DSDP 549 révèlent une stabilité de température et une importante asymétrie dans l'évolution des SSTs entre l'hémisphère Nord et l'hémisphère Sud au cours de l'Eocène supérieur et de l'EOT. En effet la partie sud de l'Océan Atlantique se refroidit de 5°C au cours de l'Eocène inférieur tandis que la partie nord n'enregistre aucune variation. Ces ajustements de températures de surfaces sont certainement la conséquence d'importants changements dans les transferts latitudinaux de chaleur et dans les circulations océaniques (Katz et al., 2011; Goldner et al., 2014; Liu et al., 2018) avec notamment le développement de l'AMOC au cours de l'Eocène supérieur et de l'EOT (Abelson et Erez, 2017; Elsworth et al., 2017; Coxall et al., 2018). Ces évolutions sont cohérentes avec la modélisation de Goldner et al. (2014) qui simule un refroidissement plus important de l'hémisphère sud en conséquence de la glaciation antarctique ou de Elsworth et al. (2017) qui montrent un réchauffement dans l'hémisphère nord et un refroidissement dans l'hémisphère sud à la suite de l'approfondissement du passage de Drake à l'Eocène supérieur.

2.2.5. L'Océan Pacifique équatorial (Site ODP 865)

A titre exploratoire, en plus des sites atlantiques, plusieurs échantillons ont également été séparés au site ODP 865 de l'Océan Pacifique équatorial.

Depuis qu'un important impact diagénétique sur les températures issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères planctoniques}}$ du site ODP 865 (Bralower et al., 1995) a été observé et que ces dernières ont été écartées des reconstitutions climatiques très peu de reconstitutions de températures existent pour l'Océan Pacifique équatorial au Paléogène (Tripathi et al., 2003; Sexton et al., 2006; Pearson, 2012). Ainsi, la seule étude de référence disponible est celle réalisée par Tripathi et al., (2003) à partir du Mg/Ca des foraminifères planctoniques de ce même site. Les températures proposées varient entre 30°C et 34°C au cours du Paléocène et de l'Eocène inférieur et moyen. Cependant ces températures ont été obtenues à partir de plusieurs foraminifères planctoniques (10 à 19 spécimens du genre *Morozovella*), aucune correction pH n'avait été effectuée (cf. chapitre : **I. 2.2. Le rapport Magnésium/Calcium (Mg/Ca)**) et la valeur de Mg/Ca de l'eau de mer employée était de 3,5 mol/mol ou le même que dans l'actuel. Or le $\text{Mg/Ca}_{\text{eau de mer}}$ estimé varie plutôt entre 1,5 mol/mol et 2,5 mol/mol au cours de cette période. Ainsi dans cette étude l'erreur sur ce choix de la valeur du Mg/Ca de l'eau de mer implique une variation de 5°C sur les températures reconstituées.

Plus récemment, ces résultats ont été réinterprétés et de nouvelles valeurs de SSTs issues de ces mêmes échantillons ont été proposées (Evans et al., 2018b). Ces dernières ont été calculées pour une valeur Mg/Ca de l'eau de mer de 2,1 à 2,5 mol/mol et des valeurs de pH variables et comprises entre 7,7 et 7,8 plus compatible avec les valeurs paléogène (Tyrrell et Zeebe, 2004). Les températures alors reconstruites varient alors entre 26°C et 35°C (**Figure V.28**). A ces estimations de températures viennent s'ajouter deux reconstitutions de SSTs issues de l' U_{37}^k . La première provient du site DSDP 494 il y a 45 Ma et l'autre du site ODP 1219 il y a 29 Ma (Brassell, 2014). Tout comme pour l'Océan Atlantique, du fait de la saturation de cet indice, il est clair que les températures de 28°C proposées sont des valeurs minimales de SST.

Les valeurs de SSTs brutes obtenues à partir du $\delta^{18}\text{O}$ de fractions enrichies en coccolithes varient entre 24°C et 16°C et sont proches de celles décrites à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères planctoniques}}$ (Bralower et al., 1995). Ces valeurs de SSTs sont plus froides de 4°C à

16°C que les températures décrites par le $Mg/Ca_{\text{foraminifères planctoniques}}$ à ce même site (Evans et al., 2018b) et que l' $U_{37}^{k'}$ au site DSDP 494 (Brassell, 2014) (**Figure V.28**). Ce fort écart entre les températures issues du $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ et du $Mg/Ca_{\text{foraminifères planctoniques}}$ (Evans et al., 2018b) peut être dû à plusieurs facteurs.

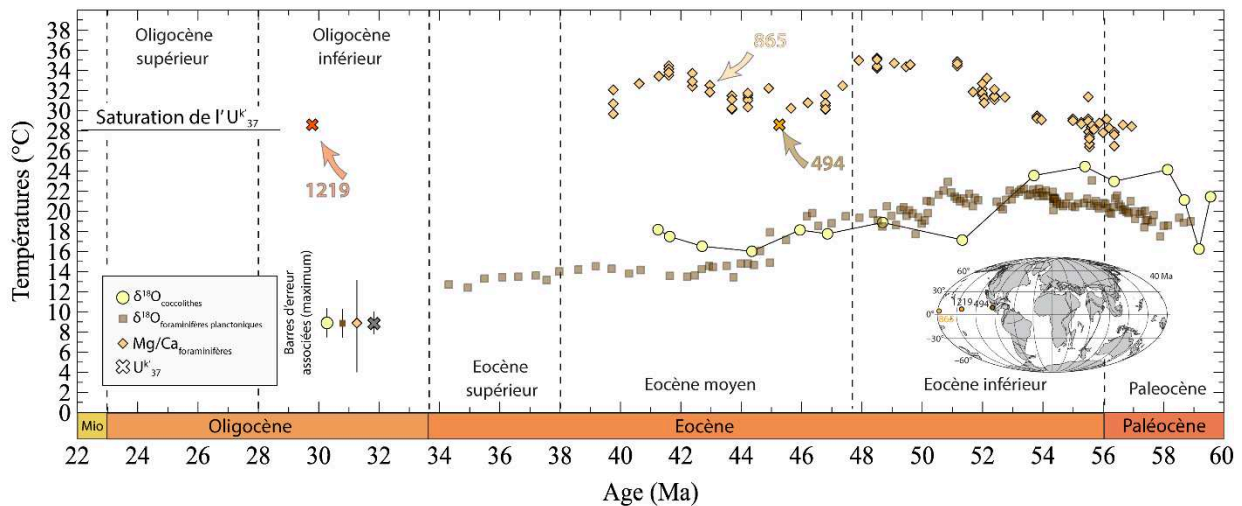


Figure V.28 : Comparaison entre les différentes reconstitutions de l'évolution de températures des eaux de surface de l'Océan Atlantique équatorial au cours du Paléogène. Le $\delta^{18}O$ des fractions enrichies en coccolithes et des foraminifères planctoniques sont comprises entre 12°C et 22°C tandis que le $Mg/Ca_{\text{foraminifères planctoniques}}$ et l' $U_{37}^{k'}$ décrit des températures supérieures à 28°C au cours de l'Eocène (Données issues de Bralower et al., 1995; Brassell, 2014; Evans et al., 2018b).

- Incertitudes sur les températures issues du $Mg/Ca_{\text{foraminifères planctoniques}}$

Tout d'abord si les paramètres (pH et $Mg/Ca_{\text{eau de mer}}$) influençant les températures issues du Mg/Ca sont mieux pris en compte dans l'étude d' Evans et al. (2018b) que dans les travaux de Tripathi et al. (2003), les incertitudes associées au choix de la valeur de pH et de $Mg/Ca_{\text{eau de mer}}$ restent importantes. De plus l'impact de cette incertitude n'est pas constant et dépend des valeurs de Mg/Ca mesurées, elle est de ~3°C à l'Eocène inférieur mais peut être supérieur à 6°C à l'Eocène moyen (**Figure V.29**).

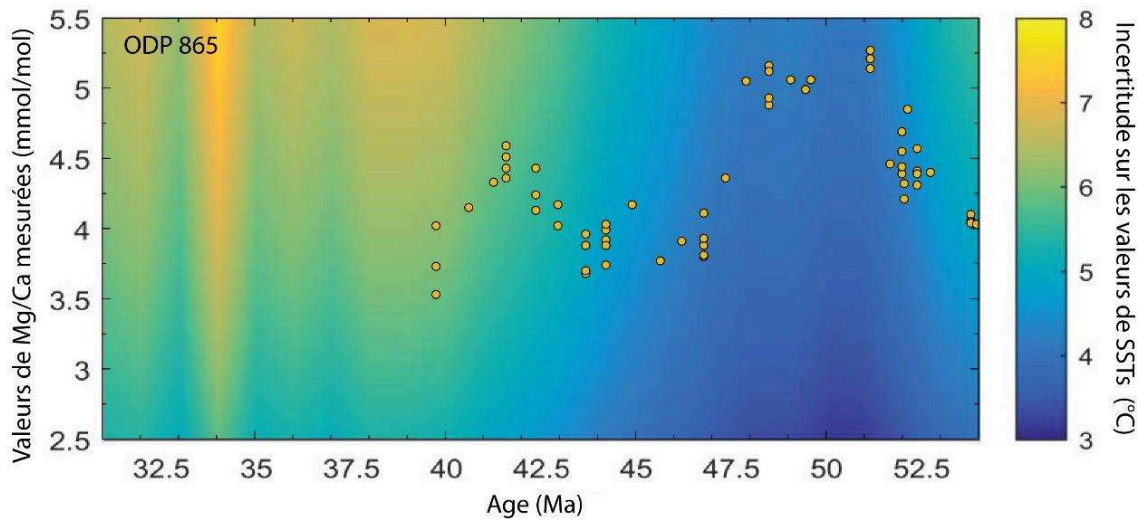


Figure V.29 : Erreur associée aux choix du Mg/Ca_{eau de mer} et du pH sur les reconstitutions de SSTs d'Evans et al. (2018b) issues du Mg/Ca des foraminifères planctoniques du site ODP 865. L'erreur erreur est comprise entre 3°C et ~6,5°C. Les SSTs reconstituées à l'Eocène moyen sont moins fiables qu'à l'Eocène inférieur (Modifié d'après Evans et al., 2018b).

De plus à l'inverse de l'étude de Tripathi et al. (2003) aucun correctif dû à la diagénèse n'est pris en compte dans l'étude d' Evans et al. (2018b). Or cette dernière peut avoir une influence importante sur le signal reconstitué. En effet Tripathi et al. (2003) montre que les recristallisations de calcites observées sur les foraminifères planctoniques peuvent biaiser le signal de plus de $\pm 3^{\circ}\text{C}$. Il est donc impossible de savoir si les reconstitutions d'Evans et al. (2018b) représentent un maximum ou un minimum dans les valeurs de températures issues du Mg/Ca (**Figure V.30**). Il faut également prendre en compte que les incertitudes associées au choix du pH et du Mg/Ca_{eau de mer} et à la recristallisation et/ou dissolution peuvent s'additionner. L'impact respectif de chacune de ces erreurs sur le signal Mg/Ca et leur impact sur les SSTs est difficile à estimer de manière fiable.

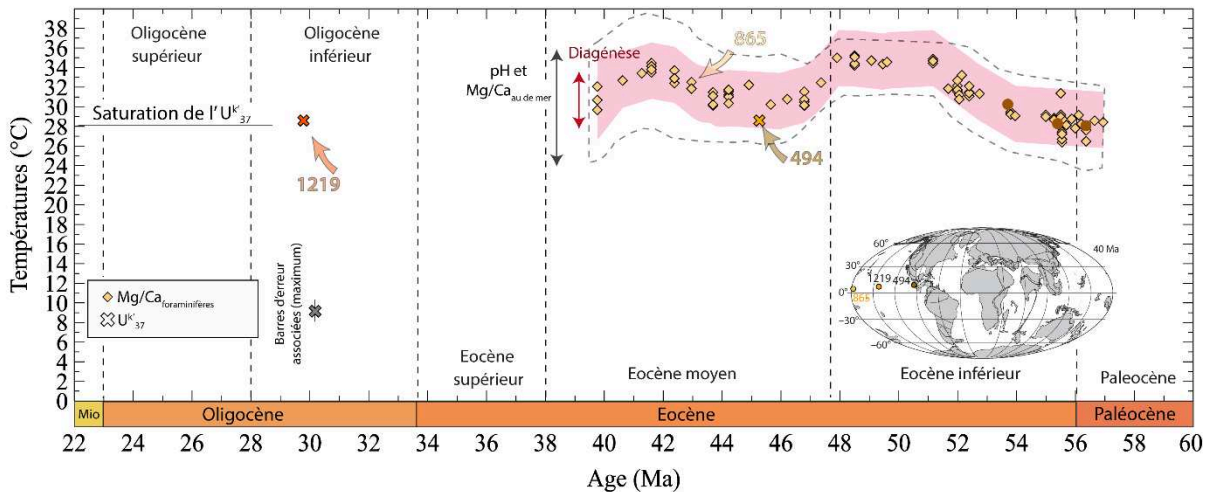


Figure V.30 : Impact des différentes incertitudes sur les valeurs de température issues du $Mg/Ca_{\text{foraminifères}}$ planctoniques. L'enveloppe en pointillé représente l'erreur associée à la valeur de pH et au $Mg/Ca_{\text{eau de mer}}$ employée (cette dernière varie entre $\pm 3^{\circ}\text{C}$ et $\pm 6^{\circ}\text{C}$). L'enveloppe rouge représente l'incertitude associée aux recristallisations sur le signal ($\pm 3^{\circ}\text{C}$). L'incertitude sur les valeurs de SSTs retranscrites est plus importante au cours de l'Eocène moyen (Données issues de Brassell, 2014; Evans et al., 2018b).

- Composition des fractions séparées et préservation des particules biogènes

Comme nous l'avons vu précédemment la diagenèse peut également impacter nos reconstitutions de températures. Ainsi lorsqu'on applique un pourcentage de recristallisation cohérent avec les estimations de Tripathi et al. (2003) de 30%, les SSTs reconstruites sont plus chaudes et varient entre 30°C et 19°C au cours du Paléogène. Cependant cette proportion de diagenèse est élevée au vu des surcroissances observées au MEB sur les coccolithes de ce site.

Cependant une autre observation est à prendre en compte. En effet, si les fractions séparées 3-5 μm et 3-8 μm (bulk nanofossiles calcaires) à ce site sont dominées par les coccolithes, elles sont globalement moins pures qu'à nos autres sites provenant de l'Océan Atlantique. Les fractions séparées du site ODP 865 se composent également de fragments de foraminifères planctoniques (absents des fractions 3-5 μm des sites atlantique) et de Discoasters (**Figure V.31**), deux types de particules particulièrement sujettes aux surcroissances (Tripathi et al., 2003; Pearson, 2012; Dedert et al., 2014). La présence dans les fractions de ces particules et des précipitations diagénétiques qu'elles portent augmente donc également le $\delta^{18}\text{O}$ mesuré et contribue certainement à une sous-estimation des températures pour ce site. Une étude plus approfondie de la quantification des différents composants constitutifs de nos fractions et de l'impact diagénétique respectif de ces derniers sur le $\delta^{18}\text{O}_{\text{fraction}}$ reste à réaliser afin de corriger notre signal de cet impact diagénétique.

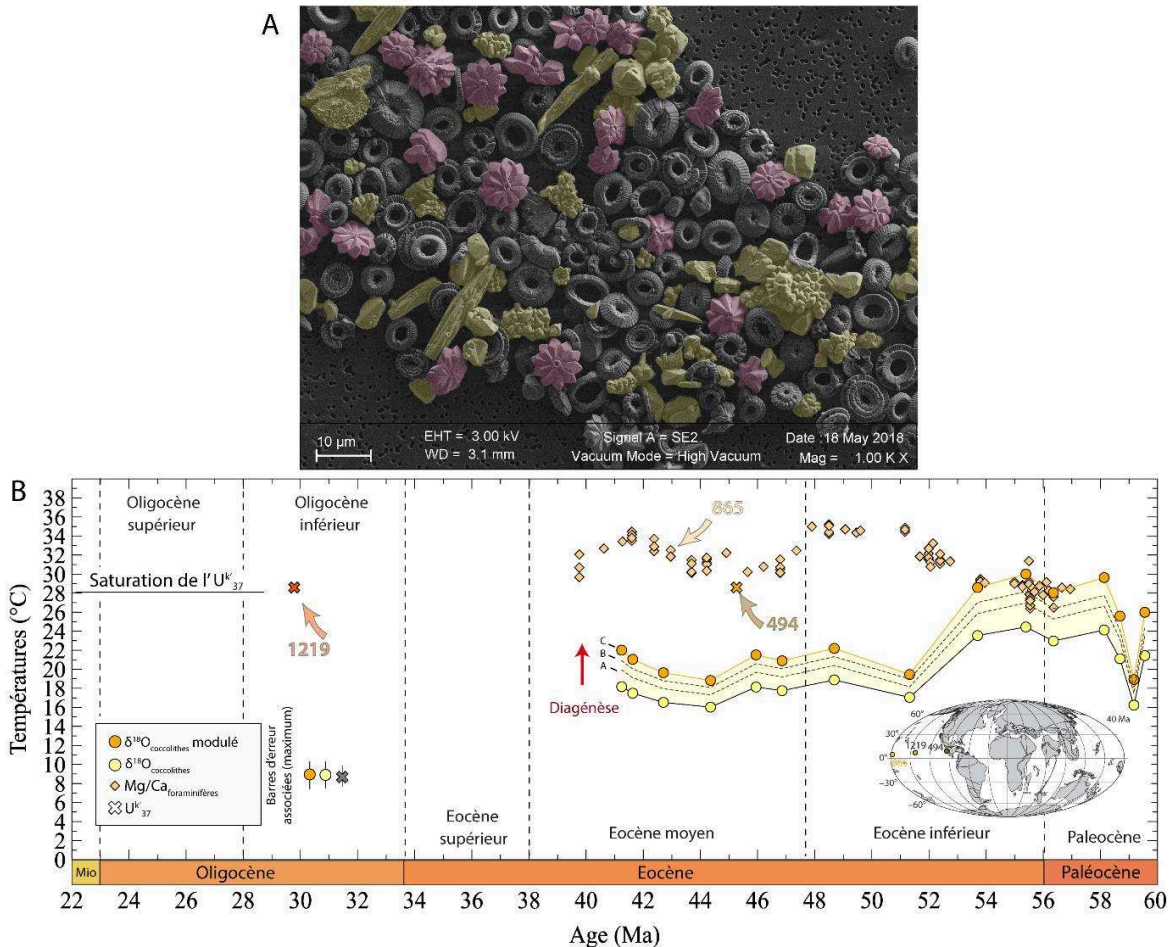


Figure V.31 : (A) Image MEB d'une fraction 3-8 μ m du site ODP 865 (44,4 Ma) attestant de la moins bonne préservation et de la moins bonne pureté des fractions étudiées. Fraction 3-8 μ m (44,4 Ma). En rose : Disocasters, En jaune : fragments de foraminifères planctoniques et rhomboèdres de calcite. (B) Impact de la diagénèse sur les reconstitutions de SSTs issues des coccolithes. Une fois corrigées de la diagénèse les températures reconstruites sont plus importantes. (A : 10% de diagénèse précoce et 5 % de diagénèse tardive ; B : 10% de diagénèse précoce et 10 % de diagénèse tardive ; C : 20% de diagénèse précoce et 5 % de diagénèse tardive). Les SSTs provenant du $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ et du Mg/Ca_{foraminifères planctoniques} sont similaires au début de l'Eocène inférieur mais différent à l'Eocène moyen.

- La valeur de $\delta^{18}O_{\text{eau de mer régionale}}$

Indépendamment de l'état de préservation des fragments de foraminifères et des Disocasters qui polluent les fractions de ce site, une erreur dans le choix de la valeur de $\delta^{18}O_{\text{eau de mer}}$ peut également en partie expliquer le différentiel observé entre SSTs issues du Mg/Ca_{foraminifères planctoniques} et du $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$.

A partir des SSTs estimées par le Mg/Ca_{foraminifères planctoniques} et de la valeur de $\delta^{18}O_{\text{foraminifères planctoniques}}$ il est possible d'estimer la valeur de $\delta^{18}O_{\text{eau de mer}}$. Les valeurs obtenues sont alors

comprises entre 0,4 ‰ et 1,8 ‰ soit 0,7 ‰ à 2,1 ‰ plus positives que celles initialement proposées par notre méthodologie (Lear et al., 2000; Tindall et al., 2010). Ces valeurs sont extrêmement élevées. En effet, si dans l'actuel des valeurs supérieures à 1,5 ‰ existent au niveau des bassins très confinés (mer Méditerranée, la mer Rouge ou le golfe Persique), pour le Paléogène le décalage à la valeur moyenne (comprise 0 ‰ et -1 ‰) est donc de 2 ‰ à 3 ‰ ce qui implique une ceinture intertropicale hyper-évaporée sans équivalent actuel (**Figure V.32**).

Toutefois un biais dans les modélisations de Tindall et al. (2010) peut tout de même être envisagé. Dans ce cas cette modélisation sous-estimerait grandement la quantité d'évaporation aux basses latitudes de l'Océan Pacifique à l'Eocène et le décalage entre la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ globale et locale est sous-estimé dans notre calcul entraînant des températures reconstruites plus froides. Ainsi, les valeurs de SSTs estimées à partir des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ recalculées pour chacun de nos niveaux sont alors plus chaudes et varient entre 30°C et 22°C au cours du Paléocène et de l'Oligocène (**Figure V.33**).

L'obtention de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de l'Océan Pacifique indépendante du $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères planctoniques}}$ ou de la modélisation de Tindall et al. (2010) permettraient de déterminer le régime hydrologique et le bilan E/P de cette région et donc de corriger au mieux les valeurs de SSTs reconstruites à partir du $\delta^{18}\text{O}$ de nos fractions 3-5 μm et 3-8 μm .

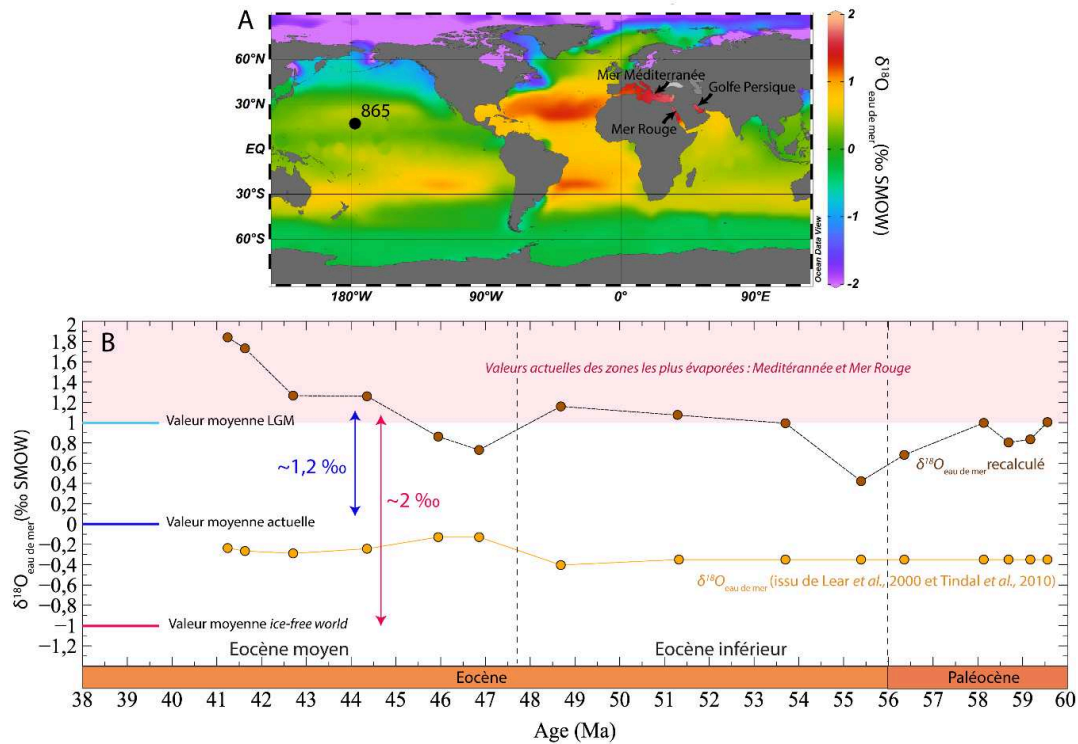


Figure V.32 : (A) Carte des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de surface actuelle. (B) Evolution du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ au site ODP 865 au cours du Paléogène. La courbe jaune correspond aux estimations de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ provenant de l'application de l'évolution à long terme de Lear et al. (2000) et du décalage proposé par la modélisation de Tindall et al. (2010). La courbe marron représente les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ recalculées à partir du $\text{Mg}/\text{Ca}_{\text{foraminifères}}$ planctoniques et de la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères}}$ planctoniques (Bralower et al., 1995; Tripathi et al., 2003). L'impact de la diagenèse sur le $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères}}$ planctonique n'est pas pris en compte. Les $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ recalculés sont particulièrement élevés et sont décalés de 2 ‰ à 3 ‰ par rapport à la moyenne globalement paléogène.

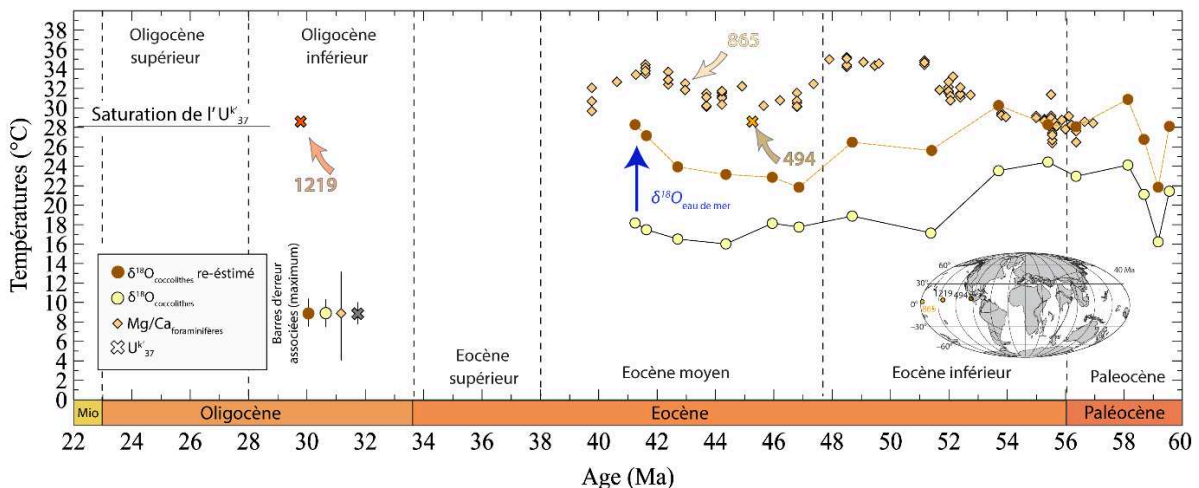


Figure V.33 : Impact de la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ sur les températures reconstituées à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$. La courbe jaune correspond aux SSTs « brutes » reconstituées par le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ (sans impact diagénetique) en prenant en compte un $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ provenant de l'application de l'évolution à long terme de Lear et al. (2000) et du décalage proposé par la modélisation de Tindall et al. (2010). La courbe marron représente les valeurs de SSTs reconstituées par le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ (sans impact diagénetique).

diagénétique) en prenant en compte les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ recalculées à partir du $\text{Mg}/\text{Ca}_{\text{foraminifères}}$ planctoniques et de la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{foraminifères}}$ planctoniques. Le choix de valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ plus positives augmente les températures reconstituées par le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$. (Données issues de Brassell, 2014; Evans et al., 2018b)

En conclusion, l'influence de la diagénèse et/ou une valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ plus positive font varier les résultats de la même façon en décalant les valeurs de SST issues des coccolithes vers des températures plus chaudes. A l'inverse les valeurs de $\text{Mg}/\text{Ca}_{\text{foraminifère}}$ planctonique peuvent être décalées vers des températures plus chaudes ou plus froides. Cependant l'impact respectif de ces différentes incertitudes sur le Mg/Ca et $\delta^{18}\text{O}$ est difficile à estimer rigoureusement pour ce site. Ces importantes incertitudes compliquent encore largement la reconstitution fiable de SSTs pour ce site de basses latitudes. A la lumière de ces résultats il est uniquement possible de dire que les valeurs de SSTs de l'Océan Pacifique au Paléogène sont comprises entre les valeurs issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ et celles issues du $\text{Mg}/\text{Ca}_{\text{foraminifère}}$ planctonique, soit entre 17°C et 39°C (**Figure V.34**). Si elle ne permet pas à ce jour de caractériser des valeurs de SSTs, l'étude de l'évolution de la porosité interne des foraminifères planctoniques à ce site permettrait cependant de confirmer ou non les différentes évolutions de température proposées par le Mg/Ca ou par le $\delta^{18}\text{O}$.

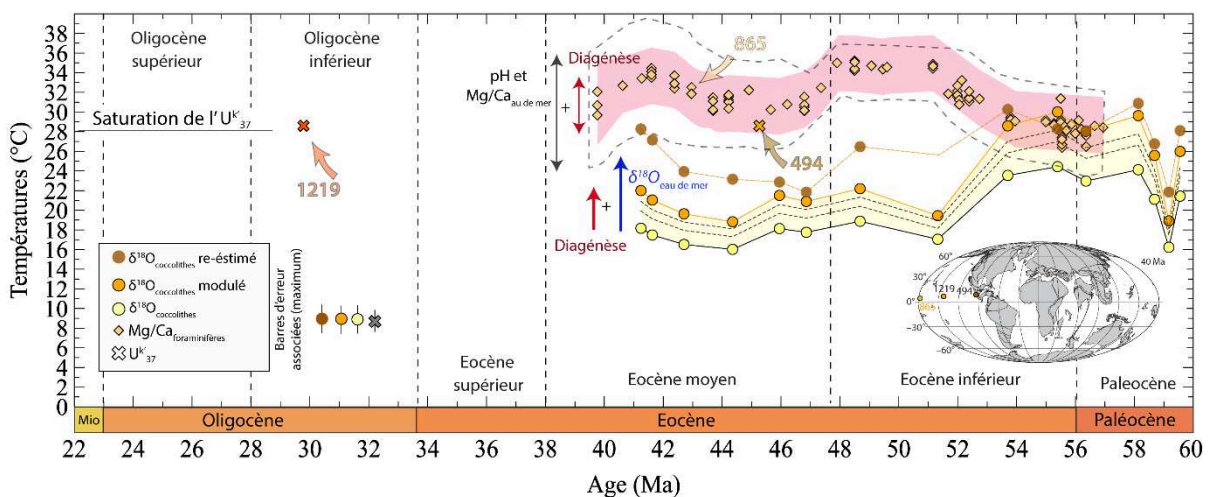


Figure V.34 : Evolution de températures des eaux de surface de l'Océan Atlantique équatorial au cours du Paléogène. L'influence respective des différentes incertitudes sont représentées. Les SSTs de l'Océan Pacifique au cours de l'Eocène était certainement comprises entre le minimum décrit par le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ et les valeurs de $\text{Mg}/\text{Ca}_{\text{foraminifère}}$ planctoniques (Données issues de Brassell, 2014; Evans et al., 2018b)

Quoi qu'il en soit du fait de la moins bonne fiabilité des valeurs de SSTs reconstituées par le $Mg/Ca_{\text{foraminifères planctoniques}}$ et $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ les résultats provenant de ce site Pacifique ne seront pas directement discutés dans la suite de cette thèse.

2.2.6. Synthèse

A partir de l'étude du $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ il a été possible de reconstituer des valeurs de températures des eaux de surface fiables à toutes les latitudes de l'Océan Atlantique au cours du Paléogène. Lorsque cela a été possible ces nouvelles données ont été confrontées à celles issues de la bibliographie et provenant de différents autres proxies. A la lumière de cette comparaison inter-proxies, certaines évolutions de SSTs retranscrites ont pu être affinées ou à l'inverse ont été exclues de cette synthèse finale. De manière générale les SSTs de l'Océan Atlantique marquent un refroidissement global de 8°C à 10°C entre l'Eocène inférieur et l'Eocène moyen. Cette observation va à l'encontre de l'hypothèse selon laquelle l'Océan Atlantique Nord et les basses latitudes sont moins sensibles au refroidissement climatique de l'Eocène (Pearson et al., 2007; Bornemann et al., 2016). Au cours de l'Eocène moyen les évolutions de températures diffèrent selon le site étudié. Une importante variabilité de température est observée dans l'hémisphère sud. A l'équateur, l'occurrence du MECO est caractérisé pour la première fois. Des études à plus haute résolution restent cependant à réaliser aux sites DSDP 516 et ODP 689/690 pour confirmer les variations observées. L'évolution des SSTs est également différente selon les sites étudiés à l'Eocène supérieur et au cours de l'EOT. L'Océan Atlantique Nord et l'Océan Atlantique tropical n'enregistrent aucune variation de température alors que l'équateur marque un important réchauffement concomitant à un refroidissement des hautes latitudes sud. Enfin à l'Oligocène les températures enregistrées signent une relative stabilité de température exceptée au niveau de la ceinture intertropicale qui enregistre un refroidissement de 3°C (**Figure V.35**). A travers cette étude quatre points majeurs se dégagent donc :

- (1) Les nouvelles estimations de pCO_2 atmosphérique issues du $\Delta^{13}C$ confirment la chute progressive au cours de l'Eocène supérieur de la concentration de CO_2 atmosphérique (Pearson et al., 2007; Pagani et al., 2011; Zhang et al., 2013; Anagnostou et al., 2016).

Les résultats issus de ce nouvel outil mettent en évidence que la mise en place de glace en Antarctique à l'EOT est bien associée au passage des pCO₂ sous le seuil de 750 ppm.

- (2) Le refroidissement des SSTs de hautes latitudes Sud à l'Eocène déjà mis en évidence dans l'Océan Pacifique (Hollis et al., 2012; Inglis et al., 2015; Hines et al., 2017) est également confirmé dans l'Océan Atlantique. De plus, l'évolution de la partie australe de l'Océan Atlantique a été affinée et révèle une évolution plus complexe que celle précédemment proposée (Ivany et al., 2008; Douglas et al., 2014; Petersen et Schrag, 2015) avec la mise en évidence d'un refroidissement plus important des SSTs à l'Eocène inférieur.
- (3) A l'inverse cette thèse met en évidence une évolution des SSTs des basses latitudes beaucoup plus complexe que celle précédemment estimée dans l'Océan Atlantique (Liu et al., 2009; Zhang et al., 2013; Zhang et al., 2016; Cramwinckel et al., 2018). Un important refroidissement est enregistré entre l'Eocène inférieur et moyen. Au cours de l'Eocène moyen une importante variabilité de température est observée dans les eaux de surface, signant la première caractérisation du MECO au niveau de la ceinture intertropicale. A l'Eocène supérieur un important réchauffement des SSTs jusqu'alors jamais mis en évidence est enregistré avant l'EOT. De plus, du fait de l'incertitude sur la profondeur de vie des organismes producteurs de GDGTs à la base des calibrations issues du TEX₈₆ (Ho et Laepple, 2016; Zhang et Liu, 2018) il est possible que les valeurs de SSTs présentées dans ce travail soient les seules valeurs de températures fiables disponibles pour ces latitudes au cours du Paléogène.
- (4) Enfin notre étude révèle une forte asymétrie dans l'évolution des eaux de surface entre l'hémisphère Nord et l'hémisphère Sud au cours de l'Eocène supérieur et de l'EOT. Cette différence dans le comportement des eaux de surface est donc le signe que, indépendamment des pCO₂, d'importants changements dans les transferts latitudinaux de chaleur et dans les circulations océaniques ont eu lieu à cette époque.

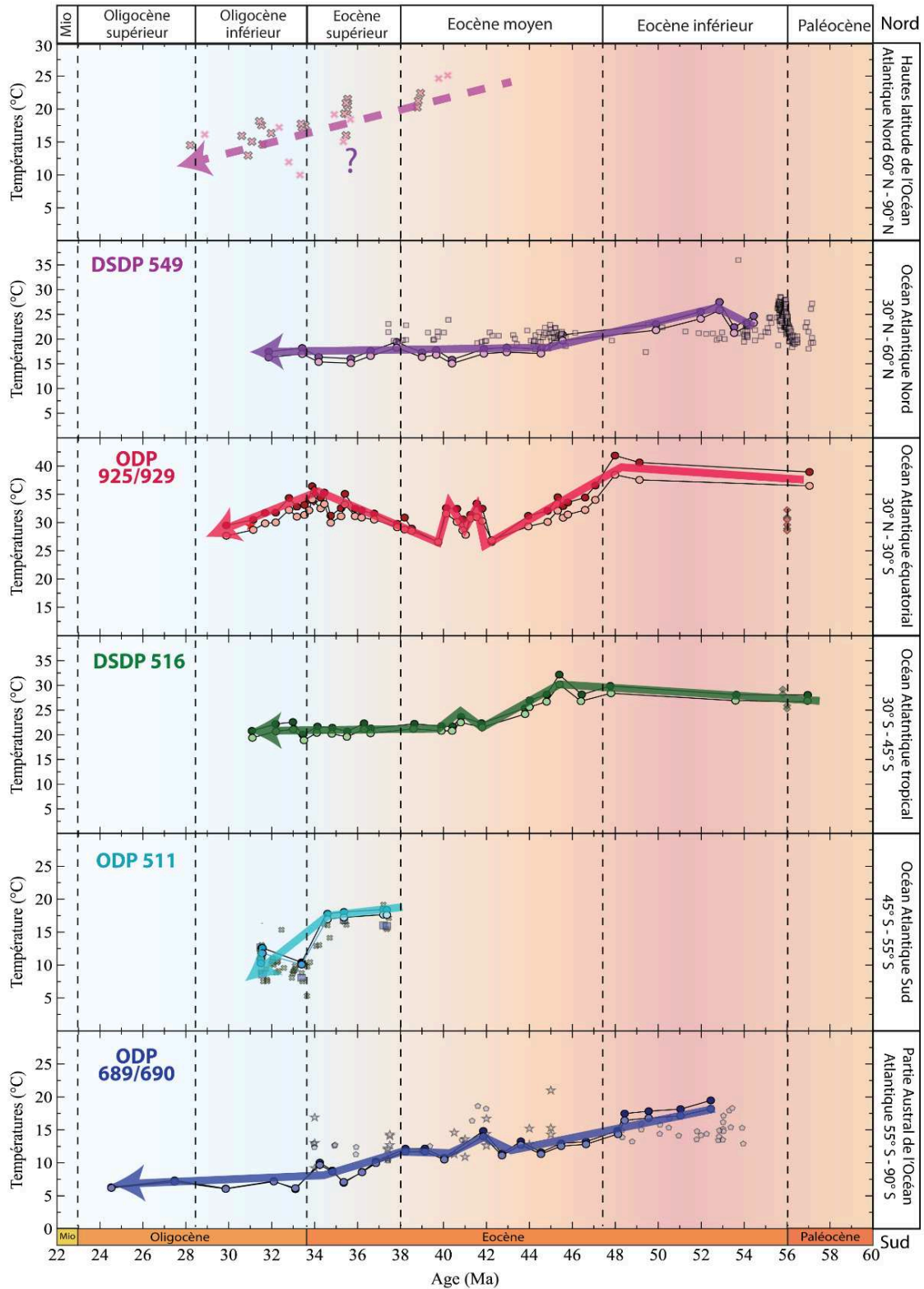


Figure V.35 : Synthèse de l'évolution de températures des eaux de surface (SSTs) de l'Océan Atlantique au cours du Paléogène. Les évolutions de températures issues de l'étude du signal géochimique des coccolithes pour les différents sites étudiés de l'Océan Atlantique ont été mises en relation avec les températures provenant des différents autres proxies disponibles pour ces mêmes latitudes. Du fait des différents problèmes affectant les marqueurs organiques des basses et moyennes latitudes discutées précédemment ces derniers ont été exclus des reconstitutions.

2.3. Evolution des températures de subsurface et de la porosité interne des foraminifères planctonique de hautes latitudes au Paléogène

En plus des valeurs de SSTs des valeurs de températures des eaux de surface l'étude du $\delta^{18}\text{O}_{\text{S. linaperta}}$ nous a permis de reconstituer l'évolution de température des eaux de subsurface des sites de moyenne à haute latitude Nord (DSDP 549) et de hautes latitudes Sud (ODP 689/690).

Tout comme les eaux de surface les températures de subsurface diminuent au cours du Paléogène à ces deux sites. Les températures reconstituées sont plus froides que les SSTs estimées à partir de la géochimie des coccolithes. Ainsi au site DSDP 549 les températures de subsurface sont en moyenne plus froides de 2,5°C à l'Eocène inférieur et de 1,4°C à l'Eocène moyen et supérieur. Aux sites ODP 689/690 les températures sont inférieures de 5°C à l'Eocène inférieur, de 2°C à l'Eocène moyen pour finalement être identiques aux valeurs de SSTs à l'Eocène supérieur et à l'Oligocène (**Figure V.36**). Le refroidissement des hautes latitudes au cours du Paléogène est donc associé à une diminution du gradient de température entre la surface et la subsurface ($\Delta T^{\circ}\text{C}_{\text{surface} - \text{subsurface}}$).

Les valeurs de porosité interne réalisées sur les *S. linaperta* des mêmes niveaux stratigraphiques enregistrent les mêmes évolutions à long terme que celles décrites à partir du $\delta^{18}\text{O}$ des coccolithes et des *S. linaperta*. En effet associée au refroidissement global des eaux de surface et de subsurface une importante diminution de la porosité interne est observée. Ce paramètre physiologique étant complètement indépendant des analyses géochimiques ces résultats viennent conforter les évolutions de température déjà reconstruites à partir de l'analyse du $\delta^{18}\text{O}$ (**Figure V.35 et Figure V.36**).

La porosité, à travers la densité de pore, peut également être impactée par la salinité. En effet si une augmentation de la température est associée à une augmentation du diamètre de pore et à une légère augmentation de la densité, à l'inverse lorsque la salinité augmente la densité de pore a tendance à diminuer (Bé, 1968). Ainsi il est également possible que l'importante diminution de la densité de pores associés à l'augmentation du diamètre de pores aux sites ODP 689/690 entre 44 Ma et 49 Ma (**Figure IV.19**) marquent une augmentation de l'aridité associée à des valeurs de températures légèrement plus importantes. Une augmentation de la salinité induirait une augmentation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ et donc impliquerait une sous-estimation des températures de surface et de subsurface au cours de cette période (une variation

de 0,2 ‰ fait varier nos températures de 1°C). Toutefois, aucune équation de transfert n'étant pour le moment disponible il est impossible de corriger nos températures de cet impact potentiel.

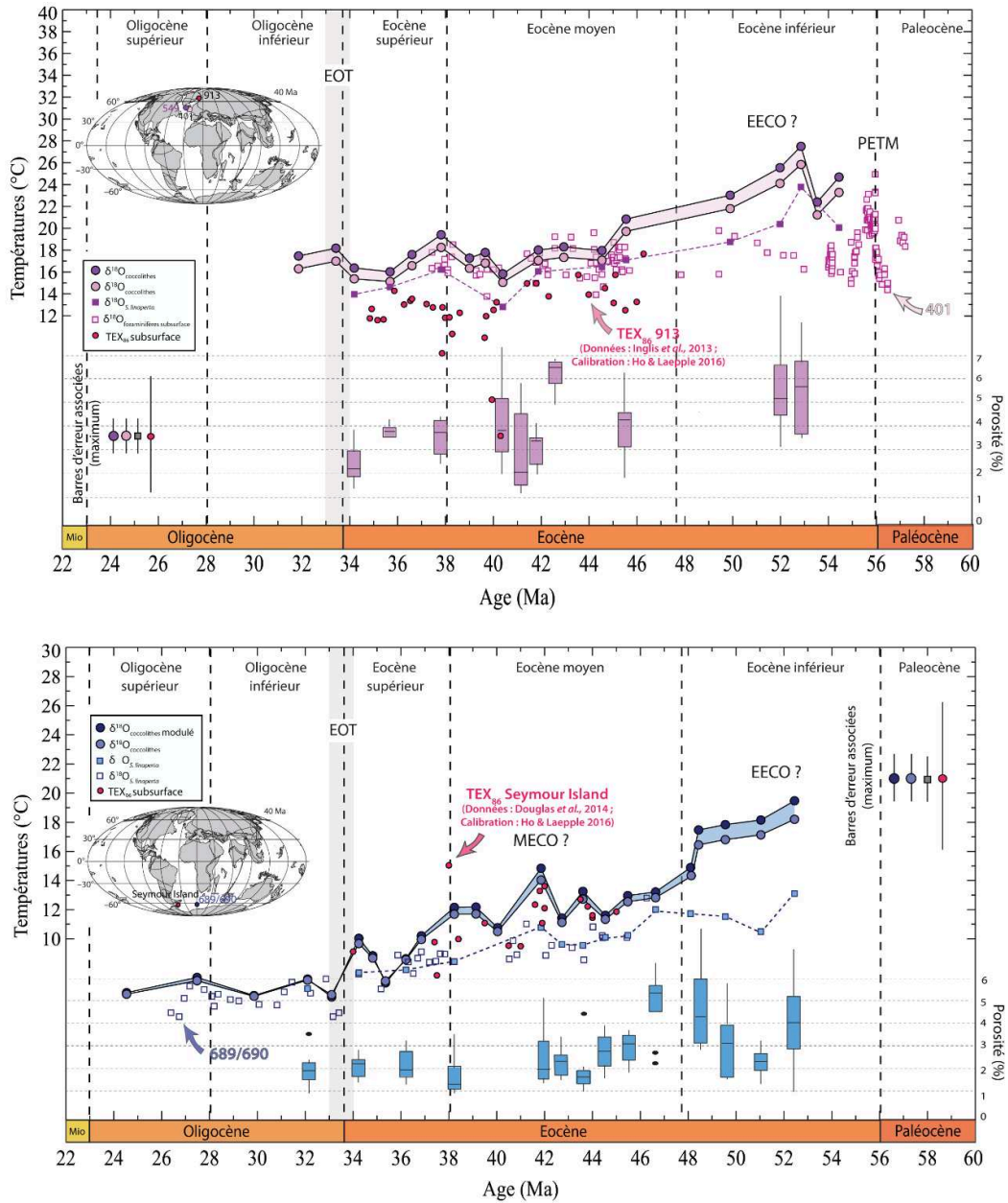


Figure V.36 : Comparaison entre température des eaux de surface de subsurface et la porosité interne des foraminifères planctoniques des sites DSDP 549 et ODP 689/690 au cours de l’Eocène. Les nouvelles valeurs de températures concordent avec celles précédemment estimées aux mêmes latitudes (Mackensen et Ehrmann, 1992; Bornemann et al., 2016). Les températures de subsurface issues des valeurs de TEX_{86} (Liu et al., 2009; Douglas et al., 2014) sont cohérentes avec celles estimées indépendamment à partir du $\delta^{18}O_{S. linaperta}$. Les évolutions de température de subsurface de températures retranscrites par les foraminifères planctoniques sont confirmées par l’évolution des valeurs de porosité interne estimée à partir des mêmes organismes.

