

REVUE DE

VOLUME 34(1) – 2015

# PALÉOBIOLOGIE

**m**séum  
genève

Une institution  
Ville de Genève

[www.museum-geneve.ch](http://www.museum-geneve.ch)



## Les foraminifères benthiques face aux changements climatiques de la limite Paléocène/Eocène. Nouvelle approche

Lamia ZILI<sup>1</sup>, Badia BOUAB<sup>2</sup> & Mohamed EL WARTITI<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Département de géologie, Faculté des Sciences de Rabat, Université Mohammed V-Agdal, Av. Ibn Battouta, B.P. 1014 RP, Rabat. E-mail: Lamia\_2b@yahoo.fr

<sup>2</sup> Département de géologie, Faculté des Sciences de Rabat, Université Mohammed V-Agdal, Av. Ibn Battouta, B.P. 1014 RP, Rabat. E-mail: bbouab@hotmail.com

<sup>3</sup> Département de géologie, Faculté des Sciences de Rabat, Université Mohammed V-Agdal, Av. Ibn Battouta, B.P. 1014 RP, Rabat. E-mail: wartiti@hotmail.com

### Résumé

La biodiversité des foraminifères benthiques relève d'un processus dynamique qui se traduit par la variation du nombre d'espèces au gré des fluctuations des paramètres physico-chimiques et paléocéologiques des eaux marines, influencés par la circulation thermohaline, elle-même liée aux changements climatiques. La nouvelle approche basée sur l'analyse quantitative et la répartition spatio-temporelle des quatre ensembles : Endobenthique Calcitique (EnC), Endobenthique Agglutiné (EnA), Epibenthique Agglutiné (EpA) et Epibenthique Calcitique (EpC), des coupes Zumaya en Espagne et Kharrouba en Tunisie confirme avec plus de précision l'impact du réchauffement climatique global IETM (Initial Eocene Thermal Maximum) marquant la limite Paléocène/Eocène. Leur nouvelle réorganisation, à l'Eocène inférieur, est expliquée soit par la dissolution des tests calcitiques due à l'acidité des eaux, soit par la migration des espèces à test agglutiné relativement épargné par cette dissolution.

### Mots-clés

Réchauffement, Paléocène, Eocène, endobenthiques, epibenthiques, calcitiques, agglutinés, océan.

### Abstract

**Benthic foraminifera and climate change at the Paleocene/Eocene boundary. New approach.** - In the past as in present, climate changes are considered as major factors inducing physico-chemical parameters fluctuations of marine environment: acidity, oxygenation, nutrient intake. The disturbance of these parameters affects the benthic foraminiferal biodiversity in view of their extreme sensitivity. In this context, what are signatures of the global warming IETM (Initial Eocene Thermal Maximum) which marks the Paleocene/Eocene boundary on the behaviour of benthic foraminifera at Kharrouba (Tunisia) and Zumaya (Spain) sections ?

Quantitative analysis of all combined benthic foraminifera species in each section (Kharrouba and Zumaya) shows a brutal drop of specific richness, a signal of global warming impact. This upsetting is observed, not only on specific richness, but also on taxa distribution within sediments : Endobenthic Calcareous (EnC) and Endobenthic Agglutinated (EnA) ; and at their surfaces : Epibenthic Agglutinated (EpA) and Epibenthic Calcareous (EpC).

Considered separately, the analysis of these four assemblages is a new approach allowing to better understanding the behaviour of benthic foraminiferal during the global warming (IETM) of the Paleocene-Eocene transition. Despite the Epibenthic percentage change is done in opposite way for Kharrouba and Zumaya sections, the percentages of Epibenthic Calcareous (EpC) and Epibenthic Agglutinated (EpA), considered separately, show a different reality. These two groups vary in same way at both sections.

In contrast, the endobenthic behaviour is more complex. The variation of Endobenthic Calcareous (EnC) is done in the same direction in the two sections, showing a decrease in their frequency. But, for Endobenthic Agglutinated (EnA), the frequency varies in opposite way. For the Zumaya section they were up 36.65%, while in the Kharrouba section shows a slight decrease of 3.22%.

The new reorganization of these four groups at lower Eocene is explained either by massive extinctions mainly for calcareous species and dissolution of their tests ; either by a passive dispersal of agglutinated species which are spared of the test dissolution. The precariousness of calcareous tests (into the sediments as at their surface) gives them quality as a best indicator of ocean acidification for the North Atlantic (Zumaya) and the Tethyan Ocean (Kharrouba). The increase of acidity is probably due to limitation of thermohaline circulation during global warming (IETM) in northern of Atlantic Ocean causing a much stronger corrosion to calcareous tests.

### Keywords

Global warming, Paleocene, Eocene, endobenthic, epibenthic, calcitic, agglutinated, ocean.

---

Soumis septembre 2014, accepté mars 2015

Rédacteur en charge : A. Piuz

DOI: 10.5281/zenodo.18903

## 1. INTRODUCTION

Les crises biologiques se traduisent par des bouleversements de la biodiversité survenus au cours des temps géologiques, notamment dans les environnements marins. Ces bouleversements se manifestent au niveau de la structure et du comportement des peuplements et permettent de saisir l'impact des événements globaux responsables. Les extinctions massives et les renouvellements de la microfaune connus sont souvent associés à des phases de changements climatiques. Les foraminifères (Loeblich & Tappan, 1964; Arenillas & Molina, 2000; Zili, 2010), les nannofossiles calcaires (Tremolada & Bralower, 2004) et les ostracodes (Steineck & Thomas, 1996; Bouab, 1992; Guernet & Molina, 1997; Speijer & Morsi, 2002) figurent parmi les groupes les plus sensibles à ces changements caractérisés par l'installation de l'anoxie dans les océans (Kaminski & Gradstein, 2005; Turgeon & Creaser, 2008; Flögela *et al.*, 2011).

