

TESIS DEFENDIDA POR

Monica Zegarra Restrepo

Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ



Dr. Javier Helenes Escamilla

Director del Comité



Dr. Miguel Agustín Tellez Duarte

Miembro del Comité



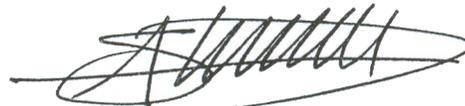
Dr. Carlos Jaramillo

Miembro del Comité



Dr. Jesús Arturo Martín Barajas

Miembro del Comité



Dr. Julio Sheinbaum

Miembro del Comité



Dr. Antonio González Fernández

*Coordinador del programa de posgrado
en Ciencias de la Tierra*



Dr. David Hilario Covarrubias Rosales

Director de Estudios de Posgrado

19 de agosto de 2011

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN CIENCIAS DE LA TIERRA**

**EVOLUCIÓN DE QUISTES DE DINOFLAGELADOS EN EL CARIBE Y
PACÍFICO ECUATORIAL ORIENTAL A PARTIR DE MUESTRAS DE ODP**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
DOCTOR EN CIENCIAS

Presenta:

MONICA ZEGARRA RESTREPO

Ensenada, Baja California, México, agosto del 2011.

RESUMEN de la tesis de **Monica Zegarra Restrepo**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de DOCTOR EN CIENCIAS en CIENCIAS DE LA TIERRA, con orientación en GEOLOGÍA. Ensenada, Baja California, México. Agosto 2011.

Evolución de quistes de dinoflagelados en el Caribe y Pacífico ecuatorial oriental a partir de muestras de ODP

Resumen aprobado por:


Dr. Javier Helenes Escamilla
Director de tesis

Durante el Neógeno y Cuaternario ocurrieron importantes cambios en la productividad biológica de las aguas superficiales del Pacífico oriental y el mar Caribe. Estos cambios son asociados con variaciones globales del clima y oceanografía, debidos a la actividad volcánica, cambios eustáticos del nivel del mar y a los cierres tectónicos de Indonesia aproximadamente ~11-5 Ma y del Istmo de Panamá entre ~10-2.8 Ma. Las variaciones en la bioproductividad han sido usualmente estimadas con indicadores calcáreos y/o silíceos, como el análisis de nanoplancton calcáreo, diatomeas y la acumulación de CaCO_3 . Debido a que estos materiales son susceptibles a diversos procesos de disolución, las estimaciones tienen algún grado de incertidumbre. En cambio, la resistencia a la degradación de los quistes orgánicos de algunos dinoflagelados permite su empleo como estimadores de la productividad de las aguas superficiales con mayor confiabilidad.

En este trabajo se empleó las asociaciones de quistes de dinoflagelados para estimar los cambios en la productividad primaria durante el Neógeno y Cuaternario en dos locaciones perforadas por el Programa de Perforación Oceánica (ODP, Ocean Drilling Program). La asociación palinológica obtenida de 83 muestras del Pacífico oriental (ODP-Site 1039) registró los cambios de productividad regional y local, relacionados con el cierre progresivo del Centroamérica y el desplazamiento tectónico de la locación, desde su posición inicial cerca del Ecuador en el Mioceno temprano (~18 Ma) hasta las afueras de Costa Rica en la actualidad. La asociación palinológica observada en 44 muestras del Caribe (ODP-Site 1000) señaló los cambios en la productividad del Mioceno tardío al Reciente, influenciados por eventos paleoceanográficos asociados al cierre de Panamá y la sedimentación de la plataforma de carbonatos del área.

La asociación de quistes es diversa y dominada por formas gonyaulacoideas fotosintéticas. Las diferencias en la concentración y composición de los diferentes taxa, permitió la subdivisión en cinco intervalos en el Pacífico oriental y tres en el mar Caribe. Durante el intervalo Mioceno temprano-medio (~18.2-11.75 Ma), la asociación del Pacífico oriental fue dominada por taxa oceánicos y una notable diversidad de quistes. Este intervalo representa condiciones paleoceanográficas lejos del continente, antes del inicio del cierre de Panamá. El intervalo de comienzos del Mioceno tardío (~11.75-8.7 Ma) presentó un

decrecimiento en la recuperación de quistes de las muestras del Pacífico oriental, causado por una disminución de la productividad de las aguas superficiales, correspondiente al llamado evento de “Carbonate Crash”, probablemente asociada con el cierre efectivo de los pasajes de Indonesia y Centroamérica, influenciada por una disminución del nivel del mar.

A finales del Mioceno tardío a Plioceno temprano (6.5-4.5 Ma) se reportó un intervalo con recuperación en la asociación de dinoquistes del Pacífico oriental, similar a la observada en el mar Caribe cuando se reestableció la comunicación de aguas a través del Istmo de Panamá. Este incremento es asociado con la mayor productividad biológica del “Global Biogenic Bloom”. Una segunda disminución en la recuperación de quistes del Pacífico oriental y el Caribe se observó desde el Plioceno tardío hasta comienzos del Pleistoceno (~4.5-2.2 Ma), probablemente asociada al evento “El Niño-like” en el Pacífico oriental y al cambio de las características oceanográficas del mar Caribe por el cierre de Panamá. En el intervalo final del Pleistoceno (~2.2-0 Ma), las asociaciones de quistes representan las variaciones oceanográficas asociadas con las glaciaciones del hemisferio norte. En el Pacífico oriental, la abundancia y diversidad de los quistes reflejan también la alta productividad biológica del Domo de Costa Rica, cuando el Site 1039 se acercó por deriva tectónica al continente.

Palabras clave: Quistes de dinoflagelados, paleoproductividad, Pacífico, Caribe, ODP.

ABSTRACT of the thesis presented by **Monica Zegarra Restrepo** as a partial requirement to obtain the DOCTOR OF SCIENCE degree in EARTH SCIENCES with orientation in GEOLOGY. Ensenada, Baja California, Mexico. August 2011.

Evolution of dinoflagellate cyst of the Caribbean and eastern equatorial Pacific from ODP samples

During the Neogene and Quaternary, there were important changes in the biological productivity from superficial waters of eastern Pacific and Caribbean Sea. These changes were associated with global variations of climate and oceanography, originated by volcanic activity, eustatic changes, and the tectonic closures of Indonesia approximately ~11-5 Ma and the Panama Isthmus at ~10-2.8 Ma. Changes in regional bioproductivity have been estimated by calcareous and/or siliceous proxies, like calcareous nannoplankton, diatom, and CaCO₃ accumulation. These minerals are susceptible to diverse dissolution processes, which add uncertainty to the estimates. On the other hand, the resistance of some organic dinoflagellate cyst to the dissolution, allow their use as a reliable proxy of productivity from superficial waters.

This work used cyst assemblages to estimate primary productivity during the Neogene and Quaternary at two sites drilling by the Ocean Drilling Program (ODP). The palynological assemblage obtained from 83 samples of eastern Pacific (ODP-Site 1039) registered changes of regional and local productivity, related to the progressive closure of Centroamerica and the tectonic drift of the Site, from its localization near the Equator at early Miocene (~18 Ma) to its actual position offshore Costa Rica. The Caribbean palynological assemblage observed from 44 samples (ODP-Site 1000) pointed out changes of productivity from late Miocene to Recent times, influenced by paleoceanographic events related to the closures of Panama and the carbonate platform sedimentation.

The cyst assemblages are diverse and dominated by photosynthetic gonyaulacoid forms. Differences in the concentration and composition of different taxa allowed the definition of five intervals at the eastern Pacific and three at the Caribbean Sea. During the early-middle Miocene interval (~18.2-11.75 Ma), the eastern Pacific assemblage is highly diverse, and is dominated by oceanic taxa. This interval represents paleoceanographic conditions far from the continent, before the beginning of the closure of Panama. The early late Miocene interval (~11.75-8.7 Ma) shows a decrease in cyst recuperation from eastern Pacific samples, probably caused by a decrease in productivity in superficial waters, corresponding to the called “Carbonate Crash” event. This decrease is associated mainly to the effective closure of Indonesia and Panama seaways, and was influenced by a drop in sea level.

From late Miocene to early Pliocene (6.5-4.5 Ma), the interval shows a recovery in cyst at eastern Pacific, similar to that observed of the Caribbean samples, when ocean communication was open though the Panama Isthmus. This increase is associated with the high biologic productivity of the “Global Biogenic Bloom”. A second decrease of cyst recovery at the eastern Pacific and the Caribbean was observed from late Pliocene to early Pleistocene (~4.5-2.2 Ma). This decrease is associated to “El Niño-like” event in the

eastern Pacific and with the change of oceanographic characteristics in the Caribbean Sea due to Panama closure. In the last interval of Pleistocene (~2.2-0 Ma), the cyst assemblages pointed out the oceanographic variations linked with the “Northern Hemisphere Glaciations”. The cyst abundance and diversity in the eastern Pacific also shows the high biologic productivity of the Costa Rica Dome, when Site 1039 came closer to the continent by tectonic displacement.

Keywords: Dinoflagellate cyst, Paleoproductivity, Pacific, Caribbean, ODP.

DEDICATORIA

*A Respo, mi madre, quien me enseñó
los caminos por seguir,
y a mi nieto Santi, sin cuya prisa por nacer,
esta tesis no habría concluido.*

AGRADECIMIENTOS

Finalmente, a pesar de todo, esta tesis llego a un punto donde debía concluir. Aún ahora solo señala la puerta de un anhelo hace muchos años imaginado, por ello debo agradecer al Dr. Fernando Muñoz Torres, micropaleontólogo y soñador, por sembrar estas inquietudes.

Quiero agradecer a mi director de tesis, Dr. Javier Helenes Escamilla, por sus enseñanzas y apoyo. A los miembros del comité, Dr. Arturo Martín Barajas, Dr. Julio Sheimbaun, Dr. Miguel Téllez y particularmente al Dr. Carlos Jaramillo, por sus acertadas sugerencias y críticas.

Valiosos comentarios fueron aportados por la Dra. Elena Solana, M.C. Olga Flores y el M.C. José Frez en el manejo de los datos. Igualmente el Dr. Alejandro Nava revisó la versión inicial del artículo derivado del capítulo II de este trabajo. Gracias al Dr. Juan Carlos Herguera, por todas sus explicaciones en paleo- y oceanografía. Y un especial agradecimiento al Dr. Juan Contreras, su disponibilidad incondicional y confianza en mí ha significado mucho.

También agradezco a mis compañeros, José Luis Peña y Juan Flores, por sus comentarios para intentar entender este mundo de los dinoflagelados. A Tomas Peña, por las extensas charlas sobre la academia y otras. A los Ocean. Edna Collins y Marco Antonio Pérez por su ayuda durante el procesamiento de las muestras y el dispendioso conteo de lycopodios.

Igualmente doy gracias a José Mojarro y Luís Gradilla por su apoyo en informática y demás asuntos similares o no. A Cecilia González y Amelia Chavéz con toda la asistencia

para la búsqueda y acceso a la información. Al apoyo y paciencia de la Dirección de Estudios de Posgrado, Dr. David H. Covarrubias, M.C. Dolores Sarracino, Citlali Romero, Ivonne Best y Norma Fuentes. Gracias también a las diligencias administrativas de Magda Chavéz. Igualmente mi agradecimiento a Martha Elba Barrera y Mary Carmen Perez, cuyo apoyo y amistad siempre aligero este camino.

Agradezco al CONACyT, por su apoyo económico a través de la beca y el financiamiento por medio del proyecto 84274. Durante unos meses los recursos fueron aportados por el CICESE y al final por el proyecto de PEMEX para evaluación del Golfo de California. Este trabajo no habría sido posible sin el material de estudio aportado amablemente por el programa Ocean Drilling Program y el libre acceso a toda la información.

CONTENIDO

	Página
Resumen en español	i
Resumen en inglés	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
Lista de figuras	x
Lista de tablas	xiii
Lista de anexos	xiv
Capítulo I. Introducción general	1
I.1. Productividad primaria actual	4
I.2. Generalidades sobre dinoflagelados	5
I.2.1. Biogeografía de dinoflagelados	7
I.2.2. Dinoquistes durante el Neógeno y Cuaternario en el Pacífico oriental y el Mar Caribe	10
I.3. Evolución geológica del Istmo de Panamá y eventos paleoceanográficos del Neógeno y Cuaternario	13
I.4. Justificación y objetivos generales	16
Capítulo II. Palinología del Pacífico ecuatorial oriental durante el Mio-Pleistoceno	18
II.1. Introducción	18
II.1.1. Marco oceanográfico y tectónico	20
II.1.2. Objetivos	24
II.2. Métodos	25
II.2.1. Localización del área y material de estudio	25
II.2.2. Deriva tectónica y subsidencia termal	28
II.2.3. Procesamiento y análisis palinológico	29
II.2.4. Análisis estadístico	30
II.3. Resultados	32
II.3.1. Trayectoria paleogeográfica	32
II.3.2. Asociación de grupos de palinomorfos	33

CONTENIDO (continuación)

	Página
II.3.3. Intervalos palinológicos	37
II.3.3.1. Intervalo de <i>Batiacasphaera</i>	37
II.3.3.2. Intervalo de primera disminución marina	38
II.3.3.3. Intervalo de <i>Impagidinium-Nematosphaeropsis</i>	38
II.3.3.4. Intervalo de segunda disminución marina	38
II.3.3.5. Intervalo de <i>Spiniferites-Selenopemphix</i>	39
II.3.4. Bioestratigrafía de dinoquistes	41
II.3.5. Resultados estadísticos	41
II.3.6. Indicadores indirectos de paleoproduktividad	44
II.4. Discusión	45
II.4.1. Paleogeografía del Site 1039 durante el Neógeno y Cuaternario	45
II.4.2. Eventos regionales del Pacífico ecuatorial oriental y su influencia en la productividad de dinoflagelados	47
II.4.2.1. Pre-cierre del Istmo de Panamá	47
II.4.2.2. Evento “Carbonato Crash”	50
II.4.2.3. Recuperación de la productividad y “Bloom biogénico global” del Plioceno	52
II.4.2.4. Evento “El Niño-like”	55
II.4.2.5. Glaciación del Hemisferio Norte	56
II.5. Conclusiones	58
II.6. Futuros estudios	60
Capítulo III. Palinología del ODP 165 Site 1000: Canal Pedro, Nicaragua Rise, Caribe	61
III.1. Introducción	61
III.1.1. Marco oceanográfico y geológico	62
III.1.2. Dinoflagelados en el Mar Caribe	64
III.1.3. Objetivos	66
III.2. Métodos	66
III.2.1. Localización del área y material de estudio	66
III.2.2. Localización paleogeográfica	69

CONTENIDO (continuación)

	Página
III.2.3. Procesamiento y análisis palinológico	70
III.2.4. Métodos de análisis	71
III.3. Resultados y discusión	73
III.3.1. Asociación palinológica	73
III.3.2. Bioestratigrafía y retrabajo	76
III.3.3. Intervalos palinológicos	79
III.3.3.1. Intervalo de <i>Batiacasphaera</i>	79
III.3.3.2. Intervalo de <i>Operculodinium</i>	79
III.3.3.3. Intervalo de <i>Polysphaeridium</i>	81
III.3.4. Diversidad de dinoquistes	86
III.3.5. Índices palinológicos	89
III.3.6. Asociación de dinoquistes	92
III.3.7. Otros indicadores de productividad	95
III.3.8. Eventos palinológicos en el “Nicaragua Rise”	97
III.3.8.1. Conexión Pacífico-Caribe	97
III.3.8.2. Cierre del Istmo de Panamá	101
III.3.8.3. Glaciación de Hemisferio Norte	103
III.5. Conclusiones	104
Capítulo IV. Discusión general	107
IV.1. Paleoproductividad primaria vs. preservación	107
IV.2. Influencia de la deriva tectónica en la asociación de dinoquistes	108
IV.3. Evolución del Istmo de Panamá y paleoproductividad en el Pacífico oriental y el Caribe	110
Capítulo V. Conclusiones generales	116
Referencias	119

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Productividad oceánica global 1997-1998, tomado de SeaWiFS Project, Nasa.	6
2	Principales factores que influyen en la distribución de dinoquistes y la distribución generalizada de algunos en relación con la distancia a la costa, con énfasis en los taxa más abundantes durante este trabajo. Modificado de Prost y Brinkhuis (2005). 1: <i>Polysphaeridium</i> , 2: <i>Tuberculodinium</i> , 3: <i>Lingulodinium</i> , 4: <i>Selenopemphix</i> , 5: <i>Spiniferites</i> , 6: <i>Operculodinium</i> , 7: <i>Hystrichokolpoma</i> , 8: <i>Nematosphaeropsis</i> , 9: <i>Impagidinium</i> , 10: <i>Batiacasphaera</i> .	9
3	Patrón de circulación superficial marina a través del Istmo de Panamá durante el Neógeno (Tomado de Kameo y Sato, 2000). Las flechas azules indican la trayectoria de corrientes frías y las rojas de corrientes cálidas.	14
4	Productividad oceánica en el Pacífico oriental (tomado de SeaWiFS Project, Nasa, años 1997-1998).	21
5	Localización del Site 1039 en el mapa tectónico y oceanográfico del Pacífico oriental. Las áreas rayadas señalan regiones de alta productividad biológica: Domo de Costa Rica, líneas inclinadas; Lengua fría del Pacífico oriental, cuadrícula. La convención para las corrientes oceánicas es: CCA: Corriente de California, CNE: Corriente Norecuatorial, CCE; Contracorriente Ecuatorial, CCSE: Contracorriente Subecuatorial, CSE: Corriente Surecuatorial. Las flechas rojas señalan corrientes cálidas, azules las frías, y verdes subsuperficiales.	26
6	Columna litológica del Site 1039 (Shipboard Scientific Party, 1997). La profundidad está referida al fondo marino (m). La secuencia contiene 6 unidades litológicas depositadas en ambientes oceánicos.	27
7	Gráfico de edad vs. profundidad, establecido a partir de la información cronoestratigráfico del Site 1039 y Site 1253. Los puntos negros señalan la edad consenso de las muestras estudiadas.	28
8	Deriva tectónica estimada para el Site 1039 durante los últimos 19 Ma en el marco tectónico y oceanográfico moderno. La trayectoria del Site 1039 es señalada por puntos negros en intervalos de 1 Ma. Las áreas rayadas señalan regiones de alta productividad biológica: Domo de Costa Rica, líneas inclinadas; Lengua fría del Pacífico oriental, cuadrícula. La convención para las corrientes oceánicas es: CCA: Corriente de California, CNE: Corriente Norecuatorial, CCE; Contracorriente Ecuatorial, CCSE: Contracorriente Subecuatorial, CSE: Corriente Surecuatorial. Las flechas rojas señalan corrientes cálidas, azules las frías, y verdes subsuperficiales.	32

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
9	Conteos totales y concentración absoluta y relativa (en porcentaje %) de los grupos de palinomorfos: quistes de dinoflagelados, otros palinomorfor marinos, palinomorfos continentales, y bisacados. Las líneas cortas señalan las 83 muestras iniciales, indicadas dentro de las curvas por líneas delgadas.	34
10	Riqueza de dinoquistes [E(50)] y concentración relativa de los géneros más abundantes. Las líneas delgadas dentro de las curvas señalan la posición de las muestras. Sólo <i>Selenopemphix</i> es dinoquiste heterótrofo.	36
11	Concentración absoluta y relativa de grupos de palinomorfos de las 6 muestras adicionales (Líneas rojas cortas).	37
12	Riqueza completa de dinoquistes y abundancia relativa de los grupos de palinomorfos y algunos taxa de dinoquistes en los intervalos palinológicos. Las líneas delgadas dentro de las curvas señalan la posición de las muestras.	40
13	Prueba de la mediana para los grupos de palinomorfos en los cinco intervalos palinológicos identificados en este estudio. Los dinoquistes y los bisacados tienen diferencias significativas en la mediana de los cinco intervalos.	42
14	Prueba de la mediana para los dinoquistes más abundantes. Los taxa con diferencias significativas en la mediana son <i>Batiacasphaera</i> , <i>Impagidinium</i> y <i>Operculodinium</i> .	43
15	Índices de dinoquistes, nanofósiles calcáreos, diatomeas y contenido de CaCO ₃ y TOC, con los intervalos palinológicos.	45
16	Reconstrucción esquemática para el Pacífico ecuatorial oriental durante los diferentes intervalos palinológicos identificados (Modificada de Kameo y Sato, 2000; Roth et al., 2000 y Iturralde-Vinet, 2004).	53
17	Relación entre los intervalos palinológicos con el registro de isótopos de oxígeno y los principales eventos tectónicos y paleoceanográficos considerados en este trabajo.	58
18	Esquema batimétrico del Mar Caribe. La flechas blancas señalan la Corriente del Caribe, NR: Nicaragua Rise, CP: Canal Pedro, TC: Trinchera Caimán, EH: Escarpe Hess. La estrella roja señala la localización del Site 1000 (Tomado de Mann, 2008).	64
19	Mapa tectónico y oceanográfico del mar Caribe con la localización del ODP-Site 1000. La convención para las corrientes oceánicas es: CC: Corriente Caribe, CL: Corriente Lazo, CdelG: Corriente del Golfo, CG: Corriente de Guyana, CNE: Corriente Norecuatorial Atlántica.	67
20	Columna litológica del Site 1000 (Shipboard Scientific Party, 1997). La unidad superior se distingue por un mayor contenido de carbonato y no contiene depósitos volcánicos y turbidíticos que caracterizan la unidad inferior.	68

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
21	Reconstrucción paleogeográfica de la placa Caribe, indicando la posición de los Site 999 y 1000 hace ~25 Ma y en el Reciente. La estrella roja señala la posición inferida para el Site 1000 (Tomado de Acton et al., 2000).	69
22	Conteos totales y concentración absoluta y relativa de los grupos de palinomorfos.	74
23	Concentración relativa de los géneros de dinoquistes más abundantes. <i>Spiniferites</i> y <i>Operculodinium</i> tienen significativa presencia en toda la secuencia.	75
24	Concentración relativa de dinoquistes y palinomorfos continentales retrabajados en la asociación de grupos, y concentración relativa de dinoquistes retrabajados con edades anteriores al rango bioestratigráfico de estudio (pre-Mioceno) y dentro del rango o posteriores al Mioceno Tardío (pos y Mioceno). Resalta el mayor porcentaje de palinomorfos retrabajados luego de 2 Ma.	77
25	Abundancia relativa de los grupos de palinomorfos y algunos taxa de dinoquistes. La asociación de palinomorfos se interpreta en tres intervalos distintivos (I, II y III). Las líneas delgadas dentro de las curvas señalan la posición de las muestras.	80
26	Resultados gráficos de la prueba de la mediana para los grupos de palinomorfos en los tres intervalos palinológicos identificados en este estudio.	83
27	Resultados gráficos de la prueba de la mediana para los dinoquistes seleccionados.	84
28	Diferentes índices de la diversidad de dinoquistes en los intervalos palinológicos. La cantidad de especies, la riqueza estimada para una abundancia de 100 dinoquistes con rarefacción y la diversidad de Shannon-Wiener, todas ellas presentan un patrón similar.	87
29	Resultados gráficos de la prueba de la mediana para la diversidad de dinoquistes.	88
30	Índices palinológicos del Site 1000. El intervalo I presenta condiciones oligotróficas, oceánicas, con baja salinidad y con menor temperatura. El intervalo II con marcadas fluctuaciones, es predominantemente eutrófico, con influencia de ambientes litorales y temperatura y salinidad altas. El intervalo III tiene nuevamente condiciones oceánicas pero es mesotrófico, con mayor estabilidad en la temperatura y salinidad.	90
31	Prueba de la mediana para los índices palinológicos en los tres intervalos.	92
32	Análisis multidimensional escalado de especies de dinoquistes, curva de la dimensión 1 y su relación con los intervalos palinológicos. A partir de 5 Ma hay un cambio completo en la asociación de dinoquistes.	93

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
33	Resultado gráfico del análisis multidimensional escalado de especies de dinoquistes. La escala de las dimensiones son valores de similitud. Los nombres de los códigos están en la tabla 3. La especie con mayor significancia en los resultados es <i>Operculodinium centrocarpum</i> (O.cent).	95
34	Taza de acumulación de carbonato (CaCO_3 MAR, $\text{g/cm}^2/\text{ky}$) del Site 1000. Los lugares de análisis son indicados por líneas grises discontinuas dentro de la curva.	96
35	Prueba de la mediana para la acumulación de carbonato en los tres intervalos.	97
36	Relación entre los intervalos palinológicos con el registro eustático y los principales eventos tectónicos y paleoceanográficos que afectaron la región Caribe durante el Mioceno-Pleistoceno.	106
37	Comparación de los resultados palinológicos del Site 1039, Pacífico oriental, y Site 1000, Mar Caribe, con los principales eventos que influyeron en la paleoproduktividad durante el Neógeno y Cuaternario.	115

LISTA DE TABLAS

Tablas		Página
1	Coordenadas paleogeográficas estimadas para el Site 1039 con intervalos de 1 Ma, distancia en kilómetros (km) entre cada locación y profundidad del piso oceánico bajo el nivel de mar (mbnm). El desplazamiento tectónico fue calculado con el método de Cox y Hart (1986) y polos de Piasias et al. (1995), y la subsidencia según Parson y Sclater (1977).	33
2	Prueba Anova Kruskal-Wallis y de la mediana para comparar la diferencia de los grupos de palinomorfos entre los intervalos palinológicos. H y χ^2 son los estadísticos de prueba con 4 grados de libertad para 83 casos, *p<0.05 no presentan diferencias estadísticas significativas.	42
3	Prueba Anova Kruskal-Wallis y mediana para comparar algunos dinoquistes en los intervalos palinológicos. H y χ^2 son los estadísticos de prueba con 4 grados de libertad para 83 casos, *p<0.05 no presentan diferencias estadísticas significativas.	44
4	Resultados de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para la homogeneidad de las abundancias relativas de los grupos de palinomorfos y dinoquistes más abundantes. H y χ^2 C son los estadísticos de prueba con 2 grados de libertad para 44 casos. Con asterisco se indica las variables sin diferencias estadísticas en la abundancia relativa.	82
5	Resultados de la prueba de la mediana para abundancias relativas mayores a la mediana esperada para cada intervalo palinológico. Los valores expresan la diferencia entre la mediana observada y la calculada, con asterisco en el intervalo con mayor abundancia relativa (n=44).	85
6	Resultados de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para la homogeneidad de los índices de diversidad de dinoquistes. H y χ^2 C son los estadísticos de prueba con 2 grados de libertad para 44 casos.	87
7	Resultados de la prueba de la mediana para los índices de diversidad de dinoquistes entre cada intervalo palinológico. Los valores expresan la diferencia entre la mediana observada y la calculada, con asterisco en el intervalo con mayor diversidad (n=44).	88
8	Resultados de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para la homogeneidad de los índices palinológicos. H y χ^2 C son los estadísticos de prueba con 2 grados de libertad para 44 casos. El asterisco señala que la temperatura es invariable en los tres intervalos (p>0.05).	91
9	Resultados de la prueba de la mediana para los índices palinológicos. Los valores expresan la diferencia entre la mediana observada y la calculada, con asterisco en el intervalo con mayor valor.	91
10	Coeficientes de la dimensión 1 del análisis multidimensional escalado. Se observa que <i>Operculodinium centrocarpum</i> es la variable de mayor significancia.	94

LISTA DE ANEXOS

Anexo		Página
1	Listado de dinoquistes del Site 1039	139
2	Listado de dinoquistes del Site 1000	142
3	Microfotografías de dinoquistes del Site 1039	144
4	Microfotografías de dinoquistes del Site 1000	147
5	Datos palinológicos del Site 1039 (archivo electrónico adjunto en cd)	
6	Datos palinológicos del Site 1000 (archivo electrónico adjunto en cd)	

Capítulo I

Introducción general

Durante el Neógeno (23-0 Ma) ocurrieron importantes cambios en la productividad biológica de las aguas superficiales del Pacífico oriental y el mar Caribe. Esto se conoce a partir del registro biogénico acumulado junto con los sedimentos en los fondos oceánicos (Van Andel et al., 1975; Pisias et al., 1995; Tiedemann y Mix, 2007; Shipboard Scientific Party Leg 165). Estos cambios son producto de variaciones en el clima y la oceanografía a nivel global, debidos a la actividad volcánica, cambios eustáticos del nivel de mar y sucesos tectónicos como la apertura y cierre de pasajes oceánicos (Zachos et al., 2001; Ravelo y Wara, 2004; Lyle et al., 2009). Entre los sucesos más importantes que afectaron el Pacífico oriental y el Caribe se encuentran el cierre de Indonesia hace ~11-5? Ma (Cane y Molnar, 2001) y el de Centroamérica en 2.8 Ma (Coates et al., 2005), los cuales interrumpieron la circulación y el paso de aguas entre el Pacífico occidental y el Indico, y entre el mar Caribe y el Pacífico oriental respectivamente.

El cierre de los pasajes también influyó sobre la intensidad de las corrientes marinas, la estructura vertical de las masas de agua y el patrón de vientos (Tiedemann y Mix, 2007). Los cambios en la profundidad de la termoclina y la presencia de surgencias modificó la disponibilidad de nutrientes (Steph et al., 2010). Otro fenómeno asociado con la interrupción de los pasajes y el cambio en las corrientes marinas fue la generación de un mayor flujo de detritos desde las tierras emergidas y redepositación de material. Estos detritos aumentan los nutrientes en las aguas superficiales favoreciendo la productividad primaria

Algunos de los importantes eventos paleoceanográficos registrados en la acumulación de sedimentos del Pacífico oriental y el mar Caribe han sido directamente asociados con el cierre de Centroamérica y/o Indonesia. Entre estos eventos esta la Caída de Carbonatos (“Carbonate Crash”, Lyle et al., 1995), que consistió en una drástica disminución en la acumulación de carbonatos, documentada en el Caribe a finales del Mioceno medio (12-10 Ma, Roth et al., 2000) y posteriormente en el Pacífico oriental durante el Mioceno tardío

(10-9 Ma, Lyle et al., 1995). El aumento en la temperatura y salinidad de las aguas superficiales del mar Caribe también causó numerosos cambios bióticos a partir del Plioceno temprano (4.2 Ma, Keller et al., 1989), y fue consecuencia de la interrupción de aguas más frías y menos salinas que provenían del Pacífico oriental. Además, durante el calentamiento global del Plioceno (~3.2 Ma, Zachos et al., 2001, 2008), el cierre parcial del estrecho de Indonesia (Cane y Molnar, 2001) y el continuo levantamiento del Istmo de Panamá, disminuyó el gradiente de temperatura entre el Pacífico oriental y occidental. Esta característica es similar a los efectos de la actual condición El Niño, por lo que fue denominada “El Niño-like” (Ravelo y Wara, 2004; Fedorov et al., 2005). Finalmente, la formación (?) y fortalecimiento de la corriente del Atlántico Norte finalmente propició las glaciaciones del Cuaternario (2.5-0 Ma, Haug y Tiedemann, 1998), lo que ha sido atribuido al cierre del Istmo de Panamá y la formación de la corriente Caribe a finales del Mioceno medio (~10-8 Ma, Droessler et al., 1998; 10-9 Ma, Kameo y Sato, 2000; 15-13 Ma, Mutti et al., 2005).

Muchos de los anteriores eventos han sido definidos por medio de estudios sedimentológicos, micropaleontológicos de foraminíferos, nanofósiles calcáreos y diatomeas (Duque-Caro, 1990; McDougal, 1996; Kameo y Sato, 2000; Jiang et al., 2007) y con el análisis isotópico de algunos microfósiles y en roca total (Ravelo et al., 2006; Nathan y Leckie, 2009; Sepulcre et al., 2011). Entre estos microfósiles, los nanofósiles y las diatomeas hacen parte del registro de paleoproduktividad primaria de las aguas superficiales, pero como son susceptibles a diversos procesos de disolución durante su acumulación, las estimaciones realizadas tienen algún grado de incertidumbre. Los nanofósiles son conformados principalmente por los cocolitofóridos, microalgas con esqueleto calcáreo en forma de placas o discos, y principal componente de lodos carbonatados de gran importancia en ciclos biogeoquímicos globales. La distribución de los cocolitofóridos es preferentemente en áreas cálidas, donde el carbonato es más fácil de extraer del agua de mar para incorporarlo a las placas que los forman. La desventaja de estos restos es la gran susceptibilidad a la disolución en aguas corrosivas y en la profundidad de los fondos oceánicos cuando alcanzan la lisoclina. En cambio, las diatomeas, son más resistentes en los fondos oceánicos, aunque su disolución puede ocurrir

en las capas superficiales. Las diatomeas son microalgas con frústulas de composición silíceas y principal organismo silíceo en el medio marino. La distribución de las diatomeas depende de la disponibilidad de sílice en el agua, por ellos son abundantes en zonas de surgencias.

Los coccolitofóridos y las diatomeas, junto con los dinoflagelados, forman casi el 75 % de la productividad primaria oceánica (Dawes, 1998). Los dinoflagelados son protozoarios flagelados adaptados a una gran variedad de ambientes y con diversos modos de nutrición. Algunos dinoflagelados pueden formar quistes orgánicos muy resistentes que se acumulan en los fondos oceánicos (Fensome et al., 1993). Como los dinoquistes reflejan la productividad primaria en las capas superficiales (Matsuoka y Fukuyo, 1994; Peña-Manjarrez et al., 2001), son buenos indicadores de la paleoproduktividad primaria (Radi et al., 2007; Radi y de Vernal, 2008). A pesar de la importancia de los dinoflagelados, su empleo ha sido limitado en estudios paleoceanográficos (Mudie et al., 2001).

Considerando las ventajas de los dinoquistes para estimar la paleoproduktividad primaria, he estudiado el contenido palinológico de dos localizaciones (Site) perforados por el Programa de Perforación Oceánica (ODP, Ocean Drilling Program) durante dos de sus cruceros (Leg); uno localizado en el Pacífico oriental (ODP Leg 170-Site 1039) y otro en el mar Caribe (ODP Leg 165-Site 1000). Este estudio permitió caracterizar las asociaciones de dinoquistes y estimar los cambios en la productividad primaria de las aguas superficiales durante los eventos paleoceanográficos asociados al cierre del Istmo de Panamá. Los resultados obtenidos permitieron además diferenciar cambios ambientales por influencia del desplazamiento tectónico del área donde se acumularon los sedimentos, y los principales cambios de las características oceanográficas de estas áreas.

La estructura de este manuscrito incluye cinco capítulos. El capítulo 1 presenta la revisión de algunos conceptos básicos, entre ellos las características generales de los dinoflagelados, su distribución biogeográfica actual y durante el Neógeno en las regiones estudiadas. También incluye la evolución geológica general del Istmo de Panamá y los cambios paleoceanográficos relacionados, además de la justificación y objetivos del trabajo. El capítulo 2 incluye el marco de evolución paleoceanográfica del océano Pacífico, los

métodos empleados y los resultados palinológicos del Site 1039, y finalmente, la interpretación de los resultados con relación a la paleoproduktividad primaria y los factores que influyeron sobre ella durante el Neógeno (18.2-0 Ma). De manera similar, el capítulo 3 hace referencia al marco conceptual del mar Caribe, la metodología y los resultados palinológicos del Site 1000, y su relación con las características del área y los eventos paleocenográficos durante el Neógeno tardío (7-0 Ma). La comparación de los principales resultados obtenidos en las dos áreas y la discusión de algunos aspectos importantes se encuentran en el capítulo 4. Finalmente, el capítulo 5 incluye las conclusiones generales y los aportes más importantes de este trabajo.

I.1. Productividad primaria actual

La productividad primaria en los océanos es el mecanismo por el cual las sustancias inorgánicas se transforman en materia orgánica con ayuda de la energía solar. La productividad está limitada a las capas superficiales de las masas de agua donde penetra la luz y hay la presencia de nutrientes. La entrada de nutrientes a la capa superficial se produce por aporte desde las áreas continentales y desde profundidades inferiores a la zona fótica. Para que los nutrientes suban desde las profundidades deben pasar el nivel de la termoclina, límite de la masa de agua superficial que es calentada por radiación solar y por ello con menor densidad que el agua inferior.

