



Productividad y Oxigenación en la Cuenca de Panamá, Pacífico Colombiano, durante el Pleistoceno tardío-Holoceno: el registro de los Foraminíferos Bentónicos

MARIA JULLIET BETANCUR*

IGNACIO MARTÍNEZ**

*Dirección actual: Cr78B-55-11

**Grupo de Ciencias del Mar, Universidad EAFIT, Depto. de Geología, A.A. 3300, Medellín, <jimartin@eafit.edu.co>

BETANCUR, M.J & MARTINEZ, I. (2001): Productividad y oxigenación en la Cuenca de Panamá, Pacífico Colombiano, durante el Pleistoceno tardío-Holoceno: el registro de los Foraminíferos Bentónicos.- GEOLOGIA COLOMBIANA, 26, pp. 123-151, 15 Figs., 3 Tablas, 2 Láminas, Bogotá.

RESUMEN

Se analizaron los foraminíferos bentónicos (fracción >150 µm) de los 2 m superiores de los núcleos ODP677B (1.202°N-83.737°W) y TR163-38 (1.337°S-81.583°W) de la Cuenca de Panamá, Pacífico Colombiano. Para el núcleo ODP677B, -ubicado en la región mesotrófica media de la Cuenca de Panamá- se sugieren condiciones de estacionalidad alta en el flujo de carbono orgánico al fondo oceánico desde hace ~30ka, con valores máximos entre 10.5 y 21ka y 25.5 y 30.5ka. Para el núcleo TR163-38 -ubicado en la región eutrófica sur de la Cuenca de Panamá-, se mantienen las condiciones de estacionalidad baja, con flujos de carbono orgánico al fondo oceánico homogéneos y continuos, con excepción de un evento con condiciones disóxicas-anóxicas entre 10.5 y 18ka (durante la deglaciación), producido por una intensificación de la productividad. Estos núcleos responden a una gradiente latitudinal de la productividad, con niveles similares o inferiores a la productividad actual en la parte norte de la zona ecuatorial (núcleo ODP677B) a partir del último glacial, y una intensificación de la productividad pasada con respecto a la actual durante la deglaciación, en la parte sur de la zona ecuatorial (núcleo TR163-38). Se sugieren como posibles mecanismos responsables de estos cambios en latitud y en tiempo: (1) la intensificación de la Divergencia Ecuatorial y del sistema de surgencia Peruana, (2) aumento de la eficiencia en la utilización de nutrientes, (3) variación de la composición química de las aguas de surgencia, y (4) migración latitudinal de la Divergencia Ecuatorial.

Palabras Clave: *Paleoceanografía, Cuaternario, Oceano Pacífico Oriental, Foraminíferos bentónicos, Oxigenación, Sistemas de surgencia.*

ABSTRACT

Benthonic Foraminifera in the >150 µm size-fraction were analysed from the uppermost 2 m of Cores ODP677B (1.202°N-83.737°W) and TR163-38 (1.337°S-81.583°W) from the Panama Basin, Colombian Pacific. A large seasonality in the organic carbon flux to the seafloor is suggested for Core ODP677B, -located in the mesotrophic central Panama Basin-, for the last 30ka. Maximum values are recorded at 10.5 y 21ka y 25.5 y 30.5ka. Seasonality in the organic carbon flux to the seafloor is low and homogeneous for Core TR163-38, -located in the southern eutrophic region of the Panama Basin- except for dysoxic-anoxic conditions between 10.5 and 18ka (the deglaciation) when productivity was intensified. These cores do respond to a productivity latitudinal gradient with similar or lower values in the north (Core ODP677B) than today's for the last glacial. Past productivity was larger during deglaciation south of the equator (Core TR163-38). Possible mechanisms to explain these trends are: (1) intensification of the Equatorial Divergence and Peruvian upwelling systems, (2) a more efficient utilization of nutrients, (3) variations in the chemical composition of upwelling waters, and (4) migration of the Equatorial Divergence.

Key Words: *Paleoceanography, Quaternary, Eastern Pacific Ocean, Benthonic Foraminifera, oxygenation, upwelling systems.*

INTRODUCCION

La acumulación de carbonato y carbón orgánico (C_{org}) en el Océano Pacífico Oriental presenta fluctuaciones cíclicas con incrementos durante las épocas glaciales y disminuciones durante las interglaciales (ADELSECK & ANDERSON 1978). En la Cuenca de Panamá se presenta un incremento pronunciado en el contenido de C_{org} en el último glacial (estadio isotópico 2; PEDERSEN 1983), como consecuencia de un posible desarrollo de condiciones anóxicas de las aguas de fondo (PEDERSEN *et al.* 1988).

Se han realizado diversas investigaciones para tratar de explicar el comportamiento cíclico del carbonato y C_{org} en el Océano Pacífico Oriental. Se presentan tres posiciones: (1) cambios en la preservación del carbonato, debido a variaciones en la productividad biológica que para diversos autores (e.g. ADELSECK & ANDERSON 1978; PEDERSEN *et al.* 1988, 1991; PEDERSEN 1983; ARCHER 1991; HERGUERA & BERGER 1991) habría aumentado durante las épocas glaciales y disminuido durante las interglaciales; contrario a LOUBERE (1999) que concluye que la productividad biológica habría sido menor durante los períodos glaciales, reflejando cambios en la composición química y/o ecología de las aguas de surgencia, (2) cambios en las intensidades de disolución que fueron mayores en los interglaciales y menores durante los períodos glaciales (e.g. THOMPSON & SAITO 1974) y, (3) cambios en la circulación oceánica sugiriendo un agotamiento de oxígeno debido a la circulación lenta de las aguas de fondo que fomentaría altas acumulaciones de C_{org} y preservación de la materia orgánica (YANG *et al.* 1995), con variaciones en el contenido de nutrientes en épocas glaciales (KEIGWIN 1987; HERGUERA & BERGER 1991) y cambios en las características químicas de las aguas intermedias y profundas (KALLET *et al.* 1988).

Los foraminíferos bentónicos por su abundancia, resistencia a la disolución, amplio rango de profundidades y ecología conocida, son herramientas que contribuyen a dilucidar cuál de estas posiciones sería la correcta. Por lo tanto este artículo tiene por objeto el estudio de los foraminíferos bentónicos de 2 núcleos profundos de la Cuenca de Panamá para los últimos 40.000 años, con el fin de reconstruir la paleoproductividad y condiciones de oxígeno en sedimentos de fondo.

Aspectos oceanográficos del Océano Pacífico Oriental

La Cuenca de Panamá se localiza entre las Dorsales de Cocos y Carnegie (Fig. 1), con elevaciones hasta de 1000m por encima del fondo oceánico aislando la cuenca de las aguas de fondo procedentes del Antártico. Adicionalmente se encuentran las Dorsales de Coiba y

Malpelo localizadas en la parte central de la cuenca, dividiéndola en una cuenca profunda al oriente y una cuenca somera al occidente (MOORE *et al.* 1973). La circulación profunda se inicia en la Fosa del Ecuador, luego se dirige hacia el norte, alcanzando la parte occidental a través de la depresión sur de la Dorsal de Malpelo, o a través de las Dorsales de Malpelo y Coiba. Posteriormente el agua sale de la cuenca, por la parte media de la Dorsal de Carnegie (LAIRD 1971; MOORE *et al.* 1973; LONSDALE 1977).

En el Pacífico Oriental las corrientes que intervienen en la zona son (Fig. 2): (1) Corriente Ecuatorial del Norte que viaja en sentido este - oeste entre los 10 y 25°N y esta alimentada por la Corriente de California, la Contracorriente Ecuatorial y la Corriente Subsuperficial, (2) Corriente Ecuatorial del Sur como una derivación hacia el oeste de la Corriente del Perú, la Contracorriente Ecuatorial y la Corriente Subsuperficial, fluyendo al oeste entre los 4°N y los 10°S, (3) Contracorriente Ecuatorial del Norte que se origina en el Pacífico Occidental y viaja al este alimentando las Corrientes Ecuatorial del Norte y Sur, entre las cuales fluye, (4) Corriente Subsuperficial (o de Cromwell) que se extiende desde los 140°W hasta las islas Galápagos donde se divide para alimentar la Corriente Ecuatorial del Norte y Sur, fluyendo bajo esta última de forma simétrica con respecto al ecuador y, (5) Corriente del Perú que es la rama anticiclónica del Pacífico sur y se desvía a ~10°S alimentando la Corriente Ecuatorial del Sur (KNAUSS 1960; WYRTKI 1965; 1966). Las corrientes superficiales en la zona presentan variaciones anuales relacionadas con el fenómeno ENSO y estacionales relacionadas con la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT; EMERY & MEINCKE 1986; GROSS & GROSS 1996). Adicionalmente a esta dinámica océano - atmósfera, se observa el Frente Ecuatorial, en el que interactúan la Corriente del Perú (aguas frías entre 28 a 15°C, y saladas >36 entre los 0 y los 150 m) y la Contracorriente Ecuatorial del Norte (aguas cálidas >25°C, y más frescas <34; Fig. 2; PAK & ZANEVELD 1974).

La surgencia en el Océano Pacífico Oriental se manifiesta por una lengua de agua fría rica en nutrientes, que se extiende desde la costa peruana (Corriente del Perú) y fluye hacia el oeste como la Corriente Ecuatorial del Sur, producida por advección horizontal y parcialmente por surgencia. La surgencia también es debida a la divergencia del flujo Ekman en el Ecuador, contrarrestada parcialmente por la convergencia del flujo geostrófico (balance entre la fuerza de Coriolis y el gradiente de presión; WYRTKI 1981).

En el Océano Pacífico Oriental existen 4 sistemas de surgencia: (1) divergencia ecuatorial, (2) Peruana, (3) Domo de Costa Rica (diciembre a mayo) y, (4) Cuenca de Panamá (enero a abril; Fig. 2). En la Cuenca de Panamá se presenta una banda longitudinal de alta productividad

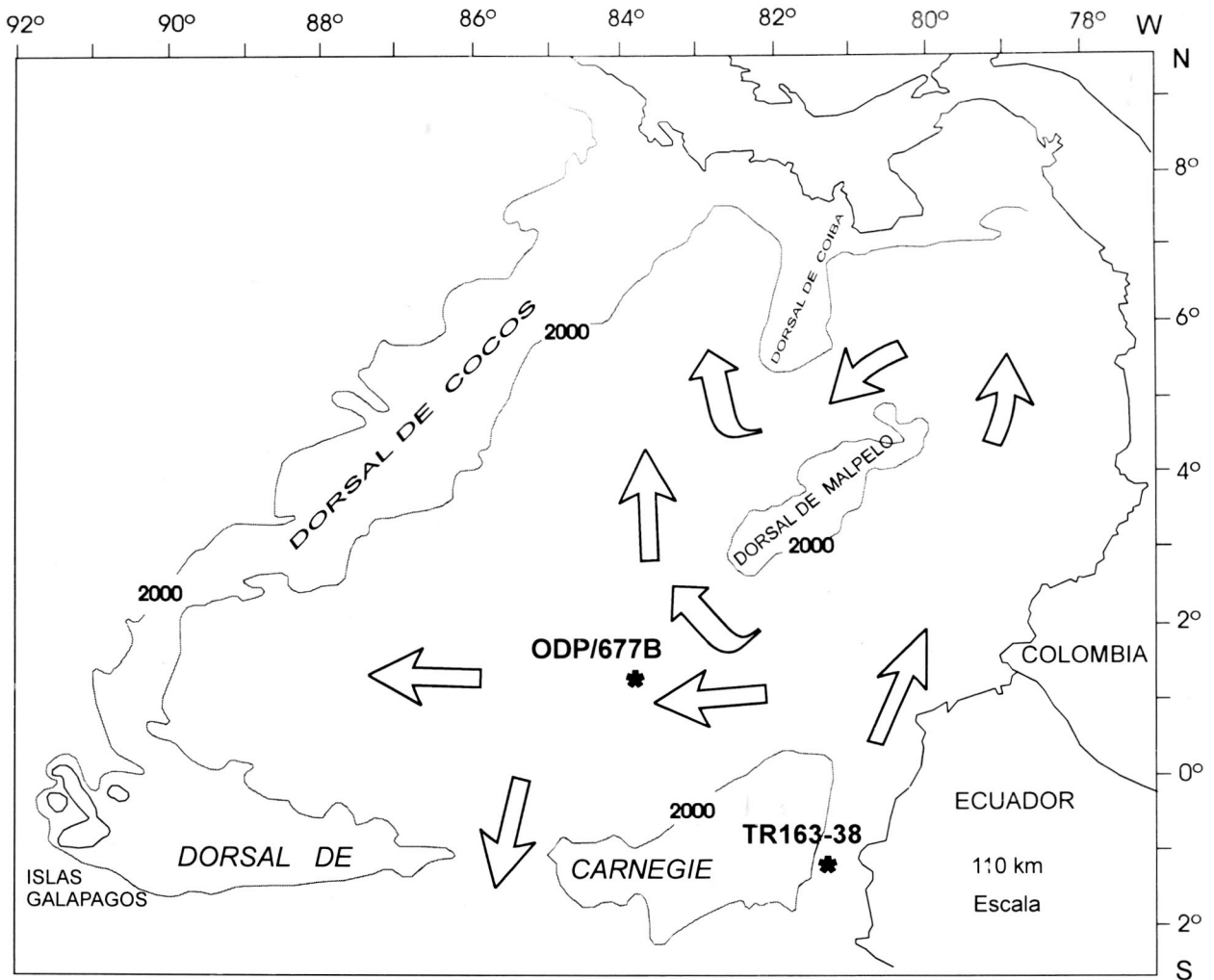


Fig. 1. Cuenca de Panamá y localización de los núcleos estudiados. Las flechas indican la dirección de las corrientes profundas (LAIRD 1971; LONSDALE 1977).

desde los 4°S a 2°N asociado a la surgencia del Perú (39 a 47 $\text{mgCm}^{-2}\text{d}^{-1}$) y a la divergencia ecuatorial (30 y 50 $\text{mgCm}^{-2}\text{d}^{-1}$; FIEDLER *et al.* 1991). La Dorsal de Carnegie está localizada casi directamente bajo esta banda. La productividad es generalmente alta en la parte oriental de la Cuenca de Panamá; sobre la Dorsal de Cocos y la mayor parte de la cuenca occidental, ocurren aguas de baja productividad. Sin embargo, debe enfatizarse que los valores hallados aquí, son más altos que aquellos encontrados en la mayoría de las áreas templadas y tropicales (MOORE *et al.* 1973).

Foraminíferos bentónicos como indicadores de paleoproductividad y oxigenación en sedimentos de fondo

Los foraminíferos bentónicos habitan amplios rangos de profundidad, desde 5 hasta 5000m (BOERSMA 1978) y pueden moverse libremente sobre el piso oceánico (epifaunales) o en los primeros centímetros de los sedimentos (infaunales), o pueden utilizar filamentos del protoplasma o secreciones calcáreas para fijarse en las rocas, conchas, etc. (BIGNOT 1985).

Las paleo-reconstrucciones de asociaciones de foraminíferos bentónicos sugiere que las diferentes faunas pueden relacionarse con diferentes masas de agua, especialmente las de agua profunda ya que han mostrado una estabilidad importante en la evolución de su morfología desde hace 14 M. a. (Mioceno Medio). Debido a esta aparente evolución ecológica conservativa, su ecología moderna se puede extrapolar al pasado y así reconstruir la historia de la circulación oceánica profunda, la estructura termohalina de los océanos e inferir cambios climáticos

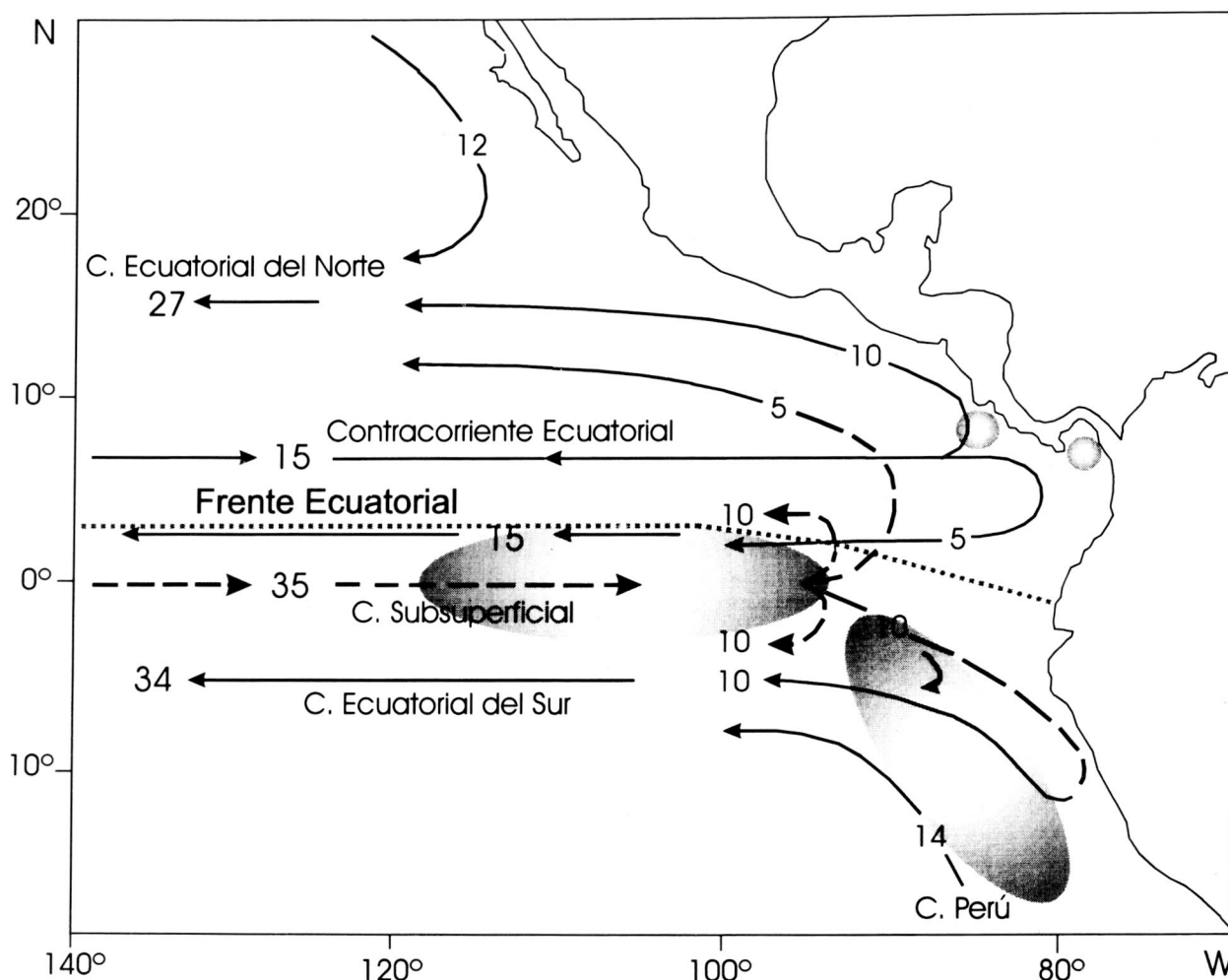


Fig. 2. Corrientes superficiales, zonas de surgencia y Frente Ecuatorial en el Pacífico Oriental. Los números indican el caudal que aporta cada corriente en Svedrups (1 Svedrup equivale a $10^6 \text{m}^3 \text{seg}^{-1}$). Las líneas delgadas son las corrientes superficiales; la línea discontinua gruesa, es la Corriente Subsuperficial y las zonas sombreadas corresponden a los sistemas de surgencia (modificado de WYRTKI 1966).