Au Cénozoïque, une crise semblable marque la limite Paléocène/Eocène (P/E) ainsi que la base de l'intervalle du réchauffement climatique global IETM (Initial Eocene Thermal Maximum). Liée à l'installation d'environnements marins acides et anoxiques (Zachos *et al.*, 2005; Alegret *et al.*, 2009), cette crise est associée à une extinction massive d'espèces de foraminifères benthiques connue sous le terme BFEE: Benthic Foraminifera Extinction Event (Thomas, 1989; Ortiz, 1995; Thomas & Shackleton, 1996; Ortiz, 2006; Aubry *et al.*, 2007; Zili, 2013). Certaines espèces présentent une réduction de leurs tailles comme *Tappanina selmensis* (Cushman) ou *Nuttallides truempyi* (Nuttall) (Kaiho *et al.*, 2006; Takeda & Kaiho, 2007; Zili, 2010). A l'inverse, les foraminifères planctoniques ont connu un renouvellement de leurs associations avec apparition de nouvelles espèces telle que *Acarinina sibaiyaensis* (El Naggari) considérée comme un marqueur de la première zone de l'Eocène inférieur E1 (Arenillas, 1996; Arenillas & Molina, 2000; Zili *et al.*, 2008, 2009, 2012).

Dans ce contexte, quelles sont les signatures du réchauffement climatique IETM de la limite Paléocène/Eocène sur le comportement des différents assemblages de foraminifères benthiques dans les coupes Zumaya et Kharrouba?

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour étudier le comportement des foraminifères benthiques de l'intervalle du passage Paléocène-Eocène à l'échelle régionale, nous avons choisi deux coupes situées à différentes latitudes (Fig. 1). La première coupe Zumaya est située au nord de l'Espagne (aux coordonnées géographiques: 42°18'10" N et 02°15'05" W), elle représente la bordure orientale de l'océan Atlantique. Dans cette coupe, les dépôts de l'intervalle du passage Paléocène-Eocène sont représentés par des niveaux argileux de couleur rougeâtre. La deuxième coupe Kharrouba est située au nord de la Tunisie (aux coordonnées géographiques: 36°46'26" N 10°11'34" E), elle représente la bordure sud de l'océan téthysien. Dans cette coupe, le Thanétien est représenté par des niveaux argileux à marnes de couleur sombre formant la partie terminale de la Formation El Haria indiquant un environnement de dépôt de type bathyal (Zili, 2010). L'Eocène débute par des niveaux de marnes gris-clair, devenant de plus en plus dures vers le haut. Dans les deux coupes, les foraminifères sont assez abondants et diversifiés avec un état de conservation variable selon les niveaux. Les foraminifères benthiques sont étudiés sous leurs formes dégagées après un traitement par les méthodes micropaléontologiques standards (Zili, 2010). Les foraminifères benthiques obtenus sont ensuite triés et classés en quatre groupes: Endobenthique agglutinée (EnA), Endobenthique Calcitique (EnC), Epibenthique Agglutiné (EpA) et Epibenthique Calcitique (EpC). Pour étudier le comportement de ces quatre morphogroupes nous avons adopté une démarche analytique qui consiste à calculer

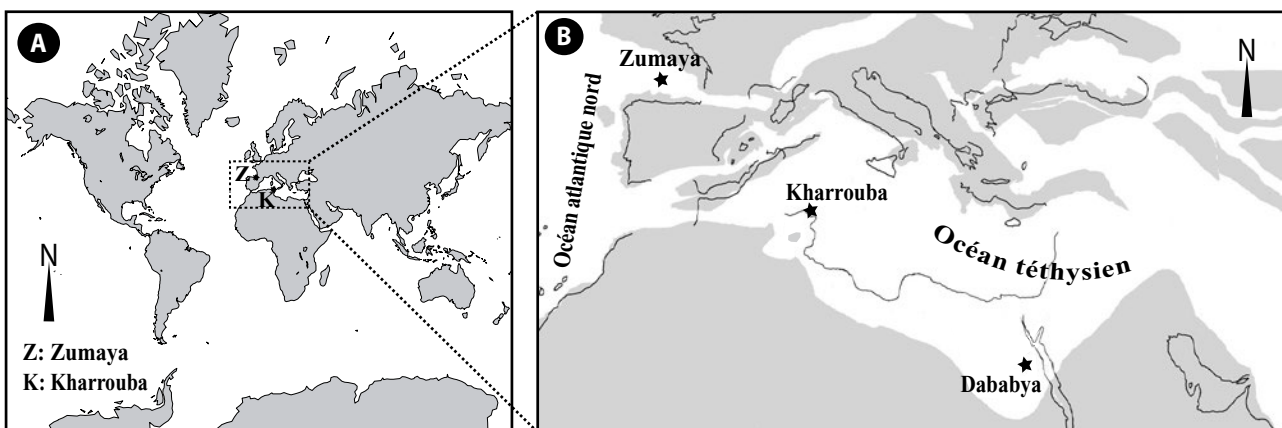


Fig. 1: Localisation des coupes étudiées. A: à l'actuel. B: reconstitution paléogéographique de l'intervalle du passage Paléocène-Eocène (Alegret & Ortiz, 2006, modifiée). La coupe stratotype de Dababya est donnée pour comparaison.

et à comparer les pourcentages de ces différents morphotypes avant et après la limite P/E dans les deux coupes Zumaya et Kharrouba.

### 3. ANALYSE QUANTITATIVE

L'analyse quantitative des deux coupes Zumaya et Kharrouba permet de suivre l'évolution de la richesse spécifique des foraminifères benthiques et leurs diversités et de déceler le comportement conjoint des *Agglutinés* et des *Acarinina*. La Figure 2a,e montre une chute de la richesse spécifique des foraminifères benthiques, toutes espèces confondues, au tout début de l'Eocène inférieur dans les deux coupes. L'indice de  $\alpha$ -Fisher, traduisant la diversité, s'annule dans les deux coupes aussi (Fig. 2b, f). La fréquence des tests agglutinés (Fig. 2c, g) et les espèces appartenant au genre *Acarinina* (foraminifère planctonique) augmentent brusquement (Fig. 2d, h), donnant un double pic : AApeak.

### 4. ANALYSE DES ASSEMBLAGES

L'analyse des différents assemblages, considérés séparément, permet une meilleure appréciation du comportement des foraminifères benthiques à l'intérieur des sédiments ainsi qu'à leur surface (Kaiho *et al.*, 2006; Alegret *et al.*, 2005; Zili, 2010).

Au Paléocène terminal, dans les deux coupes Kharrouba et Zumaya, les foraminifères endobenthiques et épibenthiques sont de même ordre en terme quantitatif avec une légère prédominance des endobenthiques (Tab. 1).