En áreas oceánicas tropicales, la disponibilidad de nutrientes se concentra en el centro de los giros y anillos ciclónicos del hemisferio sur, que impulsan las aguas desde debajo de la termoclina hasta la zona fótica. También aumentan los nutrientes en la zona ecuatorial por efecto de Coriolis, cuando la tendencia hacia los polos en la dirección predominante de las aguas del norte y del sur permiten la entrada de aguas subsuperficiales. Otro tipo de mecanismo para incrementar los nutrientes son los sistemas frontales, donde masas de agua de diferente temperatura y densidad genera corrientes ascendentes en sus bordes. Además, ocasionalmente las islas producen disturbios en la corriente que permite que aguas profundas puedan surgir a las capas superficiales. En áreas costeras, cuando las masas de

agua son alejadas del continente por efecto del viento, son sustituidas por aguas más profundas ricas en nutrientes (Lalli y Parson, 1993).

Actualmente la productividad primaria en los océanos tropicales se localiza principalmente en ambientes eutróficos de áreas costeras, donde se concentra la mayor cantidad de nutrientes por aporte continental y a través de surgencias costeras. Los océanos abiertos son considerados generalmente ambientes oligotróficos, excepto en aquellas zonas donde la relación entre las corrientes y masas de agua con el patrón de vientos, someriza la termoclina y permiten la presencia de surgencias oceánicas (Figura 1). El Pacífico ecuatorial oriental presenta este tipo de condiciones particulares que favorecen la productividad primaria, particularmente en la zona correspondiente a la lengua fría del Pacífico, en el domo de Costa Rica y en la plataforma de Galápagos (Fiedler et al., 1991; Barber y Chavez, 1991; Pennington et al., 2006; Lavin et al., 2006). En cambio, el mar Caribe se caracteriza actualmente por condiciones oligotróficas en las áreas oceánicas, limitando la máxima productividad biológica en sus costas (Signoret et al., 1998) o en zonas influenciadas por la descarga de detritos de los ríos Orinoco, Amazonas y Magdalena (Bonilla et al., 1993).

La productividad actual en los océanos tropicales es compuesta en un 75% por microalgas pertenecientes a haptofitas (cocolitofóridos y nanoplancton calcáreo), crisofitas (diatomeas) y a dinofitas (dinoflagelados fotosintéticos, Dawes, 1998). En océano abierto los tamaños de las microalgas son particularmente pequeños y limitando las formas más grandes en las regiones costeras (Chavez, 1989; Signoret et al., 1998; Pennington et al., 2006). El nanoplancton calcáreo incluye microalgas fotosintéticas que construyen estructuras calcáreas de tamaños menores a 30 μm , entre ellos los cocolitofóridos son muy abundantes en regiones tropicales. Las diatomeas son algas pardo doradas con frústulas de composición silíceas. Es el grupo más abundante en los océanos y domina en aguas costeras con abundantes nutrientes y en zonas de surgencias. En cambio, los dinoflagelados son algas rojas con un ciclo de vida que incluye al menos una etapa inmóvil, cuando algunas especies se encierran en un quiste de composición orgánica muy resistente a la degradación (Fensome et al., 1993).

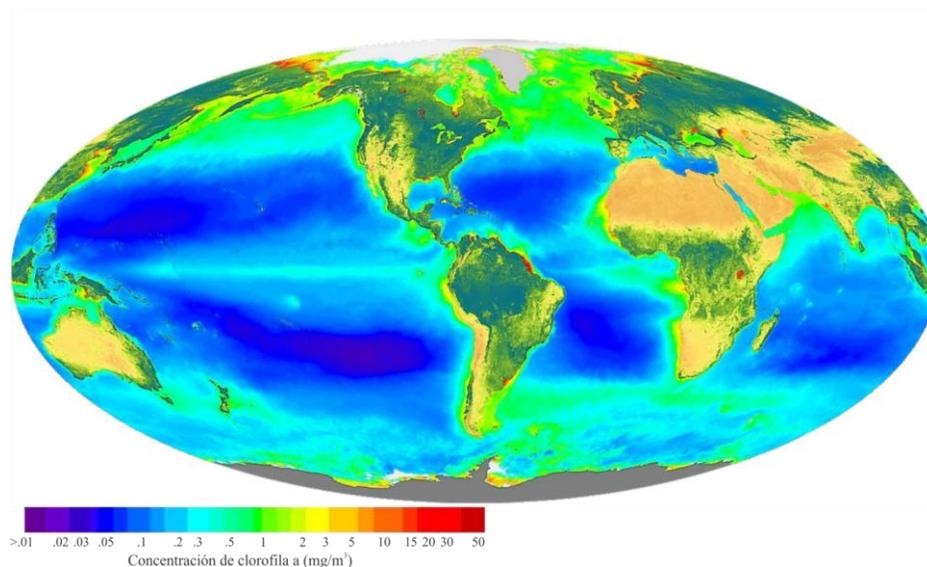


Figura 1. Productividad oceánica global 1997-1998, tomado de SeaWiFS Project, Nasa.

I.2. Generalidades sobre dinoflagelados

Los dinoflagelados son protozoarios unicelulares relacionados con las algas rojas, y pertenecen a la División Dinoflagellata, Clase Dinophyceae (Fensome et al., 1993). La mayoría de ellos son marinos, aunque también habitan en agua dulce. Estos organismos se caracterizan por un ciclo de vida complejo, con una etapa móvil y una sésil. Durante su etapa móvil, el organismo tiene una pared celulósica (teca), se desplaza por medio de dos flagelos, y tiene fases de reproducción sexual y asexual, durante esta última puede llegar a formar florecimientos algales debido a su rápida división celular. La etapa inmóvil ocurre cuando las condiciones del medio son estresantes, como demasiada turbulencia o insuficiencia en la disponibilidad de nutrientes (Evitt, 1985). Durante esta parte del ciclo, algunos dinoflagelados forman quistes temporales o de reposos, compuestos por un material muy resistente de composición orgánica o calcárea (Fensome et al., 1993). Los quistes se hunden hacia el sustrato o quedan suspendidos en la columna de agua hasta que las condiciones ambientales son propicias nuevamente. En estas condiciones favorables el protoplasma abandona el quiste por una abertura particular a cada especie y retoma la fase de reproducción en la etapa móvil. No todos los dinoflagelados generan quistes, existen actualmente unas 2000 especies de dinoflagelados y sólo 13 a 16% de ellas producen

quistes temporales o de reposo (Head, 1996). El registro fósil de dinoquistes alcanza aproximadamente 2500 especies en 425 géneros y su registro estratigráfico se extiende desde el Silúrico, hace 400 Ma (Fensome et al., 1993; Taylor et al., 2008).

Los dinoflagelados se caracterizan por estrategias tróficas variadas, aproximadamente el 50% de las especies son autótrofos, que fotosintetizan los nutrientes de compuestos simples y CO₂. Otros son heterótrofos estrictos, cuya alimentación proviene de otros organismos, en particular de diatomeas; pero también hay especies mixótrofas, que combinan las dos formas de alimentación anteriores, incluso algunos dinoflagelados son parásitos o simbioses, en particular con corales (Taylor, 2008). En términos generales, los dinoflagelados fotosintéticos forman parte del grupo taxonómico Gonyaulacales, mientras que los heterótrofos y mixótrofos se incluyen en el grupo Peridinales (Fensome et al., 1993).

I.2.1. Biogeografía de dinoflagelados

La cantidad de quistes de dinoflagelados en el sedimento refleja la productividad de células vegetativas en la columna de agua (Matsuoka y Fukuyo, 1994; Peña-Manjarrez et al., 2001), por ello el estudio de dinoquistes ha sido empleado para conocer la distribución biogeográfica de las tecas de dinoflagelados en la columna de agua (Mudie y Harland, 1996; Marret y Zonneveld, 2003), aunque se ha documentado que la distribución biogeográfica de algunos quistes es más restringida o amplia que sus tecas (Dodge y Harland, 1991). Aun así, el estudio de los dinoquistes se emplea como un indicador indirecto para reconstruir la productividad primaria (Radi et al., 2007; Radi y de Vernal, 2008).

La distribución biogeográfica de los dinoflagelados es controlada básicamente por la temperatura y la disponibilidad de nutrientes (Matsuoka, 1992; Edwards y Andrieu, 1992). La temperatura del agua es a su vez determinada por la latitud y las corrientes marinas, por lo que se diferencian asociaciones de dinoquistes con preferencias tropicales, templadas y polares (Edwards y Andrieu, 1992, Marret y Zonneveld, 2003; Taylor et al., 2008). De manera similar, la cantidad de nutrientes depende en gran medida por la distancia a la costa

y la profundidad de la termoclina, así se encuentran asociaciones de dinoquistes distintivas de ambientes oceánicos, neríticos externos, internos, hasta costeros o estuarinos (Edwards y Andrieu, 1992, Sluijs et al., 2005; Prost y Brinkhuis, 2005); donde estos últimos taxa pueden estar controlados por la salinidad (Morzadec-Kerfourn, 1992).

La figura 2 presenta algunos géneros de dinoquistes predominantes en diferentes ambientes en relación con la distancia a la costa, particularmente aquellos taxa identificados durante este trabajo. En general, la abundancia y diversidad de dinoflagelados es mayor en zonas neríticas, donde hay surgencias costeras y aporte de detritos del continente, y disminuye al aumentar la distancia a la costa. En las condiciones oligotróficas predominantes en ambientes oceánicos, dominan dinoflagelados autotróficos (Vink et al., 2000; Pospelova et al., 2008; Verleye y Louwye, 2010). En cambio, los dinoflagelados peridinioideos son encontrados en abundancia en condiciones eutróficas, en particular en áreas de surgencias (Zonneveld et al., 2001; de Vernal y Marret, 2007; Pospelova et al., 2008; Vázquez-Bedoya et al., 2008; Verleye y Louwye, 2010), con baja temperatura superficial del mar (Lenoir y Hart, 1988; Marret y Zonneveld, 2003), o muy próximos a la línea de costa (Wrenn y Kokinos, 1986).

Además de la productividad de dinoflagelados en las aguas superficiales, los procesos de transporte influyen en la acumulación y distribución de dinoquistes en los sedimentos (Figura 2). Estos procesos pueden acarrear quistes desde áreas someras hasta lugares más oceánicos o profundos (Muller, 1959; Dale, 1992; Marret et al., 2004, Holzwarth et al., 2007). El transporte de dinoflagelados se puede realizar por corrientes, movilización por surgencias, floculación y desplazamiento de pellets fecales, alcanzando hasta los 600 km (Holzwarth et al., 2007). Aunque a grandes distancias la influencia del transporte ha sido considerado poco importante (Zonneveld y Brummer, 2000; Marret y Zonneveld, 2003).

La asociación de dinoquistes acumulada en los sedimentos también depende de la resistencia de estos a la degradación, en especial a condiciones oxidantes que descomponen la materia orgánica. Algunos estudios han encontrado que la composición de los quistes de gonyaulacoideos son resistentes a la degradación, tanto en pruebas de laboratorio como

durante el procesamiento de muestras de sedimentos (Zonneveld et al., 2008, y referencias citadas). Los dinoquistes de las formas gonyaulacoideas *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis*, como aquellos encontrados en ambientes oceánicos, son particularmente resistentes a los procesos oxidantes, por ello pueden ser usados como indicadores para reconstrucciones de productividad primaria (Versteegh y Zonneveld, 2002; Zonneveld et al., 2007).

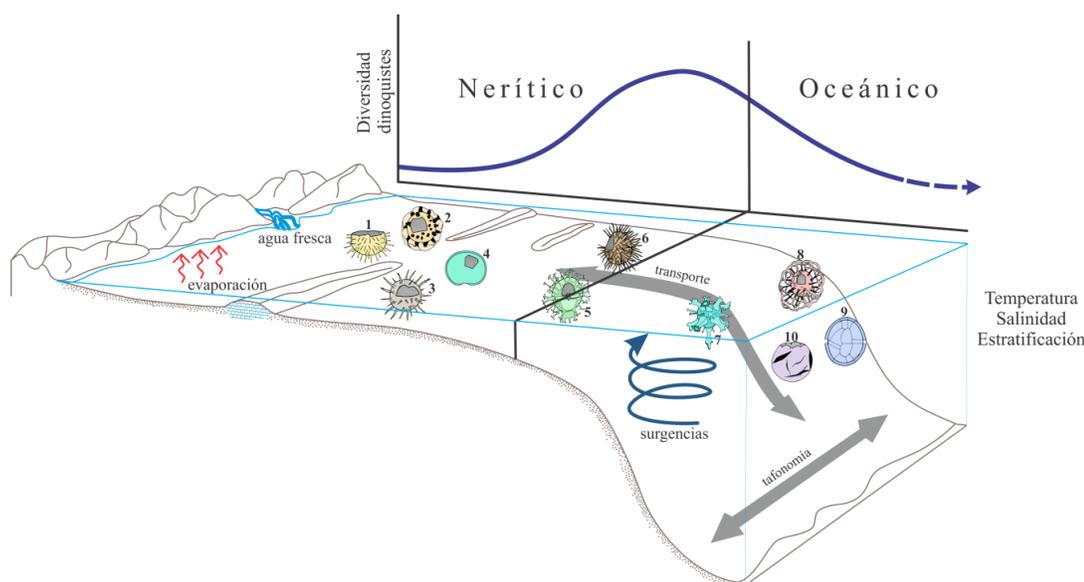


Figura 2. Principales factores que influyen en la distribución de dinoquistes y la distribución generalizada de algunos en relación con la distancia a la costa, con énfasis en los taxa más abundantes durante este trabajo. Modificado de Prost y Brinkhuis (2005). 1: *Polysphaeridium*, 2: *Tuberculodinium*, 3: *Lingulodinium*, 4: *Selenopemphix*, 5: *Spiniferites*, 6: *Operculodinium*, 7: *Hystrichokolpoma*, 8: *Nematosphaeropsis*, 9: *Impagidinium*, 10: *Batiacasphaera*.

En algunas áreas oceánicas y costeras del Pacífico oriental se han estudiado las células vegetativas de dinoflagelados vivos con el objetivo de caracterizar taxonómicamente el conjunto de especies (Olkolodkov y Garate-Lizarraga, 2006; Gómez y Fukuya, 2004; Gómez et al., 2005; Gómez, 2006, 2007, 2008a, 2008b, 2009), o para estimar la productividad primaria (Ramírez et al., 2006; Lopez-Sandoval et al., 2009), y su respuesta a cambios oceanográficos relacionados con eventos El Niño o La Niña (Castillo y Vizcaino, 1993; Chavez et al., 1996; Liu et al., 1996; López-Cortez et al., 2003; Franco-

Gordo et al., 2004). Durante eventos de El Niño, aumenta la temperatura superficial del Pacífico oriental, originando disminución de surgencias y disminuyendo el aporte de nutrientes a las aguas superficiales. En estas condiciones, los dinoflagelados, al igual que otros organismos del fitoplancton, disminuyen en abundancia y diversidad, afectando así la productividad primaria.

También en áreas costeras del Pacífico se ha estudiado los dinoflagelados con enfoque a la identificación de especies tóxicas productoras de mareas rojas (Hargraves y Viquez, 1985; Garate y Siqueiros, 2003; Flores-Trujillo et al., 2009; Figueroa et al., 2010) y su comportamiento durante fenómenos de El Niño (Ochoa, 2003). En las costas del Pacífico mexicano se ha señalado la abundancia de taxa heterotróficos, particularmente en las zonas de surgencias, con dominio de *Brigantedinium* spp., *Echinidinium* spp., *Polykrikos kofoidii* y *Selenopemphix quanta*; mientras que *Spiniferites* spp. y *Polysphaeridium zoharyi* abundan en áreas más oligotróficas (Vásquez-Bedoya et al., 2008; Limoges et al., 2010).

En el mar Caribe, además de algunos intentos para inventariar los organismos marinos (Margalef y González, 1969; Artigas et al., 2008; Miloslavich et al., 2010), los estudios de dinoflagelados se han enfocado principalmente a esclarecer la simbiosis que estos tienen con los corales (Thornhill et al., 2009; Miloslavich et al., 2010) y la influencia de la descarga de los ríos en la abundancia y diversidad de fitoplancton (Margalef, 1972; Antoun, 2009). Igual que en otros mares oligotróficos, la mayor producción de fitoplancton corresponde a diatomeas y dinoflagelados concentrados en sus costas (Hargraves et al., 1970).

I.2.2. Dinoquistes durante el Neógeno y Cuaternario en el Pacífico oriental y el Mar Caribe

Estudios de dinoquistes pre-Cuaternarios en estas regiones, y en general en las áreas tropicales, son tan escasos que los intentos para realizar bases de datos globales señalan esta limitación (Mudie y Harland, 1996; Marret y Zonneveld, 2003). En otros lugares, las asociaciones de dinoquistes han sido relacionadas con cambios de paleoproduktividad primaria de las aguas superficiales. En los mares del norte se encontró que la

productividad estimada a partir del registro de dinoquistes puede ser tan precisa como las imágenes satelitales, así los dinoquistes son un buen indicador de la paleoproductividad durante cambios climáticos durante los últimos 25 ky, con menos diversidad durante las etapas glaciales (Radi y de Vernal, 2008). De manera similar, la disminución de dinoquistes en los sedimentos del mar Labrador se han relacionado con el apogeo de la glaciación de hemisferio norte, la cual pudo haber causado una reducción en la productividad primaria (de Vernal y Mudie, 1989). Igualmente, los cambios en la asociación de dinoquistes en el Atlántico Norte, de *Operculodinium israelianum* y *Tectatodinium pellitum* a predominio de *O. centrocarpum*, *Bitectatodinium tepikiense*, y *Spiniferites* spp., han sido relacionados con el enfriamiento climático del Plioceno tardío al Pleistoceno temprano (McCarthy et al., 2000). En las costas de sur África, la disminución de dinoquistes durante 13.6 y 6.5 Ma ha sido relacionada con la pobre recuperación de microfósiles durante el evento drástico de disminución de carbonatos (Udeze y Obokunle, 2005), el cual fue definido en el Pacífico oriental como la caída de carbonatos (“Carbonato Crash”, Lyle et al., 1995).

En el Pacífico oriental se estudió 101 muestras palinológicas de 4 pozos perforados durante el Deep Sea Drilling Program (DSDP) Leg 85, reportando el 92% estériles para palinóforos, incluyendo los dinoquistes (Jarvis y Tocher, 1985). Solo el Site 572 recuperó en la mayoría de sus muestras una asociación de dinoquistes característica de ambientes oceánicos, con presencia de *Impagidinium patulum*, *I. sphaericum*, *I. paradoxum*, *I. aculeatum*, *Nematosphaeropsis labyrinthus*, y *Tectatodinium* spp. También se encontró especies características de ambientes más neríticos, tales como *Operculodinium centrocarpum*, *Spiniferites bentoni*, *S. pseudofurcatus*, y *Paleocystodinium golzowense*, este último restringido al Mioceno medio. Los autores reportan una notable disminución en la abundancia de dinoquistes desde el Mioceno tardío al Plioceno temprano, asociada a un incremento en el aporte terrígeno y a la productividad de lodo silíceo (Jarvis y Tocher, 1985). Este decremento en palinóforos no es relacionado con cambios de productividad de las aguas superficiales, o influencia del evento Carbonato Crash; su explicación se enfoca a procesos sedimentológicos sin aclarar las causas del aumento en el aporte detrítico.

Otros estudios palinológicos en el Pacífico oriental se localizan hacia el sur y al norte de la franja tropical. En las costas de Perú, las surgencias favorecieron el dominio de dinoflagelados peridinioideos con relación a gonyaulacoideos desde el Plioceno al Reciente (Powell et al., 1990; Lewis et al., 1990), posiblemente asociado al incremento en vientos debido al continuo enfriamiento global. Hacia el norte, estudios de dinoquistes en las costas del sur de México solo incluyen material de sedimentos superficiales (Vásquez-Bedoya et al., 2008; Limoges et al., 2010), pero también señalan la relación de abundantes dinoflagelados heterótrofos con las surgencias.

En el mar Caribe se ha estudiado dinoquistes provenientes de material Pleistoceno de tres localidades: dos en la cuenca de Yucatán y una en la trinchera de Cariaco (Wall, 1967). Los taxa reportados por este autor incluyen varias especies de *Impagidinium* y *Operculodinium*, también *Nematosphaeropsis balcombiana*, *Polysphaeridium zoharyi*, *Lingulodinium machaerophorum*, *Hystrichokolpoma* sp., y quistes redondeados y lisos con arqueopilo apical. Las especies de *Impagidinium* solo fueron documentadas en la cuenca de Yucatán. Este autor encontró asociaciones pobres y variables de especies en ambientes neríticos, a diferencia de las de mar profundo, más ricas y estables en especies.

Otro estudio con énfasis bioestratigráfico Cretáceo-Mioceno fue realizado en tres pozos perforados en la planicie costera de Venezuela. En el intervalo Mioceno-Holoceno se documentó dinoquistes con preferencia ambiental somera, en particular la presencia regular de *Operculodinium centrocarpum* y *Tuberculodinium vancampoeae*, junto con *Diphyes latiusculum*, *Lejeunecysta hyalina* y *Homotriblium* spp. (Helenes y Cabrera, 2003).

En general, hasta ahora los pocos estudios de dinoquistes en el Pacífico oriental y mar Caribe no relacionan las asociaciones de dinoquistes con cambios en la paleoproductividad de las aguas superficiales, a pesar de los drásticos cambios paleoceanográficos generados por la evolución geológica de Centroamérica y el cierre del Istmo de Panamá durante el Neógeno, cambios que han sido ampliamente documentados por estudios de microfósiles de composición calcáreos y silíceos (e.g. Jiang et al., 2007; Jain y Collins, 2007).

I.3. Evolución geológica del Istmo de Panamá y eventos paleoceanográficos del Neógeno y Cuaternario

La formación del Istmo de Panamá y la interrupción de la circulación oceánica entre el antiguo mar Caribe y el Pacífico oriental ha sido un proceso complejo durante los últimos 15 Ma (Coates et al., 2005). La mayoría de los modelos están de acuerdo en que Centroamérica se generó a partir de un arco volcánico, producido por la subducción de la placa Cocos bajo la placa Caribe (Malfait y Dinkelman, 1972; Morris et al., 1990; Iturralde-Vinent, 1998; Pindell y Kennan, 2001). La reorganización de las placas tectónicas causó el crecimiento de este arco hacia el sur (Sigurdsson et al., 2000), el cual sumado a la acreción de algunos terrenos en la parte noroccidental de Suramérica (Duque-Caro, 1990), finalmente interrumpió la comunicación marina entre el océano Pacífico y el mar Caribe hace 2.8 Ma (Coates et al., 2005).

Cambios importantes ocurrieron en las características oceanográficas en el mar Caribe y el Pacífico oriental durante el proceso del cierre del Istmo de Panamá. Antes del cierre del Istmo de Panamá (hasta ~16 Ma), la corriente Circum-Tropical entre el Caribe y el Pacífico tenía conexión de aguas profundas y someras, con influencia de masas de agua fría provenientes de la Antártida (Holbourn et al., 2005; McDougal, 1996; Tiedemann y Mix, 2007). Las aguas de baja temperatura posiblemente influyeron en la acumulación de horizontes diatomáceos junto con el alto contenido de lodos de carbonatos en el Pacífico oriental (Pisias et al., 1995, Farrel et al., 1995). El Istmo de Panamá tenía una profundidad entre 1000 y 2000 m (Duque-Caro, 1990). Además, durante este tiempo la plataforma carbonatada del Alto de Nicaragua (“Nicaragua Rise”) obstaculizaba la corriente Caribe en su paso hacia el Golfo de México (Figura 3, Kameo y Sato, 2000). Desde el Mioceno temprano hasta mediados del Mioceno medio (~17-15 Ma), la sedimentación carbonatada continuó dominando en el Pacífico oriental (Farrel et al., 1995) y el Caribe (Roth et al., 2000). Esta sedimentación fue favorecida porque la tendencia al enfriamiento debido a la glaciación antártica fue interrumpida por el calentamiento del óptimo climático del Mioceno medio (Zachos et al., 2001).

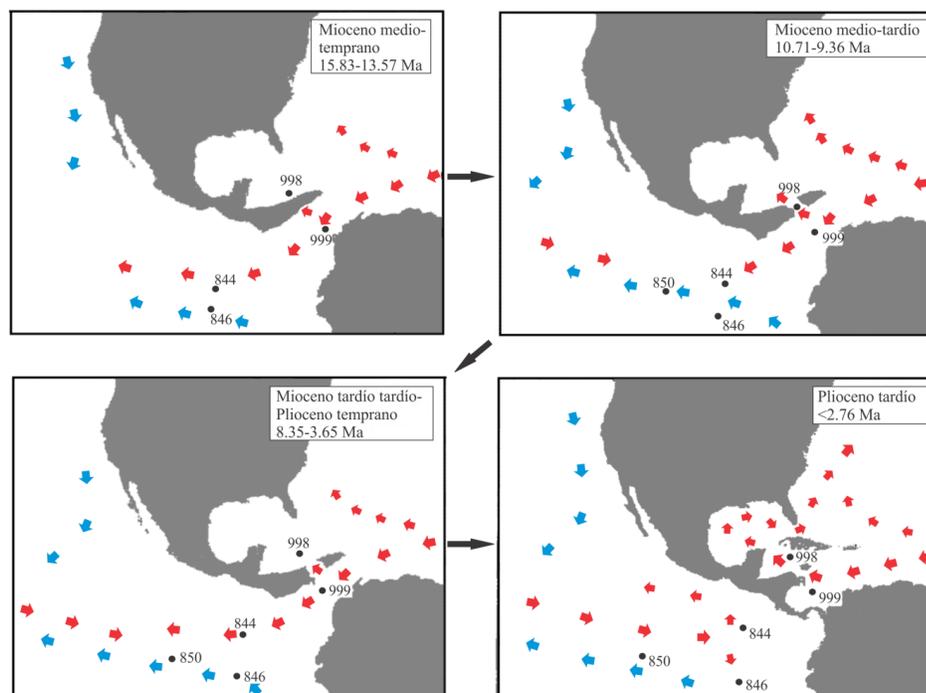


Figura 3. Patrón de circulación superficial marina a través del Istmo de Panamá durante el Neógeno (Tomado de Kameo y Sato, 2000). Las flechas azules indican la trayectoria de corrientes frías y las rojas de corrientes cálidas.

A finales del Mioceno medio (~11 Ma), el Istmo de Panamá alcanzó una profundidad entre 1000 y 600 m que interrumpió la conexión de aguas entre el Caribe y el Pacífico (Duque-Caro, 1990). El levantamiento del Istmo de Panamá fue acrecentado por una drástica caída de más de 100 m en el nivel del mar (Haq et al., 1988; Hardenbol et al., 1998). También se interrumpió la conexión de aguas entre el Pacífico occidental y el océano Índico fortaleciendo la contracorriente Ecuatorial y la contracorriente subecuatorial. En el Pacífico occidental, la continua deriva tectónica de Australia hacia el norte, sumada a la disminución del nivel del mar, cerró parcialmente el estrecho de Indonesia (Cane y Molnar, 2001; Steph et al., 2006a; Jiang et al., 2007; Nathan y Leckie, 2009). Durante este tiempo decreció la acumulación de carbonatos en el mar Caribe (12-10 Ma, Roth et al. 2000) y posteriormente en el Pacífico oriental y central (10-9 Ma, Lyle et al., 1995). Esta disminución de carbonatos ha sido denominado “Carbonate Crash” (Lyle et al., 1995), y su explicación se ha enfocado en dos procesos diferentes no excluyentes. Uno de los procesos involucra el incremento en la disolución de carbonato en los fondos oceánicos, asociado a

cambios en la circulación de agua profunda (Lyle et al., 1995; Farrel et al., 1995; Kameo y Sato, 2000; Roth et al., 2000). La otra explicación considera la disminución de carbonatos por el decrecimiento en la productividad biológica de las aguas superficiales que finalmente aumentó la solubilidad del carbonato en las aguas profundas. La disminución biológica ha sido atribuida a la profundización de la termoclina, disminución de surgencias y reducción en la disponibilidad de nutrientes debido a la acumulación de aguas cálidas en el Pacífico occidental y su expansión hacia el este, debido al cierre parcial del estrecho de Indonesia (Jiang et al., 2007).

Después del rompimiento del megabanco de carbonatos del Nicaragua Rise durante el Mioceno temprano (~20 Ma, Cunningham, 1998; Mutti et al., 2005), solo hasta el Mioceno tardío inició la corriente Caribe (~10-8 Ma, Droxler et al., 1998; 10-9 Ma, Kameo y Sato, 2000; 15-13 Ma, Mutti et al., 2005). El comienzo de esta corriente hacia el Golfo de México se debe a la apertura del Canal Pedro en el Nicaragua Rise (Figura 3), posiblemente forzado por el represamiento de las aguas del Caribe por el incipiente cierre de Centroamérica.

Para finales del Mioceno tardío (~8 Ma) aumentó el nivel del mar (Haq et al., 1988; Hardenbol et al., 1998) conectó nuevamente la circulación oceánica entre el Caribe y el Pacífico oriental, y entre el Pacífico occidental y el Índico. Con el re-establecimiento de la corriente Circum-Tropical, se debilitó la corriente Caribe y disminuyó el paso de aguas hacia el norte (Duque-Caro, 1990; Kameo y Sato, 2000). La conexión nuevamente entre el Pacífico occidental y el Indico disminuyó la influencia de la contracorriente Ecuatorial en el Pacífico oriental (Jiang et al., 2007; Nathan y Leckie, 2009). Durante este tiempo la acumulación de sedimentos biogénicos en áreas oceánicas del Caribe y el Pacífico oriental se recuperó parcialmente, aunque sin alcanzar nuevamente las proporciones acumuladas durante el Mioceno temprano-medio (Pisias et al., 1995; Farrel et al., 1995). La acumulación sedimentaria alcanzó un máximo durante el florecimiento biogénico global, registrado en el Pacífico oriental desde 6.7 a 4.5 Ma. Este incremento en la productividad biogénica se ha explicado como consecuencia al levantamiento y la alta meteorización en los Andes y el Himalaya, que introdujeron nutrientes al océano, y por cambios en la

circulación del agua profunda con mala ventilación (Farrel et al., 1995; Hermoyian y Owen, 2001; Diester-Haass et al., 2005).

El levantamiento continuo del Istmo de Panamá diferenció gradualmente las características paleocenográficas del mar Caribe y el Pacífico oriental desde finales del Mioceno tardío (~7 Ma, Duque-Caro, 1990; McDougal, 1996). Luego, durante el incremento de la temperatura global del Plioceno (~3.2 Ma, Zachos et al., 2001, 2008), y sumado al cierre casi completo del Istmo de Panamá y el cierre parcial del Estrecho de Indonesia, disminuyó el gradiente de temperatura entre el Pacífico oriental y occidental entre 4.5 y 3 Ma, de manera similar a la condición actual El Niño (Ravelo y Wara, 2004; Fedorov et al., 2005). Durante El Niño-like, en el Pacífico oriental se ha estimado un calentamiento de la temperatura superficial del mar ~3°C mayor, una termoclina más profunda y la disminución de surgencias.

A partir de ~4.2 Ma, el cierre efectivo del Istmo de Panamá estableció las diferencias de salinidad y temperatura actuales entre el Caribe y el Pacífico. La corriente Caribe fortaleció la corriente del Atlántico Norte, aportando humedad a altas latitudes e influenciando la circulación termohalina global, favoreciendo las glaciaciones del hemisferio norte durante el Cuaternario (Raymo et al., 1989; Haug y Tiedemann, 1998; Driscoll y Haug, 1998). Además, el cierre parcial del Estrecho de Indonesia, con la deriva de Australia hacia el norte, favorece las condiciones cálidas en el Pacífico occidental y mantiene el gradiente de temperatura entre Pacífico oriental y occidental desde hace ~3.5 Ma (Karas et al., 2011). Estas condiciones influyen en la circulación termohalina global y así mismo en el deterioro climático.

I.4. Justificación y objetivos generales

Durante los últimos 20 Ma la formación del arco volcánico que finalmente cerró el Istmo de Panamá ocasionó cambios paleocenográficos importantes, los cuales influyeron en la productividad biológica de las aguas superficiales en ambos lados de la presente Centroamérica. El registro sedimentario biogénico de esta productividad ha sido estudiado principalmente a partir de microfósiles de composición calcárea y silíceo, con

foraminíferos, nanoplancton calcáreo y diatomeas. En especial los depósitos carbonatados son muy susceptibles a la disolución a profundidades mayores de la lisoclina o en aguas particularmente corrosivas. En cambio, los quistes de dinoflagelados son más resistentes a la disolución y pueden eventualmente reflejar con mayor certeza la productividad de las aguas superficiales. Igualmente, las asociaciones particulares de dinoquistes señalan diferencias paleoceanográficas y paleogeográficas que complementan el conocimiento sobre los cambios paleoceanográficos durante el cierre de Centroamérica.

En este trabajo documenta las asociaciones de quistes de dinoflagelados provenientes de sedimentos del Neógeno obtenidos del ODP-Site 1000 situado en el mar Caribe y el ODP-Site 1039 situado en el Pacífico oriental. Los cambios encontrados en las asociaciones palinológicas se interpretaron como eventos paleoceanográficos, debido a la influencia de eventos geológicos y las características geográficas del área. Este trabajo aporta información sobre la paleoproduktividad primaria de las aguas superficiales y complementa las interpretaciones paleoceanográficas basadas en microfósiles inorgánicos.

Capítulo II

Palinología del Pacífico ecuatorial oriental durante el Mio-Pleistoceno

II.1. Introducción

El registro biogénico de productividad primaria en regiones oceánicas del Pacífico oriental durante los últimos 20 Ma ha sido determinado con base en estudios de microfósiles calcáreos y silíceos (e.g. Pisias et al., 1995; Lyle et al., 2003). Sin embargo la fracción calcárea de este registro es muy susceptible a procesos de disolución en los fondos oceánicos, debajo del nivel de compensación de carbonatos (CCD). La CCD ha tenido variaciones en la profundidad durante el Neógeno (Van Andel et al., 1975), y a pesar de este proceso, se han documentado diversos eventos que modificaron la paleoproduktividad y su preservación en los sedimentos. Varios de estos eventos se han atribuido a cambios climáticos, tectónicos y paleoceanográficos relacionados con la evolución del Istmo de Panamá.

Entre los eventos más importantes se encuentra la drástica disminución en el contenido de carbonatos durante el Mioceno tardío (11.2-9.8 Ma), denominado la “Carbonate Crash” (Lyle et al., 1995). Esta disminución se ha observado también en el mar Caribe (Roth et al., 2000) y el océano Índico (Peterson y Backman, 1990) durante el Mioceno medio-tardío (12-10 Ma), y en el Atlántico sur en el Mioceno tardío temprano (~8-7 Ma, Diester-Haass et al., 2004). Aunque la poca acumulación de carbonatos se ha atribuido al aumento de la disolución en aguas profundas (Lyle et al., 1995) o a la disminución en la productividad biológica de las aguas superficiales (Jiang et al., 2007), sus causas y la conexión entre estas regiones no ha sido determinada.

Otra disminución de la productividad en el Pacífico oriental fue documentada durante el Plioceno tardío (~4-3 Ma). En este caso su semejanza con las características durante la moderna condición de El Niño le ha dado el nombre de “El Niño-like” (Ravelo y Wara, 2004; Steph et al., 2006a). Durante El Niño-like ocurrió un incremento en la temperatura

superficial del agua que favoreció la disminución de surgencias y con ello la menor paleoproduktividad en el Pacífico oriental.