3. L'évolution des gradients latitudinaux de température de l'Océan Atlantique au cours du Paléogène

3.1. Caractérisation des gradients latitudinaux de température océanique

3.1.1. Le gradient latitudinal de température des eaux de surface

Parmi les nombreuses données de température disponibles, il a finalement très de reconstitutions de l'évolution temporelle des gradients thermiques latitudinaux sont disponibles car cette information nécessite d'établir au moins deux enregistrements de température distincts, à l'équateur et dans les eaux sub-polaires. Ces enregistrements doivent par ailleurs couvrir le même intervalle, avec la même résolution temporelle et être de préférence basés sur les mêmes outils géochimiques afin de ne pas cumuler les incertitudes. Même si les gradients thermiques latitudinaux ne sont pas évalués en tant que tel, il est possible de quantifier ce paramètre en utilisant les compilations de températures et en déterminant le différentiel de température moyen pour différents niveaux stratigraphiques. Cette approche, qui a été appliquée aux compilations de données de TEX₈₆, permet également d'exprimer les données dans le même référentiel afin de limiter les incertitudes relatives aux équations de thermodépendance utilisées. Le **Tableau V.3** synthétise les gradients publiés ou évalués dans ce travail. Tous ces gradients seront ensuite discutés dans la suite de cette partie.

Gradient	Etude	Eaux équatoriales		Eaux polaires	
		Marqueur	Données sources	Marqueur	Données sources
(1)	Ce travail	$\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$	Ce travail	$\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$	Ce travail
(2)	Tremblin et al. (2016)	$\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$	Ce travail	U_{37}^k - TEX ₈₆	Plancq et al. (2014) Inglis et al. (2015)
(3)	Cramwinckel et al. (2018)	TEX ₈₆ ^H - Compilation présenté dans le chapitre II.2	Cramwinckel et al. (2018) et références associées	$\delta^{18}\text{O}_{\text{benthiques}}$	Cramwinckel et al. (2018) et références associées
(4)	Évalué dans ce travail	TEX ₈₆ ^H	Cramwinckel et al. (2018)	TEX ₈₆ ^H	Inglis et al. (2015)
(5)	Évalué dans ce travail	TEX ₈₆ ^H	Cramwinckel et al. (2018)	TEX ₈₆ ^L	Inglis et al. (2015)

Tableau V.3 : Compilation des gradients publiés ou évalués dans cette étude.

(1) Le premier gradient présenté est celui proposé dans cette thèse et provient directement du $\Delta\text{SST}^\circ\text{C}$ enregistré par le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ des sites ODP 925/929 et ODP 689/690 (**Figure V.37**). Le gradient est approximé à partir de la différence de températures ($\Delta\text{SST}^\circ\text{C}$) entre les sites équatoriaux ODP 925/929 et les sites de hautes latitudes sud ODP 689/690 (**Figure V.37**). L'analyse du signal isotopique des coccolithes révèle ainsi l'occurrence d'un important gradient latitudinal de température au cours de tout le Paléogène. Le gradient passe d'environ 24°C à l'Eocène inférieur jusqu'à environ 20°C à l'Eocène moyen avant d'augmenter au cours de l'Eocène supérieur pour atteindre sa valeur actuelle au cours de l'EOT.

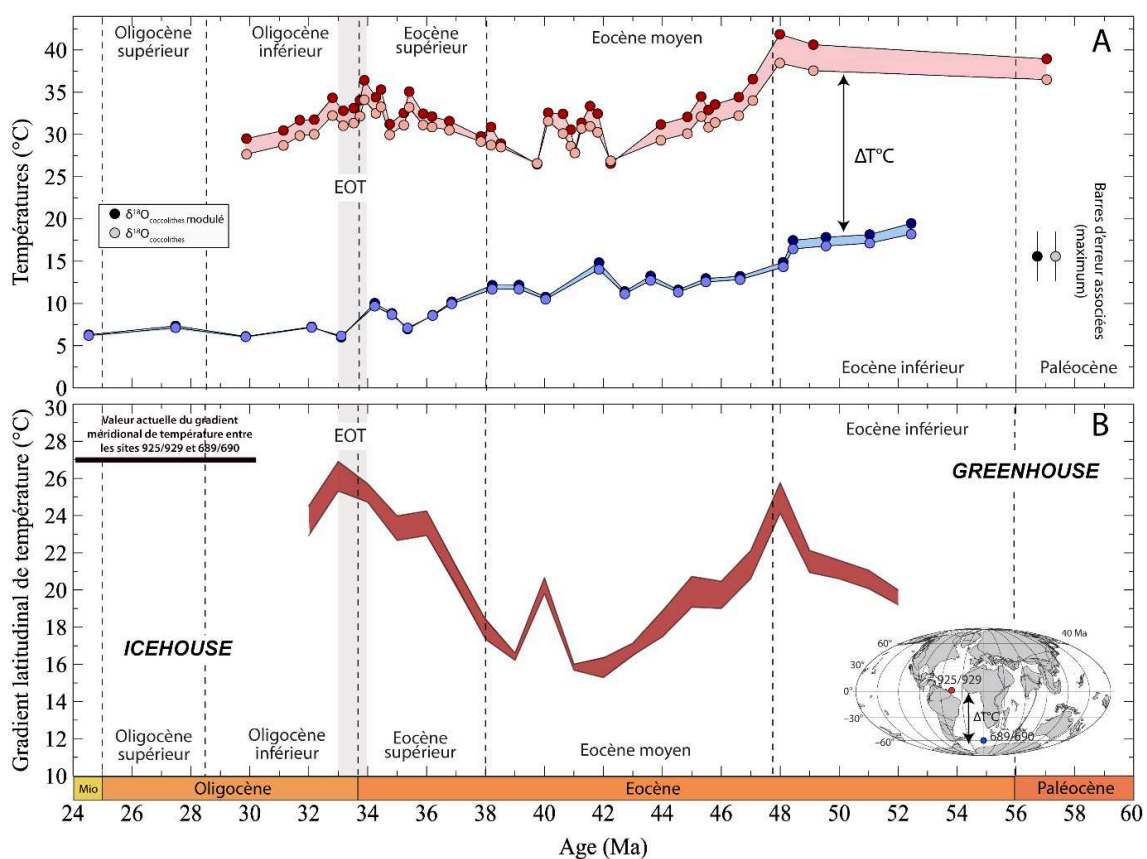


Figure V.37 : Caractérisation du gradient de température de surface au cours du Paléogène. (A) Evolution des températures de surface des sites équatoriaux ODP 925/929 et des sites austraux ODP 689/690 permettant de calculer l'évolution du gradient de température océanique. (B) Evolution du gradient de température. Le gradient diminue au cours de l'Eocène moyen avant d'augmenter fortement au cours de l'Eocène supérieur pour finalement atteindre sa valeur actuelle dès l'EOT.

(2) Ce gradient de température de surface représente un des premiers résultats de cette thèse et a déjà été publié (Tremblin et al., 2016) (**Figure V.38**). Le gradient a été calculé à

partir de la différence de température entre les SSTs provenant du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ des sites ODP 925/929 et d'une compilation de températures issues des marqueurs organiques pour les hautes latitudes Sud (essentiellement TEX_{86}) (Plancq et al., 2014; Inglis et al., 2015). La principale différence observée entre ce gradient et celui estimé directement à partir des coccolithes est sa valeur très réduite au cours de l'Eocène inférieur et moyen. Cette différence est due à l'important écart de température enregistré par les proxies entre les SSTs issues de l'Océan Atlantique sud ($\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$) et celles issues de l'Océan Pacifique Sud à cette période (TEX_{86}) (Inglis et al., 2015). Ce gradient a depuis été écarté.

Associé à ces gradients il est possible de reconstituer à partir du jeu de données disponible dans la bibliographie 3 autres gradients de températures :

- (3) Ce gradient proposé par Cramwinckel et al. (2018) (**Figure V.38**) a été calculé à partir de la différence entre les températures provenant du $\text{TEX}_{86}^{\text{H}}$ du site ODP 959 (associé à la compilation de données disponibles aux basses latitudes présentées dans le chapitre *II. 2.3 L'évolution à long terme des températures de surface*) et celles issues de la compilation des températures des eaux de fond de hautes latitudes (établies pour un monde sans glace et donc avec une valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ constant fixé à -1,2 ‰ VSMOW). Cette reconstitution a pour effet de moyenniser l'importante dispersion de données observée entre les différents sites et océans aux basses latitudes. De plus elle ne prend pas en compte l'influence de la variation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ au cours du temps et donc son impact sur les températures reconstruites. Cramwinckel et al. (2018) considèrent les valeurs issues du TEX_{86} comme strictement de surface. Le gradient ainsi reconstitué est proche de celui estimé à partir de la géochimie des coccolithes pour l'Eocène inférieur et supérieur. Mais à l'inverse de nos résultats, ce dernier augmente progressivement au cours du Paléogène et ne marque pas de variations significatives au cours de l'Eocène moyen. Cette dichotomie est principalement la conséquence des différences enregistrées à l'équateur entre les SSTs issues du $\text{TEX}_{86}^{\text{H}}$ et du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$. Les valeurs de TEX_{86} restent globalement stables alors que le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ marque une variation plus importante.

- (4) Le gradient calculé par Cramwinckel et al. (2018) est reconstruit à partir d'un différentiel entre eaux de surface ($\text{TEX}_{86}^{\text{H}}$) et eaux de fond ($\delta^{18}\text{O}_{\text{benthique}}$). Pourtant il existe dans la bibliographie des valeurs de SSTs issues de l'étude du TEX_{86} pour les hautes latitudes (Liu et al., 2009; Douglas et al., 2014; Inglis et al., 2015), il est donc théoriquement possible de calculer le gradient de température exclusivement à partir des valeurs de TEX_{86} . Le gradient a ainsi été directement calculé à partir de l'évolution de températures des basses latitudes proposée par Cramwinckel et al. (2018) et de l'évolution de températures des hautes latitudes issues de la compilation de Inglis et al. (2015) (**Figure V.38**).
- (5) Ce gradient à été reconstruit en suivant la même logique que le cas précédent mais les températures de surface des hautes latitudes sud (Inglis et al., 2015) ont été estimées à partir du $\text{TEX}_{86}^{\text{L}}$ et non plus du $\text{TEX}_{86}^{\text{H}}$ (Kim et al., 2010). Ces deux gradients (4), (5) sont bien plus faibles que ceux proposés par Cramwinckel et al. (2018) et Tremblin et al. (2016) à l'Eocène inférieur et moyen (**Figure V.38**).

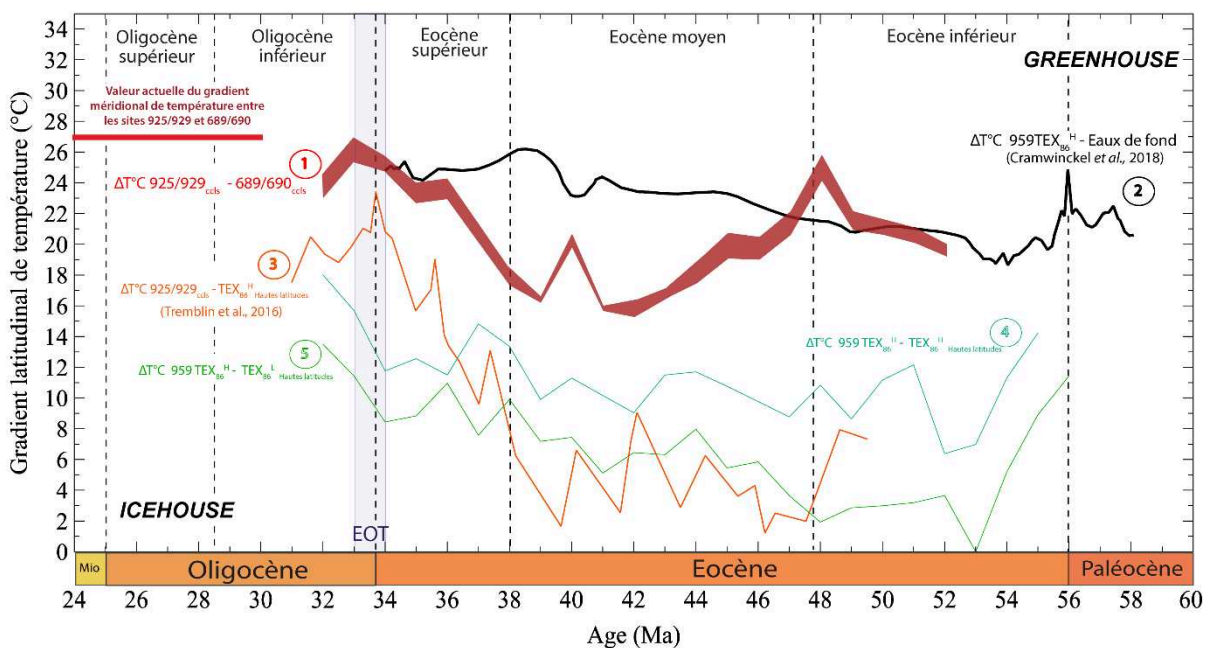


Figure V.38 : Compilation des enregistrements du gradient latitudinal de température océanique des eaux de surface. (1) Gradient reconstitué dans cette thèse. (2) Gradient proposé par Cramwinckel et al. (2018). (3) Gradient proposé par Tremblin et al. (2016). (4) Gradient calculé à partir des données de basses latitudes de Cramwinckel et al. (2018) et de la compilation de données de TEX_{86} de hautes latitudes (Inglis et al., 2015) (calibration de surface $\text{TEX}_{86}^{\text{H}}$). (5) Gradient calculé à partir des données de basses latitudes de Cramwinckel et al. (2018) et de la compilation de données de TEX_{86} de hautes latitudes (Inglis et al., 2015) (calibration de surface $\text{TEX}_{86}^{\text{L}}$).

Si toutes les reconstitutions marquent une augmentation du gradient de température latitudinal entre le début de l'Eocène et l'Oligocène, les valeurs absolues reconstituées peuvent être très différentes selon les outils employés. Les différents gradients proposés peuvent être séparés en deux groupes :

- Les gradients de température les plus élevés sont ceux reconstitués grâce aux températures des eaux de fond (Cramwinckel et al., 2018) ou des SSTs de hautes latitudes issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ (gradients (1) (2)).
- A l'inverse les gradients les plus faibles sont ceux calculés à partir des valeurs de TEX_{86} des hautes latitudes sud (gradients (3) (4) (5)). Ces gradients sont moins importants car les SSTs estimées par le TEX_{86} aux hautes latitudes sont extrêmement chaudes (Hollis et al., 2012; Inglis et al., 2015). La différence de température entre l'équateur et les pôles est donc très réduite (Hines et al., 2017).

Depuis les résultats de l'étude de Ho et Laepple (2016), la validité des températures issues du TEX_{86} a été remise en question. Il est possible que ces dernières ne représentent pas la réalité environnementale. Ho et Laepple (2016) proposent ainsi que le gradient de température très réduit issu du TEX_{86} représente en réalité la valeur du gradient de subsurface. La reconstitution à partir des coccolithes d'un gradient de température océanique important au cours de cette période tend à confirmer cette hypothèse. Les gradients issus de l'analyse des valeurs de TEX_{86} (3) (4) (5) sont donc biaisés et ne représentent certainement pas les eaux de surfaces.

Les SSTs des hautes latitudes étant différentes à celles des eaux de fonds au Paléogène le gradient (2) (Cramwinckel et al., 2018) est également écarté. En effet, ce gradient est artificiellement augmenté par l'emploi de températures d'eaux de fond bien plus froides que celles estimées en surface aux hautes latitudes sud (Cette étude et Ivany et al., 2008; Liu et al., 2009a; Hollis et al., 2012b; Douglas et al., 2014a; Petersen et Schrag, 2015).

3.1.2. Le gradient latitudinal de température de subsurface

En considérant le TEX_{86} comme un marqueur de subsurface (Ho et Laepple, 2016) il est possible à partir des valeurs de TEX_{86} du site ODP 959 et de la compilation de Inglis et al., (2015) d'estimer le gradient latitudinal de température de subsurface à partir de ce marqueur. Le gradient estimé est alors très faible (inférieur à $8^{\circ}C$) (**Figure V.39**).

De plus, grâce aux valeurs de température des eaux de subsurface estimées aux sites ODP 689/690 à partir de $\delta^{18}O_{S. linaperta}$ et des valeurs de TEX_{86} du site ODP 959 réinterprétées en valeurs de subsurface il est également possible de reconstituer l'évolution du gradient latitudinal de subsurface de l'Océan Atlantique au cours du Paléogène (gradient (7)). Le gradient reconstruit au Paléogène augmente au cours du Paléogène depuis un minimum de $5^{\circ}C$ à $7^{\circ}C$ à l'Eocène inférieur jusqu'à l'Oligocène inférieur où il atteint sa valeur actuelle d'environ $10^{\circ}C$ (**Figure V.39**). Les températures équatoriales de subsurface restant globalement stables, l'augmentation des gradients de températures est due au refroidissement progressif enregistré aux différents sites de hautes latitudes sud au cours du Paléogène.

Ce gradient de température est plus important de $2^{\circ}C$ à $4^{\circ}C$ que celui retranscrit à partir de l'interprétation en température de subsurface des valeurs de TEX_{86} (gradient (6)) (Inglis et al., 2015; Cramwinckel et al., 2018) (**Figure V.39**). Du fait de l'importante barre d'erreur associée à la calibration du TEX_{86} ($\pm 5^{\circ}C$) il est toutefois difficile de conclure sur la validité de cette différence entre les gradients de températures observées. Enfin, le gradient issu exclusivement du TEX_{86} provient d'une compilation de données venant de l'Océan Atlantique pour l'équateur et de l'Océan Pacifique pour les hautes latitudes, or l'étude de Douglas et al., (2014) a mis en évidence une importante hétérogénéité de températures des eaux de surfaces à ces latitudes. L'Océan Pacifique de surface est en moyenne plus chaud de $7^{\circ}C$ que l'Océan Atlantique au cours de l'Eocène moyen et supérieur, or nos données issues de l'analyse du $\delta^{18}O_{\text{coccolithes}}$ et du $\delta^{18}O_{S. linaperta}$ montrent que les hautes latitudes sont des régions océaniques caractérisées par de faibles gradients verticaux de températures depuis l'Eocène moyen. Il est donc possible que cette hétérogénéité de température se marque aussi au niveau des eaux de subsurface et explique, au moins en partie, le décalage observé entre les deux gradients reconstitués.

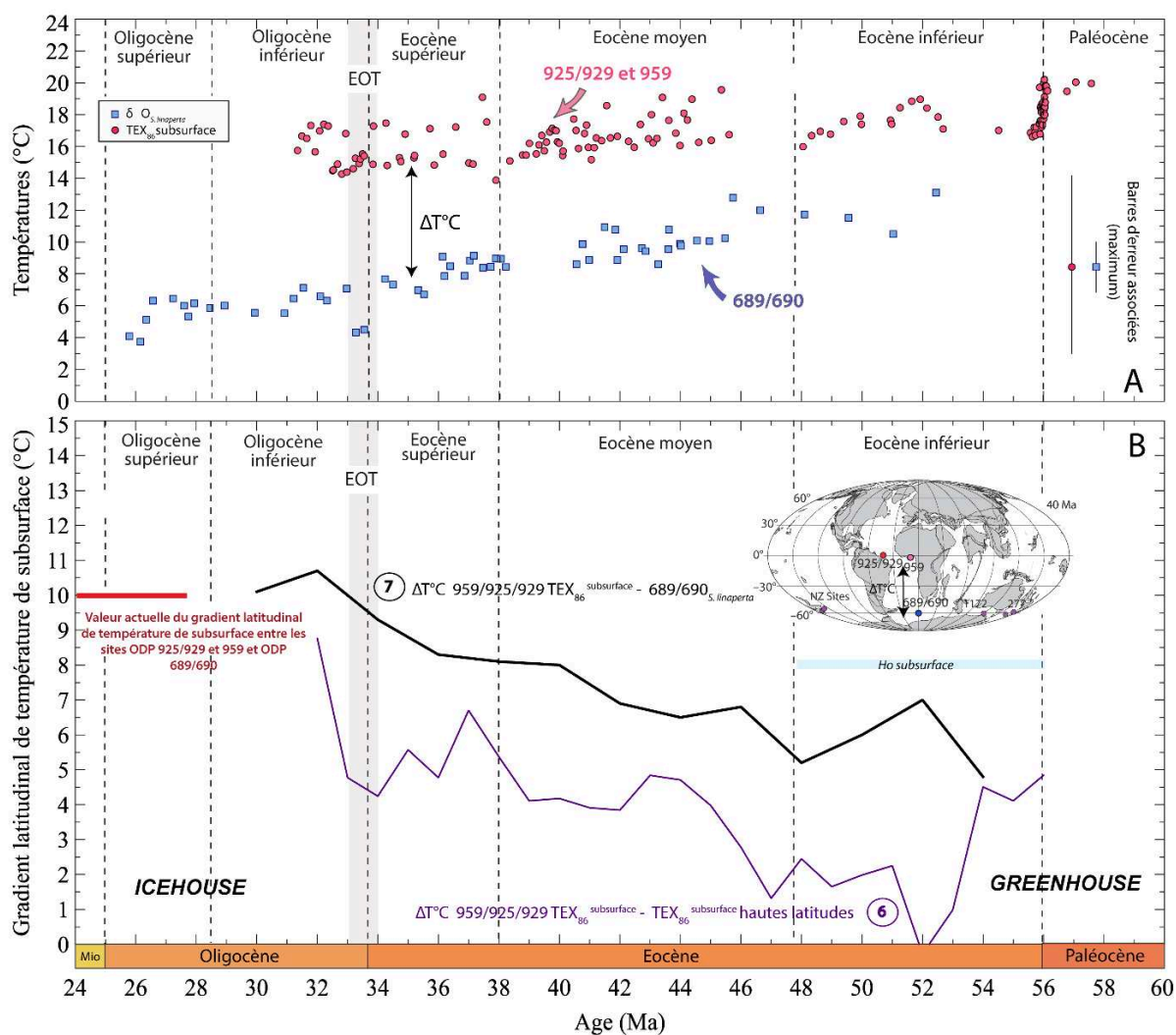


Figure V.39 : (A) Evolution des températures de surface des sites équatoriaux ODP 925/929 et 959 et des sites austraux ODP 689/690 permettant de calculer l'évolution du gradient de température de subsurface. (B) Evolution du gradient latitudinal de température de subsurface au cours du Paléogène. (6) Gradient calculé à partir des données de basses latitudes de Cramwinckel et al. (2018) et de la compilation de données de TEX_{86} de hautes latitudes (Inglis et al., 2015) (calibration de subsurface). (7) Le gradient de température a été calculé à partir des valeurs de température provenant de l'interprétation des données de TEX_{86} en température de subsurface (Ho et Laepple, 2016) du site équatorial ODP 959 (Cramwinckel et al., 2018) et des températures issues du $\delta^{18}O_{S.linaperta}$ du site austral ODP 689/690 (Cette étude et Mackensen et Ehrmann, 1992). La barre bleu clair représente les résultats de la modélisation des températures de subsurface de l'Eocène inférieur présentés dans les travaux de Ho et Laepple, (2016). Cette modélisation met en évidence un gradient de subsurface proche de l'actuel et, d'environ 8°C.

3.2. Comparaison entre les données et les modélisations climatiques

Plusieurs modèles climatiques proposent des reconstitutions de température des eaux de surface ou de subsurface au cours du Paléogène. Ces modèles sont calibrés à partir de différents paramétrages (végétation, paléogéographie, aérosols...), de différentes résolutions (océaniques et atmosphériques) et de plusieurs niveaux de concentration atmosphérique en CO₂. Ces modèles permettent de reconstruire la distribution géographique des températures de surface et donc du gradient latitudinal de température. Ces résultats de simulations peuvent ensuite être comparés aux données issues des proxies. La comparaison directe entre données et modélisations permet de valider ou d'écarter les hypothèses proposées par les différents proxies et/ou d'affiner les conditions aux limites et la performance des modèles climatiques. Dans cette partie les valeurs de SSTs et le gradient de température estimées à partir de l'isotopie des coccolithes seront donc comparées avec les modélisations climatiques disponibles. L'architecture des différents modèles et leur paramétrage ne seront pas ici discutés, seuls les gradients et les températures proposés par ces différentes études seront mis en relation avec les données disponibles et discutés.

3.2.1. Evolution à long terme

- Les gradients latitudinaux de température

Pour chaque modélisation il est possible de calculer, pour chaque valeur de pCO₂ testée, le gradient de température océanique entre les latitudes correspondantes aux sites ODP 925/929 et celles correspondantes aux sites ODP 689/690. Ces gradients modélisés pour différentes conditions peuvent ensuite être comparés avec le gradient de température reconstruit directement à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$. Dans cette partie nos résultats seront donc confrontés aux modélisations provenant de la comparaison multi-modèles EoMIP (Eocene Modelling Intercomparison Project ; Lunt et al., 2012) du modèle CESM 1 (Community Earth System Model ; Cramwinckel et al., 2018) du modèle FAMOUS (Fast Met Office/Uk Universities Simulator ; Sahoo et al., 2013) et du modèle CCSM3 (Nommé par la suite CCSM3_{KS} (Kiehl et Shields, 2013) pour l'Eocène inférieur. Ces deux derniers modèles (FAMOUS et CCSM3_{KS}) ont comme point commun d'être paramétrés en modifiant les paramètres liés à la formation des nuages. Ces modifications entraînent une réduction des nuages stratiformes de faibles altitudes,

une augmentation du taux de précipitation et une augmentation du rayonnement de courte longueur d'onde. Ces nuages étant plus fréquents aux hautes latitudes, ils produisent un réchauffement de surface préférentiel de ces régions (Kiehl et Shields, 2013; Sagoo et al., 2013; Evans et al., 2018b). A l'Eocène moyen et supérieur notre gradient pourra être comparé aux modélisations issues du modèle climatique CESM 1 (Baatsen et al., 2018; Cramwinckel et al., 2018) et GFDL CM2.1 (Hutchinson et al., 2018). En plus de ces modélisations de températures de surface, le gradient de subsurface modélisé dans l'étude de Ho et Laepple (2016) sera également présenté et mis en relation avec le gradient de subsurface établi dans cette étude pour l'Eocène inférieur.

Les gradient (4) et (5) (**Figure V.38**) établis à partir du TEX₈₆ (lorsque cet outil est employé comme marqueur de surface) sont bien trop faibles. Les modèles climatiques ne parviennent pas à reproduire, même sous fortes concentrations de CO₂ atmosphérique, les températures chaudes des hautes latitudes (Gitelman et al., 1997; Huber et Caballero, 2011; Sagoo et al., 2013; Pagani et al., 2014). Ainsi à titre d'exemple aucune des modélisations climatiques ne parvient à reproduire un gradient latitudinal de températures inférieur à 20°C à l'Eocène inférieur (Huber et Sloan, 1999; Bice et Marotzke, 2000; Lunt et al., 2012). Comme nous l'avons précédemment montré, il existe d'importants problèmes de calibration du TEX₈₆ et il est fort probable que le faible gradient de température enregistré à partir de ces données représente en réalité la valeur du gradient de subsurface. Cette hypothèse est confortée par le fait qu'à l'Eocène inférieur les données issues du TEX₈₆ transformées en températures de subsurface, sont très proches de celles modélisées à partir du modèle ECHAM5/MPI-OM de Heinemann et al. (2009) et présenté dans les travaux de Ho et Laepple (2016) (**Figure V.40**, gradients (6)).

A l'inverse, lorsque l'on compare les valeurs du gradient estimées à partir de la géochimie des coccolithes (**Figure V.40** gradient (1)) ces dernières sont en très bon accord avec celles issues des modélisations et révèlent l'existence d'un gradient de température océanique de surface plus important que ce qui était jusqu'alors communément admis dans la bibliographie. Au cours de l'Eocène inférieur le gradient reconstruit à partir de la géochimie des coccolithes concorde avec la gamme de valeurs proposée par la compilation EoMIP, avec CCSM3_{KS} et avec la modélisation EO4 et EO3 issue de la calibration de CESM1 pour 4480 ppm et 2240 ppm à l'Eocène inférieur (Lunt et al., 2012; Kiehl et Shields, 2013; Cramwinckel et al., 2018). Au cours de l'Eocène moyen, le gradient reconstruit est plus faible d'environ 7°C par rapport à

la modélisation EO2 (1120 ppm) proposée par Cramwinckel et al. 2018. Cependant, les modélisations proposées pour la fin de l'Eocène moyen et pour 38 Ma (Baatsen et al., 2018 (1200 ppm); Hutchinson et al., 2018 (400-1600ppm)) montrent également un bon accord avec le gradient enregistré à partir de la géochimie des coccolithes. Pour l'Eocène supérieur, nos résultats concordent avec ceux issus de la modélisation EO1 provenant de la calibration de CESM1 pour 560 ppm. A l'inverse, le gradient reconstitué par Baatsen et al. (2018) (pour 560 ppm et une concentration de CH₄ de 500 ppb et des reconstitutions paléogéographique plus précises) est lui plus faible (**Figure V.40**). Entre ces deux modélisations, celle proposée par Cramwinckel et al. (2018), qui est pourtant paramétrée à partir d'une paléogéographie de type Eocène inférieur, semble paradoxalement être vérifiée par nos données. Toutefois, la validité de ces deux modélisations pose question car elles ont été paramétrées pour une concentration de CO₂ atmosphérique de 560 ppm alors que nos résultats associés à l'ensemble des données disponibles dans la bibliographie pour l'Eocène supérieur enregistrent des valeurs de pCO₂ comprises entre 750 et 1200 ppm.

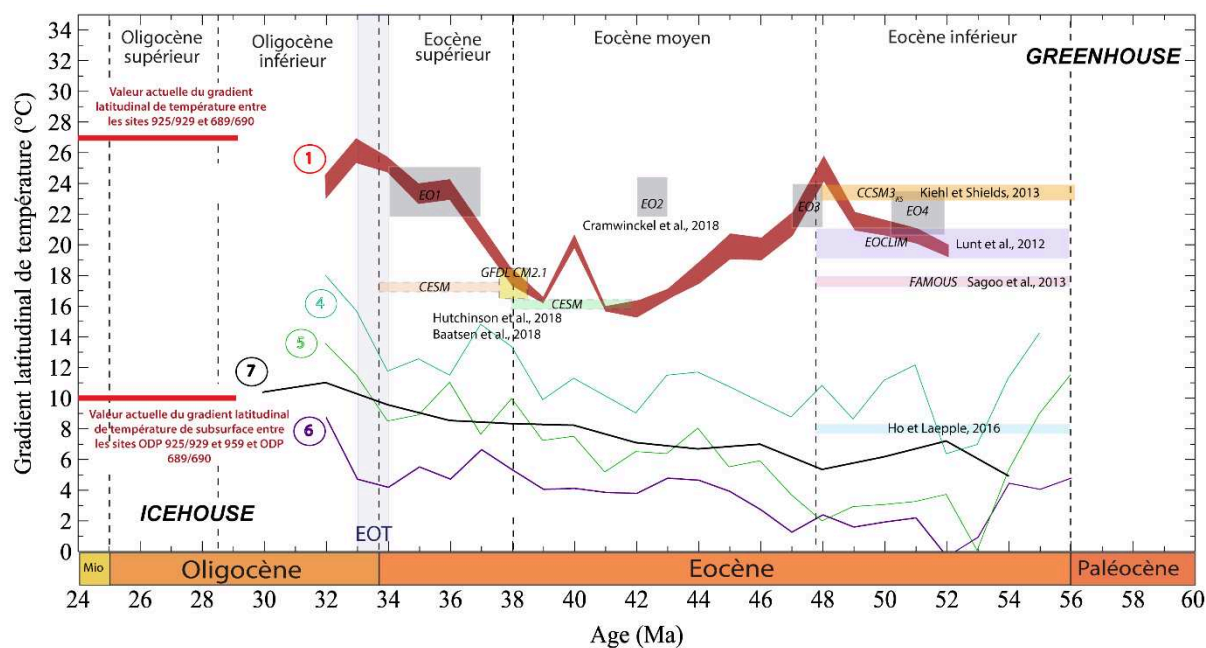


Figure V.40 : Comparaison entre les différents gradients latitudinaux de température des eaux de surface et de subsurface estimés et modélisés pour le Paléogène. (1) Gradient de surface reconstitué dans cette thèse. (4) Gradient de surface calculé à partir des données de basse latitude de Cramwinckel et al. (2018) et de la compilation de données de TEX₈₆ de hautes latitudes (Inglis et al., 2015) (calibration de surface TEX₈₆^H). (5) Gradient de surface calculé à partir des données de basse latitude de Cramwinckel et al. (2018) et de la compilation de données de TEX₈₆ de hautes latitudes (Inglis et al., 2015) (calibration de surface TEX₈₆^L). (6) Gradient de subsurface calculé à partir des données de basses latitudes de Cramwinckel et al. (2018) et de la compilation de données de TEX₈₆ de hautes latitudes (Inglis et al., 2015) (calibration de subsurface). (7) Gradient de subsurface reconstitué dans cette thèse à partir des

données de TEX_{86} basses latitudes de Cramwinckel et al. (2018) (calibration de subsurface) et du $\delta^{18}\text{O}_{\text{linaperta}}$ du site austral ODP 689/690. Le gradient reconstitué à partir de la géochimie des coccolithes montre un bon accord avec les gradients modélisés à l'Eocène inférieur et supérieur mais est plus faible à l'Eocène moyen (Lunt et al., 2012; Kiehl et Shields, 2013; Sagoo et al., 2013; Ho et Laepple, 2016; Baatsen et al., 2018; Hutchinson et al., 2018; Cramwinckel et al., 2018).

- La distribution géographique des températures

Le gradient latitudinal de température représente la différence de SSTs entre les basses et les hautes latitudes. Cette valeur peut donc correspondre à celle issue des modélisations sans que nécessairement les valeurs de SSTs reconstruites aux latitudes intermédiaires soient concordantes. En plus du gradient il est donc important de comparer nos reconstitutions de SSTs avec celles proposées par les différents modèles aux différentes latitudes étudiées.

Lorsque l'on compare les modélisations et nos données il apparaît alors que les évolutions de températures estimées dans l'hémisphère Nord aux sites DSDP 549 et ODP 925/929 sont cohérentes avec l'ensemble des modélisations disponibles au Paléogène (**Figure V.41**). A l'inverse dans l'hémisphère sud, si nos reconstitutions de SSTs sont cohérentes à l'Eocène inférieur avec la gamme de températures estimée par la compilation de modèles EoMIP et par le modèle CCSM3Ks, celles estimées à partir des autres modèles diffèrent. Les températures estimées par FAMOUS à l'Eocène inférieur sont supérieures de 2°C à 10°C tandis que celles proposées à partir de CESM1 sont plus froides de 3°C à 5°C. A l'Eocène moyen et supérieur, les températures retranscrites par CESM1 et GFDL CM2.1 sont supérieures de 5°C à 12°C par rapport à nos reconstitutions de SSTs. Cette surestimation des températures par les modèles n'est toutefois pas étonnante dans la mesure où ces modélisations visent principalement à reproduire les fortes valeurs de SSTs observées aux hautes latitudes sud de l'Océan Pacifique par le TEX_{86} et le Mg/Ca. A l'inverse les modélisations issues de CESM1 proposées par Cramwinckel et al. (2018) montrent des températures plus froides que celles proposées par le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$. Cependant ces températures correspondent aux valeurs de température des eaux de fonds de l'Océan Arctique ; il n'est donc pas étonnant d'observer une différence de température entre nos données et ces résultats de modélisations (**Figure V.41**).

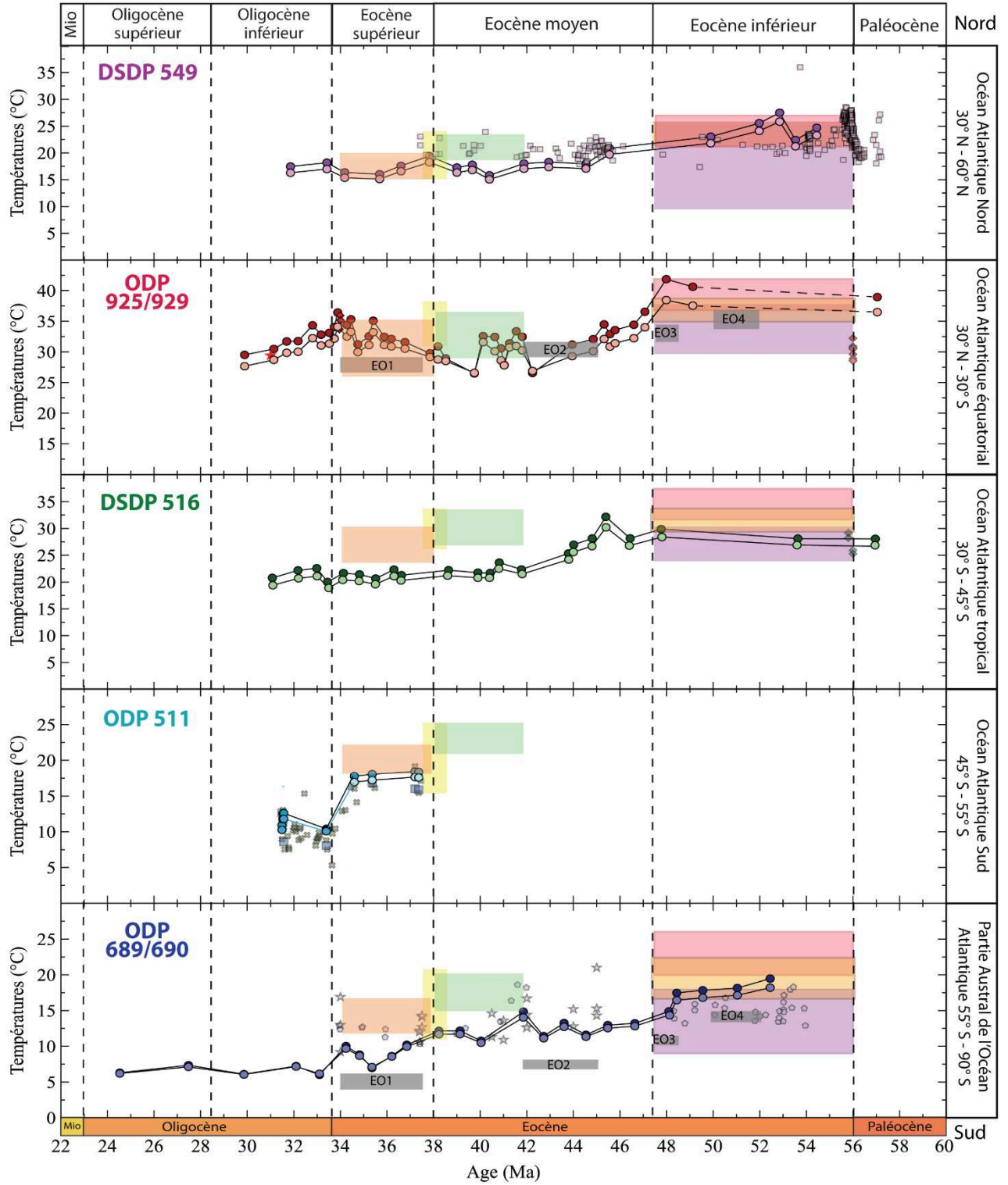
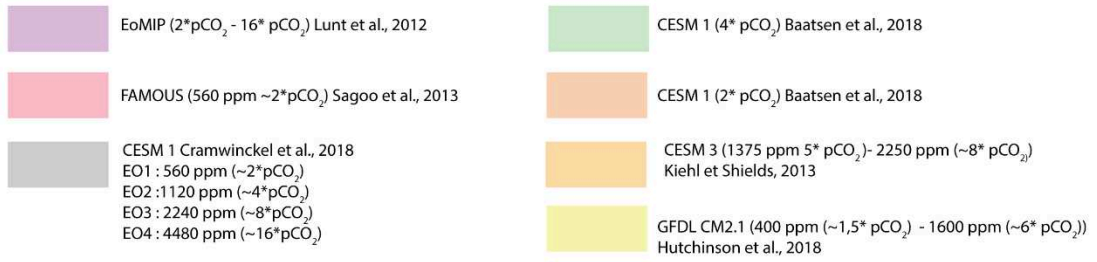


Figure V.41 : Comparaison entre les valeurs de SSTs reconstituées dans l’Océan Atlantique et les valeurs de SSTs modélisées par les modèles climatiques au Paléogène. L’enveloppe violette correspond à l’ensemble de modélisations compilées par Lunt et al., 2012 dans le projet EoMIP réalisées pour une large gamme de pCO₂. L’enveloppe rose correspond aux valeurs de températures proposées par le modèle FAMOUS pour 560 ppm (Sagoo et al., 2013). L’enveloppe orange correspond aux valeurs de température proposée par le modèle CCSM3_{KS} (Kiehl et Shields, 2013). Les enveloppes grises correspondent aux modélisations proposées par Cramwinckel et al. (2018) à partir du modèle CESM1 (Basses latitudes : température de surface, hautes latitudes : températures de fond). L’enveloppe verte correspond aux résultats de la modélisation de Baatsen et al. (2018) issus du modèle CESM1 (1200 ppm). L’enveloppe jaune correspond aux résultats de la modélisation de Baatsen et al. (2018) issus du modèle CESM1 (560 ppm). L’enveloppe orange correspond aux valeurs de températures proposées par le modèle FGFDL CM2.1 pour des valeurs de pCO₂ comprises entre 400 ppm et 1600 ppm). Les SSTs reconstruites concordent avec les résultats de modèles à l’Eocène inférieur avec CCSM3_{KS} et avec la gamme de températures proposées par l’ensemble de modèles compilé dans EoMIP. Au cours de l’Eocène moyen et supérieur les SSTs estimées et modélisées sont identiques au niveau des sites DSDP 549 et ODP 925/929 mais sont différentes dans l’hémisphère sud.

3.2.2. Eocène inférieur

Au cours du Paléogène, l’Eocène inférieur représente le dernier maximum des conditions greenhouse. Ainsi, si les modèles parviennent à simuler le climat Eocène, ils permettront de prédire et de quantifier les modifications climatiques futures conséquentes au réchauffement anthropocène. C’est donc cette période qui fait l’objet du plus grand nombre de modélisations (HadCM3L (Lunt et al., 2010), ECHAM (M. Heinemann et al., 2009), CCSM_W (Winguth et al., 2010; Winguth et al., 2012), CCSM_H (Liu et al., 2009; Huber et Caballero, 2011), GISS (Roberts et al., 2009)). Ces modélisations ont été regroupées à travers la comparaison multi-modèle EoMIP par Lunt et al., 2012. Cette compilation révèle que bien qu’il existe une importante variabilité dans les résultats de modélisations pour l’Eocène inférieur, les modèles ne parviennent jamais à reproduire la quasi-absence de gradient de températures des eaux de surface mis en évidence par le TEX₈₆ et le Mg/Ca et ce même pour des fortes valeurs de pCO₂ atmosphérique. Depuis cette compilation deux nouveaux modèles ont depuis été développés pour l’Eocène inférieur : le modèle FAMOUS (Sagoo et al., 2013) et le modèle CCSM3_{KS} (Kiehl et Shields, 2013). Ces modèles reconstituent des valeurs de températures plus importantes aux hautes latitudes sud et un gradient plus réduit (respectivement ~17°C et ~21°C entre 60°S et 4°N soit 63 % et 77% de la valeur actuelle) pour des valeurs de pCO₂ faibles. Ces deux modèles permettent d’approcher les valeurs de TEX₈₆ et de Mg/Ca décrites aux hautes latitudes mais suggèrent également une importante augmentation des températures équatoriales qui n’était jusqu’à présent jamais décrite par les proxies.

Les valeurs de SSTs obtenues à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ enregistrent des valeurs des températures importantes à l'équateur et marquent l'occurrence d'un important gradient de température océanique de surface dès l'Eocène inférieur. A l'inverse de celui précédemment décrit par le Mg/Ca et le TEX_{86} ce gradient est compatible avec celui reconstruit par la majorité des modélisations climatiques disponibles pour cette époque (**Figure V.42**).

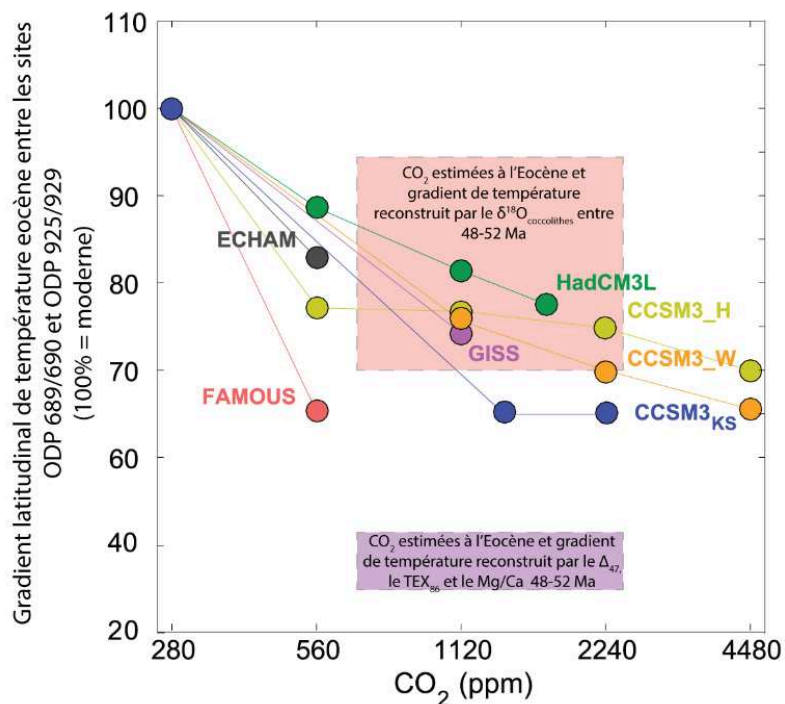


Figure V.42 : Comparaison entre données et modèle du gradient latitudinal de température moyen. Le gradient est approximé à partir de la différence de température entre les sites ODP 925/929 et ODP 689/690. Les carrés correspondent aux valeurs de CO₂ et de SSTs estimées pour l'Eocène inférieur (pCO₂ issues de Anagnostou et al. (2016) Carré rose : $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$; Carré violet : TEX_{86} , Mg/Ca et Δ_{47} compilé par (Evans et al., 2018b)(Evans et al., 2018b). Les ronds correspondent aux différents résultats de modélisations pour différentes valeurs de pCO₂. HadCM3L, CCSM3_W, CCSM3_H, GISS et ECHAM ont été compilés dans EoMIP (Lunt et al., 2012). La plupart des modélisations reconstruisent le gradient de température enregistré par le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$.

De plus, les valeurs de SSTs reconstituées pour différentes latitudes correspondent également à la gamme de températures proposée par la compilation de modélisations EoMIP et de CCSM3_{KS}. Nos résultats enregistrent à la fois un réchauffement des SSTs de hautes latitudes mais également une augmentation des SSTs équatoriales comme décrite par les modèles (**Figure V.43**). Toutefois, si le modèle FAMOUS reconstruit bien les valeurs de SSTs de l'Océan Atlantique nord et équatoriale, les températures modélisées pour l'hémisphère sud sont

trop chaudes (**Figure V.43**), de même la compilation de modélisations EoMIP ne parvient pas à modéliser les SSTs reconstruites aux sites ODP 925/929.