(KENNETT 1982). Para estas interpretaciones paleo-ecológicas basadas en foraminíferos modernos, se asume entonces que las adaptaciones fisiológicas de las especies no cambian con el tiempo, ni cambia su distribución con la profundidad (DOUGLAS 1979).

La mayoría de los foraminíferos bentónicos prefieren la interfase agua - sedimento, ya que la mayor parte de los recursos están disponibles allí (e.g. bacterias, materia orgánica particulada o disuelta). El alimento y el contenido de oxígeno (en aguas de fondo y aguas intersticiales) controla los microambientes preferenciales de las especies, las cuales se reflejan en la abundancia, distribución y morfología de las conchillas (e.g. INGLE *et al.* 1980; McCORKLE & EMERSON 1988; CORLISS & CHEN 1988; GOODAY 1994; LOUBERE 1996).

El flujo de materia orgánica (C_{org}) al fondo marino y su

posterior oxidación bacteriana conduce al agotamiento del oxígeno en los sedimentos superficiales, lo que hace que el oxígeno sea la variable que limita la aparición de ciertos taxones. Por el contrario en sitios donde el flujo de materia orgánica es bajo, el oxígeno no se utiliza en su totalidad y es el flujo de alimento el factor limitante que controla la abundancia de los foraminíferos bentónicos (VAN DER ZWAAN *et al.* 1999). Los grupos epifaunales son los primeros afectados, mientras que los infaunales profundos son los más tolerantes y están más tiempo presentes en la asociación. Lo anterior se resume en el modelo TROX, que representa la interacción del flujo de C_{org} y el oxígeno en la distribución de los foraminíferos bentónicos en los sedimentos (Fig. 3; VAN DER ZWAAN *et al.* 1999).

Con lo anterior es posible identificar asociaciones de foraminíferos relacionados con: (1) sedimentos

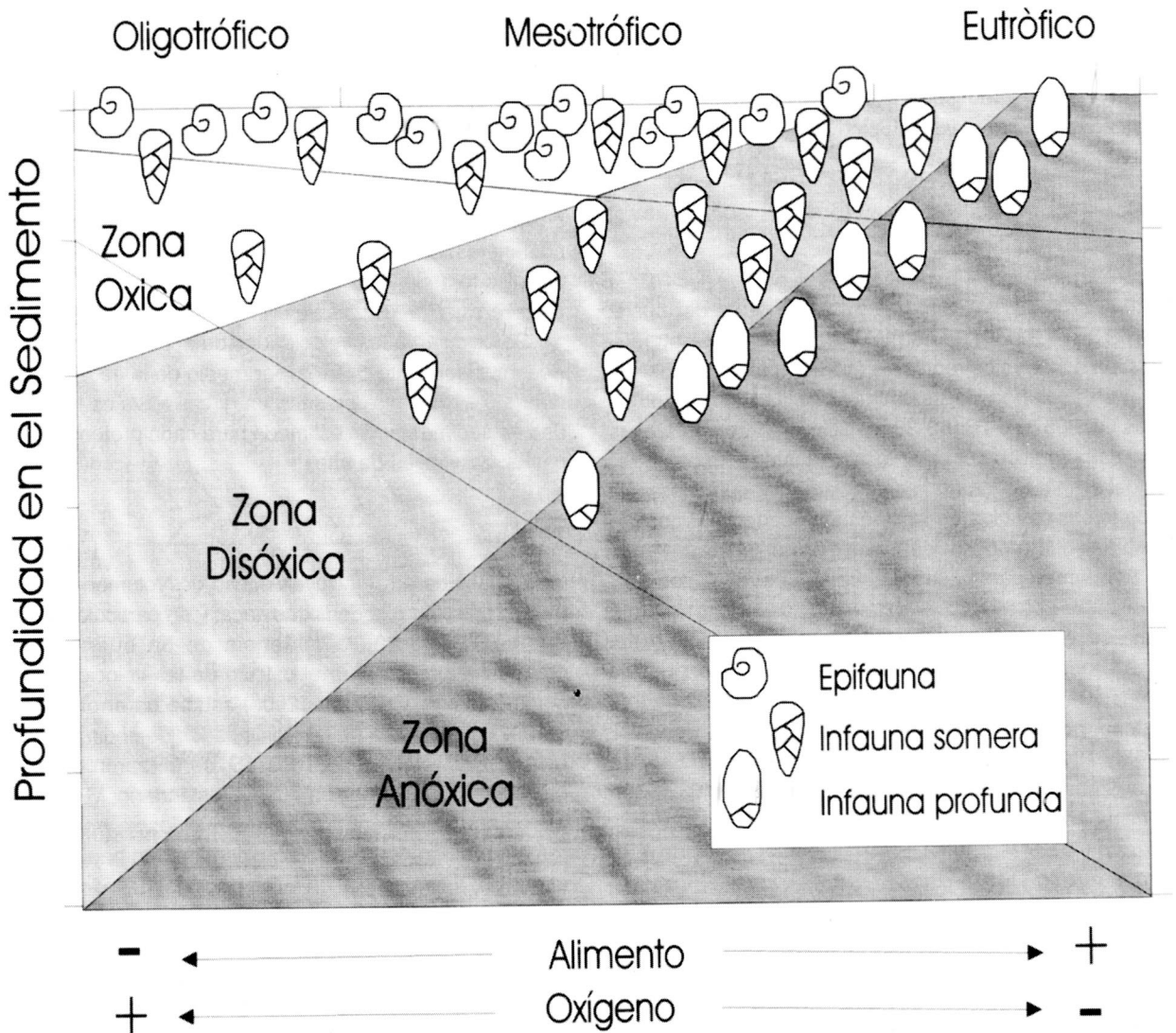


Fig. 3. Modelo TROX, donde se muestran las interacciones entre el alimento, el oxígeno y el tipo de habitat presente dentro del sedimento. Note que en ambientes oligotróficos (poco alimento y alto contenido de oxígeno) hay poca abundancia de especies tanto epifaunales como infaunales someras. En ambientes mesotróficos aumenta la abundancia de foraminíferos y se presentan los tres tipos de habitat. En ambientes eutróficos los primeros que desaparecen son los epifaunales y aumenta el predominio de infaunales profundos. Las concentraciones de oxígeno están dadas por: óxico: $O_2 > 1.2$ ml/l; disódico: $O_2 = 1.2-0.1$ ml/l; anódico: $O_2 < 0.1$ ml/l (tomado de VAN DER ZWAAN *et al.* 1999).

sobreyacidos por aguas de fondo bien oxigenados y morfologías epifaunales, (2) áreas con alta producción de materia orgánica, baja concentración de oxígeno y morfologías infaunales y (3) áreas con alta producción de materia orgánica, independiente de la concentración de oxígeno y morfologías infaunales. Las asociaciones epifaunales bien oxigenadas se hallan en océanos abiertos y pueden a su vez dividirse en: (1) regiones eutróficas (alta producción de materia orgánica y baja concentración de O_2 en los sedimentos superficiales), donde los

fitodetritos se depositan estacionalmente en grandes proporciones y (2) regiones oligotróficas (baja producción de materia orgánica y alta concentración de O_2 en los sedimentos superficiales; GOODAY 1994). Las asociaciones de foraminíferos con alto contenido de C_{org} y baja concentración de oxígeno, han sido utilizadas para inferir la extensión y evolución de zonas de surgencia en océanos marginales y zonas de oxígeno mínimo durante el Cuaternario (e.g. MULLINS *et al.* 1985).

Las variables ambientales antes descritas y su relación con los foraminíferos bentónicos recientes (BETANCUR & MARTÍNEZ en revisión) son herramientas importantes para determinar si la productividad fue mayor o menor durante el último glacial (estadio isotópico 2) en la Cuenca de Panamá.

Métodos

Se analizaron 43 muestras del núcleo ODP677B (1.202°N; 83.737°W; 3461m) y 64 muestras del núcleo TR163-38 (1.337°S; 81.583°W; 2200m). Las muestras se tomaron a intervalos regulares (~1-2cm) eliminándose las secciones con poca representación de individuos. Los núcleos ODP667B y TR163-38, se seleccionaron para el estudio estratigráfico por estar localizados en la zona norte y sur del Frente Ecuatorial respectivamente, con el propósito de inferir cambios en la dinámica océano - atmósfera, cambios en la productividad y oxígeno disuelto.

El volumen para cada muestra se determinó con base al volumen del cilindro o rectángulo, dependiendo de la forma del empaque que la contenía. Luego, las muestras se secaron y pesaron para obtener el peso seco, previo al tratamiento con agua oxigenada al 1% durante 24 horas; posteriormente se lavaron y tamizaron a través de mallas de 63 y 150µm y se secaron a 40°C. La fracción >150µm fue utilizada para análisis faunísticos y la fracción 63-150µm se almacenó para estudios posteriores. El peso promedio utilizado para el núcleo ODP677B fue de 8.49gr y de 6.5gr para el núcleo TR163-38.

Los foraminíferos bentónicos se extrajeron de la fracción >150µm para conteo e identificación. Se utilizó el microcuarteador en los casos de mayor abundancia hasta obtener una fracción de ~300 individuos; en algunas ocasiones se aceptaron conteos de 200 individuos cuando se observaron tendencias similares en el predominio de las especies con respecto a muestras contiguas. Los peloides fecales se contaron directamente de la muestra sin separación previa. El conteo tanto de las especies como de los peloides se llevó a porcentaje para su posterior tratamiento estadístico.

Para la clasificación genérica de especímenes pertenecientes a las familias Bolivinitidae, Anomaliniidae, Alabaminidae y Gavelinellidae se siguió a REVETS (1996) y para los demás géneros se siguió inicialmente a LOEBLICH & TAPPAN (1964). La identificación de las especies se confirmó en lo posible, por medio de literatura actualizada (e.g. SPROVIERI & HASEGAWA 1986; BORNHALL 1997; KAWAGATA 1999). Las especies más importantes se ilustraron por medio del microscopio electrónico de barrido (SEM, Lám. 1 y 2, Anexo 1). La tabla completa del contenido porcentual de cada especie en los dos núcleos está disponible a través de internet (Microfossil: www.geocities.com/

microfossil).

Se calculó la abundancia total (número de individuos/gramo), tanto para los foraminíferos bentónicos como para los peloides fecales, así como abundancias de especies y géneros de los foraminíferos predominantes para cada núcleo. Los foraminíferos bentónicos se clasificaron, según CORLISS & CHEN (1988), en epifaunales o infaunales con base a su morfología para determinaciones ambientales posteriores. Se calculó el índice de diversidad de Shannon para los foraminíferos bentónicos, por medio del paquete *Biodiversity Pro*, disponible en internet.

Se calcularon las velocidades de acumulación ("Mass Accumulation Rate", *MAR*), por medio de la ecuación (1), donde δ es la densidad seca en gr/cm³ y *Vs* es la velocidad de sedimentación estimada para cada profundidad en cm/ka; ka = miles de años.

$$(1) \quad MAR = \delta * Vs$$

Causas de error incluyen el uso del volumen húmedo para el cálculo de la densidad seca, y en particular para el núcleo TR163-38, la ausencia de un buen control cronoestratigráfico para el cálculo de las velocidades de sedimentación. HERGUERA (2000) asume un error entre el 5-10% en el cálculo de las velocidades de sedimentación (*MAR*). Para el núcleo ODP677B, se utilizaron datos de carbono 14 (convertidos a edades calendario; MARTÍNEZ *et al.*, en preparación). Para los dos núcleos se transformaron las profundidades (*cmbfo* = centímetros bajo el fondo oceánico) a tiempo (*ka*, en miles de años) usando la curva de isótopos de oxígeno ($\delta^{18}O$) como referencia (Martinson *et al.* 1987). Detalles de esta transformación se publicarán posteriormente (MARTÍNEZ *et al.*, en preparación).

Se calcularon las tasas de acumulación de los foraminíferos bentónicos (*TAFB*, N° Individuos/cm²*ka) siguiendo a HERGUERA & BERGER (1991), multiplicando las abundancias de las especies y géneros más importantes (*A* = individuos/gr) por las velocidades de acumulación (*MAR*) para cada sección.

$$(2) \quad TAFB = A * MAR$$

Se calculó el flujo de carbono orgánico relativo pasado al fondo oceánico (*Jsfp*) mediante la ecuación (3), para los núcleos ODP677B y TR163-38, lo anterior siguiendo a HERGUERA (2000).

$$(3) \quad Jsfp = 6.5 TAFB^{0.64}$$

Para determinar el flujo de carbono orgánico reciente (*Jsfrr*) se utilizó la ecuación (4).

$$(4) \quad Jsfrr = K (PP/Z) + r (PP/Z^{0.5})$$

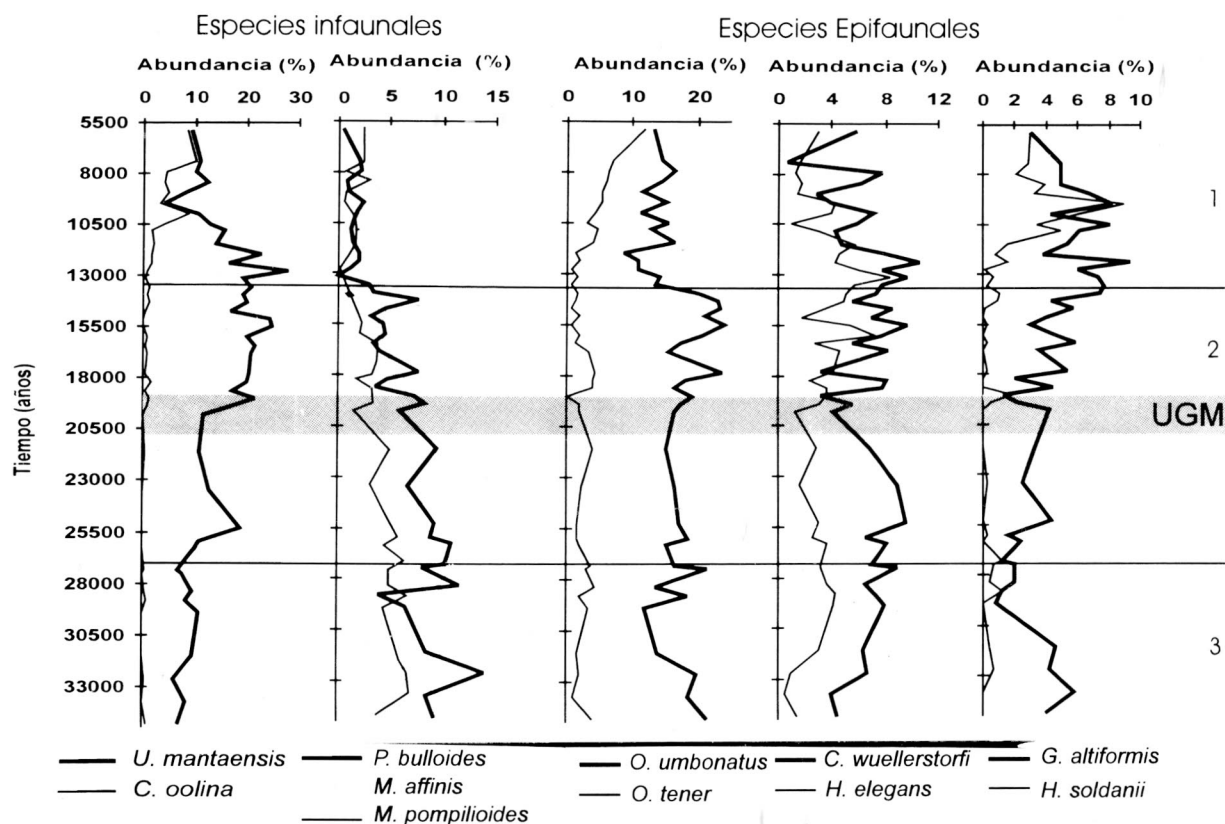


Fig. 4. Abundancia relativa (%) de las especies de foraminíferos bentónicos infaunales y epifaunales predominantes en el núcleo ODP677B. Los números corresponden a los estadios isotópicos 1, 2 y 3. UGM: último glacial máximo.

donde $K = 2PP^{0.5}$; PP = productividad primaria (tomados del mapa de Moore et al. 1973), Z = profundidad del núcleo (m) y $r = 0.5$.

Para determinar asociaciones de foraminíferos, se aplicaron los análisis de componentes principales (programa MVSP, Multivariate Statistical Package) y de cluster.