Plus tard, à l'Eocène inférieur, Zumaya livre des endobenthiques toujours dominants, avec une légère augmentation (de 6,21%) par rapport au Paléocène terminal. Alors que dans la coupe Kharrouba, ce sont les épibenthiques qui deviennent dominants. Les endobenthiques, quant à eux, diminuent de 15,11 % (Tab. 1).

Comment expliquer ces changements divergents en terme de pourcentage des endobenthiques et des épibenthiques à l'Eocène inférieur de Kharrouba?

Une analyse comparative détaillée et fractionnée effectuée sur les foraminifères benthiques s'est révélée une bonne approche pour saisir cette variation d'apparence contradictoire dans la coupe Kharrouba:

**- Concernant les épibenthiques :**

Bien que le Tableau 1 indique que l'évolution des pourcentages de ce groupe s'effectue en sens inverse dans les deux coupes, le Tableau 2 montre une réalité autre. Le comportement et le pourcentage des épibenthiques calcaires et des épibenthiques agglutinés, considérés séparément, varient dans le même sens dans les deux coupes.

**- Concernant les endobenthiques :**

Au cours du passage Paléocène–Eocène, le comportement de ce groupe s'avère plus complexe. Le Tableau 2 montre que la variation des endobenthiques à test cal-

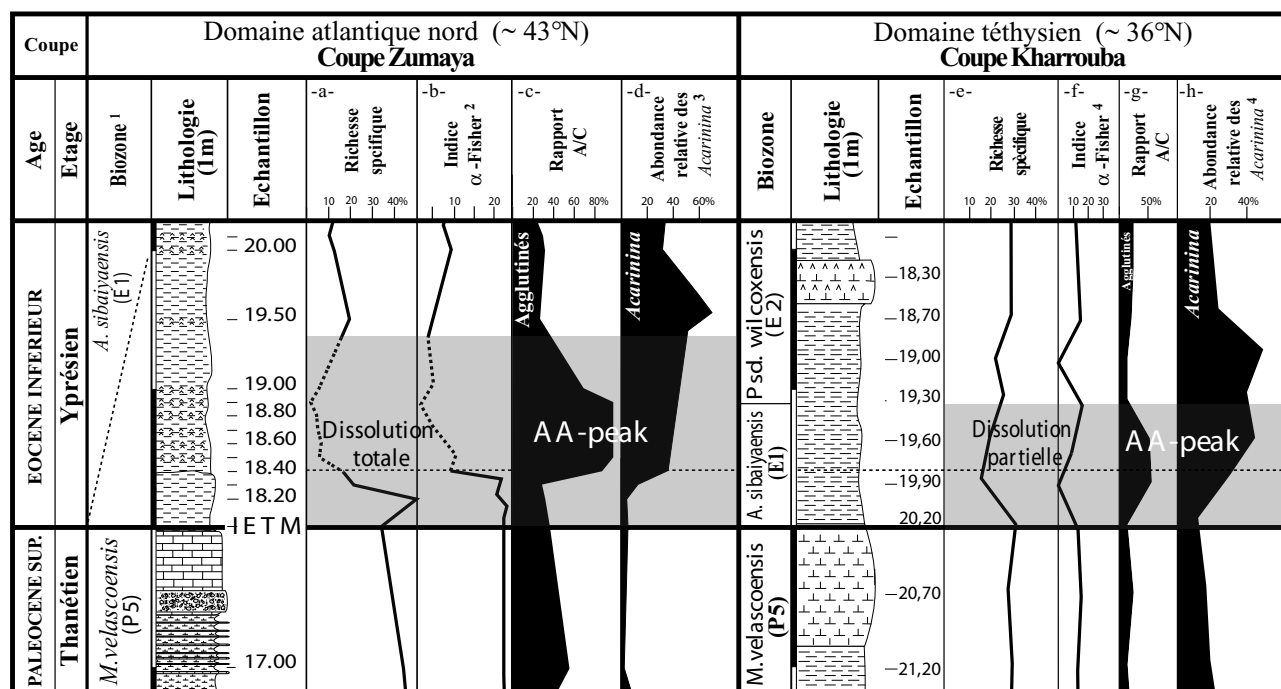


Fig. 2: Analyse quantitative de différents indices dans les coupes Zumaya et Kharrouba. IETM : Initial Eocene Thermal Maximum. AApeak : Acarinina-Agglutinés peak. A/C : Agglutinés/Calcitiques, 1 : Zili *et al.*, 2009. 2 : Alegret *et al.*, 2009. 3 : Arenillas & Molina, 2000. 4 : Zili, 2010.

Tableau 1 : Pourcentage des endobenthiques (habitant dans les sédiments) et des épibenthiques (habitant en surface des sédiments) dans les coupes Zumaya et Kharrouba.

Coupe \ Age	Zumaya		Kharrouba	
	Paléocène supérieur	Eocène inférieur	Paléocène supérieur	Eocène inférieur
Epibenthique	47.68	41.49 (↓6,19)	42.33	57.45 (↑ 15,12)
Endobenthique	52.31	58.52 (↑6,21)	57.67	42.56 (↓15,11)

Tableau 2 : Tableau comparatif du comportement des quatre assemblages de Foraminifères benthiques dans les coupes de Kharrouba et de Zumaya.

Coupe \ Age	Zumaya		Kharrouba	
	Paléocène supérieur	Eocène inférieur	Paléocène supérieur	Eocène inférieur
Epibenthique Calcitique (EpC)	41,39 ↓ 35,09	6,30 ↓	33,33 ↓ 17,37	15,96 ↓
Epibenthique Agglutiné (EpA)	6,29 ↑ 28,90	35,19 ↑	9,00 ↑ 32,49	41,49 ↑
Endobenthique Calcitique (EnC)	33,77 ↓ 30,44	3,33 ↓	47,00 ↓ 11,89	35,11 ↓
Endobenthique Agglutiné (EnA)	18,54 ↑ 36,65	55,19 ↑	10,67 ↓ 3,22	7,45 ↓

caire se fait dans le même sens pour les deux coupes. Ils expriment une baisse de fréquence, qui est plus prononcée dans la coupe de Zumaya.