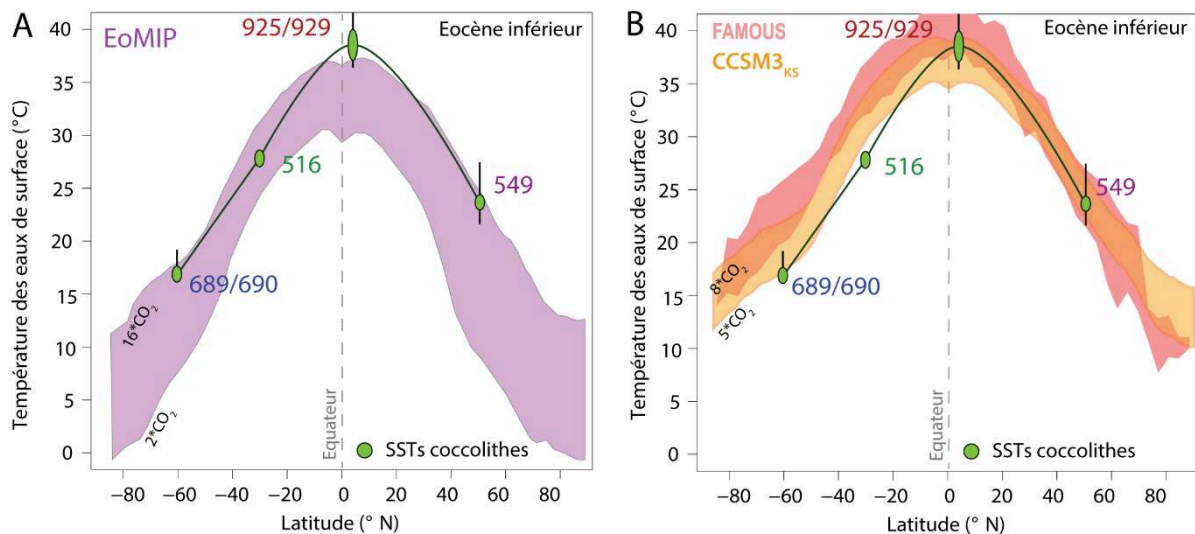


Figure V.43 : Comparaison entre les SSTs_{coccolithes} et les modélisations de la distribution des températures des eaux de surface disponibles pour l’Eocène inférieur. (A) Modélisations réalisées pour une large gamme de pCO₂ compilés par Lunt et al., 2012 dans le projet EoMIP. (B) Modélisations où les paramètres liés à la formation de nuages ont été modifiés entraînant un réchauffement préférentiel des hautes latitudes (Kiehl et Shields, 2013; Sagoo et al., 2013). Les barres d’erreur de nos reconstitutions représentent les valeurs maximum et minimum obtenues au cours de cette période. L’enveloppe rouge correspond aux valeurs de températures proposées par le modèle FAMOUS pour 560 ppm (Sagoo et al., 2013). L’enveloppe orange correspond aux valeurs de températures proposées par le modèle CCSM3_{KS} pour des pCO₂ comprises entre 1375 et 2250 ppm (Kiehl et Shields, 2013). Les SSTs issues des coccolithes comme les modèles marquent un important gradient latitudinal de température à l’Eocène inférieur (entre 70% et 95 % de la valeur actuelle). La distribution géographique de températures est similaire entre les modélisations et les données.

Si nos données sont compatibles avec l’ensemble des modélisations climatiques réalisées pour des valeurs de pCO₂ comprises entre 2*pCO₂ et 16*pCO₂ il est possible d’estimer quelle modélisation reconstruit le mieux les SSTs issues du δ¹⁸O_{coccolithes} à l’Eocène inférieur. La qualité de ces différents modèles climatiques sera estimée en comparant les SSTs_{coccolithes} des sites de hautes latitudes (ODP 689/690) et équatoriaux (ODP 925/929) avec celles issues des modélisations pour ces mêmes latitudes (comme cela a été fait dans Evans et al. 2018b) (**Figure V.44**). Dans ce graphique, chaque point représente un résultat de modèle, un point proche de l’origine signifie un bon accord entre données et modèles à toutes les latitudes (cas idéal), les points situés sur la droite 1:1 signifient que le gradient déterminé par les données et les modèles est similaire mais que les températures proposées sont différentes. Enfin les quatre quartiers permettent d’identifier les différences de températures et la région concernée. Il

apparaît alors que l'ensemble des modèles compilés dans EoMIP sont proches du gradient reconstruit (droite 1:1). La meilleure correspondance entre données et modèles (proche de l'origine et de la droite 1:1) est observée pour le modèle CCSM3_H pour 16* pCO₂ (>4480 ppm) et pour le modèle CCSM3_{KS} pour ~8* pCO₂ (2250 ppm). Cependant ces valeurs de pCO₂ sont très importantes par rapport aux estimations disponibles dans la bibliographie pour cette époque (Beerling et Royer, 2011; Anagnostou et al., 2016). Ainsi malgré une surestimation des SSTs de hautes latitudes d'environ 6°C le modèle CCSM3_{KS} pour 2250 ppm est le modèle qui reproduit certainement le mieux la dynamique climatique de l'Eocène inférieur.

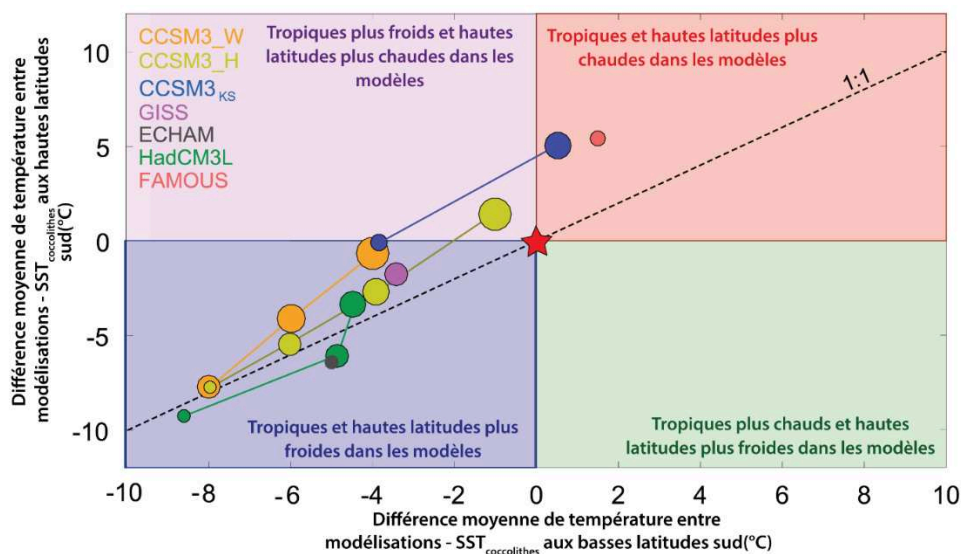


Figure V.44 : Comparaison entre les SSTs issues des coccolithes et celles provenant des modélisations pour les basses latitudes (Site ODP 925/929) et les hautes latitudes sud (ODP 689/690). La taille des points représente la valeur de pCO₂ employée. Plus le symbole est gros plus la pCO₂ employée est élevée (Pour CCSM3_W : pCO₂*4-6-8 ; pour CCSM3_H : pCO₂*4-6-8-16 ; pour CCSM3_{KS} : pCO₂*5-8 ; pour GISS : pCO₂*4 ; pour ECHAM : pCO₂*2 ; pour HadCM3L : pCO₂*2-4-6 et pour FAMOUS : pCO₂*2) (Lunt et al., 2012; Kiehl et Shields, 2013; Sagoo et al., 2013). La validité des modélisations est estimée en comparant la différence moyenne entre les résultats issus des modèles et des données à la fois aux basses et aux hautes latitudes. Les différents quadrants représentent les différents cas possibles. Lorsque les simulations atteignent la droite 1:1 les modélisations reconstituent le même gradient latitudinal de température que les données mais pas les mêmes températures absolues (sauf à l'origine représentée par l'étoile rouge). Les modélisations sont très proches de la ligne 1:1 mais sous estiment généralement les valeurs de SSTs des hautes et basses latitudes. La modélisation FAMOUS et CCSM3_{KS} (pour pCO₂*8) sont les seules à surestimer les valeurs de SSTs. La modélisation CCSM3_H réalisé pour pCO₂*16 est celle qui se rapproche le plus de nos résultats (proche de la droite 1:1 et de l'étoile rouge). Les résultats des modélisations CCSM3_{KS} surestiment les SSTs de hautes latitudes mais approchent les températures coccolithes aux basses latitudes pour pCO₂*8. A l'inverse pour pCO₂*5 cette modélisation reconstitue les bonnes valeurs de SSTs aux hautes latitudes mais sous-estime les SSTs à l'équateur (Modifié d'après Evans et al., 2018).

En plus des eaux de surface il est également possible pour l'Eocène inférieur de comparer directement les données issues des proxys géochimiques avec une modélisation issue du modèle ECHAM5/MPI-OM de Heinemann et al. (2009) et présentée dans les travaux de Ho et Laepple (2016) (**Figure V.45**). Les températures de subsurface estimées aux sites ODP689/690 à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{S. linaperta}}$ et au site ODP 959 à partir du TEX_{86} (calibration de subsurface) concordent avec les valeurs de températures modélisées et marquent un gradient de température très faible à l'Eocène inférieur. A l'inverse les températures de subsurface estimées au site DSDP 549 sont en moyenne 5°C plus chaudes. Il est à noter que si cette modélisation climatique concorde bien avec l'ensemble des modélisations climatiques proposées pour cette période (Lunt et al., 2012; Ho et Laepple, 2016) ECHAM5/MPI-OM a été réalisé en prenant en compte des valeurs de pCO_2 faible (560 ppm) et très inférieures à celles déterminées par les marqueurs paléoenvironnementaux (pouvant aller jusqu'à 2000 ppm) (Pearson et Palmer, 2000; Royer et al., 2001)). Une compilation du type EoMIP pour les eaux de subsurface permettrait de comparer nos résultats avec l'ensemble des modèles disponibles.

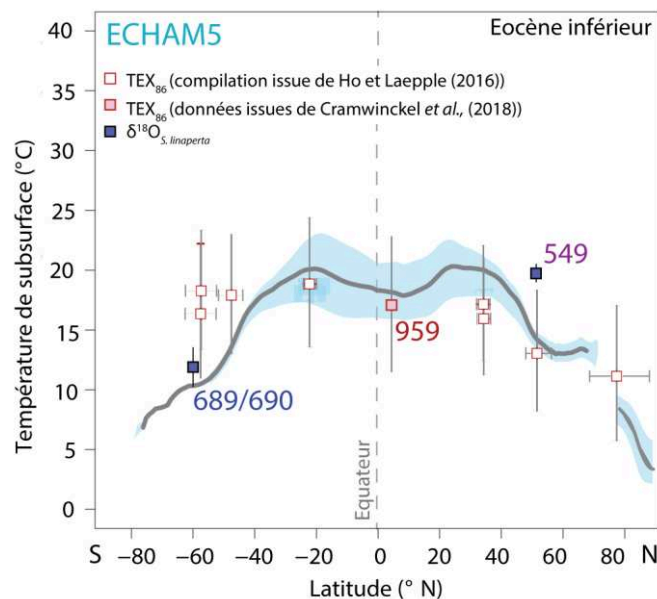


Figure V.45 : Comparaison entre les données de subsurface et les modélisations disponibles pour l'Eocène inférieur. L'enveloppe bleue correspond aux valeurs de températures proposées par le modèle ECHAM5 pour les eaux de subsurface à 560 ppm (M Heinemann et al., 2009; Ho et Laepple, 2016). Les températures de subsurface sont issues du TEX_{86} et du $\delta^{18}\text{O}_{\text{S. linaperta}}$. Les barres d'erreurs des valeurs provenant du TEX_{86} représentent les incertitudes sur les reconstitutions de températures issues de ce proxy (verticale) et l'incertitude sur l'estimation de la paléolatitudes entre 49-55 Ma (horizontale) (Ho et Laepple, 2016). Les barres d'erreur de nos reconstitutions représentent les valeurs maximum et minimum obtenues au cours de cette période. Les différents proxys enregistrent un gradient de température faible et plat à l'Eocène inférieur. Nos reconstitutions de températures moyennes

concordent bien avec la valeur moyenne modélisée aux sites ODP 689/690. A l'inverse, les températures moyennes estimées pour le site DSDP 549 sont supérieures d'environ 5°C à la valeur moyenne modélisée.

Ces résultats mettent en évidence que l'important écart entre données et les modélisations observées aux hautes latitudes est le fruit de biais dans les SSTs produites par les proxies traditionnels à ces latitudes plutôt qu'un problème dans la calibration des modèles. En effet nos nouvelles valeurs de températures montrent que les modèles actuels sont proches d'être capables de reconstituer à la fois les valeurs de SSTs et le gradient de température pour l'Eocène inférieur. La meilleure correspondance entre modélisations et données est atteinte lorsque de fortes valeurs de pCO₂ sont appliquées pour EoMIP ou dans le cas de CCSM3_{KS} lorsque les paramètres liés à la formation de nuages sont modifiés (**Figure V.43 et Figure V.44**).

4. Synthèse

A partir de ces différents résultats il est possible de proposer une reconstitution de l'évolution thermique des eaux de surface de l'Océan Atlantique au cours du Paléogène (**Figure V.46**).

- *De l'Eocène inférieur à la fin de l'Eocène moyen (53 Ma – 38 Ma)*

A l'Eocène inférieur, les températures de surfaces sont très élevées à toutes les latitudes de l'Océan Atlantique (>36°C aux tropiques, ~17°C dans l'Océan Austral) (**Figure V.46**). Le gradient latitudinal de température est important (entre 70% et 95% de la valeur actuelle) ce qui est en accord avec les résultats issus des modélisations (Lunt et al., 2012; Kiehl et Shields, 2013; Sagoo et al., 2013) mais contredit l'hypothèse selon laquelle l'Eocène inférieur présente une répartition homogène des températures océaniques (Barron, 1987; Wing et Greenwood, 1993; Wolfe, 1995; Pagani et al., 2014; Hines et al., 2017). Ce bon accord est une double validation : d'une part, la géochimie isotopique des coccolithes permet de déterminer des paléotempératures de surface cohérente et, d'autre part, elle met en évidence qu'il n'est pas étonnant que les modélisations climatiques ne parviennent pas à reproduire un gradient latitudinal de température plat car celui-ci ne représente certainement pas la réalité paléoenvironnementale.

Entre l'Eocène inférieur et moyen, le refroidissement à long terme mis en évidence dans les eaux de fond (Zachos et al., 2001) s'enregistre également dans les eaux de surface et de subsurface. Nos résultats mettent également en évidence qu'un gradient latitudinal de température important est toujours présent dans les eaux de surface du Paléogène (**Figure V.46**). Son amplitude diminue entre l'Eocène inférieur (~24°C soit 90% de la valeur actuelle) et l'Eocène moyen (~20°C soit 70% de la valeur actuelle) en raison du refroidissement des eaux équatoriales plus important que celui des hautes latitudes. Cette chute de température globale est associée à une chute synchrone des pCO₂ atmosphériques ce qui suggère que la baisse du forçage radiatif global est le moteur principal de ce refroidissement à long terme.

Au cours de l'Eocène moyen, un réchauffement de courte durée d'environ 4°C qui semble correspondre au MECO est mis en évidence aux hautes latitudes sud et à l'équateur. La géochimie isotopique des coccolithes permet donc de mettre en évidence que l'instabilité climatique de l'Eocène moyen s'enregistre également aux basses latitudes contrairement à ce qui était précédemment proposé. Ces résultats contribuent à remettre définitivement en cause l'hypothèse selon laquelle les températures tropicales des périodes greenhouse seraient tamponnées par des thermostats naturels qui maintiendraient les SSTs tropicales autour des valeurs actuelles (Pierrehumbert, 1995; Huber et Sloan, 2000; Huber, 2008).

- *De l'Eocène supérieur à la transition Eocène-Oligocène (38 Ma – 34 Ma)*

A l'Eocène supérieur, les SSTs des hautes latitudes nord restent stables tandis que les régions équatoriales se réchauffent (~6°C) et l'Atlantique sud se refroidit (~5°C) (**Figure V.46**). Au cours de la transition greenhouse/icehouse, la forte asymétrie thermique de l'Océan Atlantique déjà suggérée par les modélisations (Goldner et al., 2014; Elsworth et al., 2017) s'enregistre également avec les marqueurs paléoclimatiques. Le gradient latitudinal de température se met progressivement en place 4 Ma avant la mise en glace définitive de l'Antarctique à l'EOT où il atteint la valeur maximale enregistrée au cours du Paléogène et se rapproche de sa valeur actuelle (entre 95% et 100% de la valeur actuelle).

Les valeurs de pCO₂ atmosphérique obtenues dans ce travail confirment la diminution de 500 ppm précédemment identifiée (Pearson et al., 2009; Pagani et al., 2011; Zhang et al., 2013). Les évolutions de températures et de pCO₂ atmosphérique sont découplées, ce qui signifie que la pCO₂ n'est pas le principal facteur forçant. L'ouverture des seuils tectoniques austraux

(Drake notamment) a un rôle prépondérant dans l'évolution climatique pré-EOT par son impact sur les circulations océaniques (mise en place de l'AMOC et d'un proto-ACC). La constriction de la gyre océanique atlantique entraîne la rétention de chaleur à l'équateur, la déconnection progressive entre l'océan Atlantique équatorial et Austral, l'isolement thermique de l'Antarctique et déclenche sa mise en glace. Cette thèse met donc en évidence que l'ouverture des seuils tectoniques n'a pas qu'un impact régional sur l'Océan Austral mais affecte l'évolution des SSTs de tout l'Océan Atlantique à l'Eocène supérieur et à travers l'EOT.

- La transition Eocène-*Oligocène* et l'*Oligocène* inférieur

Au cours de la transition Eocène-Oligocène, les SSTs équatoriales, des hautes latitudes sud et de la partie australe de l'Océan Atlantique marquent un refroidissement de 2°C à 5°C tandis que les SSTs de l'Océan Atlantique Nord et des zones subtropicales restent stables (**Figure V.46**). Les pCO₂ atmosphériques passent sous le seuil des 750 ppm (DeConto et Pollard, 2003; DeConto et al., 2008) à l'EOT lors de la mise en place de calottes permanente sur l'Antarctique.

La mise en place de ces glaces, les concentrations de CO₂ plus faibles et l'occurrence d'un gradient latitudinal de température proche de l'actuel signent l'établissement des conditions icehouse qui vont caractériser toute la fin du Cénozoïque. Toutefois, si le gradient est identique à l'actuel dès l'Oligocène, les valeurs de SSTs restent globalement plus chaudes (d'environ 5°C) que les températures actuelles ce qui signifie que les températures moyennes ne peuvent à elle seules définir le régime climatique de la Terre.

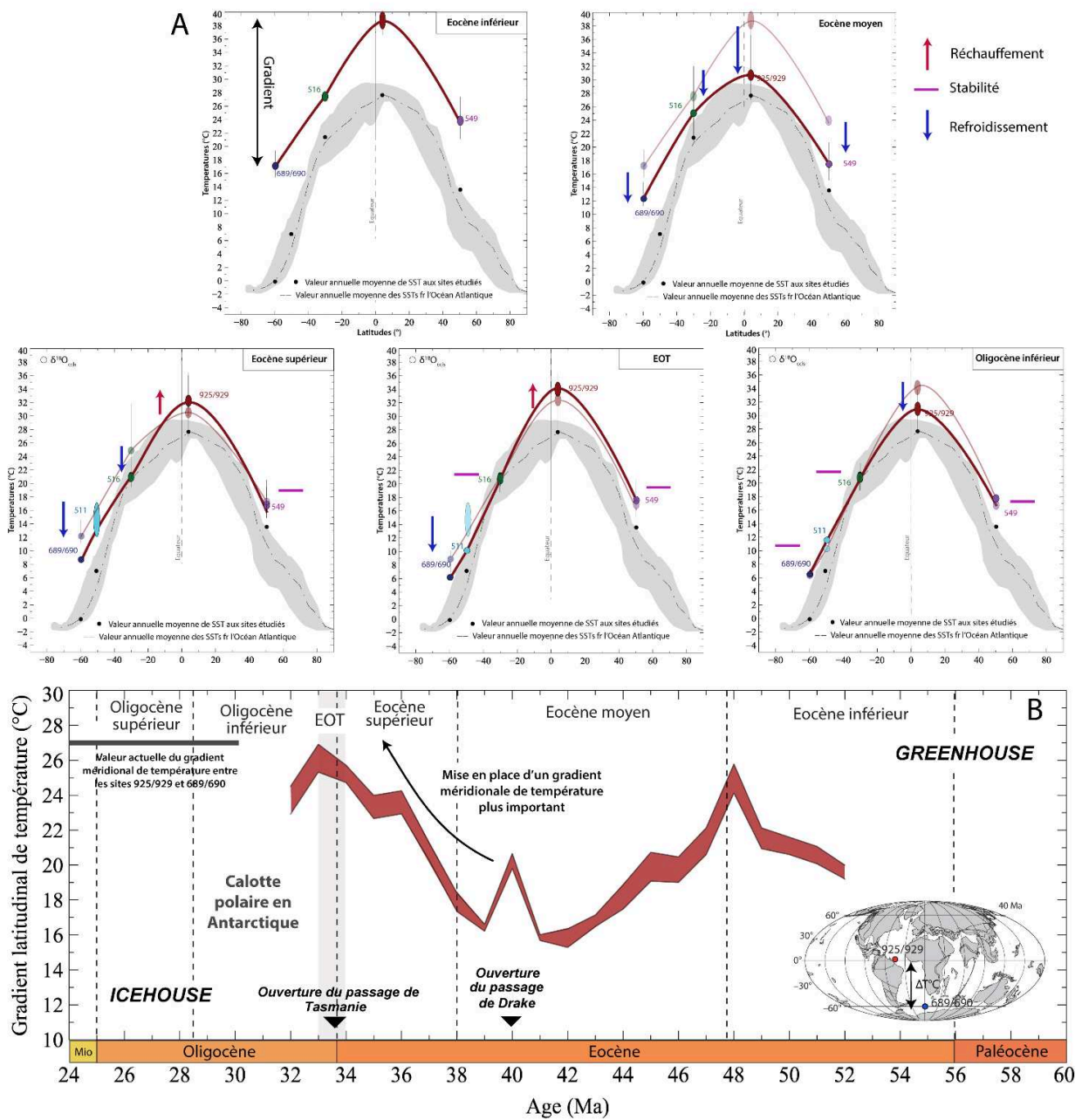


Figure V.46 : Evolution du gradient latitudinal de température de surface au cours du Paléogène. (A) Evolutions des températures de surface des différents sites étudiés au cours du Paléogène. Les flèches bleues représentent des refroidissements, les flèches rouges des réchauffements, et les traits violets une stabilité de température. Les courbes grisées représentent la valeur du gradient latitudinal de température au cours de la période précédente (B) Evolution du gradient latitudinal de température calculé à partir de la différence de température entre les sites ODP 925/929 et ODP 689/690. Le gradient diminue au cours de l'Eocène moyen avant d'augmenter fortement au cours de l'Eocène supérieur pour finalement atteindre sa valeur actuelle à l'EOT.

Chapitre VI :

Conclusions et perspectives

VI. Conclusions et perspectives

Cette thèse s'inscrit dans la continuité d'une quinzaine d'années de développements méthodologiques qui ont permis l'analyse ciblée des coccolithes à partir de tout type de lithologie et l'interprétation des signaux obtenus grâce à des avancées conceptuelles sur la biogéochimie des coccolithophoridés. La compréhension des sources cellulaires des fractionnements biologiques, l'évaluation de leurs amplitudes en culture et en environnement naturel permet aujourd'hui l'utilisation de cette archive en paléoclimatologie en contournant le concept d'effet vital, et même de l'utiliser comme nouveau traceur isotopique des niveaux ambiants de CO₂ aqueux. Les résultats de ce travail montrent que l'application des méthodes de séparation développées précédemment permet l'obtention de fractions très enrichies en coccolithes bien préservés, y compris à partir des sédiments déposés lors des périodes greenhouse pourtant réputés mal préservées. De plus, grâce aux estimations des effets vitaux applicables aux périodes à fortes valeurs pCO₂, il est donc possible de reconstituer, à partir des compositions isotopiques en oxygène et carbone d'une archive unique - les coccolithes - les températures océaniques de surface (SSTs) et les pCO₂ atmosphériques du Paléogène à toutes les latitudes de l'Océan Atlantique.

Sur la période étudiée, ce travail met en évidence un refroidissement global des eaux de surface de l'Eocène inférieur à moyen. Cette évolution est suivie d'une importante variabilité des SSTs au cours de l'Eocène supérieur et à travers la Transition Eocène-Oligocène. Tandis que l'Atlantique Nord (Sites DSDP 549) reste thermiquement stable, les hautes latitudes Sud (Sites ODP 689/690 et 511) se refroidissent et un réchauffement est, pour la première fois, mis en évidence dans les eaux équatoriales (Sites ODP 925/929). Ces évolutions sont synchrones de l'approfondissement progressif du seuil de Drake et de la mise en place d'un ACC de plus en plus vigoureux. Si nos résultats confirment la chute de pCO₂ au cours de l'EOT, ce découplage dans l'évolution des SSTs met en évidence l'important rôle des changements de circulations océaniques dans la dynamique climatique de cette transition.

Les résultats de cette thèse contribuent à la compréhension des mécanismes responsables de la mise en place des glaces antarctiques et plus largement de la transition climatique greenhouse-icehouse puisqu'ils prouvent l'existence de gradients thermiques latitudinaux relativement importants tout au long du Paléogène. L'hypothèse si difficile à modéliser selon laquelle les températures auraient été homogènes à la surface du globe (« the

equable climate problem ») provient d'imprécisions dans l'application des marqueurs plus traditionnels et de limitations inhérentes à ces marqueurs. Pour la première fois des données paléoclimatiques obtenues sur une archive unique et distribuées sur une large région d'étude apportent des éléments factuels venant étayer les résultats des modélisations climatiques de cette période du Cénozoïque particulièrement étudiée mais paradoxalement encore très mal contrainte.

A la lumière de l'expérience acquise à travers ce travail de thèse plusieurs perspectives peuvent être envisagées. Tout d'abord, une étude à plus haute résolution de l'Eocène moyen permettrait de mieux caractériser la dynamique du MECO et notamment aux basses latitudes. L'étude des SSTs associées aux pCO₂ permettrait d'explorer l'éventuel lien entre SST et CO₂ pour cet événement relativement soudain. Ensuite, l'étude de nouveaux sites de l'Océan Pacifique sud permettrait de contourner les problèmes de calibrations du TEX₈₆ et de confronter les résultats obtenus à partir des coccolithes avec ceux provenant du Mg/Ca des foraminifères planctoniques de Nouvelle-Zélande. Ce travail permettrait de déterminer si l'hétérogénéité de température jusqu'alors observée à ces latitudes est réelle ou si elle est liée à l'utilisation de marqueurs différents. Vérifier la fiabilité de ces températures est fondamental puisque ce sont les températures élevées de cette région qui forment la composante polaire du gradient thermique latitudinal « plat ». Parallèlement, des efforts supplémentaires dans le développement de l'indice de porosité des foraminifères planctoniques permettraient de proposer une équation de transfert direct entre porosité et températures et ainsi de compléter, avec marqueur physiologique indépendant la gamme d'outil disponible pour les reconstitutions paléoclimatiques.

L'approche envisagée ici peut être étendue jusqu'au Paléocène afin déterminer si le réchauffement observé dans les eaux de fonds entre la crise Crétacé-Paléogène et l'EEOO affecte aussi les eaux de surface. A l'inverse, étendre l'enregistrement vers l'Oligocène et à travers le Néogène, permettrait d'étudier l'influence du développement de la calotte polaire antarctique sur le climat. Dans ce cas, l'expression d'effets vitaux important ou non au cours du Paléocène et de l'Oligocène peut poser question car les reconstitutions de pCO₂ disponibles pour ces périodes révèlent des valeurs faibles et proches des 500 ppm. Les cellules étaient donc plus limitées en carbone et un changement dans l'amplitude des effets vitaux devra être pris en compte. Même si des progrès restent à faire dans la calibration du $\Delta^{13}\text{C}$ (influence du PIC/POC, des CCMs et du taux de division cellulaire qui vont être difficiles à quantifier pour le Paléogène), les premiers résultats sont encourageants. Associées à ces reconstitutions de SSTs

de nouvelles valeurs de $p\text{CO}_2$ pourront certainement être obtenues pour ces périodes où un différentiel plus important en $\delta^{13}\text{C}$ entre grosses et petites cellules est donc suspecté.

Les résultats de ce travail montrent la robustesse de la méthodologie utilisée, mais elle reste tributaire, pour évaluer les paléo-SSTs, des résultats de modélisation climatiques fournissant la variation géographique du rapport isotopique de l'eau de mer. A l'avenir, il serait utile d'améliorer les contraintes sur ce paramètre géochimique et notamment de confirmer les résultats actuellement disponibles selon lesquels la répartition des zones d'évaporation océaniques est relativement conservée et indépendante des températures et des $p\text{CO}_2$ atmosphériques. Ceci autoriserait la généralisation de notre démarche pour reconstituer les SSTs à l'ensemble du Globe et pour tout le Cénozoïque. Des modélisations similaires intégrant en paramètre d'entrée les $p\text{CO}_2$ tirées du $\Delta^{13}\text{C}$ des coccolithes, permettraient d'élargir d'autant le champ d'application de notre approche, et notamment vers le Mésozoïque.

Afin d'évaluer indépendamment le rapport isotopique de l'eau de mer, il serait également prometteur d'inverser la démarche actuelle et d'associer le rapport isotopique des coccolithes avec un marqueur thermodépendant indépendant. Dans ce travail, une telle approche a été utilisée avec succès pour les moyennes latitudes de l'Atlantique sud en combinant l'indice d'insaturation des alcénones et le rapport isotopique de l'oxygène des coccolithes. Bien sur cette approche alternative ne serait applicable qu'aux moyennes et hautes latitudes du fait de la saturation de l'indice d'insaturation des alcénones et aux régions/intervalles où ces composés organiques sont bien préservés. Pour les régions et les périodes les plus chaudes, le Δ_{47} pourra être une alternative fiable (si l'incertitude sur l'expression ou non d'effets vitaux en Δ_{47} dans le registre fossile est levée).

Enfin, l'emploi de la géochimie des coccolithes permettra à l'avenir de mieux paramétrer les conditions aux limites des modélisations climatiques. C'est notamment le cas pour l'Eocène supérieur pour lequel les valeurs de SSTs et de $p\text{CO}_2$ présentées dans ce travail pourront servir d'objectif à atteindre pour les modélisations climatiques de cette période clé précédant la mise en glace antarctique. Plus largement, l'intérêt de la géochimie des coccolithes pour les reconstitutions paléoclimatiques à toute période est acté et cette méthodologie peut maintenant pleinement rejoindre la boîte à outils des reconstitutions paléoclimatiques.

Bibliographie

VII. Bibliographie

- Abelson M. et Erez J. (2017) The onset of modern-like Atlantic meridional overturning circulation at the Eocene-Oligocene transition: Evidence, causes, and possible implications for global cooling. *Geochemistry Geophys. Geosystems* **18**, 1-23.
- Adkins J. F., Boyle E. A., Curry W. B. et Lutringer A. (2003) Stable isotopes in deep-sea corals and a new mechanism for « vital effects ». *Geochim. Cosmochim. Acta* **67**, 1129-1143.
- Aloisi G. (2015) Covariation of metabolic rates and cell size in coccolithophores. *Biogeosciences* **12**, 4665-4692.
- Anagnostou E., John E. H., Edgar K. M., Foster G. L., Ridgwell A., Inglis G. N., Pancost R. D., Lunt D. J. et Pearson P. N. (2016) Changing atmospheric CO₂ concentration was the primary driver of early Cenozoic climate. *Nature* **533**, 1-19.
- Anand P., Elderfield H. et Conte M. H. (2003) Calibration of Mg/Ca thermometry in planktonic foraminifera from a sediment trap time series. *Paleoceanography* **18**, 1-15.
- Arbuszewski J., DeMenocal P., Kaplan A. et Farmer E. C. (2010) On the fidelity of shell-derived δ¹⁸O seawater estimates. *Earth Planet. Sci. Lett.* **300**, 185-196.
- Aze T., Pearson P. N., Dickson A. J., Badger M. P. S., Bown P. R., Pancost R. D., Gibbs S. J., Huber B. T., Leng M. J., Coe A. L., Cohen A. S. et Foster G. L. (2014) Extreme warming of tropical waters during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Geology* **42**, 739-742.
- Azzimani Y. (2017) Essai de caractérisation de la mise en place du gradient latitudinal de températures au Paléogène par l'analyse de la porosité des tests de foraminifères planctoniques.,
- Baatsen M., von der Heydt A. S., Huber M., Kliphuis M. A., Bijl P. K., Sluijs A. et Dijkstra H. A. (2018) Equilibrium state and sensitivity of the simulated middle-to-late Eocene climate. *Clim. Past Discuss.*, 1-49.
- Barron E. J. (1987) Eocene equator-to-pole surface ocean temperatures : a significant climate problem ? *Paleoceanography* **2**, 729-739.
- Bauch D., Darling K., Simstich J., Bauch H. a., Erlenkeuser H. et Kroon D. (2003) Palaeoceanographic implications of genetic variation in living North Atlantic *Neogloboquadrina pachyderma*. *Nature* **424**, 299-302.
- Bé A. W. H. (1968) Shell porosity of recent planktonic foraminifera as a climatic index. *Science* (80-.). **161**, 881-884.
- Be W. H. (1980) Pore structures in planktonic Foraminifera. *Deep Sea Res. Part B. Oceanogr. Lit. Rev.* **27**, 883-884.
- Beerling D. J. et Royer D. L. (2011) Convergent Cenozoic CO₂ history. *Nat. Geosci.* **4**, 418-420.
- Below B. (2018) *Caractérisation du gradient latitudinal de températures au Paléogène : une analyse multiproxies.*,

- Bemis B. E., Spero H. J., Bijma J. et Lea D. W. (1998) Reevaluation of the oxygen isotopic composition of planktonic foraminifera: Experimental results and revised paleotemperature equations. *Paleoceanography* **13**, 150-160.
- Bender M. L., Lorenz R. B. et Williams D. F. (1975) Sodium, magnesium and strontium in the test of planktonic foraminifera. *Micropaleontology* **21**, 448-459.
- Bentaleb I. (2002) Long-chain alkenones and $U_{37k'}$ variability along a south–north transect in the Western Pacific Ocean. *Glob. Planet. Change* **34**, 173-183.
- Bereiter B., Eggelston S., Schmitt J., Nehrbass-Ahles C., Stocker T. F., Fischer H., Kipfstuhl S. et Chappellaz J. (2015) Revision of the EPICA Dome C CO₂ record from 800 to 600 kyr before present. *Geophys. Res. Lett.* **42**, 542-549.
- Berger W. H. et Vincent E. (1986) Deep-sea carbonates: Reading the carbon-isotope signal. *Geol. Rundschau* **75**, 249-269.
- Bernard S., Daval D., Ackerer P., Pont S. et Meibom A. (2017) Burial-induced oxygen-isotope re-equilibration of fossil foraminifera explains ocean paleotemperature paradoxes. *Nat. Commun.* **8**, 1134.
- Bice K. L. et Marotzke J. (2001) Numerical evidence against reversed thermohaline circulation in the warm Paleocene/Eocene ocean. *J. Geophys. Res.* **106**, 11529-11542.
- Bice K. L. et Marotzke J. (2000) Warm climate dynamics. *Gff* **122**, 29-30.
- Bidigare R., Freeman H., Hanson L., Hayes M., Jasper P., King L., Millero J., Popp N., Steinberg A. et Wakeham G. (1997) Consistent fractionation of ¹³C in nature and in the laboratory : Growth-rate effects in some haptophyte algae. *Global Biogeochem. Cycles* **11**, 279-292.
- Bidigare R. R., Fluegge A., Freeman K. H., Hanson L., Hayes J. M., Hollander D., Jasper J. P., King L. L., Laws E. A., Milder J., Millero F. J., Pancost R., Popp B. N., Steinberg P. A. et Stuart G. (1999) Correction to : « Consistent fractionation of ¹³C in nature and in the laboratory : Growth-rate effects in some haptophyte algae ». **13**, 251-252.
- Bijl P. K., Bendle J. A. P., Bohaty S. M., Pross J., Schouten S., Tauxe L., Stickley C. E., McKay R. M., Röhl U., Olney M., Sluijs A., Escutia C. et Brinkhuis H. (2013) Eocene cooling linked to early flow across the Tasmanian Gateway. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **110**, 9645-50.
- Bijl P. K., Houben A. J. P., Schouten S., Bohaty S. M., Sluijs A., Reichert G.-J., Sinninghe Damsté J. S. et Brinkhuis H. (2010) Transient Middle Eocene Atmospheric CO₂ and Temperature Variations. *Science* (80-.), 5-7.
- Bijma J., Faber Jr. W. W. et Hemleben C. (1990) Temperature and salinity limits for growth and survival of some planktonic foraminifers in laboratory cultures. *J. Foraminifer. Res.* **20**, 95-116.
- Billups K. et Schrag D. P. (2003) Application of benthic foraminiferal Mg/Ca ratios to questions of Cenozoic climate change. *Earth Planet. Sci. Lett.* **209**, 181-195.
- Bohaty S. M. et Zachos J. C. (2003) Significant Southern Ocean warming event in the late middle Eocene. *Geology* **31**, 1017.

- Bohaty S. M., Zachos J. C., Florindo F. et Delaney M. L. (2009) Coupled greenhouse warming and deep-sea acidification in the middle Eocene. *Paleoceanography* **24**, n/a-n/a.
- Bolton C. T. et Stoll H. M. (2013) Late Miocene threshold response of marine algae to carbon dioxide limitation. *Nature* **500**, 558-562.
- Bolton C. T., Stoll H. M. et Mendez-Vicente A. (2012) Vital effects in coccolith calcite: Cenozoic climate-pCO₂ drove the diversity of carbon acquisition strategies in coccolithophores? *Paleoceanography* **27**, 1-16.
- Bonifacie M., Calmels D., Eiler J. M., Horita J., Chaduteau C., Vasconcelos C., Katz A., Passey B. H. et Ferry J. M. (2017) Experimental calibration of the dolomite clumped isotope thermometer from 25 to 350°C, and implications for the temperature estimates for all (Ca, Mg, Fe) CO₃ carbonates digested at high temperature. *Geochim. Cosmochim. Acta* **200**, 255-279.
- Bornemann A., D'haenens S., Norris R. D. et Speijer R. P. (2016) The demise of the early Eocene greenhouse – Decoupled deep and surface water cooling in the eastern North Atlantic. *Glob. Planet. Change* **145**, 130-140.
- Borrelli C., Cramer B. S. et Katz M. E. (2014) Bipolar Atlantic deepwater circulation in the middle-late Eocene: Effects of Southern Ocean gateway openings. *Paleoceanography* **29**, 308-327.
- Boscolo-Galazzo F., Thomas E., Pagani M., Warren C., Luciani V. et Giusberti L. (2014) The Middle Eocene Climatic Optimum: a Multi-Proxy Record of Paleoclimatographic Changes in the South Atlantic (ODP Site 1263). *Paleoceanography* **29**, 1143-1161.
- Bowen G. J., Beerling D. J., Koch P. L., Zachos J. C. et Quattlebaum T. (2004) A humid climate state during the Palaeocene/Eocene thermal maximum. *Nature* **432**, 495-499.
- Bralower T. J., Zachos J. C., Thomas E., Parrow M., Paull C. K., Kelly D. C., Silva I. P., Sliter W. V et Lohmann K. C. (1995) Late Paleocene to Eocene Paleoclimatology of the Equatorial Pacific-Ocean - Stable Isotopes Recorded at Ocean Drilling Program Site-865, Allison-Guyot. *Paleoceanography* **10**, 841-865.
- Brassell S. C. (2014) Climatic influences on the Paleogene evolution of alkenones. *Paleoceanography* **29**, 255-272.
- Brassell S. C., Brereton R. G., Eglinton G., Grimalt J., Liebezeit' G., Marlowe I. T., Pflaumann U. et Sarnthein M. (1986) Palaeoclimatic signals recognized by chemometric treatment of molecular stratigraphic data. *Org. Geochem.* **10**, 649-660.
- Broecker W. et Clark E. (2009) Ratio of coccolith CaCO₃ to foraminifera CaCO₃ in late Holocene deep sea sediments. *Paleoceanography* **24**, 1-11.
- Broecker W. et Yu J. (2011) What do we know about the evolution of Mg to Ca ratios in seawater? *Paleoceanography* **26**, 1-8.
- Brown S. J. et Elderfield H. (1996) Variations in Mg/Ca and Sr/Ca ratios of planktonic foraminifera caused by postdepositional dissolution: Evidence of shallow Mg-dependent dissolution. *Paleoceanography* **11**, 543.
- Browning J. V., Miller K. G. et Pak D. K. (1996) Global implications of lower to middle Eocene sequence boundaries on the New Jersey coastal plain: The icehouse cometh. *Geology* **24**,

639-642.

- Buckley M. W. et Marshall J. (2015) Observations, inferences, and mechanisms of Atlantic Meridional Overturning Circulation variability: A review. *Rev. Geophys.* **54**.
- Burke J. E., Renema W., Henehan M. J., Elder L. E., Davis C. V, Amy E., Foster G. L., Schiebel R. et Hull P. M. (2018) Factors Influencing Porosity in Planktonic Foraminifera. , 1-27.
- Caballero R. et Huber M. (2013) State-dependent climate sensitivity in past warm climates and its implications for future climate projections. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **110**, 14162-14167.
- Candelier Y., Minoletti F., Probert I. et Hermoso M. (2013) Temperature dependence of oxygen isotope fractionation in coccolith calcite: A culture and core top calibration of the genus *Calcidiscus*. *Geochim. Cosmochim. Acta* **100**, 264-281.
- Caron M. et Homewood P. (1983) Evolution of early planktic foraminifers. *Mar. Micropaleontol.* **7**, 453-462.
- Carter A., Riley T. R., Hillenbrand C. D. et Rittner M. (2017) Widespread Antarctic glaciation during the Late Eocene. *Earth Planet. Sci. Lett.* **458**, 49-57.
- Casson S. et Gray J. E. (2008) Influence of environmental factors on stomatal development. *New Phytol.* **178**, 9-23.
- Chaisson W. P. et Pearson P. N. (1997) Planktonic foraminifer Biostratigraphy at site 925 : Middle Miocene-Pleistocene. *Proc. Ocean Drill. Program, Sci. Results* **155**, 531-538.
- Clarke F. W. et Wheeler W. C. (1922) The inorganic constituents of marine invertebrates., U. S Gov't. Print. Off., Washington :
- Coggon R. M., Teagle D. A. H., Smith-Duque C. E., Alt J. C. et Cooper M. J. (2010) Reconstructing past seawater Mg/Ca and Sr/Ca from mid-ocean ridge flank calcium carbonate veins. *Science* (80-.). **327**, 1114-1117.
- Conte M. H., Eglinton G. et Madureira L. A. S. (1992) Long-chain alkenones and alkyl alkenoates as palaeotemperature indicators: their production, flux and early sedimentary diagenesis in the Eastern North Atlantic. *Org. Geochem.* **19**, 287-298.
- Conte M. H., Sicre M.-A., Rühlemann C., Weber J. C., Schulte S., Schulz-Bull D. et Blanz T. (2006) Global temperature calibration of the alkenone unsaturation index (U_{K'} 37) in surface waters and comparison with surface sediments. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* **7**, n/a-n/a.
- Conte M. H., Thompson A., Lesley D. et Harris R. P. (1998) Genetic and Physiological Influences on the Alkenone/Alkenoate Versus Growth Temperature Relationship in *Emiliana huxleyi* and *Gephyrocapsa Oceanica*. *Geochim. Cosmochim. Acta* **62**, 51-68.
- Conte M. H., Weber J. C., King L. L. et Wakeham S. G. (2001) The alkenone temperature signal in western North Atlantic surface waters. *Geochim. Cosmochim. Acta* **65**, 4275-4287.
- Cook H. E. et Egbert R. M. (1979) Chapter 4 Diagenesis of Deep-Sea Carbonates. In *Diagenesis in Sediments and Sedimentary Rocks* (éd. G. LARSEN et G. V CHILINGAR). *Developments in Sedimentology*. Elsevier. p. 213-288.