RESULTADOS

Abundancia de los foraminíferos bentónicos dominantes y peloides fecales del Pleistoceno tardío-Holoceno

Se seleccionaron las especies con abundancias $\geq 6\%$ en por lo menos dos muestras para los núcleos ODP677B y TR163-38 las cuales se grafican con el tiempo. En el núcleo ODP677B se presentan 3 subordenes; Texturalina con 5 especies, Miliolina con 14 especies y Rotaliina con 104 especies. Las fluctuaciones de los porcentajes de abundancias de los foraminíferos bentónicos para el núcleo ODP677B se presentan en la Fig. 4. Se observan 3 patrones de tendencias y 3 comportamientos "anómalos"

de las especies, así: (1) *Chilostomella oolina*, *Hansenisca soldanii* y *Oridorsalis tener* son importantes en el estadio isotópico 1 con abundancias entre 5-10%; en el intervalo de tiempo restante las abundancias disminuyen a $\leq 5\%$, (2) *Pullenia bulloides*, *Melonis affinis* y *Melonis pompilioides* son importantes hasta el último glacial máximo (UGM) con abundancias entre 3 a 14%, disminuyendo después a abundancias $< 7\%$, (3) *Cibicides wuellerstorfi* y *Hoeglundina elegans* con mínimos de 1% y máximos del 11% y fluctuaciones en todo el intervalo de tiempo, con mayor frecuencia en la fluctuación a partir del UGM, (4) *Uvigerina mantaensis* con abundancias entre 15-30% para el intervalo de tiempo comprendido entre 10.5 y 19ka; para el intervalo de tiempo restante es $\leq 10\%$, (5) *Oridorsalis umbonatus* fluctúa entre 10-25% en todo el intervalo de tiempo y, (6) *Gyroidina altiformis* que es más abundante a partir del UGM.

De lo anterior se resume, para el núcleo ODP677B, que: (1) antes del UGM predominan: *Pullenia bulloides*, *Melonis affinis* y *Melonis pompilioides*, (2) después del UGM predominan: *Gyroidina altiformis*, *Hansenisca soldanii*, *Hoeglundina elegans*, *Oridorsalis tener*,

Núcleo TR163-38

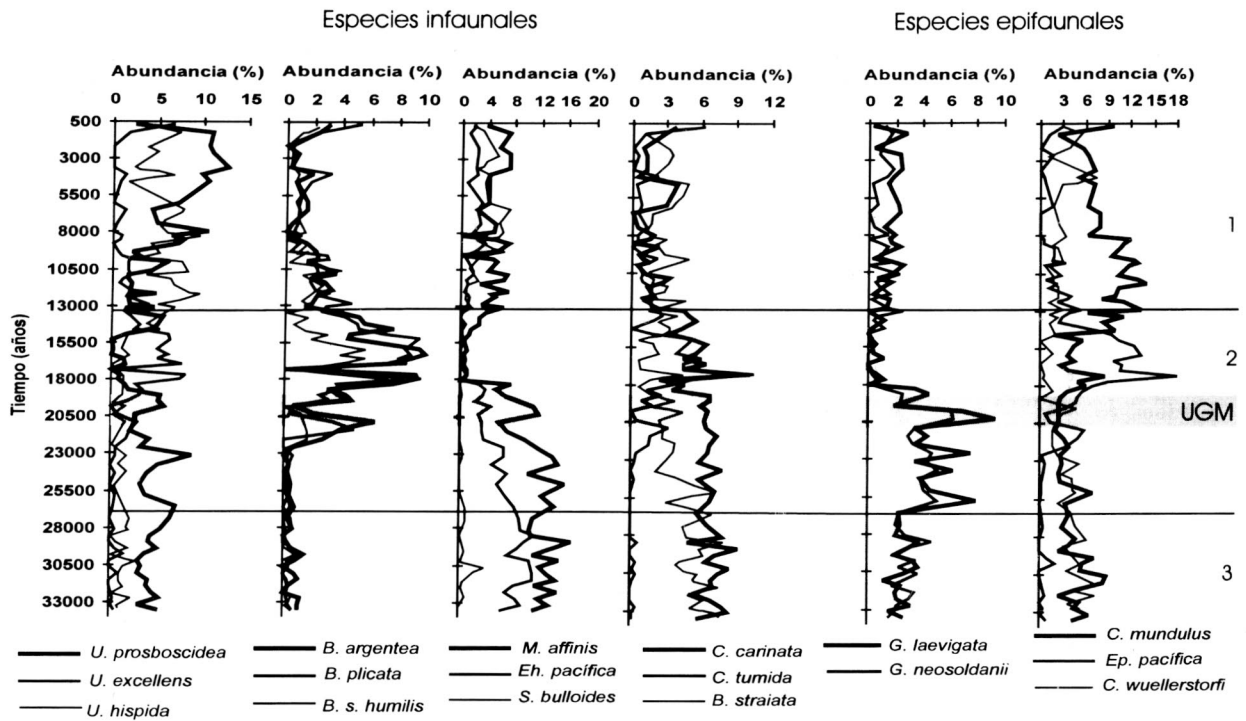


Fig. 5. Abundancias relativas (%) de los foraminíferos bentónicos infaunales y epifaunales predominantes en el núcleo TR163-38. Los números corresponden a los estadios isotópicos 1, 2 y 3. UGM: último glacial máximo.

Chilostomella oolina y *Uvigerina mantaensis*, esta última disminuye hacia el final del estadio isotópico 1, y (3) *Oridorsalis umbonatus* y *Cibicidoides wuellerstorfi* predominan en todo el intervalo de tiempo con abundancias relativas $\geq 5\%$, y una ligera disminución al final del estadio isotópico 1 (Fig. 4).

En el núcleo TR 163-38 se presentan 3 subordenes; Texturalina con 5 especies, Miliolina con 11 especies y Rotaliina con 140 especies. Los porcentajes de abundancia para este núcleo muestran 4 tendencias y 3 comportamientos "anómalos" de las especies (Fig. 5), así: (1) *Uvigerina excellens*, *Brizalina argentea*, *Bolivina plicata*, *Bolivina seminuda* var. *humilis*, *Epistominella pacifica* y *Cassidulina tumida* que presentan las mayores abundancias (hasta 18%) entre 10.5 y 22ka, con dos mínimos en ~17.3 y 20ka, (2) *Uvigerina hispida* y *Cibicidoides mundulus* presentan las mayores abundancias (hasta 15%) a partir del UGM; el intervalo de tiempo restante con valores $\leq 9\%$, (3) *Melonis affinis*, *Ehrenbergina pacifica*, *Gyroidina laevigata* y *Gyroidina neosoldanii* son importantes hasta el final del UGM (entre 4 y 18%); posteriormente disminuyen a abundancias $\leq 8\%$, (4) *Bulimina straiata* y *Cibicidoides wuellerstorfi* presentan fluctuaciones con abundancias entre 0 y 6%, y tienden a

aumentar hasta 9% antes del UGM, (5) *Uvigerina prosboscidea* incrementa en la abundancia ($>5\%$) al final del estadio isotópico 1 y antes del UGM y disminuye ($\leq 5\%$) a partir del UGM hasta la parte media del estadio isotópico 1, (6) *Sphaeroidina bulloides* con abundancias hasta del 8% a partir del UGM, y (7) *Cassidulina carinata* aumenta con abundancias $\geq 4\%$ en los estadios isotópicos 3 y 2

De lo anterior se resume, para el núcleo TR163-38, que: (1) antes del UGM predominan: *Melonis affinis*, *Ehrenbergina pacifica*, *Bulimina straiata*, *Gyroidina laevigata*, *Gyroidina neosoldanii* y *Cibicidoides wuellerstorfi*, (2) después del UGM predominan: *Uvigerina hispida*, *Sphaeroidina bulloides* y *Cibicidoides mundulus*, (3) entre 10.5 y 22ka predominan: *Uvigerina excellens*, *Brizalina argentea*, *Bolivina plicata*, *Bolivina seminuda* var. *humilis*, *Cassidulina tumida* y *Epistominella pacifica*, y (4) sin patrón definido se observa *Cassidulina carinata* que es importante en los estadios isotópicos 3 y 2, y *Uvigerina prosboscidea* que es importante antes del UGM y al final del estadio isotópico 1 (Fig. 5).

La abundancia de los peloides fecales (peloides/gr) en el núcleo ODP677B con respecto al tiempo (Fig. 6), muestra fluctuaciones en la abundancia (≥ 130 peloides/gr) desde los 0 a los 28 ka y picos máximos a ~5, 6.8, 7.5, 8.9, 11,

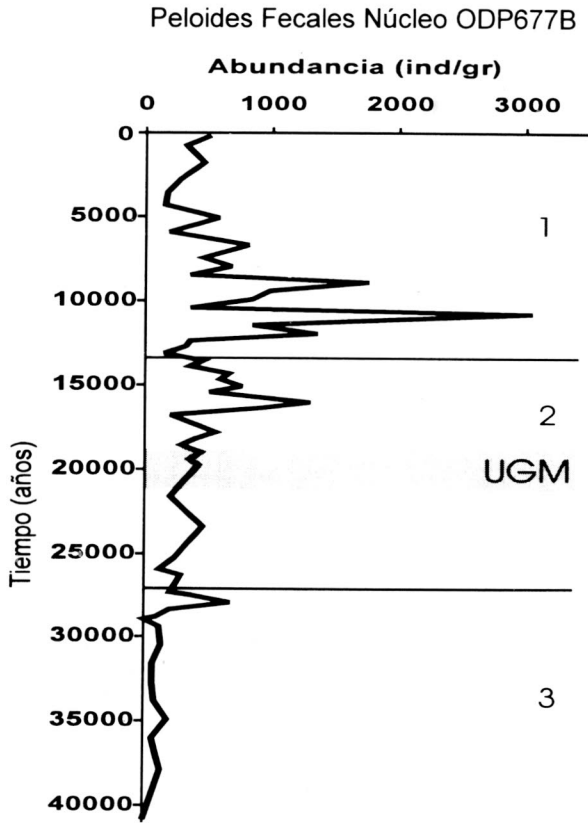


Fig. 6. Abundancia (peloides/gr) de los peloides fecales del núcleo ODP677B. Los números corresponden a los estadios isotópicos 1, 2 y 3. UGM: último glacial máximo.

11.4, 13.4, 14.6, 15, 16, 17.5, 19, 19.6, 23.6, 26.4 y 27.9 ka, a partir de los 28ka la abundancia es ≤ 130 peloides/gr. Nótese que a partir del último UGM se observan los picos máximos más importantes.

Morfotipos de los foraminíferos bentónicos del Pleistoceno tardío- Holoceno

En el núcleo ODP677B los morfotipos epifaunales predominan desde ~ 19 ka hasta el reciente ($\geq 50\%$). Antes del UGM ambos morfotipos ocurren en proporciones cercanas al 50% (Fig. 7). En el núcleo TR163-38 se observa un predominio de los morfotipos infaunales con abundancias promedio del 60% (Fig. 7). En forma similar al núcleo ODP677B, la abundancia porcentual de los morfotipos infaunales desciende en la transición de los estadios isotópicos 2 a 1.

Diversidad de los foraminíferos bentónicos del Pleistoceno tardío-Holoceno

El núcleo ODP677B (Fig. 8) presenta fluctuaciones del índice de Shannon entre 0.771 y 0.881, con un pico máximo a ~ 9 ka (0.881) y un pico mínimo entre ~ 13.9 ka (0.728) y ~ 18.2 ka (0.762). El núcleo TR163-38, entre los ~ 0.5 hasta ~ 25 ka, presenta índices de Shannon entre 0.904 y 0.816 con un mínimo a ~ 17.3 ka (0.733); antes de los 25ka se observa una ligera disminución del índice que fluctúa entre 0.87 y 0.81 (Fig. 8). Es notable la disminución de la diversidad en ambos núcleos para la última parte del período glacial en comparación con el Holoceno.

Tasas de acumulación de foraminíferos bentónicos (TAFB) del Pleistoceno tardío-Holoceno

Para el núcleo ODP677B las TAFB infaunales y epifaunales tienden a aumentar entre ~ 10.5 hasta los ~ 21 ka (transición 2/1) y nuevamente entre 25.5 y 30.5ka (transición 3/2), siendo el primer intervalo el que presenta los mayores valores y fluctuaciones en la TAFB (Fig. 9). Las especies que presentan las mayores TAFB son: *Uvigerina mantaensis* (155 individuos/cm²*ka) y *Oridorsalis umbonatus* (160 individuos/cm²*ka) para los morfotipos infaunales y epifaunales respectivamente. Para los géneros, las TAFB presentan un patrón similar siendo los géneros *Uvigerina* (180 individuos/cm²*ka) y *Oridorsalis* (175 individuos/cm²*ka) los más importantes (Fig. 9).

Las TAFB infaunales y epifaunales para el núcleo TR163-38 (Fig. 10), muestran valores en todo el intervalo de tiempo de ≤ 50 individuos/cm²*ka, a excepción de un pico máximo entre los ~ 10.5 y ~ 18 ka con valores hasta de 906 individuos/cm²*ka. Las taxa con las mayores tasas de acumulación son: *Brizalina argentea* (848 individuos/cm²*ka) y *Epistominella pacifica* (906 individuos/cm²*ka), morfotipos infaunales y epifaunales respectivamente. Nuevamente la TAFB para los géneros acentúa el pico de acumulación entre los 10.5 y 18ka, con mayor acumulación de *Bolivina* (1851 individuos/cm²*ka).

Flujo de carbono orgánico al fondo oceánico durante el Pleistoceno tardío-Holoceno

El cálculo del flujo de carbono orgánico al fondo oceánico se estimó siguiendo la metodología de HERGUERA (2000) para el Pacífico Ecuatorial Oriental para los núcleos ODP677B y TR163-38, asumiendo que: (1) el flujo de foraminíferos bentónicos está linealmente relacionado con el flujo de carbono orgánico al fondo oceánico, (2) el flujo del carbono orgánico hacia el fondo oceánico (productividad exportada) es una medida lineal de la productividad de las aguas superficiales y (3) la relación actual entre la productividad primaria y la exportada se mantiene durante el Pleistoceno tardío-Holoceno. Se estimaron valores del flujo de carbono orgánico reciente

MORFOTIPOS

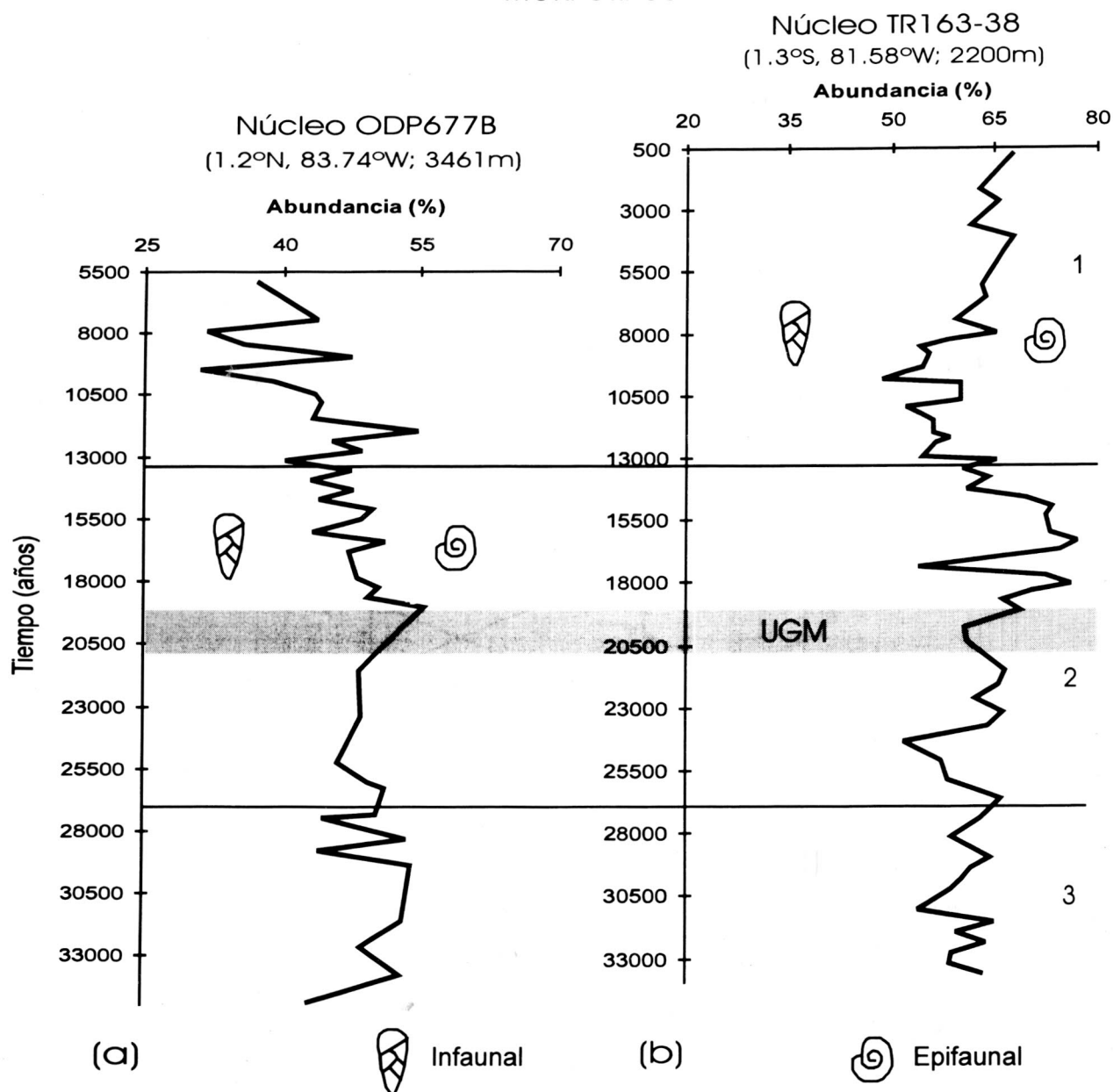


Fig. 7. Morfotipos (infaunales y epifaunales) de los núcleos ODP677B y TR163-38 con respecto al tiempo. Los números indican los estadios isotópicos 1, 2 y 3. UGM: último glacial máximo.