Con el estudio de la fracción calcárea o silíceo de los sedimentos biogénicos se han documentado incrementos en la paleoproduktividad de las aguas superficiales del Pacífico oriental. Durante el Mioceno tardío a Plioceno temprano (~6.6-4.5 Ma), luego del Carbonato Crash, se recuperó la acumulación calcárea alcanzando un máximo denominado Proliferación Biogénica Global o “Global Biogenic Bloom” (Farrel et al., 1995). Este evento también fue observado en el océano Atlántico (Diester-Haass et al., 2005, 2009). De manera similar, el aumento en los vientos debido a la glaciación del hemisferio norte durante el Pleistoceno (2.7-0 Ma) se ha relacionado con el cierre completo de Panamá (Driscoll y Haug, 1998; Ravelo y Wara, 2004). Estos vientos favorecen las surgencias y promueven una mayor productividad biológica.

En general, por medio del registro de la distribución y abundancia del fitoplancton calcáreo y silíceo en el sedimento durante los últimos 20 Ma se ha intentado explicar la circulación de las masas de agua y la variación en la productividad primaria. Como se mencionó anteriormente, parte de la fracción calcárea y silíceo del fitoplancton usualmente ha sido estudiada, por medio del análisis de foraminíferos, nanoplancton calcáreo y diatomeas. Al contrario, la parte orgánica del fitoplancton representada principalmente por los dinoflagelados ha sido poco considerada en estos estudios (Jarvis y Tocher, 1985).

Los dinoflagelados son protozoarios con una etapa sésil en su ciclo de vida, durante la cual puede formar un quiste de composición orgánica muy resistente, particularmente en la taxa autotróficos de los Gonyaulacales (Versteegh y Zonneveld, 2002; Zonneveld et al., 2007). La cantidad de quistes en los sedimentos refleja la productividad biológica de los dinoflagelados en las aguas superficiales (Matsuoka y Fukuyo, 1994; Peña-Manjarrez et al., 2001). Por ello, se ha reconocido el potencial de los quistes de dinoflagelados como indicadores indirectos de la paleoproduktividad (Reichert y Brinkhuis, 2003; Esper y Zonneveld, 2007; Radi y de Vernal, 2008). Además, junto con los coccolitofóridos (componente del nanoplancton calcáreo) y las diatomeas, los dinoflagelados son una parte importante del fitoplancton en los mares tropicales actuales (Chavez, 1989; Signoret et al.,

1998), dominando en los registros de productividad actual del Pacífico oriental las formas gonyaulacoideas (Chavez et al., 1991, 1996).

En este trabajo se estudió los dinoquistes de muestras pozo ODP Site 1039, en las costas de la Península Nicoya, Costa Rica. Los cambios observados en su abundancia y la asociación de taxa permitieron estimar cambios de paleoproduktividad relacionados con eventos paleoceanográficos durante el Neógeno en el Pacífico oriental. La asociación de dinoquistes encontrada en el Site 1039 es dominada por taxa gonyaulacoideos; esta asociación junto con el registro estratigráfico del Site 1039, refleja el desplazamiento tectónico desde el centro del Pacífico ecuatorial oriental cerca del Ecuador, hasta las cercanías de la Península Nicoya. De esta manera, la variación en la asociación de dinoquistes gonyaulacoideos puede ser explicada por variaciones en la paleoproduktividad primaria regional y la deriva tectónica de este sitio del Pacífico oriental durante el Neógeno.

II.1.1. Marco oceanográfico y tectónico

La gran productividad primaria del Pacífico ecuatorial oriental la origina el suministro de nutrientes a las capas superficiales debido a la poca profundidad de la termoclina (Figura 4). La somerización de la termoclina en el área se debe a varios factores: regionalmente se asocia a que en los bordes de los grandes giros oceánicos de las corrientes norte y sur la termoclina es más superficial. Además, el transporte de agua y calor de este a oeste, debido a la dirección predominante de corrientes y vientos, ayuda a levantar la termoclina en el Pacífico oriental. La termoclina también es más somera en esta región por el patrón de confluencia de las corrientes oceánicas superficiales Norte- y Surecuatorial con la contracorriente Ecuatorial y Subecuatorial, lo cual favorece las surgencias oceánicas. Lo anterior también es influenciado por el aporte de aguas más frías de la corriente de California desde el norte y la corriente del Perú desde el sur. Esta última corriente continúa en la región denominada lengua fría del Pacífico, donde resalta de manera particular la alta productividad biológica de la plataforma de Galápagos. (Pennington et al., 2006). A nivel local, la influencia de los vientos que cruzan Centroamérica favorece particularmente las

surgencias y el enriquecimiento de las aguas en regiones como los golfos de Tehuantepec, Papagayo y Panamá, y el domo de Costa Rica. El domo de Costa Rica también es influenciado por los nutrientes acarreados por la contracorriente Ecuatorial al acercarse a esta parte del continente. En cambio, en los lugares donde no hay tanta influencia de los vientos, la contracorriente Ecuatorial favorece la formación de la casi oligotrófica piscina caliente del Pacífico oriental (Pennington et al., 2006).

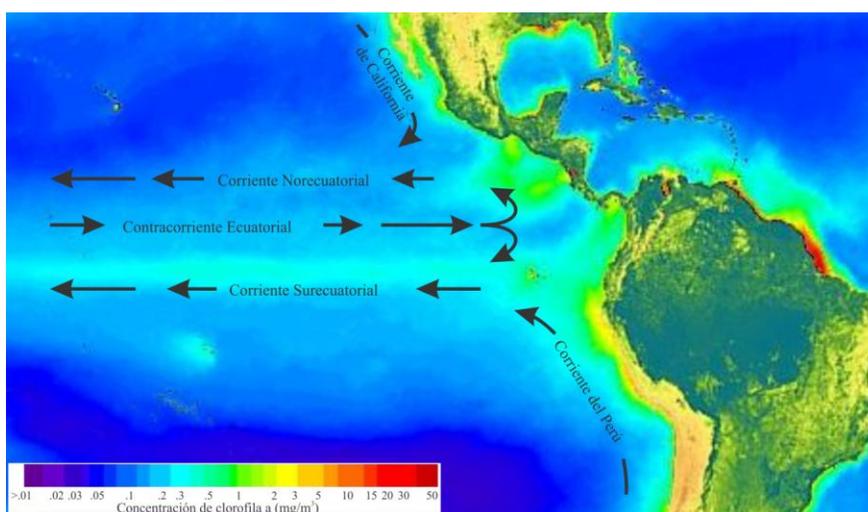


Figura 4. Productividad oceánica en el Pacífico oriental (tomado de SeaWiFS Project, Nasa, años 1997-1998).

El área del Pacífico oriental comprende las placas tectónicas Pacífico, Nazca y Cocos, formadas por el rompimiento de la antigua placa Farallón durante el Oligoceno tardío (e.g. Silver et al., 1998). La formación de piso oceánico en las dorsales de Pacífico y de Galápagos empuja las placas de Cocos y Nazca hacia el este, donde subducen bajo las placas Caribe y Suramérica en las zonas de trincheras Mesoamericana y Suramericana respectivamente (Figura 5). Cerca de la dorsal de Galápagos se encuentra el punto caliente de Galápagos, formado hace ~90 Ma (Hauff et al., 1997; Thompson et al., 2003).

La subducción de la placa de Cocos bajo la placa Caribe forma un arco volcánico de islas desde hace ~25 Ma, cuyo crecimiento fue acompañado por la acreción de terrenos en el sur de la placa Norteamérica y en el noroccidente de Suramérica (Duque-Caro, 1979, 1984;

Pindell y Barret, 1990). Finalmente el Istmo de Panamá se cerró durante el Plioceno, hace ~2.8 Ma (Case et al., 1984; Pindell y Barrett, 1990; Pindell y Kennan, 2001, Coates et al., 2005). Durante el cierre del Istmo de Panamá, el aporte terrígeno proveniente de las tierras emergidas y la obstaculización del flujo de masas de agua que pasaba desde el océano Atlántico (antiguo mar Caribe) hacia el océano Pacífico (antigua corriente Circum-Tropical), modificaron drásticamente los patrones paleoceanográficos y sedimentológicos del área.

Durante el Mioceno temprano (~24-16 Ma), el Istmo de Panamá tuvo un levantamiento entre ~2000-1000 m (Duque-Caro, 1990), y el arco volcánico no alcanzaba a obstaculizar el flujo de agua entre el antiguo Caribe y el Pacífico. La sedimentación en el Pacífico ecuatorial oriental se caracterizó por un alto contenido de carbonatos con importantes intervalos de diatomeas (Pisias et al., 1995; Kemp et al., 1995). La abundancia de intervalos de diatomeas ha sido relacionada con el desarrollo de fuertes frentes en sistemas zonales, donde la entrada de aguas frías, posiblemente provenientes de la glaciación antártica de este tiempo (Holbourn et al., 2005; Tiedemann y Mix, 2007), subyace las aguas estratificadas y cálidas del Pacífico ecuatorial favoreciendo el desarrollo de diatomeas (Kemp et al., 1995). Este intervalo de gran acumulación de carbonatos se extendió hasta ~11 Ma (Pisias et al., 1995), con indicios de la presencia de la corriente Circum-Tropical (Kameo y Sato, 2000).

Para finales del Mioceno medio (13-12 Ma) el Istmo había alcanzado un levantamiento entre 1000 y 600 m (Duque-Caro, 1990). La profundidad del estrecho posiblemente fue reducida con una disminución en el nivel del mar a comienzos del Mioceno tardío (~11.2 Ma, Haq et al., 1988; Hardenbol et al., 1998). Con estos factores, a partir de 11 Ma la conexión de la corriente Circum-Tropical fue más restringida (Kameo y Sato, 2000), cuando se modificó el patrón de sedimentación en el Pacífico oriental.

A comienzos del Mioceno tardío (11.2-9.5 Ma) ocurrió una drástica disminución en el contenido de carbonato en los sedimentos denominado Carbonato Crash (Lyle et al., 1995). Este evento ha sido explicado por medio de dos factores principales: el incremento en la disolución del carbonato en los fondos oceánicos, o el decrecimiento de la productividad

primaria en las aguas superficiales. El aumento en la disolución de carbonatos se ha relacionado con la pobre ventilación debido a la restricción de las aguas profundas durante el comienzo del cierre de Panamá (Pisias et al., 1995; Lyle et al., 1995; Farrel et al., 1995), y/o debido al aporte corrosivo del re-establecimiento e intensificación de la corriente Profunda del Atlántico Norte (Pisias et al., 1995; Roth et al., 2000). Estas condiciones crearon una somerización de la profundidad de compensación de carbonatos (Farrel et al., 1995), asociada posiblemente a cambios eustáticos del nivel del mar (Haq et al., 1988; Hardenbol et al., 1998).

La disminución de carbonatos al inicio del Mioceno tardío también se ha relacionado con el decrecimiento en la productividad orgánica (Jiang et al., 2007). Esta disminución pudo ser resultado del fortalecimiento de la contracorriente Ecuatorial causada por el cierre parcial de Indonesia, también asociado con la disminución del nivel del mar a principios del Mioceno tardío. El transporte hacia el este de aguas cálidas y con pocos nutrientes provenientes del Pacífico occidental posiblemente redujo las surgencias en el Pacífico oriental y central, y en consecuencia disminuyeron la productividad orgánica.

Con el aumento del nivel del mar a mediados del Mioceno tardío (Haq et al., 1988; Hardenbol et al., 1998) la conexión de aguas entre el Caribe y el Pacífico fue nuevamente restablecida. El levantamiento del Istmo había alcanzado una profundidad aproximada de 600-200 m (Duque-Caro, 1990). Por lo anterior, desde el Mioceno tardío a Plioceno temprano (9-4.5 Ma) se incrementó nuevamente la acumulación de carbonato en el Pacífico oriental (Pisias et al., 1995). Esta sedimentación alcanzó un máximo durante el Bloom Biogénico Global, registrado en el Pacífico oriental desde 6.7 a 4.5 Ma (Pisias et al., 1995; Farrel et al., 1995). Las causas para este incremento no son claras, aunque se han explicado como consecuencia al mayor levantamiento y la alta meteorización en los Andes y el Himalaya, que modificaron el aporte de nutrientes al océano y cambiaron la circulación del agua profunda con mala ventilación (Farrel et al., 1995; Hermoyian y Owen, 2001; Diester-Haass et al., 2005).

Luego de este evento de alta productividad, durante el Plioceno temprano (4.5-3 Ma) ocurrió un cambio en las condiciones oceánicas en el Pacífico tropical, asociado al

continuo cierre del Istmo de Panamá y al denominado calentamiento global del Plioceno (Robinson et al., 2008). Este cambio ha sido documentado en el registro sedimentario como una reducción en la acumulación de carbonatos entre ~4 y 3 Ma (Pisias et al., 1995). Estudios de paleotermometría usando isotopos de oxígeno y Mg/Ca provenientes de foraminíferos planctónicos, han estimado durante este tiempo una reducción del gradiente de temperatura entre el Pacífico este y oeste. Con esto, el Pacífico oriental tuvo un calentamiento de la temperatura superficial del mar (~3°C mayor), mayor profundidad en la termoclina y disminución de surgencias. Estas condiciones son conocidas como El Niño-like (Ravelo y Wara, 2004; Fedorov et al., 2005).

Cuando completó el cierre de Panamá hace ~2.8 Ma, se incrementó la circulación termohalina aportando humedad a altas latitudes y promoviendo el enfriamiento climático, causando la glaciación del hemisferio norte (Raymo et al., 1989; Driscoll y Haug, 1998; Haug y Tiedemann, 1998; Ravelo y Wara, 2004). El deterioro climático ha sido también relacionado con el cierre de Indonesia entre 4 y 3 Ma, producto de la deriva tectónica de Australia que bloquean la circulación de agua entre el Indico y Pacífico occidental (Cane y Molnar, 2001; Steph et al., 2006a, Nathan y Leckie, 2009).

En conclusión, la acumulación sedimentaria y el registro biogénico en el Pacífico ecuatorial ha sido modificado durante el Neógeno por diversos cambios paleoceanográficos, asociados o influenciados por el cierre de Panamá. El registro biogénico calcáreo fue afectado por cambios en la solubilidad del carbonato en agua profunda y/o posiblemente por variaciones de la productividad en las capas superficiales. Con el estudio de dinoquistes se busco estimar aquellos cambios debido a variaciones en la paleoproductividad de las aguas superficiales.

II.1.2. Objetivos

Para estimar la productividad primaria a partir de dinoquistes en el Pacífico oriental y su variación durante el Neógeno se incluyeron los siguientes objetivos:

- Documentar cualitativa y cuantitativamente el contenido palinológico en muestras de sedimentos neógenos provenientes del Site 1039.
- Comparar la asociación de dinoquistes con otros indicadores indirectos de productividad disponibles, con el fin de establecer un marco integrado de fluctuaciones en la paleoproduktividad de las aguas superficiales.
- Relacionar los cambios observados en la asociación de dinoquistes con el desplazamiento del Site 1039 debido al movimiento tectónico de la placa de Cocos.
- Interpretar los resultados, y en particular la asociación de dinoquistes, con cambios de productividad primaria debido a eventos paleoceanográficos documentados para el Pacífico ecuatorial oriental.

II.2. Métodos

II.2.1. Localización del área y material de estudio

Las muestras provienen del Leg 170 Site 1039, perforado por la ODP en las afueras de la Península Nicoya, Costa Rica (Figura 5). Este pozo se localiza en 9.64°N y 86.2°W, aproximadamente a 65 km del continente y a 1.5 km al oeste de la Trinchería Mesoamericana. La perforación se realizó a una profundidad de agua de 4352 m bajo en nivel del mar.

El pozo atravesó una secuencia sedimentaria continua de 422 m, desde el Mioceno temprano al Reciente (18.2-0 Ma). Estos sedimentos consisten básicamente de lodos (ooze) carbonatados y silíceos con variable contenido de cenizas volcánicas, sobre un basamento con intrusivos de gabro de piroxeno (Figura 6). La parte inferior presenta tres unidades sedimentarias con gran proporción biogénica, primero un ooze calcáreo con brechas (422.13-279.93 m), sobreyaciendo un ooze de nanofósiles silíceo (279.93-180.38 m) y finalmente un ooze de nanofósiles silíceo con algunos intervalos arcillosos (180.38-152.49 m). Le sobreyacen dos unidades con menor sedimentación biogénica, un intervalo de arcillas calcáreas (152.49-132.87 m) y otro de arcilla limosa con capas de

cenizas (132.87-84.43 m). Finalmente, la unidad superior está compuesta por 84.43 m de ooze de diatomeas con numerosas capas de cenizas (Shipboard Scientific Party, 1997).

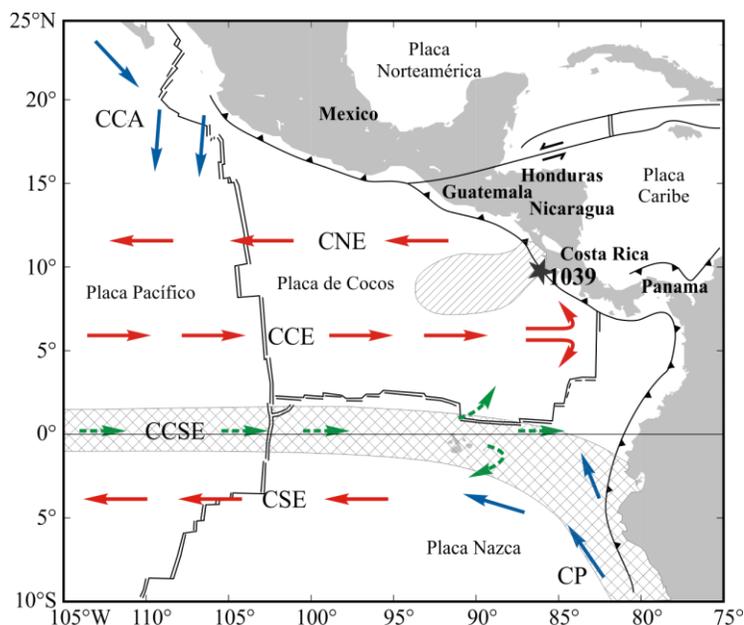


Figura 5. Localización del Site 1039 en el mapa tectónico y oceanográfico del Pacífico oriental. Las áreas rayadas señalan regiones de alta productividad biológica: Domo de Costa Rica, líneas inclinadas; Lengua fría del Pacífico oriental, cuadrícula. La convención para las corrientes oceánicas es: CCA: Corriente de California, CNE: Corriente Norecuatorial, CCE: Contracorriente Ecuatorial, CCSE: Contracorriente Subecuatorial, CSE: Corriente Surecuatorial. Las flechas rojas señalan corrientes cálidas, azules las frías, y verdes subsuperficiales.

El marco cronoestratigráfico del Site 1039 (Figura 7) fue realizado con base en los estudios paleomagnéticos y bioestratigráficos (diatomeas, foraminíferos y nanofósiles calcáreos) durante su perforación (Shipboard Scientific Party, 1997), y con el reporte de nanofósiles calcáreos (Muza, 2000). Otro pozo más profundo perforado luego por la ODP (Site 1253) se localizó a 1.4 km hacia el este del Site 1039. Esta cercanía permitió la correlación de ambas secuencias y de sus estudios cronoestratigráficos. Los estudios del Site 1253 incluyen paleomagnetismo (Shipboard Scientific Party, 2003), nanofósiles calcáreos (Muza, 2006), e isotopos de carbón y oxígeno (Strasser et al., 2006).

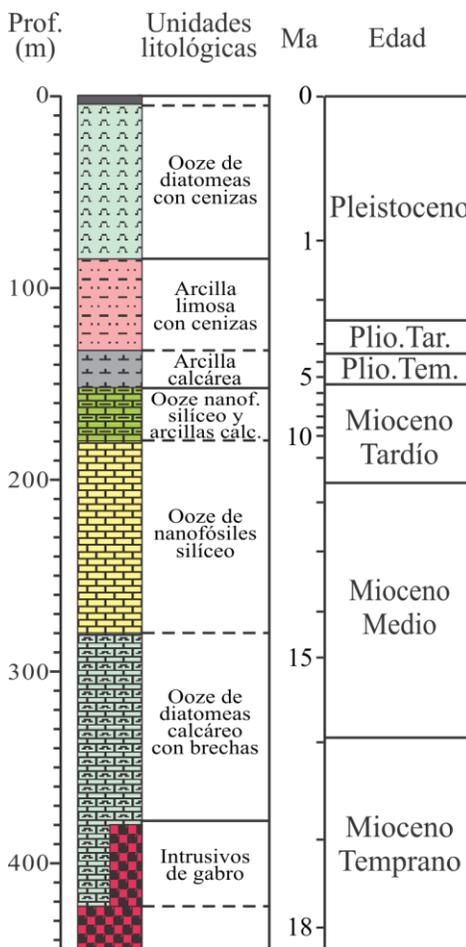


Figura 6. Columna litológica del Site 1039 (Shipboard Scientific Party, 1997). La profundidad está referida al fondo marino (m). La secuencia contiene 6 unidades litológicas depositadas en ambientes oceánicos.

Además de la información bioestratigráfica anterior, el porcentaje de carbonato cálcico (CaCO_3) y la materia orgánica total (TOC), obtenidos durante la perforación del Site 1039 (Shipboard Scientific Party, 1997), se emplearon como indicadores indirectos de la productividad biológica (Meyers, 1997).

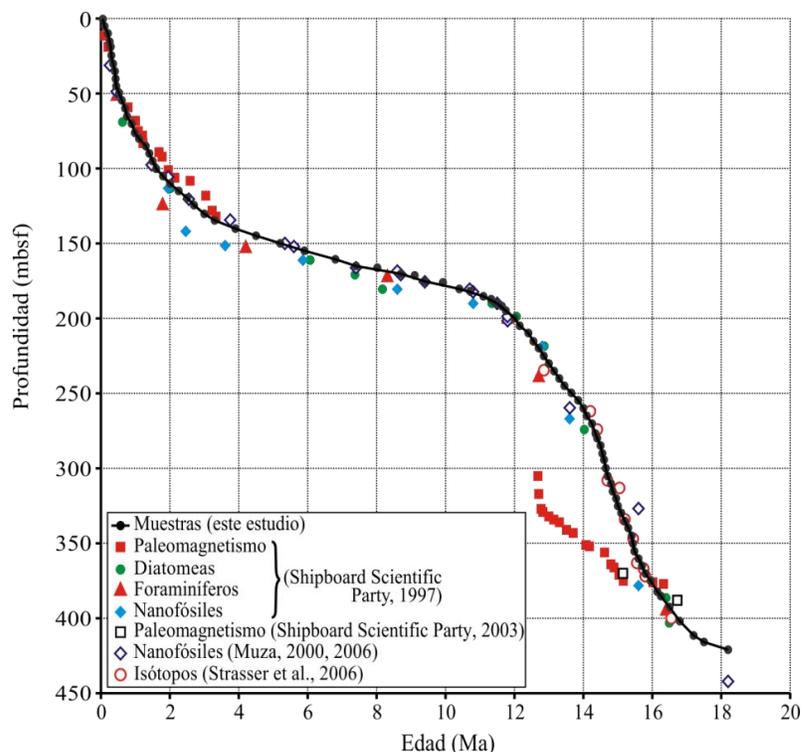


Figura 7. Gráfico de edad vs. profundidad, establecido a partir de la información cronoestratigráfico del Site 1039 y Site 1253. Los puntos negros señalan la edad consenso de las muestras estudiadas.

II.2.2. Deriva tectónica y subsidencia termal

El Site 1039 está localizado sobre la placa de Cocos, la cual se ha desplazando hacia el NE desde su formación en las dorsales del Pacífico Este y de Galápagos, para luego hundirse por la fosa Mesoamericana bajo la placa Caribe y Norteamérica. Durante este desplazamiento cambiaron las condiciones paleoceanográficas que influyeron en la productividad primaria de las aguas superficiales, y también se modificó la profundidad del piso oceánico sobre el cual se acumularon los sedimentos.

Para calcular el trayecto paleogeográfico seguido por el Site 1039 se empleó el método de Cox y Hart (1986) y los polos absolutos para la placa de Cocos establecidos por Pias y otros (1995). Este método evalúa el movimiento relativo de un punto sobre una corteza esférica en términos de velocidad angular, con base en la rotación alrededor de la

intersección de un eje con la corteza, denominado polo de rotación absoluto. Por otro lado, la profundidad del piso oceánico aumenta a medida que pierde calor como consecuencia de su tiempo de formación y el desplazamiento de la dorsal. Esta subsidencia termal puede ser estimada con el método de Parson y Sclater (1977), quienes proponen una relación lineal entre la profundidad del piso oceánico y la raíz cuadrada del tiempo de formación.

II.2.3. Procesamiento y análisis palinológico

Inicialmente fueron seleccionadas 83 muestras con intervalo de ~5 metros (Anexo 5). El peso de este material fue en promedio de 3.8 g, con variación entre 2.4 y 5.7 gr. Luego de análisis e interpretación de resultados, 6 muestras adicionales fueron procesadas para corroborar uno de los intervalos de baja recuperación de dinoquistes. Estas nuevas muestras tuvieron un peso entre 13.9 y 24.4, con promedio de 17.2 g. Los resultados de estas 6 muestras se analizó por separado, debido a la gran diferencia en la cantidad de material procesado que reportó mayor recuperación de dinoquistes y palinomorfos en general.

Todas las muestras fueron procesadas con el método palinológico convencional (Wood et al., 1996), con maceración en ácidos clorhídrico y fluorhídrico y posterior separación del material orgánico por medio de flotación en polytungstato de sodio (densidad 2.1). Esta última etapa se complementó con la ayuda del vidrio reloj para aumentar la concentración de dinoquistes. Todos los lavados fueron realizados sobre tamiz de 15 μm , para evitar pérdida de material. La etapa de oxidación del material se omitió para impedir el daño o destrucción de los quistes, en particular de peridinioideos (Dale, 1996; Marret, 1993). Antes del procesamiento, a cada muestra se le adicionó una tableta de esporas de licopodios, con un promedio de 18583 ± 764 esporas por tableta (batch 483216). El conteo de estas esporas en las láminas permiten el análisis cuantitativo de los palinomorfos encontrados (Stockmarr, 1971), y de esta manera se reportó los resultados en concentraciones por gramo de sedimento (/gr.sed). De acuerdo al material recuperado de las muestras, una a tres láminas fue montada con adhesivo Noa, analizadas en su totalidad con microscopio óptico de luz transmitida a 250x y 1000x, y contados todos los

palinomorfos observados y las esporas de licopodios. Como la cantidad de sedimento procesado en las 6 muestras adicionales fue mayor, así mismo fue la recuperación de palinomorfos, por lo que se analizaron dos láminas de cada muestra.

Los palinomorfos fueron identificados y separados en grandes grupos: quistes de dinoflagelados, otros palinomorfos marinos, palinomorfos continentales, y hongos. Los dinoquistes se identificaron en lo posible a nivel de especie, de acuerdo con la clasificación taxonómica de Fensome et al. (2008). Posteriormente los más abundantes se agruparon a nivel genérico para la presentación de los resultados. Algunas formas no definidas morfológicamente en la literatura son nombradas de manera informal. El grupo de otros palinomorfos marinos incluye diversos tipos de organismos que se identificaron a nivel de géneros morfológicos en: palinoforaminíferos, huevos de copépodos, *Leiosphaeridia*, *Cymatiosphaera*, *Pterospermella*, escolecodontes y acritarcas en general. Igualmente, la diferenciación morfológica de los palinomorfos continentales se realizó a nivel genérico, y fueron agrupados en polen (gametofitos de plantas con semilla), esporas (células reproductoras de plantas vasculares), y bisacados (polen de coníferas, usualmente transportados por vientos). Las esporas de hongos fueron agrupadas por separado, ya que pueden provenir de ambientes continentales y marinos (Aguilar, 1996; León et al., 2007); por ello no son incluidas en los análisis. Además de la anterior exclusión, los palinomorfos recientes de contaminación ambiental no fueron incluidos dentro de los resultados y los palinomorfos retrabajados, con rangos bioestratigráficos del Paleógeno o más viejos, son presentados de manera separada.

II.2.4. Análisis estadístico

Los resultados palinológicos fueron calculados en concentración de palinomorfos por gramo de sedimento (Stockmarr, 1971). Para esto se consideró los conteos observados al microscopio (#) de palinomorfos y esporas de licopodios con relación al total de esporas de licopodios adicionadas a la cantidad de muestra procesada, de acuerdo a:

$$\text{Concentración} = \frac{\# \text{ total de licopodios} * \# \text{ de palinomorfos observados}}{\# \text{ licopodios observados} * \text{ peso muestra}}$$

Con el anterior procedimiento, los resultados palinológicos se presentan en abundancia o concentración absoluta de los diferentes grupos: dinoquistes, palinomorfos marinos, polen y esporas, y polen de bisacados. También se incluyen los resultados de estos grupos en concentraciones relativas, expresada en porcentaje (%), con relación al total de palinomorfos (excepto aquellos pertenecientes a fungi, retrabajo y contaminación).

Para la asociación de dinoquistes, los géneros más abundantes y representativos (7 géneros) fueron expresados en concentraciones relativas (%) con relación al total de dinoquistes. Estos siete taxa son empleados durante la identificación de los intervalos palinológicos y para la interpretación de los resultados. La riqueza de los dinoquistes se calculó con el método de rarefacción usando el programa Primer v.5.2.4., para una submuestra de 50 quistes /gr.sed [E(50)], con el objeto de remover estadísticamente los problemas en la heterogeneidad de la recuperación de palinomorfos.

Con el objeto de comparar los resultados palinológicos y los otros indicadores indirectos de productividad utilizados, se construyeron índices empleando los reportes de nanofósiles calcáreos (Muza, 2000) y diatomeas (White, 2000). Estos índices son definidos como:

$$Index = \frac{(ab * div)}{abm}$$

donde *ab* es la abundancia reportada en términos cualitativos, *div* es la riqueza cuantitativa, y *abm* es la abundancia máxima. Similarmente, el índice de dinoquistes emplea valores cuantitativos.

Para determinar las diferencias estadísticas entre los intervalos identificados se utilizó el programa Statistica v. 7.1 con una prueba Anova no paramétrica Kruskal-Wallis y el análisis posterior de la mediana, con un nivel de significancia de 0.05 y 4 grados de libertad.

II.3. Resultados

II.3.1. Trayectoria paleogeográfica

El piso oceánico que subyace el Site 1039 fue formado hace ~23 Ma en el cron de anomalía magnética 6B1 (MacMillan et al., 2004), pero la edad más antigua de los sedimentos perforados es 18.2 Ma. La paleoposición estimada para el Site 1039 indica un desplazamiento de ~1700 km hacia el noreste, y una subsidencia termal del piso oceánica hasta ~3550 mbnm (Figura 8, Tabla 1).

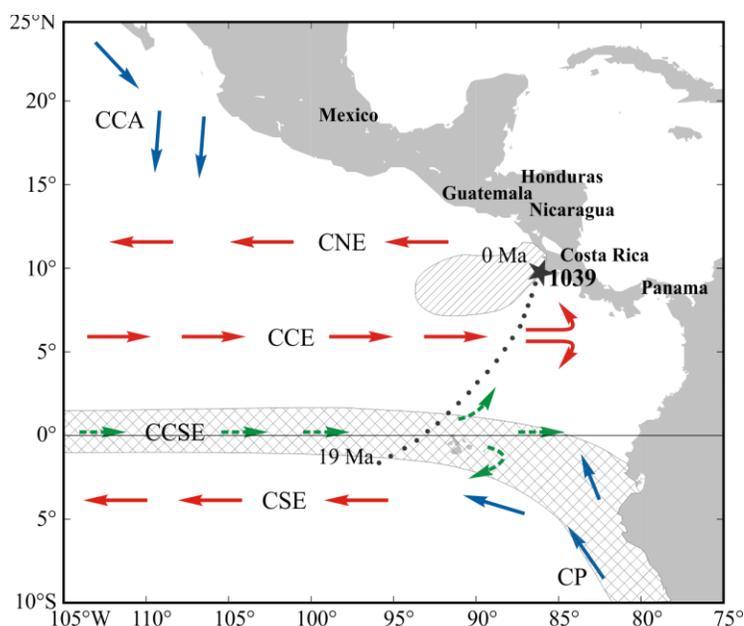


Figura 8. Deriva tectónica estimada para el Site 1039 durante los últimos 19 Ma en el marco tectónico y oceanográfico moderno. La trayectoria del Site 1039 es señalada por puntos negros en intervalos de 1 Ma. Las áreas rayadas señalan regiones de alta productividad biológica: Domo de Costa Rica, líneas inclinadas; Lengua fría del Pacífico oriental, cuadrícula. La convención para las corrientes oceánicas es: CCA: Corriente de California, CNE: Corriente Norecuatorial, CCE: Contracorriente Ecuatorial, CCSE: Contracorriente Subecuatorial, CSE: Corriente Surecuatorial. Las flechas rojas señalan corrientes cálidas, azules las frías, y verdes subsuperficiales.

Tabla 1. Coordenadas paleogeográficas estimadas para el Site 1039 con intervalos de 1 Ma, distancia entre cada locación (km) y profundidad del piso oceánico bajo el nivel de mar (mbnm). La paleoderiva fue calculada con el método de Cox y Hart (1986) y la subsidencia según Parson y Sclater (1977).

Ma	Coordenadas		Distancia (km)	Profundidad (mbnm)
0	9.64	86.20	0	4026
1	9.01	86.39	73.69	3985
2	8.38	86.60	73.72	3943
3	7.75	86.82	73.74	3900
4	7.13	87.05	73.76	3856
5	6.51	87.30	73.78	3810
6	5.81	87.76	93.31	3762
7	5.12	88.24	93.39	3712
8	4.45	88.75	93.46	3661
9	3.80	89.28	93.54	3607
10	3.16	89.83	93.62	3550
11	2.54	90.40	93.68	3490
12	1.94	90.98	93.75	3426
13	1.35	91.59	93.82	3357
14	0.79	92.22	93.88	3283
15	0.25	92.87	93.94	3200
16	-0.28	93.53	93.99	3106
17	-0.78	94.21	94.04	2995
18	-1.26	94.91	94.08	2850
19	-1.71	95.62	94.12	2500

II.3.2. Asociación de grupos de palinomorfos

Las 83 muestras iniciales tuvieron una moderada recuperación de palinomorfos, solo dos carecieron de dinoquistes (59.85-59.86 y 170.15-170.16 m). Estas muestras tuvieron un promedio de 838 palinomorfos /gr.sed, principalmente de proveniencia marina, y de estos 114 especímenes son quistes de dinoflagelados, con una notoria disminución en el Mioceno tardío (Figura 9). La concentración de los palinomorfos continentales es baja, como usualmente ocurre en sedimentos oceánicos, pero con presencia en la mayoría de las muestras. Después del Plioceno tardío la abundancia de los palinomorfos continentales y

polen de bisacados abunda notablemente, igualmente otros palinomorfos marinos. Para una rápida evaluación de la recuperación obtenida, la Figura 9 incluye también los conteos de los palinomorfos. Los resultados obtenidos son presentados en concentración de palinomorfos /gr.sed.