Par contre, la fréquence des endobenthiques à test agglutiné varie en sens opposé : dans la coupe Zumaya, ils augmentent de 36,65%, alors que dans la coupe Kharrouba, ils présentent une légère diminution de 3,22%.

## 5. INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

### 5.1. Influence du réchauffement climatique sur la richesse spécifique

La chute brutale de la richesse spécifique observée dans les coupes de Zumaya et Kharrouba rappelle celle enregistrée dans la coupe Dababya en Egypte (Fig. 1). Dans cette dernière, Alegret *et al.* (2005) signalent une diminution brutale des foraminifères benthiques, tant à l'échelle générique que spécifique, qui se traduit par une extinction de nombreuses espèces. Parmi celles-ci figurent *Stensioeina beccariiiformis* (White), *Aragonia velascoen-*

*sis* (Cushman) et *Angulogavellinella avnimelechi* (Reiss) qui n'ont pas été identifiées au-delà de l'intervalle IETM, ni en Egypte (Speijer, 1994; Alegret *et al.*, 2005; Aubry *et al.*, 2007), ni en Espagne (Ortiz, 1995; Zili *et al.*, 2009; Zili, 2010), ni en Tunisie (Zili *et al.*, 2008; Zili, 2010). D'autres travaux effectués dans les forages DSDP (Deep Sea Drilling Project) et ODP (Ocean Drilling Program) (Tjalsma & Lohmann, 1983; Thomas & Shackleton, 1996) aboutissent aux mêmes résultats.

Dans la coupe de Zumaya, les foraminifères sont représentés seulement par quelques spécimens mal conservés. Par contre, dans la coupe Kharrouba, la diminution du nombre d'espèces des foraminifères benthiques n'est pas aussi importante qu'à Zumaya (Fig. 2a, e) bien que l'indice de diversité  $\alpha$ -Fisher soit faible dans les deux coupes (Fig. 2b, f). Parmi les espèces à test calcitique qui n'ont pas été identifiées au-delà de l'intervalle IETM dans la coupe Kharrouba: *Aragonia velascoensis*, *Astacolus ovatus*, *Cibicidoides mundula*, *Cibicidoides proprius* et *Stensioeina beccariiiformis* (Zili 2010). Pour expliquer cette différence, deux hypothèses peuvent être envisagées :

### - **Élévation de la température des eaux**

Marqué par une anomalie isotopique négative  $\delta^{13}\text{C}$  (Thomas & Shackleton, 1996) et une augmentation de la kaolinite dans les sédiments, l'intervalle du réchauffement climatique IETM s'inscrit dans une phase climatique humide avec une élévation de la température de 5 à 8 °C pendant une courte durée affectant les eaux marines profondes et superficielles (Katz *et al.*, 1999; Norris & Röhl, 1999; Röhl *et al.*, 2000; Zachos *et al.*, 2001; Karoui-Yaakoub *et al.*, 2011). Néanmoins, dans de telles conditions, l'élévation de la température des eaux profondes n'est pas uniforme dans ces deux coupes : elle est plus brutale dans l'océan atlantique nord en Espagne que dans l'océan téthysien en Tunisie (Fig. 1B). En conséquence, la chute de la richesse spécifique et l'extinction des espèces sont plus prononcées en Espagne (Fig. 2a, e). De plus, cette augmentation de température paraît favorable à l'épanouissement de certains genres de foraminifères planctoniques vivant en surface des eaux, tels que les *Acarinina* (Fig. 2d, h) notamment *Acarinina sibaiaensis* (El Nagggar) marqueur de la limite P/E (Arenillas *et al.*, 1999; Zili, 2010).

### - **Augmentation de l'acidité**

Le réchauffement des eaux océaniques ne peut pas être l'unique responsable de la désorganisation des associations de foraminifères. Un fait important est à signaler : les environnements marins représentent le siège d'une infinité d'interactions entre les paramètres physico-chimiques en particulier l'acidité. Cette dernière, lorsqu'elle augmente, contribue également à la désorganisation de la richesse spécifique.

La chute du rapport Agglutiné/Calcitique (A/C) dans les coupes Zumaya et Kharrouba (Fig. 2 c,g) correspond à une forte diminution du pourcentage en test calcitiques, contrairement aux tests agglutinés qui sont peu sensibles aux phénomènes de dissolution. Ce résultat est en accord avec celui de Zachos *et al.* (2005) qui ont montré une forte baisse du pH et d'énormes quantités de carbonates dissouts dans les eaux océaniques à l'Eocène inférieur. Plus encore, l'analyse des tests calcitiques, dans les deux coupes, montre une dégradation de leur état de conservation s'étendant sur tout un intervalle : un intervalle de dissolution totale dans la coupe de Zumaya et un intervalle de dissolution partielle dans la coupe Kharrouba (Fig. 2). De tels intervalles de dissolution ont été aussi signalés dans d'autres coupes au sud de l'Espagne (Ortiz, 1995; Zili, 2010) et en Egypte (Alegret *et al.*, 2005). La forte diminution des tests calcitiques serait donc une conséquence de leurs dissolutions suite à cette baisse du pH des eaux océaniques.

A cet égard, nous pensons que le degré d'acidité n'est pas uniforme dans les eaux, il varie d'une région à l'autre, comme d'ailleurs pour la température. En effet, dans la coupe Kharrouba, située dans la partie médiane de l'océan téthysien, certes, les tests calcitiques sont mal conservés et à paroi fragile, la dissolution n'est pas totale, marquant

un intervalle de dissolution partielle (Fig. 2). Par contre, dans la coupe de Zumaya, situé au nord de l'océan atlantique, la dissolution est totale (Fig. 2).

Certains auteurs avancent l'hypothèse d'une augmentation de l'hydrothermalisme dans l'océan Atlantique nord associé à une activité tectonique intense liée à son ouverture (Molina *et al.*, 1994; Leon-Rodriguez & Dickens, 2010; Zili, 2010). Cette hypothèse appuie davantage celle préposée par Zachos *et al.* (2005) concernant la libération d'énormes quantités de méthane responsable de l'acidification des eaux océaniques et l'augmentation de leurs températures. Par contre, en Egypte située dans l'océan téthysien (coupe de Gebel Aweina), Charisi & Schmitz (1995) parlent d'une stabilité du rapport strontium isotopique ( $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ) suggérant une faible interaction diagénétique et une absence de l'activité tectonique et hydrothermale pendant l'intervalle du passage Paléocène-Eocène. C'est ainsi que dans l'océan téthysien les eaux sont moins acides que dans l'océan Atlantique. Ce résultat pertinent consolide nos interprétations pour expliquer le degré de dissolution partielle avec une faible corrosivité dans l'océan téthysien (Tunisie) et totale dans l'océan atlantique (Zumaya).