- Coxall H. K., Huck C. E., Huber M., Lear C. H., Legarda-Lisarrri A., O'Regan M., Sliwinska K. K., van de Flierdt T., de Boer A. M., Zachos J. C. et Backman J. (2018) Export of nutrient rich Northern Component Water preceded early Oligocene Antarctic glaciation. *Nat. Geosci.* **11**, 190-196.
- Coxall H. K., Wilson P. A., Palike H., Lear C. H. et Backman J. (2005) Rapid stepwise onset of Antarctic glaciation and deeper calcite compensation in the Pacific Ocean. *Nature* **433**, 53-57.
- Craig H. et Gordon L. (1965) Deuterium and oxygen 18 variations in the ocean and the marine atmosphere.,
- Cramer B. S., Toggweiler J. R., Wright J. D., Katz M. E. et Miller K. G. (2009) Ocean overturning since the late cretaceous: Inferences from a new benthic foraminiferal isotope compilation. *Paleoceanography* **24**, 1-14.
- Cramwinckel M. J., Huber M., Kocken I. J., Agnini C., Bijl P. K., Bohaty S. M., Frieling J., Goldner A., Hilgen F. J., Kip E. L., Peterse F., van der Ploeg R., Röhl U., Schouten S. et Sluijs A. (2018) Synchronous tropical and polar temperature evolution in the Eocene. *Nature*.
- D'Hondt S. et Arthur M. A. (1996) Late Cretaceous Oceans and the Cool Tropic Paradox. *Science* (80-.). **271**, 1838-1841.
- Darling K. F. et Wade C. M. (2008) The genetic diversity of planktic foraminifera and the global distribution of ribosomal RNA genotypes. *Mar. Micropaleontol.* **67**, 216-238.
- DeConto R. M., Galeotti S., Pagani M., Tracy D., Schaefer K., Zhang T., Pollard D. et Beerling D. J. (2012) Past extreme warming events linked to massive carbon release from thawing permafrost. *Nature* **490**, 292-292.
- DeConto R. M. et Pollard D. (2003) Rapid Cenozoic glaciation of Antarctica induced by declining atmospheric CO₂. *Nature* **421**, 245-249.
- DeConto R. M., Pollard D., Wilson P. A., Palike H., Lear C. H. et Pagani M. (2008) Thresholds for Cenozoic bipolar glaciation. *Nature* **455**, 652-656.
- Dedert M., Stoll H., Kars S., Young J. R., Shimizu N., Kroon D., Lourens L. et Ziveri P. (2014) Temporally variable diagenetic overgrowth on deep-sea nannofossil carbonates across Palaeogene hyperthermals and implications for isotopic analyses. *Mar. Micropaleontol.* **107**, 18-31.
- Dekens P. S., Lea D. W., Pak D. K. et Spero H. J. (2002) Core top calibration of Mg/Ca in tropical foraminifera: Refining paleotemperature estimation*. *Geochemistry Geophys. Geosystems* **3**, 1-29.
- Deshayes J., Tréguier A. M., Barnier B., Lecointre A., Sommer J. Le, Molines J. M., Penduff T., Bourdallé-Badie R., Drillet Y., Garric G., Benschila R., Madec G., Biastoch A., Böning C. W., Scheinert M., Coward A. C. et Hirschi J. J. M. (2013) Oceanic hindcast simulations at high resolution suggest that the Atlantic MOC is bistable. *Geophys. Res. Lett.* **40**, 3069-3073.
- Desmares D., Crognier N., Bardin J., Testé M., Beaudoin B. et Grosheny D. (2016) A new proxy for Cretaceous paleoceanographic and paleoclimatic reconstructions: Coiling

- direction changes in the planktonic foraminifera *Muricohedbergella delrioensis*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **445**, 8-17.
- Dickson J. A. D. (2004) Echinoderm skeletal preservation; calcite-aragonite seas and the Mg/Ca ratio of Phanerozoic oceans. *J. Sediment. Res.* **74**, 355-365.
- Dickson J. A. D. (2002) Fossil echinoderms as monitor of the Mg/Ca ratio of Phanerozoic oceans. *Science* (80-.). **298**, 1222-1224.
- Dissard D., Nehrke G., Reichert G. J. et Bijma J. (2010) Impact of seawater pCO₂ on calcification and Mg/Ca and Sr/Ca ratios in benthic foraminifera calcite: results from culturing experiments with *Ammonia tepida*. *Biogeosciences* **7**, 81-93.
- Douglas P. M. J., Affek H. P., Ivany L. C., Houben A. J. P., Sijp W. P., Sluijs A., Schouten S. et Pagani M. (2014) Pronounced zonal heterogeneity in Eocene southern high-latitude sea surface temperatures. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **111**, 6582-6587.
- Dudley W. C., Blackwelder P. L., Brand L. E. et Duplessy J.-C. (1986) Stable isotopic composition of coccoliths. *Mar. Micropaleontol.* **10**, 1-8.
- Duenas-Bohorquez A., da Rocha R. E., Kuroyanagi A., Bijma J. et Reichert G. J. (2009) Effect of salinity and seawater calcite saturation state on Mg and Sr incorporation in cultured planktonic foraminifera. *Mar. Micropaleontol.* **73**, 178-189.
- Dunkley Jones T. D., Bown P. R., Pearson P. N., Wade B. S., Coxall H. K. et Lear C. H. (2008) Major shifts in calcareous phytoplankton assemblages through the Eocene-Oligocene transition of Tanzania and their implications for low-latitude primary production. *Paleoceanography* **23**, 1-14.
- Dunkley Jones T., Lunt D. J., Schmidt D. N., Ridgwell A., Sluijs A., Valdes P. J. et Maslin M. (2013) Climate model and proxy data constraints on ocean warming across the Paleocene–Eocene Thermal Maximum. *Earth-Science Rev.* **125**, 123-145.
- Eagle R. A., Eiler J. M., Tripathi A. K., Ries J. B., Freitas P. S., Hiebenthal C., Wanamaker A. D., Taviani M., Elliot M., Marensi S., Nakamura K., Ramirez P. et Roy K. (2013) The influence of temperature and seawater carbonate saturation state on ¹³C-¹⁸O bond ordering in bivalve mollusks. *Biogeosciences* **10**, 4591-4606.
- Edgar K. M., Wilson P. a., Sexton P. F., Gibbs S. J., Roberts a. P. et Norris R. D. (2010) New biostratigraphic, magnetostratigraphic and isotopic insights into the Middle Eocene Climatic Optimum in low latitudes. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **297**, 670-682.
- Egan K. E., Rickaby R. E. M., Hendry K. R. et Halliday A. N. (2013) Opening the gateways for diatoms primes Earth for Antarctic glaciation. *Earth Planet. Sci. Lett.* **375**, 34-43.
- Ehrmann W. U. et Mackensen A. (1991) Sedimentological evidence for the formation of an East Antarctic ice sheet in Eocene/Oligocene time. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **93**, 85-112.
- Eiler J. M. (2007) “Clumped-isotope” geochemistry—The study of naturally-occurring, multiply-substituted isotopologues. *Earth Planet. Sci. Lett.* **262**, 309-327.
- Eiler J. M. (2011) Paleoclimate reconstruction using carbonate clumped isotope thermometry.

- Quat. Sci. Rev. **30**, 3575-3588.
- Eiler J. M. et Schauble E. (2004) ^{18}O ^{13}C ^{16}O in Earth's atmosphere. *Geochim. Cosmochim. Acta* **68**, 4767-4777.
- Elderfield H., Yu J., Anand P., Kiefer T. et Nyland B. (2006) Calibrations for benthic foraminiferal Mg/Ca paleothermometry and the carbonate ion hypothesis. *Earth Planet. Sci. Lett.* **250**, 633-649.
- Elsworth G., Galbraith E., Halverson G. et Yang S. (2017) Enhanced weathering and CO₂ drawdown caused by latest Eocene strengthening of the Atlantic meridional overturning circulation. *Nat. Geosci.*
- Epstein S., Buchsbaum R., Lowenstam H. . et Urey H. . (1953) Revised carbonate-water isotopic temperature scale. *Bull. la Soc. Geol. Fr.* **64**, 1315-1326.
- Erez J. et Luz B. (1983) Experimental paleotemperature equation for planktonic foraminifera. *Geochim. Cosmochim. Acta* **47**, 1025-1031.
- Evans D., Badger M. P. S., Foster G. L., Henahan M. J., Lear C. H. et Zachos J. C. (2018a) No substantial long-term bias in the Cenozoic benthic foraminifera oxygen-isotope record. *Nat. Commun.* **9**, 2875.
- Evans D., Müller W., Oron S. et Renema W. (2013) Eocene seasonality and seawater alkaline earth reconstruction using shallow-dwelling large benthic foraminifera. *Earth Planet. Sci. Lett.* **381**, 104-115.
- Evans D., Sahoo N., Renema W., Cotton L. J., Müller W., Todd J. A., Saraswati P. K., Stassen P., Ziegler M., Pearson P. N., Valdes P. J. et Affek H. P. (2018b) Eocene greenhouse climate revealed by coupled clumped isotope-Mg/Ca thermometry. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **115**, 1174-1179.
- Evans D., Wade B. S., Henahan M., Erez J. et Müller W. (2016) Revisiting carbonate chemistry controls on planktic foraminifera Mg / Ca: Implications for sea surface temperature and hydrology shifts over the Paleocene-Eocene Thermal Maximum and Eocene-Oligocene transition. *Clim. Past* **12**, 819-835.
- Farrimond P., Eglinton G. et Brassell S. C. (1986) Alkenones in Cretaceous black shales, Blake-Bahama Basin, western North Atlantic. *Org. Geochem.* **10**, 897-903.
- Fedorov A. V., Burls N. J., Lawrence K. T. et Peterson L. C. (2015) Tightly linked zonal and meridional sea surface temperature gradients over the past five million years. *Nat. Geosci.* **8**, 975-980.
- Ferguson J. E., Henderson G. M., Kucera M. et Rickaby R. E. M. (2008) Systematic change of foraminiferal Mg/Ca ratios across a strong salinity gradient. *Earth Planet. Sci. Lett.* **265**, 153-166.
- Fischer G. et Karakaş G. (2009) Sinking rates and ballast composition of particles in the Atlantic ocean: Implications for the organic carbon fluxes to the deep ocean. *Biogeosciences* **6**, 85-102.
- Fisher C. G., Sageman B. B., Asure S. E., Acker B. et Mahar Z. (2003) Planktic foraminiferal porosity analysis as a tool for paleoceanographic reconstruction, mid-Cretaceous Western

- Interior sea. *Palaios* **18**, 34-46.
- Foster G. L. (2008) Seawater pH, pCO₂ and [CO₂-3] variations in the Caribbean Sea over the last 130 kyr: A boron isotope and B/Ca study of planktic foraminifera. *Earth Planet. Sci. Lett.* **271**, 254-266.
- Foster G. L., Lear C. H. et Rae J. W. B. (2012) The evolution of pCO₂, ice volume and climate during the middle Miocene. *Earth Planet. Sci. Lett.* **341-344**, 243-254.
- Foster G. L., Pogge Von Strandmann P. A. E. et Rae J. W. B. (2010) Boron and magnesium isotopic composition of seawater. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* **11**, 1-10.
- Foster G. L. et Rae J. W. B. (2016) Reconstructing Ocean pH with Boron Isotopes in Foraminifera. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **44**, 207-237.
- Frerichs W. E., Heiman M. E., Borgman L. E. et Be A. W. H. (1972) Latitudinal variations in planktonic foraminiferal test porosity; Part 1, Optical studies. *J. Foraminifer. Res.* **2**, 6-13.
- Frieling J., Gebhardt H., Huber M., Adekeye O. A., Akande S. O., Reichart G.-J., Middelburg J. J., Schouten S. et Sluijs A. (2017) Extreme warmth and heat-stressed plankton in the tropics during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Sci. Adv.* **3**, e1600891.
- Funakawa S. et Nishi H. (2005) Late middle Eocene to late Oligocene radiolarian biostratigraphy in the Southern Ocean (Maud Rise, ODP Leg 113, Site 689). *Mar. Micropaleontol.* **54**, 213-247.
- Garzoli S. L. et Matano R. (2011) The South Atlantic and the Atlantic Meridional Overturning Circulation. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **58**, 1837-1847.
- Ghosh P., Adkins J., Affek H., Balta B., Guo W., Schauble E. A., Schrag D. et Eiler J. M. (2006) ¹³C-¹⁸O bonds in carbonate minerals: A new kind of paleothermometer. *Geochim. Cosmochim. Acta* **70**, 1439-1456.
- Gitelman A. I., Risbey J. S., Kass R. E. et Rosen R. D. (1997) Trends in the surface meridional temperature gradient. *Geophys. Res. Lett.* **24**, 1243.
- Goldner A., Herold N. et Huber M. (2014) Antarctic glaciation caused ocean circulation changes at the Eocene–Oligocene transition. *Nature* **511**, 574-577.
- Gong C. et Hollander D. J. (1999) Evidence for differential degradation of alkenones under contrasting bottom water oxygen conditions: Implication for paleotemperature reconstruction. *Geochim. Cosmochim. Acta* **63**, 405-411.
- Gothmann A. M., Stolarski J., Adkins J. F., Schoene B., Dennis K. J., Schrag D. P., Mazur M. et Bender M. L. (2015) Fossil corals as an archive of secular variations in seawater chemistry since the Mesozoic. *Geochim. Cosmochim. Acta* **160**, 188-208.
- Gradstein F. M., Ogg J. G., Schmitz M. D., Ogg G. M., Gradstein F. M. et All A. (2012) The Geologic Time Scale 2012.,
- Grauel A. L., Hodell D. A. et Bernasconi S. M. (2016) Quantitative estimates of tropical temperature change in lowland Central America during the last 42 ka. *Earth Planet. Sci. Lett.* **438**, 37-46.

- Gray J. E., Holroyd G. H., van der Lee F. M., Bahrami a R., Sijmons P. C., Woodward F. I., Schuch W. et Hetherington a M. (2000) The HIC signalling pathway links CO₂ perception to stomatal development. *Nature* **408**, 713-716.
- Greenwood D. R. et Wing S. L. (1995) Eocene continental climates and latitudinal temperature gradients. *Geology* **23**, 1044-1048.
- Griffiths N., Müller W., Johnson K. G. et Aguilera O. A. (2013) Evaluation of the effect of diagenetic cements on element/Ca ratios in aragonitic Early Miocene (~16Ma) Caribbean corals: Implications for « deep-time » palaeo-environmental reconstructions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **369**, 185-200.
- Grimalt J. O., Calvo E. et Pelejero C. (2001) Sea surface paleotemperature errors in UK'37 estimation due to alkenone measurements near the limit of detection. *Paleoceanography* **16**, 226-232.
- Hay W. W., Mohler H. P. et Wade M. E. (1966) Calcareous nannofossils from Nal'chik (northwest Caucasus). *Eclogae Geol. Helv.* **59**, 379-399.
- Head J. J., Bloch J. I., Hastings A. K., Bourque J. R., Cadena E. A., Herrera F. A., Polly P. D. et Jaramillo C. A. (2009) Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* **457**, 715-717.
- Head J. J., Gunnell G. F., Holroyd P. a, Hutchison J. H. et Ciochon R. L. (2013) Giant lizards occupied herbivorous mammalian ecospace during the Paleogene greenhouse in Southeast Asia. *Proc. Biol. Sci.* **280**, 20130665.
- Heinemann M., Jungclaus J. H. et Marotzke J. (2009) Warm Paleocene/Eocene climate as simulated in ECHAM5/MPI-OM. *Clim. Past* **5**, 785-802.
- Heinemann M., Jungclaus J. H. et Marotzke J. (2009) Warm Paleocene/Eocene climate as simulated in ECHAM5/MPI-OM. *Clim. Past* **5**, 785-802.
- Hemleben C., Spindler M. et Anderson O. R. (1989) Modern Planktonic Foraminifera.,
- Hemming N. G. et Hanson G. N. (1992) Boron isotopic composition and concentration in modern marine carbonates. *Geochim. Cosmochim. Acta* **56**, 537-543.
- Henderiks J. (2008) Coccolithophore size rules — Reconstructing ancient cell geometry and cellular calcite quota from fossil coccoliths. **67**, 143-154.
- Henderiks J. et Pagani M. (2008) Coccolithophore cell size and the Paleogene decline in atmospheric CO₂. *Earth Planet. Sci. Lett.* **269**, 576-584.
- Henderiks J. et Pagani M. (2007) Refining ancient carbon dioxide estimates: Significance of coccolithophore cell size for alkenone-based pCO₂ records. *Paleoceanography* **22**, 1-12.
- Henderiks J. et Rickaby R. E. M. (2007) A coccolithophore concept for constraining the Cenozoic carbon cycle. *Biogeosciences* **4**, 323-329.
- Herbert T. D. (2003) Alkenone Paleotemperature Determinations. *Treatise Geochemistry Second Ed.* **8**, 399-433.
- Herbert T. D. (2014) Alkenone Paleotemperature Determinations. 2^e éd., Elsevier Ltd.
- Hermoso M. (2014) Coccolith-Derived Isotopic Proxies in Palaeoceanography: Where

- Geologists Need Biologists. *Cryptogam. Algal.* **35**, 323-351.
- Hermoso M. (2015) Control of ambient pH on growth and stable isotopes in phytoplanktonic calcifying algae. *Paleoceanography*, n/a-n/a.
- Hermoso M., Candelier Y., Browning T. J. et Minoletti F. (2015) Environmental control of the isotopic composition of subfossil coccolith calcite: Are laboratory culture data transferable to the natural environment? *GeoResJ* **7**, 35-42.
- Hermoso M., Chan I. Z. X., McClelland H. L. O., Heureux A. M. C. et Rickaby R. E. M. (2016a) Vanishing coccolith vital effects with alleviated carbon limitation. *Biogeosciences* **13**, 301-312.
- Hermoso M., Minoletti F., Aloisi G., Bonifacie M., McClelland H. L. O., Labourdette N., Renforth P., Chaduteau C. et Rickaby R. E. M. (2016b) An explanation for the 18O excess in Noelaerhabdaceae coccolith calcite. *Geochim. Cosmochim. Acta* **189**, 132-142.
- Heureux A. M. C. et Rickaby R. E. M. (2015) Refining our estimate of atmospheric CO₂ across the Eocene–Oligocene climatic transition. *Earth Planet. Sci. Lett.* **409**, 329-338.
- Hines B. R., Hollis C. J., Atkins C. B., Baker J. A., Morgans H. E. G. et Strong P. C. (2017) Reduction of oceanic temperature gradients in the early Eocene Southwest Pacific Ocean. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **475**, 41-54.
- Van Hinsbergen D. J. J., De Groot L. V., Van Schaik S. J., Spakman W., Bijl P. K., Sluijs A., Langereis C. G. et Brinkhuis H. (2015) A paleolatitude calculator for paleoclimate studies. *PLoS One* **10**, 1-21.
- Ho S. L. et Laepple T. (2016) Flat meridional temperature gradient in the early Eocene in the subsurface rather than surface ocean. *Nat. Geosci.* **9**, 606-610.
- Ho S. L., Mollenhauer G., Fietz S., Martínez-García A., Lamy F., Rueda G., Schipper K., Méheust M., Rosell-Melé A., Stein R. et Tiedemann R. (2014) Appraisal of TEX₈₆ and TEX_{86L} thermometries in subpolar and polar regions. *Geochim. Cosmochim. Acta* **131**, 213-226.
- Ho S. L., Yamamoto M., Mollenhauer G. et Minagawa M. (2011) Core top TEX₈₆ values in the south and equatorial Pacific. *Org. Geochem.* **42**, 94-99.
- Hoefs M. J. L., Versteegh G. J. M., Irene W., Rijpstra C., Leeuw W. De et Burg D. (1998) Postdepositional oxic degradation of alkenones: Implications for the measurement of paleo sea surface temperatures. *Paleoceanography* **13**, 42-49.
- Holligan P. M., Viollier M., Harbour D. S., Camus P. et Champagne-Philippe M. (1983) Satellite and ship studies of coccolithophore production along a continental shelf edge. *Nature* **304**, 339-342.
- Hollis C. J., Handley L., Crouch E. M., Morgans H. E. G., Baker J. A., Creech J., Collins K. S., Gibbs S. J., Huber M., Schouten S., Zachos J. C. et Pancost R. D. (2009) Tropical sea temperatures in the high-latitude South Pacific during the Eocene. *Geology* **37**, 99-102.
- Hollis C. J., Tayler M. J. S., Andrew B., Taylor K. W., Lurcock P., Bijl P. K., Kulhanek D. K., Crouch E. M., Nelson C. S., Pancost R. D., Huber M., Wilson G. S., Ventura G. T., Crampton J. S., Schiøler P. et Phillips A. (2014) Organic-rich sedimentation in the South

- Pacific Ocean associated with Late Paleocene climatic cooling. *Earth-Science Rev.* **134**, 81-97.
- Hollis C. J., Taylor K. W. R., Handley L., Pancost R. D., Huber M., Creech J. B., Hines B. R., Crouch E. M., Morgans H. E. G., Crampton J. S., Gibbs S., Pearson P. N. et Zachos J. C. (2012) Early Paleogene temperature history of the Southwest Pacific Ocean: Reconciling proxies and models. *Earth Planet. Sci. Lett.* **349-350**, 53-66.
- Hönisch B., Allen K. A., Lea D. W., Spero H. J., Eggins S. M., Arbuszewski J., deMenocal P., Rosenthal Y., Russell A. D. et Elderfield H. (2013) The influence of salinity on Mg/Ca in planktic foraminifers - Evidence from cultures, core-top sediments and complementary $\delta^{18}\text{O}$. *Geochim. Cosmochim. Acta* **121**, 196-213.
- Hönisch B. et Hemming N. G. (2005) Surface ocean pH response to variations in pCO₂ through two full glacial cycles. *Earth Planet. Sci. Lett.* **236**, 305-314.
- Hönisch B., Hemming N. G., Archer D., Siddall M. et McManus J. F. (2009) Atmospheric carbon dioxide concentration across the mid-pleistocene transition. *Science* (80-.). **324**, 1551-1554.
- Hönisch B., Ridgwell A., Schmidt D. N., Thomas E., Gibbs S. J., Sluijs A., Zeebe R., Kump L., Martindale R. C., Greene S. E., Kiessling W., Ries J., Zachos J. C., Royer D. L., Barker S., Marchitto T. M., Moyer R., Pelejero C., Ziveri P., Foster G. L. et Williams B. (2012) The Geological Record of Ocean Acidification. *Sci. (New York, NY)* **335**, 1058-1063.
- Honjo S. (1976) Coccoliths: Production, transportation and sedimentation. *Mar. Micropaleontol.* **1**, 65-79.
- Hoogakker B. A. A., Klinkhammer G. P., Elderfield H., Rohling E. J. et Hayward C. (2009) Mg/Ca paleothermometry in high salinity environments. *Earth Planet. Sci. Lett.* **284**, 583-589.
- Hopmans E. C., Weijers J. W. H., Schefuß E., Herfort L., Sinninghe Damsté J. S. et Schouten S. (2004) A novel proxy for terrestrial organic matter in sediments based on branched and isoprenoid tetraether lipids. *Earth Planet. Sci. Lett.* **224**, 107-116.
- Huber B. T., Bijma J. et Darling K. (1997) Cryptic speciation in the living planktonic foraminifer *Globigerinella siphonifera* (d'Orbigny). *Paleobiology* **23**, 33-62.
- Huber M. (2008) A hotter Greenhouse? *Science* (80-.). **321**, 353-354.
- Huber M. (2009) Climate change: Snakes tell a torrid tale. *Nature* **457**, 669-671.
- Huber M., Brinkhuis H., Stickley C. E., Döös K., Sluijs A., Warnaar J., Schellenberg S. A. et Williams G. L. (2004) Eocene circulation of the Southern Ocean: Was Antarctica kept warm by subtropical waters? *Paleoceanography* **19**, 1-12.
- Huber M. et Caballero R. (2011) The early Eocene equable climate problem revisited. *Clim. Past* **7**, 603-633.
- Huber M. et Sloan C. (2000) Climatic responses to tropical sea surface temperature changes on a "greenhouse" Earth. *Paleoceanography* **15**, 443-450.
- Huber M. et Sloan L. C. (2001) Heat transport, deep waters, and thermal gradients: Coupled simulation of an Eocene greenhouse climate. *Geophys. Res. Lett.* **28**, 3481-3484.

- Huber M. et Sloan L. C. (1999) Warm climate transitions : A general circulation modeling study of the Late Paleocene Thermal Maximum (56 Ma). *J. Geophys. Res.* **104**, 16,633-16,655.
- Huguet C., Kim J. H., de Lange G. J., Sinninghe Damsté J. S. et Schouten S. (2009) Effects of long term oxic degradation on the U37K', TEX86 and BIT organic proxies. *Org. Geochem.* **40**, 1188-1194.
- Hutchinson D. K., de Boer A. M., Coxall H. K., Caballero R., Nilsson J. et Baatsen M. (2018) Climate sensitivity and meridional overturning circulation in the late Eocene using GFDL CM2.1. *Clim. Past* **14**, 789-810.
- Inglis G. N., Farnsworth A., Lunt D., Foster G. L., Hollis C. J., Pagani M., Jardine P. E., Pearson P. N., Markwick P., Galsworthy A. M. J., Raynham L., Taylor K. W. R. et Pancost R. D. (2015) Descent toward the Icehouse : Eocene sea surface cooling inferred from GDGT distributions. *Paleoceanography* **30**, 1000-1020.
- IPCC (2013) Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. In *Climate Change 2013 - The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (éd. Intergovernmental Panel on Climate Change). Cambridge University Press, Cambridge. p. 1029-1136.
- Ivany L. C., Lohmann K. C., Hasiuk F., Blake D. B., Glass A., Aronson R. B. et Moody R. M. (2008) Eocene climate record of a high southern latitude continental shelf: Seymour Island, Antarctica. *Geol. Soc. Am. Bull.* **120**, 659-678.
- Ivany L. C., Peters S. C., Wilkinson B. H., Lohmann K. C. et Reimer B. A. (2004) Composition of the early Oligocene ocean from coral stable isotope and elemental chemistry. *Geobiology* **2**, 97-106.
- Jasper J. P. et Hayes J. M. (1990) A carbon isotope record of CO₂ levels during the late Quaternary. *Nature* **347**, 462-464.
- Jasper J. P., Hayes J. M., Mix A. C. et Prahel F. G. (1994) Photosynthetic fractionation of ¹³C and concentrations of dissolved CO₂ in the central equatorial Pacific during the last 255,000 years. *Paleoceanography* **9**, 781-798.
- Jenkyns H. C., Schouten-Huibers L., Schouten S. et Sinninghe Damsté J. S. (2012) Warm Middle Jurassic-Early Cretaceous high-latitude sea-surface temperatures from the Southern Ocean. *Clim. Past* **8**, 215-225.
- Jin X., Liu C., Zhang H., Zhou C., Jiang X., Wu Z. et Xu J. (2018) Evolutionary driven of *Gephyrocapsa* coccolith isotopic vital effects over the past 400 ka. *Earth Planet. Sci. Lett.* **503**, 236-247.
- Jovane L., Florindo F., Coccioni R., Dinarès-Turell J., Marsili A., Monechi S., Roberts A. P. et Sprovieri M. (2007) The middle Eocene climatic optimum event in the Contessa Highway section, Umbrian Apennines, Italy. *Bull. Geol. Soc. Am.* **119**, 413-427.
- Juillet-Leclerc A. et Schmidt G. (2001) A calibration of the oxygen isotope paleothermometer of coral aragonite from *Porites*. *Geophys. Res. Lett.* **28**, 4135-4138.
- Kaiho K., Takeda K., Petrizzo M. R. et Zachos J. C. (2006) Anomalous shifts in tropical Pacific planktonic and benthic foraminiferal test size during the Paleocene–Eocene thermal

- maximum. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **237**, 456-464.
- Karner M. B., DeLong E. F. et Karl D. M. (2001) Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific Ocean. *Nature* **409**, 507-510.
- Katz A. (2017) Développement du thermomètre $\Delta 47$ appliqué aux coccolithes: de la calibration en laboratoire à l'applicabilité au registre sédimentaire. Thèse Université Paris Diderot, 1-245 .
- Katz A., Bonifacie M., Hermoso M., Cartigny P. et Calmels D. (2017) Laboratory-grown coccoliths exhibit no vital effect in clumped isotope ($\Delta 47$) composition on a range of geologically relevant temperatures. *Geochim. Cosmochim. Acta* **208**, 335-353.
- Katz M. E., Cramer B. S., Toggweiler J. R., Esmay G., Liu C., Miller K. G., Rosenthal Y., Wade B. S. et Wright J. D. (2011) Impact of Antarctic Circumpolar Current development on late Paleogene ocean structure. *Science* **332**, 1076-1079.
- Katz M. E., Miller K. G., Wright J. D., Wade B. S., Browning J. V., Cramer B. S. et Rosenthal Y. (2008) Stepwise transition from the Eocene greenhouse to the Oligocene icehouse. *Nat. Geosci.* **1**, 329-334.
- Kennett J. P. et Exon N. F. (2004) Paleooceanographic evolution of the Tasmanian Seaway and its climatic implications. *Cenozoic South. Ocean Tectonics, Sedimentation, Clim. Chang. Between Aust. Antarct.*, 345-367.
- Kennett J. et Shackleton N. (1976) Oxygen isotopic evidence for the development of the psychrosphere 38 Myr ago. *Nature* **260**, 513-515.
- Kent D. V et Muttoni G. (2008) Equatorial convergence of India and early Cenozoic climate trends. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **105**, 16065-16070.
- Kiehl J. T. et Shields C. A. (2013) Sensitivity of the Palaeocene-Eocene Thermal Maximum climate to cloud properties. *Philos. Trans. R. Soc. A Math. Phys. Eng. Sci.* **371**, 20130093-20130093.
- Kim J.-H., Schouten S., Hopmans E. C., Donner B. et Sinninghe Damsté J. S. (2008) Global sediment core-top calibration of the TEX86 paleothermometer in the ocean. *Geochim. Cosmochim. Acta* **72**, 1154-1173.
- Kim J. H., van der Meer J., Schouten S., Helmke P., Willmott V., Sangiorgi F., Koç N., Hopmans E. C. et Damsté J. S. S. (2010) New indices and calibrations derived from the distribution of crenarchaeal isoprenoid tetraether lipids: Implications for past sea surface temperature reconstructions. *Geochim. Cosmochim. Acta* **74**, 4639-4654.
- Kim J. H., Schouten S., Rodrigo-Gámiz M., Rampen S., Marino G., Huguet C., Helmke P., Buscail R., Hopmans E. C., Pross J., Sangiorgi F., Middelburg J. B. M. et Sinninghe Damsté J. S. (2015) Influence of deep-water derived isoprenoid tetraether lipids on the TEX86H paleothermometer in the Mediterranean Sea. *Geochim. Cosmochim. Acta* **150**, 125-141.
- Kim S.-T. et O'Neil J. R. (1997) Equilibrium and nonequilibrium oxygen isotope effects in synthetic carbonates. *Geochim. Cosmochim. Acta* **61**, 3461-3475.
- Kleidon A. (2007) Optimized stomatal conductance and the climate sensitivity to carbon

- dioxide. *Geophys. Res. Lett.* **34**, 2-5.
- Klochko K., Kaufman A. J., Yao W., Byrne R. H. et Tossell J. A. (2006) Experimental measurement of boron isotope fractionation in seawater. *Earth Planet. Sci. Lett.* **248**, 261-270.
- Konrad W., Roth-Nebelsick A. et Grein M. (2008) Modelling of stomatal density response to atmospheric CO₂. *J. Theor. Biol.* **253**, 638-658.
- Koziol A. . et Newton R. . (1995) Experimental determination of the reactions magnesite + quartz = enstatite + CO₂ and magnesite = periclase + CO₂, and enthalpies of formation of enstatite and magnesite. *Am. Mineral.* **80**, 1252-1260.
- Kroopnick P. M. (1985) The distribution of ¹³C of ΣCO₂ in the world oceans. *Deep Sea Res. Part A. Oceanogr. Res. Pap.* **32**, 57-84.
- Lagabrielle Y., Godd ris Y., Donnadieu Y., Malavieille J. et Suarez M. (2009) The tectonic history of Drake Passage and its possible impacts on global climate. *Earth Planet. Sci. Lett.* **279**, 197-211.
- Laws E. A., Popp B. N., Bidigare R. R., Kennicutt M. C. et Macko S. A. (1995) Dependence of phytoplankton carbon isotopic composition on growth rate and [CO₂]_{aq}: Theoretical considerations and experimental results. *Geochim. Cosmochim. Acta* **59**, 1131-1138.
- Lea D. W. (2014) *Elemental and Isotopic Proxies of Past Ocean Temperatures*. 2^e  d., Elsevier Ltd.
- Lea D. W., Mashiotta T. A. et Spero H. J. (1999) Controls on magnesium and strontium uptake in planktonic foraminifera determined by live culturing. *Geochim. Cosmochim. Acta* **63**, 2369-2379.
- Lear C. H., Bailey T. R., Pearson P. N., Coxall H. K. et Rosenthal Y. (2008) Cooling and ice growth across the Eocene-Oligocene transition. *Geology* **36**, 251-254.
- Lear C. H., Elderfield H. et Wilson P. A. (2000) Cenozoic Deep-Sea Temperatures and Global Ice Volumes from Mg/Ca in Benthic Foraminiferal Calcite. *Science* (80-.). **287**, 269-272.
- Lear C. H., Rosenthal Y. et Slowey N. (2002) Benthic foraminiferal Mg/Ca-paleothermometry: a revised core-top calibration. *Geochim. Cosmochim. Acta* **66**, 3375-3387.
- LeGrande A. N. et Schmidt G. A. (2006) Global gridded data set of the oxygen isotopic composition in seawater. *Geophys. Res. Lett.* **33**, L12604.
- Leininger S., Urich T., Schloter M., Schwark L., Qi J., Nicol G. W., Prosser J. I., Schuster S. C. et Schleper C. (2006) Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils. *Nature* **442**, 806-809.
- Lindzen R. . (1994) Climate dynamics and global change. *Ann. Rev. Fluid Mech* **26**, 353-378.
- Linnert C., Robinson S. A., Lees J. A., Bown P. R., Perez-Rodriguez I., Petrizzo M. R., Falzoni F., Littler K., Arz J. A. et Russell E. E. (2014) Evidence for global cooling in the Late Cretaceous. *Nat Commun* **5**, 4194.
- Liu X. Y., Gao Q., Han M. et Jin J. H. (2016) Estimates of late middle Eocene pCO₂ based on stomatal density of modern and fossil *Nageia* leaves. *Clim. Past* **12**, 241-253.

- Liu Z., He Y., Jiang Y., Wang H., Liu W., Bohaty S. M. et Wilson P. A. (2018) Transient temperature asymmetry between hemispheres in the Palaeogene Atlantic Ocean. *Nat. Geosci.* **11**, 656-660.
- Liu Z., Pagani M., Zinniker D., DeConto R., Huber M., Brinkhuis H., Shah S. R., Leckie R. M. et Pearson A. (2009) Global Cooling During the Eocene-Oligocene Climate Transition. *Science* (80-.). **323**, 1187-1190.
- Liu Z., Tuo S., Zhao Q., Cheng X. et Huang W. (2004) Deep-water Earliest Oligocene Glacial Maximum (EOGM) in South Atlantic. *Chinese Sci. Bull.* **49**, 2190.
- Livermore R., Hillenbrand C. D., Meredith M. et Eagles G. (2007) Drake Passage and Cenozoic climate: An open and shut case? *Geochemistry, Geophys. Geosystems* **8**, 1-11.
- Lohmann G. P. (1995) A model for variation in the chemistry of planktonic foraminifera due to secondary calcification and selective dissolution. *Paleoceanography* **10**, 445-457.
- Lopes dos Santos R. A., Prange M., Castañeda I. S., Schefuß E., Mulitza S., Schulz M., Niedermeyer E. M., Sinninghe Damsté J. S. et Schouten S. (2010) Glacial–interglacial variability in Atlantic meridional overturning circulation and thermocline adjustments in the tropical North Atlantic. *Earth Planet. Sci. Lett.* **300**, 407-414.
- Lunt D. J., Dunkley Jones T., Heinemann M., Huber M., LeGrande A., Winguth A., Loptson C., Marotzke J., Roberts C. D., Tindall J., Valdes P. et Winguth C. (2012) A model-data comparison for a multi-model ensemble of early Eocene atmosphere-ocean simulations: EoMIP. *Clim. Past* **8**, 1717-1736.
- Lunt D. J., Valdes P. J., Jones T. D., Ridgwell A., Haywood A. M., Schmidt D. N., Marsh R. et Maslin M. (2010) CO₂-driven ocean circulation changes as an amplifier of Paleocene-Eocene thermal maximum hydrate destabilization. *Geology* **38**, 875-878.
- Mackensen A. et Ehrmann W. U. (1992) Middle Eocene through Early Oligocene climate history and paleoceanography in the Southern Ocean: Stable oxygen and carbon isotopes from ODP Sites on Maud Rise and Kerguelen Plateau. *Mar. Geol.* **108**, 1-27.
- Marlowe I. T., Brassell S. C., Eglinton G. et Green J. C. (1990) Long-chain alkenones and alkyl alkenoates and the fossil coccolith record of marine sediments. *Chem. Geol.* **88**, 349-375.
- Marlowe I. T., Brassell S. C., Eglinton G. et Green J. C. (1984) Long chain unsaturated ketones and esters in living algae and marine sediments. *Org. Geochem.* **6**, 135-141.
- Marshall B. J., Thunell R. C., Spero H. J., Henehan M. J., Lorenzoni L. et Astor Y. (2015) Morphometric and stable isotopic differentiation of *Orbulina universa* morphotypes from the Cariaco Basin, Venezuela. *Mar. Micropaleontol.* **120**, 46-64.
- Martínez-Botí M. A., Marino G., Foster G. L., Ziveri P., Henehan M. J., Rae J. W. B., Mortyn P. G. et Vance D. (2015) Boron isotope evidence for oceanic carbon dioxide leakage during the last deglaciation. *Nature* **518**, 219-222.
- Massana R., Murray A. E., Preston C. M. et Long E. F. D. E. (1997) Vertical Distribution and Phylogenetic Characterization of Marine Planktonic Archaea in the Santa Barbara Channel. *Appl. Environ. Microbiol.* **63**, 50-56.
- McAnena A., Flögel S., Hofmann P., Herrle J. O., Griesand A., Pross J., Talbot H. M.,

- Rethemeyer J., Wallmann K. et Wagner T. (2013) Atlantic cooling associated with a marine biotic crisis during the mid-Cretaceous period. *Nat. Geosci.* **6**, 558-561.
- McClelland H., Bruggeman J., Hermoso M. et Rickaby R. E. M. (2017) The origin of carbon isotope vital effects in coccolith calcite. *Nat. Commun.* **8**, 1-16.
- McClelland H. L. O., Barbarin N., Beaufort L., Hermoso M., Ferretti P., Greaves M. et Rickaby R. E. M. (2016) Calcification response of a key phytoplankton family to millennial-scale environmental change. *Sci. Rep.* **6**, 34263.
- McCrea J. M. (1950) On the isotopic chemistry of carbonates and a paleotemperature scale. *J. Chem. Phys.* **18**, 849-857.
- McElwain J. C. (1998) Do fossil plants signal the paleoatmospheric CO₂ concentration in the geological past? *Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci.* **353**, 83-96.
- Medina-Elizalde M., Lea D. W. et Fantle M. S. (2008) Implications of seawater Mg/Ca variability for Plio-Pleistocene tropical climate reconstruction. *Earth Planet. Sci. Lett.* **269**, 584-594.
- Miller K. G., Browning J. V., Aubry M. P., Wade B. S., Katz M. E., Kulpecz A. A. et Wright J. D. (2008) Eocene-Oligocene global climate and sea-level changes: St. Stephens Quarry, Alabama. *Bull. Geol. Soc. Am.* **120**, 34-53.
- Miller K. G., Wright J. D. et Fairbanks R. G. (1991) Unlocking the Ice House: Oligocene-Miocene oxygen isotopes, eustasy, and margin erosion. *J. Geophys. Res.* **96**, 6829-6848.
- Minoletti F., Hermoso M. et Gressier V. (2009) Separation of sedimentary micron-sized particles for palaeoceanography and calcareous nannoplankton biogeochemistry. *Nat. Protoc.* **4**, 14-24.
- Montañez I. P. et Poulsen C. J. (2013) The Late Paleozoic Ice Age: An evolving paradigm. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **41**, 629-656.
- Moore J. K., Abbott M. R. et Richman J. G. (1999) Location and dynamics of the Antarctic Polar Front from satellite sea surface temperature data. *J. Geophys. Res. Ocean.* **104**, 3059-3073.
- Morard R., Quillévéré F., Escarguel G., Ujiie Y., de Garidel-Thoron T., Norris R. D. et de Vargas C. (2009) Morphological recognition of cryptic species in the planktonic foraminifer *Orbulina universa*. *Mar. Micropaleontol.* **71**, 148-165.
- Müller C. (1983) BIOSTRATIGRAPHIC AND PALEOENVIRONMENTAL INTERPRETATION OF THE GOBAN SPUR REGION BASED ON A STUDY OF CALCAREOUS NANNOPLANKTON. *Initial Reports Deep Sea Drill. Proj.* **80**, 573-599.
- Muller P. J., Kirst G., Ruhland G., von Storch I. et Rosell-Mele A. (1998) Calibration of the alkenone paleotemperature index UK'37 based on core-tops from the eastern South Atlantic and the global ocean (60 degrees N-60 degrees S). *Geochim. Cosmochim. Acta* **62**, 1757-1772.
- Muza J. P., Williams D. F. et Wise S. W. (1983) Paleogene Oxygen Record for Deep Sea Drilling Project Sites 511 and 512, Subantarctic South Atlantic Ocean: Paleotemperatures,

- Paleoceanographic Changes, and the Eocene/Oligocene Boundary Event. In Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 71 U.S. Government Printing Office. p. 409-422.
- National Research Council (2011) *Understanding Earth ' s Deep Past : Lessons for Our Climate Future.*,
- Nehrke G., Keul N., Langer G., De Nooijer L. J., Bijma J. et Meibom A. (2013) A new model for biomineralization and trace-element signatures of Foraminifera tests. *Biogeosciences* **10**, 6759-6767.
- Nicolo M. J., Dickens G. R., Hollis C. J. et Zachos J. C. (2007) Multiple early Eocene hyperthermals: Their sedimentary expression on the New Zealand continental margin and in the deep sea. *Geology* **35**, 699-702.
- Noireaux J., Mavromatis V., Gaillardet J., Schott J., Montouillout V., Louvat P., Rollion-Bard C. et Neuville D. R. (2015) Crystallographic control on the boron isotope paleo-pH proxy. *Earth Planet. Sci. Lett.* **430**, 398-407.
- de Nooijer L. J., Toyofuku T. et Kitazato H. (2009) Foraminifera promote calcification by elevating their intracellular pH. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **106**, 15374-15378.
- Numberger L., Hemleben C., Hoffmann R., Mackensen A., Schulz H., Wunderlich J. M. et Kucera M. (2009) Habitats, abundance patterns and isotopic signals of morphotypes of the planktonic foraminifer *Globigerinoides ruber* (d'Orbigny) in the eastern Mediterranean Sea since the Marine Isotopic Stage 12. *Mar. Micropaleontol.* **73**, 90-104.
- Nürnberg D., Bijma J. et Hemleben C. (1996) Assessing the reliability of magnesium in foraminiferal calcite as a proxy for water mass temperatures. *Geochim. Cosmochim. Acta* **60**, 803-814.
- O'Neil J. R., Clayton R. N. et Mayeda T. K. (1969) Oxygen isotope fractionation in divalent metal carbonates. *J. Chem. Phys.* **51**, 5547-5558.
- Okada H. et McIntyre A. (1979) Seasonal distribution of modern coccolithophores in the western North Atlantic Ocean. *Mar. Biol.* **54**, 319-328.
- Olsson R. K., Hemleben C., Huber B. et Berggren W. A. (2006) Taxonomy, biostratigraphy, and phylogeny of Eocene *Globigerina*, *Globoturbotalita*, *Subbotina*, *Turbotalita*. , 111-168.
- Oomori T., Kaneshima H., Maezato Y. et Kitano Y. (1987) Distribution coefficient of Mg²⁺ ions between calcite and solution at 10-50°C. *Mar. Chem.* **20**, 327-336.
- Pagani M. (2014) *Biomarker-Based Inferences of Past Climate: The Alkenone pCO₂ Proxy.* 2^e éd., Elsevier Ltd.
- Pagani M., Arthur M. A. et Freeman K. H. (1999a) Miocene evolution of atmospheric carbon dioxide. *Paleoceanography* **14**, 273-292.
- Pagani M., Freeman K. et Arthur M. (1999b) A Late Miocene atmospheric CO₂ concentrations and expansion of C4 grasses. *Science* (80-.). **285**, 876-879.
- Pagani M., Huber M., Liu Z., Bohaty S. M., Henderiks J., Sijp W., Krishnan S. et DeConto R. M. (2011) The Role of Carbon Dioxide During the Onset of Antarctic Glaciation. *Science*

(80-). **334**, 1261-1264.

Pagani M., Huber M. et Sageman B. (2014) *Greenhouse Climates*. 6^e éd., Elsevier Ltd.

Pagani M., Zachos J. C., Freeman K. H., Tipple B. et Bohaty S. (2005) Marked decline in atmospheric carbon dioxide concentrations during the Paleogene. *Science* **309**, 600-603.

Pälike H., Lyle M. W., Nishi H., Raffi I., Ridgwell A., Gamage K., Klaus A., Acton G., Anderson L., Backman J., Baldauf J., Beltran C., Bohaty S. M., Bown P., Busch W., Channell J. E. T., Chun C. O. J., Delaney M., Dewangan P., Dunkley Jones T., Edgar K. M., Evans H., Fitch P., Foster G. L., Gussone N., Hasegawa H., Hathorne E. C., Hayashi H., Herrle J. O., Holbourn A., Hovan S., Hyeong K., Iijima K., Ito T., Kamikuri S., Kimoto K., Kuroda J., Leon-Rodriguez L., Malinverno A., Moore Jr T. C., Murphy B. H., Murphy D. P., Nakamura H., Ogane K., Ohneiser C., Richter C., Robinson R., Rohling E. J., Romero O., Sawada K., Scher H., Schneider L., Sluijs A., Takata H., Tian J., Tsujimoto A., Wade B. S., Westerhold T., Wilkens R., Williams T., Wilson P. a., Yamamoto Y., Yamamoto S., Yamazaki T. et Zeebe R. E. (2012) A Cenozoic record of the equatorial Pacific carbonate compensation depth. *Nature* **488**, 609-614.

Pälike H., Norris R. D., Herrle J. O., Wilson P. A., Coxall H. K., Lear C. H., Shackleton N. J., Tripathi A. K. et Wade B. S. (2006) The heartbeat of the Oligocene climate system. *Science* **314**, 1894-8.

Palmer A. M. R., Pearson P. N., Cobb S. J., Palmer M. R., Pearson P. N. et Cobb S. J. (2018) Reconstructing Past Ocean pH-Depth Profiles. *Science* (80-). **282**, 1468-1471.

Party S. S. (1983a) Site 511. In *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 71 Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*. U.S. Government Printing Office.

Party S. S. (1983b) Site 516: Rio Grande Rise. In *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 72 U.S. Government Printing Office*.

Party S. S. (1985) Site 549. In *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 80 U.S. Government Printing Office*. p. 123-250.

Party S. S. (1988a) Site 689. In *Proceedings of the Ocean Drilling Program, 113 Initial Reports* (éd. P. . Barker et J. P. Kennett). *Proceedings of the Ocean Drilling Program. Ocean Drilling Program*. p. 301-343.

Party S. S. (1988b) Site 690. In *Proceedings of the Ocean Drilling Program, 113 Initial Reports* (éd. P. . Barker et J. P. Kennett). *Proceedings of the Ocean Drilling Program. Ocean Drilling Program*. p. 183-298.

Party S. S. (1993) Site 865. In *Proceedings of the Ocean Drilling Program, 143 Initial Reports* *Ocean Drilling Program*. p. 301-343.

Party S. S. (1995a) Site 925. In *Proceedings of the Ocean Drilling Program, 154 Initial Reports* *Ocean Drilling Program*. p. 55-152.

Party S. S. (1995b) Site 929. In *Proceedings of the Ocean Drilling Program, 154 Initial Reports* *Ocean Drilling Program*. p. 337-417.

Pearson P. N. (2012) Oxygen Isotopes in Foraminifera : Overview and Historical Review. *Paleontol. Soc. Pap.* **18**, 1-38.