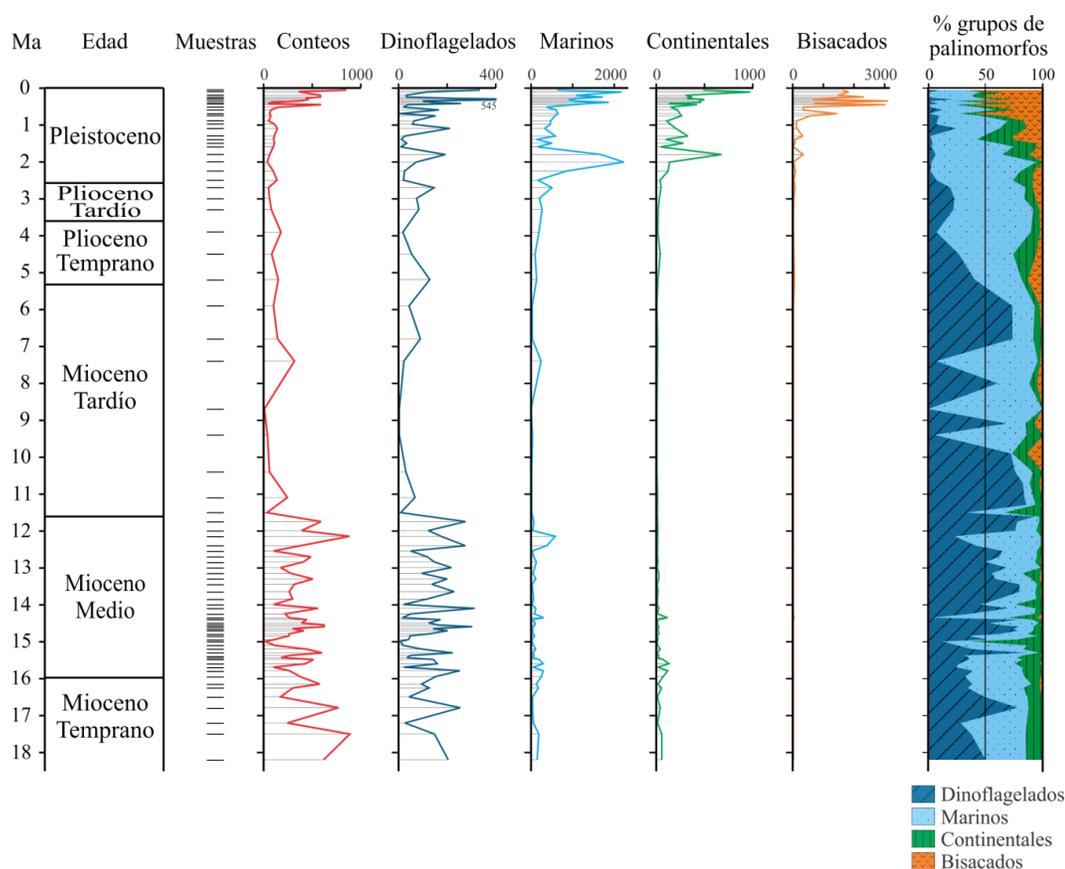


Figura 9. Conteos totales y concentración absoluta y relativa (en porcentaje %) de los grupos de palinomorfos. Las líneas cortas señalan las 83 muestras iniciales, indicadas dentro de las curvas por líneas delgadas.

La recuperación de 114 dinoquistes en promedio es buena, considerando la pequeña cantidad de sedimento procesada (~ 3.8 g) y su proveniencia de océano profundo. En estos ambientes es común valores tan bajos como 10^1 - 10^0 quistes/cm²año (Rochon y de Vernal, 1994), o $<10^2$ quistes/cm³ (Marret y de Vernal, 1997), lo cual equivale aproximadamente 50 quistes /gr.sed (cm³ ≈ 2 g). Además de la relativa buena recuperación, la asociación de

dinoquistes es muy diversa, con una riqueza total de 97 taxa, incluyendo algunas especies no reportadas anteriormente y pocos taxa identificados a nivel genérico. Adicionalmente se encontró 15 taxa de dinoquistes retrabajados. En el anexo 1 se encuentra el listado taxonómico de dinoquistes y las microfotografías de algunos de ellos en el anexo 3.

La asociación de dinoquistes es dominada por géneros fotosintéticos del orden Gonyaulacales (Figura 10). Los géneros *Batiacasphaera*, *Impagidinium*, *Nematosphaeropsis*, *Spiniferites*, *Operculodinium*, *Polysphaeridium* y *Selenopemphix* representan casi la asociación completa en la mayoría de las muestras, con un promedio combinado de 87%. *Batiacasphaera minuta* es el quiste más abundante durante el Mioceno. *Impagidinium patulum* e *I. aff. victorianum* tienen una ocurrencia regular a través del Mioceno y Plioceno, pero *I. japonicum*, *I. dispertitum*, e *I. aculeatum* son predominantes durante el Pleistoceno. *Nematosphaeropsis* está presente en la mayoría de las muestras es representada por *N. lemniscata* y *N. labyrinthus*, mientras que *Spiniferites* es representado por varias especies, con *S. ramosus* y *S. mirabilis* más comunes. *Selenopemphix* es el taxa heterotrófico más abundante, representado principalmente por *S. nephroides* con abundancia relativa en el Plioceno tardío-Pleistoceno.

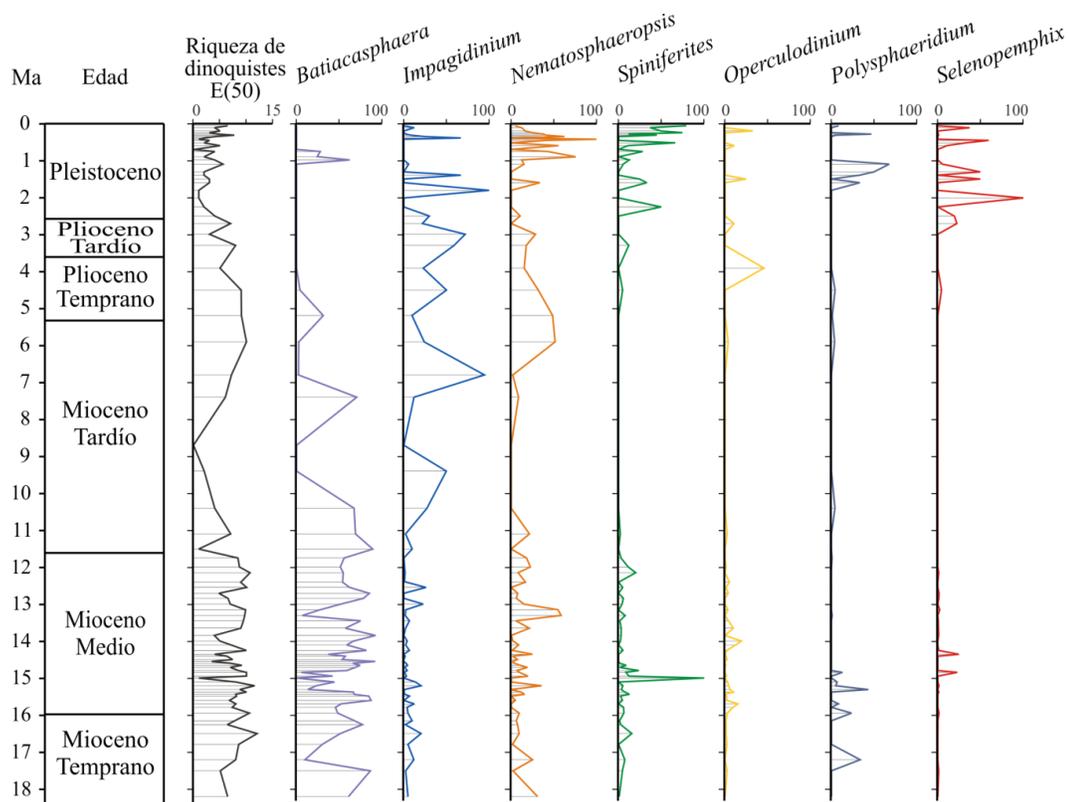


Figura 10. Riqueza de dinofosiles [E(50)] y concentración relativa de los géneros más abundantes. Las líneas delgadas dentro de las curvas señalan la posición de las muestras. Sólo *Selenopemphix* pertenece a los dinofosiles heterotrófico.

Las 6 muestras adicionales presentaron una recuperación promedio de 817 palinomorfos /gr.sed; con promedio de dinofosiles de 714 quistes /gr.sed, con máximo de 2068 quistes /gr.sed en el Mioceno medio-tardío y mínimo de 24 quistes /gr.sed hacia el final del Mioceno tardío (Figura 11). La recuperación de palinomorfos y de dinofosiles es muy buena, a pesar de incluir la parte de baja recuperación, en las muestras iniciales con promedio de 31 palinomorfos /gr.sed.

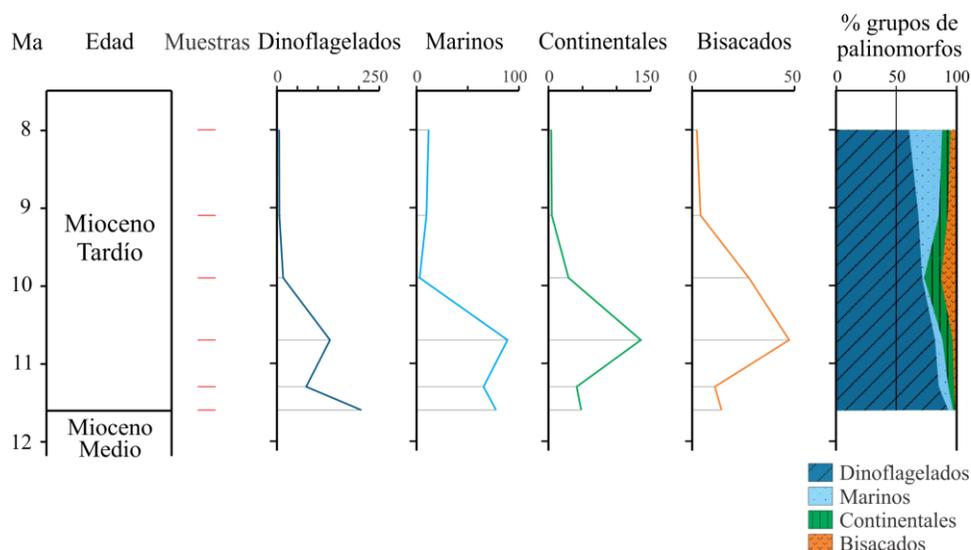


Figura 11. Concentración absoluta y relativa de grupos de palinóforos de las 6 muestras adicionales (Líneas rojas cortas).

II.3.3. Intervalos palinológicos

Con base en la abundancia y proporción de los grupos de palinóforos y los cambios en la asociación de dinoquistes observados en las muestras, cinco intervalos palinológicos fueron diferenciados (Figura 12). En la descripción de estos intervalos se incluyó la riqueza total de especies, no significativamente diferente de la riqueza estimada anteriormente con rarefacción (Figura 10). Estos intervalos palinológicos son descritos en orden estratigráfico, indicando su profundidad (m) y la correspondiente edad (Ma).

II.3.3.1. Intervalo de *Batiacasphaera* (420.95-182.7 m, ~18.2-10.7 Ma): Caracterizado por el predominio de dinoquistes, en particular por *Batiacasphaera*. Este intervalo contiene una moderada concentración de palinóforos marinos (en promedio 103 especímenes /gr.sed) y algunos palinóforos continentales (promedio 26 granos /gr.sed). El grupo de dinoquistes alcanza casi la mitad de la abundancia total, 130 quistes /gr.sed en promedio, con un máximo de 311 quistes /gr.sed, y una riqueza promedio de 11 que alcanza un máximo de 18 especies. El dinoquistes más abundante en el intervalo es

Batiacasphaera, un taxa gonyaulacoideo esférico proximado, representado principalmente por *B. minuta*, con menor presencia de *B. edwardsiae*, *B. sphaerica* y otras formas no descritas. Algunos taxa peridinioideos, específicamente *Paleocystodinium golzowense* y *Selenopemphix nephroides*, están presentes entre las profundidades 315.25 y 264.95 m, correspondiente a una edad ~15-14 Ma.

II.3.3.2. Intervalo de primera disminución marina (180.25-167.14 m, ~10.4-8.0 Ma):

Caracterizado por un drástico decrecimiento en la recuperación de los palinomorfos marinos y continentales, solo 21 especímenes /gr.sed en promedio. Los dinoflagelados son el grupo más abundante, con 9 quistes /gr.sed y riqueza de solo 4 especies. De estas especies, *Batiacasphaera minuta* continua siendo la más abundante, seguida de *Impagidinium patulum* e *I. paradoxum*, pequeñas cantidades de *Operculodinium janduchenei*, *Nematosphaeropsis lemniscata* y *N. labyrinthus*. Este intervalo no contiene dinoquistes de peridinioideos.

II.3.3.3. Intervalo de *Impagidinium-Nematosphaeropsis* (164.94-144.85 m, ~7.4-4.5 Ma):

Durante este intervalo se observa una recuperación moderada, con 193 palinomorfos /gr.sed, de los cuales 66 son dinoquistes (Figura 9). La riqueza de los dinoquistes aumenta hasta un promedio de 9 especies por muestra y hay un cambio importante en la asociación de dinoquistes. Durante este cambio hay una disminución gradual de *Batiacasphaera*, que finalmente desaparece a ~4.5 Ma, y el remplazo por el incremento de otras especies, primero *Impagidinium* y luego *Nematosphaeropsis*. La recuperación de palinomorfos continentales también aumenta hacia el final del intervalo, alcanzando 38 granos /gr.sed, y el polen de bisacados un máximo de 40 granos /gr.sed.

II.3.3.4. Intervalo de segunda disminución marina (140.05-119.65 m, ~3.9-2.5 Ma):

Este intervalo tiene un leve aumento de los palinomorfos respecto al anterior (385 palynomorfos /gr.sed), con promedio de dinoquistes de 67 quistes /gr.sed. La riqueza

promedio de dinoquistes disminuye de 9 a 5 taxa en promedio (Figura 10). *Impagidinium*, *Nematosphaeropsis* y *Operculodinium* continúan presentes, cuando *Spiniferites* y *Selenopemphix* incrementan levemente.

II.3.3.5. Intervalo de *Spiniferites-Selenopemphix* (114.85-0.23 m, ~2.25-0.05 Ma):

Durante este intervalo hay gran incremento en la recuperación de palinomorfos (Figura 9), con promedio de 2273 especímenes /gr.sed. Aumenta la abundancia de bisacados, alcanzando un máximo de 3131 granos /gr.sed (promedio de 909 granos /gr.sed). Los dinoquistes de *Nematosphaeropsis*, *Spiniferites* y *Selenopemphix* tienen presencia simultánea y regular, con irregular aparición de *Impagidinium*, *Operculodinium* y *Polysphaeridium*. La riqueza de dinoquistes es variable, con promedio de solo 3 especies, alcanzando un máximo de 10 especies. La presencia de *Batiacasphaera* en tres consecutivas muestras del Pleistoceno, 76.06, 70.05 y 65.05 m (5, 1 y 2 especímenes respectivamente) es interpretada como retrabajo.

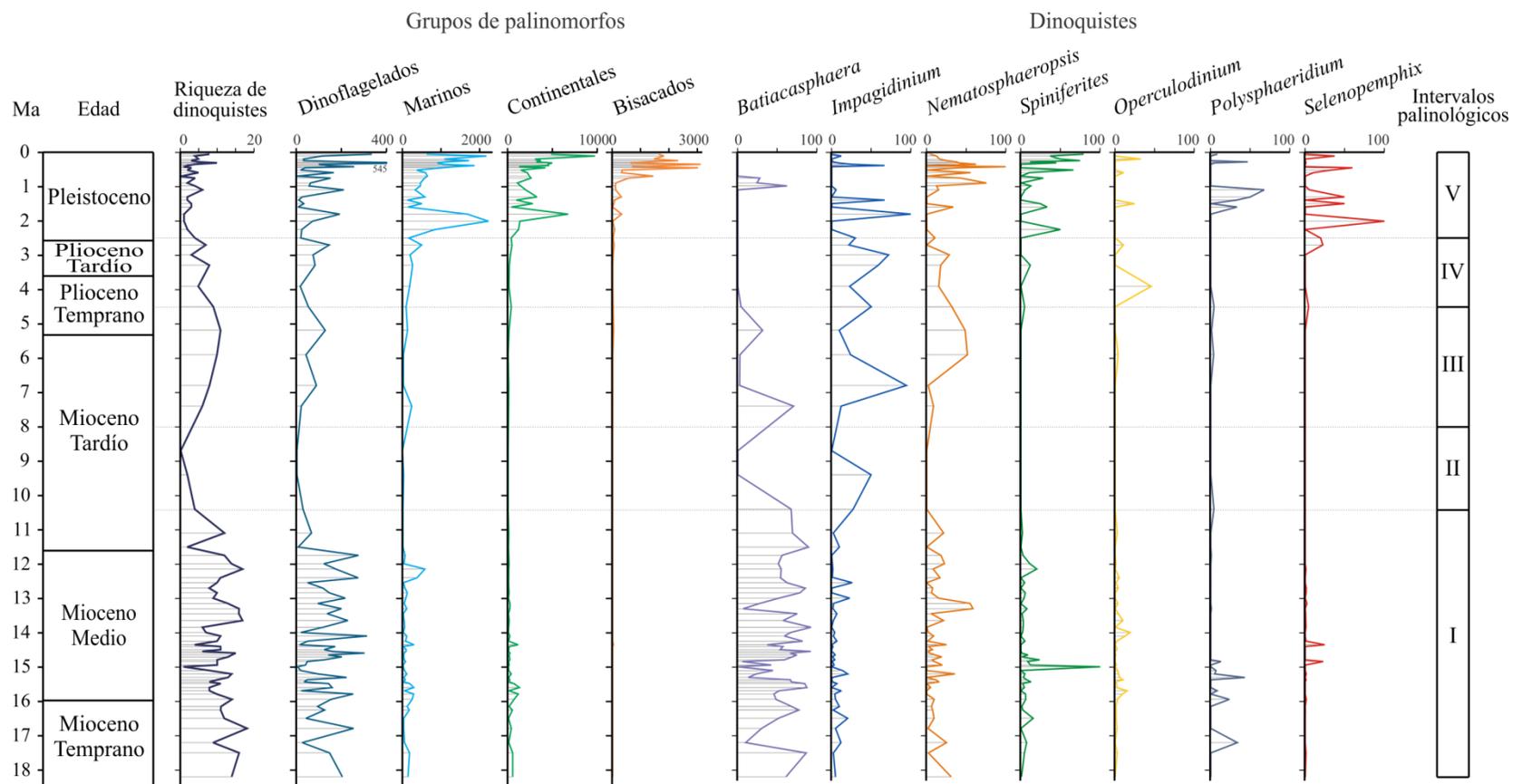


Figura 12. Riqueza completa de dinofosilos y abundancia relativa de los grupos de palinomorfos y algunos taxa de dinofosilos en los intervalos palinológicos. Las líneas delgadas dentro de las curvas señalan la posición de las muestras.

II.3.4. Bioestratigrafía de dinoquistes

La mayoría de las especies de dinoquistes identificadas en las muestras del Site 1039 tienen un rango bioestratigráfico amplio, pocas especies tienen un rango consistente con el marco cronoestratigráfico empleado. El intervalo Mioceno temprano (420.95-383.38 m) contiene la primera presencia en orden estratigráfico de *Cerebrocysta poulsenii* (18.4-10.8 Ma, de acuerdo a de Verteuil y Norris, 1996), y de *Batiacasphaera sphaerica* (23.03-11.2 Ma, según Edwards, 1986, y Head et al., 1989). También el intervalo Mioceno medio (374.94-194.85 m) tiene la primera presencia de *Amiculosphaera umbracula* a 249.55-249.56 m (14-3.5 Ma, Williams et al., 1993), y en la profundidad 244.85-244.86 aparece *Ataxiodinium choane* (16-11.6 Ma, de acuerdo con Strauss y Lund, 1992).

El rango bioestratigráfico de *Batiacasphaera minuta* se extiende del Mioceno tardío (Bujak y Matsuoka, 1986, Williams et al., 1993) hasta el Plioceno tardío (Matsuoka et al. 1987; Louwey y Laga, 1998; de Vernal y Mudie, 1989, De Schepper y Head, 2008). La presencia en muestras del Pleistoceno (76.06 y 65.05 m, Figura 10), esta fuera de su rango bioestratigráfico documentado.

Los taxa con rango bioestratigráfico por fuera de la extensión cronobioestratigráfica documentada son reportados como retrabajo. Los dinoquistes retrabajados son:

<i>Cassiculosphaeridia reticulata</i>	<i>Lejeunecysta granosa</i>	<i>Dapsilidinium</i> sp.
<i>Hapsocysta</i> cf. <i>peridictya</i>	<i>Mendicodinium reticulatum</i>	<i>Dissilidinium</i> sp.
<i>Ynezidinium brevisulcatum</i>	<i>Operculodinium</i> cf. <i>minutum</i>	<i>Microdinium ornatum</i> ?
<i>Polysphaeridium congregatum</i>	<i>Biconidinium longuissimum</i> ?	<i>Litosphaeridium</i> sp.?
<i>Spiniferites ramosus</i> var. <i>granomembranacea</i>		<i>Xiphophoridium</i> sp.?

II.3.5. Resultados estadísticos

La mayor parte de los resultados palinológicos no cumplen con normalidad, por ello se empleó la prueba Anova Kruskal-Wallis no paramétrica, con valor crítico p de 0.05 para señalar diferencias estadísticas significativas de cada variable para los cinco intervalos palinológicos descritos (valores de $p < 0.05$). Los resultados *post hoc* de la prueba de la mediana, prueba menos robusta, señalan que la concentración relativa de palinomorfos

marinos y continentales no presentan diferencias significativas (Figura 13, Tabla 2), lo que implica que la mediana de su concentración en todos los intervalos es estadísticamente uniforme. En cambio, los dinoquistes tienen mayor ocurrencia que la esperada en el intervalo 1, y el polen de bisacados en el intervalo 5; estos resultados son consistentes con nuestros datos, ya que la abundancia de dinoquistes durante el Mioceno temprano-medio fue superior, considerando su ambiente oceánico profundo, en comparación con los otros intervalos, incluyendo la acumulación en cercanías del continente.

Tabla 2. Prueba Anova Kruskal-Wallis y de la mediana para comparar la diferencia de los grupos de palinomorfos entre los intervalos palinológicos. H y χ^2 son los estadísticos de prueba con 4 grados de libertad para 83 casos, * $p < 0.05$ no presentan diferencias estadísticas significativas.

Agrupación	Variable	Kruskal-Wallis		Mediana	
		H	p	χ^2	p
Palinomorfos	Dinoquistes	49.7046	0.0000	46.5715	0.0000
	Marinos	14.5524	0.0057	6.4715	*0.1666
	Continentales	11.0333	0.0262	6.6759	*0.1540
	Bisacados	54.3874	0.0000	47.0049	0.0000

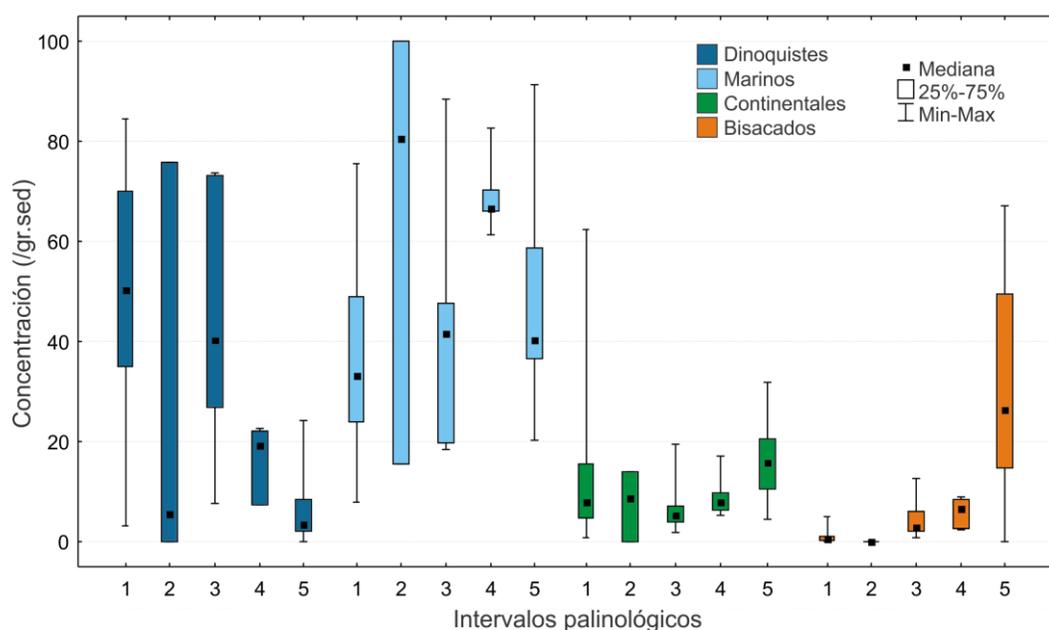


Figura 13. Prueba de la mediana para los grupos de palinomorfos en los cinco intervalos palinológicos identificados en este estudio. Los dinoquistes y los bisacados tienen diferencias significativas en la mediana de los cinco intervalos.

Una prueba similar se realizó con los taxa de dinoquistes más abundantes. La prueba Kruskal-Wallis y de la mediana señala que hay diferencias significativas en la concentración relativa de los dinoquistes, excepto para *Nematosphaeropsis*, *Spiniferites*, *Polysphaeridium* y *Selenopemphix* (Figura 14, Tabla 3). Con esto se observa estadísticamente que la presencia relativa de estos cuatro dinoquistes es similar a través de los cinco intervalos.

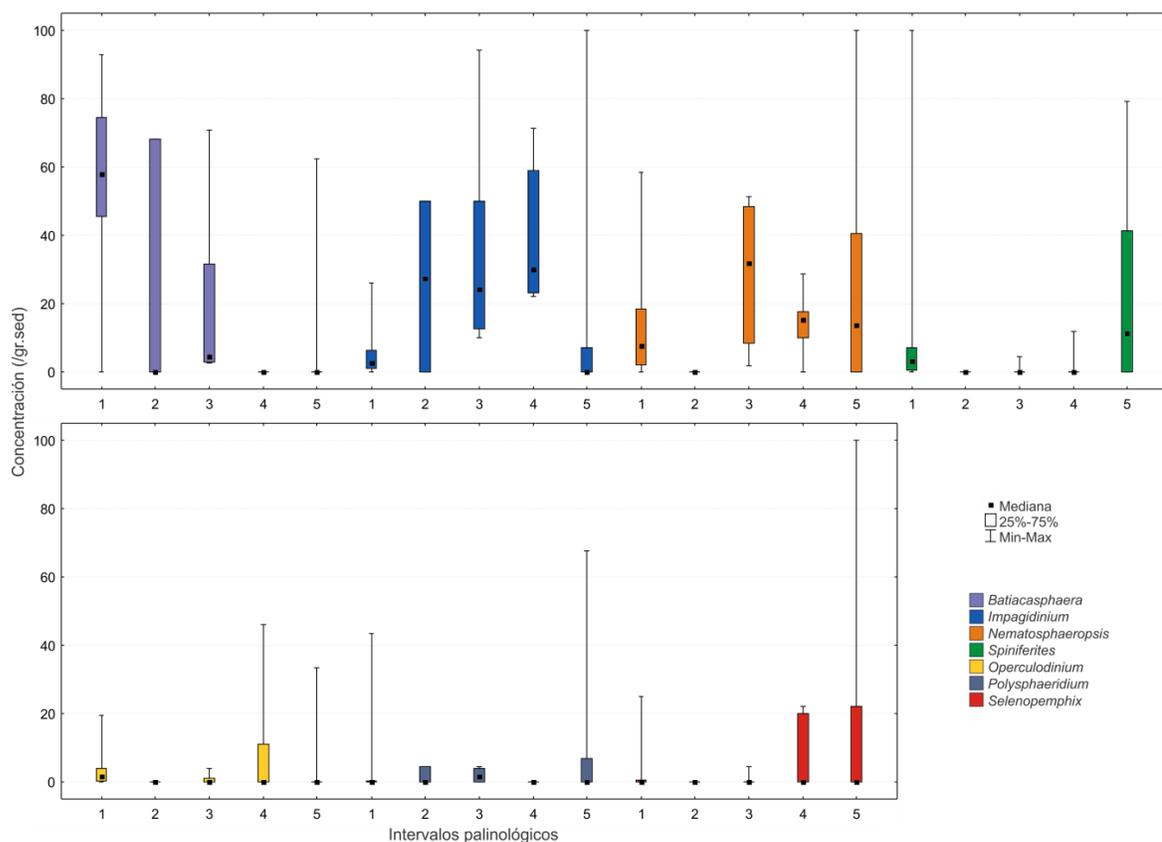


Figura 14. Prueba de la mediana para los dinoquistes más abundantes. Los taxa con diferencias significativas en la mediana son *Batiacasphaera*, *Impagidinium* y *Operculodinium*.

Tabla 3. Prueba Anova Kruskal-Wallis y mediana para comparar algunos dinoquistes en los intervalos palinológicos. H y χ^2 son los estadísticos de prueba con 4 grados de libertad para 83 casos, * $p < 0.05$ no presentan diferencias estadísticas significativas.

Agrupación	Variable	Kruskal-Wallis		Mediana	
		H	p	χ^2	p
Dinoquiste	<i>Batiacasphaera</i>	50.4256	0.0000	46.8600	0.0000
	<i>Impagidinium</i>	22.8826	0.0001	13.3377	0.0097
	<i>Nematosphaeropsis</i>	8.2129	*0.0841	6.4382	*0.1687
	<i>Spiniferites</i>	12.3720	0.0148	7.6035	*0.1072
	<i>Operculodinium</i>	16.8056	0.0021	22.7536	0.0001
	<i>Polysphaeridium</i>	3.7351	*0.4430	4.4231	*0.3518
	<i>Selenopemphix</i>	3.1939	*0.5259	2.3099	*0.6790

II.3.6. Indicadores indirectos de paleoproduktividad

Los índices construidos con la información de palinomorfos, nannofósiles calcáreos y diatomeas, junto con la información de porcentaje de CaCO_3 y TOC, permiten diferenciar cambios en los intervalos palinológicos definidos (Figura 15). El Intervalo de *Batiacasphaera* (I) presenta el mayor % CaCO_3 y de índices de dinoquistes y diatomeas. El índice de %TOC es relativamente bajo, excepto a ~15 Ma, y el índice de nanofósiles alcanza el máximo ~12 Ma. Durante el Intervalo de Primera Disminución Marina (II), todos los índices disminuyen, para aumentar posteriormente durante el Intervalo de *Impagidinium-Nematosphaeropsis* (III). A partir de este intervalo, el %TOC aumenta continuamente hasta el final. El Intervalo de Segunda Disminución Marina (IV) es principalmente indicado por la ausencia en el índice de diatomeas y levemente por dinoquistes. Los índices de % CaCO_3 y nanofósiles disminuyen abruptamente a partir de este intervalo hasta ser mínimos en el Intervalo de *Spiniferites-Selenopemphix* (V). En este intervalo más reciente, los índices de dinoquistes, %TOC y diatomeas aumentan significativamente.

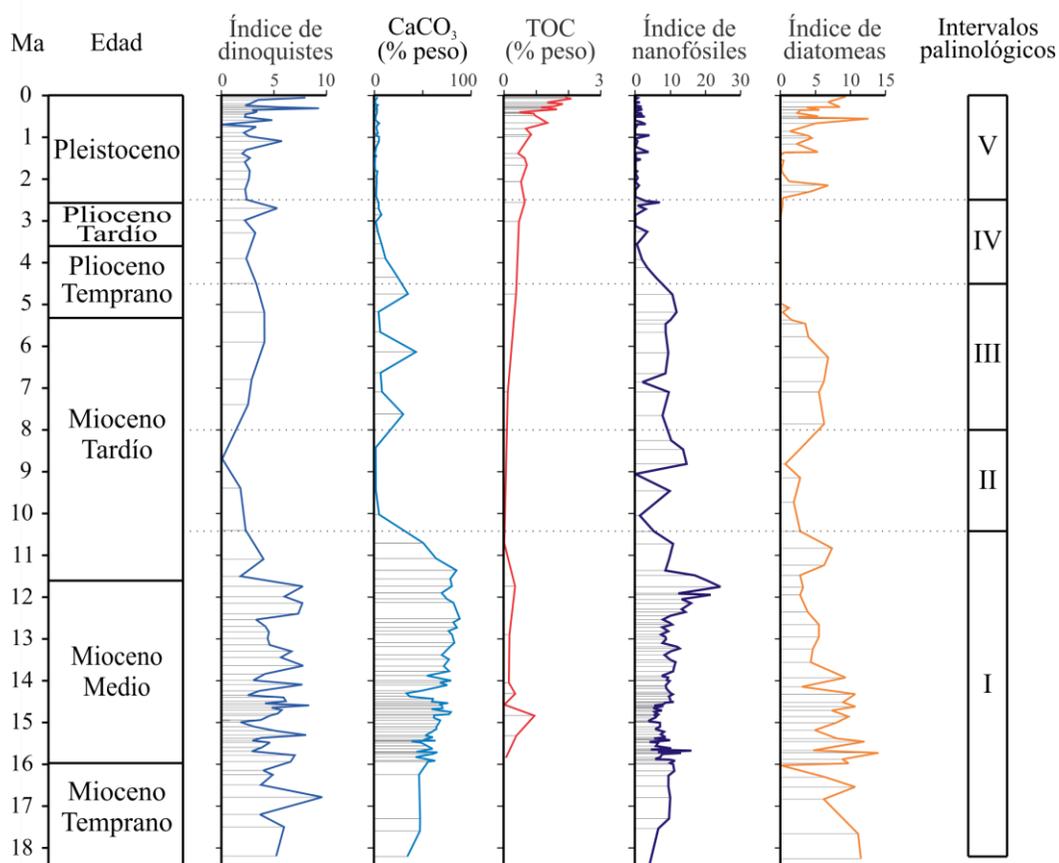


Figura 15. Índices de dinofosforos, nanofosforos calcáreos, diatomeas y contenido de CaCO_3 y TOC, con los intervalos palinológicos.

II.4. Discusión

II.4.1. Paleogeografía del Site 1039 durante el Neógeno y Cuaternario

El trayecto paleogeográfico definido para el Site 1039 permite considerar las diferentes condiciones paleogeográficas, y con ello los cambios en la productividad primaria durante la depositación de los sedimentos y los dinofosforos. Suponiendo condiciones oceanográficas como las actualmente encontradas en el Pacífico ecuatorial oriental, hace ~19 Ma el área del Site 1039 se encontró cerca del Ecuador, dentro de la zona de alta productividad biológica con la influencia de la lengua fría del Pacífico y a los ~ 15 Ma en cercanías de la plataforma de Galápagos (Figura 8). El área del Site 1039 continuó su

deriva hacia el NE, y entre 7 y 6 Ma atravesó el centro de la zona de convergencia intertropical (ZCIT). Actualmente el centro de esta zona se encuentra $\sim 5^{\circ}\text{N}$, en la misma posición que la contracorriente Ecuatorial y Subecuatorial que transporta aguas más cálidas provenientes desde el Pacífico occidental (Toggweiler et al., 1991; Pennington et al., 2006). Debido a que los vientos no son tan fuertes en el centro de la ZCIT como en sus bordes (Hovan, 1995), la profundidad de la termoclina aumenta y disminuyen las surgencias. Luego de ~ 5 Ma el área del Site 1039 entró en la actual zona oligotrófica del Pacífico oriental para finalmente estar en la zona de influencia del Domo de Costa Rica en los últimos 3 Ma (Pennington et al., 2006).

Como se observa en esta construcción, aun considerando condiciones oceanográficas como las actuales, la deriva tectónica del área del Site 1039 determina en gran medida las características de productividad de sus aguas superficiales. Pero el patrón de corrientes del Pacífico oriental ha variado durante el Neógeno, principalmente debido al cierre del Istmo de Panamá como se discutió anteriormente. Además la posición e intensidad de la ZCIT ha cambiado durante el Neógeno, y los vientos tienen estrecha relación con las surgencias y la productividad registrada en el sedimento (Hovan, 1995). La presencia de casquete polar en la Antártida desde el Paleógeno tardío (~ 35 Ma), forzó el desplazamiento de una fortalecida ZCIT hacia el norte, así durante el Oligoceno y comienzos del Mioceno (~ 25 - 10 Ma), se encontraba aproximadamente en 15° - 20° N (Rea, 1994). Con el inicio del enfriamiento en el Ártico, la ZCIT comenzó a moverse hacia el sur, con un gran aumento de intensidad a los 9 Ma (Rea, 1994), para encontrarse en $\sim 10^{\circ}\text{N}$ a los 8 Ma (Hovan, 1995). La posición actual de la ZCIT de $\sim 5^{\circ}\text{N}$ se alcanzó hace 5-4 Ma, con un breve retorno al norte hace 3 Ma (Hovan, 1995).