Ainsi, compte tenu de ce qui précède, nous pouvons conclure que l'augmentation de la température et l'acidité des eaux, au cours du réchauffement climatique IETM, jouent un rôle important dans la diminution de la richesse spécifique des foraminifères benthiques dans deux coupes Zumaya et Kharrouba. Néanmoins, cette diminution n'est pas la même dans ces deux coupes étant donné que l'évolution des paramètres physico-chimiques, notamment la température et l'acidité des eaux ainsi que les interactions biologiques, ne sont pas les mêmes.

## **5.2. Influence du réchauffement climatique sur les associations**

La grande diversité des foraminifères benthiques rend l'étude de leurs associations plus complexe. De nombreuses espèces sont des formes opportunistes. Elles sont capables de s'adapter aux conditions disponibles et ont ainsi la capacité d'être cosmopolites (large répartition géographique). Généralement, ces espèces opportunistes, quelque soit la nature de leur test (si c'est calcitique, p. ex. *Lenticulina*, *Nodosaria*, *Dentalina*, ou si c'est agglutiné, p. ex. *Dorothia*, *Gaudryina*, *Ammodiscus*), ou leur mode de vie (si c'est épiobenthique, p. ex. *Cibicidoides*, *Rzehakina*, *Repmanina* ou si c'est endobenthique, p. ex. *Cassidulina*, *Oolina*, *Tritaxia*) ne sont pas bien étudiées et ne peuvent pas être considérées comme des bio-marqueurs fiables.

L'analyse fractionnée des foraminifères benthiques et leur réorganisation selon deux critères considérés simultanément, à savoir le mode de vie (endobenthiques/épiobenthiques) et la nature du test (agglutinés/calcitiques) s'est révélée efficace pour exprimer le véritable

comportement des foraminifères benthiques et leurs associations. Cette nouvelle approche, proposée dans ce travail, permet d'examiner en détail le comportement de quatre assemblages : EnC, EnA, EpC, EpA, y compris les espèces opportunistes, en tenant compte de leur évolution spatio-temporelle au cours de la limite Paléocène/Eocène (Tab. 2).

#### - Evolution de la structure verticale

Cette structure verticale vise à étudier l'évolution des foraminifères benthiques en se basant uniquement sur leurs modes de vie : les épibenthiques et les endobenthiques. Dans ce sens, les travaux antérieurs ont montré que les endobenthiques, toutes espèces confondues, deviennent dominants au cours du réchauffement climatique IETM (Ortiz, 1995; Alegret *et al.*, 2005, 2009). De nombreux auteurs expliquent cette abondance par un accroissement du flux organique et des nutriments dans les sédiments (Kaminski *et al.*, 1995; Alegret *et al.*, 2009); d'autres par l'installation des environnements à oxygène minimum (Ernst *et al.*, 2006). Or seules certaines espèces endobenthiques à test agglutiné (comme les *Haplophragmoides* et les *Recurvoides*) ou à test calcitique (*Bulimina* spp., *Nuttallides truempyi* et *Cassidulina* spp.) enregistrent de tels comportements. Ces paramètres, l'accroissement du flux organique et des nutriments, le faible taux d'oxygénation, ne peuvent pas expliquer à eux seuls l'évolution de la structure verticale dans l'intervalle du passage Paléocène-Eocène. Dans la coupe Zumaya (Tab. 1), les endobenthiques enregistrent une augmentation (d'environ 6%) contrairement aux épibenthiques dont la diminution est de même ordre. Dans la coupe Kharrouba, des tendances inverses et renforcées (de l'ordre de 15%) sont enregistrées aussi bien chez les endobenthiques que les épibenthiques, reflétant vraisemblablement un certain changement plus brutal dans l'océan téthysien. Ce résultat peut avoir une relation avec l'hypothèse relative au changement de la circulation océanique dans l'océan téthysien dans l'intervalle du passage Paléocène-Eocène (Kaminski & Gradstein, 2005; Karoui-Yaakoub, 2006; Katz *et al.*, 2001; Killops *et al.*, 2000) qui instaure d'une manière indirecte de nouvelles répartitions des foraminifères benthiques différentes de l'océan atlantique (Fig. 3).

#### - Evolution de la structure horizontale

La structure horizontale vise à étudier l'évolution des foraminifères benthiques selon la nature des tests : les calcitiques et les agglutinés. Les travaux antérieurs tenant en compte l'analyse taphonomique ont mis en évidence une dissolution des tests calcitiques (toute forme confondue : endobenthique et épibenthique) au cours de l'intervalle IETM (Karoui-Yaakoub, 2006; Alegret *et al.*, 2009). Néanmoins, l'étude de l'évolution de la structure horizontale des tests calcitiques, vivant en surface des sédiments, fournit des informations supplémentaires sur leurs comportements spatio-temporels matérialisés par une baisse des tests calcitiques dans les deux coupes.

Cette baisse est plus sévère à Zumaya (Tab. 2). Les eaux déjà acides dans l'océan Atlantique, en cours d'ouverture, sont devenues encore plus acides lors du réchauffement climatique, provoquant la dissolution quasi totale des tests calcitiques (Zachos *et al.*, 2005; Zili *et al.*, 2009).

De manière concomitante, l'évolution de la structure horizontale des tests calcitiques, vivant dans les sédiments, indique également une diminution plus sévère de ces tests à Zumaya. L'infiltration des eaux plus acides dans les sédiments de l'océan Atlantique entraîne une dissolution également plus accentuée des endobenthiques calcitiques (30,44% à Zumaya) que dans l'océan téthysien (ouvert sur l'océan indien) où se trouve la coupe de Kharrouba (Tab. 2).