(Jsfr) de 257 mgC/cm²ka para el núcleo ODP677B y de 751 mgC/cm²ka para el núcleo TR163-38. Adicionalmente se determinaron factores de cambio en el flujo de carbono orgánico para el Pleistoceno tardío y Holoceno, mediante la relación Jsfp/Jsfr (flujo de carbono orgánico pasado/flujo de carbono orgánico reciente). Las Figs. 11 y 12 muestran las relaciones entre TAFB, Jsfp y Jsfp/Jsfr para los núcleos ODP677B y TR163-38.

En el núcleo ODP677B, la TAFB y el Jsfp aumentan

entre los 10.5 y 21ka y nuevamente entre 25.5 y 30.5ka (Fig. 11). La relación Jsfp/Jsfr aumenta entre 10.5 y 30.5ka, siendo >1 solamente en eventos aislados como a los 10.8, 16, 16.8, 18.2 y 28.8ka. En el núcleo TR163-38 la TAFB, el Jsfp y la relación Jsfp/Jsfr, aumentan entre 10.5 y 18ka (Fig. 12). Las relaciones Jsfp/Jsfr son >1 en el intervalo de tiempo entre 13.4 y 14.3 ka y nuevamente entre 15 y 17.3 ka (Fig. 12).

En el núcleo ODP677B aunque se observa un aumento

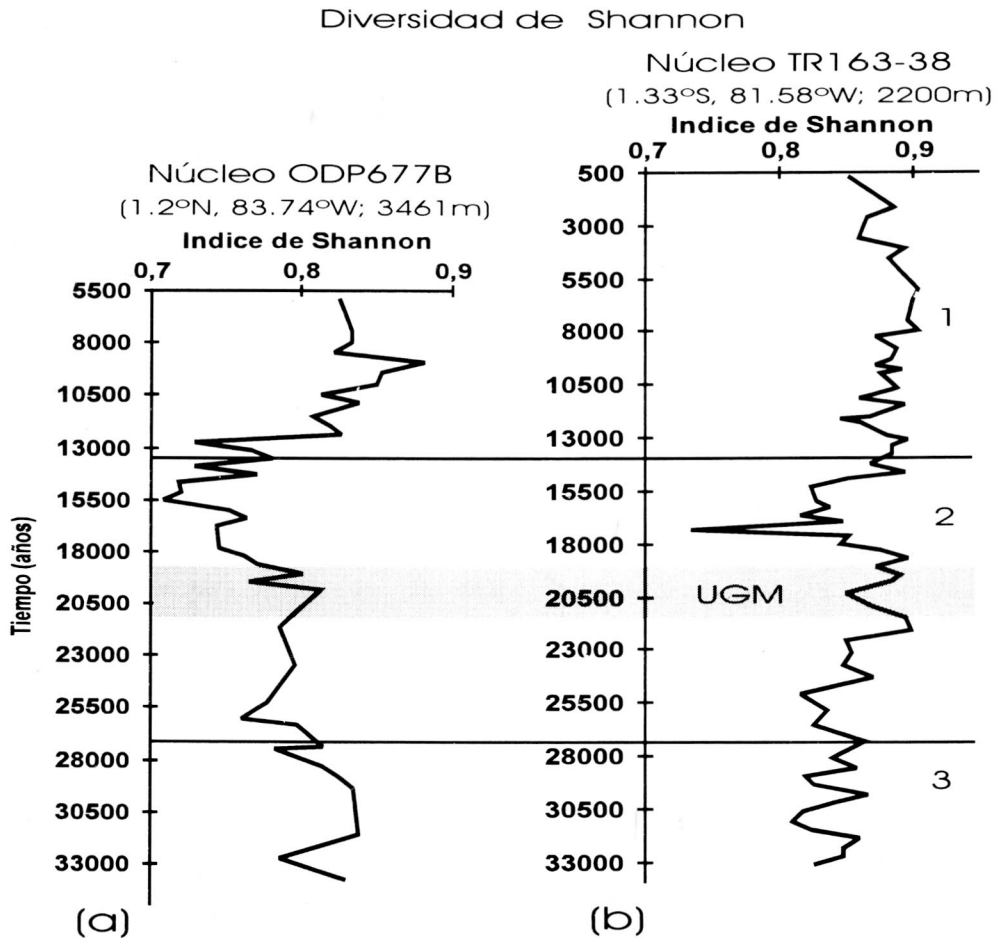


Fig. 8. Diversidad de Shannon para los núcleos ODP677B y TR163-38 con respecto al tiempo. Los números corresponden a los estadios isotópicos 1, 2 y 3. UGM: último glacial máximo.

en la productividad (TAFB y Jsf) entre 10.5 y 30.5ka no es mayor a la productividad actual a excepción de episodios aislados. Por el contrario en el núcleo TR163-38 el aumento en la productividad (TAFB y Jsf) entre 10.5 y 18ka coincide parcialmente con una intensificación de la productividad pasada con relación a la actual.

Análisis multivariados de los foraminíferos bentónicos del Pleistoceno tardío-Holoceno

Para los análisis multivariados se utilizaron análisis *cluster* y PCA con las matrices estandarizadas de TAFB evitando así el uso de abundancias relativas (%) que constituyen sistemas estadísticos cerrados. Con esto se interpretan variaciones reales a través del tiempo.

El análisis *cluster* (distancia euclidiana de 75) para el núcleo ODP677B, separa las TAFB en 5 asociaciones, así: (I) *Hoeglundina elegans*, *Gyroidina altiformis* y *Cibicoides*

wuellerstorfi caracterizadas por morfologías epifaunales, (II) *Melonis pompilioides*, *Melonis affinis* y *Pullenia bulloides* caracterizadas por morfologías infaunales, (III) *Oridorsalis tener*, *Hansenisca soldanii* y *Chilostomella oolina* caracterizadas por ambas morfologías, (IV) *Oridorsalis umbonatus* caracterizada por una morfología epifaunal, y (V) *Uvigerina mantaensis* caracterizada por una morfología infaunal (Fig. 13). Mediante el PCA se determinaron 3 componentes (PC-1, PC-2 y PC-3) que representan el 97.168% de la variabilidad de los datos. Debido al poco peso del PC-2 (6.666%) y del PC-3 (1.775%), se toma el PC-1 (88.727%) para el análisis de resultados (Tabla 1). La TAFB de las especies más importantes en el PC-1 corresponden a las asociaciones IV - V del *cluster* (*Oridorsalis umbonatus*, 55.870; *Uvigerina mantaensis*, 66.390) seguida por las asociaciones I, II, y el III con valores despreciables en el PCA (Tabla 1). Adicionalmente se grafican las variaciones del PC-1 con respecto al tiempo

Núcleo ODP677B

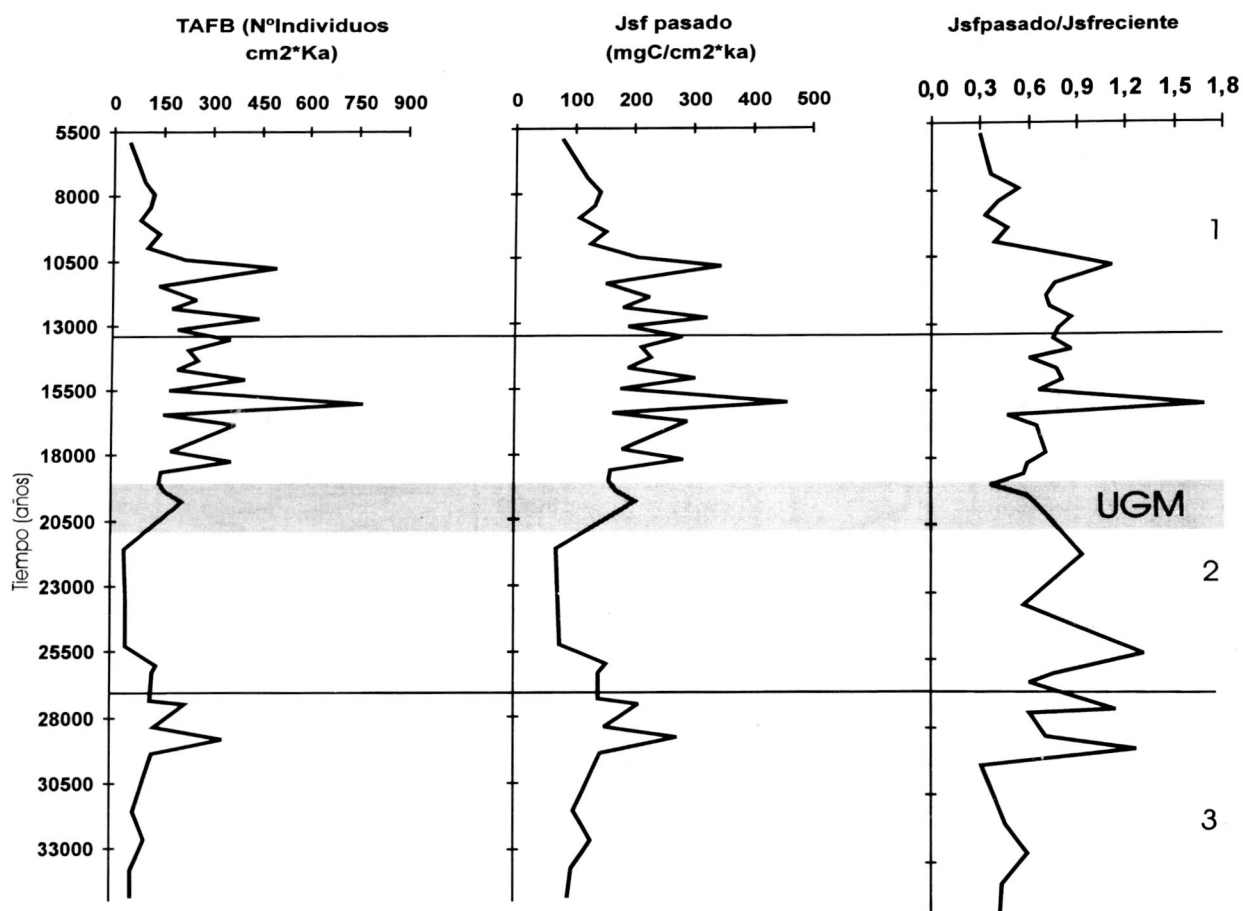


Fig. 9. TAFB (tasa de acumulación de foraminíferos bentónicos, N° individuos/cm²*ka) de las especies y géneros predominantes del núcleo ODP677B. Los números corresponden a los estadios isotópicos 1, 2 y 3. UGM: último glacial máximo.

(Fig. 13), observándose un aumento en la importancia de este componente entre los 10.5 y 21ka y en menor grado entre 25.5 y 30.5ka.

Para el núcleo TR163-38 el análisis *cluster* (distancia euclidiana 625) agrupa las TAFB en 4 asociaciones, así: (I) *Ehrenbergina pacifica* y *Epistominella pacifica*, (II) las especies *Cassidulina tumida*, *Cassidulina carinata* y *Cibicidoides mundulus*, (III) *Uvigerina hispida*, *Melonis affinis*, *Uvigerina prosboscidea*, *Gyroidina laevigata*, *Cibicidoides wuellerstorfi*, *Gyroidina neosoldanii*, *Sphaeroidina bulloides* y *Bulimina straiata*, y (IV) *Uvigerina excellens*, *Brizalina interjuncta bicostata*, *Bolivina seminuda* var. *humilis*, *Brizalina argentea* y *Bolivina plicata* (Fig. 14). Mediante el análisis de PCA para el núcleo TR163-38 se determinaron 3 componentes (PC-1, PC-2 y PC-3) que explican el 95.744% de la variabilidad de los datos. Al igual que para el núcleo ODP677B, se toma el PC-1 ya que representa el 68.238% de la variabilidad de los datos, el

PC-2 y PC-3 se descartan debido al poco peso (20.055% y 7.451%, respectivamente; Tabla 2). El mayor valor para el PC-1 de las especies corresponde a la asociación I del *cluster*, seguido de las asociaciones IV y II. Para la asociación III el PCA se considera despreciable (Tabla 2). En la Fig. 14 se observa el comportamiento del componente 1 con respecto al tiempo, con los mayores valores entre 13 y 18ka.

DISCUSION

Núcleo ODP677B (parte media de la Cuenca de Panamá)

El núcleo ODP677B se encuentra ubicado en la región mesotrófica media definida por el análisis de los foraminíferos bentónicos recientes en la Cuenca de Panamá (BETANCUR & MARTÍNEZ, en revisión). El área está influenciada por una

TABLA 1
Análisis de Componentes Principales (PCA) de las tasas de acumulación de
foraminíferos bentónicos (TAFB) del núcleo ODP677B.

	PC-1	PC-2	PC-3		PC-1	PC-2	PC-3
Peso cada PC	10050.857	755.102	201.118	Peso cada PC	10050.857	755.102	201.118
Porcentaje	88.727	6.666	1.775	Porcentaje	88.727	6.666	1.775
Porcentaje	88.727	95.393	97.168	Porcentaje	88.727	95.393	97.168
Acumulado				Acumulado			
Tiempo (años)	("Loadings")			Tiempo (años)	("Loadings")		
5900	11	12	39	16800	235	50	207
7440	28	17	100	17840	133	103	103
7940	46	39	132	18230	243	78	243
8450	42	20	113	18620	85	29	55
8950	18	12	63	19010	102	33	49
9460	23	69	289	19400	95	90	99
9960	25	19	64	19790	97	189	156
10470	96	4	284	21620	16	34	36
10800	212	178	392	23450	22	33	44
11480	66	4	125	25280	29	19	48
11980	145	240	210	26010	61	162	136
12370	83	105	4	26310	44	139	216
12760	326	536	312	27340	33	212	37
13150	117	127	87	27480	97	344	90
13540	218	190	34	28360	41	129	160
13930	159	26	134	28800	134	398	154
14320	189	116	99	29390	43	100	235
14710	135	109	170	31580	23	62	37
15100	339	15	33	32670	37	165	1
15490	156	38	14	33770	24	85	28
16020	548	128	257	34860	25	94	26
16410	104	18	52				
TAFB Especies	PC-1			PC-2			PC-3
("Scores")							
<i>U. mantaensis</i>	66.390			-15.460			3.605
<i>C. oolina</i>	-25.415			-3.825			-1.893
<i>P. bulloides</i>	-7.809			8.225			8.210
<i>M. affinis</i>	-11.510			7.117			3.550
<i>M. pompilioides</i>	-20.610			3.512			2.470
<i>O. umbonatus</i>	55.870			17.043			-6.303
<i>O. tener</i>	-19.753			-0.923			-2.032
<i>H. soldanii</i>	-27.146			-3.729			-4.489
<i>C. wuellerstorfi</i>	4.696			-1.079			2.819
<i>G. altiformis</i>	-7.738			-7.059			-5.072
<i>H. elegans</i>	-6.975			-3.822			-0.865

Nota: los valores del PC para el tiempo se multiplicaron por 1000.

TABLA 2
Análisis de Componentes Principales (PCA) de las tasas de acumulación de
foraminíferos bentónicos (TAFB) del núcleo TR163-38

	PC-1	PC-2	PC-3		PC-1	PC-2	PC-3
Peso cada PC	196008.223	57605.159	21402.614	Peso cada PC	196008.223	57605.159	21402.614
Porcentaje	68.238	20.055	7.451	Porcentaje	68.238	20.055	7.451
Porcentaje	68.238	88.293	95.744	Porcentaje	68.238	88.293	95.744
Acumulado				Acumulado			
Tiempo (años) ("Loadings")				Tiempo (años) ("Loadings")			
720	0	0	0	16990	337	905	183
2160	0	0	0	17330	63	31	0
2640	0	0	0	17670	30	0	0
3600	0	0	0	18010	14	0	0
4080	0	0	0	18350	0	0	0
4560	0	0	0	18690	0	0	0
6000	0	0	0	19110	0	0	0
6480	0	0	0	19450	0	0	0
7440	0	0	0	19790	0	0	0
7970	0	0	0	20350	0	0	0
8240	0	0	0	20915	0	0	0
8510	0	0	0	21480	0	0	0
8780	0	0	0	22050	0	0	0
9310	0	0	0	22610	0	0	0
9580	0	0	0	23170	0	0	0
9840	0	0	0	23740	0	0	0
9980	0	0	0	24300	0	0	0
10640	0	0	0	25060	0	0	0
10910	0	0	0	25830	0	0	0
11180	9	16	84	26590	0	0	0
11450	0	0	0	27360	0	0	0
11980	11	21	111	28120	9	0	0
12160	16	31	161	28960	0	0	0
12350	7	53	226	29380	9	0	0
12900	21	43	218	29800	0	0	0
13080	11	21	110	30220	0	0	0
13420	84	160	826	30640	0	0	0
13760	34	37	219	31060	0	0	0
14270	69	22	167	31480	0	0	0
14610	54	18	29	31900	10	0	0
14950	148	16	69	32320	0	0	0
15290	296	12	6	32740	0	0	0
15970	231	54	38	33160	0	0	0
16310	666	347	110	33580	0	0	0
16650	507	149	183				
TAFB Especies ("Scores")				TAFB Especies ("Scores")			
<i>B. plicata</i>	133.960	-87.332	-5.581	<i>U. prosboscidea</i>	-91.332	-4.156	-0.331
<i>B. humilis</i>	9.732	-49.633	32.287	<i>C. carinata</i>	88.460	64.521	1.009
<i>B. argentea</i>	144.182	-95.855	-12.850	<i>C. tumida</i>	-7.421	91.972	45.687
<i>B. i. bicostata</i>	63.009	-67.045	-6.614	<i>Eh. pacifica</i>	-103.107	-2.789	25.761
<i>B. straiata</i>	-56.420	40.898	-9.164	<i>C. mundulus</i>	52.660	74.454	-102.232
<i>M. affinis</i>	-80.379	8.867	-23.475	<i>C. wuellerstorfi</i>	-93.550	2.951	3.736
<i>S. bulloides</i>	-107.860	-4.674	22.148	<i>G. laevigata</i>	-88.210	-5.794	15.850
<i>U. excellens</i>	55.583	-62.533	9.448	<i>G. neosoldanii</i>	-106.278	-4.000	22.893
<i>U. hispida</i>	-70.695	0.652	-57.969	<i>Ep. pacifica</i>	257.665	99.495	39.397

Nota: los valores del PC para el tiempo se multiplicaron por 1000.