Por otro lado, la estimación de la subsidencia termal indica que aproximadamente a los 6 Ma el hundimiento del piso oceánico alcanzó profundidades mayores que la lisoclina (Tabla 1), por ello cambió la acumulación de sedimentos con la disminución de componentes biogénicos carbonatados y un incremento en el contenido de arcillas (Figura 6). La depositación de arcillas con preservación de la fracción silíceo continuó hasta cerca del continente, cuando se incrementó nuevamente el aporte biogénico, pero solo

la porción silíceas de diatomeas fue preservada debido a la profundidad alcanzada por el piso oceánico del Site 1039.

II.4.2. Eventos regionales del Pacífico ecuatorial oriental y su influencia en la productividad de dinoflagelados

Los resultados palinológicos fueron complementados con los indicadores indirectos de productividad primaria, como los índices de nanofósiles calcáreos y diatomeas, junto con el porcentaje de CaCO_3 y TOC (Figura 15). La información obtenida es relacionada con cambios en la paleoproduktividad primaria, originados por la deriva tectónica del Site 1039, su cruce por la ZCIT, y la modificación en el patrón de corrientes y masas de agua del Pacífico ecuatorial oriental, debido principalmente por el progresivo cierre del Istmo de Panamá. La reconstrucción de la situación paleogeográfica y paleoceanográfica en cada uno de los intervalos identificados se encuentra compilada en la Figura 16.

Los eventos característicos de dinoquistes son comparados con el registro de isotopos de oxígeno de océano profundo (Zachos et al., 2008), considerando que las asociaciones de dinoquistes más ricas se relacionan con las etapas interglaciales (cálidas), mientras que baja riqueza corresponde a episodios glaciales (frías), como ha sido reportados para el mar Labrador (de Vernal y Mudie, 1989). Esto explica la gran riqueza encontrada durante el Mioceno temprano. Todos los eventos son compilados en la Figura 17. La interpretación de los intervalos palinológicos de este estudio se describen en orden cronoestratigráfico, comenzando por el intervalo más antiguo.

II.4.2.1. Pre-cierre del Istmo de Panamá (Mioceno temprano-medio: 18.2-10.4 Ma)

La asociación palinológica de este intervalo es dominada por taxa marinos (Figura 9) y una gran riqueza de dinoquistes (Figura 10). La asociación de dinoquistes tiene alta abundancia y diversidad de *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis*, los cuales han sido usualmente descritos en ambientes sedimentarios oceánicos (Wall et al., 1977; Harland, 1983;

Brinkhuis, 1994; Rochon et al., 1999; Prost y Brinkhuis, 2005; Pospelova et al., 2008). Pero el taxa dominante de la asociación es *Batiacasphaera*, principalmente *B. minuta*, alcanzando más del 50% de todos los dinoquistes (Figura 10).

Batiacasphaera es comúnmente reportada en estratos del Mioceno, pero sin ser relacionada con un ambiente específico (Manum et al., 1989; Matsuoka et al., 1987; Louwye y Laga, 1998), o considerada como taxa característico de costa afuera (Pross y Brinkhuis, 2005). Además, por la similitud encontrada en la distribución y abundancia de *Batiacasphaera* con *Impagidinium*, *Batiacasphaera* tiene una clara preferencia ambiental oceánica o costa afuera en este estudio. Sedimentos del Mioceno con alta abundancia de *Batiacasphaera* han sido reportados para Azerbaijan, con icnofauna indicativa de aguas estratificadas con entradas a la capa superficial de aguas más frescas (Popov et al., 2008). Un mecanismo similar ha sido considerado para explicar la abundancia de laminaciones de diatomeas mono-específicas en el Pacífico oriental durante el Mioceno temprano-medio, donde frentes zonales de aguas frías descienden bajo aguas más cálidas (Kemp et al., 1995).

De acuerdo con lo anterior, la abundancia de *Baticasphaera* (Figura 10), diatomeas (Figura 15) y el considerable espesor de sedimentación biogénica calcárea (~254 m, figura 6) es consistente con mares cálidos estratificados durante el Mioceno temprano-medio (Lyle et al., 2008), con entradas de aguas frías y ricas en nutrientes provenientes de la glaciación Antártica (Kennett et al., 1985; Holbourn et al., 2005). La alta temperatura superficial del mar también explica la poca presencia de taxa peridinioideos encontrados en las muestras del Site 1039 durante este intervalo (Figura 10). Los peridinioideos han sido asociados a baja temperatura de la superficie del mar (Lenoir y Hart, 1988; Marret y Zonneveld, 2003), aunque también su abundancia se ha relacionado con la proximidad de la línea de costa (Wrenn y Kokinos, 1986), la cual estaba lejos del Site 1039.

La posición paleogeográfica estimada del Site 1039 señala que el área se movió cerca de 750 km a través del centro de la zona ecuatorial oriental, dentro de la influencia directa de la corriente Circum-Tropical proveniente del antiguo Caribe, cuando el Pasaje de Panamá aun estaba abierto (Figura 16.A). De esta manera, los pocos peridinioideos observados fueron probablemente transportados, junto con otros dinoquistes abundantes en la

plataforma nerítica, como *Spiniferites*, *Operculodinium* y *Polysphaeridium*, y los escasos palinomorfos continentales (Figura 10 y 9 respectivamente). El transporte costa afuera de los palinomorfos ha sido comúnmente documentado (Muller, 1959; Dale, 1992; Marret et al., 2004; Holzwarth et al., 2007), pero en grandes distancias tienen poca importancia en la asociación (Zonneveld y Brummer, 2000; Marret y Zonneveld, 2003). Los dinoquistes pueden ser desplazados por distancias hasta de 600 km, por medio de corrientes, áreas de surgencias, floculación y pellets fecales (Holzwarth et al., 2007). Como la distancia del Site 1039 al continente durante el Mioceno temprano-medio era del orden de los 1500 km (Tabla 1), posiblemente los palinomorfos continentales y los dinoquistes neríticos fueron acarreados desde las islas que eventualmente formarían Centroamérica y/o desde el norte de Suramérica, donde cadenas montañosas ya contenían comunidades botánicas establecidas con muchas coníferas (Van der Hammen, 1960; Hartley, 2003). La proveniencia desde Suramérica de los pocos granos de polen de bisacados observados durante este intervalo (Figura 9), es avalada por la traza de vientos existente durante el Mioceno temprano, cuando la ZCIT se encontraba $\sim 15^{\circ}\text{N}$ y su centro de convergencia constituía una barrera para los vientos del norte (Rea, 1994).

La relativa abundancia de dinoquistes peridinioideos que se observa durante $\sim 15\text{-}14$ Ma, asociada a un notable incremento del taxa de preferencia nerítica *Spiniferites* (Figura 10), posiblemente refleja la cercanía de la plataforma de Galápagos (Figura 16.A). Las Islas de Galápagos posiblemente representaban mayor cantidad de áreas someras con abundantes surgencias influenciadas por la antigua corriente del Perú. En estas áreas pudieron prosperar los peridinioideos, que son abundantes en regiones de surgencias con altos nutrientes (Zonneveld et al., 2001; Pospelova et al., 2008; Vazquez-Bedoya et al., 2008). De manera adicional, entre 15 y 14 Ma hay abundancia de otro dinoquiste peridinioideo, *Paleocystodinium golzowense* (Ver II.3.3.1. Intervalo de *Batiacasphaera*). *Paleocystodinium* también fue reportado en muestras de edad similar para el Pacífico ecuatorial central (Site 572: $1^{\circ}26'\text{N}$ - $113^{\circ}51'$, Jarvis y Tocher, 1985). Un incremento regional de dinoquistes peridinioideos podría ser explicado por el drástico enfriamiento durante esta edad, debido al restablecimiento de la glaciación antártica (Zachos et al.,

2001). Pero se requieren más estudios palinológicos en el área que confirmen esta abundancia de peridinioideos en el Pacífico oriental y central.

II.4.2.2. Evento "Carbonato Crash" (Mioceno tardío: 10.4-8.0 Ma)

La drástica disminución en la recuperación de palinomorfos del Site 1039, con una asociación de dinoquistes representada solo por pocas especímenes de *Batiacasphaera*, *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis*, sin taxa peridinioideos (Figura 10), también se refleja en el bajo índice de dinoquistes, coincidente con disminución de los índices de nanofósiles y diatomeas, y bajos valores en el porcentaje de carbonato y TOC (Figura 15).

Para corroborar el decrecimiento de la recuperación palinológica, fueron procesadas y analizadas seis muestras adicionales que cubren el intervalo 11.6 y 8 Ma. Como se mencionó anteriormente, la mayor cantidad de material procesado, promedio de 17.2 gr con relación a 3.8 g de las muestras iniciales, permitió asegurar una buena recuperación de palinomorfos. Las muestras adicionales también señalaron una disminución de dinoquistes y otros palinomorfos marinos aproximadamente a 10.5 Ma, permaneciendo en bajos valores hasta al menos 7.4 Ma (Figura 11).

Durante este evento de poca acumulación en el Mioceno tardío, el Site 1039 se movió cerca de 280 km, hasta localizarse casi en el centro del Pacífico oriental (Figura 16.B), posiblemente aun dentro de la zona de influencia de la corriente del Perú, que actualmente favorece una relativa alta productividad (Fiedler et al., 1991; Lavin et al., 2006). La productividad durante el Mioceno tardío pudo haber sido incrementada por la intensificación en la traza sur de vientos, cuando la ZCIT se encontró aproximadamente a 9°N (Rea, 1994; Hovan, 1995). El incremento en surgencias debió favorecer la productividad primaria, y con ello la acumulación de dinoquistes, en particular de aquellos resistentes a la degradación en ambientes profundos, como *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis* (Versteegh y Zonneveld, 2002; Zonneveld et al., 2007; Zonneveld et al., 2008). A pesar de estos factores, hay una disminución de la fracción orgánica, silícea y calcárea durante ~10-8 Ma.

La poca acumulación de sedimento calcáreo durante este tiempo corresponde al evento Carbonato Crash, el cual ha sido explicado principalmente por dos mecanismos: aumento en la disolución de carbonatos en las aguas profundas (Lyle et al., 1995; Roth et al., 2000) y/o disminución de la productividad primaria en aguas superficiales (Jiang et al., 2007). El aumento en la disolución en los fondos oceánicos es atribuido a la acción corrosiva de aguas intermedias muy oxigenadas, forzadas por el agua de componente norte (NCW, Northern Component Water), la antigua agua profunda del Atlántico norte (NADW, North Atlantic Deep Water). De acuerdo a esto, este evento de disolución comenzó en el Atlántico ecuatorial occidental a 13.1 Ma (King et al., 1997), luego en el Caribe a 12 Ma (Roth et al., 2000), antes de documentarse en el Pacífico oriental a los 10 Ma (Lyle et al., 1995). Se estima que la intensificación de la NCW y el inicio de la moderna NADW fueron influenciadas por el incipiente cierre del Istmo de Panamá asociado a la disminución del nivel de mar al inicio del Mioceno tardío (Hardenbol et al., 1998), y a la comunicación de masas de agua entre el Caribe y el Golfo de México, con la ruptura del Levantamiento de Nicaragua (Nicaragua Rise) y la apertura del Canal Pedro durante el Mioceno medio-tardío (Kameo y Sato, 2000, Mutti et al., 2005).

Otra explicación propuesta para el aumento de la disolución en las aguas profundas es debida a oxidación y degradación de una gran abundancia en la productividad biológica durante este tiempo (Theyer et al., 1985). Aunque las estimaciones sobre la cantidad de productividad que podría ocasionar un evento como el Carbonato Crash hacen inviable esta causa (Lyle et al., 1995). De todas maneras, con la tendencia a la disolución de los carbonatos en aguas profundas, la fracción calcárea de la productividad, en este caso el índice de nanofósiles (Figura 15), es un limitado indicador de la paleoproduktividad de las aguas superficiales cuando se emplea de manera aislada.

El otro mecanismo para el Carbonato Crash considera que la baja acumulación de carbonatos es determinada por una disminución de la productividad primaria, debido a cambios en la circulación superficial (Jiang et al., 2007). Debido a la reducción en el suministro de carbonato en aguas profundas disminuye la profundidad de la CCD. Según estos autores, la reducción en la productividad primaria en el Pacífico oriental fue causada en parte por la intensificación de cálidas corrientes subsuperficiales que fluyen hacia el

este, luego que el movimiento de Australia hacia el Norte genera el cierre parcial del estrecho de Indonesia (Linthout et al., 1997), acrecentado por la disminución eustática al inicio del Mioceno tardío (Haq et al., 1988; Hardenbol et al., 1998). La baja disponibilidad de nutrientes en el Pacífico oriental y el Caribe también habría sido consecuencia de la disminución en el aporte de cenizas volcánicas por la reducción del volcanismo en Centroamérica y el Caribe (Sigurdsson et al., 2000).

Considerando la buena preservación de los dinoquistes, los resultados palinológicos del Site 1039 indican una baja productividad de las aguas superficiales durante el Carbonato Crash. Adicionalmente, el grado de preservación de los microfósiles calcáreos y silíceos provenientes del Site 1039 no muestran mayor disolución, con relación al intervalo anterior (Muza, 2000; White, 2000), lo cual no esperaría encontrarse durante la exposición en ambientes corrosivos.

II.4.2.3. Recuperación de la productividad y "Bloom biogénico global" del Plioceno (Mioceno tardío-Plioceno temprano: 8.0-4.5 Ma)

La recuperación de la productividad en aguas superficiales es indicada por todos los indicadores indirectos. Hay un leve incremento en la recuperación palinológica (Figura 9), recuperación en los valores de carbonato, materia orgánica y los índices de nanofósiles y diatomeas (Figura 15). Aunque la señal del índice de dinoquistes no es muy evidente, la riqueza se incrementa alcanzando un máximo a ~6 Ma (Figura 10). La alta diversidad puede asociarse al Bloom Biogénico Global durante ~5.4 y 4.5 Ma, identificado en el Pacífico oriental y el Atlántico (Farrel et al., 1995; Diester-Haass et al., 2004, 2005). El Bloom biogénico global ha intentado explicarse por diversos mecanismos que incrementaron la cantidad de nutrientes en las aguas superficiales, entre ellos fluctuaciones en los vientos, aumento en la erosión del Himalaya y los Andes, y cambios en la circulación del agua profunda (Farrel et al., 1995; Hermoyian y Owen, 2001; Diester-Haass et al., 2004, 2005).

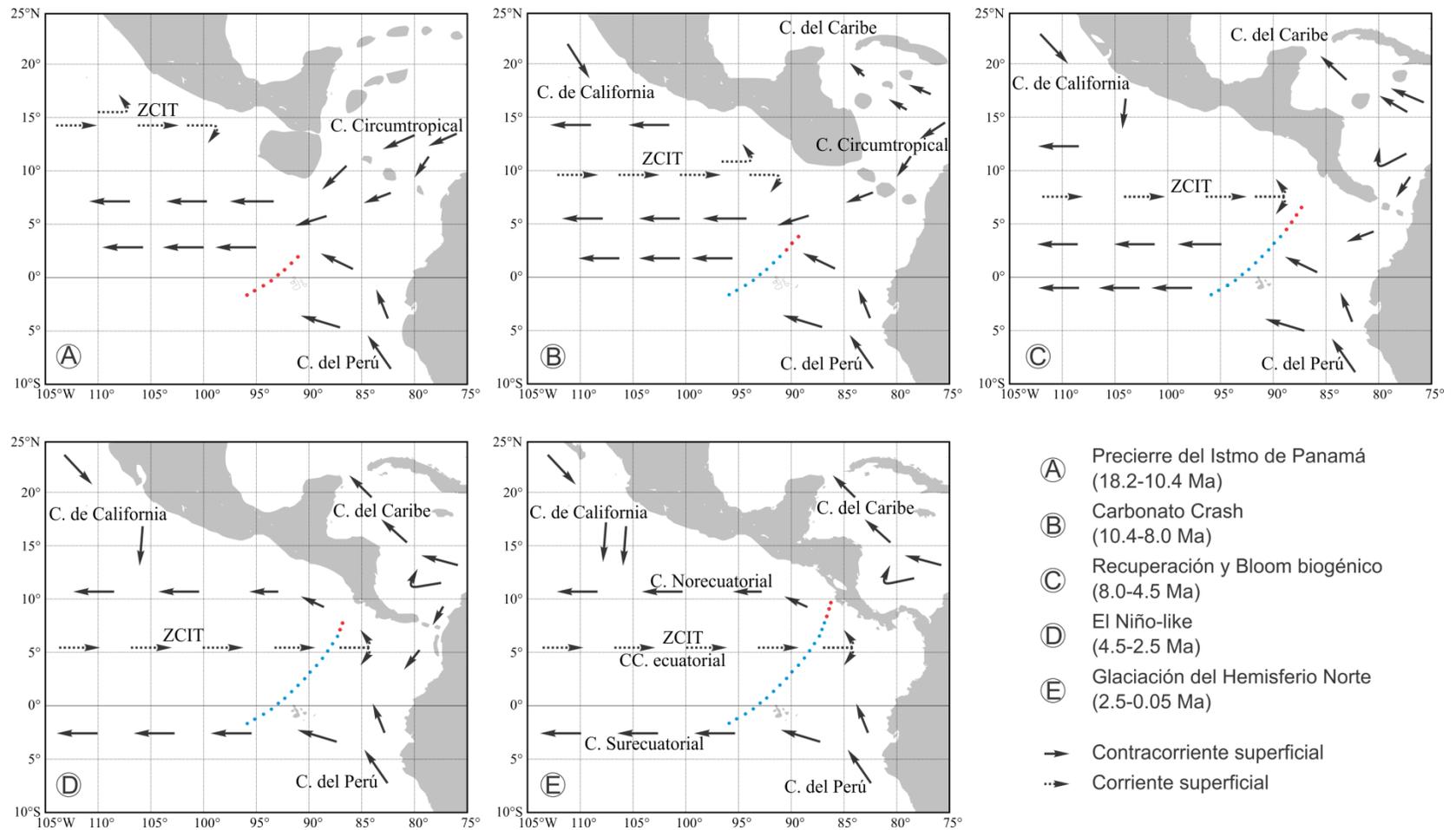


Figura 16. Reconstrucción esquemática para el Pacífico ecuatorial oriental durante los diferentes intervalos palinológicos identificados (Modificada de Kameo y Sato, 2000; Roth et al., 2000 y Iturralde-Vinet, 2004).

La asociación de dinoquistes en el Site 1039 vuelve a tener la presencia de *Batiacasphaera*, aunque esta no alcanza las altas concentraciones del Mioceno temprano-medio (Figura 10). En cambio, *Impagidinium*, y posteriormente *Nematosphaeropsis*, comienzan a ser dominantes. Estos dinoquistes son característicos de ambientes oceánicos, usualmente oligotróficos (Prost y Brinkhuis, 2005), pero su sucesión parece indicar importantes cambios paleoceanográficos durante este tiempo. Posiblemente la sucesión de taxa de estos dinoquistes, la recuperación no tan alta de la abundancia de palinomorfos marinos y la disminución de la productividad con relación al Mioceno temprano-medio (Figura 9), señalan el desplazamiento del Site 1039 debido a deriva tectónica y la posición de la ZCIT. A finales del Mioceno tardío la ZCIT se desplazó hacia el sur, alcanzando a ~4 Ma su posición actual en 5°N (Hovan, 1995). Con este desplazamiento de la ZCIT hacia el sur, junto con la deriva tectónica del Site 1039 hacia el noreste (Figura 16.C), probablemente hace ~6 Ma el Site 1039 salió de la zona más fría de alta productividad de la parte sur de la ZCIT, para pasar por el centro de la ZCIT. En centro de la ZCIT se caracteriza por menor cantidad de nutrientes debido a la disminución de las surgencias, ya que los vientos no son tan fuertes y por la presencia de la cálida contracorriente Ecuatorial.

La recuperación de la sedimentación biogénica en el Pacífico oriental, en particular cerca del Ecuador, ha sido ampliamente reportada por estudios de la ODP (Farrel et al., 1995; Lyle, 2003; Tiedemann y Mix, 2007). A pesar que algunos estudios señalan la presencia de una gruesa termoclina o alta temperatura superficial del mar desde 5.6 a 4.8 Ma (Groeneveld et al., 2006) y de 4.8 a 3.7 Ma (Steph et al., 2006a), el incremento de la productividad en la región ha sido asociado como consecuencia de la somerización general de la termoclina. Esta somerización de la termoclina fue causada por el enfriamiento global asociado al levantamiento de los Andes y el cierre parcial del estrecho de Panamá entre 5.3 y 4 Ma (Tiedemann y Mix, 2007). De igual manera, el levantamiento del nivel del mar que comenzó aproximadamente hace 5.5 Ma (Haq et al., 1988; Hardenbol et al., 1998), pudo haber ayudado a incrementar nuevamente la circulación superficial a través del estrecho de Indonesia, y de este modo disminuir la influencia de las corrientes cálidas subsuperficiales hacia el Pacífico oriental.

II.4.2.4. Evento "El Niño-like" (Plioceno tardío: 4.5-2.5 Ma)

El gradual y constante incremento en palinomorfos continentales (Figura 9) y TOC (Figura 15) indica la proximidad continua del Site 1039 al continente (Figura 16.D), a pesar que los palinomorfos marinos continúan dominando la asociación palinológica. Durante este tiempo, *Batiacasphaera* desaparece de las muestras del Site 1039, excepto por aquellas consideradas retrabajo durante el Pleistoceno (Ver II.3.4. Bioestratigrafía de dinoquistes). La asociación de dinoquistes continúa caracterizada por *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis*, pero ahora incluyen *Spiniferites ramosus* y *Operculodinium centrocarpum* (Figura 10). Estas dos últimas especies han sido reportadas como cosmopolitas con preferencia a los ambientes neríticos (Marret y Zonneveld, 2003; Pross y Brinkhuis, 2005).

Una regular disminución en la recuperación de nanofósiles calcáreos en la parte superior de este intervalo (Figura 15), y la correspondiente disminución en el contenido de carbonatos y cambio litológico (Figura 6), indican la profundización del piso oceánico por debajo de la profundidad de la lisoclina (Tabla 1). Hacia el tope de este intervalo, en ~3 Ma, hay un incremento en la riqueza de dinoquistes y la presencia regular de *Selenopemphix* (Figura 10), posiblemente indicando aumento de productividad. Este aumento puede ser influenciado por el incremento de surgencias costeras, debido al cierre completo de Panamá y el cambio de la circulación oceánica (Tiedemann y Mix, 2007). Además a ~3 Ma, la ZCIT retorno brevemente hacia el norte (Hovan, 1995), lo cual pudo localizar el Site 1039 nuevamente bajo la influencia de la traza sur de corrientes.

En la mayor parte de este intervalo hay una leve disminución en el índice de dinoquistes y la continua ausencia de diatomeas (Figura 15). En otras regiones del Pacífico oriental se ha reportado un registro muy variable en la acumulación de diatomeas, pero siempre con disminución significativa en lugares cerca del continente (Farrel et al., 1995). En general, la menor productividad señalada por los dinoquistes entre 4.5-3 Ma indica una atenuación de la productividad biológica en las aguas superficiales. En escala regional, condiciones cálidas se han identificado en el Pacífico oriental y son conocidas como el evento El Niño-like (Ravelo y Wara, 2004; Wara et al., 2005; Ravelo et al., 2006). Durante este evento, la

asimetría este-oeste en la temperatura superficial del mar entre el Pacífico oriental y occidental fue reducida, por ello la termoclina fue más profunda que la posición normal en el actual Pacífico oriental. La disminución de esta asimetría ha sido atribuida al cierre de Indonesia y Panamá, que reorganizó la circulación termohalina global.

II.4.2.5. Glaciación del Hemisferio Norte (Pleistoceno: 2.5-0.05 Ma)

Los últimos 2.5 Ma se observa un incremento en los palinomorfos marinos y continentales (Figura 9), también en el TOC y en los índices de dinoflagelados y diatomeas (Figura 15). El incremento en la productividad primaria refleja la cercanía de las surgencias costeras del Domo de Costa Rica, el cual es actualmente un lugar de muy alta productividad biológica (Fiedler et al., 1991; Pennington et al., 2006), con presencia de regulares florecimientos de dinoflagelados (Guzmán et al., 1990; Víquez y Hargrave, 1995; Morales-Ramírez et al., 2001). El incremento de TOC y abundancia de palinomorfos continentales indica la cantidad de material terrígeno generado por erosión continental de las áreas cercanas, y probablemente el levantamiento de Costa Rica durante el Pleistoceno (Baumgartner et al., 1984; Denyer y Arias, 1993).

El incremento en la erosión durante este intervalo es evidenciado también por la abundancia de dinoquistes retrabajados. Entre ellos, la leve abundancia de *Batiacasphaera minuta* observada en muestras del Pleistoceno (Figura 10), entre las profundidades 76.06 y 65.05 m. De acuerdo con la interpretación de este estudio, el retrabajamiento tectónico causado por la subducción de la Placa de Cocos, produjo redepositación de *Batiacasphaera minuta* en sedimentos del Pleistoceno. Similar retrabajo es también reportado en este intervalo por el estudio de diatomeas, principalmente en la muestra a 81.52 m (White, 2000).

La asociación de dinoquistes cambia completamente durante este intervalo (Figura 10). Los taxa oceánicos *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis* son menos dominantes, dando lugar al incremento de *Spiniferites*, *Selenopemphix*, *Operculodinium* y *Polysphaeridium*, de conocida preferencia nerítica (Edwards y Andrieu, 1992; Versteegh, 1994; Marret y Zonneveld, 2003; Pross y Brinkhuis, 2005). Este cambio en la asociación refleja el

continuo desplazamiento tectónico del Site 1039 al continente, que en los 2.5 Ma se acerca hasta ~150 km de las costas (Figura 16.E, tabla 1).

Los dinoquistes heterotróficos están representados por *Selenopemphix nephroides*, el cual es encontrado en regiones costeras con alta productividad (Zonneveld y Brummer, 2000; Zonneveld et al., 2001; Pospelova et al., 2008; Vazquez-Bedoya et al., 2008). Además, el fortalecimiento de las surgencias a nivel global es causado por la disminución de la temperatura superficial del mar y la intensificación de los vientos durante la expansión de la glaciación del hemisferio norte (Tiedeman y Mix, 2007). A pesar de la abundancia de dinoquistes peridinioideos, su presencia es irregular en las muestras del Site 1039. La irregular presencia puede ser debido a la pobre preservación y fácil disolución de los peridinioideos en los fondos oceánicos, en comparación con los taxa gonyaulacoideos. La disolución pudo ser incrementada por la intensa bioturbación observada en este intervalo (Shipboard Scientific Party, 1997). Esta bioturbación afectó también la preservación de diatomeas en la parte baja de este intervalo (Figura 15), debido a la exposición de los sedimentos a condiciones oxidantes (White, 2000).

El enfriamiento climático y los fortalecidos vientos durante la glaciación del hemisferio norte posiblemente también favoreció la proliferación de coníferas en el cercano continente (Graham, 1997) y su transporte, como se observa con el drástico incremento de concentración de polen de bisacados (Figura 9).

Aún esta alta productividad, el índice de dinoflagelados y la riqueza observada en el Site 1039 son relativamente bajos (Figuras 15 y 10 respectivamente). La baja diversidad de las asociaciones de dinoquistes durante el Pleistoceno, en contraste con la alta diversidad del Mioceno, parece estar en relación con la temperatura global. La diversidad es baja durante tiempos más fríos que durante los cálidos, similar a lo establecido en el mar Labrador durante etapas glaciales e interglaciales (de Vernal y Mudie, 1989). La baja acumulación en la proporción de carbonato y nanofósiles calcáreos (Figura 15), junto con la ausencia de material calcáreo en la litología (Figura 6), reflejan la sedimentación por debajo de la CCD. Durante este tiempo la profundidad del piso oceánico superaba los 4000 mbnm (Tabla 1),

valor cercano a los 4352 mbnm donde se encuentra actualmente (Shipboard Scientific Party, 1997).

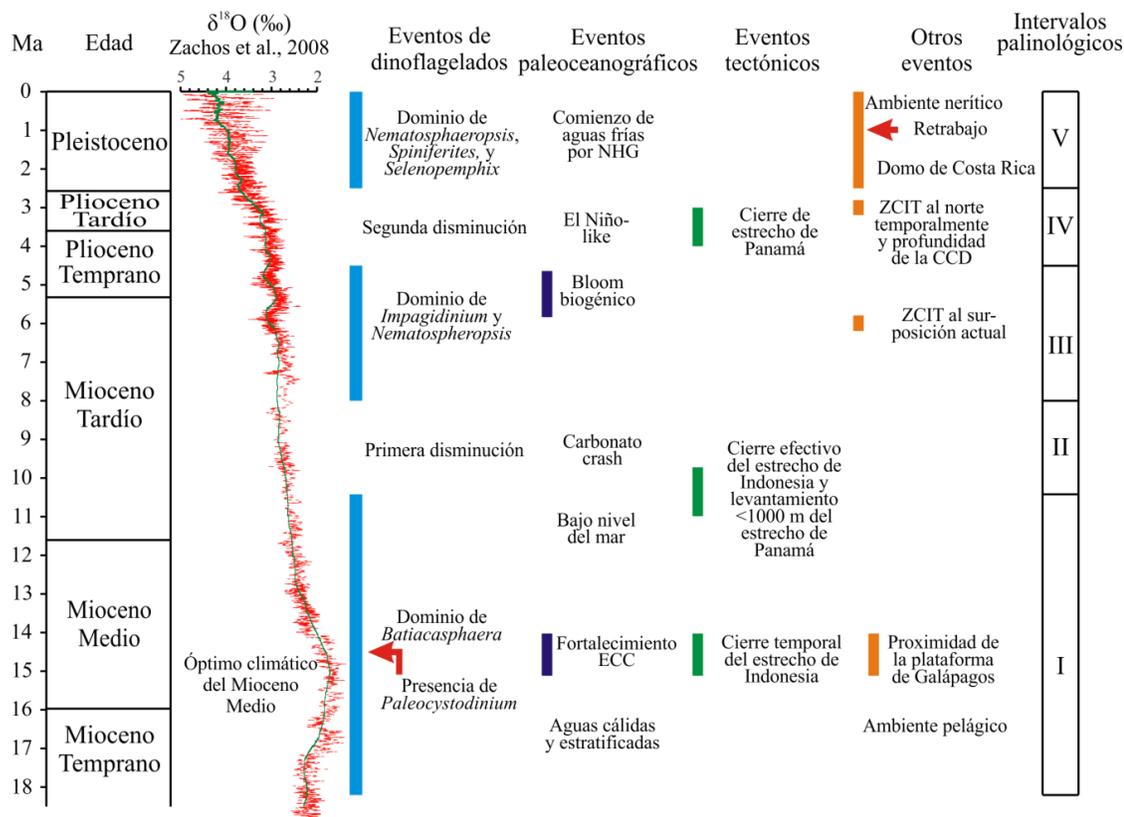


Figura 17. Relación entre los intervalos palinológicos con el registro de isótopos de oxígeno y los principales eventos tectónicos y paleoceanográficos considerados en este trabajo.

II.5. Conclusiones

Las muestras provenientes de sedimentos Neógenos del ODP Site 1039 en el Pacífico oriental frente a Costa Rica tienen una asociación variada y relativamente abundante de palinomorfos, dominada por dinoflagelados de taxa autótrofos. La distribución de palinomorfos señala una clara relación con la deriva tectónica de la placa de Cocos y del Site 1039, y los eventos tectónico y paleoceanográficos que afectaron la productividad primaria en el Pacífico ecuatorial oriental durante los últimos 20 Ma.

La gradual proximidad del Site 1039 al continente es indicada por cambios en los dinoquistes dominantes en la asociación. Los taxa *Batiacasphaera*, *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis* son comunes en las muestras pelágicas, representando ambientes de océano abierto. Posteriormente el incremento en *Spiniferites* y *Operculodinium* señalan influencia más nerítica. Finalmente la abundancia de *Polysphaeridium* y *Selenopemphix* representan ambientes cercanos a la costa.

Se interpretan cinco intervalos palinológicos separados por diferencias en la concentración de palinomorfos y cambios en la asociación de dinoquistes, comparados con otros indicadores indirectos de productividad, como abundancia de nanofósiles calcáreos y diatomeas, y proporción de CaCO₃ y TOC.

I. El intervalo Mioceno temprano-medio es dominado por *Batiacasphaera*, con alta diversidad de dinoquistes, representando alta productividad primaria en condiciones oceanográficas estables y lejos del continente.

II. El intervalo Mioceno tardío temprano muestra una drástica disminución en la recuperación de palinomorfos, relacionado con la baja productividad primaria correspondiente al Carbonato Crash identificado inicialmente en el Pacífico ecuatorial oriental.

III. En el intervalo Mioceno tardío al Plioceno temprano hay un incremento en la abundancia y diversidad de la asociación de palinomorfos, lo que indica el incremento de productividad relacionado con el bloom biogénico global. La dominancia de dinoquistes cambia de *Batiacasphaera* a *Impagidinium* y finalmente a *Nematosphaeropsis*.

IV. El intervalo Plioceno tardío muestra otra disminución significativa en la recuperación de palinomorfos marinos relacionada con la condición El Niño-like, cuando la cálida temperatura superficial del mar atenúa las surgencias y la disponibilidad de nutrientes en el Pacífico ecuatorial oriental. *Batiacasphaera* desaparece y dominan la asociación los taxa de *Impagidinium* y *Nematopshaeropsis*.

V. El intervalo Pleistoceno muestra un gran incremento de la productividad marina, relacionada con la proximidad del Domo de Costa Rica y la expansión de la glaciación del

hemisferio norte. La asociación de palinomorfos es dominada por dinoquistes de *Spiniferites* y *Selenopemphix*, junto con gran abundancia de palinomorfos continentales, especialmente polen de bisacados.

La recuperación de dinoquistes obtenida del Site 1039 refleja la precisión de estos microfósiles orgánicos para registrar cambios en la paleoproductividad de las aguas superficiales, debido a variaciones de condiciones paleoceanográficas. A pesar de la baja productividad y acumulación biogénica en océano abierto, la cantidad de material y el cuidado en el procedimiento de las muestras influyen en la calidad y cantidad de la recuperación palinológica.

II.6. Futuros estudios

La potencialidad de los dinoquistes en los estudios de paleoproductividad de aguas superficiales, en particular en regiones oceánicas, aún es poco reconocida. Esto puede ser consecuencia de que los cruceros de la ODP involucran de manera convencional estudios de microfósiles calcáreos y silíceos, pero desestiman la información que pueden aportar aquellos de composición orgánica (Mudie et al, 2001). Durante las expediciones 320 y 321 del Programa Integrado de Perforación Oceánica (IODP, Integrated Ocean Drilling Program) en el Pacífico central, faltó el especialista palinólogo (ver participantes en Lyle et al., 2009). Una causa probable para no incluir estudios de dinoquistes es el empleo de ácidos químicos fuertes durante la preparación palinológica, no obstante su implementación ya fue realizada exitosamente durante el Leg 189 en el sur de Tasmania (Exon et al., 2004).

Utilizando muestras de los proyectos de la IODP y ODP se debe complementar la información sobre la paleoproductividad en el Pacífico y comparar los componentes calcáreos, silíceos y orgánicos en un marco integrado. La buena recuperación de palinomorfos en el Site 1039 señala que su utilización es factible aunque intentos anteriores hayan fallado (Jarvis y Tocher, 1985).