L'évolution de la structure horizontale des tests agglutinés se manifeste autrement. D'une manière générale, ils deviennent brutalement très abondants avec une augmentation simultanée des *Acarinina* à la limite P/E. Cette double augmentation a été désignée sous le terme AApeak (Zili *et al.*, 2009). Usuellement, le calcul du pourcentage des agglutinés prend en compte l'ensemble des endobenthiques et des épibenthiques. Notre approche permet de mieux saisir l'évolution de la structure horizontale de ces deux formes séparément, en particulier les endobenthiques agglutinées.

Dans les sédiments, bien que certains genres endobenthiques comme *Karrerulina* deviennent dominant dans les deux coupes au passage Paléocène-Eocène (Kaminski & Gradstein, 2005; Alegret *et al.*, 2009; Zili & Zaghbib-Turki, 2010), l'ensemble des endobenthiques agglutinés de la coupe Kharrouba diminue (d'environ 3%) au lieu d'augmenter comme à Zumaya (Tab. 2). Vu que les agglutinés ne dépendent pas de l'effet des eaux acides comme les calcitiques, la dispersion passive (Kaminski, 1985; Alve & Goldstein, 2003) paraît probable pour expliquer ce faible pourcentage des endobenthiques agglutinés dans la coupe Kharrouba.

L'analyse de l'évolution des deux structures verticale et horizontale des foraminifères benthiques au cours de l'intervalle IETM indique que le comportement des quatre ensembles (EnC, EnA, EpC, EpA) diffère selon les deux coupes face aux changements des paramètres physico-chimiques, tant à l'intérieur des sédiments qu'à leur surface (Fig. 3). Contrairement à l'océan Atlantique en cours d'ouverture, les eaux du domaine téthysien étaient plus diluées et donc pas assez corrosives pour dissoudre la totalité des tests calcitiques tant dans les sédiments qu'à leur surface. L'oxygénation et le flux des matières organiques à l'intérieur de ces sédiments, éléments indispensables pour la survie des foraminifères benthiques, jouent un rôle significatif dans l'évolution de la distribution des tests agglutinés dans ces sédiments. Néanmoins, le facteur acidité joue un rôle encore plus important que l'oxygénation et le flux des matières organiques (Alegret *et al.*, 2009) pour expliquer le comportement des foraminifères benthiques à test calcitique au cours du réchauffement climatique global de la limite P/E.

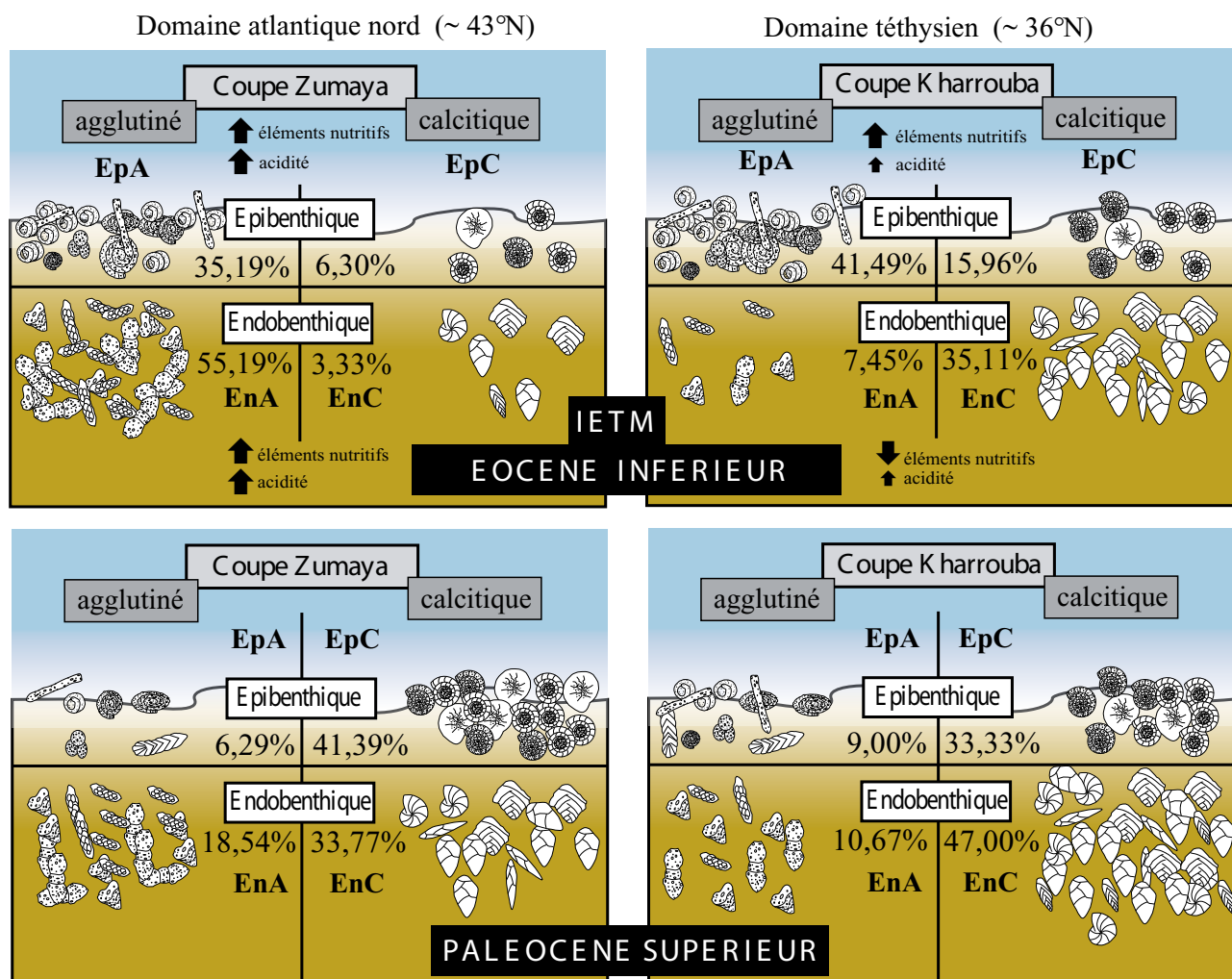


Fig. 3: Comportement des foraminifères benthiques au cours de l'intervalle du passage Paléocène–Eocène.