Núcleo TR163-38

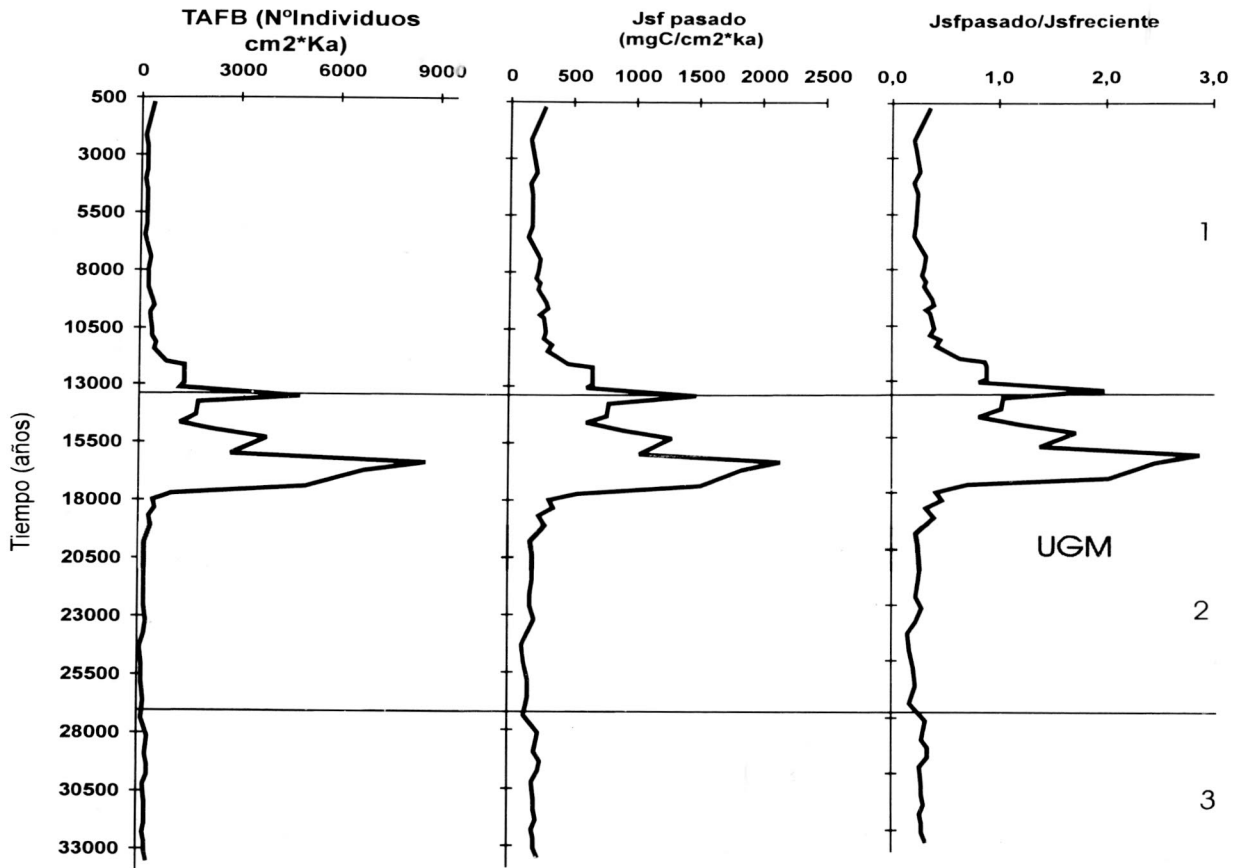


Fig. 10. TAFB (tasa de acumulación de foraminíferos bentónicos, Nº individuos/cm²·ka) de las especies y géneros predominantes del núcleo TR163-38. Los números corresponden a los estadios isotópicos 1, 2 y 3. UGM: último glacial máximo.

estacionalidad alta en el flujo de C_{org} al fondo oceánico. El núcleo ODP677B mantiene condiciones de estacionalidad alta en el flujo de C_{org} desde hace ~30ka y valores máximos entre 10.5 y 21ka, y nuevamente entre 25.5 y 30.5ka, evidenciado por:

1. Aumento en la tasa de acumulación de foraminíferos bentónicos (TAFB; Fig. 9) de las especies infaunales y epifaunales *Uvigerina mantaensis*, *Oridorsalis umbonatus* y *Cibicides wuellerstorfi*. *Uvigerina mantaensis* predomina debido al aumento en el flujo de C_{org} , mientras que *Oridorsalis umbonatus* parece estar controlada por el O_2 debido a que está presente en zonas con limitaciones de alimento (BORNALM 1997) y en zonas con alta productividad (OHKUSHI *et al.* 2000) en aguas intersticiales bien oxigenadas. *Cibicides wuellerstorfi* está presente en zonas con estacionalidad alta (LOUBERE & FARIDUDDIN 1999). Estas tres especies apoyan un intervalo de tiempo con

fluctuaciones en el contenido de C_{org} sin limitaciones en el contenido de O_2 . Lo anterior lo confirma el análisis del tipo de materia orgánica presente en los núcleos ODP677 y ODP678, determinando paleoambientes sedimentarios altamente óxicos (ISHIWATARI *et al.* 1989).

2. Aumento en el flujo de carbono orgánico pasado al fondo oceánico (J_{sf}) y en la relación J_{sf}/J_{sr} (Fig. 11) entre 11 y 30.5 ka, con 5 fluctuaciones de alta frecuencia donde el J_{sf} fue mayor que el J_{sr} .
3. Aumento en la abundancia de los peloides fecales coincidiendo parcialmente con las fluctuaciones anteriores (Fig. 6), implicando una relación directa entre el flujo de C_{org} al fondo oceánico y el aumento en la meiofauna bentónica, confirmando nuevamente el ambiente óxico de los sedimentos.
4. Las proporciones de las morfologías infaunales-epifaunales son cercanas al 50%, con lo que se pre-

Núcleo ODP677B

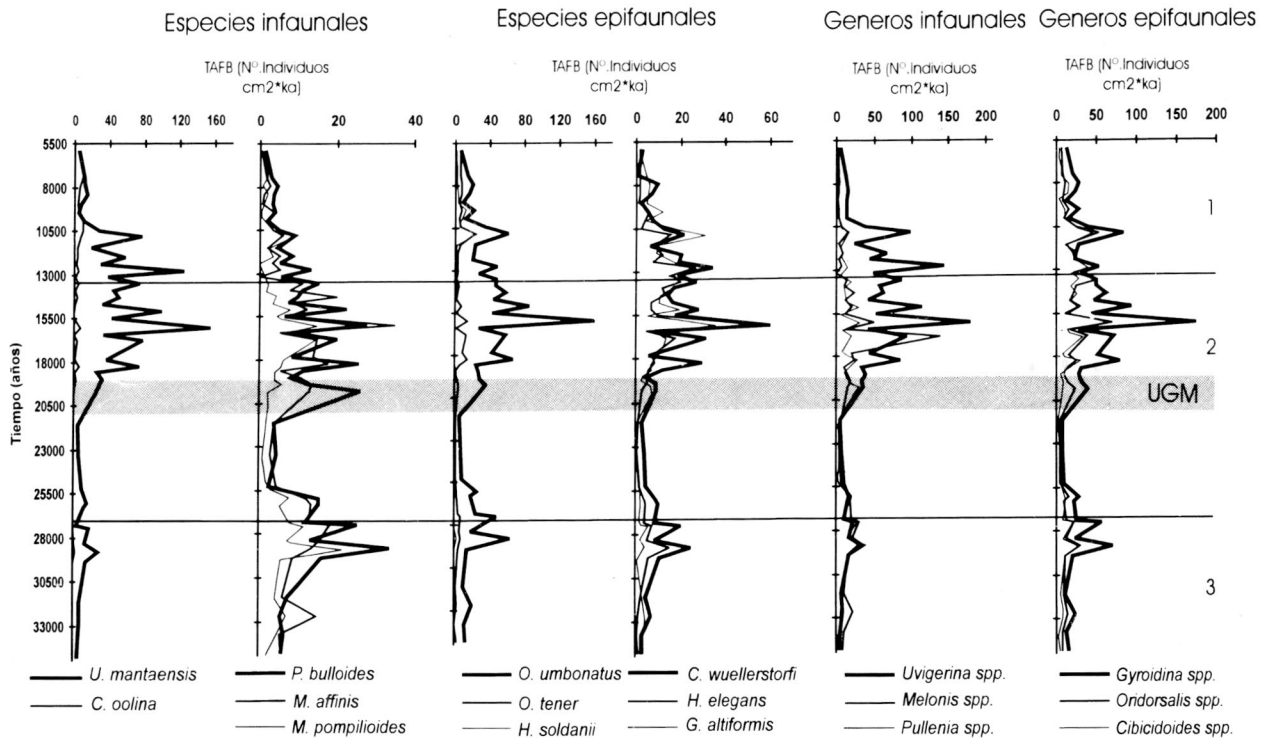


Fig. 11. TAFB (tasa de acumulación de foraminíferos bentónicos totales, N° individuos/cm²*ka), Jsfp (flujo de carbono orgánico pasado; mgC/cm²*ka), y relación Jsfp/Jsfr del núcleo ODP677B. Los números corresponden a los estadios isotópicos 1, 2 y 3. UGM: último glacial máximo.

senta disminución de las morfologías infaunales desde ~19ka hasta el Holoceno, caracterizándose así ambientes mesotróficos (modelo TROX; Fig. 3).

5. La diversidad disminuye entre los 13.9 y 18.2ka (Fig. 8), a pesar de coincidir con un aumento en el Jsfp no se observa el aumento característico en la diversidad, debido posiblemente al aumento en la depredación de la macrofauna bentónica descrito anteriormente.
6. Aumento en el PC-1 en el intervalo de tiempo comprendido entre 10.5 y 21ka (Fig. 13), componente que se asocia a un aumento en la productividad confirmado por el predominio de *Uvigerina mantaensis* (Tabla 1), con sedimentos bien oxigenados confirmado por *Oridorsalis umbonatus* (Tabla 1), especies agrupadas en las asociaciones IV y V del análisis cluster (Fig. 13).

Núcleo TR163-38 (Dorsal de Carnegie)

El núcleo TR163-38 está ubicado en la región eutrófica sur definida por el análisis de los foraminíferos bentónicos

recientes (BETANCUR & MARTÍNEZ, en revisión), caracterizado por una estacionalidad baja, un flujo de C_{org} al fondo oceánico homogéneo y continuo y condiciones disóxicas (O₂ = 1.2-0.1ml/l) a anóxicas (O₂ = < 0.1ml/l) entre los 10.5 y 18ka, evidenciado por:

1. La TAFB varía entre 80 y 8630 individuos/cm²*ka; a diferencia del núcleo ODP677B que varía entre 41 y 768 individuos/cm²*ka. Esta diferencia sugiere un mayor flujo de C_{org} y un carácter eutrófico para el núcleo TR163-38 y un flujo estacional de C_{org} y carácter mesotrófico para el núcleo ODP677B (BETANCUR & MARTÍNEZ, en revisión). En el Núcleo TR163-38 el mayor aumento en la TAFB coincide con el intervalo entre 10.5 y 18ka (Fig. 12), donde la TAFB es mayor para *Epistominella pacífica*, *Brizalina argentea*, *Bolivina plicata*, *Bolivina seminuda* var. *humilis*, *Brizalina interjuncta bicostata*, *Uvigerina excellens*, *Cassidulina tumida* y *Cassidulina carinata* y el género *Bolivina*. Estas especies y el género *Bolivina* son característicos de las zonas de O₂ mínimo, como ocurre en la margen continental peruana (RESIG 1990; GOODAY 1994; SCHMIEDL *et al.* 1998; GOODAY &

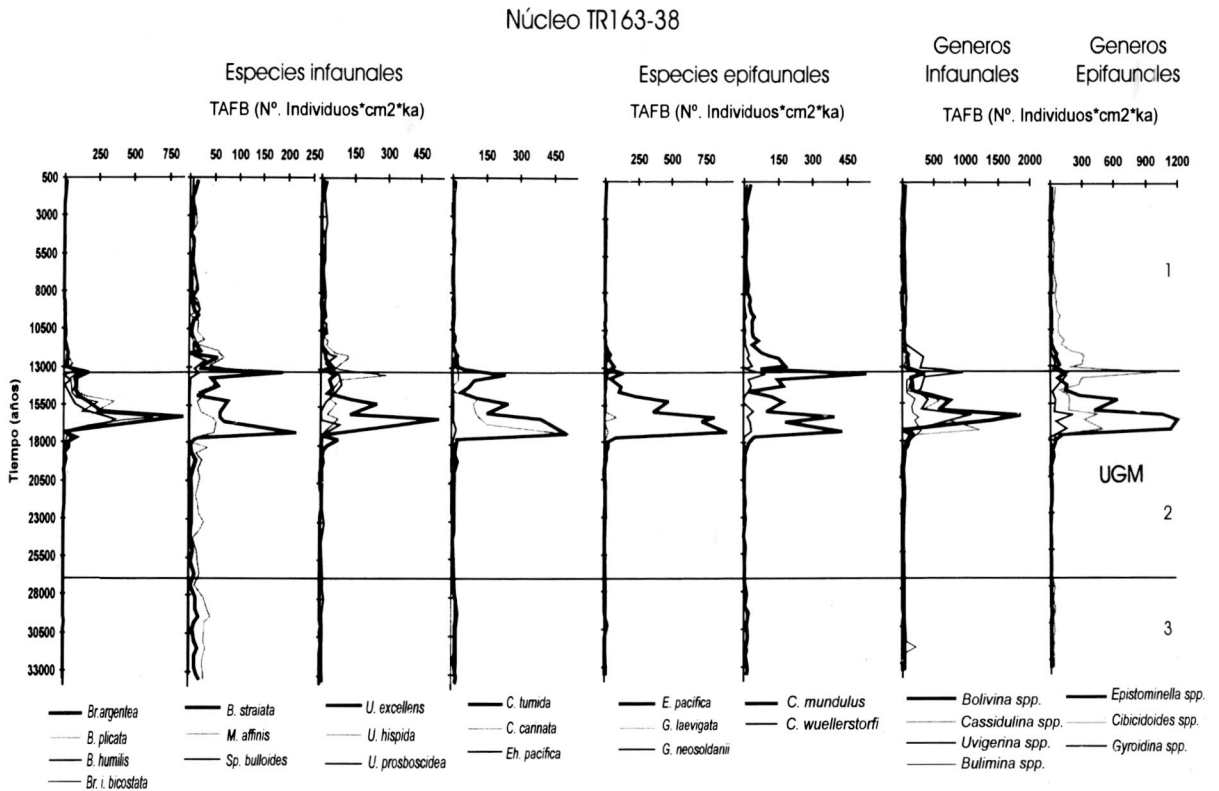


Fig. 12. TAFB (tasa de acumulación de foraminíferos bentónicos totales, Nº individuos/cm²*ka), Jsfp (flujo de carbono orgánico pasado; mgC/cm²*ka), y relación Jsfp/Jsfr del núcleo TR163-38. Los números corresponden a los estadios isotópicos 1, 2 y 3. UGM: último glacial máximo.

RATHBURN 1999; VAN DER ZWANN *et al.* 1999).

2. Aumento en el Jsfp y la relación Jsfp/Jsfr entre 10.5 y 18 ka (Fig. 12) intervalo de tiempo donde el Jsfp es mayor o cercano al Jsfr.
3. La ausencia de peloides fecales indicando limitaciones de O₂ para el sostenimiento de la macrofauna bentónica.
4. Predominio de las especies infaunales (Fig. 7) en todo el intervalo de tiempo, confirmando el carácter eutrófico del núcleo (modelo TROX; Fig. 3).
5. Disminución de la diversidad (Fig. 8) entre 15.5ka y 18ka, coincidiendo con la baja diversidad presente en zonas de surgencia en condiciones anóxicas, como ocurre en la Fosa Perú-Chile y en la parte norte de la Placa de Nazca y margen continental adyacente (INGLE *et al.* 1980; RESIG 1981; GOODAY 1994; ERBACHER *et al.* 1999).
6. Aumento en el PC-1 entre 13 y 18 ka (Fig. 14), componente asociado a condiciones disóxico-anóxico producido por un aumento en el Jsfp con respecto al Jsfr, confirmado por el mayor peso (Tabla 2) de las especies asociadas a condiciones de O₂ mínimas

(Grupo I, IV y II del análisis *cluster*, en orden de importancia; Fig. 14).

Cambios en la productividad en el último glacial (estadio isotópico 2) y el Holoceno (estadio isotópico 1)

Después del análisis de los resultados, surgen dos interrogantes: (1) ¿Aumentó la productividad en el último glacial y fue mayor a la productividad actual? y (2) ¿Qué mecanismo produjo este cambio?