- Pearson P. N., Ditchfield P. W., Singano J., Harcourt-Brown K. G., Nicholas C. J., Olsson R. K., Shackleton N. J. et Hall M. A. (2001) Warm tropical sea surface temperatures in the Late Cretaceous and Eocene epochs. *Nature* **413**, 481-487.
- Pearson P. N., van Dongen B. E., Nicholas C. J., Pancost R. D., Schouten S., Singano J. M. et Wade B. S. (2007) Stable warm tropical climate through the Eocene Epoch. *Geology* **35**, 211-214.
- Pearson P. N., Foster G. L. et Wade B. S. (2009) Atmospheric carbon dioxide through the Eocene–Oligocene climate transition. *Nature* **461**, 1110-1113.
- Pearson P. N., McMillan I. K., Wade B. S., Jones T. D., Coxall H. K., Bown P. R. et Lear C. H. (2008) Extinction and environmental change across the Eocene-Oligocene boundary in Tanzania. *Geology* **36**, 179-182.
- Pearson P. N. et Palmer M. R. (2000) Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. *Nature* **406**, 695-699.
- Pearson P. N. et Palmer M. R. (1999) Middle Eocene Seawater pH and Atmospheric Carbon Dioxide Concentrations. *Science* (80-.). **284**, 1824-1826.
- Pearson P. N., Shackleton N. et Hall M. (1993) Stable Isotope Paleoecology Of Middle Eocene Planktonic Foraminifera And Multi-Species Isotope Stratigraphy , DSDP Site 523 , South Atlantic. *J. Foraminifer. Res.* **23**, 123-140.
- Peral M., Daëron M., Blamart D., Bassinot F., Dewilde F., Smialkowski N., Isguder G., Bonnin J., Jorissen F., Kissel C., Michel E., Vázquez Riveiros N. et Waelbroeck C. (2018) Updated calibration of the clumped isotope thermometer in planktonic and benthic foraminifera. *Geochim. Cosmochim. Acta* **239**, 1-16.
- Persico D. et Villa G. (2004) Eocene-Oligocene calcareous nannofossils from Maud Rise and Kerguelen Plateau (Antarctica): Paleoecological and paleoceanographic implications. *Mar. Micropaleontol.* **52**, 153-179.
- Petersen S. V. et Schrag D. P. (2015) Antarctic ice growth before and after the Eocene-Oligocene transition: New estimates from clumped isotope paleothermometry. *Paleoceanography* **30**, 1305-1317.
- Pierrehumbert R. T. (1995) Thermostats, Radiator Fins, and the Local Runaway Greenhouse. *J. Atmos. Sci.* **52**, 1784-1806.
- Plancq J., Grossi V., Henderiks J., Simon L. et Mattioli E. (2012) Alkenone producers during late Oligocene-early Miocene revisited. *Paleoceanography* **27**, 1-12.
- Plancq J., Mattioli E., Pittet B., Simon L. et Grossi V. (2014) Productivity and sea-surface temperature changes recorded during the late Eocene-early Oligocene at DSDP Site 511 (South Atlantic). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **407**, 34-44.
- Pollard D. et DeConto R. M. (2005) Hysteresis in Cenozoic Antarctic ice-sheet variations. *Glob. Planet. Change* **45**, 9-21.
- Popp B. N., Kenig F., Wakeham S. G., Laws E. A. et Bidigare R. R. (1998a) Does growth rate affect ketone unsaturation and intracellular carbon isotopic variability in *Emiliana huxleyi*? *Paleoceanography* **13**, 35-41.

- Popp B. N., Laws E. A., Bidigare R. R., Dore J. E., Hanson K. L. et Wakeham S. G. (1998b) Effect of Phytoplankton Cell Geometry on Carbon Isotopic fractionation. *Geochim. Cosmochim. Acta* **62**, 69-77.
- Pörtner H. O. (2008) Ecosystem effects of ocean acidification in times of ocean warming: A physiologist's view. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **373**, 203-217.
- Prahl F. G., Muehlhausen L. a et Zahnle D. L. (1988) Further evaluation of long-chain alkenones as indicators of paleoceanographic conditions. *Geochim. Cosmochim. Acta* **52**, 2303-2310.
- Prentice K., Jones T. D., Lees J., Young J., Bown P., Langer G. et Fearn S. (2014) Trace metal (Mg/Ca and Sr/Ca) analyses of single coccoliths by Secondary Ion Mass Spectrometry. *Geochim. Cosmochim. Acta* **146**, 90-106.
- Price G. D. et Passey B. H. (2013) Dynamic polar climates in a greenhouse world: Evidence from clumped isotope thermometry of early cretaceous belemnites. *Geology* **41**, 923-926.
- Pujol C. (1983) Cenozoic Planktonic Foraminiferal Biostratigraphy of the Southwestern Atlantic (Rio Grande Rise): Deep Sea Drilling Project Leg 72. Initial Reports Deep Sea Drill. Proj. **72**, 623-673.
- Pujos A. (1987) Late Eocene to Pleistocene Medium-Sized and Small-Sized " Reticulofenestrads " ..
- Rae J. W. B., Foster G. L., Schmidt D. N. et Elliott T. (2011) Boron isotopes and B/Ca in benthic foraminifera: Proxies for the deep ocean carbonate system. *Earth Planet. Sci. Lett.* **302**, 403-413.
- Raitzsch M. et Hönisch B. (2013) Cenozoic boron isotope variations in benthic foraminifers. *Geology* **41**, 591-594.
- Rausch S., Böhm F., Bach W., Klügel A. et Eisenhauer A. (2013) Calcium carbonate veins in ocean crust record a threefold increase of seawater Mg/Ca in the past 30 million years. *Earth Planet. Sci. Lett.* **362**, 215-224.
- Regenberg M., Steph S., Nürnberg D., Tiedemann R. et Garbe-Schönberg D. (2009) Calibrating Mg/Ca ratios of multiple planktonic foraminiferal species with $\delta^{18}\text{O}$ -calcification temperatures: Paleothermometry for the upper water column. *Earth Planet. Sci. Lett.* **278**, 324-336.
- Renard M. (1984) Géochimie des carbonates pélagiques : Mise en évidence des fluctuations de la composition des eaux océaniques depuis 140 Ma. Thèse Université Pierre et Marie Curie, 1-344.
- Richey J. N., Hollander D. J., Flower B. P. et Eglinton T. I. (2011) Merging late Holocene molecular organic and foraminiferal-based geochemical records of sea surface temperature in the Gulf of Mexico. *Paleoceanography* **26**, 1-12.
- Rickaby R. E. M., Henderiks J. et Young J. N. (2010) Perturbing phytoplankton: response and isotopic fractionation with changing carbonate chemistry in two coccolithophore species. *Clim. Past* **6**, 771-785.
- Ridgwell A. (2005) A Mid Mesozoic Revolution in the regulation of ocean chemistry. *Mar.*

- Geol. **217**, 339-357.
- Rink S., Kühl M., Bijma J. et Spero H. J. (1998) Microsensor studies of photosynthesis and respiration in the symbiotic foraminifer *Orbulina universa*. *Mar. Biol.* **131**, 583-595.
- Roberts C. D., LeGrande A. N. et Tripathi A. K. (2009) Climate sensitivity to Arctic seaway restriction during the early Paleogene. *Earth Planet. Sci. Lett.* **286**, 576-585.
- Rosell-Melé A., Eglinton G., Pflaumann U. et Sarnthein M. (1995) Atlantic core-top calibration of the U37K index as a sea-surface palaeotemperature indicator. *Geochim. Cosmochim. Acta* **59**, 3099-3107.
- Rosenthal Y. et Boyle E. A. (1993) Factors controlling the fluoride content of planktonic foraminifera: An evaluation of its paleoceanographic applicability. *Geochim. Cosmochim. Acta* **57**, 335-346.
- Rosenthal Y., Lohmann G. P., Lohmann K. C. et Sherrell R. M. (2000) Incorporation and Preservation of Mg in *Globigerinoides sacculifer*: Implications for Reconstructing the Temperature and $18\text{O}/16\text{O}$ of Seawater. *Paleoceanography* **15**, 135-145.
- Roth P. H., Mullin M. M. et Berger W. H. (1975) Coccolith sedimentation by fecal pellets: laboratory experiment and field observations. *Geol. Soc. Am. Bull.* **86** (8), 1079-84.
- Rousselle G., Beltran C., Sicre M. A., Raffi I. et De Rafélis M. (2013) Changes in sea-surface conditions in the Equatorial Pacific during the middle Miocene-Pliocene as inferred from coccolith geochemistry. *Earth Planet. Sci. Lett.* **361**, 412-421.
- Royer D. L. (2013) *Atmospheric CO₂ and O₂ During the Phanerozoic: Tools, Patterns, and Impacts*. 2^e éd., Elsevier Ltd.
- Royer D. L., Wing S. L., Beerling D. J., Jolley D. W., Koch P. L., Hickey L. J. et Berner R. A. (2001) Paleobotanical Evidence for Near Present-Day Levels of Atmospheric CO₂ During Part of the Tertiary. *Science* (80-.). **292**, 2310-2313.
- Rundgren M. et Beerling D. (2003) Fossil leaves: Effective bioindicators of ancient CO₂ levels? *Geochemistry, Geophys. Geosystems* **4**, 1-5.
- Rundgren M., Björck S. et Hammarlund D. (2005) Last interglacial atmospheric CO₂ changes from stomatal index data and their relation to climate variations. *Glob. Planet. Change* **49**, 47-62.
- Sagoo N., Valdes P. J., Flecker R. et Gregoire L. J. (2013) The Early Eocene equable climate problem: can perturbations of climate model parameters identify possible solutions? *Philos. Trans. A. Math. Phys. Eng. Sci.* **371**, 20130123.
- Sato T., Yuguchi S., Takayama T. et Kameo K. (2004) Drastic change in the geographical distribution of the cold-water nannofossil *Coccolithus pelagicus* (Wallich) Schiller at 2.74 Ma in the late Pliocene, with special reference to glaciation in the Arctic Ocean. *Mar. Micropaleontol.* **52**, 181-193.
- Schauble E. A., Ghosh P. et Eiler J. M. (2006) Preferential formation of ^{13}C - ^{18}O bonds in carbonate minerals, estimated using first-principles lattice dynamics. *Geochim. Cosmochim. Acta* **70**, 2510-2529.
- Schiebel R. et Hemleben C. (2005) Modern planktic foraminifera. *Palaontologische Zeitschrift*

79, 135-148.

- Schiebel R., Zeltner A., Treppke U. F., Waniek J. J., Bollmann J., Rixen T. et Hemleben C. (2004) Distribution of diatoms, coccolithophores and planktic foraminifers along a trophic gradient during SW monsoon in the Arabian Sea. *Mar. Micropaleontol.* **51**, 345-371.
- Schouten S., Hopmans E. C., Schefuss E. et Sinninghe Damsté J. S. (2002) Distributional variations in marine crenarchaeotal membrane lipids: A new tool for reconstructing ancient sea water temperatures? *Earth Planet. Sci. Lett.* **204**, 265-274.
- Schumacher S. et Lazarus D. (2004) Regional differences in pelagic productivity in the late Eocene to early Oligocene - A comparison of southern high latitudes and lower latitudes. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **214**, 243-263.
- Sexton P. F., Wilson P. A. et Pearson P. N. (2006) Microstructural and geochemical perspectives on planktic foraminiferal preservation: "Glassy" versus "Frosty". *Geochemistry, Geophys. Geosystems* **7**, n/a-n/a.
- Shackleton N. J. (1974) Attainment of isotopic equilibrium between ocean water and the benthonic foraminifera genus *Uvigerina*: Isotopic changes in the ocean during the last glacial. *Colloq. Int. du C.N.R.S.* **219**, 203-210.
- Shackleton N. J. et Kennett J. P. (1975) Paleotemperature history of the Cenozoic and the initiation of antarctic glaciation : oxygen and carbon isotope analyses in DSDP sites 277, 279 and 281. Initial reports Deep Sea Drill. Proj. **29**, 743-755.
- Shellito C. J., Sloan L. C. et Huber M. (2003) Climate model sensitivity to atmospheric CO₂ levels in the Early-Middle Paleogene. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **193**, 113-123.
- Shevenell A. E., Kennett J. P. et Lea D. W. (2008) Middle Miocene ice sheet dynamics, deep-sea temperatures, and carbon cycling: A Southern Ocean perspective. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* **9**, n/a-n/a.
- Shevenell A. E., Kennett J. P. et Lea D. W. (2004) Middle Miocene Southern Ocean cooling and antarctic cryosphere expansion. *Science* (80-.). **305**, 1766-1770.
- Sicre M. A., Jacob J., Ezat U., Rousse S., Kissel C., Yiou P., Eiriksson J., Knudsen K. L., Jansen E. et Turon J. L. (2008) Decadal variability of sea surface temperatures off North Iceland over the last 2000 years. *Earth Planet. Sci. Lett.* **268**, 137-142.
- Sicre M. A., Ternois Y., Miquel J.-C. et Marty J.-C. (1999) Alkenones in the Northwestern Mediterranean sea: interannual variability and vertical transfer. *Geophys. Res. Lett.* **26**, 1735-1738.
- Sijp W. P. et England M. H. (2015) The effect of low ancient greenhouse climate temperature gradients on the ocean's overturning circulation. *Clim. Past Discuss.* **11**, 4787-4810.
- Sikes E. L., Farrington J. W. et Keigwin L. D. (1991) Use of the alkenone unsaturation ratio U_{37k} to determine past sea surface temperatures: core-top SST calibrations and methodology considerations. *Earth Planet. Sci. Lett.* **104**, 36-47.
- Sikes E. L. et Sicre M.-A. (2002) Relationship of the tetra-unsaturated C₃₇ alkenone to salinity and temperature: Implications for paleoproxy applications. *Geochemistry, Geophys.*

- Geosystems **3**, 1-11.
- Sloan L. C. et Barron E. J. (1990) Equable Climates During Earth History. *Geology* **18**, 489-492.
- Sloan L. C. et Rea D. K. (1995) Atmospheric carbon dioxide and early Eocene climate: A general circulation modeling sensitivity study. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **119**, 275-292.
- Sloan L. C., Walker J. C. et Moore T. C. (1995) Possible role of oceanic heat transport in early Eocene climate. *Paleoceanography* **10**, 347-56.
- Sluijs A., Zeebe R., Bijl P. et Bohaty S. (2013) A middle Eocene carbon cycle conundrum. *Nat. Geosci.* **6**, 429-434.
- van der Smissen J. H. et Rullkotter J. (1996) Organofacies Variations in Sediments from the Continental Slope and Rise of the New Jersey Continental Margin (Sites 903 and 905). In *Proceedings of the Ocean Drilling Program, 150 Scientific Results Ocean Drilling Program*. p. 329-344.
- Smith R. W., Bianchi T. S. et Li X. (2012) A re-evaluation of the use of branched GDGTs as terrestrial biomarkers: Implications for the BIT Index. *Geochim. Cosmochim. Acta* **80**, 14-29.
- Snyder S. W. et Waters V. J. (1983) CENOZOIC PLANKTONIC FORAMINIFERAL BIOSTRATIGRAPHY OF THE GOBAN SPUR REGION, DEEP SEA DRILLING PROJECT LEG 80. *Initial Reports Deep Sea Drill. Proj.*, 439-472.
- Sonzogni C., Bard E. et Rostek F. (1998) Tropical sea surface temperature during the last glacial period: A view based on alkenones in Indian Ocean sediments. *Quat. Sci. Rev.* **17**, 1185-1201.
- Sonzogni C., Bard E., Rostek F., Lafont R., Rosell-Mele A. et Eglinton G. (1997) Core-top calibration of the alkenone index vs sea surface temperature in the Indian Ocean. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **44**, 1445-1460.
- Spang A., Hatzenpichler R., Brochier-Armanet C., Rattei T., Tischler P., Spieck E., Streit W., Stahl D. A., Wagner M. et Schleper C. (2010) Distinct gene set in two different lineages of ammonia-oxidizing archaea supports the phylum Thaumarchaeota. *Trends Microbiol.* **18**, 331-340.
- Spero H. J., Mielke K. M., Kalve E. M., Lea D. W. et Pak D. K. (2003) Multispecies approach to reconstructing eastern equatorial Pacific thermocline hydrography during the past 360 kyr. *Paleoceanography* **18**.
- Spofforth D. J. A., Agnini C., Pälike H., Rio D., Fornaciari E., Giusberti L., Luciani V., Lanci L. et Muttoni G. (2010) Organic carbon burial following the middle Eocene climatic optimum in the central western Tethys. *Paleoceanography* **25**, 1-11.
- Spooner P. T., Guo W., Robinson L. F., Thiagarajan N., Hendry K. R., Rosenheim B. E. et Leng M. J. (2016) Clumped isotope composition of cold-water corals: A role for vital effects? *Geochim. Cosmochim. Acta* **179**, 123-141.
- Stap L. B., van de Wal R. S. W., de Boer B., Bintanja R. et Lourens L. J. (2017) The influence

- of ice sheets on temperature during the past 38 million years inferred from a one-dimensional ice sheet–climate model. *Clim. Past* **13**, 1243-1257.
- Steinthsordottir M., Porter A. S., Holohan A., Kunzmann L., Collinson M. et McElwain J. C. (2015) Fossil plant stomata indicate decreasing atmospheric CO₂ prior to the Eocene–Oligocene boundary. *Clim. Past Discuss.* **11**, 4985-5019.
- Stevenson E. I., Hermoso M., Rickaby R. E. M., Tyler J. J., Minoletti F., Parkinson I. J., Mokadem F. et Burton K. W. (2014) Controls on stable strontium isotope fractionation in coccolithophores with implications for the marine Sr cycle. *Geochim. Cosmochim. Acta* **128**, 225-235.
- Stoll H. M. (2005) Limited range of interspecific vital effects in coccolith stable isotopic records during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Paleoceanography* **20**, PA1007.
- Stone P. H. (1984) Feedbacks Between Dynamical Heat Fluxes. *Clim. Process. Clim. Sensit.* **29**, 6-17.
- Takahashi T., Sutherland S. C., Wanninkhof R., Sweeney C., Feely R. A., Chipman D. W., Hales B., Friederich G., Chavez F., Sabine C., Watson A., Bakker D. C. E., Schuster U., Metzl N., Yoshikawa-Inoue H., Ishii M., Midorikawa T., Nojiri Y., Körtzinger A., Steinhoff T., Hoppema M., Olafsson J., Arnarson T. S., Tilbrook B., Johannessen T., Olsen A., Bellerby R., Wong C. S., Delille B., Bates N. R. et de Baar H. J. W. (2009) Climatological mean and decadal change in surface ocean pCO₂, and net sea–air CO₂ flux over the global oceans. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **56**, 554-577.
- The international ocean discovery program (2013) *Illuminating Earth 's Past, Present, and Future.*,
- Thierstein H. R., Geitzenauer K. R., Molfino B. et Shackleton N. J. (1977) Global synchronicity of late Quaternary coccolith datum levels Validation by oxygen isotopes. *Geology* **5**, 400-404.
- Thomas D. J. et Bralower T. J. (2005) Sedimentary trace element constraints on the role of North Atlantic Igneous Province volcanism in late Paleocene-early Eocene environmental change. *Mar. Geol.* **217**, 233-254.
- Tierney J. E. (2014) Biomarker-Based Inferences of Past Climate: The TEX86 Paleotemperature Proxy. 2^e éd., Elsevier Ltd.
- Tierney J. E., Sinninghe Damsté J. S., Pancost R. D., Sluijs A. et Zachos J. C. (2017) Eocene temperature gradients. *Nat. Geosci.* **10**, 538-539.
- Tierney J. E. et Tingley M. P. (2015) A TEX86 surface sediment database and extended Bayesian calibration. *Sci. Data* **2**, 150029.
- Tindall J. C. et Haywood A. M. (2015) Modeling oxygen isotopes in the Pliocene: Large-scale features over the land and ocean. *Paleoceanography* **30**, 1183-1201.
- Tindall J., Flecker R., Valdes P., Schmidt D. N., Markwick P. et Harris J. (2010) Modelling the oxygen isotope distribution of ancient seawater using a coupled ocean-atmosphere GCM: Implications for reconstructing early Eocene climate. *Earth Planet. Sci. Lett.* **292**, 265-273.
- Toggweiler J. R. et Bjornsson H. (2000) Drake Passage and paleoclimate. *J. Quat. Sci.* **15**,

319-328.

- Tomczak M. et Godfrey J. S. (1994) *Regional Oceanography: An Introduction.*,
- Toyofuku T., Kitazato H., Kawahata H., Tsuchiya M. et Nohara M. (2000) Evaluation of Mg/Ca thermometry in foraminifera: Comparison of experimental results and measurements in nature. *Paleoceanography* **15**, 456-464.
- Tremblin M., Hermoso M. et Minoletti F. (2016) Equatorial heat accumulation as a long-term trigger of permanent Antarctic ice sheets during the Cenozoic. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **113**, 11782-11787.
- Tripati A., Backman J., Elderfield H. et Ferretti P. (2005) Eocene bipolar glaciation associated with global carbon cycle changes. *Nature* **436**, 341-346.
- Tripati A. et Darby D. (2018) Evidence for ephemeral middle Eocene to early Oligocene Greenland glacial ice and pan-Arctic sea ice. *Nat. Commun.* **9**, 1-11.
- Tripati A. K., Delaney M. L., Zachos J. C., Anderson L. D., Kelly D. C. et Elderfield H. (2003) Tropical sea-surface temperature reconstruction for the early Paleogene using Mg/Ca ratios of planktonic foraminifera. *Paleoceanography* **18**, 1101.
- Tripati A. K., Eagle R. A., Thiagarajan N., Gagnon A. C., Bauch H., Halloran P. R. et Eiler J. M. (2010) ^{13}C - ^{18}O isotope signatures and «clumped isotope» thermometry in foraminifera and coccoliths. *Geochim. Cosmochim. Acta* **74**, 5697-5717.
- Tripati A. K. et Elderfield H. (2004) Abrupt hydrographic changes in the equatorial Pacific and subtropical Atlantic from foraminiferal Mg/Ca indicate greenhouse origin for the thermal maximum at the Paleocene-Eocene Boundary. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* **5**, 1-11.
- Tripati A. et Zachos J. (2002) Late Eocene tropical sea surface temperatures: A perspective from Panama. *Paleoceanography* **17**, 1-13.
- Turner J. T. (2002) Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquat. Microb. Ecol.* **27**, 57-102.
- Tyrrell T. et Zeebe R. E. (2004) History of carbonate ion concentration over the last 100 million years. *Geochim. Cosmochim. Acta* **68**, 3521-3530.
- Uchikawa J., Penman D. E., Zachos J. C. et Zeebe R. E. (2015) Experimental evidence for kinetic effects on B/Ca in synthetic calcite: Implications for potential $\text{B}(\text{OH})_4^-$ and $\text{B}(\text{OH})_3$ incorporation. *Geochim. Cosmochim. Acta* **150**, 171-191.
- Urey H. C., Lowenstam H. A., Epstein S. et McKinney C. R. (1951) Measurement of paleotemperatures and temperatures of the Upper Cretaceous of England, Denmark, and the southeastern United States. *Geol. Soc. Am. Bull.* **62**, 399.
- Valdes P. (2011) Built for stability. *Nat. Geosci.* **4**, 414-416.
- de Vargas C., Norris R., Zaninetti L., Gibb S. W. et Pawlowski J. (1999) Molecular evidence of cryptic speciation in planktonic foraminifers and their relation to oceanic provinces. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **96**, 2864-2868.
- Villanueva J., Flores J. A. et Grimalt J. O. (2002) A detailed comparison of the Uk'37 and

- coccolith records over the past 290 kyears: Implications to the alkenone paleotemperature method. *Org. Geochem.* **33**, 897-905.
- Volkman J. K., Barrerr S. M., Blackburn S. I. et Sikes E. L. (1995) Alkenones in *Gephyrocapsa oceanica*: Implications for studies of paleoclimate. *Geochim. Cosmochim. Acta* **59**, 513-520.
- Volkman J. K., Eglinton G., Corner E. D. S. et Sargent J. R. (1980) Novel unsaturated straight-chain C₃₇C₃₉ methyl and ethyl ketones in marine sediments and a coccolithophore *Emiliana huxleyi*. *Phys. Chem. Earth* **12**, 219-227.
- Wade B. S., Houben A. J. P., Quaijtaal W., Schouten S., Rosenthal Y., Miller K. G., Katz M. E., Wright J. D. et Brinkhuis H. (2012) Multiproxy record of abrupt sea-surface cooling across the Eocene-Oligocene transition in the Gulf of Mexico. *Geology* **40**, 159-162.
- Watkins J. M., Hunt J. D., Ryerson F. J. et DePaolo D. J. (2014) The influence of temperature, pH, and growth rate on the $\delta^{18}\text{O}$ composition of inorganically precipitated calcite. *Earth Planet. Sci. Lett.* **404**, 332-343.
- Weber J. et Woodhead P. (1970) Carbon and oxygen isotope fractionation in the skeletal carbonate of reef-building corals. *Chem. Geol.* **6**, 93-117.
- Wei W. et Wise S. W. (1989) Paleogene calcareous nannofossil magnetobiochronology: Results from South Atlantic DSDP Site 516. *Mar. Micropaleontol.* **14**, 119-152.
- Weijers J. W. H., Schouten S., Spaargaren O. C. et Sinninghe Damsté J. S. (2006) Occurrence and distribution of tetraether membrane lipids in soils: Implications for the use of the TEX₈₆ proxy and the BIT index. *Org. Geochem.* **37**, 1680-1693.
- Weiner S. (2003) An Overview of Biomineralization Processes and the Problem of the Vital Effect. *Rev. Mineral. Geochemistry* **54**, 1-29.
- Wing S. L. et Greenwood D. R. (1993) Fossils and fossil climate: the case for equable continental interiors in the Eocene. *Philos. Trans. R. Soc. London B* **341**, 243-252.
- Winguth A. M. E., Thomas E. et Winguth C. (2012) Global decline in ocean ventilation, oxygenation, and productivity during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum: Implications for the benthic extinction. *Geology* **40**, 263-266.
- Winguth A., Shellito C., Shields C. et Winguth C. (2010) Climate response at the paleocene-eocene thermal maximum to greenhouse gas forcing-a model study with CCSM3. *J. Clim.* **23**, 2562-2584.
- Winter A., Reiss Z. et Luz B. (1979) Distribution of living coccolithophore assemblages in the Gulf of Elat ('Aqaba). *Mar. Micropaleontol.* **4**, 197-223.
- Wolfe J. A. (1995) Paleoclimatic estimates from tertiary leaf assemblages. *Earth Planet. Sci. Lett.*
- Woodward F. I. (1987) Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. *Nature* **327**, 617-618.
- Young J. R., Geisen M., Cros L., Kleijne A., Sprengel C., Probert I. et Østergaard J. (2003) A guide to extant coccolithophore taxonomy. *J. Nannoplankt. Res.*, 125.

- Zachos J. C., Arthur M. a, Pearson P. N. et Ditchfield P. (2002) Tropical temperatures in greenhouse episodes. *Nature* **419**.
- Zachos J. C., Dickens G. R. et Zeebe R. E. (2008) An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* **451**, 279-283.
- Zachos J. C., McCarren H., Murphy B., Röhl U. et Westerhold T. (2010) Tempo and scale of late Paleocene and early Eocene carbon isotope cycles: Implications for the origin of hyperthermals. *Earth Planet. Sci. Lett.* **299**, 242-249.
- Zachos J. C., Quinn T. M. et Salamy K. a. (1996) High-resolution (10⁴years) deep-sea foraminiferal stable isotope records of the Eocene-Oligocene climate transition. *Paleoceanography* **11**, 251.
- Zachos J. C., Röhl U., Schellenberg S. a, Sluijs A., Hodell D. a, Kelly D. C., Thomas E., Nicolo M., Raffi I., Lourens L. J., McCarren H. et Kroon D. (2005) Rapid acidification of the ocean during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Science* **308**, 1611-1615.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E. et Billups K. (2001) Trends , Rhythms , and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science* (80-.). **292**, 686-693.
- Zanazzi A., Kohn M. J., MacFadden B. J. et Terry D. O. (2007) Large temperature drop across the Eocene-Oligocene transition in central North America. *Nature* **445**, 639-642.
- Zeebe R. E. (2012) History of Seawater Carbonate Chemistry, Atmospheric CO₂ , and Ocean Acidification. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **40**, 141-165.
- Zeebe R. E. et Wolf-Gladrow D. A. (2001) CO₂ in seawater: Equilibrium, Kinetics, Isotopes.,
- Zhang C. L., Pearson A., Li Y. L., Mills G. et Wiegel J. (2006) Thermophilic temperature optimum for crenarchaeol synthesis and its implication for archaeal evolution. *Appl. Environ. Microbiol.* **72**, 4419-4422.
- Zhang Y. G. et Liu X. (2018) Export Depth of the TEX 86 Signal. *Paleoceanogr. Paleoclimatology*, 666-671.
- Zhang Y. G., Pagani M., Liu Z., Bohaty S. M. et Deconto R. (2013) A 40-million-year history of atmospheric CO₂. *Philos. Trans. A Math. Phys. Eng. Sci.*
- Zhang Y. G., Pagani M. et Wang Z. (2016) Ring Index: A new strategy to evaluate the integrity of TEX86 paleothermometry. *Paleoceanography* **31**, 220-232.
- Zhang Y. G., Zhang C. L., Liu X. L., Li L., Hinrichs K. U. et Noakes J. E. (2011) Methane Index: A tetraether archaeal lipid biomarker indicator for detecting the instability of marine gas hydrates. *Earth Planet. Sci. Lett.* **307**, 525-534.
- Ziveri P., Stoll H., Probert I., Klaas C., Geisen M., Ganssen G. et Young J. (2003) Stable isotope « vital effects » in coccolith calcite. *Earth Planet. Sci. Lett.* **210**, 137-149.
- Ziveri P., Thoms S., Probert I., Geisen M. et Langer G. (2012) A universal carbonate ion effect on stable oxygen isotope ratios in unicellular planktonic calcifying organisms. *Biogeosciences* **9**, 1025-1032.
- Ziveri P., Thunell R. C. et Rio D. (1995) Export production of coccolithophores in an upwelling region: Results from San Pedro Basin, Southern California Borderlands. *Mar.*

Micropaleontol. **24**, 335-358.

Chapitre VIII :

Liste des figures et des tableaux

VIII. Liste des figures et des tableaux

Liste des figures

Introduction

Figure Introduction.1 : Image prise au Microscope électronique à balayage (MEB) d'une coccosphère de l'espèce de coccolithophoridé : *Gephyrocapsa oceanica*..... 13

Chapitre I

Figure I.1 : Equations de thermodépendances établies pour différents taxons actuels. Le décalage observé avec la calcite inorganique (Kim et O'Neil, 1997) représente « l'effet vital »..... 24

Figure I.2 : (A) Valeurs du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ actuels (surface). (B) Valeurs actuels de salinité (surface)..... 26

Figure I.3 : Comparaison entre Mg/Ca et température, pour la calcite inorganique (Oomori et al., 1987), les foraminifères benthiques néritiques (Toyofuku et al., 2000), l'espèce tropicale symbiotique *Globigerinoides sacculifer* (Nürnberg et al., 1996) et l'espèce subpolaire non symbiotique *G. bulloides* (Lea et al., 1999). 29

Figure I.4 : (A) Valeurs de Mg/Ca par rapport à la température de calcification calculée à partir du $\delta^{18}\text{O}$ des tests de foraminifères planctoniques. Les calibrations issues de cultures pour *G. sacculifer* (Nürnberg et al., 1996) et pour *G. bulloides* (Lea et al., 1999) ont également été ajoutées. (B) Rapport Mg/Ca en fonction de la température annuelle de calcification..... 30

Figure I.5 : Synthèse des différentes calibrations existantes reliant le Mg/Ca à la température pour plusieurs espèces de foraminifères benthiques 31

Figure I.6 : Estimation de températures issues du $\delta^{18}\text{O}$ (points noirs) et Mg/Ca (points verts) de *G. ruber* comparées aux valeurs de températures moyennes annuelles (0 m, ligne bleu) et aux valeurs mensuelles minimales et maximales dans l'océan Atlantique. 32

Figure I.7 : Evolution du Mg/Ca de l'eau de mer au cours des derniers 250 Ma. 33

Figure I.8 : (A) Compilation des données de calibration entre $\Delta 47$ et $1/T^2$ publiées pour une gamme de températures allant de -1 à 300°C. (B) Compilation des données disponibles pour des températures comprises entre -1 et 50°C. 36

Figure I.9 : Relation entre l'effet vital enregistré par les « clumped isotopes » et par le signal isotopique en oxygène et en carbone de différentes espèces de coccolithes..... 37

Figure I.10 : Chromatogrammes en phase gazeuse de la composition des chaînes carbonées insaturées..... 39

Figure I.11 : Thermodépendance de l'indice d' $U37k'$ 40

Figure I.12 : Compilation des différentes équations de thermodépendance reliant $U37k'$ et températures. 41

Figure I.13 : Structure des « glycerol dialkyl glycerol tetraethers » couramment présents dans les sédiments marins et utilisés dans l'indice de TEX ₈₆	44
Figure I.14 : Représentation des quatre corrélations entre indices de TEX ₈₆ et SSTs (ou LSTs pour les lacs) et répartition spatiale des différents points permettant ces corrélations.	47
Figure I.15 : Corrélation entre le Ring Index et le ratio de GDGT-0/Crenarchaeol issus des sédiments de core-top global.....	49
Figure I.16 : Carte des répartitions spatiales des erreurs résiduelles pour les calibrations linéaires de TEX _{86L} et TEX _{86Hen} SST.....	51
Figure I.17 : Répartition des Thaumarchaeota dans les océans modernes.	52
Figure I.18 : Erreur associée aux reconstitutions de CO ₂ atmosphérique pour différents proxies (Modifiée d'après Royer, 2013).	55
Figure I.19 : Concentration des différentes espèces du DIC en fonction du pH.....	56
Figure I.20 : Effets de différents processus physicochimiques et biologiques sur le carbone inorganique dissous (DIC) et l'alcalinité (TA).	57
Figure I.21 : Variation de la concentration (a) et de la composition isotopique (b) de l'ion borate (B(OH) ₄ ⁻) et de l'acide borique (B(OH) ₃) en fonction du pH (total scale).....	59
Figure I.22 : Composition isotopique de différents carbonates en fonction du pH de l'eau de mer. (a-d) Foraminifères benthiques et planctoniques, (e) Calcites inorganiques (f) Coraux aragonitiques..	60
Figure I.23 : Valeurs de pCO ₂ atmosphérique des 800 derniers mille ans reconstruites à partir du δ ¹¹ B de foraminifères planctoniques (rond bleu : Foster 2008, carré bleu : Hönisch et al. 2009) comparées aux valeurs de pCO ₂ issues de carottes de glace Antarctique (Bereiter et al., 2015).....	61
Figure I.24 : Compilation de valeurs calculées du terme b en fonction des phosphates solubles pour une population naturelle d'haptophytes..	64
Figure I.25 : Schéma simplifié de la méthode permettant de reconstituer les pCO ₂ atmosphériques à partir des alcénones. T.....	65
Figure I.26 : Influence de la valeur de ε _f et de ε _p sur les valeurs de pCO ₂ issues de l'étude des alcénones	67
Figure I.27 : Potentiel d'activité des CCMs au cours des temps géologiques.	68

Chapitre II

Figure II.1 : Alternance entre les périodes présentant un type greenhouse (en rouge) et Icehouse (en bleu)..	72
Figure II.2 : Reconstitution de l'évolution du δ ¹⁸ O des foraminifères benthiques au cours du Cénozoïque et événements climatiques majeurs associés.	75
Figure II.3 : Evolution des pCO ₂ atmosphériques.....	77
Figure II.4 : Compilation multisite des anomalies de température de surface au cours du PETM.	78
Figure II.5 : Comparaison entre le signal en δ ¹⁸ O _{bf} aux sites 522, 1218 et SSQ et résumé des événements associés à la transition Eocène-Oligocène.....	80
Figure II.6 : Evolution du δ ¹⁸ O des foraminifères planctoniques au site TDP.	81
Figure II.7 : Reconstitution des valeurs de CO ₂ atmosphérique à travers l'EOT.	83

Figure II.8 : (A) Reconstitution tectonique de l'évolution du passage de Drake à l'Eocène et à l'Oligocène. (B) Evolution du signal géochimique du Néodyme au cours de l'Eocène.....	84
Figure II.9 : Evolution du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ au cours du Paléogène.....	85
Figure II.10 : Reconstitution de températures issues du signal isotopique des foraminifères planctoniques du site 865 (losanges orange) et températures des hautes latitudes sud (ronds bleu) estimées à partir de la matière organique (TEX ₈₆ et l'U37k').	87
Figure II.11 : (A) Textures diagénétiques. Les photographies présentent des foraminifères planctoniques (a-d) et benthiques (i-l) bien préservés (« Glassy specimens ») et des spécimens des mêmes espèces présentant une importante recristallisation (e-h, m-p) (« Frosty specimens »). (B) Comparaison du signal isotopique entre un assemblage de foraminifères tropicaux de l'Eocène moyen bien préservé (Site TDP) et un assemblage de foraminifères recristallisés (Site ODP 865, Pacifique central).....	88
Figure II.12 : Evolution des SST aux basses latitudes au cours du Paléogène (30°N-30°S)...	89
Figure II.13 : Compilation des SSTs reconstitués à partir des alcénones au cours du Paléogène.	90
Figure II.14 : Evolution des SSTs de l'Océan Atlantique aux hautes latitudes nord au cours du Paléogène (30°N-90°N).....	91
Figure II.15 : Evolution des SSTs de l'Océan Pacifique Sud au cours du Paléogène (45°S-90°S).....	92
Figure II.16 : Evolution des SST de l'Océan Atlantique Sud au cours du Paléogène (45°S-90°S).	93
Figure II.17 : Synthèse bibliographique de l'évolution de températures des eaux de surface (SSTs) au cours du Paléogène.	95
Figure II.18 : Distribution des valeurs de SSTs annuelles moyennes dans les océans actuels (Enveloppe grise) et carte des températures de surface océaniques et les principaux courants de surface actuels (Tomczak et Godfrey, 1994).	97
Figure II.19 : Distribution des valeurs de SSTs annuelles moyennes dans les océans actuels aux basses latitudes.	98
Figure II.20 : Distribution des valeurs de SSTs annuelles moyennes dans les océans actuels aux hautes latitudes.	99
Figure II.21 : Intégration des données issues de modèles et des archives géologiques.	101
Figure II.22 : (A) Gradients de température océanique de surface issus des différents proxies et températures modélisées à l'Eocène inférieur pour différentes valeurs de pCO ₂ atmosphérique..	103
Figure II.23 : Valeur du gradient méridional de température en fonction des MAT.	105
Figure II.24 : Comparaison entre les températures de surface issues de l'Océan Pacifique Sud et de l'Océan Atlantique Sud.	106

Chapitre III

Figure III.1 : Distribution des valeurs moyennes de SSTs dans les océans actuels (Enveloppe grise) et carte de températures actuelles des eaux de surface et positions des sites d'étude.....	111
Figure III.2 : Evolution latitudinale des sites d'étude au cours du Paléogène	112
Figure III.3 : Pourcentages de carbonate (issus des différents shipboard) aux différents sites d'études de l'Océan Atlantique	113

Figure III.4 : Modèle d'âge pour le site 549.	114
Figure III.5 : Modèle d'âge pour les sites 925A (rouge) et 929E (Orange).	115
Figure III.6 : Modèle d'âge pour le site 516F.	116
Figure III.7 : Modèle d'âge pour le site 511.	117
Figure III.8 : Modèle d'âge pour le site 689B (bleu foncé) et 690B (bleu clair)..	119
Figure III.9 : Modèle d'âge pour le site 865B.	120
Figure III.10 : Protocole de séparation granulométrique.	123
Figure III.11 : Compilation des différentes équations de thermodépendance produites grâce aux cultures de coccolithes dans l'actuel	125
Figure III.12 : Evolution des effets vitaux en oxygène (décalage en $\delta^{18}\text{O}$ depuis la valeur de la calcite inorganique) en fonction de l'augmentation des pCO_2 pour différentes espèces de coccolithes mises en cultures en laboratoire..	126
Figure III.13 : Evolution du $\delta^{18}\text{O}$ des foraminifères benthiques (points gris) et du $\delta^{13}\text{C}$ des petits et gros coccolithes au cours du Cénozoïque (cercles colorés)..	127
Figure III.14 : Distribution de la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ des eaux de surface. (A) Valeurs mesurées dans les océans actuels (Ocean Data View, http://odv.awi.de). (B) Valeurs modélisées pour l'actuel par Tindall et al. (2010).	130
Figure III.15 : Distribution géographique des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ à l'Eocène inférieur. Evolution du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ au cours du Paléogène pour nos différents sites d'études.....	131
Figure III.16 : Relation issue des cultures entre le signal isotopique en carbone des coccolithes et le niveau de DIC ambiant.	133
Figure III.17 : Evolution du diamètre des coccosphères (en noir) et du diamètre des cellules (en blanc) pour les <i>Reticulofenestra</i> spp. en fonction de la longueur du grand axe des coccolithes.	135
Figure III.18 : Porosité interne de 22 morpho-espèces de foraminifères planctoniques actuels en fonction des ceintures climatiques.....	137
Figure III.19 : Photographie au microscope électronique de paillasse d'une <i>Subbotina linaperta</i> (face spirale) du site ODP 690 (52,4 Ma).	138
Figure III.20 : Photographie de porosité interne de <i>S. linaperta</i> du site ODP 690 (49,6 Ma).	139

Chapitre IV

Figure IV.1: Image prise au MEB de paillasse d'une fraction 20–160 μm du site ODP 925 (29,9 Ma).	144
Figure IV.2 : Photographie au microscope électronique à fort grossissement de la composition des fractions 8-20 μm . (A) Site DSDP 516 (41,8 Ma). (B) Site ODP 925 (38,5Ma). (C) Site DSDP 549 (31,9 Ma). (D) Site ODP 689 (34,2 Ma).	145
Figure IV.3 : Images MEB de : (A) <i>Reticulofenestra</i> et (B) <i>C. pelagicus</i> du site ODP 925.	146
Figure IV.4 : Photographies au microscope optique (A) et au MEB (B) d'une fraction inférieure à 3 μm	147
Figure IV.5 : Images MEB de différentes fractions séparées au site ODP 511 (31,6 Ma). (A) fraction 3-5 μm . (B) fraction 5-8 μm . (C) fraction 8–20 μm	148
Figure IV.6 : Photographies en microscopie optique présentant les puretés typiques des fractions obtenues. (A) Cadre vert : fraction 3-5 μm du site ODP 689 (38,2 Ma) extrêmement	

purifiée en coccolithes (>80%). (B) Cadre jaune : fraction 3-5 μm du site DSDP 516 (36,6 Ma) très enrichie en coccolithes (65 – 80%). (C) Cadre rouge : fraction 3-5 μm du site DSDP 516 (42,2 Ma) non purifiée en coccolithes (< 50%).	149
Figure IV.7 : Photographies de frottis issus de la séparation d'un sédiment oligocène du site ODP 925 (31 Ma). (A) Bulk composé d'un mélange hétérogène de particules carbonatées. (B) Fraction 8-20 μm composée principalement de fragments de foraminifères et de Discoaster. (C) Fraction 5-8 μm : Fraction enrichie en coccolithes, principalement composée de <i>C. pelagicus</i> . (D) Fraction 3-5 μm fraction enrichie en petits Reticulofenestra. La fraction la plus purifiée en coccolithes est la fraction 3–5 μm .	150
Figure IV.8 : Image MEB issue de sédiments de l'Eocène inférieur (52 Ma) du site ODP 690 attestant de la bonne préservation et de la pureté en coccolithes des fractions 3-5 μm (>80 %).	150
Figure IV.9 : Bilan de l'évaluation des puretés des fractions séparées 3-5 μm , 5-8 μm , 8-20 μm obtenues.	151
Figure IV.10 : Pourcentage en masse de chacune des fractions séparées pour les sites atlantiques.	153
Figure IV.11 : Photographies présentant l'état de préservation des foraminifères planctoniques pour les différents sites d'études. (A) Fragment de loge de foraminifères planctoniques du site ODP 925 (49,1 Ma). (B) Foraminifère planctonique fragmenté du site ODP 925 (32,8 Ma). (C) <i>S. linaperta</i> (site DSDP 516 ; 46,4 Ma). (D) <i>S. linaperta</i> (site ODP 865 ; 56,4 Ma). (E) <i>S. linaperta</i> (site ODP 549 ; 52,9 Ma).	154
Figure IV.12 : Distribution de la taille des coccolithes aux sites ODP 925/929 au cours de la transition Eocène-Oligocène	155
Figure IV.13 : (A) Evolution de la taille du grand axe des coccolithes des fractions 3-5 μm et (B) 5-8 μm au cours du Paléogène pour les sites ODP 689/690, 511 et DSDP 516, 549.	157
Figure IV.14 : Evolution du diamètre des cellules et des coccosphères au sein des fractions 3-5 μm (A) et des fractions 5-8 μm (B) des sites DSDP 549, DSDP 516, ODP 511 et ODP 689/690 au Paléogène.	158
Figure IV.15 : Evolution du signal isotopique en oxygène des différentes fractions séparées, du bulk et des espèces de foraminifères planctoniques de subsurface <i>S. linaperta</i> aux différents sites d'étude au cours du Paléogène.	165
Figure IV.16 : Evolution du différentiel entre le signal isotopique en oxygène des fractions 3-5 μm et des différentes autres fractions aux différents sites d'étude au cours du Paléogène.	167
Figure IV.17 : Evolution du signal isotopique en carbone des différentes fractions séparées, le bulk et de <i>S. linaperta</i> pour nos différents sites d'étude au cours du Paléogène.	172
Figure IV.18 : Evolution du différentiel entre le signal isotopique en carbone des fractions 3-5 μm et des différentes autres fractions pour nos différents sites d'étude au cours du Paléogène.	172
Figure IV.19 : Evolution de la porosité interne, du diamètre et de la densité de pores du foraminifère planctonique <i>S. linaperta</i> des sites ODP 689/690 et DSDP 549 au cours du Paléogène.	175
Figure IV.20 : Evolution des SSTs aux sites équatoriaux ODP 925/929 au cours du Paléogène.	177
Figure IV.21 : Evolution des SSTs de l'Océan Atlantique subtropicale (site ODP 516) au cours du Paléogène.	178
Figure IV.22 : Evolution des SSTs de l'Océan Atlantique sud (site ODP 511) au cours du Paléogène.	178

Figure IV.23 : Evolution des SSTs et des températures de subsurface de la partie Australe de l'Océan Atlantique (site ODP 689/690) au cours du Paléogène..	179
Figure IV.24 : Evolution des SSTs et des températures de subsurface de l'Océan Atlantique Nord (site ODP 549) au cours du Paléogène.....	180
Figure IV.25 : Evolution des SSTs de l'Océan Pacifique équatoriale (site ODP 865) au cours du Paléogène..	181
Figure IV.26 : (A) Evolution du DIC et (B) des valeurs de pCO ₂ atmosphérique au cours du Paléogène pour les différents sites d'étude de l'Océan Atlantique.....	183
Figure IV.27 : Carte présentant les déséquilibres actuels entre les valeurs de pCO ₂ de l'Océan et de l'atmosphère ($\Delta pCO_2 = pCO_2 \text{ (océan)} - pCO_2 \text{ (air)}$).....	184