## 6. CONCLUSION

Considérés séparément, les différents ensembles de foraminifères benthiques définis, à savoir les épibenthiques calcitiques (EpC), les épibenthiques agglutinés (EpA), les endobenthiques calcitiques (EnC) et les endobenthiques agglutinés (EnA) permettent une bonne approche pour mettre en évidence l'incidence du réchauffement climatique marquant la limite Paléocène/Eocène IETM. La variation brutale des pourcentages de ces quatre groupes est enregistrée tant dans l'océan de l'Atlantique nord (Zumaya) que dans l'océan téthysien (Kharrouba). Toutefois, la réponse de ces foraminifères benthiques n'y est pas uniforme et pour cause : l'élévation de la température des eaux océaniques profondes ainsi que l'augmentation de leur acidité sont plus brutales dans l'océan Atlantique nord que dans l'océan téthysien. Dans ce dernier, les tests calcitiques sont partiellement dissouts, alors que l'océan atlantique enregistre leur dissolution totale. La circulation océanique, jouant un rôle important dans

la dilution des eaux marines, est limitée dans l'océan Atlantique, provoquant une corrosion plus importante des tests calcitiques.

Simultanément, elle agit sur la dispersion passive des espèces endobenthiques à test agglutiné, épargnées par la dissolution, entraînant une diminution de leur abondance dans les sédiments de Kharrouba contrairement à Zumaya.

## REMERCIEMENTS

Nous exprimons nos sincères remerciements à Eustoquio Molina, Professeur à l'Université de Zaragoza (Espagne) pour son aide lors des missions sur le terrain en Espagne. Nous remercions également le Prof. Roland Wernli de l'Université de Genève ainsi que le rapporteur anonyme pour les corrections et suggestions qu'ils ont apportées au manuscrit.



## REFERENCES

- Alegret L., Ortiz S., Arenillas I. & Molina E. 2005. Palaeoenvironmental turnover across the Paleocene/Eocene boundary at the Stratotype section in Dababiya (Egypt) based on benthic foraminifera. *Terra Nova*, 17: 526-536.
- Alegret L. & Ortiz S. 2006. Global extinction event in benthic foraminifera across the Paleocene/Eocene boundary at the Dababiya Stratotype section. *Micropaleontology*, 52: 433-447.
- Alegret L., Ortiz S. & Molina E. 2009. Extinction and recovery of benthic foraminifera across the Paleocene-Eocene Thermal Maximum at the Alamedilla section (Southern Spain). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 279: 186-200.
- Alve E. & Goldstein S.T. 2003. Propagule transport as a key method of dispersal in benthic foraminifera (Protista). *Limnology and Oceanography*, 48: 2163-2170.
- Arenillas I. 1996. Los foraminíferos planctónicos del Paleoceno-Eoceno inferior: Sistemática, Bioestratigrafía, Cronoestratigrafía y Paleocanografía. Tesis de Doctorat, Universitat de Zaragoza, España: 1-513.
- Arenillas I., Molina E. & Schmitz B. 1999. Planktic foraminiferal and  $\delta^{13}\text{C}$  isotopic changes across the Paleocene/Eocene boundary at Possagno (Italy). *The International Journal of Earth Sciences*, 88: 352-364.
- Arenillas I. & Molina E. 2000. Reconstrucción paleoambiental con foraminíferos planctónicos y cronoestratigrafía del tránsito Paleoceno-Eoceno de Zumaya (Guipúzcoa). *Revista Española de Micropaleontología*, 32: 283-300.
- Aubry M.P., Ouda K., Dupuis C., Berggren W.A., Van Couvering J.A., Ali J., Brinkhuis H., Gingerich P.R., Heilmann-Clausen C., Hooker J., Kent D.V., King C., Knox R.W.O.B., Laga P., Molina E., Schmitz B., Steurbaut E. & Ward D.R. 2007. The Global Standard Stratotype-section and Point (GSSP) for the base of the Eocene Series in the Dababiya section (Egypt). *Episodes*, 30: 271-286.
- Bouab B. 1992. Les ostracodes du Néogène supérieur du Maroc nord-oriental: évolution des paléoenvironnements, paléogéographie. Thèse d'Etat, Univ. Bordeaux I, France: 278 p.
- Charisi S.D. & Schmitz B. 1995. Stable ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ) and ( $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ) isotopes through the Paleocene at Gebel Aweina, eastern Tethyan region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 116: 103-129.
- Ernst S.R., Guasti E., Dupuis C. & Speijer R.P. 2006. Environmental perturbation in the southern Tethys across the Paleocene/Eocene boundary (Dababiya, Egypt), Foraminiferal and clay mineral records. *Marine Micropaleontology*, 60: 89-111.
- Flögel S., Wallmann K., Poulsen C.J., Zhou J., Oschlies A., Voigt S. & Kuhnt W. 2011. Simulating the biogeochemical effects of volcanic  $\text{CO}_2$  degassing on the oxygen-state of the deep ocean during the Cenomanian/Turonian Anoxic Event (OAE2). *Earth and Planetary Science Letters*, 305: 371-384.
- Guernet C. & Molina E. 1997. Les ostracodes et le passage Paléocène-Eocène dans les Cordillères bétiques (Coupe de Caravaca, Espagne). *Geobios*, 30: 31-43.
- Kaiho K., Takeda K., Petrizzo M.R. & Zachos J.C. 2006. Anomalous shifts in tropical Pacific planktonic and benthic foraminiferal test size during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 237: 456-464.
- Kaminski M.A. 1985. Evidence for control of abyssal agglutinated foraminiferal community structure by substrate disturbance: Results from the HEBBLE Area. *Marine Geology*, 66: 113-131.
- Kaminski M.A., Boersma A., Tyszka J. & Holbourn A.E.L. 1995. Response of deep-water agglutinated foraminifera to dysoxic conditions in the California Borderland basins. In: Kaminski M.A., Geroch S. & Gasiński M.A. (Eds.). *Proceedings of the Fourth International Workshop on Agglutinated Foraminifera, Kraków Poland. Grzybowski Foundation Special Publications*, 3: 131-140.
- Kaminski M.A. & Gradstein F.M. 2005. Atlas of Paleogene Cosmopolitan deep-water Agglutinated Foraminifera. *Grzybowski Foundation Special Publications*, 10: 1-547.
- Karoui-Yaakoub N. 2006. Effet du réchauffement climatique global sur le comportement des foraminifères benthiques de l'intervalle du passage Paléocène-Eocène de la coupe d'Ellès (Tunisie). *Revue de Paléobiologie*, 25: 575-591.
- Karoui-Yaakoub N., Ben M'barek-Jemaï M. & Cherni R. 2011. Le passage Paléocène/Eocène au nord de la Tunisie (Jebel Kharouba): foraminifères planctoniques, minéralogie et environnement de dépôt. *Revue de Paléobiologie*, 30: 105-121.
- Katz M.E., Pak D.K., Dickens G.R. & Miller K.G. 1999. The Source and Fate of Massive Carbon Input During the Latest Paleocene Thermal Maximum. *Science*, 286: 1531-1533.
- Katz M.E., Cramer B.S., Mountain G.S., Katz S. & Miller K.G. 2001. Uncorking the bottle, what triggered the Paleocene/Eocene thermal maximum methane release? *Paleoceanography*, 16: 549-562.
- Killops S.D., Hollis C.J., Morgans H.E.G., Sutherland R., Field B.D. & Leckie D.A. 2000. Paleoclimatographic significance of Late Paleocene dysaerobia at the shelf/slope break around New Zealand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 156: 51-70.
- Leon-Rodriguez L. & Dickens G.R. 2010. Constraints on ocean acidification associated with rapid and massive carbon injections: The early Paleogene record at Ocean Drilling Program site 1215, equatorial Pacific Ocean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 298: 409-420.
- Loeblich A.R. & Tappan H. 1964. *Treatise on invertebrate paleontology*. Moor R.C Ed., Univ. Kansas Press.
- Molina E., Canudo J.I., Martínez-Ruiz F. & Ortiz N. 1994. Integrated stratigraphy across the Paleocene-Eocene boundary at Caravaca, southern Spain. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 87: 47-61.
- Norris R.D. & Röhl U. 1999. Carbon cycling and chronology of climate warming during the Paleocene/Eocene transition. *Nature*, 401: 775-778.
- Ortiz N. 1995. Differential patterns of benthic foraminiferal extinctions near the Paleocene/Eocene boundary in the North Atlantic and the western Tethys. *Marine Micropaleontology*, 26: 341-359.
- Ortiz S. 2006. Análisis de eventos del Paleógeno con foraminíferos bentónicos. Taxonomía, reconstrucción paleoambiental y aplicación cronoestratigrafía. Tesis de Doctorat, Universitat de Zaragoza, España: 379 p.
- Röhl U., Bralower T.J., Norris R.D. & Wefer G. 2000. New chronology for the late Paleocene thermal maximum and its environmental implications. *Geology*, 28: 927-930.
- Speijer R.P. 1994. Extinction and Recovery Patterns in Benthic