Para el primer interrogante se revisaron diversos estudios realizados en el Océano Pacífico Oriental, en los que se infieren cambios en la productividad a partir de diversos métodos (e.g. flujo de carbono orgánico al fondo oceánico, funciones de transferencia con base a foraminíferos bentónicos, etc). A partir del comportamiento regional de 14 núcleos analizados y publicados (Tabla 3; Fig. 15), se observan diferencias regionales al norte y sur de la zona ecuatorial. Los núcleos situados al norte de la zona ecuatorial presentan un aumento en la productividad durante el último glacial, y en algunos núcleos con máximos en la última parte de este período. A medida que nos desplaza-

Núcleo ODP677B

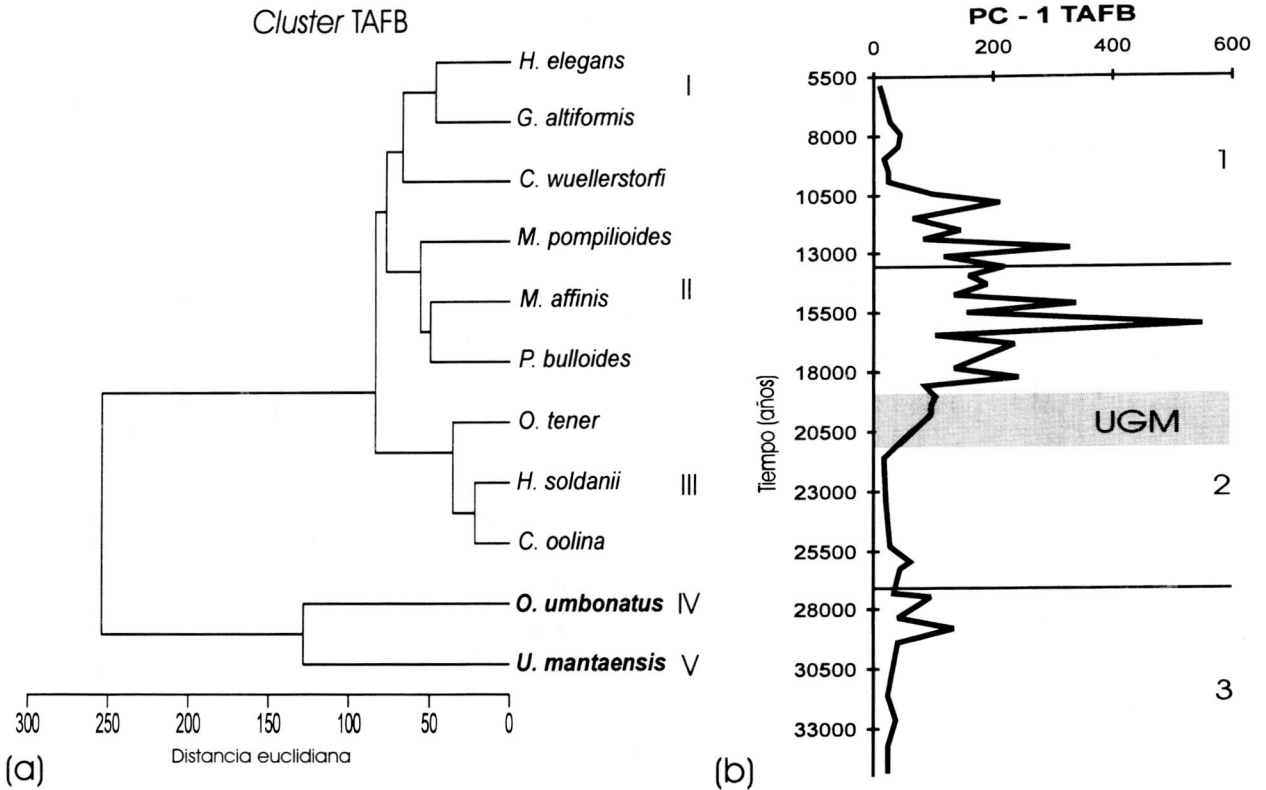


Fig. 13. (a) Análisis *Cluster* donde se muestran 5 asociaciones (números romanos) y (b) PC-1 del núcleo ODP677B. Los números corresponden a los estadios isotópicos y UGM al último glacial máximo.

mos hacia el sur de la zona ecuatorial el aumento en la productividad se observa hacia la transición de los estadios isotópicos 2/1 y después en el Holoceno temprano. Los núcleos analizados en este trabajo muestran el mismo comportamiento; el núcleo ODP677B localizado al norte de la zona ecuatorial (Fig. 15), presenta un aumento en el flujo de carbono orgánico pasado (Jsfp; Fig. 11) a partir de la transición 3/2 hasta el comienzo del Holoceno (10.5 - 30.5ka). El núcleo TR163-38 localizado al sur de la zona ecuatorial (Fig. 15) presenta el aumento en el Jsfp (Fig. 12) a partir del último glacial máximo hasta la transición isotópica 2/1 (10.5 - 18ka).

Adicionalmente, se observa el mismo comportamiento regional si se analiza la productividad pasada (Jsfp) con respecto a la productividad reciente (Jsfr). Al norte de la zona ecuatorial el núcleo ODP677B presenta valores en el Jsfp menores o similares al Jsfr, a excepción de 5 fluctuaciones máximas en esta relación, hasta de 1.8. Por el contrario el núcleo TR163-38 presenta relaciones Jsfp/Jsfr mayores, hasta de 3 (Fig. 12). Esta tendencia regional coincide con la descrita por HERGUERA (2000), para la región del Océano Pacífico Oriental.

Por lo tanto, se observa un aumento en la productivi-

dad pasada con niveles similares o inferiores a la productividad actual en la parte norte de la zona ecuatorial, a partir del último glacial, y una intensificación de la productividad pasada con respecto a la actual hacia el final del último glacial hasta el Holoceno temprano, hacia el sur de la zona ecuatorial. Los mecanismos que podrían producir el comportamiento descrito anteriormente, son:

1. Intensificación de la Divergencia Ecuatorial desde el último glacial hasta la transición 2/1, que afectaría directamente la región norte de la zona ecuatorial, y una intensificación de la surgencia Peruana a partir de la transición 2/1 hasta el Holoceno temprano. Se ha sugerido un incremento en la velocidad del viento en el último glacial (PRAHL *et al.* 1989; PEDERSEN *et al.* 1991) que aumentaría las tasas de surgencia, explicando la intensificación en esta misma época para la región al norte de la zona ecuatorial, pero no responde la intensificación que se observa al sur de la zona ecuatorial, debido a que esta ocurre durante la deglaciación y no durante el último glacial.
2. Aumento en la eficiencia en la utilización de nutrientes, que no implicaría una mayor velocidad

TABLA 3
Núcleos analizados y publicados en el Océano Pacífico Ecuatorial

Núcleo	Localización	Método empleado	Resultado (variaciones en la productividad)	Referencia
GS7202-9	4.825°N 89.32°W	Función de transferencia*	Mayor para el último glacial	LOUBERE (1999)
A II 54- 25PC	4°16.2'N 85°05.4'W	MAR - C _{org} ; C _{org}	Mayor para el último glacial, con máximos en la última parte del glacial	PEDERSEN et al. (1991)
TT199-5 GC26	2.7°N, 86°W	C _{org}	Mayor para el último glacial (15-23 ka)	FARRELL et al. (1995)
P7 83°59.18'W	2°36.26'N C _{org}	MAR - C _{org} ; C _{org}	Mayor para el último glacial, con un máximo a los ~ 18 ka	PEDERSEN et al. (1988) YANG et al. (1995)
P76C	2.6°N 84°W	C _{org}	Mayor para el último glacial (12-25 ka)	FARRELL et al. (1995)
ODP677B	1.202°N 83.737°W	Jspf	Mayor para el transición 3/2 hasta transición 2/1 (10.5-30.5 ka)	Este trabajo
P6	0°52.3'N 86°07.7'W	C _{org} ; CaCO ₃	Mayor para el último glacial, con un máximo entre 14-17 ka para el C _{org} y a ~18 ka para el CaCO ₃	PEDERSEN (1983) PEDERSEN et al. (1988)
Y69-71	0°10'N 86.48°W	Función de transferencia*	Mayor después de la transición 3/2 (~ 24.8 ka) y durante y después de la transición 2/1 (10.6-13.6 ka)	LOUBERE (1999) LOUBERE & FARIDDUDDIN, en prep.
P2	1°24.5'S 92°58.9'W	C _{org}	Mayor para el último glacial, con un máximo entre 14-17 ka	PEDERSEN (1983)
TR163-38	1.337°S 81.583°W	Jspf	Mayor al final del último glacial hasta la transición 2/1	Este trabajo
V19-28	2.47°S 84.65°W	Función de transferencia*	Mayor después de la transición 2/1 (8.5-10.5 ka)	LOUBERE (1999) LOUBERE & FARIDDUDDIN, en prep.
ODP846B	3.09°S, 90.81°W Función de transferencia*	MAR-C _{org} ; CaCO ₃	Mayor al final del último glacial Mayor después de la transición 2/1 (9.5 ka)	EMEIS et al. (1995) LOUBERE (1999) LOUBERE & FARIDDUDDIN, en prep.

Nota: C_{org}: flujo particulado de carbono orgánico. * función de transferencia a partir de foraminíferos bentónicos calculada por medio de una ecuación de regresión. MAR-C_{org}: tasa de acumulación de C_{org}. Jspf: flujo de C_{org} pasado.

del viento, sino un aumento en el suministro de hierro, que se ha discutido como el factor limitante de la productividad (BARBER & CHAVEZ 1991; PEDERSEN *et al.* 1991, FARRELL *et al.* 1995). Como se sabe, los vientos del noreste y del sureste tienen diferentes orígenes. Los vientos del noreste viajan a través de regiones áridas del oeste y sur de México, y los

vientos del sureste viajan a través de las zonas costeras y áridas del Perú y norte de Chile (desierto de Atacama; PRÓSPERO & BONATTI 1969). Cambios en el suministro eólico podrían transportar más hierro y así alimentar las regiones de surgencia sin necesidad de que este cambio ocurra sincrónicamente, i. e. los vientos Alisios del noreste

Núcleo TR163-38

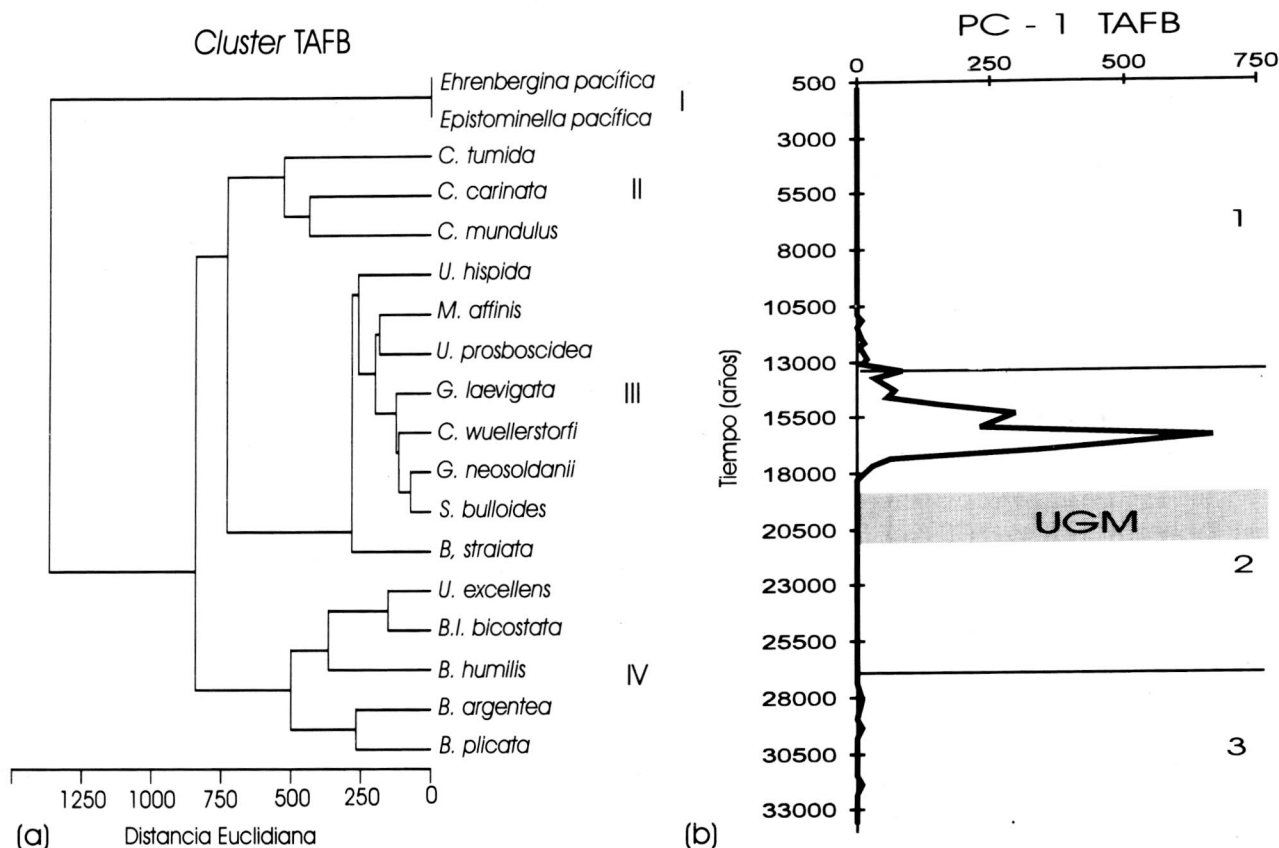


Fig. 14. (a) Análisis *Cluster* donde se muestran 4 asociaciones (números romanos) y (b) PC-1 del núcleo TR163-38. Los números corresponden a los estadios isotópicos y UGM al último glacial máximo.

cambiarían primero y luego los del sureste.

3. Variación de la composición química de las aguas de surgencia (LOUBERE 2000) que aumentaría la eficiencia en la utilización de nutrientes. La Divergencia Ecuatorial es claramente diferente a la surgencia Peruana (LOUBERE 2000), presentándose primero un cambio en las aguas que alimentan la Divergencia Ecuatorial y un cambio posterior de las aguas que alimentan la Surgencia Peruana.
4. Migración de la Divergencia Ecuatorial hacia el norte de la zona ecuatorial a partir del último glacial y una migración posterior hacia el sur, afectando la región al sur de la zona ecuatorial a partir de la deglaciación hasta el Holoceno temprano. A partir de entonces alcanza su posición actual.

CONCLUSIONES

El núcleo ODP677B mantiene condiciones de estacionalidad alta en el flujo de carbono orgánico al fondo oceánico desde hace ~30ka y valores máximos entre

10.5 y 21ka, y 25.5 y 30.5ka. El núcleo TR163-38 mantiene condiciones de estacionalidad baja, con flujos de carbono orgánico al fondo oceánico homogéneos y continuos, con excepción de un evento con condiciones disóxicas ($O_2 = 1.2-0.1\text{ml/l}$) a anóxicas ($O_2 = <0.1\text{ml/l}$) entre los 10.5 y 18ka, producido por una intensificación de la productividad.

Existe una gradiente latitudinal de la productividad, con niveles similares o inferiores a la productividad actual en la parte norte de la zona ecuatorial (núcleo ODP677B) a partir del último glacial, y una intensificación de la productividad pasada con respecto a la actual durante la deglaciación, en la parte sur de la zona ecuatorial (núcleo TR163-38). Se sugieren como posibles mecanismos para este cambio: (1) intensificación de la Divergencia Ecuatorial y del sistema de surgencia Peruana, (2) mayor eficiencia en la utilización de nutrientes, (3) variación de la composición química de las aguas de surgencia, y (4) migración latitudinal de la Divergencia Ecuatorial.

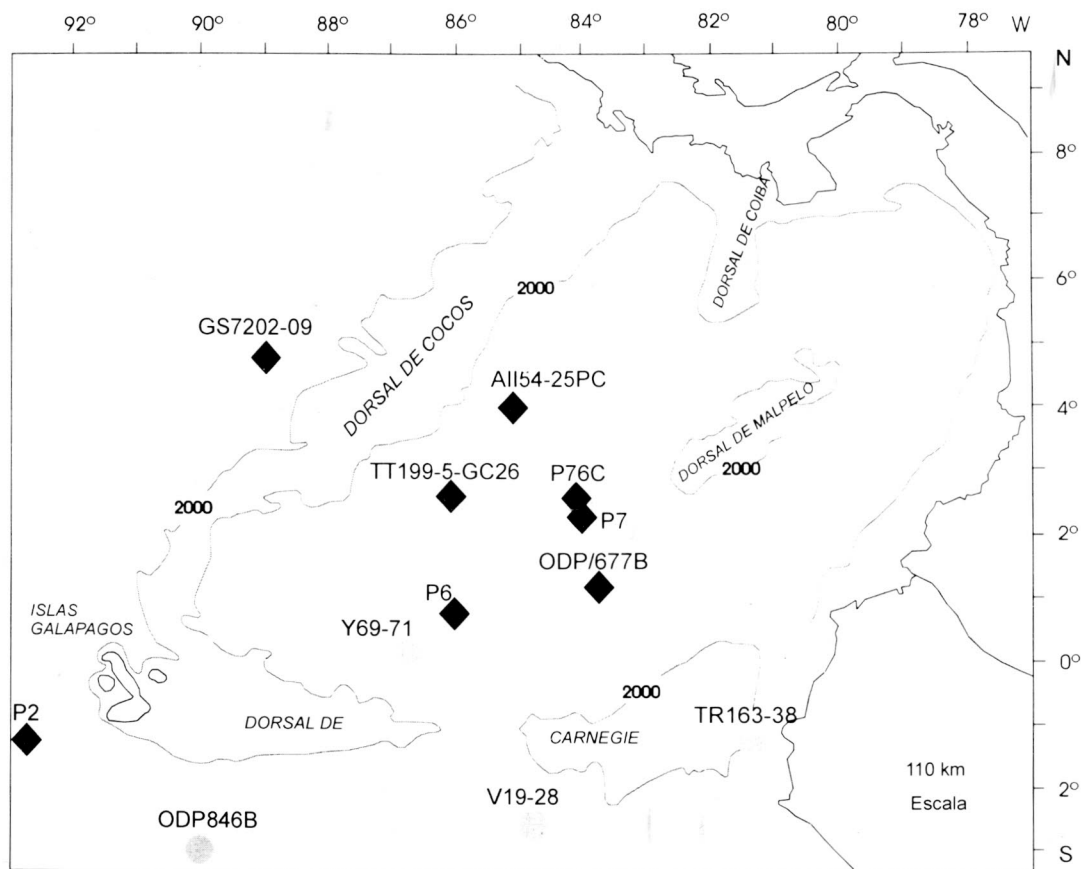


Fig. 15. Reconstrucción de la productividad en el último glacial en el Océano Pacífico Oriental (núcleos Tabla 3). Los cuadrados indican los núcleos que presentan el aumento de la productividad en el último glacial (estadio isotópico 2), y los círculos los núcleos que presentan el aumento de la productividad a partir de la última parte del último glacial hasta el Holoceno temprano. Note la relación entre los núcleos ODP677B y TR163-38, analizados en este trabajo, con otros núcleos.