Chapitre V

Figure V.1 : (A) Exemple de la distribution de la taille des coccolithes au sein des fractions 3-5 μm (ici fraction du site DSDP 516) (B) Relation entre la taille des coccolithes et le diamètre des coccosphères d'espèces actuel et fossile. (C) Evolution de la taille des coccolithes des fractions 3-5 μm et 5-8 μm des sites ODP 689/690, ODP 511, DSDP 549 et DSDP 516 au cours du Paléogène.	189
Figure V.2 : Evolution des SSTs pour les différents sites d'étude en fonction de la valeur de l'effet vital appliqué à l'équation de thermodépendance..	190
Figure V.3 : Effet de l'utilisation cellulaire en carbone (τ) et du PIC : POC sur le signal isotopique des coccolithes et de la matière organique.	193
Figure V.4 : (A) Carte des sites étudiés dans l'étude d'Okada et McIntyre (1979) et répartition annuelle de l'abondance relative des principales espèces de coccolithophoridés au site Bravo (B) et au site Charlie (C).	195
Figure V.5 : Impact de la saisonnalité sur les températures des eaux de surface reconstituées aux différents sites étudiés..	197
Figure V.6 : Images MEB attestant de la bonne préservation des coccolithes. (A) Reticulofenestra (Sites ODP 925/929 ; 42,1 Ma). (B) Reticulofenestra (Site DSDP 516 ; 36,3 Ma). (C) Reticulofenestra (Site ODP 689/690 ; 52 Ma). (D) Reticulofenestra (Site DSDP 549 ; 42,6 Ma). (E) Reticulofenestra (Site ODP 511 ; 35,4 Ma).....	199
Figure V.7 : Exemple de deux coccolithes présentant de la diagénèse précoce (bleu) ou tardive (rouge) observé sur un échantillon du site ODP 689 (36,2 Ma).	200
Figure V.8 : Evolutions des températures des eaux de fond déterminées à partir du $\delta^{18}\text{O}$ des foraminifères benthiques pour différents sites de l'Océan Atlantique et Pacifique.	201
Figure V.9 : Impact de la diagénèse précoce sur les températures des eaux de surface reconstituées aux différents sites étudiés.	202
Figure V.10 : Impact de la diagénèse tardive sur les températures des eaux de surface reconstituées aux différents sites étudiés..	207
Figure V.11 : Evolutions des SSTs de l'Océan Atlantique et des basses latitudes de l'Océan Pacifique reconstruites à partir du signal isotopique en oxygène des coccolithes et corrigé des différents biais identifiés. Fractions : 3-5 μm , Effet vital : 0,69 ‰, $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ issus de Lear et al., (2000) et Tindall et al. (2010), Saisonnalité : constante, Diagénèse précoce et tardive modulée pour chaque site. Les températures reconstruites sont légèrement plus fortes que celles initialement estimées.	208

Figure V.12 : Evolution de la pCO ₂ atmosphérique depuis l’Eocène moyen jusqu’à l’Oligocène.	211
Figure V.13 : Evolution des températures des eaux de surface de l’Océan Atlantique équatorial au cours du Paléogène.	213
Figure V.14 : Evolution des températures de surface de l’Océan Atlantique équatorial au cours de l’Eocène moyen.	214
Figure V.15 : Comparaison entre les SSTs issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ et celles issues de l’U37k’ pour le site ODP 511.	217
Figure V.16 : Equation de thermodépendance recalculée à partir du jeu de données disponible pour l’Océan Atlantique sud.	218
Figure V.17 : Impact du choix de la calibration de l’U37k’ sur les températures reconstituées.	219
Figure V.18 : (A) Carte des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de surface actuel. (B) Evolution des différentes valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ employées dans les reconstitutions des SSTs du site ODP 511.	220
Figure V.19 : Impact du choix de la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ sur les températures reconstituées.	221
Figure V.20 : Evolutions des SSTs reconstituées pour le site ODP 511 au cours de l’Eocène et de l’Oligocène.	222
Figure V.21 : Comparaison entre les températures de surfaces issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ et des autres proxies pour la partie australe de l’Océan Atlantique au cours du Paléogène.	225
Figure V.22 : Evolution de températures des eaux de surface et de subsurface de la partie Australe de l’Océan Atlantique au cours du Paléogène.	226
Figure V.23 : Valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ calculées à partir du Δ_{47} des foraminifères planctoniques <i>Subbotina</i> sp. au site ODP 689.	228
Figure V.24 : Comparaison entre les températures de surfaces issues du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$ et des autres proxies pour l’Océan Atlantique Nord au cours du Paléogène.	230
Figure V.25 : Evolution de températures des eaux de surface et de subsurface de l’Océan Atlantique Nord au cours du Paléogène.	231
Figure V.26 : (A) Températures moyennes des eaux de surface dans l’Océan Atlantique Nord (B) Evolution de températures des eaux de surface et de subsurface de l’Océan Atlantique Nord au cours du Paléogène.	233
Figure V.27 : Evolution de températures des eaux de surface et de subsurface de l’Océan Atlantique Nord au cours du Paléogène.	235
Figure V.28 : Comparaison entre les différentes reconstitutions de l’évolution de températures des eaux de surface de l’Océan Atlantique équatorial au cours du Paléogène.	237
Figure V.29 : Erreur associée aux choix du Mg/Ca _{eau de mer} et du pH sur les reconstitutions de SSTs d’Evans et al. (2018b) issues du Mg/Ca des foraminifères planctoniques du site ODP 865.	238
Figure V.30 : Impact des différentes incertitudes sur les valeurs de température issues du Mg/Ca _{foraminifères planctoniques} .	239
Figure V.31 : (A) Image MEB d’une fraction 3-8 μm du site ODP 865 (44,4 Ma) attestant de la moins bonne préservation et de la moins bonne pureté des fractions étudiées. Fraction 3-8 μm (44,4 Ma). En rose : Disocasters, En jaune : fragments de foraminifères planctoniques et rhomboédres de calcite. (B) Impact de la diagénèse sur les reconstitutions de SSTs issues des coccolithes.	240

Figure V.32 : (A) Carte des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ de surface actuelle. (B) Evolution du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ au site ODP 865 au cours du Paléogène.....	242
Figure V.33 : Impact de la valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ sur les températures reconstituées à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coccolithes}}$	242
Figure V.34 : Evolution de températures des eaux de surface de l'Océan Atlantique équatorial au cours du Paléogène.....	243
Figure V.35 : Synthèse de l'évolution de températures des eaux de surface (SSTs) de l'Océan Atlantique au cours du Paléogène.....	246
Figure V.36 : Comparaison entre température des eaux de surface de subsurface et la porosité interne des foraminifères planctoniques des sites DSDP 549 et ODP 689/690 au cours de l'Eocène.....	248
Figure V.37 : Caractérisation du gradient de température de surface au cours du Paléogène. (A) Evolution des températures de surface des sites équatoriaux ODP 925/929 et des sites austraux ODP 689/690 permettant de calculer l'évolution du gradient de température océanique. (B) Evolution du gradient de température.....	250
Figure V.38 : Compilation des enregistrements du gradient latitudinal de température océanique des eaux de surface.....	252
Figure V.39 : (A) Evolution des températures de surface des sites équatoriaux ODP 925/929 et 959 et des sites austraux ODP 689/690 permettant de calculer l'évolution du gradient de température de subsurface. (B) Evolution du gradient latitudinal de température de subsurface au cours du Paléogène.....	255
Figure V.40 : Comparaison entre les différents gradients latitudinaux de température des eaux de surface et de subsurface estimées et modélisées pour le Paléogène.....	258
Figure V.41 : Comparaison entre les valeurs de SSTs reconstituées dans l'Océan Atlantique et les valeurs de SSTs modélisées par les modèles climatiques au Paléogène..	261
Figure V.42 : Comparaison entre données et modèle du gradient latitudinal de température moyen.....	262
Figure V.43 : Comparaison entre les SSTs _{coccolithes} et les modélisations de la distribution des températures des eaux de surface disponibles pour l'Eocène inférieur. (A) Modélisations réalisées pour une large gamme de pCO ₂ compilés par Lunt et al., 2012 dans le projet EoMIP. (B) Modélisations où les paramètres liés à la formation de nuages ont été modifiés entraînant un réchauffement préférentiel des hautes latitudes.....	263
Figure V.44 : Comparaison entre les SSTs issues des coccolithes et celles provenant des modélisations pour les basses latitudes (Site ODP 925/929) et les hautes latitudes sud (ODP 689/690).....	264
Figure V.45 : Comparaison entre les données de subsurface et les modélisations disponibles pour l'Eocène inférieur.....	265
Figure V.46 : Evolution du gradient latitudinal de température de surface au cours du Paléogène. (A) Evolutions des températures de surface des différents sites étudiés au cours du Paléogène. (B) Evolution du gradient latitudinal de température calculé à partir de la différence de température entre les sites ODP 925/929 et ODP 689/690.....	269

Liste des tableaux

Chapitre I

Tableau I.1 : Variation du Mg/Ca des foraminifères planctoniques en fonction de la température selon les calibrations de Regenberg et al., (2009) et Anand et al. (2003). Une perte de sensibilité est observée aux plus fortes températures. 31

Chapitre III

Tableau III.1 : Position et température actuelle des eaux de surface (moyenne annuelle) pour chaque site d'études (Données issues d'Ocean Data View <http://odv.awi.de>). 110

Chapitre IV

Tableau IV.1 : Tableau présentant les moyennes du pourcentage en masse de la fraction cible à coccolithes (3-5 μm) ainsi que le pourcentage en masse total des coccolithes au sein du « bulk » pour les différents sites d'étude de l'Océan Atlantique. La dernière ligne du tableau représente le pourcentage massique moyen des fractions fines principalement constituées de coccolithes. 153

Chapitre V

Tableau V.1 : Valeurs de SSTs moyenne, de la saison froide et de la saison chaude aux différents sites d'étude. 196

Tableau V.2: Températures actuelles des eaux de surface moyenne, hivernale et estivale aux différents sites d'étude et différentiel de température entre eaux de surface et de fond actuel. 202

Tableau V.3 : Compilation des gradients publiés ou évalués dans cette étude. 249

Chapitre IX :

Annexes

IX. Annexes

1. Annexe 1 : Tableau de données

Généralité			δ13C (‰VPDB)						δ18O (‰VPDB)					
Site/Hole/Core /Section/Top interval-Bottom interval	mbsf	Age (Ma)	3-5 μm	5-8 μm	8-20 μm	20-160 μm	> 3 μm	Bulk	3-5 μm	5-8 μm	8-20 μm	20-160 μm	> 3 μm	Bulk
925 A 38-01 30-32	641,7	29,9	1,6	0,9	0,3	0,3	1,8	1,1	-1,3	-1,5	-1,4	-1,4	-0,8	-1,2
925 A 43-01 30-32	683,4	31,1	1,6	1,2	0,7	0,7	2,2	1,6	-1,6	-1,5	-1,6	-1,8	-1,3	-1,2
925 A 46 -01 30-32	709,3	31,7	1,2	1,0	0,7	0,9	1,4	1,1	-1,6	-1,7	-2,0	-2,9	-1,3	-2,1
925 A 48-02 120-122	730,6	32,2	1,2	0,7	0,2	0,7	1,2	0,8	-1,6	-1,7	-2,1	-2,6	-0,8	-1,6
925 A 51-01 28-30	747,4	32,8	1,2	0,9	0,5	0,9	1,5	1,1	-1,9	-2,0	-2,4	-3,2	-1,6	-2,6
925 A 52-01 30-32	757,3	33,2	1,1	1,1	1,0	1,1	1,8	1,3	-1,9	-1,9	-2,1	-2,7	-1,4	-2,2
925 A 53-01 30-32	766,9	33,5	1,3	1,3	1,0	1,0		1,3	-2,2	-2,3	-2,4	-2,4	-	-2,1
925 A 53-05 30-32	772,6	33,7	1,4	1,1	0,5	0,9	2,4	1,3	-2,5	-2,6	-2,7	-3,1	-1,0	-2,5
925 A 54-01 30-32	776,6	33,9	1,1	1,3	0,9	1,1	1,9	1,4	-2,9	-2,6	-2,8	-3,3	-2,3	-2,5
925 A 54-05 30-32	782,6	34,3	1,0	0,7	0,5	0,8	1,6	1,1	-2,7	-2,7	-2,4	-3,3	-1,8	-2,5
925 A 55-01 32-34	786,3	34,5	0,6	0,7	0,1	0,7	1,4	0,9	-2,9	-2,6	-2,5	-3,2	-1,9	-2,5
925 A 55-05 25-27	792,3	34,7	1,3	1,3	1,4	1,2	1,7	1,4	-2,3	-2,1	-1,9	-2,1	-1,8	-2,1
925 A 56-05 30-32	801,9	35,2	1,3	1,4	1,4	1,1	1,9	1,4	-2,5	-2,5	-2,2	-2,9	-1,8	-2,2
925 A 57-01 35-37	805,6	35,4	1,3	1,5	1,2	1,2	1,6	1,3	-2,9	-2,4	-2,5	-2,7	-2,1	-2,7
925 A 58-01 20-22	815,0	35,9	1,6	2,2	1,6	1,4	1,9	1,6	-2,5	-2,0	-2,0	-2,9	-2,1	-2,4
925 A 58-05 30-32	821,1	36,2	1,8	1,8	1,2	1,1	1,9	1,5	-2,4	-2,4	-2,6	-3,7	-2,3	-2,5
925 A 59-06 90-92	832,9	36,8	1,5	1,5	1,4	1,1	1,5	1,4	-2,2	-2,4	-2,2	-3,1	-1,6	-2,5
925 A 62-01 90-92	854,4	37,8	1,3	1,8	1,7	1,3	1,5	1,3	-1,9	-1,7	-1,8	-2,7	-1,5	-2,1
929 E 10-04 40-42	563,2	38,2	1,5	1,6	1,7	1,4	1,8	1,5	-1,8	-1,8	-1,8	-1,8	-1,8	-1,8
925 A 63-01 30-32	863,4	38,5	1,8	2,0	1,8	1,5	1,7	1,8	-1,8	-2,0	-2,1	-3,6	-1,4	-3,4
925 A 64-04 30-32	877,6	39,7	1,3	1,6	1,5	1,1	1,3	1,3	-1,6	-1,8	-1,9	-2,9	-1,4	-2,6

925 A 65-01 32-34	882,8	40,1	1,6	1,9	2,4	-	1,4	1,3	-2,6	-1,6	-	-	-2,0	-3,3
929 E 12-05 39- 41	583,9	40,6	1,9	-	1,7	1,8	1,6	1,6	-2,3	-	-2,1	-2,0	-1,7	-2,0
929 E 13-02 40- 42	589,1	40,9	1,9	-	1,8	1,7	1,6	-	-2,0	-	-2,0	-2,1	-1,4	-
925 A 67-01 30-32	901,7	41,0	1,7	2,0	1,7	2,1	1,7	1,6	-1,9	-1,8	-2,3	-1,3	-1,7	-2,9
925 A 67-04 50-52	906,4	41,3	1,7	2,0	1,8	1,5	1,4	1,9	-2,5	-2,3	-2,7	-3,7	-1,5	-3,3
929 E 14-0 4 50-52	601,9	41,5	1,6	1,6	2,4	1,4	1,5	1,5	-2,5	-2,4	-2,0	-2,3	-2,3	-2,2
929 E 15-01 40- 42	606,9	41,8	1,3	1,4				1,2	-2,4	-2,3	-	-	-	-2,1
925 A 69-05 30-32	927,0	42,2	1,8	2,0	1,3	1,3	1,2	1,6	-1,8	-1,5	-2,7	-4,2	-1,3	-3,6
929 E 16-04 42- 44	621,0	43,9	1,2	1,3	1,0	1,2	1,0	1,2	-2,3	-2,1	-2,2	-2,3	-2,1	-2,2
929 E 17-03 40- 42	629,2	44,9	1,2	-	1,1	1,1	1,0	0,9	-2,3	-2,3	-2,4	-2,4	-2,0	-2,2
929 E 17-06 40- 42	633,7	45,3	1,3	-	1,3	1,3	1,1	1,3	-2,6	-	-2,6	-2,5	-2,5	-2,4
929 E 18-02 40- 42	637,2	45,6	1,4	-	1,2	1,3	1,1	1,2	-2,4	-	-2,3	-2,3	-2,3	-1,9
929 E 18-05 100-102	642,3	45,8	1,1	-	0,8	0,8	0,9	1,2	-2,5	-	-2,5	-2,5	-2,3	-2,4
929 E 20-03 40- 42	658,1	46,6	1,3	-	1,2	1,2		1,5	-2,7	-	-2,7	-2,7	-	-2,7
929 E 21-01 40- 42	664,7	47,1	1,2	-	1,0	1,0		1,0	-3,0	-	-3,4	-3,4	-	-3,6
929 E 22-03 50- 52	677,4	48,0	1,6	-	1,7	1,5	1,3	1,3	-4,0	-	-4,0	-4,5	-3,9	-3,8
929 E 24-01 40- 42	693,2	49,1	2,0	2,2	2,0	1,6	0,5	1,6	-4,0	-3,9	-4,2	-4,2	-4,3	-3,9
929 E 35-01 40- 42	799,6	57,0	2,5	2,5	2,8	2,7	2,6	2,5	-3,7	-4,3	-4,6	-5,2	-3,3	-4,3

Tableau A.1 : Valeurs isotopiques des fractions séparées du site ODP 925/929

Généralité			δ13C (‰VPDB)							δ18O (‰VPDB)						
Site/Hole/C ore/Section /Top interval- Bottom interval	mbsf	Age (Ma)	3-5 µm	5-8 µm	8-20 µm	20-160 µm	> 3 µm	Bulk	S, linaperta	3-5 µm	5-8 µm	8-20 µm	20-160 µm	> 3 µm	Bulk	S, linaperta
549 A 13-01 90-94	106,9	31,9	1,6	1,2	1,3	1,4	1,9	1,6	-	0,9	0,6	0,8	1,2	1,5	1,2	-
549 A 16-01 76-80	120,3	33,4	1,7	1,4	1,7	0,4	2,1	1,8	-	0,5	-0,1	0,3	0,6	1,3	0,7	-
549 A 20-01 48-52	128,5	34,2	1,0	1,0	1,3	0,6	1,4	1,3	1,3	0,5	0,2	0,4	0,4	1,2	0,9	0,6
549 A 32-02 22-25	149,2	35,7	1,8	1,7	1,8	1,2	1,9	1,9	1,4	0,4	0,1	0,1	0,3	1,1	0,7	0,3
549 A 35-01 16-19	160,7	36,6	1,8	1,7	1,8	1,0	1,9	1,9	-	0,3	-0,1	0,2	0,2	0,8	0,7	-
549 A 38-01 36-39	175,9	37,8	1,3	1,4	1,3	-	1,5	1,4	1,0	0,0	-0,1	0,2	-	0,9	0,4	0,2
549 A 41-01 13-16	190,7	39,0	1,5	1,6	1,6	0,8	-	1,6	-	0,3	0,2	0,2	0,1	-	0,6	-
549 02-01 38- 40	198,9	39,7	1,4	1,6	1,5	0,8	1,6	1,7	-	0,1	0,0	0,1	0,0	0,6	0,6	-
549 03-01 04- 06	208,1	40,4	1,5	1,6	1,5	1,2	1,6	1,6	1,3	0,5	0,5	0,3	0,6	0,9	0,7	0,8
549 04-05 105-107	224,6	41,9	1,3	1,4	1,3	1,0	-1,6	1,3	1,0	-0,1	-0,3	-0,2	0,1	-4,7	0,6	0,0
549 06-01 68- 69	237,2	42,9	1,5	1,6	1,5	1,3	1,4	1,5	-	-0,1	-0,3	-0,2	-0,1	0,4	0,3	-
549 08-01 79- 80	256,3	44,5	1,4	1,7	1,3	0,8	1,6	-	0,9	0,0	0,0	0,1	-0,2	0,6	-	-0,2
549 09-03 29- 30	268,3	45,5	1,4	1,4	1,2	0,9	1,4	1,4	1,4	-0,5	-0,1	-0,2	-0,1	0,5	0,0	-0,2
549 10-05- 60-62	281,1	49,9	1,6	1,9	1,8	1,4	1,4	1,6	1,6	-1,1	-1,0	-0,8	-0,9	-1,2	-0,7	-0,8
549 11-05 115-117	291,2	52,0	1,2	1,2	1,0	0,3	1,1	-	0,8	-1,6	-1,3	-1,3	-1,4	-1,2	-	-1,1
549 12-03 54- 56	297,1	52,9	0,6	0,6	- 0,5	- 0,1	0,4	-	0,6	-2,0	-1,9	-2,4	-2,0	-1,9	-	-1,9
549 13-05 64- 66	309,7	53,5	1,0	1,1	1,1	0,3	1,1	1,0	-	-1,0	-0,9	-0,7	-1,1	-0,7	-0,4	-
549 15-05 61- 63	328,6	54,4	1,2	1,3	1,1	0,9	1,1	1,2	0,7	-1,4	-1,3	-1,1	-1,1	-0,6	-1,1	-1,1

Tableau A.2 : Valeurs isotopiques des fractions séparées du site DSDP 549

Généralité			δ13C (‰VPDB)						δ18O (‰VPDB)					
Site/Hole/Core/ Section/Top interval-Bottom interval	mbsf	Age (Ma)	3-5 μm	5-8 μm	8-20 μm	20-160 μm	> 3 μm	Bulk	3-5 μm	5-8 μm	8-20 μm	20-160 μm	> 3 μm	Bulk
516 F 30-02 66-68	446,8	31,1	2,2	1,4	0,6	0,1	2,5	1,9	0,0	-0,4	-0,3	-0,5	0,4	0,1
516 F 32-07 53-55	473,1	32,2	1,6	1,1	0,8	0,4	2,0	1,5	0,0	-0,3	0,0	-0,5	0,6	0,4
516 F 35-01 82-84	493,01	33,0	1,8	1,2	1,2	0,4	2,1	-	-0,1	-0,1	0,1	-0,3	0,2	-
516 F 36-01 80-82	502,4	33,5	1,8	1,3	1,2	0,4	2,1	1,8	0,0	0,0	0,1	-0,2	0,3	0,3
516 F 37-04 22-24	515,91	34,1	1,8	1,3	1,3	0,5	2,2	2,0	-0,6	-0,7	-0,4	-0,8	0,0	-0,1
516 F 39-02 32-34	531,92	34,8	1,6	1,4	1,5	0,7	2,0	1,7	-0,7	-0,7	-0,5	-0,8	-0,1	-0,4
516 F 41-01 71-73	549,72	35,5	1,9	1,9	1,9	1,1	2,2	2,1	-0,5	-0,5	-0,3	-0,8	-0,1	-0,2
516 F 43-02 33-35	569,93	36,3	1,9	2,1	1,7	1,1	2,2	2,1	-0,7	-0,6	-0,3	-0,7	-0,4	-0,5
516 F 44-01 63-65	578,19	36,6	1,8	1,9	1,7	1,1	2,0	1,9	-0,5	-0,3	-0,1	-0,4	-0,2	-0,3
516 F 48-01-63-65	615,60	38,6	1,7	1,8	1,7	1,8	2,1	2,0	-0,6	-0,5	-0,2	-0,3	0,1	0,0
516 F 50-02 45-47	636,6	39,9	1,8	2,0	1,7	1,4	2,0	1,8	-0,7	-0,6	-0,6	-0,6	-0,1	-0,5
516 F 51-02 84-86	646,44	40,4	1,9	2,0	1,4	1,3	2,1	-	-0,8	-0,5	-0,7	-0,8	-0,3	-
516 F 53-02 79-81	665,40	40,8	1,7	1,7	1,7	1,1	1,8	1,9	-1,1	-1,3	-1,3	-1,5	-0,5	-1,0
516 F 58-01 76-78	711,35	41,8	1,5	1,8	1,5	1,8	1,7	1,7	-1,0	-0,6	-0,8	0,3	-0,3	-0,5
516 F 69-02 79-81	794,4	43,8	1,0	1,1	0,6	0,1	0,9	0,7	-1,6	-1,6	-1,8	-3,0	-1,3	-1,5
516 F 70-02 70-72	798,35	44,0	1,2	1,2	0,5	0,7	1,0	1,0	-1,9	-1,8	-2,3	-2,5	-1,7	-1,9
516 F 72-02 66-68	812,22	44,8	1,1	1,1	0,8	0,8	1,0	0,9	-1,9	-1,9	-2,1	-2,4	-1,3	-1,7
516 F 73-06 33-35	822,38	45,4	1,2	1,3	0,8	0,6	1,2	1,4	-2,6	-2,5	-2,8	-3,1	-2,0	-2,1
516 F 75-06 78-80	840,8	46,4	1,7	1,6	1,3	1,0	1,6	1,5	-1,9	-1,9	-2,1	-2,9	-1,6	-1,6
516 F 76-06 33-35	849,3	47,8	1,0	1,1	0,7	0,6	0,9	0,9	-2,4	-2,2	-2,8	-3,8	-2,0	-1,6
516 F 81-01 54-56	887,1	53,6	0,8	1,0	1,0	0,9	0,7	1,0	-2,2	-1,9	-1,9	-1,9	-2,0	-2,1
516 F 83-06-38-40	908,49	57,0	2,6	2,6	2,5	2,2	2,6	2,5	-2,2	-2,0	-2,1	-2,6	-1,8	-2,2

Tableau A.3 : Valeurs isotopiques des fractions séparées du site DSDP 516

Généralité			δ13C (‰VPDB)			δ18O (‰VPDB)		
Site/Hole/Core/Section/T op interval-Bottom interval	mbsf	Age (Ma)	3-5 μm	5-8 μm	8-20 μm	3-5 μm	5-8 μm	8-20 μm
511 03-R-1	16,6	31,5	2,0	2,2	2,4	0,9	0,9	1,3
511 03-R-2	15,1	31,5	2,2	2,0	2,3	0,6	0,3	0,7
511 03-R3	18,0	31,6	2,7	2,9	1,2	0,6	0,6	2,6
511 11-R-1	90,2	33,4	1,1	1,9	1,4	0,9	1,2	1,3
511 17-R-2	149,7	34,6	2,2	2,3	2,0	0,0	0,2	0,0
511 18-R-1	157,6	35,4	2,0	2,1	1,6	0,0	-0,1	0,0
511 20-R-1	176,7	37,2	2,4	2,5	-	0,1	0,2	-
511 20-R-2	178,3	37,4	2,4	2,6	-	0,1	0,2	-

Tableau A.4 : Valeurs isotopiques des fractions séparées du site ODP 511

Généralité			δ13C (‰VPDB)							δ18O (‰VPDB)						
Site/Hole/Co re/Section/T op interval- Bottom interval	mbsf	Age (Ma)	3-5 µm	5-8 µm	8-20 µm	20-160 µm	> 3 µm	Bulk	S, linaperta	3-5 µm	5-8 µm	8-20 µm	20-160 µm	> 3 µm	Bulk	S, linaperta
689 B 08H-04 100-102	68,0	24,5	1,4	1,8	1,1	0,3	1,2	1,3	-	2,1	2,0	2,2	2,5	2,5	2,4	-
689 B 10H-03 71,5-73,5	85,5	27,5	1,8	2,3	0,7	0,5	1,4	1,6	-	2,3	2,0	2,6	2,6	2,7	2,4	-
689 B 12H-02 48-50	102,9	29,9	1,2	1,7	0,6	0,3	1,3	1,2	-	2,3	2,2	2,4	2,4	2,7	2,5	-
689 B 13H-01 116-118	111,8	32,1	1,9	2,4	2,0	0,4	1,9	1,8	1,3	2,3	1,8	2,2	2,7	2,5	2,3	2,4
689 B 13H-04 128-130	116,4	33,1	2,5	3,2	2,9	2,4	2,1	2,4	-	2,6	2,3	2,4	2,6	2,5	2,5	-
689 B 14H-01 121-123	121,5	34,2	2,6	2,7	2,2	2,2	2,4	2,3	1,5	1,1	1,0	1,1	1,2	1,2	1,3	1,5
689 B 14H-03 29-31	123,5	34,8	2,9	2,9	1,5	2,5	2,5	2,4	-	1,2	1,3	1,6	1,4	1,6	1,4	-
689 B 14H-04 86-88	125,6	35,4	2,7	2,9	2,7	2,5	2,4	2,6	-	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,4	-
689 B 15H-01 109-111	131,0	36,2	2,4	2,7	2,6	2,4	2,4	2,4	1,9	1,3	0,9	1,0	1,3	1,4	1,2	1,4
689 B 15H-04 58-60	135,0	36,9	2,1	2,1	1,3	1,7	2,2	2,0	-	1,1	1,0	1,3	1,6	1,8	1,4	-
689 B 17H-02 122-124	151,8	38,2	2,3	2,4	1,7	1,1	2,0	-	1,4	0,8	0,7	1,0	1,4	1,2	-	1,4
689 B 17H-03 25-27	152,4	39,1	2,3	2,2	1,2	0,9	1,9	1,8	-	0,7	0,7	0,9	1,2	1,3	1,3	-
689 B 17H-03 82-84	152,9	40,0	2,4	2,5	1,8	1,6	2,0	1,9	-	0,8	0,5	0,6	0,9	1,2	1,1	-
689 B 18H-04 26-28	163,6	41,9	2,1	2,2	1,8	0,9	2,1	-	1,4	0,0	0,1	0,1	0,7	0,3	-	0,6
689 B 19H 01- 128-130	169,8	42,7	2,0	2,2	1,8	1,6	1,8	1,8	1,4	0,6	0,2	0,5	0,6	0,7	0,5	0,8
689 B 19H-05 62-64	175,1	43,6	1,6	1,7	1,3	0,4	1,4	-	1,1	0,2	0,0	0,2	0,5	0,4	-	0,8
689 B 20H-01 61-63	178,7	44,5	1,4	1,3	1,3	1,4	1,3	1,3	1,1	0,7	0,5	0,5	0,3	0,5	0,5	0,8
689 B 20H-03 116-118	182,3	45,5	1,5	1,6	1,4	1,2	1,4	1,3	1,1	0,4	0,1	0,2	0,4	0,6	0,6	0,8
689 B 21H-01 129-131	189,1	46,6	1,2	1,3	1,0	1,6	1,3	1,2	0,4	0,4	0,5	0,6	0,5	0,6	0,5	0,4
689 B 22X-03 59-61	201,0	48,1	1,6	1,5	1,3	1,4	1,6	1,4	1,3	- 0,2	- -0,5	0,0	0,1	0,2	0,0	0,2
690 B 15H-01 127-129	129,4	48,4	1,7	1,8	1,5	1,3	1,7	1,7	-	- 0,7	- -0,9	- 0,3	- -0,1	0,4	0,2	-
690 B 15H-03 134-136	132,5	49,6	1,9	1,8	1,2	1,1	1,8	1,7	1,5	- 0,7	- -0,7	0,0	-0,2	0,3	-0,2	0,3
690 B 15H-04 81-83	133,4	51,0	1,0	1,4	0,7	0,4	0,8	0,8	-	- 0,8	- -0,7	- 0,4	-0,3	-0,2	-0,1	0,5
690 B 15H-05 23-25	134,3	52,4	0,4	0,9	0,7	0,1	0,4	0,6	-	- 1,0	- -0,7	- 0,3	-0,3	-0,2	-0,3	-0,1

Tableau A.5 : Valeurs isotopiques des fractions séparées du site ODP 689/690

Généralité			δ13C (‰VPDB)						δ18O (‰VPDB)					
Site/Hole/Core/Section/Top interval-Bottom interval	mbstf	Age (Ma)	3-5 μm	5-8 μm	8-20 μm	20-160 μm	> 3 μm	Bulk	3-5 μm	5-8 μm	8-20 μm	20-160 μm	> 3 μm	Bulk
865 B 05H-02 61-63	39,2	41,2	1,9	2,0	-	0,9	1,9	1,8	-0,3	-0,2	-	-0,6	0,1	-0,1
865 B 05H-05 65-67	43,7	41,6	1,9	-	1,1	1,3	1,9	-	-0,2	-	-0,8	-0,1	0,5	-
865 B 06H-04 78-80	51,7	42,7	2,0	2,0	-	1,3	2,0	2,0	0,0	0,1	-	-0,6	0,4	0,1
865 B 07H-04 71-73	61,2	44,4	2,1	-	1,8	1,5	1,9	-	0,2	-	-0,1	-0,2	0,5	-
865 B 08H-03 65-67	69,2	45,9	1,9	-	1,6	1,2	1,8	-	-0,2	-	-0,2	-0,4	0,4	-
865 B 08H-05 78-80	72,2	46,9	1,9	-	1,6	1,3	1,8	-	-0,1	-	-0,4	-0,5	0,2	-
865 B 09H-03 17-19	78,2	48,7	2,0	2,3	-	2,1	2,1	2,1	-0,6	-0,6	-	-0,6	-0,3	-0,6
865 B 09H-05 117-119	82,2	51,3	1,8	-	-	1,6	1,7	-	-0,1	-	-	-0,7	-0,3	-
865 B 10H-04 56-58	89,6	53,7	1,4	1,4	1,8	1,6	1,6	-	-1,5	-1,8	-1,0	-1,3	-1,0	-
865 B 11H-06 82-84	102,3	55,4	1,8	1,9	2,4	2,3	2,0	-	-1,7	-1,8	-1,4	-1,3	-0,9	-
865 B 12H-05 17-19	109,7	56,4	2,9	2,9	-	3,0	3,0	3,0	-1,4	-1,3	-	-1,1	-1,0	-1,2
865 B 13H-06 68-70	121,2	58,1	3,1	3,0	2,9	2,9	3,0	-	-1,6	-1,6	-1,0	-0,8	-0,9	-
865 B 13H-06 68-70	124,2	58,7	3,0	3,0	3,1	-	2,9	-	-1,0	-1,1	-0,8	-	-0,5	-
865 B 14H-03 78-80	126,3	59,2	2,0	2,0	-	1,3	2,0	2,9	0,0	0,1	-	-0,6	0,4	-0,8
865 B 14H-04 25-27	127,2	59,6	2,9	3,0	-	3,2	2,9	3,2	-1,1	-0,9	-	-0,9	-0,6	-0,9

Tableau A.6 : Valeurs isotopiques des fractions séparées du site ODP 865

Généralité			Masse (g)								Pourcentage en masse (%)				
Site/Hole/C ore/Section /Top interval- Bottom interval	mbsf	Age (Ma)	>160	20-160 µm	8-20 µm	5-8 µm	3-5 µm	> 3 µm	total	>160	20-160 µm	8-20 µm	5-8 µm	3-5 µm	> 3 µm
925 A 38-01 30-32	641,7	29,9	0,2	0,5	0,3	0,2	0,0	1,0	2,1	9	23	13	8	2	46
925 A 43-01 30-32	683,4	31,1	0,4	0,2	0,1	0,1	0,3	0,5	1,6	25	14	7	9	15	30
925 A 46 -01 30-32	709,3	31,7	0,6	0,4	0,1	0,1	0,1	0,5	1,8	32	25	5	7	5	26
925 A 48-02 120-122	730,6	32,2	0,5	0,6	0,1	0,1	0,1	0,6	2,1	26	27	6	5	7	30
925 A 51-01 28-30	747,4	32,8	0,5	0,7	0,1	0,1	0,0	0,5	1,9	28	36	4	3	2	26
925 A 52-01 30-32	757,3	33,2	0,8	1,0	0,1	0,1	0,0	0,3	2,3	36	42	4	3	1	13
925 A 53-01 30-32	766,9	33,5	0,9	0,3	0,2	0,2	0,1	0,9	2,5	35	13	7	6	3	36
925 A 53-05 30-32	772,6	33,7	0,6	0,4	0,1	0,2	0,1	0,9	2,3	25	16	5	9	4	40
925 A 54-01 30-32	776,6	33,9	0,6	0,2	0,1	0,2	0,2	0,5	1,7	33	12	6	9	11	28
925 A 54-05 30-32	782,6	34,3	0,7	0,4	0,1	0,1	0,1	0,7	2,1	34	18	5	6	6	31
925 A 55-01 32-34	786,3	34,5	1,2	0,6	0,1	0,1	0,1	0,6	2,7	43	23	4	5	3	22
925 A 55-05 25-27	792,3	34,7	0,8	0,9	0,2	0,2	0,1	0,4	2,5	31	34	8	7	3	17
925 A 56-05 30-32	801,9	35,2	0,9	0,5	0,2	0,1	0,1	0,6	2,4	37	20	9	6	3	26
925 A 57-01 35-37	805,6	35,4	0,7	0,5	0,1	0,1	0,0	0,4	1,9	40	26	5	5	2	21
925 A 58-01 20-22	815,0	35,9	0,8	0,6	0,2	0,1	0,1	0,4	2,0	38	27	8	4	5	18
925 A 58-05 30-32	821,1	36,2	0,5	0,4	0,2	0,2	0,0	0,9	2,2	22	20	7	10	1	39
925 A 59-06 90-92	832,9	36,8	1,0	0,8	0,2	0,1	0,1	0,3	2,4	40	34	7	4	4	11
925 A 62-01 90-92	854,4	37,8	0,9	0,8	0,1	0,1	0,1	0,3	2,4	37	35	6	4	5	14
929 E 10-04 40-42	563,2	38,2	0,7	0,4	0,1	0,2	0,2	0,6	2,1	34	18	5	9	7	27
925 A 63-01 30-32	863,4	38,5	1,5	0,6	0,1	0,0	0,0	0,1	2,4	63	24	5	2	2	5
925 A 64-04 30-32	877,6	39,7	1,2	0,9	0,1	0,1	0,1	0,2	2,6	46	35	5	4	2	8
925 A 65-01 32-34	882,8	40,1	0,8	0,9	0,1	0,2	0,1	0,3	2,4	34	39	5	7	3	12
925 A 67-01 30-32	901,7	41,0	1,0	0,9	0,2	0,1	0,1	0,3	2,6	40	33	6	4	3	13
925 A 67-04 50-52	906,4	41,3	0,8	1,0	0,2	0,1	0,1	0,7	2,8	29	35	7	3	3	23

929 E 14-0 4 50-52	601,9	41,5	0,1	0,5	0,1	0,2	0,3	0,9	2,1	7	25	3	11	13	41
925 A 69-05 30-32	927,0	42,2	1,4	0,8	0,1	0,2	0,1	0,5	3,2	44	25	4	6	4	16
929 E 16-04 42-44	621,0	43,9	0,2	0,6	0,2	0,2	0,3	0,8	2,2	10	25	7	9	12	37
929 E 24-01 40-42	693,2	49,1	0,1	0,3	0,1	0,1	0,1	0,7	1,3	5	20	11	5	5	53

Tableau A.7 : Pourcentage en masse de chaque fractions séparées du site ODP 925/929

Généralité			Masse (g)							Pourcentage en masse (%)					
Site/Hole/C ore/Section /Top interval- Bottom interval	mbsf	Age (Ma)	>160	20-160 µm	8-20 µm	5-8 µm	3-5 µm	> 3 µm	total	>160	20-160 µm	8-20 µm	5-8 µm	3-5 µm	> 3 µm
549 A 13-01 90-94	106,9	31,9	0,3	0,6	0,2	0,1	0,4	0,8	2,5	11	26	7	6	18	33
549 A 16-01 76-80	120,3	33,4	0,4	0,1	0,3	0,2	0,5	0,8	2,3	17	4	12	8	23	36
549 A 20-01 48-52	128,5	34,2	0,3	0,1	0,2	0,2	0,5	0,8	2,1	15	4	9	8	25	39
549 A 32-02 22-25	149,2	35,7	0,2	0,1	0,3	0,2	0,6	0,6	2,1	11	6	16	10	26	30
549 A 35-01 16-19	160,7	36,6	0,2	0,1	0,3	0,3	0,3	1,0	2,3	10	4	14	14	14	45
549 A 38-01 36-39	175,9	37,8	0,3	0,3	0,2	0,5	0,5	0,8	2,6	12	10	7	20	20	30
549 A 41-01 13-16	190,7	39,0	0,6	0,1	0,3	0,2	0,6	0,5	2,2	27	4	12	10	25	22
549 02-01 38- 40	198,9	39,7	0,1	0,0	0,1	0,1	0,1	0,5	0,9	16	5	9	8	9	52
549 03-01 04- 06	208,1	40,4	0,2	0,1	0,1	0,0	0,2	0,3	0,9	25	8	9	5	25	28
549 04-05 105-107	224,6	41,9	0,3	0,2	0,2	0,1	0,5	0,8	2,1	14	9	9	3	26	39
549 06-01 68- 69	237,2	42,9	0,2	0,1	0,1	0,0	0,0	0,7	1,1	16	10	10	1	2	60
549 08-01 79- 80	256,3	44,5	0,3	0,1	0,1	0,0	0,3	0,3	1,2	29	6	13	3	22	27
549 09-03 29- 30	268,3	45,5	0,3	0,2	0,2	0,2	0,4	1,1	2,3	11	6	8	7	18	49
549 10-05- 60-62	281,1	49,9	0,2	0,2	0,3	0,1	0,4	0,9	2,1	7	8	15	5	20	44
549 11-05 115-117	291,2	52,0	0,1	0,1	0,2	0,1	0,3	1,5	2,2	3	4	9	4	12	68
549 12-03 54- 56	297,1	52,9	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	1,1	1,7	8	5	7	5	13	63
549 13-05 64- 66	309,7	53,5	0,2	0,1	0,4	0,2	0,4	1,1	2,3	6	4	16	9	18	46
549 15-05 61- 63	328,6	54,4	0,4	0,3	0,2	0,1	0,2	1,2	2,4	17	12	8	4	10	50

Tableau A.8 : Pourcentage en masse de chaque fractions séparées du site DSDP 549

Généralité			Masse (g)							Pourcentage en masse (%)					
Site/Hole/C ore/Section /Top interval- Bottom interval	mbsf	Age (Ma)	>160	20-160 µm	8-20 µm	5-8 µm	3-5 µm	> 3 µm	total	>160	20-160 µm	8-20 µm	5-8 µm	3-5 µm	> 3 µm
516 F 30-02 66-68	446,8	31,1	0,1	0,3	0,2	0,3	0,3	1,0	2,2	3	14	9	15	13	46
516 F 32-07 53-55	473,1	32,2	0,7	0,2	0,2	0,2	0,3	0,8	2,3	30	7	8	9	14	33
516 F 35-01 82-84	493,01	33,0	0,1	0,2	0,3	0,3	0,4	0,7	1,9	4	8	14	14	22	38
516 F 36-01 80-82	502,4	33,5	0,7	0,2	0,2	0,1	0,2	1,1	2,5	29	7	8	5	9	42
516 F 37-04 22-24	515,91	34,1	0,1	0,1	0,1	0,5	0,4	0,9	2,1	3	7	6	24	18	42
516 F 39-02 32-34	531,92	34,8	1,1	0,1	0,2	0,3	0,1	0,1	2,0	55	5	10	17	6	7
516 F 41-01 71-73	549,72	35,5	0,1	0,1	0,5	0,3	0,4	0,6	2,0	7	5	27	13	18	30
516 F 43-02 33-35	569,93	36,3	1,1	0,1	0,1	0,4	0,5	1,1	3,2	33	3	4	13	14	33
516 F 44-01 63-65	578,19	36,6	0,1	0,1	0,2	0,4	0,4	1,0	2,2	3	5	9	21	17	45
516 F 48-01- 63-65	615,60	38,6	0,3	0,2	0,2	0,5	0,4	0,5	2,1	13	12	11	21	17	26
516 F 50-02 45-47	636,6	39,9	0,8	0,2	0,4	0,2	0,3	0,9	2,9	27	8	13	7	12	33
516 F 51-02 84-86	646,44	40,4	0,2	0,2	0,1	0,4	0,6	0,7	2,2	7	10	4	16	29	33
516 F 53-02 79-81	665,40	40,8	0,1	0,2	0,4	0,3	0,3	1,0	2,3	4	7	16	15	14	44
516 F 58-01 76-78	711,35	41,8	0,0	0,1	0,3	0,3	0,2	1,1	1,9	0	3	14	15	11	57
516 F 69-02 79-81	794,4	43,8	0,1	0,3	0,3	0,1	0,5	0,9	2,2	4	15	15	4	23	40
516 F 70-02 70-72	798,35	44,0	0,0	0,5	0,2	0,2	0,3	0,8	2,0	0	23	11	10	15	41
516 F 72-02 66-68	812,22	44,8	1,5	0,3	0,3	0,3	0,3	1,0	3,6	41	7	8	7	8	28
516 F 73-06 33-35	822,38	45,4	0,1	0,3	0,3	0,3	0,3	0,7	1,9	4	18	14	16	14	35
516 F 75-06 78-80	840,8	46,4	0,1	0,4	0,5	0,1	0,2	1,0	2,1	4	17	21	4	9	44
516 F 76-06 33-35	849,3	47,8	0,0	0,2	0,2	0,0	0,4	0,1	1,0	5	16	21	3	43	13
516 F 81-01 54-56	887,1	53,6	0,7	1,0	0,4	0,1	0,3	0,3	2,7	26	36	13	4	10	12
516 F 83-06- 38-40	908,49	57,0	0,6	0,3	0,4	0,2	0,5	0,6	2,6	21	12	15	8	20	24

Tableau A.9 : Pourcentage en masse de chaque fractions séparées du site DSDP 516

Généralité			Masse (g)							Pourcentage en masse (%)					
Site/Hole/C ore/Section /Top interval- Bottom interval	mbsf	Age (Ma)	>160	20-160 µm	8-20 µm	5-8 µm	3-5 µm	> 3 µm	total	>160	20-160 µm	8-20 µm	5-8 µm	3-5 µm	> 3 µm
511 03-R-1	16,6	31,5	0,1	0,3	0,4	0,1	0,2	0,9	2,0	6	15	22	3	8	46
511 03-R-2	15,1	31,5	0,1	0,5	0,4	0,1	0,2	0,8	2,0	5	24	18	6	10	38
511 03-R3	18,0	31,6	0,2	0,2	0,2	0,1	0,2	0,7	1,5	13	11	16	6	11	43
511 11-R-1	90,2	33,4	0,3	0,1	0,3	0,1	0,2	1,3	2,3	12	5	13	3	8	59
511 17-R-2	149,7	34,6	0,1	0,5	0,4	0,0	0,1	0,4	1,6	7	30	23	3	8	28
511 18-R-1	157,6	35,4	0,1	0,2	0,3	0,1	0,2	0,4	1,2	9	17	22	6	15	31
511 20-R-1	176,7	37,2	0,2	0,1	0,4	0,1	0,2	1,0	2,0	11	4	19	4	11	51
511 20-R-2	178,3	37,4	0,1	0,0	0,2	0,0	0,1	0,3	0,6	9	8	24	8	10	41

Tableau A.10 : Pourcentage en masse de chaque fractions séparées du site ODP 511

Généralité			Masse (g)							Pourcentage en masse (%)					
Site/Hole/C ore/Section /Top interval- Bottom interval	mbsf	Age (Ma)	>160	20-160 µm	8-20 µm	5-8 µm	3-5 µm	> 3 µm	total	>160	20-160 µm	8-20 µm	5-8 µm	3-5 µm	> 3 µm
689 B 08H-04 100-102	68,0	24,5	0,1	0,2	0,2	0,1	0,3	0,9	1,8	4	14	11	5	15	51
689 B 10H-03 71,5-73,5	85,5	27,5	0,0	0,1	0,0	0,3	0,7	0,9	2,0	2	3	2	16	33	44
689 B 12H-02 48-50	102,9	29,9	0,0	0,1	0,1	0,2	0,4	1,2	2,0	1	6	5	9	21	58
689 B 13H-01 116-118	111,8	32,1	0,1	0,1	0,3	0,1	0,3	1,0	1,9	4	5	14	3	18	56
689 B 13H-04 128-130	116,4	33,1	0,0	0,4	0,3	0,2	0,4	0,7	2,1	1	20	16	8	21	34
689 B 14H-01 121-123	121,5	34,2	0,1	0,5	0,2	0,2	0,3	0,9	2,2	5	21	10	10	15	40
689 B 14H-03 29-31	123,5	34,8	0,2	0,1	0,0	0,2	0,1	0,2	0,9	19	15	3	19	17	26
689 B 14H-04 86-88	125,6	35,4	0,1	1,1	0,3	0,1	0,2	0,3	2,1	6	51	15	6	9	13
689 B 15H-01 109-111	131,0	36,2	0,1	1,0	0,1	0,2	0,5	0,4	2,3	4	45	6	7	19	18
689 B 15H-04 58-60	135,0	36,9	0,5	0,4	1,0	0,2	0,2	0,7	3,0	17	13	33	6	8	23
689 B 17H-02 122-124	151,8	38,2	0,1	0,3	0,2	0,1	0,3	1,2	2,1	5	13	10	3	14	55
689 B 17H-03 25-27	152,4	39,1	0,2	0,3	0,2	0,1	0,3	1,4	2,4	7	14	8	3	11	57
689 B 17H-03 82-84	152,9	40,0	0,8	0,6	0,2	0,2	0,4	0,8	3,0	27	20	6	5	14	28

689 B 18H-04 26-28	163,6	41,9	0,1	0,3	0,4	0,1	0,1	1,0	2,1	4	15	21	6	3	50
689 B 19H 01-128-130	169,8	42,7	0,2	0,4	0,1	0,3	0,4	1,2	2,5	6	15	5	11	14	48
689 B 19H-05 62-64	175,1	43,6	0,1	0,1	0,1	0,1	0,6	1,0	2,1	7	6	5	5	28	49
689 B 20H-01 61-63	178,7	44,5	0,1	0,0	0,1	0,3	0,3	1,3	2,1	7	2	4	12	14	61
689 B 20H-03 116-118	182,3	45,5	0,1	0,8	0,1	0,2	0,2	0,9	2,2	3	34	5	7	9	43
689 B 21H-01 129-131	189,1	46,6	0,2	1,2	0,0	0,2	0,3	0,7	2,5	7	48	1	7	10	27
689 B 22X-03 59-61	201,0	48,1	0,3	1,0	0,2	0,1	0,2	0,9	2,6	10	38	7	2	9	35
690 B 15H-01 127-129	129,4	48,4	0,1	0,2	0,1	0,1	0,2	1,3	1,9	6	8	5	5	8	68
690 B 15H-03 134-136	132,5	49,6	0,1	0,2	0,2	0,1	0,3	1,4	2,3	5	8	10	4	12	60
690 B 15H-04 81-83	133,4	51,0	0,0	0,1	0,1	0,1	0,5	1,5	2,2	1	4	5	3	21	67
690 B 15H-05 23-25	134,3	52,4	0,1	0,3	0,1	0,0	0,3	0,9	1,7	4	17	7	3	20	50

Tableau A.11 : Pourcentage en masse de chaque fractions séparées du site ODP 689/690

2. Annexe 2

Tremblin M., Hermoso M. et Minoletti F. (2016) Equatorial heat accumulation as a long-term trigger of permanent Antarctic ice sheets during the Cenozoic. Proc. Natl. Acad. Sci. 113, 11782-11787.