- Foraminiferal paleocommunities across the Cretaceous/Paleogene and Paleocene/Eocene Boundaries. *Geologica Ultraiectina*, 124: 1-191.
- Speijer R.P. & Morsi A.M. 2002. Ostracode turnover and sea-level changes associated with the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Geology*, 30: 23-26.
- Steineck P.L. & Thomas E. 1996. The latest Paleocene crisis in the deep sea, Ostracode succession at Maud Rise, Southern Ocean. *Geology*, 24: 583-586.
- Takeda K. & Kaiho K. 2007. Faunal turnovers in central Pacific benthic foraminifera during the Paleocene–Eocene thermal maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 251: 175-197.
- Thomas E. 1989. Developpement of Cenozoic deep-sea benthic foraminiferal faunas in Antarctic waters. *Geological Society London Special Publication*, 47: 283-296.
- Thomas E. & Shackleton N.J. 1996. The Paleocene-Eocene benthic foraminiferal extinction and stable isotopic anomalies. *Geological Society London Special Publication*, 101: 401-441.
- Tjalsma R.C. & Lohmann G.P. 1983. Paleocene-Eocene bathyal and abyssal benthic foraminifera from the Atlantic Ocean. *Micropaleontology*, 4: 1-90.
- Tremolada F. & Bralower T.J. 2004. Nannofossil assemblage fluctuations during the Paleocene–Eocene Thermal Maximum at Sites 213 (Indian Ocean) and 401 (North Atlantic Ocean), palaeoceanographic implications. *Marine Micropaleontology*, 52: 107-116.
- Turgeon S.C. & Creaser R.A. 2008. Cretaceous oceanic anoxic event 2 triggered by a massive magmatic episode. *Nature*, 454: 323-326.
- Zachos J.C., Pagani M., Sloan L., Thomas E. & Billups K. 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 296: 686-693.
- Zachos J.C., Röhl S.A., Schellenberg A., Sluijs D.A., Hodell D.C., Kelly D.C., Thomas E., Nicolo M., Raffi I., Lourens L.J., Mccarren H. & Kroon D. 2005. Rapid acidification of the ocean during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Science*, 308: 1611-1615.
- Zili L., Zaghbib-Turki D. & Arenillas I. 2008. Planktic foraminiferal biostratigraphy and event stratigraphy across the Paleocene/Eocene boundary at Kharrouba (Tunisia). *Geotemas*, 10: 1567-5172.
- Zili L., Zaghbib-Turki D., Alegret L., Arenillas I. & Molina E. 2009. Foraminiferal turnover across the Paleocene/Eocene boundary at the Zumaya section, Spain: record of a bathyal gradual mass extinction. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26: 729-744.
- Zili L. & Zaghbib-Turki D. 2010. Foraminiferal Biostratigraphy and Palaeoenvironmental Reconstruction of the Paleocene–Eocene Transition at the Kharrouba Section, Tunisia (Southern Tethys Margin). *Turkish Journal of Earth Sciences*, 19: 385-408.
- Zili L. 2010. Micropaléontologie, Paléoécologie et Biostratigraphie des foraminifères du passage Paléocène-Eocène, impact du réchauffement climatique global. Thèse de Doctorat, Université de Tunis: 1-398.
- Zili L., Bouab B. & Rahmani K. 2012. L'espèce *Acarinina sibaiaensis* en Tunisie, dans la rive sud de l'océan téthysien. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 575: 216-223.
- Zili L. 2013. Biostratigraphic Study of the Paleocene–Eocene Boundary in Northern Tunisia, North Africa. *Acta Geologica Sinica*, 87: 1533-1539.