AGRADECIMIENTOS

Este artículo se enmarca dentro del proyecto de investigación Universidad EAFIT-COLCIENCIAS "Paleoceanografía del Cuaternario de la Cuenca de Panamá, Pacífico Colombiano: Implicaciones en el Cambio Climático Global". Este artículo resume apartes de la tesis de Maestría en Ciencias de la Tierra (Universidad EAFIT) del primer autor. Los autores agradecen a COLCIENCIAS-Universidad EAFIT por el apoyo financiero y logístico para la realización de este trabajo, así como al Ocean Drilling Program y a la University of Rhode Island (NSF grant OCE-9102410) por facilitar las muestras. Fernando Muñoz, Carlos Jaramillo y Adolfo Molina-Cruz aportaron interesantes comentarios. Paul Loubere nos facilitó un borrador de su artículo. Agradecemos a Geovanny Bedoya, María Isabel Acevedo y Wilton Echavarría por su apoyo logístico.

REFERENCIAS

- ADELSECK, CH. G. & ANDERSON, T. F. (1978): The late Pleistocene record of productivity fluctuations in the Eastern Equatorial Pacific Ocean.- *Geology*, v. 6, p. 388-391, Boulder.
- AKIMOTO, K. (1990a): Distribution of recent benthic foraminiferal faunas in the Pacific off Southwest Japan and around Hachijojima Island.- *Science Reports of the Tohoku University, Sendai (Geology)*, second series, v. 60, 2, p. 288-291, Sendai.
- ____ (1990b): Cenozoic benthic foraminiferal biostratigraphy, paleobathymetry, paleoenvironments and paleoceanography of the New Hebrides Island Arc and north D'entre Casteaux Ridge Area.- *Proceeding of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, v. 134, p. 265-291, College Station.
- ARCHER, D. E. (1991): Equatorial Pacific calcite preservation cycles: production or dissolution?.- *Paleoceanography*, v. 6, p. 561-571, Washington.
- BARBER, R. T. & CHAVEZ, F. P. (1991): Regulation of primary productivity rate in the Equatorial Pacific.- *Limnology and Oceanography*, v. 36, 8, p. 1803-1815, Madison.
- BETANCUR, M. J. & MARTÍNEZ, J. I. (en revisión): Foraminíferos bentónicos recientes en sedimentos de fondo de la Cuenca de Panamá (Pacífico Colombiano), como indicadores de

- productividad y oxigenación.- Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras. Santa Marta.
- BIGNOT, G. (1985): Elements of Micropalaeontology.- 217 p., Graham & Trotman, London.
- BOERSMA, A. (1978): Foraminifera: B. U. Haq., ed. Introduction to Marine Micropaleontology, 376 p., Elsevier Biomedical, London.
- BORNMALM, L. (1997): Taxonomy and paleoecology of Late Neogene benthic foraminifera from the Caribbean Sea and Eastern Equatorial Pacific Ocean.- Fossils & Strata, v. 41, p. 1-96.
- CORLISS, B. H. & CHEN, C. (1988): Morphotype patterns of Norwegian Sea deep-sea benthic foraminifera and ecological implications.- Geology, v. 16, p. 716-719, Boulder.
- DOUGLAS, R. G. (1979): Benthic Foraminiferal Ecology and Paleocology.- Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. Short Course, 6, p. 21-53, Tulsa.
- EMEIS, K. C., DOOSE, H., MIX, A. & SCHULZ-BULL, D., (1995): Alkenone sea-surface temperature and carbon burial at site 846 (Eastern Equatorial Pacific Ocean). The last 1.3 my.- Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results, v. 138, p. 605-613, College Station.
- EMERY, W. J. & MEINCKE, J. (1986): Global water masses: summary and review.- Oceanologica Acta 9, 4, p. 383-391.
- ERBACHER, J., HEMLEBEN, C., HUBER, B. T. & MARKEY, M. (1999): Correlating environmental changes during Early Albian oceanic anoxic event 1B using benthic foraminiferal paleoecology.- Marine Micropaleontology, v. 38, p. 7-28, Amsterdam.
- FARRELL, J. W., PEDERSEN, T. F., CALVERT, S. E. & NIELSEN, B. (1995): Glacial – interglacial changes in nutrient utilization in the Equatorial Pacific Ocean.- Nature, v. 377, p. 514-517, London.
- FIEDLER, P. C., PHILBRICK, V. & CHAVEZ, F. P. (1991): Oceanic upwelling and productivity in the Eastern Tropical Pacific.- Limnology and Oceanography, v. 36, 8, p. 1834-1850, Madison.
- GOODAY, A. J. (1994): The biology of deep sea foraminifera: a review of some advances and their applications in paleoceanography.- Palaios, v. 9, p. 14-31, Tulsa.
- GOODAY, A. J. & RATHBURN, A. E. (1999): Temporal variability in living deep sea benthic foraminifera: a review.- Earth Science Reviews, v. 46, p.187-212, Amsterdam.
- GROSS, M. G. & GROSS, E. (1996): Oceanography: a View of Earth.- 472 p., Prentice Hall, New Jersey.
- HASEGAWA, S., SPROVIERI, R. & POLUZZI, A. (1986): Quantitative analysis of benthic foraminiferal assemblages from Plio-Pleistocene sequences in the Tyrrhenian Sea, ODP Leg 107.- Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results, v.107, p. 461-478, College Station.
- HERGUERA, J. C. (2000): Last glacial paleoproductivity patterns in the Eastern Equatorial Pacific: benthic foraminifera records.- Marine Micropaleontology, v. 40, p. 259-275, Amsterdam.
- HERGUERA, J. C. & BERGER, W. H. (1991): Paleoproductivity from benthic foraminifera abundance: glacial to postglacial change in the West-Equatorial Pacific.- Geology, v. 19, p. 1173-1176, Boulder.
- INGLE, J. C., KELLER, G. & KOLPACK, R. L. (1980): Benthic foraminiferal biofacies, sediments and water masses of the Southern Perú – Chile Trench Area, Southeastern Pacific Ocean.- Micropaleontology, v. 26, 2, p. 113-150, New York.
- ISHIWATARI, R., YAMAMOTO, S. & MACHIHARA, T. (1989): Molecular composition and diagenesis of organic matter (geolipids) in sediments from sites 677 and 678. Leg 111.- Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results, v. 111, p. 227-230, College Station.
- KAIHO, K. (1989): Eocene to Quaternary benthic foraminifers and paleobathymetry of the Izu-Bonin Arc, Legs 125 and 126.- Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results, v. 126, p. 285-310, College Station.
- KAIHO, K. & NISHIMURA, A. (1989): Distribution of Holocene benthic foraminifers in the Izu-Bonin Arc.- Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results, v. 126, p. 311-320, College Station.
- KALLEL, M., LABEYRIE, L. D., LECLERC, A. J. & DUPLESSY, J. C. (1988): A deep hydrological front between intermediate and deep-water masses in the glacial Indian Ocean.- Nature, v. 333, p. 651-655, London.
- KATZ, M. E. & MILLER, K. G. (1983): Neogene benthic foraminiferal biofacies of the New Jersey transect.- Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, v. 95, p. 299-311, College Station.
- KAWAGATA, S. (1999): Late Quaternary bathyal benthic foraminifera from three Tasman Sea cores, Southwest Pacific Ocean.- Sci. Rep., Inst. Geosci., Univ. Tsukuba, Sec. B, v. 20, p.1-46, Tsukuba.
- KNAUSS, J. A. (1960): Measurements of the Cromwell Current.- Deep Sea Research, v. 6, p. 265-286, Oxford.
- KEIGWIN, L. D. (1987): North Pacific deep water formation during the latest glaciation.- Nature, v. 330, p. 362-364, London.
- KENNETT, J. P. (1982): Marine Geology.- 813 p., Prentice Hall, New Jersey.
- LAIRD, N. P. (1971): Panama Basin deep water properties and circulation.- Journal of Marine Research, v. 29, 3, p. 226-234.
- LOEBLICH, A. R. & TAPPAN, H. JR. (1964): Sarcodina and Foraminifera.- Moore, R. C. ed. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part C, Protista, 2. 900 p., Lawrence, Kansas University & Geological Society of America, Kansas.
- LONSDALE, P. (1977): Inflow of bottom water to the Panama Basin.- Deep Sea Research, v. 24, p. 1065-1101, Oxford.
- LOUBERE, P. (2000): Marine controls of biological production in the Eastern Equatorial Pacific Ocean.- Nature, v. 406, p. 497-500, London.
- LOUBERE, P. (1999): A multiproxy reconstruction of biological

- productivity and oceanography in the Eastern Equatorial Pacific for the past 30.000 years.- *Marine Micropaleontology*, v. 37, p. 173-198, Amsterdam.
- LOUBERE, P. (1996): The surface ocean productivity and bottom water oxygen signals in deep water benthic foraminiferal assemblages.- *Marine Micropaleontology*, v. 28, p. 247-261, Amsterdam.
- LOUBERE, P. & FARIDUDDIN, M. (1999): Quantitative estimation of global patterns of surface ocean biological productivity and its seasonal variation on time scales from centuries to millennia.- *Global Biogeochemical Cycles*, v. 13, 1, p. 115-133, Washington.
- LUTZE, G. F. (1979): Benthic foraminifera at site 397: faunal fluctuations and ranges in the Quaternary.- *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, v. 47, part 1, p. 419-431, College Station.
- MALGREM, K. A. & FUNNELL, B. M. (1991): Benthic foraminifera from Middle to Late Pleistocene, coastal upwelling sediments of ODP Hole 686B. Pacific Ocean off Perú.- *Micropaleontology*, v. 9, 2, p. 153-158, New York.
- MARTINSON, D. G., PISIAS, N. G., HAYS, J. D., IMBRIE, J., MOORE, T. C. & SHACHLETON, N. J. (1987): Age dating and the orbital theory of the ice ages: development of a high-resolution 0 to 300.000 year chronostratigraphy.- *Quaternary Research*, v. 27, p. 1-29, Washington.
- MATOKA, Y. & YAMAGUCHI, A. (1982): Late Pliocene to Holocene benthic foraminifera of the Guaymas Basin, Gulf of California: sites 477 through 481.- *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 64, part 2, p. 1027-1052, College Station.
- MCCORKLE, D. C. & EMERSON, S. R. (1988): The relationship between pore water carbon isotopic composition and bottom water oxygen concentration.- *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 52, p. 1169-1178.
- MCDUGALL, K. (1985): Miocene to Pleistocene benthic foraminifera and paleoceanography of the Middle America Slope, Deep Sea Drilling Project Leg 84.- *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, v. 84, p. 363-418, College Station.
- MOORE, J. R., HEATH, G. R. & KOWSMAN, R. O. (1973): Biogenic sediments of the Panamá Basin.- *Journal of Geology*, v. 81, p. 458-473, Chicago.
- MULLINS, H. T., THOMPSON, J. B., MCDUGALL, K. & VERCOUTERE, T. L. (1985): Oxygen-minimum zone edge effects: evidence from Central California coastal upwelling system.- *Geology*, v. 13, p. 491-494, Boulder.
- NOMURA, R. (1988): Paleoceanography of Upper Maestrichtian to Eocene benthic foraminiferal assemblages at sites 752, 753, y 754, Eastern Indian Ocean.- *Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, v. 121, p. 3-75, College Station.
- OHKUSHI, K., THOMAS, E. & KAWAGATA, H. (2000): Abyssal benthic foraminifera from Northwestern Pacific (Shatsky Rise) during the last 298 kyr.- *Marine Micropaleontology*, v. 38, p. 119-147, Amsterdam.
- PAK, P. & ZANEVELD, JR. V. (1974): Equatorial Front in the Eastern Pacific Ocean.- *Journal of Physical Oceanography*, v. 4, p. 570-578.
- PEDERSEN, T. F., NIELSEN, B. & PICKERING, M. (1991): Timing of Late Quaternary productivity pulses in the Panama Basin and implications for atmospheric CO₂.- *Paleoceanography*, v. 6, 6, 657-677, Washington.
- PEDERSEN, T. F., PICKERING, M., VOGEL, J. S., SOUTHERN, J. N. & NELSON, D. E. (1988): The Response of benthic foraminifera to productivity cycles in the Eastern Equatorial Pacific: faunal and geochemical constraints on glacial bottom water - oxygen levels.- *Paleoceanography*, v. 3, 2, p. 157-168, Washington.
- PEDERSEN, T. F. (1983): Increased productivity in the Eastern Equatorial Pacific during the Last Glacial Maximum (19.000 a 14.000 yr B.P).- *Geology*, v. 11, p. 16-19, Boulder.
- PRAHL, F. G., MUEHLHAUSEN, L. A. & LYLE, M. (1989): An organic geochemical assessment of oceanographic conditions at Manop site over the past 26.000 years.- *Paleoceanography*, v. 4, 5, p. 495-510, Washington.
- PROSPERO, J. M. & BONATTI, E. (1969): Continental dust in the atmosphere of the Eastern Equatorial Pacific.- *Journal of Geophysical Research*, v. 74, 13, p. 3362-3371, Washington.
- RESIG, J. M. (1990): Benthic foraminiferal stratigraphy and paleoenvironments off Perú, Leg 112.- *Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, v. 112, p. 263-296, College Station.
- _____. (1981): Biogeography of benthic foraminifera of the northern Nazca Plate and adjacent continental margin.- *Geological Society of America. Memoir* 154, p. 619-665.
- REVETS, S. A. (1996): The generic revision of five families of Rotaliine foraminifera.- *Cushman Foundation for Foraminiferal Research. Special Publication*, v. 34, p. 1-113, Washington.
- SCHMIEDL, G., HEMLEBEN, C., KELLER, J. & SEGL, M. (1998): Impact of climatic changes on the benthic foraminiferal fauna in the Ionian Sea during the last 330.000 years.- *Paleoceanography*, v. 13, 5, p. 447-458, Washington.
- SCOTT, D. B., VILKS, G. (1991): Benthic foraminifera in the surface sediments of the deep-sea Arctic Ocean.- *Journal of Foraminiferal Research*, v. 21, 1, p. 20-38, Washington.
- SPROVIERI, R. & HASEGAWA, S. (1986): Plio-Pleistocene benthic foraminiferal stratigraphic distribution in the deep-sea record of the Tyrrhenian Sea (ODP Leg 107).- *Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, v. 107, p. 429-459, College Station.
- THOMAS, F. C., MEDIOLI, F. S. & SCOTT, D. B. (1990): Holocene and latest Wisconsinian benthic foraminiferal assemblages and paleocirculation history, Lower Scotian Slope and Rise.- *Journal of Foraminiferal Research*, v. 20, 3, p. 212-245, Washington.
- THOMPSON, P. R. & SAITO, T. (1974): Pacific Pleistocene sediments: planktonic foraminifera dissolution cycles and geochronology.- *Geology*, v. 2, p. 333-335, Boulder.

- VAN DER ZWAAN, G. J., DUIJNSTEE, I. A. P., DULK, M., ERNST, S. R., JANNINK, N. T. & KOUWENHOVEN, T. J. (1999): Benthic foraminifers: proxies or problems? A review of paleocological concepts.- *Earth Science Review*, v. 16, p. 213-236, Amsterdam.
- WOLLENBURG, J. E. & MACKENSEN, A. (1998): Living benthic foraminifers from the Central Arctic Ocean: faunal composition, standing stock and diversity.- *Marine Micropaleontology*, v. 34, p. 153-185, Amsterdam.
- WYRTKI, K. (1981): An estimate of equatorial upwelling in the Pacific.- *Journal of Physical Oceanography*, v. 1, p. 1205-1214.
- ____ (1966): Oceanography of the Eastern Equatorial Pacific Ocean.- *Marine Biology, Annual Review*, v. 4, p. 33-68.
- ____ (1965): Corrientes superficiales del Océano Pacífico Oriental Tropical.- *Comisión Interamericana del Atún Tropical*, v. 9, 5, p. 295-304.
- YANG, Y. L., ELDERFIELD, H., PEDERSEN, T. F. & IVANOVICH, M. (1995): Geochemical record of the Panamá Basin during the Last Glacial Maximum. Carbon event shows that glacial ocean was not suboxic.- *Geology*, v. 23, 12, p. 1115-1118, Boulder.

Manuscrito recibido, Agosto de 2001

LAMINA 1

Escala: 100 μ m

Figura 1. *Bolivina plicata*

Figura 2. *Bolivina seminuda* var. *humilis*

Figura 3. *Brizalina argentea*

Figura 4. *Brizalina interjuncta bicostata*.