Equatorial heat accumulation as a long-term trigger of permanent Antarctic ice sheets during the Cenozoic

Maxime Tremblin^a, Michaël Hermoso^b, and Fabrice Minoletti^{a,1}

^aInstitut des Sciences de la Terre de Paris (UMR UPMC/CNRS 7193 ITeP), Université Pierre et Marie Curie, CNRS, Sorbonne Universités, 75252 Paris Cedex 05, France; and ^bDepartment of Earth Sciences, University of Oxford, Oxford OX1 3AN, United Kingdom

Edited by Mark H. Thiemens, University of California, San Diego, La Jolla, CA, and approved August 26, 2016 (received for review May 20, 2016)

Growth of the first permanent Antarctic ice sheets at the Eocene–Oligocene Transition (EOT), ~33.7 million years ago, indicates a major climate shift within long-term Cenozoic cooling. The driving mechanisms that set the stage for this glaciation event are not well constrained, however, owing to large uncertainties in temperature reconstructions during the Eocene, especially at lower latitudes. To address this deficiency, we used recent developments in coccolith biogeochemistry to reconstruct equatorial Atlantic sea surface temperature (SST) and atmospheric pCO₂ values from pelagic sequences preceding and spanning the EOT. We found significantly more variability in equatorial SSTs than previously reported, with pronounced cooling from the Early to Middle Eocene and subsequent warming during the Late Eocene. Thus, we show that the Antarctic glaciation at the Eocene–Oligocene boundary was preceded by a period of heat accumulation in the low latitudes, likely focused in a progressively contracting South Atlantic gyre, which contributed to cooling high-latitude austral regions. This prominent redistribution of heat corresponds to the emplacement of a strong meridional temperature gradient that typifies icehouse climate conditions. Our equatorial coccolith-derived geochemical record thus highlights an important period of global climatic and oceanic upheaval, which began 4 million years before the EOT and, superimposed on a long-term pCO₂ decline, drove the Earth system toward a glacial tipping point in the Cenozoic.

Eocene–Oligocene climate transition | coccolith-based proxies | Atlantic equatorial SSTs | Cenozoic pCO₂ | meridional temperature gradient

The warm, greenhouse Eocene Epoch exhibits climatic patterns that remain difficult to constrain, in part because of unreliable low-latitude sea surface temperature (SST) reconstructions (1). So far, only a handful of sites serve as a reference for climate history at low latitudes during the Eocene and the Eocene–Oligocene Transition (EOT): the nearshore Tanzania in the Indian Ocean [Tanzania Drilling Project (TDP)] (1, 2) and open ocean sites in the equatorial Atlantic [Ocean Drilling Program sites ODP 925 and 929] (3–5). These records exhibit rather conflicting proxy data for the TDP and overall long-term cooling for the Atlantic sites 925 and 929. There is, however, no clear and significant cooling trend from the Early to Middle Eocene that indicates the termination of the Early Eocene Climatic Optimum (Fig. 14). Furthermore, recent quality-checked SSTs for ODP 925 and 929 sites using the Ring Index indicate relatively similar temperatures between the Late Eocene and the Early Oligocene (5). In contrast, high-latitude sites are consistent in demonstrating appreciable cooling of austral subpolar regions during much of the Eocene (3, 4, 6–8). This apparent lack of substantial temperature change in the intertropical belt during the Eocene and across the EOT remains an enigmatic feature that complicates our understanding of the interplay between seawater temperatures at a global scale, pCO₂, and changes in global ocean circulations in the context of new Southern Ocean gateways (9–14). The paucity of low-latitude data, especially in the Pacific Ocean, prevents the reconstruction of the latitudinal temperature gradient, much needed for the successful modeling of processes that drove the greenhouse to icehouse transition (10, 15, 16).

As an alternative to the relatively poor preservation of the foraminifera and issues with the calibration of organic-based proxies (1, 5, 17), this study exploits the coccoliths as a source of paleoclimatic information. Coccolithophores, single-celled phytoplankton algae, are a key component of the carbon cycle and the ocean biological pump, and their calcite biominerals, the coccoliths, are a major component of pelagic sediments. Coccoliths are produced in the mixed layer and, as such, are ideally suited to record the chemistry and temperature of ocean surface waters. Their excellent preservation, even in warm and high pCO₂ settings (18), may overcome methodological caveats associated with the absence or frequent recrystallization of foraminiferal shells (1, 2, 17). Recent culture and sedimentary studies have produced new coccolith-based proxies that make it possible to exploit this underexplored paleoclimatic archive (*SI Materials and Methods*) (19–21). In the present study, we used the established temperature dependence of oxygen isotope ratios of coccolith calcite gathered in size-restricted microfractions to calculate SSTs (Eq. 1; see *SI Materials and Methods*), accounting for local seawater δ¹⁸O values (6, 22) (Figs. S1 and S2) and the vital effect (19, 20) (Fig. S3). In sequences postdating the Late Miocene, large isotope vital effects have been reported in coccoliths (21). This was attributed to the consequence of relatively low pCO₂ concentrations, as DIC/CO₂ aq limitation is thought to be the main cause of the vital effects in these biominerals (20, 21, 23–27). In contrast, studies of laboratory cultures and downcore sediments indicate that the vital effect in coccoliths (regardless of taxonomy) was limited and invariant when pCO₂ concentrations in the atmosphere were above ~500 ppm, as was the case during the time period investigated (28, 29) (see *SI Materials and Methods* for further explanations on the relation

Significance

The long-term cooling trend of the Cenozoic is punctuated by shorter-term climatic events, such as the inception of permanent ice sheets on Antarctica at the Eocene–Oligocene Transition (~33.7 Ma). Taking advantage of the excellent state of preservation of coccolith calcite in equatorial Atlantic deep-sea cores, we unveil progressive tropical warming in the Atlantic Ocean initiated 4 million years prior to Antarctic glaciation. Warming preceding glaciation may appear counterintuitive, but we argue that this long-term climatic precursor to the EOT reinforced cooling of austral high latitudes via the redistribution of heat at the surface of the oceans. We discuss this new prominent paleoceanographic and climatic feature in the context of overarching pCO₂ decline and the establishment of an Antarctic circumpolar current.

Author contributions: M.H. and F.M. designed research; M.T., M.H., and F.M. performed research; F.M. contributed new reagents/analytic tools; M.T., M.H., and F.M. analyzed data; and M.T., M.H., and F.M. wrote the paper.

The authors declare no conflict of interest.

This article is a PNAS Direct Submission.

¹To whom correspondence should be addressed. Email: Fabrice.Minoletti@upmc.fr.

This article contains supporting information online at www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1608100113/-DCSupplemental.

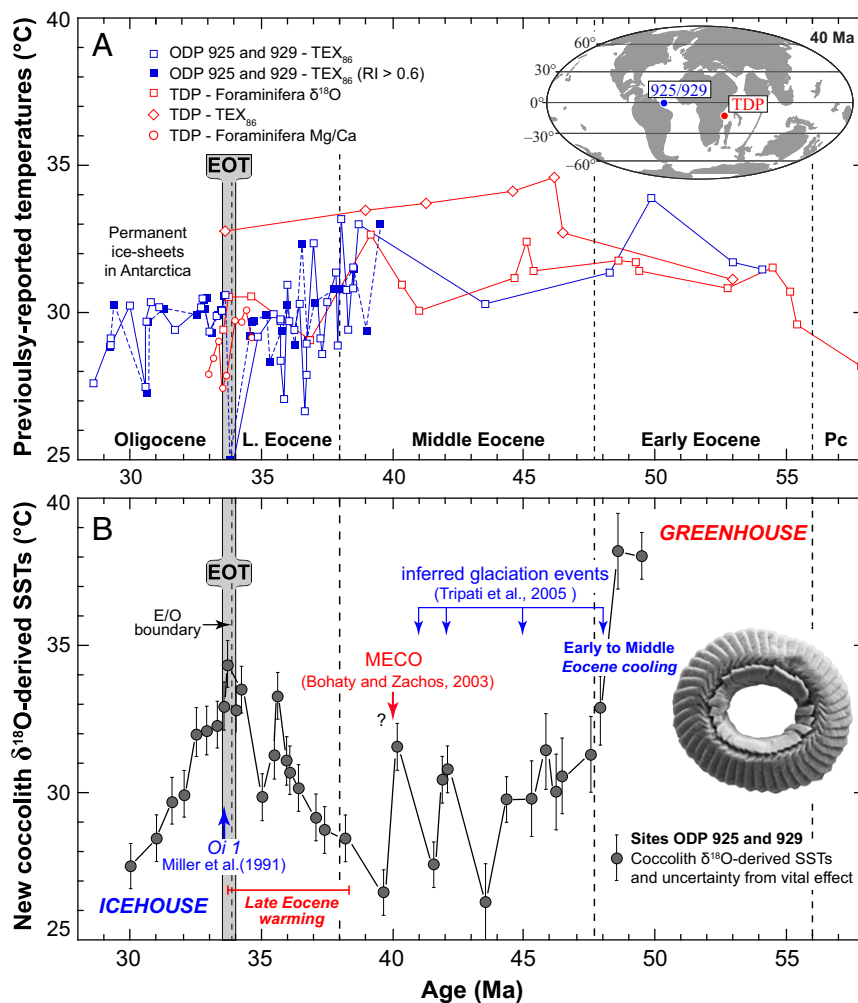


Fig. 1. Reconstructed equatorial SSTs during the Early Eocene to the Early Oligocene. (A) Multiproxy temperature estimates from the TDP (in red) indicate a warm and relatively stable Eocene climate (2). The blue curve denotes published TEX₈₆-derived SSTs (3, 4) in the equatorial Atlantic showing relatively similar temperatures in the Eocene and the Early Oligocene. Note that alkenone temperatures ($U^{K_{37}}$) from ref. 3 are not presented, as they exceeded the upper limit of the proxy (i.e., >29 °C). For data source ODP 925 and 929, open symbols denote refs. 3 and 4, and filled symbols denote samples with a Ring Index > 0.6 from ref. 5; TDP data are from refs. 2 and 35. (Inset) The location map is modified from ref. 29. (B) Coccolith δ¹⁸O-derived temperatures from sites ODP 925 and 929 applying Eq. 1. The raw isotope data are shown in Fig. S4A. A correction of the vital effect of 0.69‰ (SD = 0.11‰) was applied to coccoliths gathered into 3–5-μm fractions (see corresponding biogeochemical discussion in *SI Materials and Methods*). Disregarding the problem of the vital effect would translate the temperature curve by a constant -3.7 °C offset (see Fig. S4D for SSTs derived from the 5–8-μm fractions). Early to Middle Eocene cooling highlights the termination of the greenhouse period. After climate ups and downs in the Middle Eocene (30–32), including the Middle Eocene Climatic Optimum (MECO), a Late Eocene 6 °C warming predates the pronounced cooling seen coeval with the onset of glaciation during the Early Oligocene. (Inset) The SEM image shows a reticulofenestrated specimen from a sample at 42.1 Ma (see Fig. S5A for an edited version and the scale bar).

between the environment and the expression of the vital effects in coccolith calcite). Beyond SST reconstruction using the oxygen isotope composition of the coccoliths, the carbon isotope offsets between coccoliths of distinct sizes, concentrated in the 5–8-μm and 3–5-μm microfractions ($\Delta\delta^{13}C_{\text{large-small}}$) can be used to derive new pCO₂ estimates that may complement existing alkenone-based data (Eq. 2; see *Materials and Methods* and *SI Materials and Methods* for details on the biogeochemical calibration for pCO₂ reconstruction).

Results

Equatorial SSTs. The new coccolith-derived SST curve at equatorial sites ODP 925 and 929 decreases across the Early to Middle Eocene transition from 38 °C to 30 °C (Fig. 1B). Middle Eocene coccoliths record temperature fluctuations of ~4 °C from 47 Ma to 38 Ma, corroborating previous records that show an interval of climate instability (30–32) (Fig. 1B). During the Late Eocene (38 Ma to 34 Ma), the coccolith SST curve fluctuates less and exhibits a clear 6 °C warming trend. This protracted warming is distinct from the short-lived warmth at 40 Ma, commonly referred to as the Middle Eocene Climatic Optimum (MECO) (32). At the EOT, 33.7 Ma in the record, equatorial ocean temperatures were as high as they were during the late Early Eocene and subsequently underwent pronounced cooling with the development of permanent Antarctic ice sheets throughout the Early Oligocene.

From a more methodological viewpoint, we note that the use of large (5–8 μm) or small (3–5 μm) coccolith δ¹⁸O values and associated treatments of the vital effects give relatively similar SST estimates (Fig. S4). Nevertheless, our SST curve is mainly

based on assemblages gathered in microfractions comprised between 3 μm and 5 μm, as these fractions are purer (*Reticulofenestra*-dominated, Figs. S5–S7) and less “contaminated” by foraminiferal fragments and nannoliths such as *Discoaster* sp. that are prone to diagenesis.

The equatorial Atlantic SST estimates from the oxygen isotopes of diagenetically screened coccoliths (this study) and organic compounds (TEX₈₆) from the same sites exhibit similar ranges, but the trends differ (Fig. 1). Recently published SSTs derived from TEX₈₆ taking into account the Ring Index do not significantly vary before and across the EOT (5). The differences in SSTs in stratigraphically coeval sequences of the TDP in the Indian Ocean also remain difficult to interpret, especially as organic and inorganic-based proxy data conflict (Fig. 1A). Existing TEX₈₆-derived estimates for the equatorial Pacific Ocean indicate relatively colder temperatures across the EOT, but the paucity of data and the lack of record spanning the Early to Late Eocene hamper a meaningful comparison of the long-term SST trends between oceanic basins (3).

Coccolith-Derived Atmospheric CO₂ Levels. The pCO₂ estimates obtained from coccolith inorganic δ¹³C values of distinct sizes show a progressive and long-term decrease of about 500 ppm over the late Middle Eocene to Early Oligocene (Fig. 2). This trend corresponds to a drop of ~55 ppm of CO₂ per million-year period, which matches the long-term Cenozoic pCO₂ decline (28, 33). The atmospheric CO₂ concentrations presented in this study derive from concentrations of dissolved inorganic

carbon (DIC) (Eq. 2; *SI Materials and Methods* and Figs. S8 and S9). Therefore, assumption of seawater pH (among other parameters; see *SI Materials and Methods*) is required to generate final atmospheric pCO₂ estimates and associated errors. Use of a pH value of 8.05, according to the evaluation of ref. 34 in the tropics, provides pCO₂ concentrations that fall within the range of previous estimates (14, 16, 28, 29, 35, 36). For reference, choosing a pH of 7.9 (37) would offset our curve by a factor of approximately +400 ppm without altering the trend (Fig. S9 C and D).

It is well established that the decrease in global temperatures that occurred during the Eocene and more broadly in the Cenozoic arose, in part, from declining pCO₂ concentrations (28, 38). However, in terms of rate, our Late Eocene pCO₂ record does not depart from this long-term overarching trend (Fig. 2). Although all previous reports agree on this decrease in pCO₂ during the Late Eocene, we must mention one exception to this, provided by recent work by ref. 16 showing higher Late Eocene pCO₂ values than in the Middle Eocene (Fig. 2).

Discussion and Implications for the Long-Term Trigger of Antarctic Glaciation

Inception of a Meridional Temperature Gradient. The Early Eocene recorded high temperatures at both low and high latitudes (Fig. 3 A and B), providing evidence for a small meridional temperature gradient between the equator and the Southern Ocean during this interval (Δ SST < 8 °C). Such a small temperature difference between low and high latitudes characterizes the greenhouse climate of the Early and early Middle Eocene (15, 39, 40). A low equator to subpolar temperature gradient persisted through most of the Middle Eocene, as ocean temperatures cooled at similar rates at both high and low latitudes (Fig. 3). Despite this apparently

global cooling and continued decline in pCO₂, greenhouse conditions persisted during the Middle Eocene. During the late Middle Eocene and the Late Eocene, as the temperature trends diverged with low-latitude warming and accentuation of cooling in the austral subpolar regions (Fig. 3 A and B), this interval thus corresponds to the inception and progressive development of a meridional temperature gradient, at least in the Atlantic Ocean. During the latest Eocene and Early Oligocene interval, warm tropical and distinctly cooler temperatures in the sub-Antarctic regions testify to a strong latitudinal gradient (~20 °C around the EOT) akin to present-day values. Together with the development of permanent polar ice caps in Antarctica, from an oceanographic perspective, such a strong temperature gradient confirms firmly established icehouse conditions at the Eocene–Oligocene boundary.

The extent to which the Late Eocene warming was emplaced in all equatorial regions remains difficult to establish. Indeed, no reliable equatorial SSTs exist for the Pacific Ocean, and the TDP data are too patchy for the Late Eocene to exhibit a possible warming stage of the tropics of the Indian Ocean (Fig. 1A). The *Oi 1* isotopic event (41), and more broadly the EOT interval, are often mentioned to pinpoint the major flip from greenhouse to icehouse conditions in the Cenozoic (12, 42). Our work, however, shows that this prominent climate transition was not an abrupt and sudden event but was emplaced progressively consecutive to a 4-My-long period of change in the latitudinal distribution of oceanic heat.

Major Redistribution of Oceanic Heat During the Late Eocene. The causes of the Late Eocene oceanographic precursor to permanent Antarctic glaciation need to be discussed taking into account the

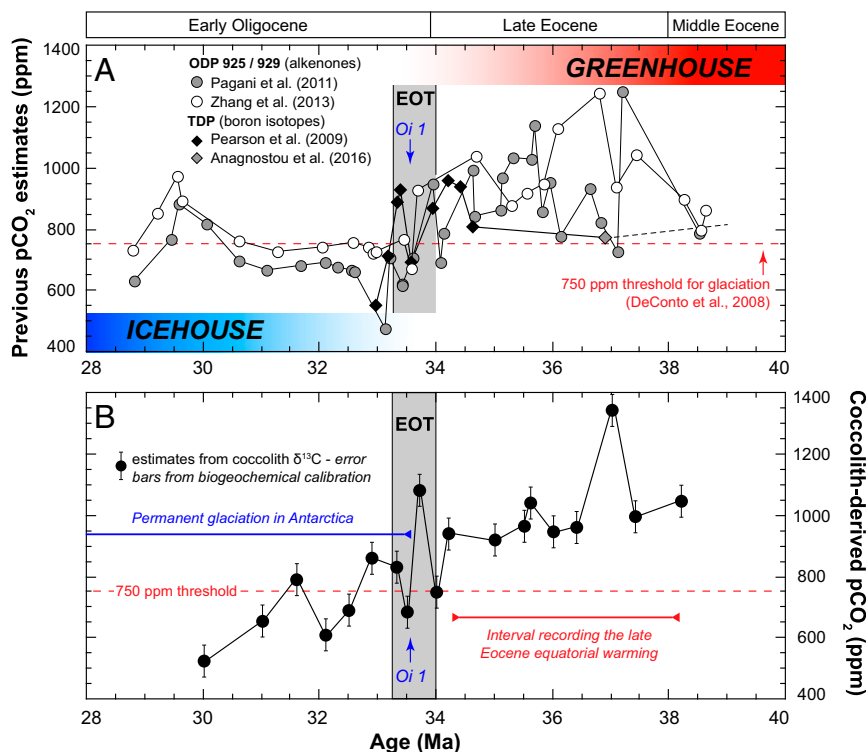


Fig. 2. Evolution of atmospheric carbon dioxide concentrations during the Middle Eocene to Early Oligocene. (A) Previously reported data indicating a decline in pCO₂ throughout the study interval (14, 16, 29, 35). Note that the data from ref. 35 established from boron isotope composition of foraminifera from the TDP (solid diamonds) are those recently reevaluated by ref. 16. (B) Our pCO₂ coccolith-derived estimates with the pH assumed to be 8.05 (according to ref. 34) are compatible with previous reports, but they reveal a clear and a more progressive negative trend. The Late Eocene warming (Fig. 1B) does not coincide with pCO₂ upheaval compared with a long-term record that would indicate fleeting reestablishment of the greenhouse period. Across the EOT (gray shaded area), these estimates are compatible with the modeled pCO₂ threshold at 750 ppm, compatible with glaciation in Antarctica (55).

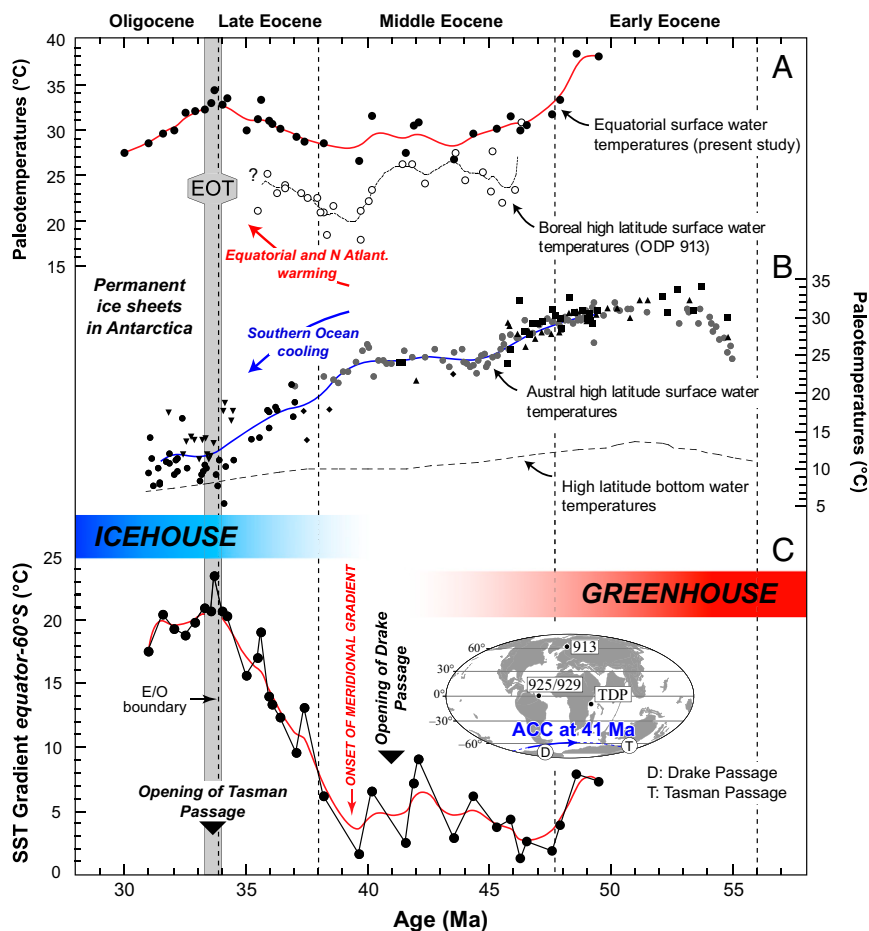


Fig. 3. Meridional temperature gradient revealing the shift from greenhouse to icehouse conditions leading to the EOT. (A) Equatorial [ODP 925 and 929 (present study)] and sub-Arctic [ODP 913 (4)] SSTs show similar warming from 38 Ma to 40 Ma. (B) SST estimates from southern high-latitude sites exhibited more pronounced austral subpolar cooling from 40 Ma (data from refs. 4 and 8). High-latitude bottom water temperatures are from ref. 6. (C) Evolution of this gradient, linked to the initiation of ACC, highlights the transition from greenhouse to icehouse, leading to permanent ice sheets on Antarctica after the *O1* event (41).

documented environmental changes that occurred during the Middle Eocene–Early Oligocene interval. Two main climatic drivers are currently put forward to explain substantial polar cooling during this critical period of climate change: the decline in $p\text{CO}_2$ levels and the opening of new Southern Ocean gateways (9, 13, 14, 43). During the Late Eocene, $p\text{CO}_2$ concentrations continued to decline, an overarching phenomenon that may have contributed to reducing mean annual global temperatures (10). As the Late Eocene is not associated with increased atmospheric CO_2 concentrations (Fig. 2), reinvigorated greenhouse conditions and enhanced radiative forcing on temperatures cannot explain the equatorial warming. Rather, we suggest that the Late Eocene paleoceanographic and climatic changes are best explained by a major reorganization of ocean circulation. During the Late Eocene, a reduced supply of southward flowing warm waters from the tropical Atlantic toward the austral subpolar regions can account for accentuated cooling of the South Atlantic and the Southern Ocean. From an oceanic viewpoint, this process would correspond to progressive latitudinal contraction of the subtropical gyre. Isotopic tracers provide evidence for major reorganization in the circulation of deep ocean waters in the late Middle Eocene (11, 12). Meanwhile, the Northern Atlantic Ocean did not experience cooling, as coeval warming during the Late Eocene was reported from site ODP 913 at 70°N (4) (Fig. 3A), which suggests thermal decoupling between the Southern Ocean and the Atlantic Ocean during the Late

Eocene. It is likely that the thermal difference between the low- and high-latitude austral surface waters of the Atlantic Ocean fueled a meridional overturning circulation before the establishment of a true thermohaline circulation after the EOT (13).

Considering surface and deep ocean circulation upheaval together, the timing of such profound reorganization of oceanic currents, which began between 41 Ma and 38 Ma, is compatible with the opening of the Drake Passage (44–46). Neodymium isotope data further confirm the influx of SW Pacific surface waters through this newly opened seaway from 41 Ma onward (47). The emplacement of an Antarctic circumpolar current (ACC), in turn, led to the progressive thermal isolation of Southern Ocean and Antarctica, a phenomenon that continued as the gateways widened until the Late Oligocene (43, 46). The ACC is an efficient way to block warm surface waters entrained in subtropical gyres and reduce poleward heat transport. The intensity of the thermal isolation of Antarctica was subsequently reinforced at the Eocene–Oligocene boundary, when the deepening and widening of the Tasman ocean gateway led to permanent polar glaciation in Antarctica (13, 43, 48, 49).

Conclusions

By providing reliable coccolith-derived SSTs for the equatorial Atlantic, this study reveals a clear divergence in temperature trends between the Southern Ocean and the equatorial Atlantic

Ocean during the Late Eocene. The emplacement and subsequent entrenchment of a strong Atlantic meridional temperature gradient characterize a climate shift from greenhouse and icehouse conditions (15). This prominent change and meridional ocean reorganization predated the Eocene–Oligocene climate transition by ~4 million years and was the likely consequence of the emplacement of an ACC. The opening of the Drake Passage led to major changes in ocean circulation, not only in the Southern Ocean, as previously established, but also with major consequences for the meridional Atlantic gyral and deep ocean currents. This precursor event heralding the EOT has to be taken into account to constrain the feedback mechanisms ultimately responsible for the permanent glaciation of Antarctica (50).

preceding the 5–8- μm and 3–5- μm microfraction steps. The so-called micarbs corresponding to undetermined micrometric crystals (53) were discarded in the finest (<3 μm) fraction.

Isotopic Measurements. Oxygen and carbon isotope compositions were measured on 80 μg of microseparated sample residue reacted with purified phosphoric acid at 80 °C on a Kiel IV mass spectrometer at Université Pierre et Marie Curie. Stable isotope values were calibrated relative to the Vienna Pee Dee Belemnite (‰ VPDB) via the NBS-19 international standard. The reproducibility of measurements is $\pm 0.1\text{‰}$ (1 σ) for $\delta^{18}\text{O}$ and $\pm 0.05\text{‰}$ (1 σ) for $\delta^{13}\text{C}$.

SST and pCO₂ Reconstructions. To convert the “coccolith $\delta^{18}\text{O}$ – seawater $\delta^{18}\text{O}$ ” offsets into temperature estimates, we used Eq. 1 derived from ref. 54.

$$\text{SST} = \frac{1,000 \times 18.03}{1,000 \times \ln(\{1,000 + [1.03091 \times (\delta^{18}\text{O}_{\text{cocco}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{VE}}) + 30.91]\} / \{1,000 + \delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}\}) + 32.17} - 273.15, \quad [1]$$

The transition from greenhouse to icehouse conditions and the emplacement of a meridional temperature gradient are broad and global phenomena that likely influenced the processes of oceanic versus atmospheric heat transport from the equator to the poles (15). The accuracy of climate models in reproducing the latent heat transport is currently limited by large uncertainties in existing temperatures (10, 51, 52). Better constraints on temperature evolution at low latitudes are crucial in this regard, as most latent heat and moisture originate from tropical regions. Therefore, the documentation of a prominent Late Eocene equatorial warming may further our understanding on how the Earth system shifted from a greenhouse to an icehouse world from a modeling perspective.

Materials and Methods

Ocean Study Sites. We studied sediment samples consisting of calcareous nanofossil oozes with variable amounts of clays recovered from sites ODP 925A and 929E in the western equatorial Atlantic (map in Fig. 1A, *Inset*). Over the entire study interval (50 Ma to 30 Ma using the age model by ref. 14), average carbonate content was 60 wt% (shipboard data), and the calcareous nanofossils assemblages are diverse and well preserved, whereas the foraminifera tests were systematically found to be recrystallized.

Coccolith Separation and Isotopic Analyses: Diagenetic Screening. We applied the protocol described in ref. 53, based on a cascade of microfiltering steps, to obtain size-restricted assemblages. The microfractions between 5 μm and 8 μm were dominated by large coccoliths mostly belonging to the *Coccolithus pelagicus* group, whereas the 3–5- μm microfractions were found to concentrate relatively smaller reticulofenestrated coccoliths (Figs. S6 and S7). After separation, granulometry, and hence quality and purity, of each fraction was controlled under cross-polarized light using a Zeiss Axioscope microscope under 1575 \times magnification. The state of preservation of the coccoliths (etching and overgrowth) was checked for all of the microfractions under SEM (Zeiss Supra 55VP) (Fig. S5). Noncoccolith particles, such as discoasters (star-shaped) or rosette calcareous nannoliths particularly prone to diagenetic alteration) and foraminiferal fragments, were retained in the coarse fractions (8–20 μm)

where SST is in degrees Celsius, $\delta^{18}\text{O}_{\text{cocco}}$ and oxygen isotope vital effect are in ‰ VPDB, and $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ is in ‰ Vienna Standard Mean Ocean Water (VSMOW). The variables of the equation are in bold. Please refer to *SI Materials and Methods* for the treatment of the oxygen isotope vital effect ($\delta^{18}\text{O}$ VE) and the oxygen isotope composition of ancient seawater ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$).

In the present study, we used a paleo-DIC equation derived from recent coccolithophore culture work with a geological perspective (19, 20). This proxy relies on the interspecies $\delta^{13}\text{C}$ compositions ($\Delta^{13}\text{C}_{\text{large-small}}$) of coccoliths of distinct sizes recently formalized in ref. 21. The range of measured $\Delta^{13}\text{C}_{\text{large-small}}$ in the Eocene–Oligocene sediment is within the range of cultured coccolith $\Delta^{13}\text{C}_{\text{Cpel-Goc}}$ values, and the sizes of the coccoliths considered here are similar in both the natural and laboratory studies (14). A notable advantage of the proxy is that it does not require knowledge of $\delta^{13}\text{C}$ of DIC (or CO₂ aq), as is the case for alkenone paleo-CO₂ estimates. From the data of refs. 19 and 20 collectively shown in Fig. S8B, the equation tying $\Delta^{13}\text{C}_{\text{Cpel-Goc}}$ (hence $\Delta^{13}\text{C}_{\text{large-small}}$) to DIC levels is as follows:

$$[\text{DIC}] = 3759.1 \exp(\Delta^{13}\text{C}) + 839.3, \quad [2]$$

where [DIC] is in micromoles of carbon per kilogram of seawater, and $\Delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{large}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{small}}$ is in ‰ VPDB (coccolith assemblages 5–8 μm and 3–5 μm , respectively). The variable of the equation is denoted in bold.

The obtained DIC estimates were subsequently transformed into pCO₂ estimates using Henry’s law. Further details on these methods are provided in *SI Materials and Methods*.

ACKNOWLEDGMENTS. The authors thank Nathalie Labourdette for running the mass spectrometer, Omar Boudouma for help on the SEM, and Moh Belkacemi and Amélie Guittet for assistance with coccolith microseparation. We are grateful to Jeremy Young for assistance in coccolith identification. The authors also thank Delphine Desmares, Katie Egan, Tristan Horner, and Ros Rickaby for useful discussions. We acknowledge the critical input of two anonymous reviewers and constructive remarks on the manuscript. This study used samples provided by the ODP. F.M. acknowledges funding by the Centre National de la Recherche Scientifique (Grant SYSTER 884402), and M.H. acknowledges funding by the Natural Environment Research Council (Grant NE/H015523/1).

- Pearson PN, et al. (2001) Warm tropical sea surface temperatures in the Late Cretaceous and Eocene epochs. *Nature* 413(6855):481–487.
- Pearson PN, et al. (2007) Stable warm tropical climate through the Eocene Epoch. *Geology* 35(3):211–214.
- Liu Z, et al. (2009) Global cooling during the Eocene–Oligocene climate transition. *Science* 323(5918):1187–1190.
- Inglis GN, et al. (2015) Descent toward the Icehouse: Eocene sea surface cooling inferred from GDGT distributions. *Paleoceanography* 30(7):1000–1020.
- Zhang YG, Pagani M, Wang Z (2016) Ring Index: A new strategy to evaluate the integrity of TEX₈₆ paleothermometry. *Paleoceanography* 31(2):220–232.
- Lear CH, Elderfield H, Wilson PA (2000) Cenozoic deep-sea temperatures and global ice volumes from Mg/Ca in benthic foraminiferal calcite. *Science* 287(5451):269–272.
- Hollis CJ, et al. (2012) Early Paleogene temperature history of the Southwest Pacific Ocean: Reconciling proxies and models. *Earth Planet Sci Lett* 349:53–66.
- Plancq J, Mattioli E, Pittet B, Simon L, Grossi V (2014) Productivity and sea-surface temperature changes recorded during the late Eocene–early Oligocene at DSDP Site 511 (South Atlantic). *Palaeoogeogr Palaeclimatol Palaeoecol* 407:34–44.
- DeConto RM, Pollard D (2003) Rapid Cenozoic glaciation of Antarctica induced by declining atmospheric CO₂. *Nature* 421(6920):245–249.
- Caballero R, Huber M (2013) State-dependent climate sensitivity in past warm climates and its implications for future climate projections. *Proc Natl Acad Sci USA* 110(35):14162–14167.
- Borrelli C, Cramer BS, Katz ME (2014) Bipolar Atlantic deepwater circulation in the middle-late Eocene: Effects of Southern Ocean gateway openings. *Paleoceanography* 29(4):308–327.
- Cramer BS, Toggweiler JR, Wright JD, Katz ME, Miller KG (2009) Ocean overturning since the late Cretaceous: Inferences from a new benthic foraminiferal isotope compilation. *Paleoceanography* 24(4):PA4216.

13. Kennett JP (1977) Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the circum-Antarctic Ocean, and their impact on global paleoceanography. *J Geophys Res* 82(27):3843–3860.
14. Pagani M, et al. (2011) The role of carbon dioxide during the onset of Antarctic glaciation. *Science* 334(6060):1261–1264.
15. Pagani M, Huber M, Sageman B (2014) Greenhouse climates. *Treatise on Geochemistry*, eds Holland H, Turekian K (Elsevier, New York), 2nd Ed, pp 281–304.
16. Anagnostou E, et al. (2016) Changing atmospheric CO₂ concentration was the primary driver of early Cenozoic climate. *Nature* 533(7603):380–384.
17. Sexton PF, Wilson PA, Pearson PN (2006) Microstructural and geochemical perspectives on planktic foraminiferal preservation: “Glassy” versus “Frosty.” *Geochem Geophys Geosyst* 7(12):Q12P19.
18. Prentice K, et al. (2014) Trace metal (Mg/Ca and Sr/Ca) analyses of single coccoliths by Secondary Ion Mass Spectrometry. *Geochim Cosmochim Acta* 146:90–106.
19. Rickaby REM, Henderiks J, Young JN (2010) Perturbing phytoplankton: response and isotopic fractionation with changing carbonate chemistry in two coccolithophore species. *Clim Past* 6(6):771–785.
20. Hermoso M, Chan IZX, McClelland HLO, Heurreux AMC, Rickaby REM (2016) Vanishing coccolith vital effects with alleviated carbon limitation. *Biogeosciences* 13(1):301–312.
21. Bolton CT, Stoll HM (2013) Late Miocene threshold response of marine algae to carbon dioxide limitation. *Nature* 500(7464):558–562.
22. Tindall J, et al. (2010) Modelling the oxygen isotope distribution of ancient seawater using a coupled ocean-atmosphere GCM: Implications for reconstructing early Eocene climate. *Earth Planet Sci Lett* 292(3–4):265–273.
23. Hermoso M (2015) Control of ambient pH on growth and stable isotopes in phytoplanktonic calcifying algae. *Paleoceanography* 30(8):PA2844.
24. Hermoso M, Candelier Y, Browning TJ, Minoletti F (2015) Environmental control of the isotopic composition of subfossil coccolith calcite: Are laboratory culture data transferable to the natural environment? *GeoResJ* 7:35–42.
25. Hermoso M (2016) Isotopic record of Pleistocene glacial/interglacial cycles in pelagic carbonates: Revisiting historical data from the Caribbean Sea. *Quat Sci Rev* 137:69–78.
26. Rickaby REM, et al. (2016) Environmental carbonate chemistry selects for phenotype of recently isolated strains of *Emiliania huxleyi*. *Deep Res Part II* 127:28–40.
27. Hermoso M, et al. (2016) An explanation for the ¹⁸O excess in Noelaerhabdaceae coccolith calcite. *Geochim Cosmochim Acta* 189:132–142.
28. Pagani M, Zachos JC, Freeman KH, Tiplle B, Bohaty S (2005) Marked decline in atmospheric carbon dioxide concentrations during the Paleogene. *Science* 309(5734):600–603.
29. Zhang YG, Pagani M, Liu Z, Bohaty SM, Deconto R (2013) A 40-million-year history of atmospheric CO₂. *Philos Trans A Math Phys Eng Sci* 371(2001):20130096.
30. Tripati A, Backman J, Elderfield H, Ferretti P (2005) Eocene bipolar glaciation associated with global carbon cycle changes. *Nature* 436(7049):341–346.
31. Bohaty SM, Zachos JC, Florindo F, Delaney ML (2009) Coupled greenhouse warming and deep-sea acidification in the middle Eocene. *Paleoceanography* 24(2):PA2207.
32. Bohaty S, Zachos J (2003) Significant Southern Ocean warming event in the late middle Eocene. *Geology* 31(11):1017–1020.
33. Hönisch B, et al. (2012) The geological record of ocean acidification. *Science* 335(6072):1058–1063.
34. Pearson PN, Palmer MR (1999) Middle Eocene seawater pH and atmospheric carbon dioxide concentrations. *Science* 284(5421):1824–1826.
35. Pearson PN, Foster GL, Wade BS (2009) Atmospheric carbon dioxide through the Eocene–Oligocene climate transition. *Nature* 461(7267):1110–1113.
36. Heurreux AMC, Rickaby REM (2015) Refining our estimate of atmospheric CO₂ across the Eocene–Oligocene climatic transition. *Earth Planet Sci Lett* 409:329–338.
37. Pearson PN, Palmer MR (2000) Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. *Nature* 406(6797):695–699.
38. Kent DV, Muttoni G (2008) Equatorial convergence of India and early Cenozoic climate trends. *Proc Natl Acad Sci USA* 105(42):16065–16070.
39. Huber M, Caballero R (2011) The early Eocene equable climate problem revisited. *Clim Past* 7(2):603–633.
40. Greenwood DR, Wing SL (1995) Eocene continental climates and latitudinal temperature gradients. *Geology* 23(11):1044–1048.
41. Miller KG, Wright JD, Fairbanks RG (1991) Unlocking the Ice House: Oligocene–Miocene oxygen isotopes, eustasy, and margin erosion. *J Geophys Res* 96(B4):6829–6848.
42. Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K (2001) Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292(5517):686–693.
43. Kennett JP, Exon NF (2004) Paleoclimatographic evolution of the Tasmanian seaway and its climatic implications. *The Cenozoic Southern Ocean: Tectonics, Sedimentation, and Climate Change Between Australia and Antarctica*, eds Exon N, Kennett JP, Malone MJ (Am Geophys Union, Washington, DC), pp 345–367.
44. Sijp WP, England MH (2004) Effect of the Drake Passage throughflow on global climate. *J Phys Oceanogr* 34(5):1254–1266.
45. Livermore R, Nankivell A, Eagles G, Morris P (2005) Paleogene opening of Drake Passage. *Earth Planet Sci Lett* 236(1–2):459–470.
46. Lagabrielle Y, Goddérès Y, Donnadiou Y, Malavieille J, Suarez M (2009) The tectonic history of Drake Passage and its possible impacts on global climate. *Earth Planet Sci Lett* 279(3–4):197–211.
47. Scher HD, Martin EE (2006) Timing and climatic consequences of the opening of Drake Passage. *Science* 312(5772):428–430.
48. Egan KE, Rickaby REM, Hendry KR, Halliday AN (2013) Opening the gateways for diatoms primes Earth for Antarctic glaciation. *Earth Planet Sci Lett* 375:34–43.
49. Bijl PK, et al.; Expedition 318 Scientists (2013) Eocene cooling linked to early flow across the Tasmanian Gateway. *Proc Natl Acad Sci USA* 110(24):9645–9650.
50. Coxall HK, Wilson PA, Pälike H, Lear CH, Backman J (2005) Rapid stepwise onset of Antarctic glaciation and deeper calcite compensation in the Pacific Ocean. *Nature* 433(7021):53–57.
51. Lunt DJ, et al. (2012) A model–data comparison for a multi-model ensemble of early Eocene atmosphere–ocean simulations: EoMIP. *Clim Past* 8(5):1717–1736.
52. Ladant J-B, Donnadiou Y, Dumas C (2014) Links between CO₂, glaciation and water flow: Reconciling the Cenozoic history of the Antarctic Circumpolar Current. *Clim Past* 10(6):1957–1966.
53. Minoletti F, Hermoso M, Gressier V (2009) Separation of sedimentary micron-sized particles for paleoceanography and calcareous nannoplankton biogeochemistry. *Nat Protoc* 4(1):14–24.
54. Kim S-T, O’Neil JR (1997) Equilibrium and nonequilibrium oxygen isotope effects in synthetic carbonates. *Geochim Cosmochim Acta* 61(16):3461–3475.
55. Deconto RM, et al. (2008) Thresholds for Cenozoic bipolar glaciation. *Nature* 455(7213):652–656.
56. Shackleton NJ, et al. (1975) Paleotemperature history of the Cenozoic and the initiation of Antarctic glaciation: Oxygen and carbon isotope analyses in DSDP Sites 277, 279, and 281. *Initial Rep Deep Sea Drill Proj* 29:743–755.
57. Ehrmann WU, Mackensen A (1992) Sedimentological evidence for the formation of an East Antarctic ice sheet in Eocene/Oligocene time. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 93(1–2):85–112.
58. LeGrande AN, Schmidt GA (2006) Global gridded data set of the oxygen isotopic composition in seawater. *Geophys Res Lett* 33(12):L12604.
59. Dunkley Jones T, et al. (2008) Major shifts in calcareous phytoplankton assemblages through the Eocene–Oligocene transition of Tanzania and their implications for low-latitude primary production. *Paleoceanography* 23(4):PA4204.
60. LeGrande AN, Schmidt GA (2011) Water isotopologues as a quantitative paleosalinity proxy. *Paleoceanography* 26(3):PA3225.
61. Dudley W, Blackwelder P, Brand L, Duplessy J-C (1986) Stable isotopic composition of coccoliths. *Mar Micropaleontol* 10(1–3):1–8.
62. Ziveri P, et al. (2003) Stable isotope “vital effects” in coccolith calcite. *Earth Planet Sci Lett* 210(1–2):137–149.
63. Ziveri P, Thoms S, Probert I, Geisen M, Langer G (2012) A universal carbonate ion effect on stable oxygen isotope ratios in unicellular planktonic calcifying organisms. *Biogeosciences* 9(3):1025–1032.
64. Candelier Y, Minoletti F, Probert I, Hermoso M (2013) Temperature dependence of oxygen isotope fractionation in coccolith calcite: A culture and core top calibration of the genus *Calcidiscus*. *Geochim Cosmochim Acta* 100:264–281.
65. Hermoso M, Horner TJ, Minoletti F, Rickaby REM (2014) Constraints on the vital effect in coccolithophore and dinoflagellate calcite by oxygen isotopic modification of seawater. *Geochim Cosmochim Acta* 108:612–627.
66. Stevenson EI, et al. (2014) Controls on stable strontium isotope fractionation in coccolithophores with implications for the marine Sr cycle. *Geochim Cosmochim Acta* 128:225–235.
67. Ennyu A, Arthur MA, Pagani M (2002) Fine-fraction carbonate stable isotopes as indicators of seasonal shallow mixed-layer paleohydrography. *Mar Micropaleontol* 46(3–4):317–342.
68. Hermoso M (2014) Coccolith-derived isotopic proxies in paleoceanography: where geologists need biologists. *Cryptogam Algal* 35(4):323–351.
69. Rousselle G, Beltran C, Sicre M-A, Raffi I, De Rafélis M (2013) Changes in sea-surface conditions in the Equatorial Pacific during the middle Miocene–Pliocene as inferred from coccolith geochemistry. *Earth Planet Sci Lett* 361:412–421.
70. Henderiks J, Pagani M (2008) Coccolithophore cell size and the Paleogene decline in atmospheric CO₂. *Earth Planet Sci Lett* 269(3–4):576–584.
71. Watkins JM, Nielsen LC, Ryerson FJ, DePaolo DJ (2013) The influence of kinetics on the oxygen isotope composition of calcium carbonate. *Earth Planet Sci Lett* 375:349–360.
72. Watkins JM, Hunt JD, Ryerson FJ, DePaolo DJ (2014) The influence of temperature, pH, and growth rate on the δ¹⁸O composition of inorganically precipitated calcite. *Earth Planet Sci Lett* 404:332–343.
73. Ridgwell A (2005) A Mid Mesozoic Revolution in the regulation of ocean chemistry. *Mar Geol* 217(3–4):339–357.
74. Stoll HM (2005) Limited range of interspecific vital effects in coccolith stable isotopic records during the Paleocene–Eocene thermal maximum. *Paleoceanography* 20(1):PA1007.
75. Bolton CT, Stoll HM, Mendez-Vicente A (2012) Vital effects in coccolith calcite: Cenozoic climate-pCO₂ drove the diversity of carbon acquisition strategies in coccolithophores? *Paleoceanography* 27(4):PA4204.
76. Zeebe RE, Wolf-Gladrow D (2001) *CO₂ in Seawater: Equilibrium, Kinetics, Isotopes* (Elsevier, New York).
77. Robbins LL, Hansen ME, Kleypas JA, Meylan SC (2010) CO₂calc—A user-friendly seawater carbon calculator for Windows, Max OS X, and iOS (iPhone). *US Geol Surv Open File Rep* 2010-1280:1–18.
78. Holtz L-M, Wolf-Gladrow D, Thoms S (2015) Numerical cell model investigating cellular carbon fluxes in *Emiliania huxleyi*. *J Theor Biol* 364:305–315.