Capítulo III

Palinología del ODP 165 Site 1000: Canal Pedro, Nicaragua Rise, Caribe

III.1. Introducción

Importantes cambios paleoceanográficos y ambientales ocurrieron en el Caribe asociados con el cierre del Istmo de Panamá y la formación de la corriente Caribe, con este cierre se ha formado y modificado la circulación termohalina y han afectado el clima global (Raymo et al., 1989; Haug y Tiedemann, 1998; Crowley y North, 1991). Durante el proceso de formación de Centroamérica (~15-2.8 Ma, Coates et al., 2005), la diferenciación de las masas de agua aumentó la salinidad y la temperatura superficial del mar, que al fluir hacia el norte fortaleció la corriente del Atlántico Norte (Haug y Tiedemann, 1998; Ravelo y Wara, 2004). También se modificaron los patrones de productividad primaria y generaron cambios evolutivos y biogeográficos (Durham, 1985; LaJeunesse, 2005; Jain y Collins, 2007; Lessios, 2008). Muchos de estos cambios se han estudiado con la distribución de microfósiles calcáreos en el mar Caribe y el océano Pacífico Ecuatorial Oriental durante el Neógeno (Keigwin, 1978; Duque-Caro, 1990; Kameo y Sato, 2000), o de sus isotopos (Driscoll y Haug, 1998; Haug et al., 2001; Ravelo y Wara, 2004; Bartoli et al., 2005).

Los estudios de microfósiles de composición orgánica como los quistes de dinoflagelados son casi inexistentes en el mar Caribe. Esto a pesar que los dinoflagelados son una parte importante del fitoplancton en la región (Signoret et al., 1998; Franco-Herrera, 2006) y sus quistes en los sedimentos pueden reflejar las características de las masas de agua y de la productividad biológica en las aguas superficiales (Matsuoka y Fukuyo, 1994; Peña-Manjarrez et al., 2001). Los dinoflagelados son protozoarios con alimentación autotrófa, heterótrofa o mixta, con un ciclo de vida al menos con una etapa sésil, durante la cual puede formar un quiste de composición orgánica muy resistente, particularmente en aquellos pertenecientes a taxa autotróficos (Versteegh y Zonneveld, 2002; Zonneveld et al., 2007). Es reconocida la abundancia y diversidad de los dinoquistes en las zonas tropicales (Wall, 1967; Wall et al., 1977; Edwards y Andrieu, 1992; Dale, 1996; Rochon et al., 1999), lo cual unido a su gran resistencia a la degradación en los fondos oceánicos, los convierte

en potenciales indicadores paleoecológicos, paleoclimáticos y de paleoproductividad (Reichart y Brinkhuis, 2003; Prauss, 2002; Esper y Zonneveld, 2007; Radi y de Vernal, 2008).

La parte norte del mar Caribe es una gran plataforma de carbonatos depositados desde el Cretáceo (~120 Ma) y actualmente forma un cinturón levantado surcado por múltiples canales conocida como “Nicaragua Rise” (NR). La evolución de esta plataforma durante el Neógeno tardío y el Cuaternario ha sido afectada por varios factores como cambios del nivel del mar, eventos de disolución en los fondos oceánicos, formación y fortalecimiento de la corriente Caribe, y subsidencia y/o disminución en la tasa de crecimiento de la plataforma calcárea (Cunningham, 1998; Mutti et al., 2005). Con el objeto de estimar los cambios en la productividad primaria de las aguas superficiales durante los últimos 7 Ma, durante este trabajo se estudió los dinoquistes obtenidos de muestras de la perforación realizada por el Programa de Perforación Oceánica (ODP, Ocean Drilling Program) en el Canal Pedro, del NR (Site 1000). La asociación de dinoquistes recuperada en las muestras evidenció el mecanismo de formación de esta plataforma, con gran aporte de materia redepositado de secuencias más antiguas. Los cambios en la abundancia y diversidad de la asociación de dinoquistes igualmente permitió identificar el aporte de nutrientes provenientes del Pacífico oriental durante el Mioceno tardío, antes del cierre del Istmo de Panamá. Después del cierre de Centroamérica, los cambios en las características paleoceanográficas se evidenciaron con la disminución en la asociación de dinoquistes. Igualmente, el fortalecimiento de las surgencias oceánicas asociado con la glaciación de hemisferio norte propició mayor productividad y acumulación de dinoquistes en la región.

III.1.1. Marco oceanográfico y geológico

El mar Caribe es una cuenca semicerrada limitada por áreas continentales al oeste y al sur, y por grandes y pequeñas islas que conforman las Antillas Mayores y Menores (Figura 18). Esta cuenca tiene una corriente superficial principal, la corriente Caribe, que cruza al oeste por las Antillas Menores y entra al Caribe proveniente de la corriente Norecuatorial del Atlántico, que se desplaza con dirección este, y de la corriente Guyana, que bordea el

extremo noroccidental de Suramérica. Dentro del Caribe, la corriente se desplaza hacia el noroeste y luego al norte, atravesando varios canales en el “Nicaragua Rise”, el mayor de ellos es el Canal Pedro. La corriente finalmente pasa a través del canal de Yucatán y entra al Golfo de México formando allí la corriente Lazo (Figura 19). Cuando la corriente Caribe se obstaculiza con las afueras de Nicaragua, se generan otras contracorrientes menores, que giran flanqueando parte de Centro y Suramérica (Gordon, 1967).

Las aguas superficiales del mar Caribe se caracterizan por ser estacionales, salinas (35-36 ‰), cálidas (22-29°C) y muy estratificadas. La mayor productividad biológica se localizada en las áreas costeras, en particular cerca de las zonas de descarga de los ríos Orinoco y Magdalena (Bonilla et al., 1993; Signoret et al., 1998). En cambio, las áreas oceánicas son oligotróficas (Miloslavich et al., 2010).

Antes del cierre del Istmo de Panamá, la productividad en el Caribe era mayor por la presencia de aguas ricas en nutrientes provenientes del Pacífico oriental (Jain y Collins, 2007). La restricción continua en el intercambio de aguas comenzó en el Mioceno medio, hace ~15 Ma (Duque-Caro, 1990), hasta el cierre completo, durante el Plioceno tardío, 2.8 Ma (Coates et al., 2005). Durante el Mioceno tardío también existió una restricción en el paso de aguas entre el centro del Caribe y el norte, debido a la presencia del Levantamiento de Nicaragua (NR: Nicaragua Rise). Actualmente el NR es conformado por bancos carbonatados someros, que se extienden entre Nicaragua-Honduras hasta Jamaica, con un ancho de 540 km y 1350 km de largo, atravesados por canales y cuencas. Los bancos tienen una profundidad promedio de 30 m, y los canales alcanzan hasta 1350 m de profundidad en el Canal Pedro (Cunningham, 1998). El NR limita al norte con las grandes profundidades de la Trinchera Caimán, y hacia el sur con el Escarpe Hess (Figura 18).

Estos depósitos carbonatados hacen parte de un megabanco formado a finales del Cretáceo temprano (~120 Ma) en una amplia región que incluyó la Florida, Bahamas, parte de Cuba y de las Antillas Mayores. La evolución del megabanco está unida a la compleja geología del norte de la placa Caribe, con el fallamiento lateral izquierdo asociado con la separación

entre las placas Caribe y Norteamérica, y la extensión en la Trinchera Caimán (Droxler et al., 1998; Cunningham, 1998).

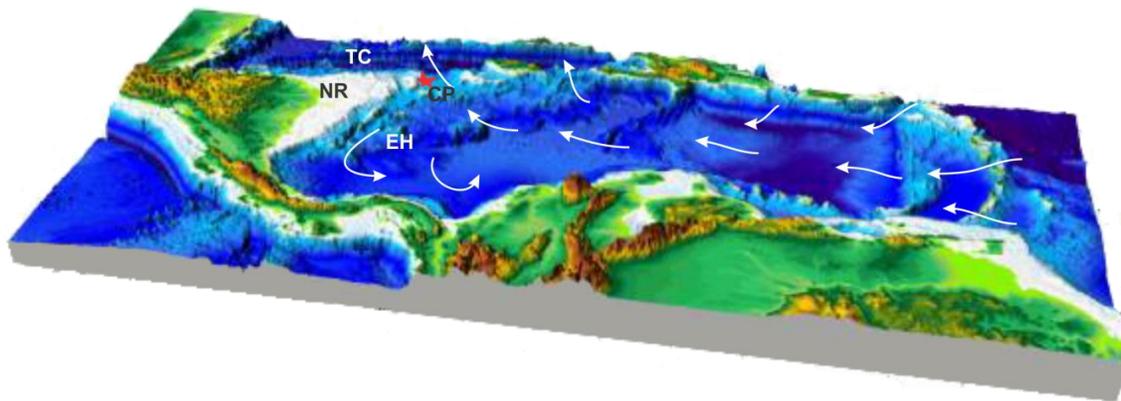


Figura 18. Esquema batimétrico del mar Caribe. Las flechas blancas señalan la corriente del Caribe, NR: Nicaragua Rise, CP: Canal Pedro, TC: Trincherà Caimán, EH: Escarpe Hess. La estrella roja señala la localización del Site 1000 (Tomado de Mann, 2008).

El Canal Pedro en particular comenzó a formarse durante el Oligoceno tardío (~25 Ma) y luego en el Mioceno temprano (~20 Ma), debido a subsidencia tectónica asociada a la expansión de la Trincherà Caimán (Cunningham, 1998; Mutti et al., 2005). La subsidencia fue complementada por mecanismos ambientales que limitaron el crecimiento de la plataforma de carbonatos, como el aumento en la turbidez del agua por actividad volcánica y un elevado suministro de nutrientes que afectaron los corales (Mutti et al., 2005). Finalmente, el Canal Pedro se rompió y permitió el paso de aguas entre el Caribe y el Golfo de México entre el Mioceno medio a tardío (~10-8 Ma, Droxler et al., 1998; 10-9 Ma, Kameo y Sato, 2000; 15-13 Ma, Mutti et al., 2005). La apertura del Canal Pedro también es relacionada con la interrupción de las aguas en el Caribe en su cruce hacia el Pacífico oriental hace ~11 Ma, debido al cierre temporal del Istmo de Panamá (Duque-Caro, 1990).

III.1.2. Dinoflagelados en el Mar Caribe

La productividad primaria en aguas oceánicas del mar Caribe es característicamente oligotrófica, de pequeño tamaño y principalmente dominada por cocolitoforidos, diatomeas

y dinoflagelados (Hulburt, 1968; Hargraves et al., 1970; Signoret et al., 1998; Franco-Herrera, 2006). La máxima productividad se concentra en sus áreas costeras influenciadas por el aporte de nutrientes de proveniencia fluvial (Bonilla et al., 1993; Antoun, 2009) o en cercanías de la Península de Yucatán (Signoret et al., 1998). Particularmente los estudios de dinoflagelados se han enfocado principalmente a esclarecer la simbiosis que estos tienen con los corales (Thornhill et al., 2009; Miloslavich et al., 2010) y la influencia que la descarga de los ríos tienen en la abundancia y diversidad de fitoplancton (Margalef, 1972; Antoun, 2009).

El estudio de quistes de dinoflagelados en el mar Caribe es limitado. En la parte norte se estudio material de dos perforaciones en la cuenca de Yucatán, y otra en el sur en la cuenca de Cariaco (Wall, 1967). Este material de edad Cuaternario reportó varias especies de *Impagidinium* y *Operculodinium*, también *Nematosphaeropsis balcombiana*, *Polysphaeridium zoharyi*, *Lingulodinium machaerophorum*, *Hystrichokolpoma* sp., y quistes redondeados y lisos con arqueopilo apical. Las especies de *Impagidinium* solo fueron documentadas en la cuenca de Yucatán. En general se encontró asociaciones pobres y variables de especies en ambientes neríticos, a diferencia de las de mar profundo, que son más ricas y estables en especies.

Otros estudios de dinoquistes con material Cuaternario se han realizado en la cuenca de Cariaco, relacionado las asociaciones de dinoquistes con cambios estacionales, orbitales y del nivel del mar (González et al., 2008) y con etapas glaciales e interglaciales (Mertens et al., 2009). Se encontró el dominio de dinoflagelados autotróficos durante las épocas más cálidas, con influencia de aporte de terrígenos por los ríos. En cambio, los dinoflagelados heterótrofos dominan en las épocas frías cuando se incrementan las surgencias. Las asociaciones de dinoquistes heterotróficos son dominadas por *Brigantedinium* spp., *Lejeunecysta* spp., *Selenopemphix nephroides* y *Stelladinium reidii*. Los dinoflagelados autotróficos son *Spiniferites ramosus*, *Lingulodinium machaerophorum* y *Operculodinium centrocarpum* (Mertens et al., 2009).

Otro estudio con énfasis bioestratigráfico Cretáceo-Mioceno fue realizado en tres pozos perforados en la planicie costera de Venezuela. En el intervalo Mioceno-Holoceno se

documentó dinoquistes con preferencia ambiental somera, en particular la presencia regular de *Operculodinium centrocarpum* y *Tuberculodinium vancampoeae*, junto con *Diphyes latiusculum*, *Lejeunecysta hyalina* y *Homotriblium* spp. (Helenes y Cabrera, 2003).

III.1.3. Objetivos

Para estimar la productividad primaria durante los últimos 7 Ma en la parte norte del Caribe se planteó los siguientes objetivos:

- Documentar cualitativa y cuantitativamente el contenido palinológico en muestras de sedimentos provenientes del Site 1000.
- Comparar la asociación de dinoquistes con otros indicadores indirectos de productividad disponibles.
- Relacionar los cambios observados en la asociación de dinoquistes con la evolución del Nicaragua Rise durante el Neógeno tardío.
- Interpretar los resultados, y en particular la asociación de dinoquistes, con cambios de productividad primaria debido a eventos paleoceanográficos que afectaron el mar Caribe.

III.2. Métodos

III.2.1. Localización del área y material de estudio

El Leg 165 Site 1000 del ODP se localiza en la parte norte del canal Pedro, en las coordenadas 16°33.2'N y 79°52'W (Figura 19). Este canal tiene 150 km de ancho y profundidad entre 1350-1450 m, y permite el paso de la corriente Caribe hacia el Golfo de México. El canal Pedro flaquea al este con el banco Pedro y al oeste con el banco de Rosalinda, estructuras calcáreas muy someras, con profundidad de 25-45 m. Hacia el norte se encuentra la estructura profunda de la trinchera Caimán, y hacia el sur el escarpe Hess, con profundidades de más de 4000 m (Shipboard Scientific Party, 1997).

El Site 1000 tiene una profundidad de agua de 915.8 m (Shipboard Scientific Party, 1997). La secuencia sedimentaria perforada consiste en 695 m de sedimentos de periplataforma compuestos de lodos (oozes) calcáreos con algunas capas de ceniza y turbiditas, que alcanzan una edad Mioceno temprano en la base (Shipboard Scientific Party, 1997). Las muestras seleccionadas para este estudio comprenden los 215 m superiores, y son de edad Mioceno tardío a Reciente (6.52-0 Ma). De este modo, la columna estratigráfica consiste en dos unidades sedimentarias (Figura 20): la unidad inferior es un ooze micrítico de nanofósiles con foraminíferos, que incluye capas de cenizas que gradan a turbiditas (215-50.8 m). La unidad superior está compuesta por ooze micrítico de nanofósiles y foraminíferos, la cual se diferencia de la anterior por variaciones en el contenido de carbonato y la escasa presencia de turbiditas y cenizas volcánicas.

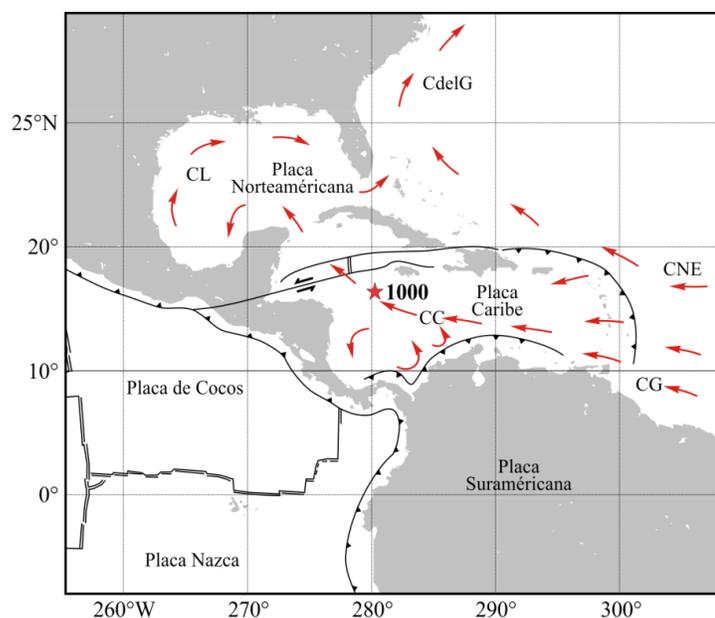


Figura 19. Mapa tectónico y oceanográfico del mar Caribe con la localización del ODP-Site 1000. La convención para las corrientes oceánicas es: CC: Corriente Caribe, CL: Corriente Lazo, CdelG: Corriente del Golfo, CG: Corriente de Guyana, CNE: Corriente Norecuatorial Atlántica.

El marco cronoestratigráfico del Site 1000 se realizó con estudios de nanofósiles calcáreos y foraminíferos (Shipboard Scientific Party, 1997). Además incluye una datación $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$

en biotita de una capa de cenizas en la profundidad 144.01 m, reportando 4.8 Ma con error de 0.24 Ma (Sigurdsson et al., 2000).

La tasa de acumulación de carbonato (CaCO_3 MAR, $\text{g/cm}^2/\text{ky}$), obtenido durante la perforación del Site 1000 (Shipboard Scientific Party, 1997), se utilizó como indicador indirecto de la productividad biológica (Meyers, 1997).

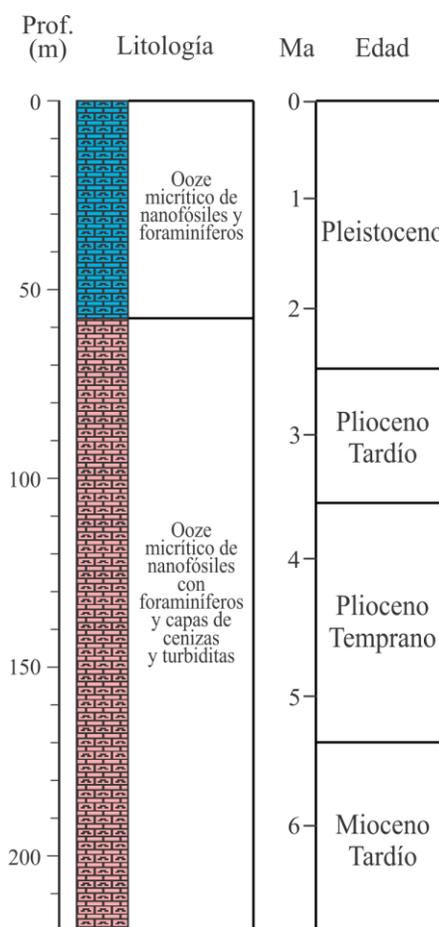


Figura 20. Columna litológica del Site 1000 (Shipboard Scientific Party, 1997). La unidad superior se distingue por un mayor contenido de carbonato y no contiene depósitos volcánicos y turbidíticos que caracterizan la unidad inferior.

III.2.2. Localización paleogeográfica

El desplazamiento estimado para la placa Caribe fue calculado con base en las medidas de paleomagnetización obtenidas de los Site 999 y 1001 (Acton et al., 2000). Para los últimos 25 Ma el desplazamiento estimado fue del orden de 450 km hacia el noreste (Figura 21). De acuerdo a lo anterior, se infiere que el desplazamiento del Site 1000 durante los últimos 7 Ma fue del orden de 130 km.

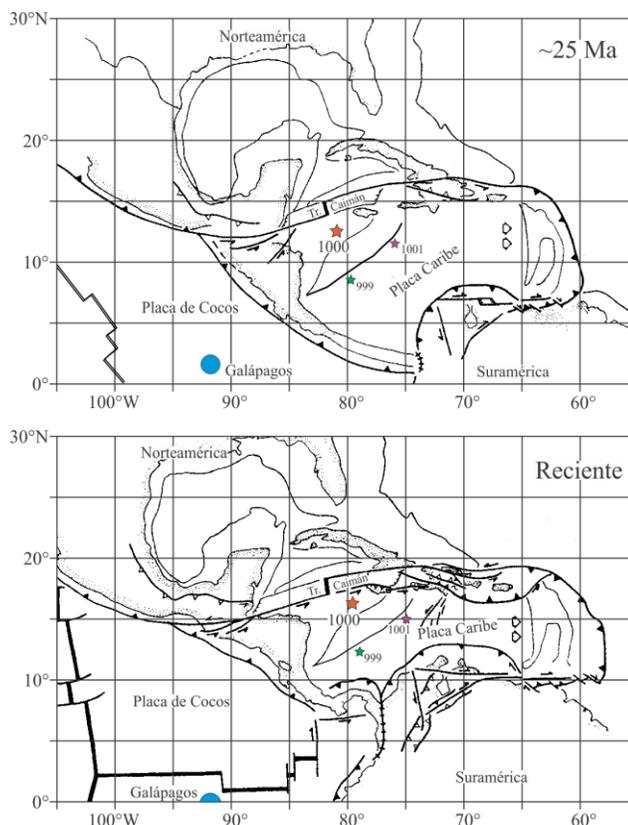


Figura 21. Reconstrucción paleogeográfica de la placa Caribe, indicando la posición de los Site 999 y 1000 hace ~25 Ma y en el Reciente. La estrella roja señala la posición inferida para el Site 1000 (Tomado de Acton et al., 2000).

III.2.3. Procesamiento y análisis palinológico

Para el estudio fueron seleccionadas 44 muestras con intervalos de 5 metros (Capítulo III-9). El peso del material disponible varió entre 7.1 y 16.8 gr, con un promedio de 10.5 g. Las muestras fueron procesadas con el método palinológico convencional (Wood et al., 1996), con maceración en ácidos clorhídrico y fluorhídrico y posterior separación del material orgánico por medio de flotación en polytungstato de sodio (densidad 2.1). Esta última etapa se complementó con la ayuda del vidrio reloj para aumentar la concentración de dinoquistes. Todos los lavados fueron realizados sobre tamiz de 15 μm , para evitar pérdida de material. La etapa de oxidación del material se omitió para impedir el daño o destrucción de los quistes, en particular de peridinioideos (Marret, 1993; Dale, 1996). Antes del procesamiento, a cada muestra se le adicionó una tableta de esporas de licopodios, con un promedio de 18583 ± 764 esporas por tableta (batch 483216). El conteo de estas esporas en las láminas permiten el análisis cuantitativo de los palinomorfos encontrados (Stockmarr, 1971), y de esta manera reportar los resultados en concentraciones por gramo de sedimento (/gr.sed). Dos láminas de cada muestra fueron montadas y analizadas, excepto para las profundidades 5.00, 95.03 y 215.02 m, porque el material recuperado solo permitió el montaje de una lámina. Las láminas fueron montadas con adhesivo Noa, analizadas en su totalidad con microscopio óptico de luz transmitida a 250x y 1000x, y contados todos los palinomorfos observados y las esporas de licopodios.

Los palinomorfos fueron identificados y separados en grandes grupos: quistes de dinoflagelados, otros palinomorfos marinos, palinomorfos continentales, y hongos. Los dinoquistes se identificaron en lo posible a nivel de especie, de acuerdo con la clasificación taxonómica de Fensome et al. (2008). Posteriormente los más abundantes se agruparon a nivel genérico para la presentación de los resultados. Algunas formas no definidas morfológicamente en la literatura son nombradas de manera informal. El grupo de otros palinomorfos marinos incluye principalmente palinoforaminíferos y *Leiosphaeridia*, con escasas cantidades de escolocodontes, *Cymatiosphaera*, *Pterospermella*, huevos de copépodos y acritarcas en general. Los palinomorfos de proveniencia continental son presentados a nivel genérico, agrupados en polen (gametofitos de plantas con semilla), esporas (células reproductoras de plantas vasculares), y bisacados (polen de coníferas,

usualmente transportados por vientos). Las esporas de hongos fueron separadas y no incluidas en los análisis, ya que pueden provenir de ambientes continentales y marinos (Aguilar, 1996; León et al., 2007). Igualmente, los palinomorfos identificados como retrabajado en las muestras del Site 1000 no fueron incluidos y se presentan de manera separada.

III.2.4. Métodos de análisis

Con los conteos observados al microscopio de palinomorfos y de esporas de licopodios (#), se realizó el cálculo de la concentración de palinomorfos por gramo de sedimento, con relación al total de esporas de licopodios adicionadas a la cantidad de muestra procesada (Stockmarr, 1971). Esto se realizó de la siguiente manera:

$$\text{Concentración} = \frac{\# \text{ total de licopodios} * \# \text{ de palinomorfos observados}}{\# \text{ licopodios observados} * \text{ peso muestra}}$$

Los resultados palinológicos se presentan en abundancia o concentración absoluta de los diferentes grupos: dinoquistes, otros palinomorfos de procedencia marina, palinomorfos continentales, y polen de bisacados. Dentro del grupo de dinoquistes se emplearon los 9 géneros más abundantes, los cuales representan en promedio el 96% de la asociación. La abundancia relativa de estos géneros señala diferencias paleoambientales características durante la identificación de los intervalos palinológicos y la interpretación de los resultados.

Por otro lado, para determinar la diversidad de las muestras se incluyó el número de especies por muestra, la riqueza de los dinoquistes calculada con el método de rarefacción y el índice de Shannon-Weaver estimados con el programa Primer v.5.2.4. La rarefacción se estimó para una submuestra de 100 quistes /gr.sed [E(100)], con el objeto de remover estadísticamente los problemas en la heterogeneidad de la recuperación de palinomorfos. De manera similar, la diversidad de Shannon-Weaver (H' , loge) refleja la variabilidad de la asociación con base en el número de especies y su abundancia relativa.

Luego de la identificación de los intervalos palinológicos, se comprobó sus diferencias estadísticas entre los valores empleados. Por ello, los grupos de palinomorfos, los dinoquistes más abundantes y la diversidad se analizaron con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para comparar los rangos de las medianas de abundancia relativa. Este análisis fue complementado con una prueba de la mediana para identificar las diferencias de estas abundancias. Los valores de $p > 0.05$ se consideraron significativos. Para esta prueba se utilizó el programa Statistica v. 7.1.

Posteriormente, con el objeto de identificar e interpretar los patrones de agrupamiento y similitud en la abundancia relativa de las especies de dinoquistes, se realizó un análisis multidimensional escalado (nMDS) con matriz de similitud de Spearman (ρ), empleando el programa Statistica v. 7.1. Se excluyó de este análisis las especies de dinoquistes que solo se presentaran en una muestra, por lo que 16 especies no fueron incluidas, estas son:

<i>Impagidinium cf. variaseptum</i>	<i>Nematosphaeropsis</i> sp.	<i>Operculodinium crassum</i>
<i>Cassiculosphaeridia magna</i>	<i>Spiniferites</i> sp.1	<i>Lingulodinium</i> sp.
<i>Tectatodinium pellitum</i>	<i>Spiniferites</i> sp.2	<i>Lejeunecysta globosa</i>
<i>Filisphaera</i> sp.	<i>Achomosphaera</i> sp.	<i>Lejeunecysta cintoria</i>
<i>Nematosphaeropsis rigida</i>	<i>Thallasiphora</i> sp.	<i>Brigantedinium</i> sp.
<i>Melitasphaeridium choanophorum</i>		

Algunos índices palinológicos mencionados en la literatura (Versteegh, 1994; Zonneveld et al., 1997b; Londeix et al., 2007) fueron empleados para estimar cambios de temperatura, salinidad, nutrientes y profundidad de la columna de agua en la asociación de dinoquistes. Finalmente, la información palinológica fue complementada con la tasa de sedimentación de carbonato (CaCO_3 MAR, $\text{g/cm}^2/\text{ky}$), como otro indicador indirecto de productividad biológica.

III.3. Resultados y discusión

III.3.1. Asociación palinológica

Las 44 muestras tuvieron una moderada recuperación de palinomorfos, con un promedio de conteos de 765 palinomorfos por muestra. Este valor corresponde a un promedio de solo 512 palinomorfos /gr.sed, con rango que oscila entre 32 y 2175 palinomorfos /gr.sed. Los palinomorfos son principalmente de procedencia marina, con un promedio de dinoquistes de 207 quistes /gr.sed y de acritarcas de 291 especímenes /gr.sed. Los dinoquistes tienen una abundancia más regular en el intervalo Mioceno tardío hasta comienzos del Plioceno temprano, luego su abundancia disminuye con marcados aumentos a 3.44, 0.91 y 0.19 Ma, alcanzando un máximo de 1985 quistes /gr.sed. Una señal similar se observa en los acritarcas, relativamente abundantes durante el Mioceno tardío a comienzos del Plioceno temprano, con incrementos significativos en 2.2 y 0.19 Ma, con un máximo de 1970 especímenes /gr.sed. A diferencia de las concentraciones absolutas, en concentraciones relativas los dinoquistes alcanzan más del 50% en la asociación de grupos de palinomorfos durante los últimos 2 Ma, con una leve disminución al final del Pleistoceno (Figura 22).

Los palinomorfos continentales se presentan en cantidad muy reducida en todas las muestras, con un promedio de 10 granos /gr.sed, y con máximos durante 5.32 y 0.19 Ma donde alcanzan 46 y 36 granos /gr.sed respectivamente (Figura 22). Esta escasez de granos de polen y esporas está relacionada con el mínimo aporte de detritos desde las áreas continentales, característica de ambientes de depositación de carbonatos como el encontrado actualmente en el NR (Hallock et al., 1988). La cantidad de granos de polen de bisacados es reducida, con promedio de solo 3 granos /gr.sed, y solo presentan un incremento significativo a 0.19 Ma con 21 granos /gr.sed. En cambio, en las abundancias relativas de los grupos de palinomorfos, los bisacados presentan un significativo incremento durante 1.47 Ma, cuando alcanza 14 granos de polen /gr.sed. La escasa recuperación de polen de bisacados probablemente puede asociarse al poco desarrollo de esta vegetación en las regiones que luego conformaron las Antillas Mayores y Menores durante este tiempo.

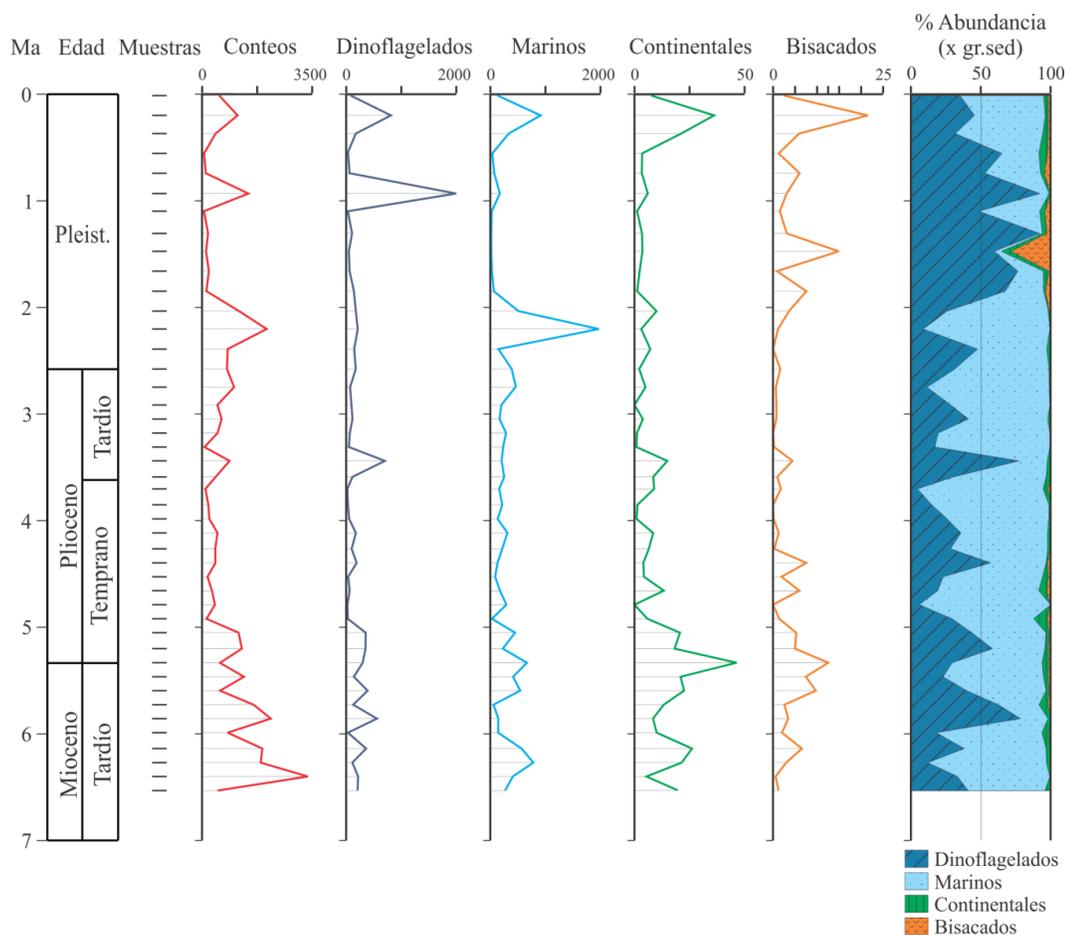


Figura 22. Conteos totales y concentración absoluta y relativa de los grupos de palinomorfos.

La asociación de dinoquistes es dominada por taxa fotosintéticos del orden Gonyaulacales. Estos dinoquistes están separados en 20 géneros, siendo los más abundantes: *Impagidinium*, *Batiacasphaera*, *Nematosphaeropsis*, *Spiniferites*, *Operculodinium*, *Lingulodinium* y *Polysphaeridinium* (Figura 23). Un género no descrito antes en la literatura revisada, fue nombrado de manera informal *Suturodinium*, y también se encuentra en considerable abundancia. Los anteriores géneros de dinoquistes alcanzan un promedio de 96% en la asociación (Figura 23). A diferencia de los taxa fotosintéticos, los heterótrofos están poco representados, solo están presentes 3 géneros. Sólo uno de los taxa heterótrofos, *Selenopemphix*, alcanzó en promedio el 1% de la asociación (Figura 23). El listado completo de especies de dinoquistes se encuentra en el anexo 2 y algunas microfotografías en el anexo 4.

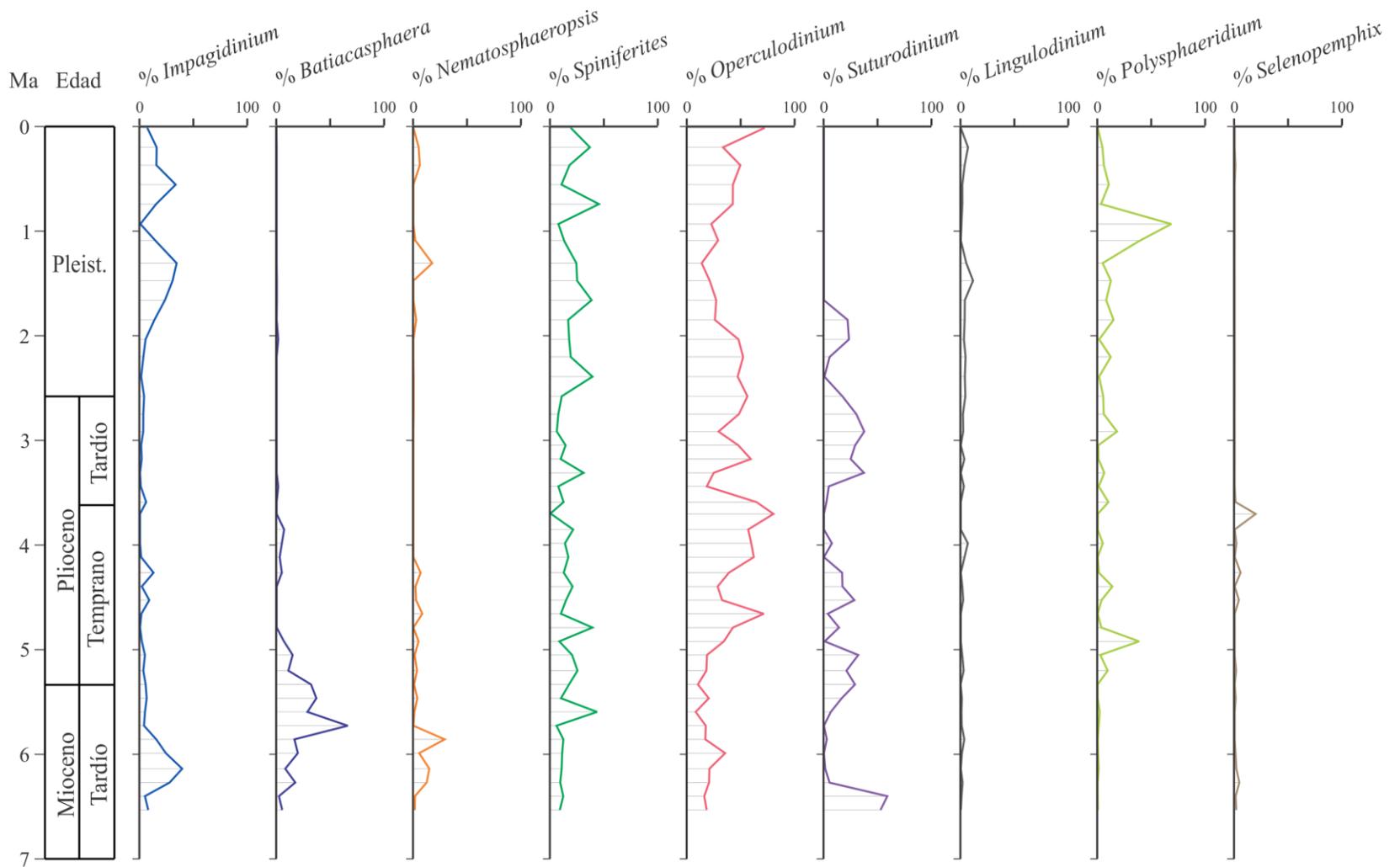


Figura 23. Concentración relativa de los géneros de dinofites más abundantes. *Spiniferites* y *Operculodinium* tienen significativa presencia en toda la secuencia.