Figura 5. *Bulimina straiata* (vista superior)

Figura 6. *Sphaeroidina bulloides*

Figura 7. *Uvigerina excellens*

Figura 8. *Uvigerina hispida*

Figura 9. *Uvigerina mantaensis*

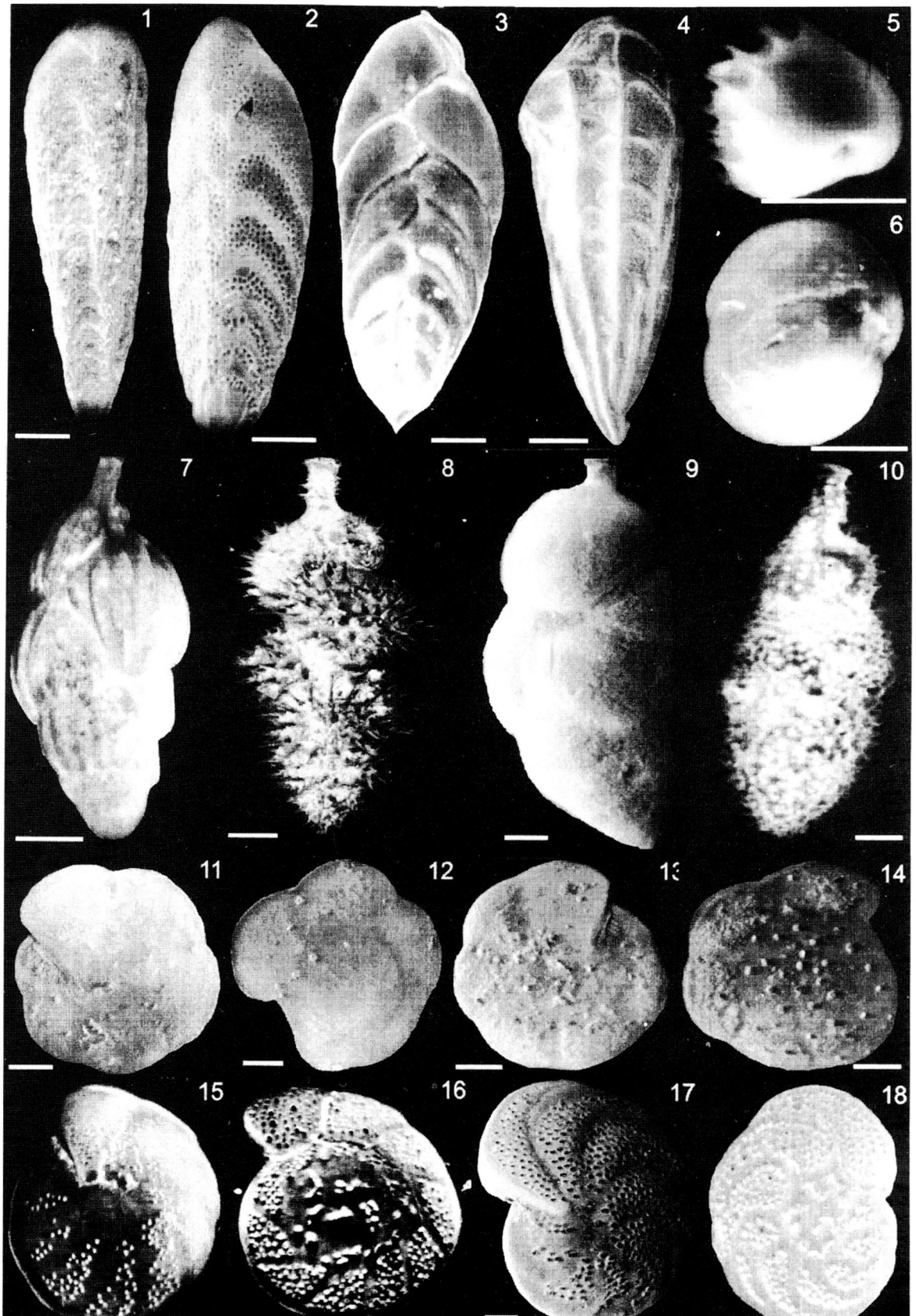
Figura 10. *Uvigerina prosboscidea*

Figuras 11-12. *Oridorsalis tener* (vista ventral y dorsal)

Figuras 13-14. *Oridorsalis umbonatus* (vista ventral y dorsal)

Figuras 15-16. *Cibicidoides mundulus* (vista ventral y dorsal)

Figuras 17-18. *Cibicidoides wuellerstorfi* (vista ventral y dorsal)



LAMINA 1

LAMINA 2

Escala: 100 μ m

Figuras 1-2. *Melonis affinis* (vista ventral y lateral)

Figuras 3-4. *Melonis pompilioides* (vista ventral y lateral)

Figura 5. *Cassidulina carinata* (vista ventral)

Figura 6. *Cassidulina tumida* (vista ventral)

Figuras 7-8. *Ehrenbergina pacífica* (vista ventral y dorsal)

Figura 9. *Hansenisca soldanii* (vista lateral)

Figura 10. *Chilostomella oolina*

Figuras 11-12. *Pullenia bulloides* (vista ventral y lateral)

Figura 13. *Gyroidina altiformis* (vista ventral)

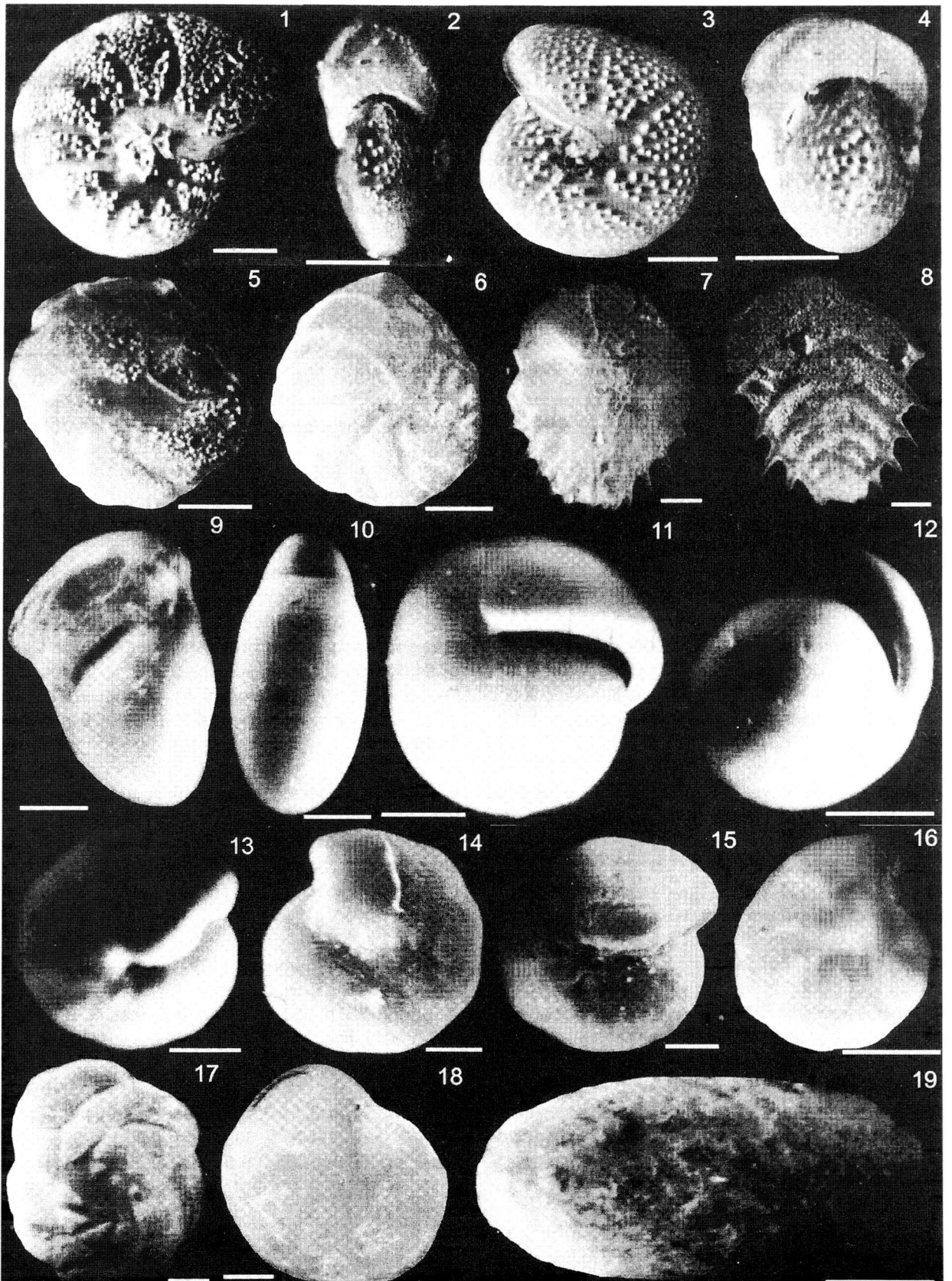
Figura 14. *Gyroidina laevigata* (vista ventral)

Figura 15. *Gyroidina neosoldanii* (vista ventral)

Figuras 16-17. *Epistominella pacífica* (vista ventral y dorsal)

Figura 18. *Hoeglundina elegans* (vista ventral)

Figura 19. Peloide fecal



LAMINA 2

ANEXO 1 NOTAS TAXONOMICAS

Bolivina plicata: McDougall (1985), p. 415, pl. 3, fig. 8; RESIG (1981), p. 646, pl. 1, fig. 3-4.

Bolivina seminuda var. *humilis*: *Bolivina humilis* para MATOBA & YAMAGUCHI (1982), p. 1053, pl. 1, figs. 6a-b, 7a-b; *Bolivina seminuda* para MATOBA & YAMAGUCHI (1982), p. 1053, pl. 1, figs. 10a-b, 11, 12a-b, 13, 14 a-b; RESIG (1981), p. 646, pl. 1, fig. 6.

Brizalina argentea: MATOBA & YAMAGUCHI (1982), p. 1053, pl. 1, figs. 18a-b, 19a-b, 20a-b.

Brizalina interjuncta bicostata: MATOBA & YAMAGUCHI (1982), p. 1053, pl. 1, fig. 21; INGLE *et al.* (1980), p. 133, pl. 1, fig. 2; *Bolivina interjuncta bicostata* para MALMGREN & FUNNELL (1991), p. 157, pl. 1, fig. 4.

Bulimina straiata: OHKUSHI *et al.* (2000), p. 140, pl. 2, fig. 3; AKIMOTO (1990a), pl. 22, fig. 11; AKIMOTO (1990b), p. 289, pl. 2, figs. 13a-b; THOMAS *et al.* (1990), p. 238, pl. 7, fig. 7; KAIHO (1989), p. 306, pl. 4, figs. 3-4; KAIHO & NISHIMURA (1989), p. 319, pl. 4, fig. 2.

Cassidulina carinata: OHKUSHI *et al.* (2000), p. 140, pl. 2, figs. 1a-b; KAWAGATA (1999), p. 15, figs. 4, 7a-b; BORNNALM (1997), p. 61, fig. 22i; AKIMOTO (1990a), pl. 17, fig. 3; KAIHO (1989b), p. 305, pl. 3, fig. 4; HASEGAWA *et al.* (1986), p. 477, pl. 4, figs. 1-2.

Cassidulina tumida: MATOBA & YAMAGUCHI (1982), p. 1055, pl. 3, figs. 12a-b.

Cibicidoides mundulus: BORNNALM (1997), p. 75, figs. 26g-i; AKIMOTO (1990b), p. 290, pl. 3, figs. 11a-c; KAIHO (1989), p. 308, pl. 6, figs. 5a-c; KAIHO & NISHIMURA (1989), p. 319, pl. 4, figs. 11a-c; NOMURA (1988), p. 72, pl. 2, figs. 2-4; KATZ & MILLER (1983), p. 311, pl. 5, figs. 2a-c.

Cibicidoides wuellerstorfi: THOMAS *et al.* (1990), p. 236, pl. 5, figs. 4-5; p. 239, pl. 8, fig. 3; KAIHO (1989), p. 308, pl. 6, figs. 11a-b, KAIHO & NISHIMURA (1989), p. 319, pl. 4, figs. 14a-c; *Cibicides wuellerstorfi* para AKIMOTO (1990a), pl. 23, figs. 10a-c; AKIMOTO (1990b), p. 290, pl. 3, figs. 10a-c; SPROVIERI & HASEGAWA (1986), p. 459, pl. 5, figs. 10-12; *Planulina wuellerstorfi* para SCOTT & VILKS (1991), p. 34, pl. 4, figs. 14-15.

Chilostomella oolina: OHKUSHI *et al.* (2000), p. 140, pl. 2, fig. 15; BORNNALM (1997), p. 65, fig. 23c; AKIMOTO (1990a), pl. 16, figs. 16-17; AKIMOTO (1990b), p. 291, pl. 4, figs. 8a-b; THOMAS

et al. (1990), p. 236, pl. 5, fig. 9; KAIHO (1989), p. 309, pl. 7, figs. 7a-b, 8a-b; KAIHO & NISHIMURA (1989), p. 319, pl. 4, figs. 16a-b; HASEGAWA *et al.* (1986), p. 475, pl. 2, fig. 15.

Ehrenbergina pacifica: AKIMOTO (1990b), p. 288, pl. 1, fig. 12; KAIHO (1989), p. 305, pl. 3, figs. 19a-c; KAIHO & NISHIMURA (1989), p. 318, pl. 3, figs. 25a-b.

Epistominella pacifica: MATOBA & YAMAGUCHI (1982), p. 1054, pl. 2, figs. 14a-c, 15a-c.

Gyroidina altiformis: BORNNALM (1997), p. 70, figs. 24d-f; AKIMOTO (1990b), p. 290, pl. 3, figs. 1a-c; *Hansenisca zealandica* para RESIG (1990), p. 295, pl. 4, figs. 19-20; *Gyroidinoides altiformis* para HASEGAWA *et al.* (1986), p. 478, pl. 5, figs. 1-3.

Gyroidina laevigata: HASEGAWA *et al.* (1986), p. 478, pl. 5, figs. 7-9.

Gyroidina neosoldanii: BORNNALM (1997), p. 70, figs. 24g-i; KAIHO (1989), p. 310, pl. 8, figs. 10a-c; KAIHO & NISHIMURA (1989), p. 320, pl. 5, figs. 8a-c; HASEGAWA *et al.* (1986), p. 478, pl. 5, figs. 10-12; RESIG (1981), p. 661, pl. 8, fig. 5; INGLE *et al.* (1980), p. 144, pl. 7, figs. 10-11.

Hansenisca soldanii: *Gyroidina soldanii* para AKIMOTO (1990a), pl. 24, figs. 5a-c; AKIMOTO (1990b), p. 290, pl. 3, figs. 3a-c; THOMAS *et al.* (1990), p. 239, pl. 8, fig. 22; NOMURA (1988), p. 74, pl. 4, figs. 6a-c; HASEGAWA *et al.* (1986), p. 478, pl. 5, figs. 13-15.

Hoeglundina elegans: KAWAGATA (1999), p. 15, fig. 4, 1a-c; BORNNALM (1997), p. 45, figs. 18c-d; AKIMOTO (1990a), pl. 21, figs. 7a-b; AKIMOTO (1990b), p. 290, pl. 3, figs. 8a-c; THOMAS *et al.* (1990), p. 236, pl. 5, fig. 12; KAIHO (1989), p. 304, pl. 2, figs. 18a-c; KAIHO & NISHIMURA (1989), p. 318, pl. 3, figs. 14a-c.

Melonis affinis: BORNNALM (1997), p. 78, figs. 27d-f; SPROVIERI & HASEGAWA (1986), p. 457, pl. 3, figs. 11-12; RESIG (1981), p. 653, pl. 4, figs. 8-9; INGLE *et al.* (1980), p. 141, pl. 5, figs. 1-2.

Melonis pompilioides: BORNNALM (1997), p. 78, figs. 27j-l; RESIG (1990), p. 294, pl. 3, fig. 6; THOMAS *et al.* (1990), p. 239, pl. 8, fig. 16; KAIHO (1989), p. 309, pl. 7, figs. 11a-b, KAIHO & NISHIMURA (1989), p. 320, pl. 5, figs. 1a-b; SPROVIERI & HASEGAWA (1986), p. 457, pl. 3, figs. 9-10; INGLE *et al.* (1980), p. 149, pl. 9, figs. 14-15.

Oridorsalis tener: AKIMOTO (1990a), pl. 21, figs. 5a-c; AKIMOTO (1990b), p. 290, pl. 3, figs. 6a-c; WOLLENBURG & MACKENSEN

(1998), p. 181, pl. 5, figs. 6-8; INGLE *et al.* (1980), p. 141, pl. 5, figs. 5-6.

Oridorsalis umbonatus: OHKUSHI *et al.* (2000), p. 143, pl. 5, figs. 1a-c; SCOTT & VILKS (1991), p. 34, pl. 4, figs. 4-5; AKIMOTO (1990a), pl. 24, figs. 4a-c; AKIMOTO (1990b), p. 290, pl. 3, figs. 5a-c; RESIG (1990), p. 294, pl. 3, fig. 3; KAIHO (1989), p. 310, pl. 8, figs. 7a-c; KAIHO & NISHIMURA (1989), p. 320, pl. 5, figs. 9a-c; NOMURA (1988), p. 73, pl. 3, figs. 1-3; SPROVIERI & HASEGAWA (1986), p. 456, pl. 2, figs. 4-6; MATOBA & YAMAGUCHI (1982), p. 1056, pl. 4, figs. 11a-c.

Pullenia bulloides: OHKUSHI *et al.* (2000), p. 143, pl. 5, figs. 9a-b; WOLLENBURG & MACKENSEN (1998), p. 181, pl. 5, figs. 9-10; AKIMOTO (1990a), pl. 17, figs. 11a-b, 12a-b; RESIG (1990), p. 294, pl. 3, fig. 5; KAIHO (1989), p. 310, pl. 8, figs. 1a-b, 2a-b; KAIHO & NISHIMURA (1989), p. 320, pl. 5, figs. 12a-b; NOMURA (1988), p. 73, pl. 3, figs. 9a-b.

Sphaeroidina bulloides: KAIHO (1989), p. 309, pl. 7, fig. 2a-b-c; KAIHO & NISHIMURA (1989), p. 319, pl. 4, figs. 7a-c; NOMURA (1988), p. 75, pl. 5, fig. 3; HASEGAWA *et al.* (1986), p. 477, pl.

4, fig. 10-11; McDUGALL (1985), p. 415, pl. 3, fig. 2; INGLE *et al.* (1980), p. 149, pl. 9, fig. 16; LUTZE (1979), p. 430, pl. 3, fig. 2.

Uvigerina excellens: MATOBA & YAMAGUCHI (1982), p. 1054, pl. 2, fig. 9.

Uvigerina hispida: AKIMOTO (1990a), pl. 16, fig. 11; AKIMOTO (1990b), p. 289, pl. 2, fig. 17a-b; KAIHO (1989), p. 306, pl. 4, fig. 9; NOMURA (1988), p. 71, pl. 1, fig. 10; McDUGALL (1985), p. 416, pl. 4, fig. 5; INGLE *et al.* (1980), p. 147, pl. 8, fig. 8.

Uvigerina mantaensis: BORNNALM (1997), p. 50, fig. 19k; RESIG (1990), p. 295, pl. 4, fig. 7.

Uvigerina prosboscidea: KAWAGATA (1999), p. 21, pl. 5, fig. 10a-b; AKIMOTO (1990a), pl. 16, fig. 12; AKIMOTO (1990b), p. 289, pl. 2, figs. 21a-b; KAIHO & NISHIMURA (1989), p. 319, pl. 4, fig. 5; NOMURA (1988), p. 71, pl. 1, fig. 7; INGLE *et al.* (1980), p. 143, pl. 6, fig. 1; *Uvigerina auferiana* para BORNNALM (1997), p. 50, fig. 19f; *Uvigerina senticosa* para RESIG (1990), p. 294, pl. 3, fig. 1; KAIHO (1989), p. 306, pl. 4, fig. 12.