Supporting Information

Tremblin et al. 10.1073/pnas.1608100113

SI Materials and Methods

Constraints on Local Seawater Oxygen Isotope Ratios over the Studied Interval. Generating SST estimates from the oxygen isotope composition of coccolith calcite requires knowledge of the oxygen isotope ratio of seawater ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$). The reconstruction of $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ values in deep time is not straightforward and relies on a number of assumptions about the oxygen isotope budget of the global ocean (primarily linked to ice volume) and the effect of the hydrographic regime of the considered area, here the western equatorial Atlantic Ocean. In this study, we use published data (6, 22, 56) to determine, independently of any interpretation relying on our final SST estimates, the absolute values of $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ in the equatorial Atlantic surface waters where the coccoliths have calcified. As it is essential to ensure our reconstructed SST do not reflect the imposed variations in $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$, we will assess the effect of this parameter in the paleotemperature curve over the Early Eocene to Early Oligocene interval.

Over the Meso-Cenozoic, the isotopic ratio of the world ocean ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ “global”) has primarily evolved as a function of ice volume, and thus has fluctuated between ice-free values of -1.0‰ VSMOW (56) and values closer to zero during periods with more or less developed continental ice sheets, leaving relatively ^{16}O -depleted oceanic waters [0‰ VSMOW in present days (56)]. During the Paleogene, $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ values fluctuated between -1‰ and -0.3‰ (6). Our study interval comprises periods characterized by ice-free oceans in the Early Eocene, by small and/or transient ice caps in the Middle and Late Eocene, and by permanent glaciation during and after the EOT (6, 12, 30) (Fig. S1). Proxies for assessing global ocean $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ include paired Mg/Ca and $\delta^{18}\text{O}$ measurements from benthic foraminifera from high southern latitude sites (6), which are driven by deep waters formed from the downwelling of southern ocean surface waters (11). Mg/Ca ratios are used to independently assess temperature of calcification of foraminiferal tests and isolate the respective effect of temperature and $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ variations from foraminiferal $\delta^{18}\text{O}$ composition. Global ocean $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ evolved from ice-free values (-1.0‰ VSMOW) before the Middle Eocene toward near-zero isotope ratios, thus describing an overarching positive trend during the study interval (Fig. S1). In the Middle and Late Eocene, minor and only fleeting excursions of about $+0.3\text{‰}$ to $+0.4\text{‰}$ are recorded, corresponding to ephemeral ice sheets, which are also inferred from sedimentological evidence (refs. 30 and 57 and references therein). The EOT is marked by a sharp $\sim 1\text{‰}$ increase (“Oi 1,” ref. 41), followed by a decrease of 0.4‰ during the earliest Oligocene (from 32.9 Ma to 31 Ma), an evolution that matches the established onset of permanent ice cap on Antarctica and its subsequent partial melting in the earliest Oligocene, respectively (12).

In the present study, SSTs are calculated by using local surface water $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ in the equatorial Atlantic. Therefore, the global ocean value of ref. 6 needs to be corrected by the offset of equatorial Atlantic values from global ocean values. This offset, primarily controlled by the regional evaporation to precipitation ratio, has been quantified for the Early Eocene (22). According to this modeling experiment, surface waters at the equatorial Atlantic are enriched in heavy oxygen isotopes ($+1\text{‰} \pm 0.2\text{‰}$) due to more evaporated waters compared with the global ocean, as is still the case in present-day settings (58). Therefore, an equatorial Atlantic $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ value of 0‰ ($\pm 0.2\text{‰}$) is suitable for the Early Eocene. For youngest intervals in our sites, we derived local $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ estimates by taking the global ocean $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ curve of ref. 6 offset by the aforementioned coefficient (22) (Fig. S1).

To date, the only studies that have used tropical $\delta^{18}\text{O}$ values to derive Paleogene SSTs are from the Tanzanian sites (TDP) (1, 2, 59), but they predate the insightful modeling work by ref. 22 that allowed refinement in $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ estimates. The Early Eocene local value of -0.75‰ used by ref. 2 for the TDP corresponds to an ice-free ocean (-1‰ , according to ref. 6) and an offset from global ocean of $+0.25\text{‰}$, which agrees with ref. 22. For the Middle and Late Eocene, global ocean $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ values fluctuated between -1‰ and -0.6‰ . By applying the same offset for our studied location, local values are thus comprised between -0.75‰ and -0.35‰ . It is worth noting that the figure of -0.5‰ used by ref. 2 for the Middle and Late Eocene is consistent with the mean value for this interval. Consequently, the values used in the present study and in ref. 2 are in line with recent evaluations of refs. 6 and 22. The differences between previously reported SSTs inferred from TDP foraminiferal $\delta^{18}\text{O}$ and the new estimates from coccolith $\delta^{18}\text{O}$ at sites ODP 925 and 929 cannot therefore arise from distinct treatment or uncertainties in the $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ used to calculate temperature estimates.

Coccolith $\delta^{18}\text{O}$ compositions used to calculate SSTs are concurrently dictated by the temperature of calcification, the signal sought in our approach, and $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ values of the mineralizing fluid (see *Coccolith Oxygen Isotopes and SST Reconstructions* for the vital effect problem). To verify that the weight of $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ fluctuations in our temperature curve is only minor, we deconvolved the relative effect of temperature and $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ by using an incremental approach between consecutive samples. Overall, there is no correlation between ΔSST and $\Delta\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ increments ($r^2 = 0.018$ and P value = 0.48). The effect of $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ change on temperature increments can be obtained via the slope of equation tying temperature and oxygen isotope ratios ($-0.2\text{‰}/^\circ\text{C}$ after ref. 60) and enables us to express $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ variations in a temperature framework (which indicate a conservative temperature effect of 1.4°C). Therefore, we can confidently assess that there is no influence of the $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ values on our final SST estimates (Fig. S2). More specifically, the magnitude of temperature changes across the Early to Middle Eocene (cooling) and late Middle Eocene to the EOT (warming) cannot be the result of the imposed $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$. For the latter event, which is the key finding of the present study, it further appears that the applied $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ change would, in fact, underevaluate the $+6^\circ\text{C}$ warming.

Background Information on Coccolith Biogeochemistry and the Vital Effects. Following on from the pioneering work by Dudley et al. (61), 30 years of research on the biogeochemistry of the coccolithophores have led to a better understanding of the mechanisms responsible for the isotopic departure of coccoliths from inorganically precipitated calcite, the so-called “vital effect.” A series of cultures of these phytoplanktonic calcifiers in the laboratory have provided empirical calibrations and a mechanistic understanding of the vital effect that allow circumventing this classical problem in paleoceanography. Furthermore, these studies have progressively highlighted the potential of these biominerals to decipher paleoenvironments in complement to the foraminiferal archive (19–21, 23, 27, 62–66). Examining geologically relevant coccolithophore species exposed to a wide range of ambient DIC concentrations/ $p\text{CO}_2$, a relaxation of the expression of the vital effects, imprinting both carbon and oxygen isotope systems, has become apparent (19, 20, 23). Diminished vital effects are thought to be the result of alleviated carbon limitation that arguably exists in the aforementioned

cultures implemented at present-day and under post-Miocene pCO₂ values (20, 21, 23, 25, 27, 65, 67–69). The concept of environmentally driven vital effects (68) is able to reconcile culture and natural environment data and, as such, provides valuable insights in paleoceanography.

Using culture data on extant species, we formalize here a calibration between coccolith calcite δ¹⁸O values and temperature, on one hand, and δ¹³C and DIC/pCO₂ levels, on the other hand. Overall, it appears that the coccolith proxies rely on the distinct size of coccolith, and therefore that of the cell, rather than on true interspecies differences. Based on these morphological (size) grounds, the species that serve as analogs of ancient coccoliths encountered in sites ODP 925 and 929 sediments are *Gephyrocapsa oceanica*, representing the descendant of *Reticulofenestra* coccoliths within the Noelaerhabdaceae lineage, and *C. pelagicus*, representing the *Coccolithus* group. The sizes of these modern forms of coccoliths indeed fall within a 3–5-μm and 5–8-μm range, respectively (14, 70). We must note that *G. oceanica* has usually slightly smaller cell than *Reticulofenestra* and, as such, may have a lower carbon demand than its ancestors. This difference in cell volume to surface-area ratio would require size normalization of the vital effect. However, it appears that reticulofenestrid coccoliths retrieved from equatorial sites exhibit very similar sizes to cultured *G. oceanica*, with only small variations (14); therefore, such a correction was not applied in the present study.

Coccolith Oxygen Isotopes and SST Reconstructions.

Biogeochemical calibration. Most modern coccolith species precipitate calcite away from equilibrium conditions in the oxygen isotope system, as a result of carbon limitation (54, 71, 72). The range of interspecific coccolith δ¹⁸O has been found to be considerable in culture (on the order of 4‰). The Paleogene, however, temporally predates the “Late Miocene threshold” (21) and elevated pCO₂ levels induced much more limited oxygen vital effects (Fig. S3). Overall, the culture datasets (19, 20) indicate that a coccolith-integrated coefficient of the vital effect between 0.4‰ and 0.9‰ would need to be applied in Eq. 1 (see *Materials and Methods*) to transform coccolith δ¹⁸O values into SST estimates under a high pCO₂ regime. We can calculate a residual oxygen isotope vital effect at pCO₂ higher than 500 ppm for each species. For *Coccolithus* coccoliths, it is 0.51‰ ± 0.15‰, and, for *Reticulofenestra* coccoliths, it is 0.69‰ ± 0.11‰. These SDs would indicate an uncertainty in coccolith δ¹⁸O-derived SST estimates less than 0.8 °C for both species (see below).

Another possible uncertainty in our paleo-vital effect calibration pertains to seawater pH. Indeed, the proposed pH values for the Paleogene ocean are lower than today's values, as a consequence of higher pCO₂ levels (34, 73). The two coccolithophore species serving here as reference have been grown over a wide range of medium pH, and their δ¹⁸O analyzed (23). There was no apparent effect on *C. pelagicus*, which consistently exhibits δ¹⁸O values close to inorganic calcite reference, but, for *G. oceanica*, in contrast, δ¹⁸O values decreased by a factor of ~0.5‰ from pH 8.2 to 7.4. Bearing in mind that these culture data were obtained at the present-day pCO₂ level, it can arguably be conceived that decreased oxygen isotope vital effect in the laboratory is the consequence of elevated CO₂ aq at low pH (23). Therefore, we did not apply any pH correction on the stable isotope compositions of Paleogene *Coccolithus* and *Reticulofenestra* coccoliths.

Sedimentary data also confirm diminished expression of the oxygen isotope vital effect in coccolith calcite compared with present-day (relatively low pCO₂) settings, as the range of Δ¹⁸O_{foraminifera-coccolith} offset was only minor during the Paleogene (53, 74, 75). A downcore Pleistocene record (therefore postdating the Late Miocene) provides a paleo-vital effect framework for gephyrocapsid coccoliths and confirms the pCO₂ dependence of the oxygen isotope vital effect (25). By extrapolating

the oxygen isotope vital effect above a pCO₂ value of 500 ppm, it would appear that this isotopic phenomenon is indeed vanished. This field validation of laboratory findings is an important aspect lending support to the robustness of the oxygen isotope paleo-vital effects applied in the present study (19, 20) and, overall, validates the fact that disregarding the vital effect in the numerous attempts to reconstruct SST from bulk or sediment fine fraction δ¹⁸O in the Jurassic, Cretaceous, and Paleogene worlds seems to be justified.

Error on SST figures. Each variable parameter used in Eq. 1 needs to be associated with a specific error, and a cumulative and propagated uncertainty in our SST estimates ought to be calculated (Fig. S4). For coccolith calcite δ¹⁸O measurement, the analytical error is 0.1‰ VPDB. For seawater δ¹⁸O, it is 0.2‰ VSMOW (see *Constraints on Local Seawater Oxygen Isotope Ratios over the Studied Interval*). The SD of the oxygen isotope vital effect (δ¹⁸O VE) is 0.11‰ for *Reticulofenestra*. The error associated with the vital effect free δ¹⁸O (i.e., the “δ¹⁸O_{coccolith} – δ¹⁸O VE” term in Eq. 1) is $\sqrt{(0.1^2 + 0.11^2)}$, hence 0.15. When the extremes of each

individual variable are propagated through Eq. 1, it then appears that the conservative uncertainty in SST reconstruction is on the order of 1.6 °C (the error bars reported in Fig. 1B).

The SST estimates presented in this study derive from well-preserved (reticulofenestrid) coccoliths (Figs. S5–S7), and, especially, they are barren of calcite overgrowth, implying that they convey a pristine δ¹⁸O record. Some coarser particles, however, may pervade into the 3–5-μm assemblages due to imperfections in the screen membranes used (see details in ref. 53). In all of the 3–5-μm fractions presented in the present study, the calcite mass of the fraction is composed by, at least, 90 wt% of coccolith calcite (Figs. S6 and S7). Assuming a conservative “contamination” of the 5–8-μm fractions, the δ¹⁸O of which is known, we can, by a simple mass balance equation, assess the effect of this purity on our final SSTs. Overall, this effect is only minor, as one may expect on the basis of similar δ¹⁸O values observed between the 3–5-μm and 5–8-μm fractions and relative similar vital effects applied to *Gephyrocapsa* and *Coccolithus* coccoliths (Fig. S4E).

Formalizing a CO₂ Proxy Based on Coccolith Carbon Isotopes.

Interspecies Δ¹³C offset and ambient CO₂ (DIC) levels. The pCO₂ proxy presented here (Eq. 2) is based on a compilation of data from two distinct laboratory culture studies performed on different strains of *G. oceanica* and *C. pelagicus* (19, 20) (Fig. S8A). These studies have examined the evolution of coccolith δ¹³C under a wide range of pCO₂/DIC levels compatible with Paleogene and Neogene values. Interspecific δ¹³C composition of coccoliths is primarily the result of differences in the volume to surface-area ratios (themselves scaling cell size) in coccolithophores. These parameters (among others) control carbon limitation and ultimately dictate the magnitude of the vital effect (20, 21). We note that the size of the cultured *G. oceanica* coccoliths and that of sedimentary specimens gathered into size fractions at site ODP 925 are similar (14); the same observation applies for *Coccolithus*, thus providing a suitable culture-based calibration for our study case.

From seawater DIC estimates to atmospheric CO₂ concentrations. In seawater, the concentration of DIC is conservative, meaning that the total amount of inorganic carbon species is not temperature- or pH-dependent, in contrast to aqueous CO₂ concentrations (CO₂ aq). We then need to account for the following parameters (76) to generate atmospheric pCO₂ estimates, noting that points *i* and *iii* are common with the alkenone-based proxy: (*i*) temperature and salinity, as they set the exchange between CO₂ g and CO₂ aq and between dissolved DIC species; (*ii*) seawater pH values, as they set the relative proportion of CO₂ aq with respect

to DIC; and (iii) the air–surface ocean disequilibrium at the considered paleolocation.

Using the CO₂CALC software (77), we converted our DIC estimates into atmospheric CO₂ concentrations assuming a range of pH between 7.9 and 8.05, as per refs. 34 and 73, using the temperatures from our SSTs derived from coccolith δ¹⁸O values (Fig. 1B), and assuming a constant salinity of 35 (Fig. S9 C and D). Last, according to ref. 29, the surface ocean water mass was at near-equilibrium with the atmosphere at sites ODP 925 and 929, so we did not apply any final correction. Compared with the alkenone-based CO₂ barometry, we do not make an assumption about the relative contribution of CO₂ and HCO₃[−] to photosynthetic carbon fixation; as for calcification, HCO₃[−] (hence DIC) is the ultimate carbon substrate used by the coccolithophores to calcify (78).

Cumulative errors on pCO₂ estimates. The error bars reported on the pCO₂ estimates (Fig. 2B) denote the cumulative error associated with the biogeochemical calibration (taking the confidence limits of the exponential function), uncertainty in SST estimates (seawater δ¹⁸O values are given ±0.2‰ VSMOW after ref. 22), and the analytical error in the δ¹³C measurements

[$\sqrt{(0.05^2 + 0.05^2)} = 0.07\text{‰ VPDB}$]. The uncertainty in our DIC evaluation is thus rather small (<75 ppm) and has little effect on our pCO₂ reconstruction. It corresponds, on average, to less than 9% of the reconstructed values. The effect of uncertainty in temperature (±0.8 °C) is negligible (<10 ppm). Consequently, the curves describing paleo-CO₂ and paleo-DIC estimates are broadly parallel (Fig. S9 C and D), the latter being uninfluenced by external parameters (SST) of the calibration. This point is of particular importance in our study, considering that we compare our new pCO₂ and SSTs, and thus avoid circularity. The temperature effect in our pCO₂ estimates is not significant (±30 ppm over the entire studied interval), confirming that both parameters are decoupled. The effect of salinity, for reference, is small. Taking a salinity value of 33 would only affect the CO₂ values by a negligible CO₂ amount, on the order of 10 ppm, compared with the salinity of 35 taken in our derivations. In contrast, the pH effect is a much greater source of uncertainty in the final pCO₂ estimates. Rather than propagating errors bars on a favored pH assumption, we have chosen to show distinct curves in Fig. S9 C and D, either using pH 8.05 or 7.9 (34, 73).

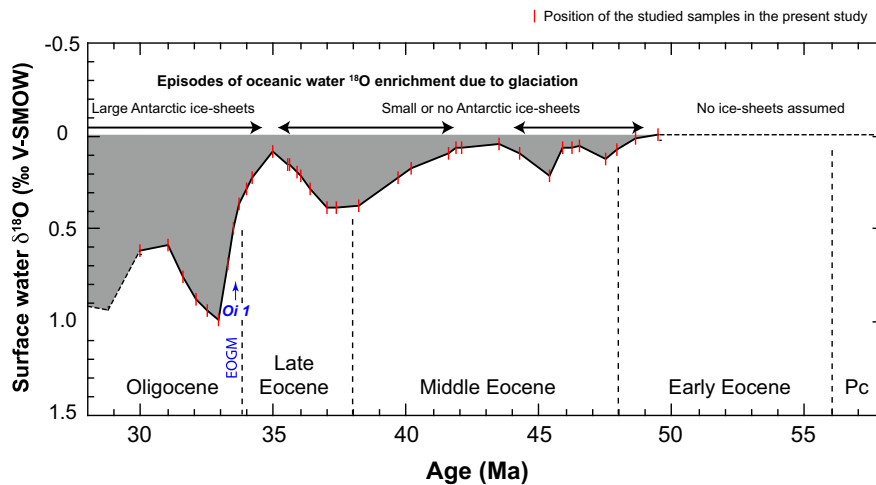


Fig. S1. Seawater oxygen isotope composition used to calculate temperature estimates in the present study. Reconstructed δ¹⁸O_{sw} values are from refs. 2 and 6. EOGM, Eocene–Oligocene Glacial Maximum.

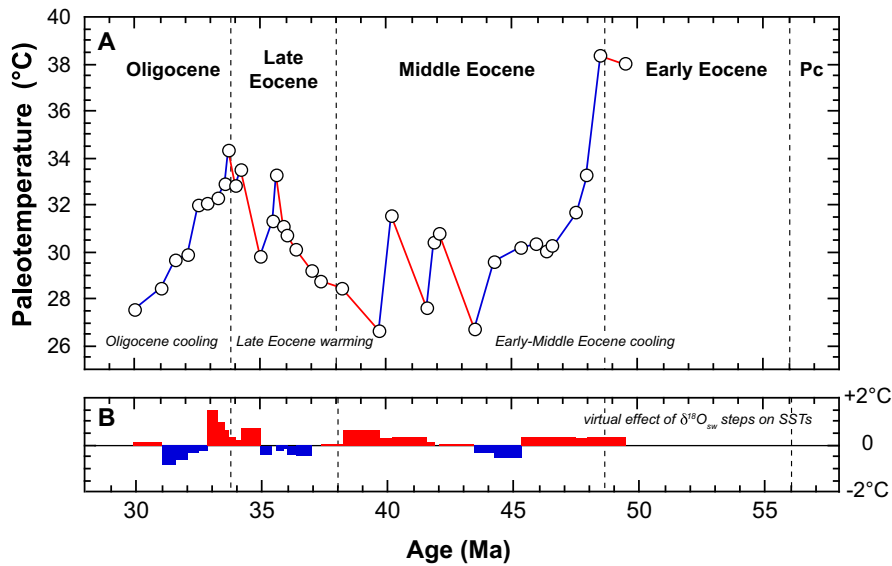


Fig. S2. A posteriori comparison between the paleotemperature estimates obtained in the present study and $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ values used. (A) SST evolution from reticulofenestrid $\delta^{18}\text{O}$, as shown in Fig. 1B. (B) Increments in $\delta^{18}\text{O}_{sw}$ steps between two consecutive samples converted into temperature equivalents.

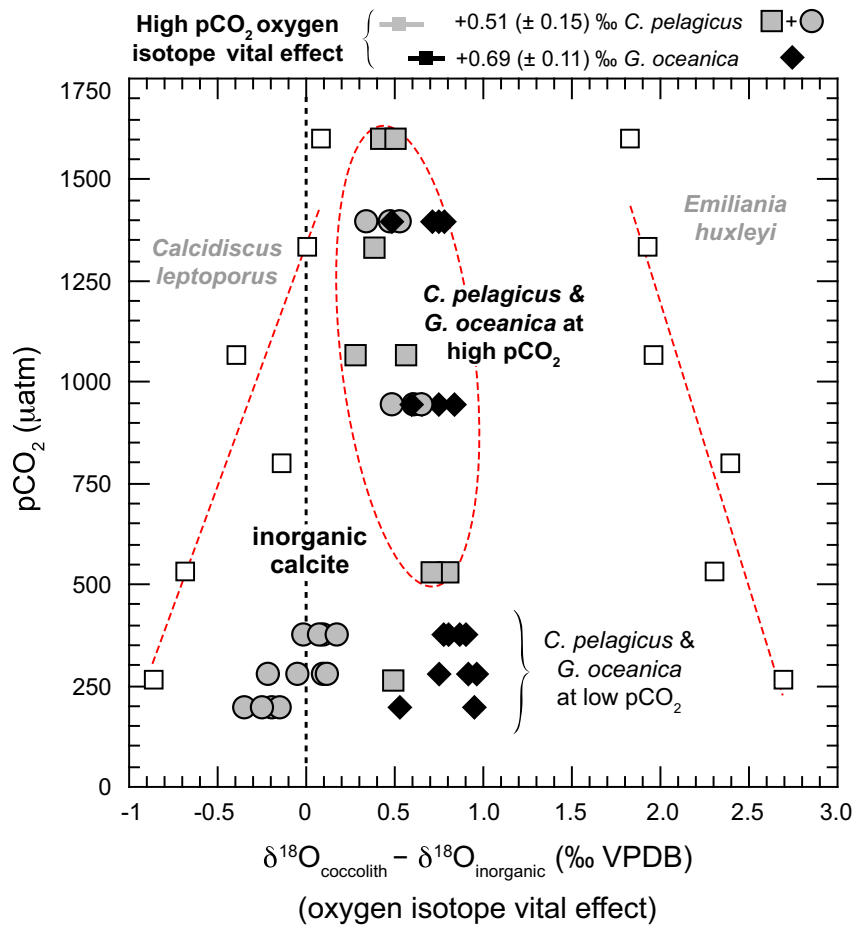


Fig. S3. Evolution of oxygen isotope vital effect (coccolith $\delta^{18}\text{O}$ offset from inorganic values) with increasing pCO_2 for *C. pelagicus* (gray symbols) and *G. oceanica* (black diamonds) in culture. Data source is ref. 19 (black diamonds and gray circles) and ref. 20 (all other datapoints). When grown at high pCO_2 , the two species of interest precipitate calcite isotopically heavier than the inorganic reference (54) (vertical dashed line). *Calcidiscus leptoporus* and *Emiliana huxleyi* isotopic behaviors are indicated, for reference only, with open squares. The datapoints for *G. oceanica* and *C. pelagicus* used to calculate the magnitude of the vital effect above a 500-ppm pCO_2 threshold are circled in red.

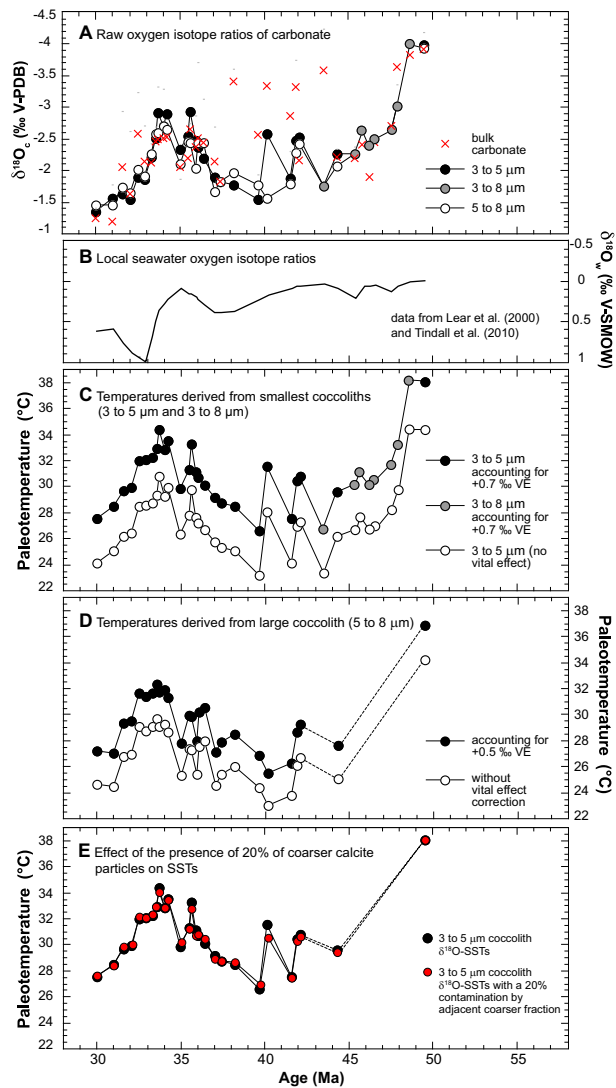


Fig. S4. (A) Raw bulk and coccolith fraction $\delta^{18}\text{O}$ values, (B) applied $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ values (6, 22), and (C and D) comparison in the reconstructed SST estimates with correction of the vital effect for (C) small and (D) large coccoliths. (E) The negligible effect of the presence of 20% of coarser calcite particles (from the adjacent 5–8- μm fraction) on our SST reconstruction mainly based on 3–5- μm microfractions (Fig. 1B).

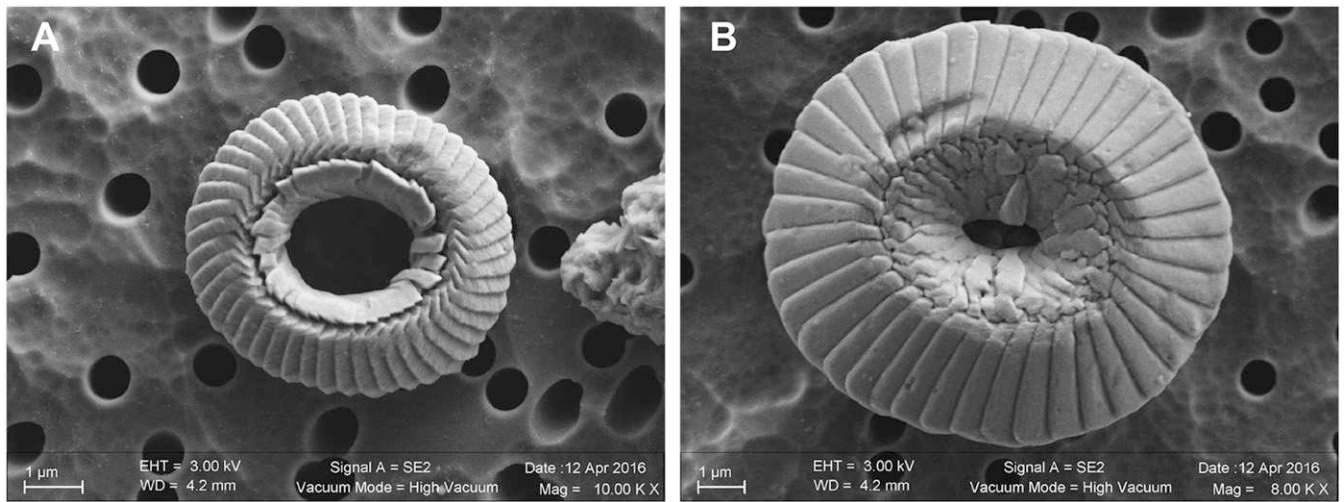


Fig. S5. Close-up of coccolith specimens showing the excellent preservation state of the coccoliths: (A) *Reticulofenestra* sp. sample at 42.1 Ma and (B) *C. pelagicus* sample at 30.0 Ma. Slight etching of the coccoliths may be the result of the microseparation technique, but the absence of notable calcite overgrowth on the coccoliths is evident. Scale bars are inset.

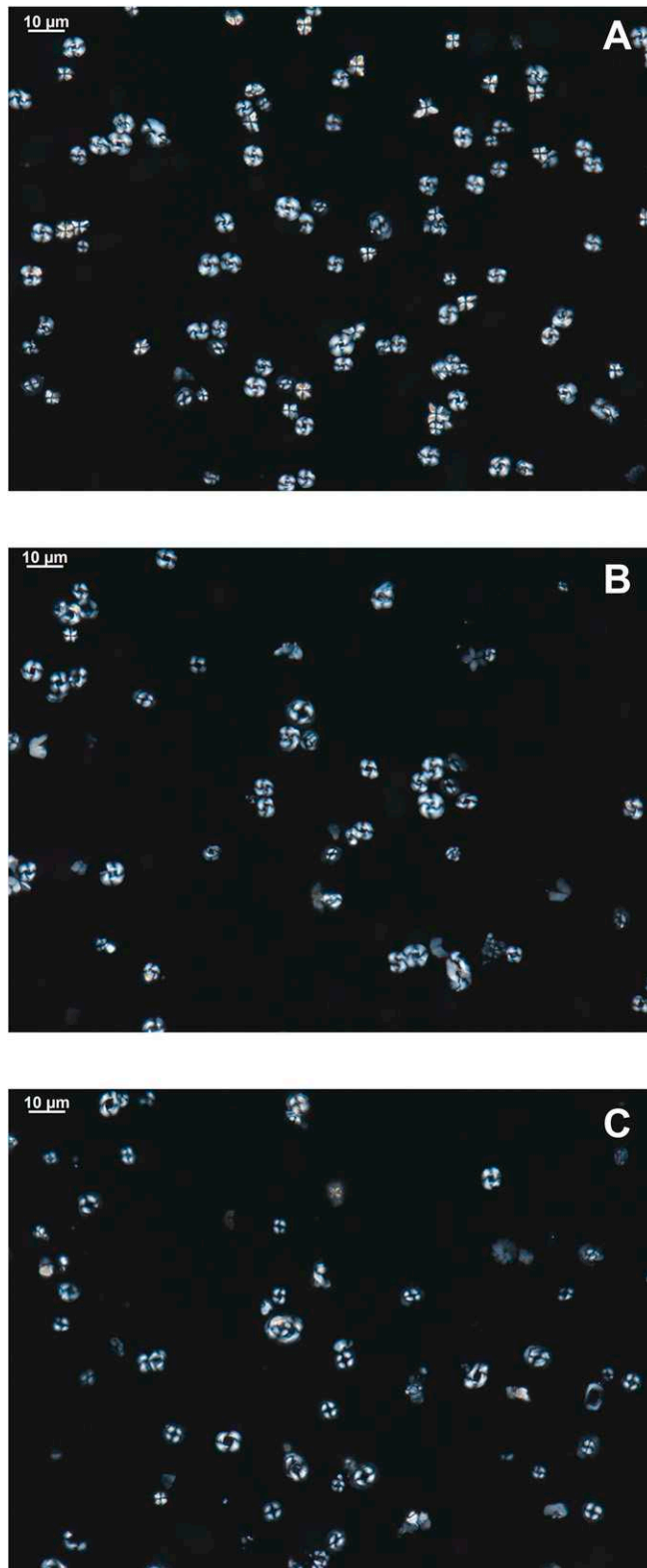


Fig. S6. Cross-polarized micrographs of 3–5- μm microseparated fractions distributed throughout the studied interval and showing a high relative abundance (>80%) of small coccoliths. (A) Oligocene sample (31 Ma). (B) Late Eocene sample (34.2 Ma). (C) Middle Eocene sample (41.9 Ma). Scale bars are inset.



Fig. S7. SEM micrograph showing the high abundance of relatively small coccoliths in the 3–5- μm microfractions (example from the Oligocene sample at 30.0 Ma). Scale bar is inset.

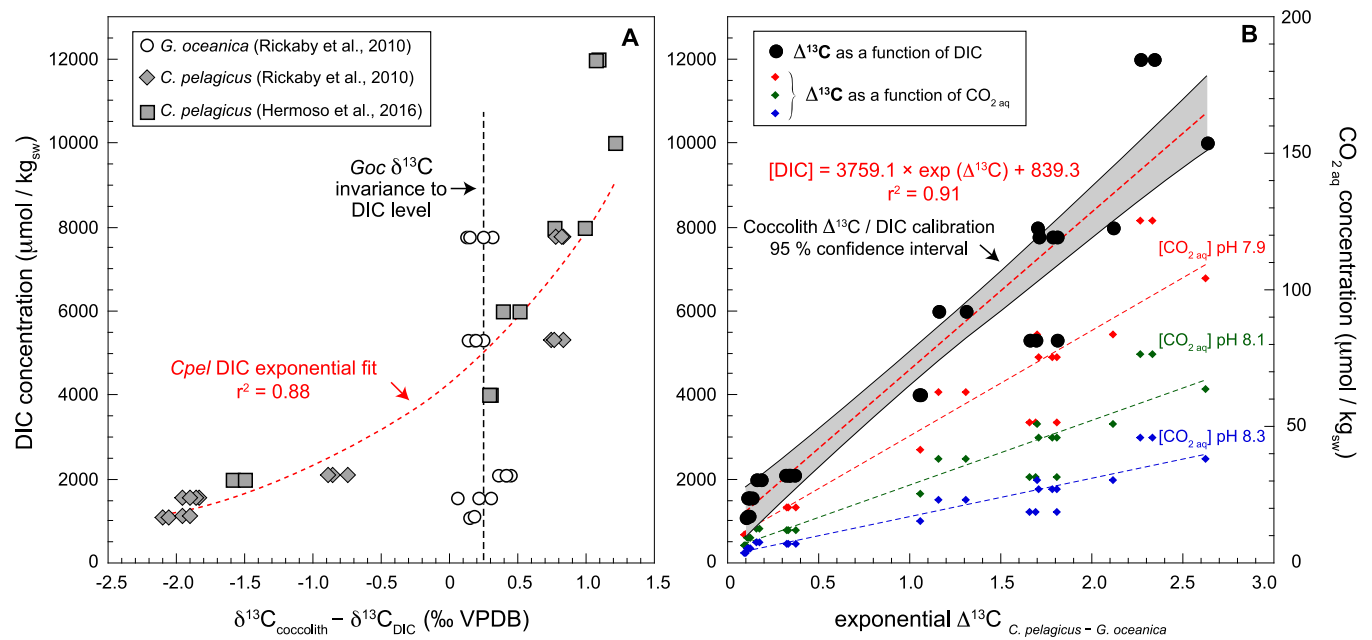


Fig. S8. Culture-derived relationship between coccolith carbon isotopes and ambient DIC levels. (A) Offset between the coccolith carbon isotope composition and that of DIC in the culture medium. (Inset) Data are from refs. 19 and 20. (B) Expression of the interspecies (intersize) correlation using an exponential fit between $\Delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}_{\text{Cpel}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{Goc}}$) and DIC concentrations in culture medium (left vertical axis) and, for reference, ambient aqueous CO_2 (right vertical axis).

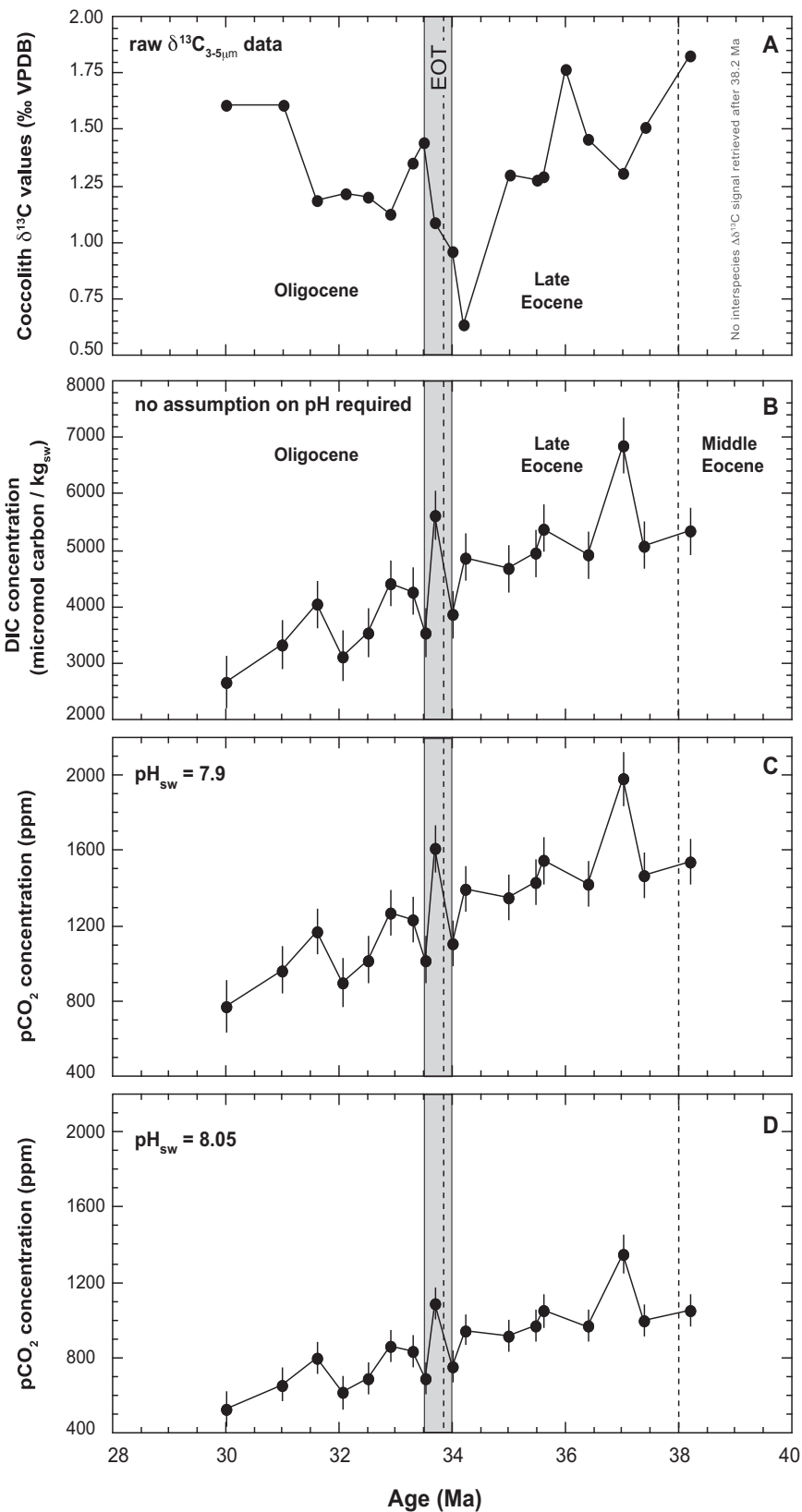


Fig. S9. (A) Raw $\delta^{13}\text{C}$ values of the 3–5- μm coccolith microfossils, (B) comparison between the estimates of paleo-DIC concentrations from the biogeochemical calibration, and (C and D) pCO_2 estimates applying two distinct seawater pH values: (C) 7.9 and (D) 8.05.

Other Supporting Information Files

[Dataset S1 \(XLSX\)](#)

[Dataset S2 \(XLSX\)](#)

Contraindre la transition greenhouse - icehouse du Paléogène par la géochimie des coccolithes.

Résumé

Un obstacle majeur à la caractérisation des paléoclimats en période chaude de type « greenhouse » tient à la mauvaise préservation des archives sédimentaires et à des limites dans les calibrations des marqueurs géochimiques utilisés. Ces limitations entraînent de grandes incertitudes sur les valeurs et la répartition des températures des eaux de surface (SSTs) et des concentrations en CO₂ atmosphérique. En conséquence, les mécanismes qui ont fait basculer le système Terre d'un régime de type greenhouse à icehouse au cours du Paléogène (66-23 Ma) restent encore aujourd'hui relativement mal contraints. Dans cette thèse, l'évolution thermique de l'océan superficiel et les pCO₂ atmosphériques au cours de cette période-clé du Cénozoïque ont été estimées à partir du signal isotopique ($\delta^{18}\text{O}$ et $\Delta^{13}\text{C}$) des exosquelettes carbonatés des coccolithophoridés : les coccolithes. Les données montrent un refroidissement global des eaux de surface de l'Eocène inférieur à moyen. A l'Eocène supérieur et au travers de la transition Eocène-Oligocène (EOT), les pCO₂ diminuent progressivement et le refroidissement des hautes latitudes se poursuit, induisant la mise en glace de l'Antarctique, tandis que la ceinture tropicale se réchauffe. Ce bouleversement dans la répartition des flux de chaleur à la surface de la Terre est synchrone de l'approfondissement du Passage de Drake et de la mise en place d'un courant circumpolaire antarctique de plus en plus vigoureux. Ces résultats mettent donc en évidence le rôle moteur des changements de circulations océaniques dans la dynamique climatique de cette transition. De plus, cette thèse prouve également l'existence de gradients thermiques latitudinaux importants tout au long du Paléogène. L'hypothèse d'une répartition homogène des températures des eaux de surface entre l'équateur et les pôles, si difficile à modéliser mais qui prévaut dans la littérature, peut être écartée. Plus largement, ce travail confirme la géochimie isotopique des coccolithes comme un outil puissant pour les reconstitutions paléoclimatiques puisqu'il a permis au Paléogène de réconcilier les deux approches de la paléoclimatologie : les données de modélisation climatique et celles des proxies.

Abstract

Among the major obstacles in constraining paleoclimates for warm periods of “greenhouse” type is the poor preservation state of the sedimentary archive, and the existence of limits for each of the different applied geochemical markers. These obstacles lead to great uncertainties on the values and distribution of sea surface temperatures (SSTs) and atmospheric CO₂ concentrations. Therefore, the mechanisms that brought the Earth's system from a “greenhouse” to an “icehouse” regime throughout the Paleogene (66-23 Ma) are not well constrained.

In this thesis, we reconstructed the thermal evolution of the superficial ocean and the evolution of atmospheric pCO₂ during the key period of the Cenozoic from the isotopic signal ($\delta^{18}\text{O}$ and $\Delta^{13}\text{C}$) of the fossilized carbonate exoskeleton of coccolithophores: coccoliths. Our data reveal a global cooling of surface waters from the Early to the Middle Eocene. During the Late Eocene and across the Eocene-Oligocene transition (EOT), values for pCO₂ progressively decrease, and cooling at high latitudes continues, allowing for the set up of an ice sheet in Antarctic, while the tropical belt warms. This major change in the distribution of heat fluxes at the Earth's surface during this period is synchronous to the progressive deepening of the Drake Passage and to the set up of a more vigorous Antarctic Circumpolar Current. These results thus highlight the driving role of changing oceanic circulations for climate dynamics during this transition. This thesis also proves the existence of important latitudinal thermal gradients throughout the Paleogene. The hypothesis of a homogeneous distribution of SSTs between the Equator and the poles, which prevails in the literature but remains hard to modelise, can thus be rejected. More generally, our work confirms the use of coccolith stable isotopic geochemistry as a powerful tool for paleoclimatic reconstructions, since it enables for the Paleogene to reconcile two fundamental methods in paleoclimatology: climate modeling and proxy data.