Las preferencias ambientales de los dinoquistes se encuentran mezcladas. *Impagidinium*, *Batiacasphaera* y *Nematosphaeropsis* señalan un ambiente oceánico (Pospelova et al., 2008; Verleye y Louwye, 2010). Aunque estos géneros no son muy abundantes en la asociación, tienen una presencia regular, en particular durante el Mioceno tardío-Plioceno temprano, y posteriormente durante el Pleistoceno. Condiciones de ambiente más nerítico es señalado por la gran abundancia de los géneros *Spiniferites* y *Operculodinium*. También ambientes más someros están representados por los géneros *Polysphaeridium* y *Lingulodinium* (Edwards y Andrieu, 1992; Sluijs et al., 2005; Prost y Brinkhuis, 2005).

III.3.2. Bioestratigrafía y retrabajo

Muchos de los palinomorfos tienen un rango biocronoestratigráfico amplio, como es el caso de *Tuberculodinium vancampocae* (28.5-0 Ma, Oligoceno tardío-Reciente; Edwards, 1986; Williams y Bujak, 1985), *Operculodinium centrocarpum* (65-0 Ma, Paleoceno temprano-Reciente, Mudie et al., 2004), *Impagidinium aculeatum* (23.8-0 Ma, Mioceno temprano-Reciente, Williams y Bujak, 1985) y *Lingulodinium polyedrum* (54.8-0 Ma, Eoceno-Reciente, Williams y Bujak, 1985).

Algunos dinoquistes presentan su última presencia en un intervalo de tiempo consistente con el marco cronoestratigráfico del Site 1000. Entre ellos, *Edwarsiella sexispinosa* se encontró a los 4.4 Ma, con un rango bioestratigráfico de Oligoceno a Plioceno medio (27-3.07 Ma; Williams et al., 2004; Versteegh y Zevenboon, 1995); *Melitasphaeridium choanophorum* se presenta a 5.9 Ma, tiene un rango del Oligoceno tardío al Plioceno (28.5-1.77 Ma; Head, 1997).

Además de lo anterior, la asociación palinológica del Site 1000 recuperó numerosos palinomorfos marinos y continentales retrabajados, que implica que fueron depositados en un tiempo anterior y posteriormente vueltos a erosionar y redepositar. En promedio, el 1.3% de los palinomorfos son separados como retrabajo durante este estudio, con un máximo de 6.7% encontrado en la profundidad correspondiente a 1.47 Ma (Figura 24). La mayoría de los palinomorfos identificados como retrabajo, pertenecen al grupo de dinoquistes (promedio 0.8%).

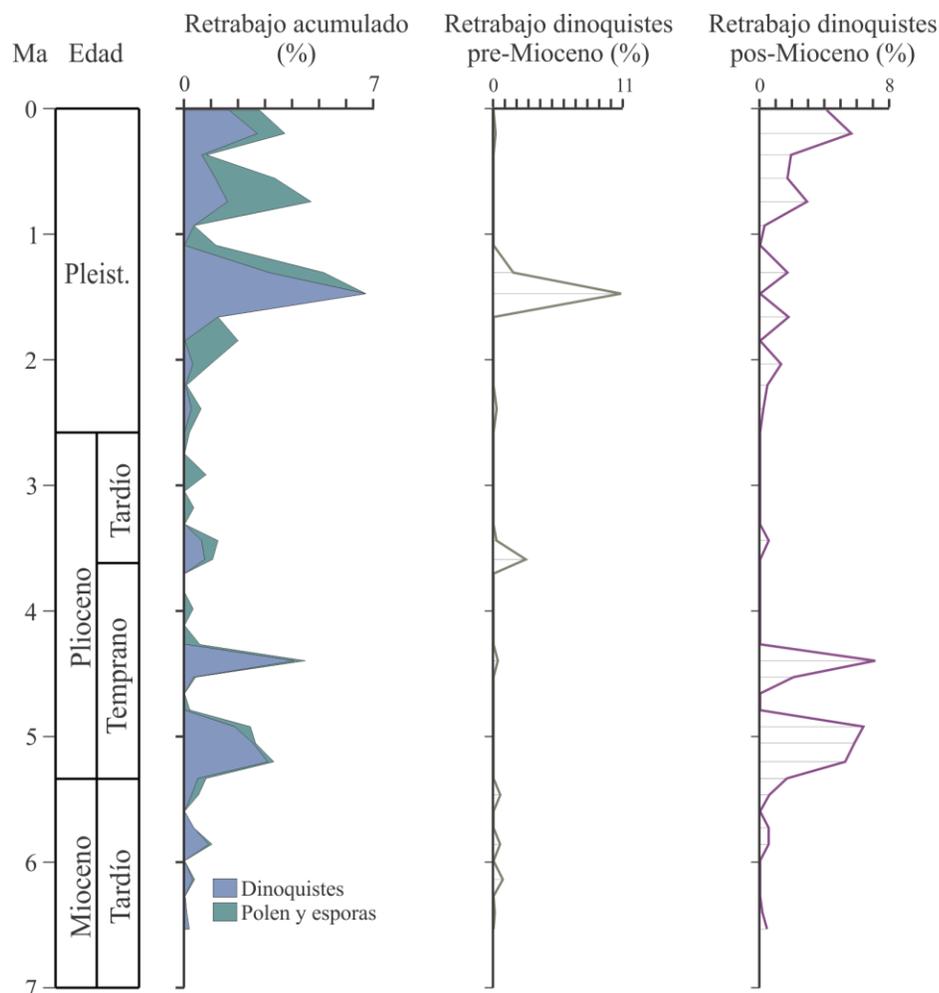


Figura 24. Concentración relativa de dinoquistes y palinomorfos continentales retrabajados en la asociación de grupos, y concentración relativa de dinoquistes retrabajados con edades anteriores al rango bioestratigráfico de estudio (pre-Mioceno) y dentro del rango o posteriores al Mioceno tardío (pos y Mioceno). Resalta el mayor porcentaje de palinomorfos retrabajados luego de 2 Ma.

Cuando el rango bioestratigráfico de los dinoquistes tiene la última aparición fuera del intervalo de tiempo estudiado, por lo tanto es más antiguo que Mioceno tardío (7 Ma), fue confiable su separación de la asociación. Este es el caso de los dinoquistes *Hafniasphaera criptovesiculata* (Daniano-Eoceno tardío; Heilmann-Clausen y Meyer, 1988), *Cassiculosphaeridia reticulata* (Cenomaniano-Maastrichtiano; Foucher, 1984), *Spiniferella cornuta* (Maastrichtiano-Oligoceno temprano; Brinkhuis et al., 2003), *Lentinia wetzelii* (Eoceno temprano-medio; Stover y Williams, 1987), *Atopodinium mirabile* (Albiano

tardío-Cenomaniano temprano; Masure, 1991; Williams et al., 1998), *Polysphaeridium congregatum* (Eoceno medio-Oligoceno; Williams y Bujak, 1985), *Dinogymnium acuminatum* (Santoniano tardío-Maastrichtiano; Evitt, 1970), *Florentinia cf. ferox* (Aptiano tardío-Campaniano medio; Williams y Bujak, 1985) y *Coronifera* sp. Este último género solo está reportado hasta el Paleoceno (Vozzhennikova, 1979). Las especies con rango biocronoestratigráfico más antiguo que la sección estudiada alcanzan un máximo de 10.8% en la asociación de dinoquistes (Figura 24).

En cambio, cuando la última presencia reportada para un palinomorfo se encuentra dentro del intervalo de tiempo estudiado, entre Mioceno tardío y Reciente (7-0 Ma), sus apariciones más recientes son parte del retrabajo. Por ejemplo, *Achomosphaera ramulifera* tiene su última presencia reportada para 1.77 Ma (Plioceno; de Verteuil, 1996), y en el Site 1000 se encuentra entre las muestras de 2.9-0 Ma. Por lo que la presencia en las muestras más recientes de 1.77 Ma se interpreta como retrabajo. Igualmente, *Hystrichostrogylon membraniphorum* tiene la última presencia bioestratigráfica en Mioceno tardío (5.33 Ma; Strauss et al., 2001; Manum et al., 1989), y en las muestras se encontró con una edad de 0.19 Ma. De manera similar, *Ataxodinium zevenboomii* solo se encontró en la muestra más superficial, y su rango estratigráfico es Plioceno (5.33-2.56 Ma; Head, 1998; Williams et al., 1998). En este caso, las especies de dinoquistes con rango biocronoestratigráfico dentro de la edad consenso de la sección estudiada, pero interpretadas como retrabajo en algunas profundidades, alcanzan hasta un 7.11% (Figura 24).

No parece existir una relación clara entre las edades del material retrabajado en cada muestra, posiblemente intervienen múltiples eventos de remoción y depositación del material. La gran proporción de palinomorfos retrabajados durante el Pleistoceno posiblemente es consecuencia de la mayor erosión por la intensificación de las corrientes. En general, la cantidad de retrabajo es explicado por la manera como se formó la plataforma de carbonatos que actualmente constituye el NR. Desde el Cretáceo medio esta plataforma creció como bancos separados por canales que se llenaron de sedimentos aportados por la erosión lateral de los mismos bancos (Cunningham, 1998). Esta edad de formación es consistente con el rango bioestratigráfico de los dinoquistes más antiguos encontrados en las muestras del Site 1000, *Atopodinium mirabile* del Albiano tardío-

Cenomaniano temprano (Masure, 1991) y *Florentinia* cf. *ferox* del Aptiano tardío-Campaniano medio (Williams y Bujak, 1985).

III.3.3. Intervalos palinológicos

La abundancia y proporción de los grupos de palinomorfos y de la asociación de dinoquistes fueron la base para diferenciar tres intervalos palinológicos (Figura 25). Estos intervalos son descritos en orden estratigráfico, indicando su profundidad (m) y correspondiente edad (Ma).

III.3.3.1. Intervalo de *Batiacasphaera* (215-160 m, ~6.52-5.05 Ma): Se caracteriza por el predominio de palinomorfos marinos, con promedio de 258 dinoquistes /gr.sed (Figura 22). *Batiacasphaera* presenta la mayor abundancia (promedio de 49 quistes /gr.sed), seguido de *Suturodinium*, *Spiniferites* y *Operculodinium*, con promedios de 48, 47 y 42 quistes /gr.sed respectivamente (Figura 23).

Hay buena recuperación de especies de dinoquistes en este intervalo. El número de especies alcanza 34 quistes, correspondiente a un valor 21 especies de dinoquistes en una submuestra de 100 (Ver III.3.4. Diversidad de dinoquistes). La mayor diversidad esta en la profundidad 190 m, que corresponde a una edad de ~5.86 Ma.

III.3.3.2. Intervalo de *Operculodinium* (155-60 m, ~4.92-2.2 Ma): Este intervalo muestra una significativa disminución en la recuperación de palinomorfos, que se recupera al final. El grupo más abundante es de acritarcas, con un promedio de 300 palinomorfos /gr.sed. Los dinoquistes disminuyen hasta un promedio de 117, con un rango entre 8 y 693 quistes /gr.sed (Figura 22). Los índices de diversidad también señalan una reducción en la riqueza (Ver III.3.4. Diversidad de dinoquistes). La mínima recuperación de especies se encuentra en la profundidad 100 m (3.44 Ma), con solo dos especies, *Operculodinium* y *Selenopemphix*.

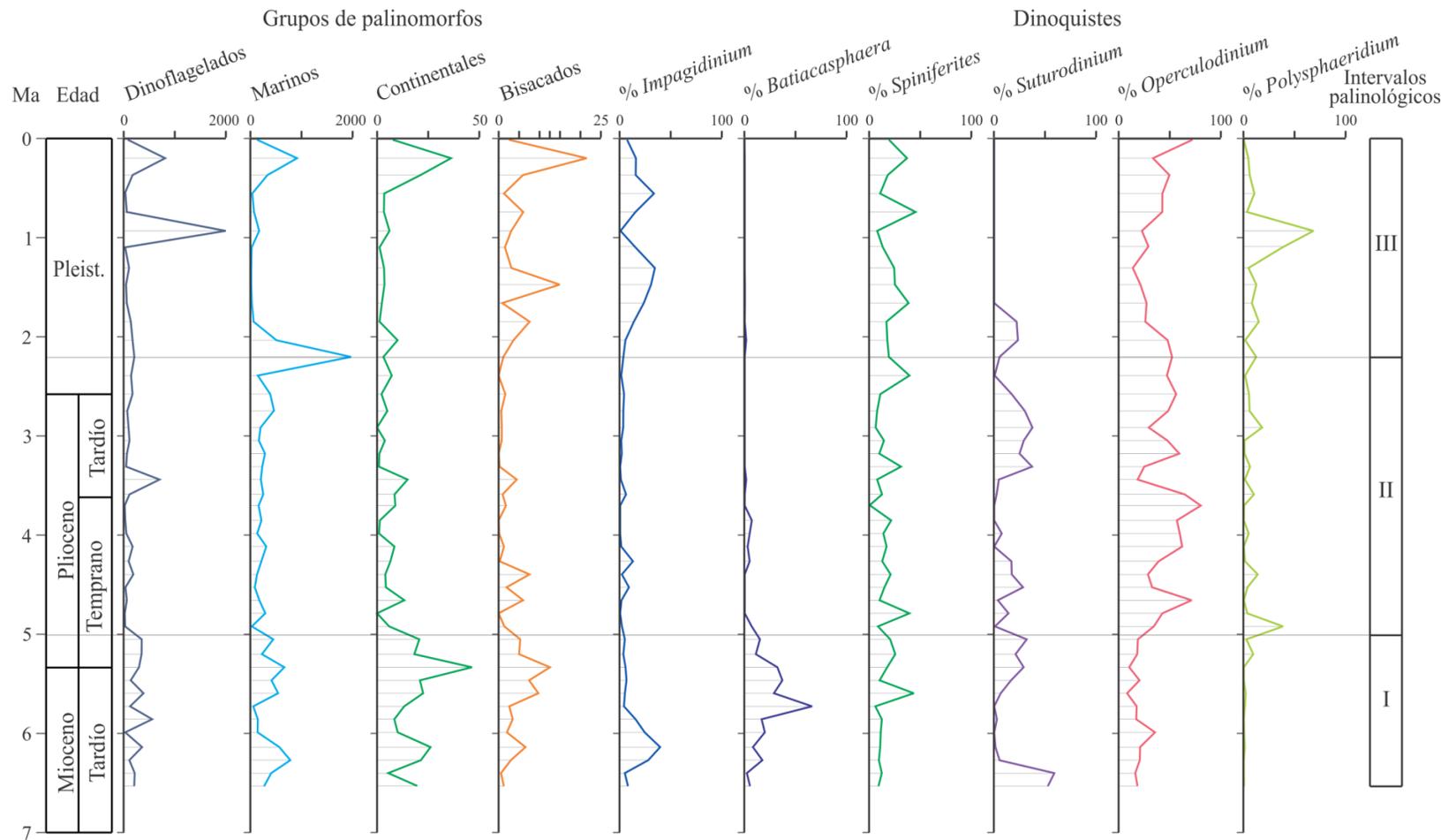


Figura 25. Abundancia relativa de los grupos de palinomorfos y algunos taxa de dinoquistes. La asociación de palinomorfos se interpreta en tres intervalos distintivos (I, II y III). Las líneas delgadas dentro de las curvas señalan la posición de las muestras.

En general, el taxa más abundante es *Operculodinium*, que alcanza el 40% en la asociación de dinoquistes con 47 quistes /gr.sed en promedio. También *Spiniferites* y *Suturodinium* son abundantes, con promedios de 17 y 13 quistes /gr.sed respectivamente (Figura 23).

III.3.3.3. Intervalo de *Polysphaeridium* (55-0.02 m, ~2.02-0.006 Ma): Es el intervalo más reciente y se caracteriza por un notable abundancia de dinoquistes, con 305 quistes /gr.sed en promedio, y la presencia significativa de polen de bisacados (Figura 22). La asociación de dinoquistes presenta una gran abundancia absoluta de *Polysphaeridium*, con promedio de 120 quistes /gr.sed que alcanza 1350 quistes en la profundidad 25 m (0.91 Ma). En abundancia relativa, *Operculodinium* continúa siendo el dominante en la asociación, seguido de *Spiniferites*, y de manera discontinua, de *Impagidinium* (Figura 23).

Para corroborar la diferencia estadística de las abundancias relativas de los grupos de palinomorfos y los dinoquistes seleccionados entre los intervalos palinológicos, fueron analizados con la prueba Anova no paramétrica de Kruskal-Wallis con la siguiente hipótesis:

Ho: La abundancia relativa de los grupos palinológicos y dinoquistes en los tres intervalos es estadísticamente la misma.

Ha: Al menos la abundancia relativa es diferente.

Los resultados de esta prueba se muestran en la tabla 4, en la cual se indica que la mayoría de las variables empleadas en la identificación de los intervalos palinológicos tienen diferencias significativas en los tres intervalos ($p < 0.05$). Solo *Spiniferites* y *Lingulodinium* tienen una abundancia relativa regular en toda la sección estudiada.

Tabla 4. Resultados de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para la homogeneidad de las abundancias relativas de los grupos de palinomorfos y dinoquistes más abundantes. H y χ^2 C son los estadísticos de prueba con 2 grados de libertad para 44 casos. Con asterisco se indica las variables sin diferencias estadísticas en la abundancia relativa.

Variable		Kruskall-Wallis		Mediana	
		H	p	χ^2	p
%Grupos	Dinoflagelados	13.7341	0.0010	10.6667	0.0048
	Otros marinos	14.5850	0.0007	10.6667	0.0048
	Continentalas	7.1689	0.0278	9.3333	0.0094
	Bisacados	13.9167	0.0010	10.6667	0.0048
%Dinoquistes	<i>Impagidinium</i>	21.8652	0.0000	19.4667	0.0001
	<i>Batiacasphaera</i>	30.0270	0.0000	23.1455	0.0000
	<i>Nematosphaeropsis</i>	10.1699	0.0062	11.8667	0.0026
	<i>Spiniferites</i>	3.4141	0.1814*	4.5333	0.1037*
	<i>Operculodinium</i>	21.6862	0.0000	13.3333	0.0013
	<i>Suturodinium</i>	10.5065	0.0052	7.4667	0.0239
	<i>Lingulodinium</i>	4.5261	0.1040*	6.0000	0.0498*
	<i>Polysphaeridium</i>	10.6631	0.0048	8.5333	0.0140
	<i>Selenopemphix</i>	11.6976	0.0029	16.3526	0.0003

Posteriormente se realizó la prueba de la mediana, para observar cual era el comportamiento de los variables, con presencia mayores o menores a la mediana para los grupos palinológicos y los dinoquistes (Figuras 26 y 27 respectivamente). En la tabla 5 se incluyen los resultados de presencias superiores a la mediana. Se observa que el intervalo con mayor abundancia relativa en las diferentes variables es el intervalo *Polysphaeridium*, del Pleistoceno.

Los dinoquistes con abundancia relativa más significativa durante el Mioceno tardío-Plioceno temprano son *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis*, los cuales señalan condiciones más oceánicas en la asociación (Prost y Brinkhuis, 2005; Pospelova et al., 2008; Verleye y Louwey, 2010). Entre las especies de *Impagidinium*, la más abundante es *I. patulum*, seguido de *I. paradoxum* e *I. aculeatum*; todas ellas encontradas en abundancia en ambientes oligotróficos cálidos (Rochon et al., 1999; Marret y Zonneveld, 2003), aunque *I. aculeatum* es poco frecuente en altas salinidades (Rochon et al., 1999). *Nematosphaeropsis* es representada por *N. labyrinthus* y *N. lemniscata*, especies cosmopolitas abundantes en ambientes oceánicos cálidos (Versteegh y Zonneveld, 1994).

En el intervalo inferior también *Selenopemphix* es abundante, siendo el único taxa heterótrofo considerado dentro el análisis. Las especies *Selenopemphix nephroides* y *S. quanta* son características de ambientes eutróficos cálidos (Rochon et al., 1999), siendo la última también encontrada en bajas temperaturas (Marret y Zonneveld, 2003). En general, todos los dinocistos peridinioideos, son abundantes en áreas de surgencias (Pospelova et al., 2008; Vázquez-Bedoya et al., 2008; Verleye y Louwye, 2010) o próximos a la costa (Wrenn y Kokinos, 1986), y en regiones con baja temperatura superficial del mar (Lenoir y Hart, 1988; Marret y Zonneveld, 2003).

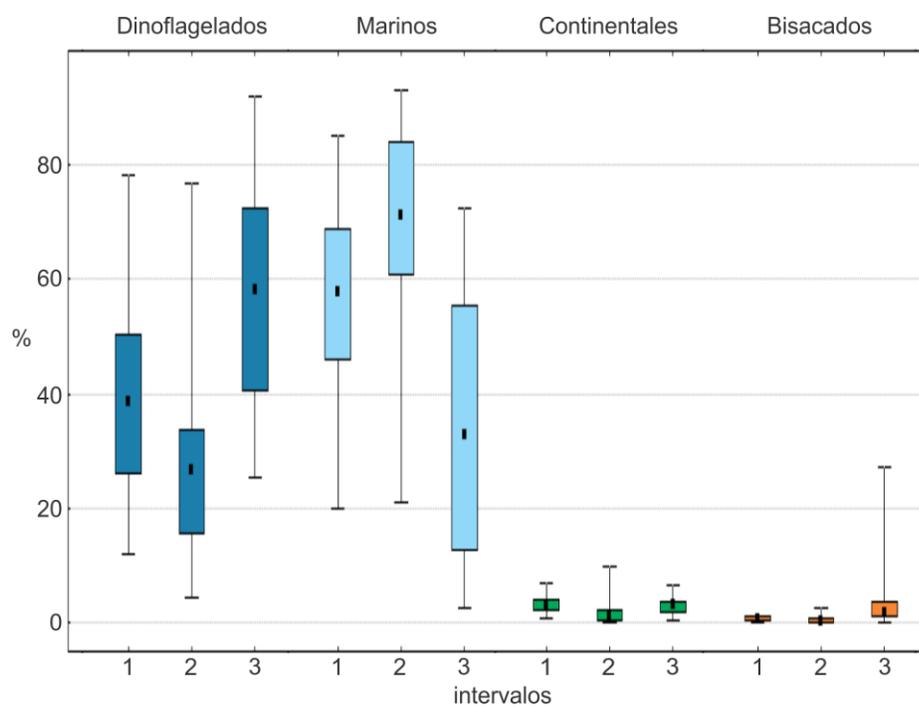


Figura 26. Resultados gráficos de la prueba de la mediana para los grupos de palinomorfos en los tres intervalos palinológicos identificados en este estudio.

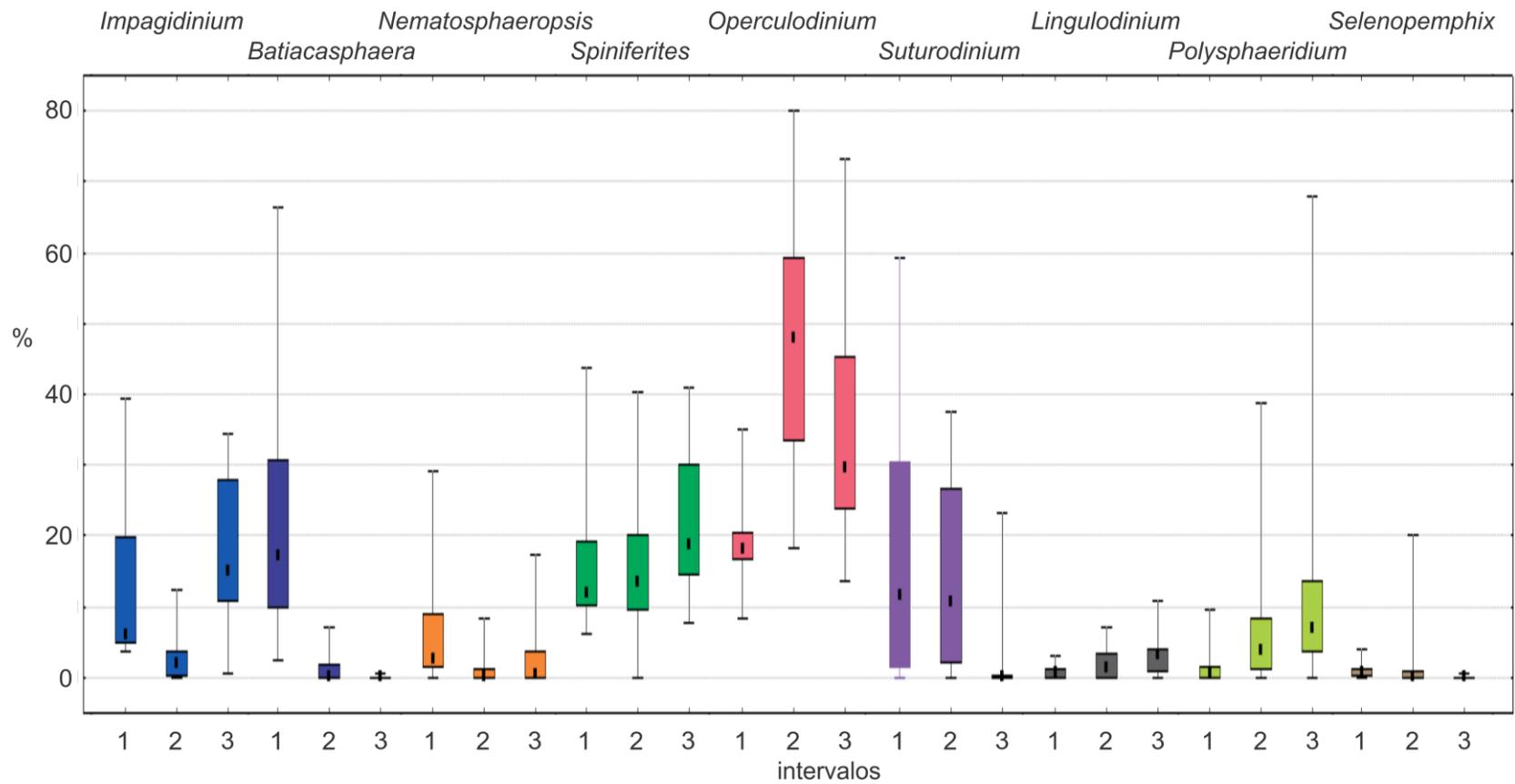


Figura 27. Resultados gráficos de la prueba de la mediana para los dinoquistes seleccionados.

Tabla 5. Resultados de la prueba de la mediana para abundancias relativas mayores a la mediana esperada para cada intervalo palinológico. Los valores expresan la diferencia entre la mediana observada y la calculada, con asterisco en el intervalo con mayor abundancia relativa (n=44).

Variable		Intervalos palinológicos		
		<i>Batiacasphaera</i>	<i>Operculodinium</i>	<i>Polysphaeridium</i>
%Grupos	Dinoflagelados	1.0	-5.0	4.0*
	Otros marinos	-1.0	5.0*	-4.0
	Continetales	3.0*	-5.0	2.0
	Bisacados	1.0	-5.0	4.0*
%Dinoquistes	<i>Impagidinium</i>	2.0	-7.0	5.0*
	<i>Batiacasphaera</i>	6.8*	-2.6	-4.2
	<i>Nematosphaeropsis</i>	5.0*	-4.0	-1.0
	<i>Spiniferites</i>	-2.0	-1.0	3.0*
	<i>Operculodinium</i>	-5.0	5.0*	-0.0
	<i>Suturodinium</i>	2.0	2.0*	-4.0
	<i>Lingulodinium</i>	-3.0	0.0	3.0*
	<i>Polysphaeridium</i>	-4.0	1.0	3.0*
	<i>Selenopemphix</i>	5.8*	-2.6	-3.2

En contraste, el intervalo Plioceno temprano-Pleistoceno temprano solo se caracteriza por abundancias relativas de *Operculodinium* y *Suturodinium*. La especie más abundante en este intervalo es *Operculodinium centrocarpum*, especie cosmopolita encontrada en casi todos los ambientes y condiciones (Marret y Zonneveld, 2003), aunque ha sido relacionada con las aguas más cálidas en el Caribe y la corriente del Atlántico Norte (Harland, 1983). En este intervalo también hay ocasionales presencias de *O. janduchenei* y *O. israelianum*. Ambas especies son encontradas en ambientes marinos tropicales a subtropicales, pero la abundancia de *O. israelianum* señala condiciones de mayor salinidad (Marret y Zonneveld, 2003; Londeix et al., 2007).

El intervalo más reciente presenta abundancias de *Impagidinium*, *Polysphaeridium*, *Spiniferites* y *Lingulodinium*. Además de ambientes oligotróficos típicamente oceánicos señalados por las especies de *Impagidinium*, la presencia de *Spiniferites* señala condiciones más neríticas (Prost y Brinkhuis, 2005). *Spiniferites* es representado por *S. ramosus*, especie cosmopolita con preferencia a zonas de surgencias o alta mezcla en la capa superficial del mar (Marret y Zonneveld, 2003). Otras especies también presentes en este intervalo son *S. mirabilis* y *S. membranaceus*, abundantes en ambientes costeros tropicales a subtropicales (Rochon et al., 1999; Marret y Zonneveld, 2003). También

durante el Pleistoceno, la abundancia de *Polysphaeridium zoharyi* y *Lingulodinium machaerophorum* señalan características costeras eurihalinas con abundancia en condiciones eutróficas (Brinkhuis, 1994; Marret y Zonneveld, 2003).

Estos resultados señalan que los intervalos inferior y superior tienen características ambientales mezcladas, de acuerdo con las preferencias conocidas de los dinoquistes estadísticamente significativos. Esto es consistente con las diferentes profundidades y ambientes donde la secuencia de carbonatos del NR fue depositada. En cambio el intervalo intermedio es caracterizado por una disminución de la recuperación y representado estadísticamente por un solo dinoquiste, *Operculodinium centrocarpum*, con variadas preferencias ambientales y reportado abundante en el Caribe. Debido a que *Suturodinium* tiene características morfológicas parecidas a *Operculodinium*, puede tener también igual preferencia ambiental y con ellos los resultados similares.

III.3.4. Diversidad de dinoquistes

Los índices de diversidad de dinoquistes también sirvieron durante la diferenciación de los intervalos palinológicos (Figura 28). El número de especies, el cual no considera el tamaño de muestra, indica un mayor número de especies durante el intervalo Mioceno tardío-Plioceno temprano. Un aumento similar es levemente observado con la riqueza evaluada con rarefacción, para una abundancia de 100 dinoquistes, y en el índice de diversidad de Shannon-Wiever. Durante el Plioceno, la diversidad disminuye y tiene una recuperación significativa durante el Pleistoceno, aunque no alcanza los valores encontrados en el intervalo Mioceno tardío-Plioceno temprano (Figura 28).

Las diferencias de la diversidad de dinoquistes entre los tres intervalos fueron determinadas estadísticamente con una prueba Kruskal-Wallis (Tabla 6), donde la diversidad en los tres intervalos es heterogénea ($p < 0.05$). La prueba de la mediana (Figura 29 y Tabla 7) señala que el intervalo *Batiacasphaera* tiene mayor cantidad de especies, le continúa el intervalo *Polysphaeridium* y finalmente, *Operculodinium*.

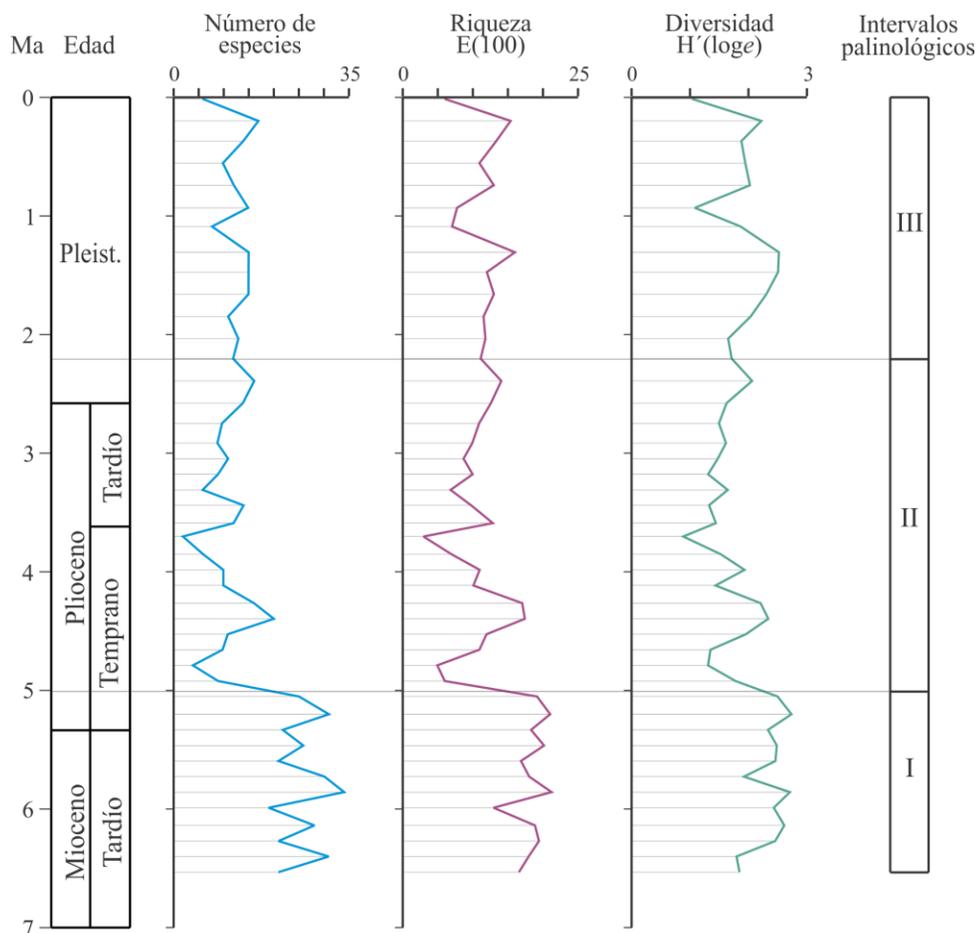


Figura 28. Diferentes índices de la diversidad de dinoquistes en los intervalos palinológicos. La cantidad de especies, la riqueza estimada para una abundancia de 100 dinoquistes con rarefacción y la diversidad de Shannon-Wiener, todas ellas presentan un patrón similar.

Tabla 6. Resultados de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para la homogeneidad de los índices de diversidad de dinoquistes. H y χ^2 C son los estadísticos de prueba con 2 grados de libertad para 44 casos.

Variable		Kruskal-Wallis		Mediana	
		H	p	χ^2	p
Diversidad	# especies	26.7082	0.0000	21.9511	0.0000
	E(100)	23.6326	0.0000	17.3333	0.0002
	Shannon-Wiener	17.6275	0.0001	10.6667	0.0048

Tabla 7. Resultados de la prueba de la mediana para los índices de diversidad de dinoquistes entre cada intervalo palinológico. Los valores expresan la diferencia entre la mediana observada y la calculada, con asterisco en el intervalo con mayor diversidad (n=44).

Variable		Intervalos palinológicos		
		<i>Batiacasphaera</i>	<i>Operculodinium</i>	<i>Polysphaeridium</i>
Diversidad	# especies	6.5*	-6.0	-0.5
	E(100)	6.0*	-5.0	-1.0
	Shannon-Wiener	4.0*	-5.0	1.0

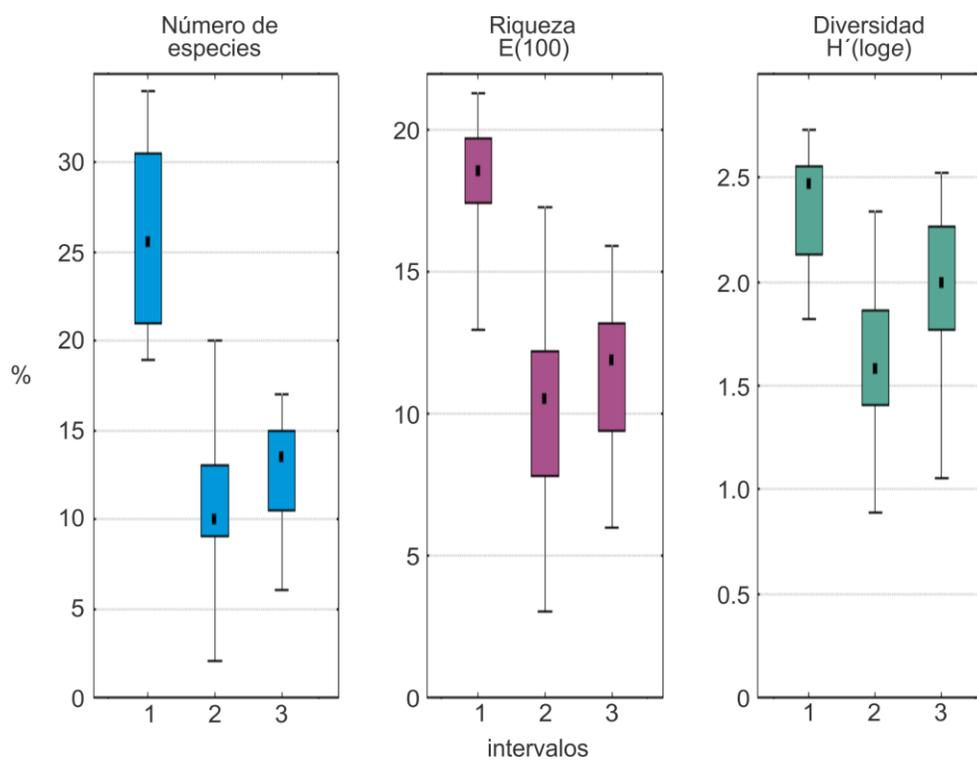


Figura 29. Resultados gráficos de la prueba de la mediana para la diversidad de dinoquistes.

III.3.5. Índices palinológicos

Algunas relaciones entre especies de dinoquistes han buscado estimar características específicas en la capa de agua superficial, las cuales han sido empleadas considerando los dinoquistes identificados en el Site 1000. Las condiciones eutróficas u oligotróficas se asocian a la presencia de surgencias. Esta relación se observó en el océano Índico durante la intensidad del monzón (Zonneveld et al., 1997b), definiendo que las condiciones oligotróficas, sin surgencias, son indicadas por las abundancias relativas de *Impagidinium aculeatum*, *I. paradoxum*, *I. striatum* y *Nematosphaeropsis labyrinthus*. En cambio, los ambientes eutróficos tienen abundancia relativa en *Polysphaeridium zoharyi* y *Spiniferites ramosus*. Así el índice eutrófico/oligotrófico es definido como:

$$Eu/Oligotrófico = \frac{\text{eutrófico}}{\text{eutrófico} + \text{oligotrófico}}$$

Donde *oligotrófico* y *eutrófico* representa la suma de las concentraciones de las especies antes mencionadas respecto al total de dinoquistes. Esta relación nos señala condiciones predominantemente oligotróficas durante el Mioceno tardío (Figura 30), posiblemente relacionadas con el paso de aguas superficiales provenientes del océano Pacífico, antes del cierre de Panamá. Durante el Plioceno hay mayor cantidad de surgencias y condiciones eutróficas, las cuales disminuyen un poco en el Pleistoceno.

Algunos índices palinológicos han intentado estimar cambios en la salinidad, como el empleado para estudiar la crisis de salinidad del Mioceno tardío en el mar Mediterráneo (Londeix et al., 2007). En el Site 1000 los dinoquistes empleados como indicadores de alta salinidad son *Lingulodinium machaerophorum*, *Tuberculodinium vancampoe*, *Polysphaeridium zoharyi*, *Selenopemphix quanta* y *Spiniferites ramosus*. Los indicadores de baja salinidad son las especies de *Impagidinium patulum*, *I. paradoxum*, *I. striatum*, *S. membranaceus*, *S. mirabilis*, *Operculodinium janduchenei* y *Selenopemphix nephroides*. Aunque solo se recomienda el empleo de *S. mirabilis* si alcanza una abundancia mayor del 8% (Londeix et al., 2007), en la asociación de dinoquistes del Site 1000 se empleó con solo una abundancia relativa promedio del 5%. Este índice indica

menor salinidad durante el Mioceno tardío, cuando existió conexión de aguas entre el Pacífico oriental y el Caribe, y alta salinidad durante el Plio-Pleistoceno (Figura 30).

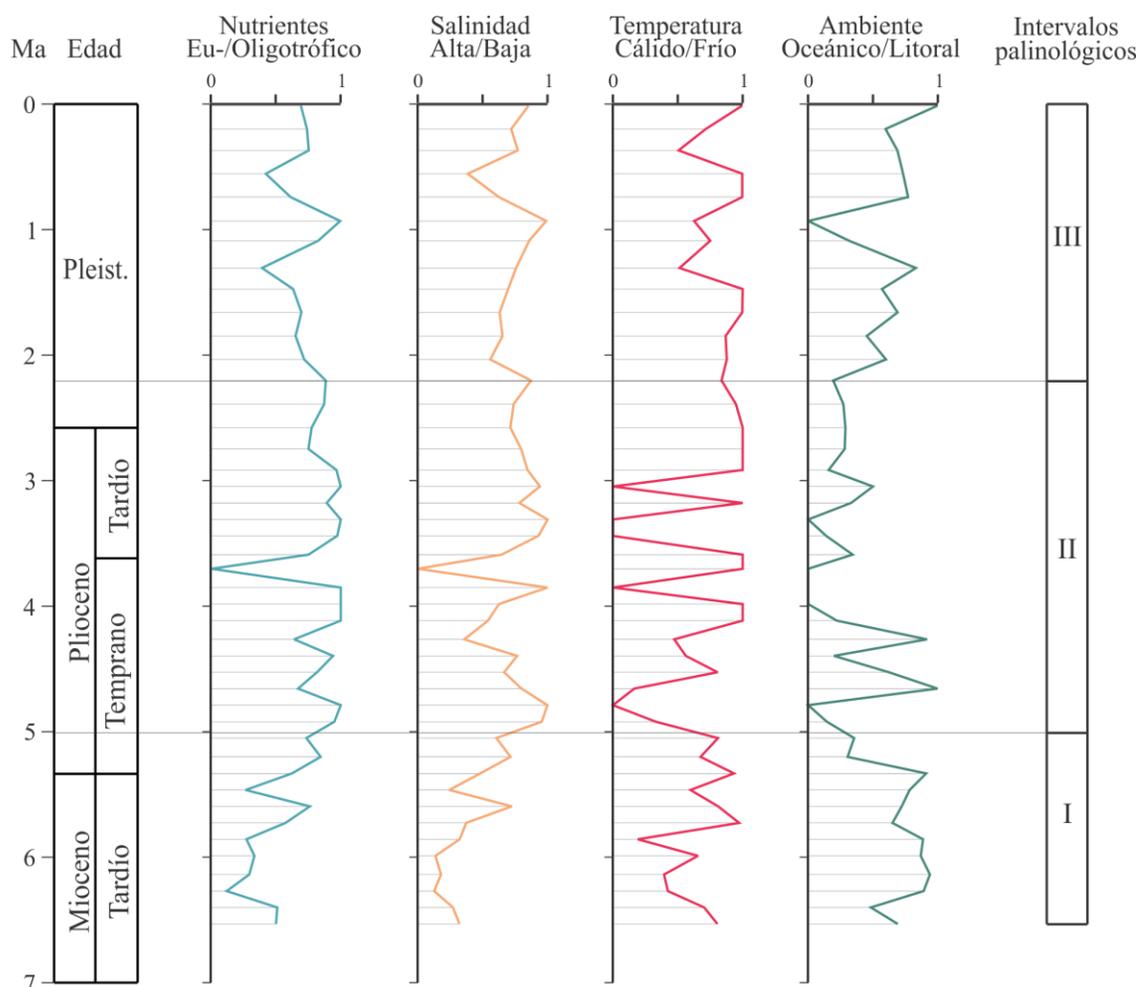


Figura 30. Índices palinológicos del Site 1000. El intervalo I presenta condiciones oligotróficas, oceánicas, con baja salinidad y con menor temperatura. El intervalo II con marcadas fluctuaciones, es predominantemente eutrófico, con influencia de ambientes litorales y temperatura y salinidad altas. El intervalo III tiene nuevamente condiciones oceánicas pero es mesotrófico, con mayor estabilidad en la temperatura y salinidad.

Finalmente, se incluyó un índice que relaciona las especies de dinoquistes con preferencia oceánica de *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis*, con especies de preferencia litoral, como *Lingulodinium machaerophorum*, *Polysphaeridium zoharyi*, *Operculodinium israelianum* y

Tuberculodinium vancampoae (Versteegh y Zonneveld, 1994; Londeix et al., 2007). A pesar de las diferentes preferencias ambientales, como se discutió anteriormente, este índice muestra un predominio de ambientes oceánicos durante el Mioceno tardío y el Pleistoceno (Figura 30).

La prueba Kruskal-Wallis y de la mediana para determinar la diferencia de los índices palinológicos entre los tres intervalos señala que la temperatura es estadísticamente homogénea, aunque tiene un leve aumento en el intervalo *Operculodinium* (Tabla 8 y 9). El intervalo *Batiacasphaera* presenta condiciones oligotróficas, oceánicas, con baja salinidad y un rango de temperatura levemente inferior, pero sin diferencias estadísticas concluyentes. El intervalo *Operculodinium* es caracterizado por condiciones eutróficas de ambientes más litorales, alta salinidad y un amplio rango de temperatura. El intervalo *Polysphaeridium* señala ambiente mesotrófico, con salinidad similar al intervalo anterior y con alta temperatura (Figura 31).

Tabla 8. Resultados de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para la homogeneidad de los índices palinológicos. H y χ^2 son los estadísticos de prueba con 2 grados de libertad para 44 casos. El asterisco señala que la temperatura es invariable en los tres intervalos ($p > 0.05$).

Variable		Kruskall-Wallis		Mediana	
		H	p	χ^2	p
Índices palinológicos	Nutrientes	18.6603	0.0001	18.1333	0.0001
	Salinidad	15.9188	0.0003	8.5333	0.0140
	Temperatura	2.7074*	0.2583*	1.5790*	0.4541*
	Ambiente	15.7796	0.0004	13.2000	0.0014

Tabla 9. Resultados de la prueba de la mediana para los índices palinológicos. Los valores expresan la diferencia entre la mediana observada y la calculada, con asterisco en el intervalo con mayor valor.

Variable		Intervalos palinológicos		
		<i>Batiacasphaera</i>	<i>Operculodinium</i>	<i>Polysphaeridium</i>
Índices palinológicos	Nutrientes	-4.0	7.0*	-3.0
	Salinidad	-4.0	4.0*	0.0
	Temperatura	-1.7	0.5*	1.3
	Ambiente	3.0*	-6.0	3.0

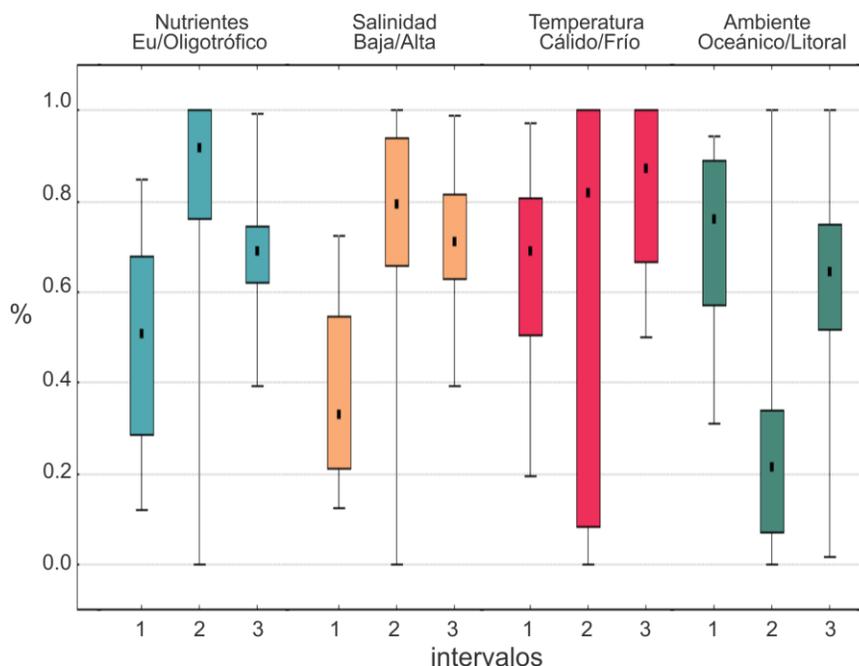


Figura 31. Prueba de la mediana para los índices palinológicos en los tres intervalos.

III.3.6. Asociación de dinoquistes

El análisis multidimensional escalado mostró una pobre similitud entre las abundancias relativas de dinoquistes, con un valor de stress de 0.2631 alcanzado en 22 iteraciones. De acuerdo con esto, las dimensiones estimadas (Tabla 10, Figuras 32 y 33) tienen poco ajuste con los datos iniciales de la matriz de entrada. Aun así, la figura 32 muestra una relación entre los valores menores de la dimensión 1 con el intervalo de *Batiacasphaera*, valores fluctuantes durante el intervalo de *Operculodinium* y los mayores valores se relacionan con el intervalo más superior, de *Polysphaeridium*. Estos cambios son definidos principalmente por las primeras especies de dinoquistes de la tabla 10, primero *Operculodinium centrocarpum*, seguido *Polysphaeridium zoharyi*, *Spiniferites ramosus*, etc. Esta relación entre los dinoquistes también puede observarse en la figura 33, donde el lado positivo de ambas dimensiones corresponde a *O. centrocarpum*, y el contrario negativo a *Cassiculosphaeridia* sp.1, *Spiniferites bulloideos*, y *Suturodinium* sp.

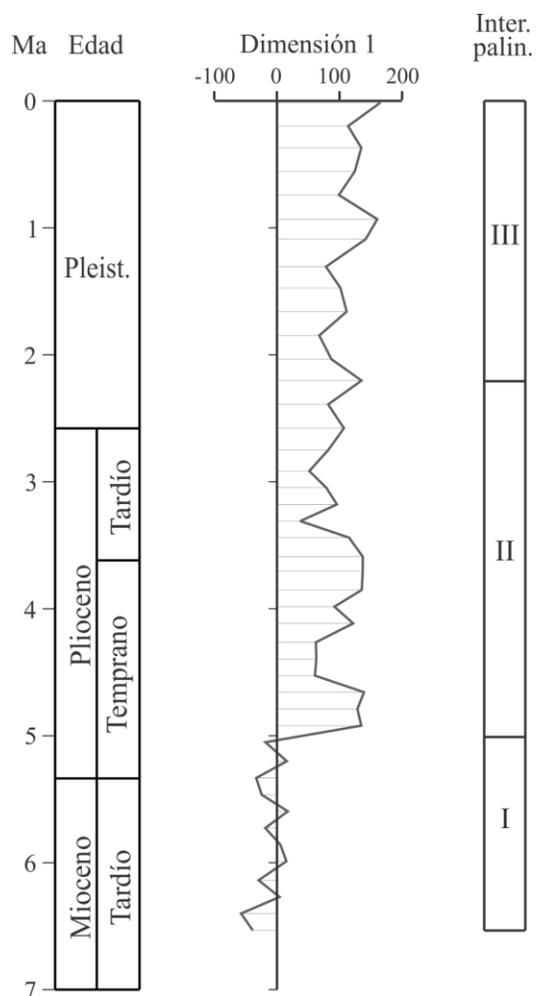


Figura 32. Análisis multidimensional escalado de especies de dinoquistes, curva de la dimensión 1 y su relación con los intervalos palinológicos. A partir de 5 Ma se observa un cambio en la asociación de dinoquistes.

Tabla 10. Coeficientes de la dimensión 1 del análisis multidimensional escalado. Se observa que *Operculodinium centrocarpum* es la variable de mayor significancia en ambas dimensiones.

Dinoquiste	Código	Dim.1
<i>Operculodinium centrocarpum</i>	O.cent	1.877
<i>Polysphaeridium zoharyi</i>	P.zoh	1.712
<i>Spiniferites ramosus</i>	S.ram	1.468
<i>Impagidinium striatum</i>	I.str	1.206
<i>Lingulodinium machaerophorum</i>	L.mac	1.187
<i>Hystrichokolpoma denticulatum</i>	H.den	1.171
<i>Spiniferites sp.</i>	S.sp	0.903
<i>Impagidinium aculeatum</i>	I.acu	0.787
<i>Batiacasphaera edwardsiae</i>	B.edw	0.750
<i>Impagidinium sp.minimus</i>	I.sp1	0.619
<i>Spiniferites splendidus</i>	S.spl	0.609
<i>Tuberculodinium vancampoe</i>	T.van	0.531
<i>Batiacasphaera sp.2 quelonensis</i>	B.sp2	0.450
<i>Polysphaeridium sp.1</i>	P.sp1	0.257
<i>Impagidinium velorum</i>	I.vel	0.248
<i>Operculodinium giganteum</i>	O.gig	0.241
<i>Lingulodinium hemicystum</i>	L.hem	0.228
<i>Impagidinium victorianum</i>	I.vic	0.190
<i>Spiniferites membranaceus</i>	S.mem	0.177
<i>Edwardsiella sexispinosa</i>	E.sex	-0.014
<i>Impagidinium patulum</i>	I.pat	-0.066
<i>Nematosphaeropsis lemniscata</i>	N.lem	-0.083
<i>Achomosphaera ramulifera</i>	A.ram	-0.179

Dinoquiste (continuación)	Código	Dim.1
<i>Dapsilidinium pseudocolligerum</i>	D.pseu	-0.302
<i>Nematosphaeropsis labyrinthus</i>	N.lab	-0.312
<i>Spiniferites hyperacanthus</i>	S.hyp	-0.318
<i>Cassiculosphaeridia sp. cua</i>	C.sp1	-0.330
<i>Spiniferites mirabilis</i>	S.mir	-0.343
<i>Dapsilidinium pastielsii</i>	D.past	-0.360
<i>Batiacasphaera minuta form 1</i>	B.min1	-0.390
<i>Operculodinium janduchenei</i>	O.jan	-0.474
<i>Impagidinium paradoxum</i>	I.par	-0.518
<i>Operculodinium sp. minimus</i>	O.sp1	-0.589
<i>Ataxodinium zevenboonii</i>	A.zev	-0.609
<i>Thalassiphora delicata</i>	Th.del	-0.631
<i>Selenopemphix nephroides</i>	S.nep	-0.647
<i>Batiacasphaera minuta</i>	B.min	-0.705
<i>Operculodinium israelianum</i>	O.isr	-0.731
<i>Selenopemphix quanta</i>	S.qua	-0.836
<i>Spiniferites bulloideus</i>	S.bull	-0.870
<i>Impagidinium sp.</i>	I.sp	-0.949
<i>Selenopemphix brevispinosa</i>	S.brev	-1.057
<i>Nematosphaeropsis sp.1</i>	N.sp1	-1.061
<i>Suturodinium gen. nov</i>	Sutur	-1.071
<i>Lejeunecysta hyalina</i>	L.hya	-1.163

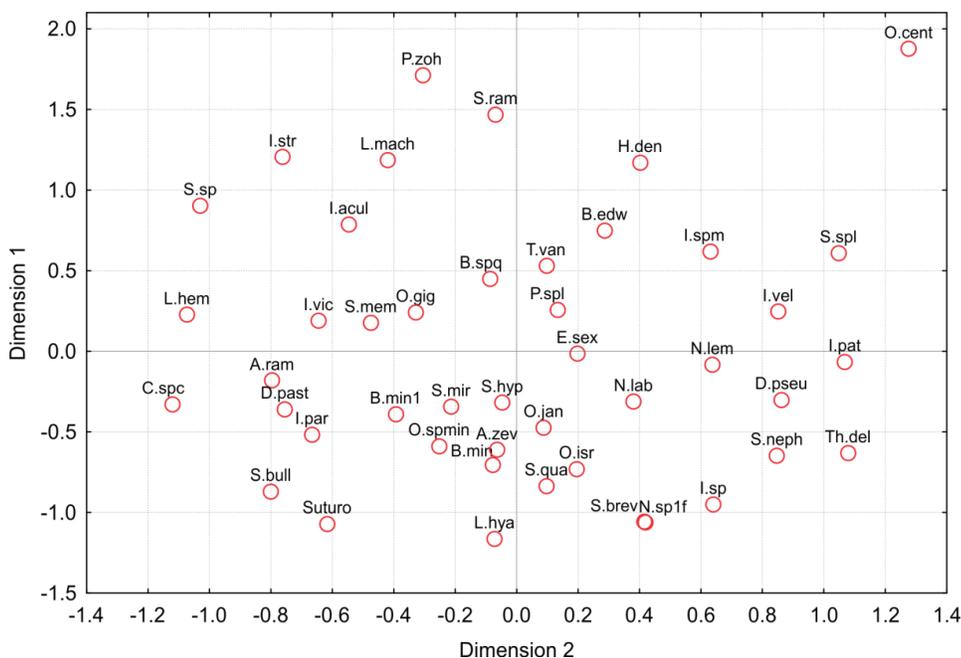


Figura 33. Resultado gráfico del análisis multidimensional escalado de especies de dinoquistes. La escala de las dimensiones son valores de similitud. Los nombres de los códigos están en la tabla 3. La especie con mayor significancia en los resultados es *Operculodinium centrocarpum* (O.cent).

III.3.7. Otros indicadores de paleoproductividad

Con el fin de comparar la estimación de paleoproductividad con los resultados palinológicos, se incluyó la información sobre la tasa de acumulación de carbonatos obtenida durante la perforación del Site 1000 (Shipboard Scientific Party, 1997). La tasa de acumulación de carbonato (Figura 34) fue mayor durante el Mioceno tardío-Plioceno, con notables incrementos ~5.5 Ma y 4-3 Ma. La precipitación de carbonatos requiere temperaturas cálidas para propiciar el desarrollo de nanoplancton calcáreo. Durante el Pleistoceno, la tasa de acumulación de carbonato es menor y relativamente constante. La información disponible sobre TOC en el Site 1000 no presenta buena resolución, por tal motivo no se utilizó.

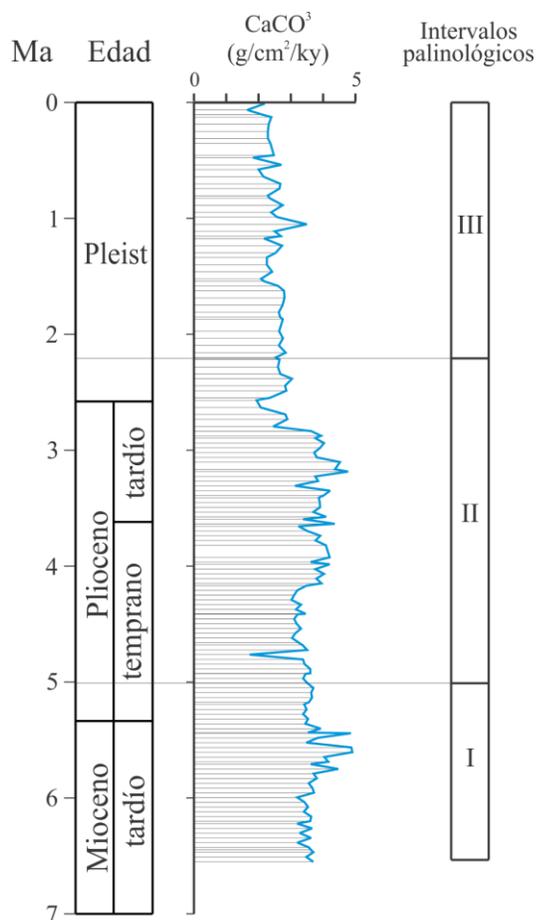


Figura 34. Taza de acumulación de carbonato (CaCO_3 MAR, $\text{g/cm}^2/\text{ky}$) del Site 1000. Los lugares de análisis son indicados por líneas grises discontinuas dentro de la curva.

La prueba Kruskal-Wallis y de la mediana ($N=155$, $df=2$) señala diferencias significativas en la acumulación de carbonato entre los tres intervalos ($H = 73.7669$, $\chi^2 = 60.8807$, $p < 0.05$). El intervalo *Batiacasphaera* tiene los mayores valores, y *Polysphaeridium* los menores (Figura 35).

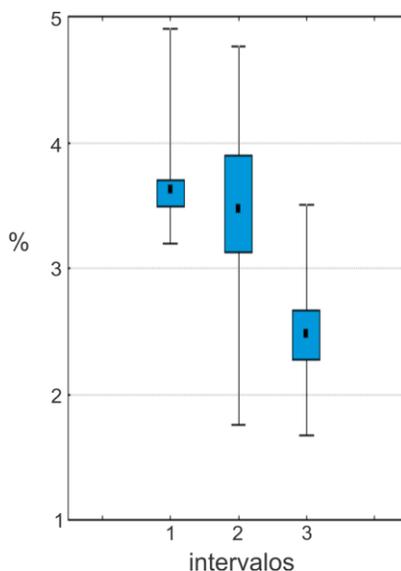


Figura 35. Prueba de la mediana para la acumulación de carbonato en los tres intervalos.

III.3.8. Eventos palinológicos en el “Nicaragua Rise”

Los resultados palinológicos del Site 1000 son interpretados como estimadores de la productividad primaria durante los últimos 7 Ma, y relacionados con algunos eventos paleoceanográficos documentados en el Caribe. Además, como la evolución de las secuencias carbonatadas son también influenciadas por cambios eustáticos (Mutti et al., 2005), se incluyó la curva de cambios del nivel del mar propuesta por Hardenbol et al. (1998), y más recientemente por Miller et al. (2005). Las interpretaciones de los intervalos palinológicos de este estudio son descritos en orden cronoestratigráfico, comenzando por el intervalo más antiguo y se compilan en la figura 36.

III.3.8.1. Conexión Pacífico-Caribe (~6.52-5.05 Ma)

Este intervalo se caracteriza por la mayor cantidad de conteos de palinomorfos, predominantemente marinos (Figura 22), y por una asociación de dinoquistes dominada por *Batiacasphaera* (Figura 23), que indica características predominantemente oceánicas. Sin embargo, los habituales taxa indicadores de ambientes oceánicos oligotróficos son

Impagidinium y *Nematosphaeropsis* (Wall et al., 1977; Harland, 1979; Brinkhuis, 1994; Rochon et al., 1999; Prost y Brinkhuis, 2005; Pospelova et al., 2008), y no tienen una abundancia significativa en este intervalo. Algunas especies de *Batiacasphaera* ha sido asociadas a condiciones oceánicas (Pross y Brinkhuis, 2005), pero en el Pacífico oriental es el taxa dominante durante el Mioceno (Ver II.4.1. Precierre del Istmo de Panamá, Zegarra y Helenes, sometido Marine Micropaleontology).

La variada asociación de dinoquistes observada en todos los estimadores de diversidad (Figura 28), refleja condiciones oceánicas relativamente productivas. Posiblemente esta gran diversidad puede hacer parte del denominado Bloom Biogénico, identificado en el Pacífico oriental durante 6.7-4.5 Ma (Farrel et al., 1995). El Bloom Biogénico ha sido asociado con altas tasas de depositación de carbonatos y en algunos lugares con incremento en la acumulación de sílice. Este evento también ha sido observado en el océano Atlántico (Diester-Haass et al., 2005, 2009). Las causas para este incremento no son claras, aunque se han explicado como consecuencia de un mayor levantamiento y alta meteorización en los Andes y el Himalaya, que modificaron el aporte de nutrientes al océano y cambiaron la circulación del agua profunda incrementando mala ventilación (Farrel et al., 1995; Hermoyian y Owen, 2001; Diester-Haass et al., 2005).

La gran diversidad de este intervalo se presenta durante las mayores condiciones oligotróficas estimadas con índice de dinoquistes (Figura 30). La limitación de nutrientes en ambientes oligotróficos se asocia usualmente con la disminución de surgencias. Una correlación negativa similar ha sido observada con foraminíferos bentónicos en el centro del Caribe durante 7.9-4.2 Ma, cuando la mayor productividad se relaciona con la menor intensidad de las corrientes (Jain y Collins, 2007). Por otra parte, la baja salinidad estimada con el índice de dinoquistes corresponde con la escasa presencia de taxa tolerantes a la salinidad como *Lingulodinium machaerophorum* y *Polysphaeridium zoharyi* (Figura 30, Rochon et al., 1999; Prost y Brinkhuis, 2005; Sluijs et al., 2005).

El Índice de Temperatura (Figura 30) estima los ambientes más fríos con base en la presencia de especies de *Nematosphaeropsis*, como *N. labyrinthus* y *N. lemniscata*. Estas especies alcanzan una significativa abundancia en regiones templadas (Versteegh, 1994;

Marret y Zonneveld, 2003), incluso cubiertas de hielo (de Vernal et al., 2001). Al contrario, las fluctuaciones hacia ambientes más cálidos de este índice, se debe a la abundancia de *Spiniferites mirabilis* (Versteegh y Zonneveld, 1994).

Estas relaciones estimadas con dinoquistes de disminuida salinidad y relativa baja temperatura, son consistentes con la conexión entre el Pacífico oriental y el Caribe durante el Mioceno tardío-Plioceno temprano. Todas estas condiciones ambientales que influyen en la asociación de dinoquistes se ven reflejadas en los valores negativos y/o cercanos a cero del análisis MDS (Figura 32), donde la mayoría de especies tienen distancias negativas en ambas dimensiones (Figura 33).

La conexión de masas de agua entre el Pacífico y el Caribe durante el Mioceno tardío-Plioceno temprano ha sido ampliamente documentada (Duque-Caro, 1990; Haug y Tiedemann, 1998; Kameo y Sato, 2000; Ravelo y Wara, 2004; Jain y Collins, 2007). Cuando el levantamiento del Istmo de Panamá alcanzó ~150 m de profundidad (Duque-Caro, 1990), el cruce de aguas intermedias y superficiales más frías provenientes del Pacífico aún favorecía la productividad primaria en el Caribe. Este flujo con dirección este posiblemente también propició la presencia de surgencias en el Caribe, incrementadas por una fortalecida Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), que se encontraba localizada ~ 7°N (Hovan, 1985; Rea, 1994).

Adicional a las condiciones oceánicas indicadas por *Batiacasphaera*, *Impagidinium* y *Nematosphaerospis*, en la asociación de dinoquistes también se encuentran la presencia de taxa con preferencia nerítica, como *Spiniferites* y *Operculodinium* (Figura 23, Edwards y Andrieu, 1992; Versteegh, 1994; Pross y Brinkhuis, 2005). Las especies de *Spiniferites* más abundantes en este intervalo son *S. ramosus*, *S. mirabilis* y *S. hyperacanthus*, las dos últimas con preferencia hacia ambientes tropicales, mientras que la primera tiene una amplia distribución (Rochon et al., 1999). De manera similar, *Operculodinium centrocarpum*, el más abundante en el Site 1000, tiene reconocida distribución cosmopolita. Además se encuentran *O. israelianum* y *O. janduchenei*, con preferencias templadas a tropicales (Marret y Zonneveld, 2003).

Esta mezcla en las preferencias ambientales de la asociación de dinoquistes señala las características paleobatimétricas del NR y la acumulación de sedimentos, similares a las actuales condiciones de depositación. Los bancos del NR tienen una profundidad de 30 m bajo el nivel del mar, mientras que en los canales oscila entre 250 y 1350 m (Cunningham, 1998). La productividad existente en los bancos someros dentro de la zona fótica es exportada y acumulada en los canales (Hine et al, 1994). De esta manera, los dinoquistes fueron arrastrados desde bancos cercanos mezclados con la sedimentación de periplataforma a ~500 m de profundidad (Cunningham, 1998).

La acumulación de CaCO_3 durante el Mioceno tardío-Plioceno temprano en el Site 1000 es considerablemente alta, con un marcado incremento a 5.5 Ma (Figura 34). Este incremento posiblemente es asociado con el Bloom Biogénico identificado en el Pacífico oriental (Farrel et al, 1995). Este aumento de la paleoproduktividad en las aguas superficiales también fue reportado en el centro del Caribe durante 7.9-4.2 Ma, observado con el incremento en la disolución de foraminíferos bentónicos debido al mayor flujo de fitodetritos al fondo oceánico y una reducida ventilación (Site 999, Jain y Collins, 2007). Debido a que la acumulación sedimentaria en el Site 1000 ocurrió a profundidad de ~500 m, la disolución de carbonatos no es evidente en el intervalo considerado durante este estudio. Aunque el registro de carbonatos completo del Site 1000 muestra una considerable disminución de carbonatos durante a finales del Mioceno medio y un leve decremento en el Mioceno tardío (Shipboard Scientific Party, 1997).

La ocasional presencia de *Selenopemphix* durante el Mioceno tardío-Plioceno temprano (Figura 23), podría confirmar el incremento en la disolución. La mayoría de los quistes de dinoflagelados peridinioideos, como *Selenopemphix*, son muy susceptibles a la disolución en los fondos oceánicos (Versteegh y Zonneveld, 2002; Zonneveld et al., 2007a), a pesar de ser abundantes en áreas de surgencias (de Vernal y Marret, 2007; Pospelova et al., 2008; Verleye y Louwye, 2010). De manera similar a las actuales, en NR pudo presentar surgencias por diferencia topográfica entre los bancos someros y los profundos canales, durante el flujo de la corriente Caribe hacia el norte (Mutti et al., 2005), y no preservarse los peridinioideos en el registro geológico.

La trayectoria hacia el norte de la corriente Caribe comenzó con la ruptura del NR y ocasionó la formación del Canal Pedro durante el Mioceno medio (~12 Ma, Droxler et al., 1998). La formación de la corriente Caribe se define plenamente a finales del Mioceno medio (10.1-9.36 Ma, Kameo y Sato, 2000). La formación de esta corriente hacia el norte fue contemporánea con el progresivo levantamiento y cierre efectivo del Istmo de Panamá, el cual obstaculizó el flujo hacia el este de la corriente Circum-Tropical. El levantamiento del Istmo entre ~1000-600 m (Duque-Caro, 1990), asociado con una disminución del nivel del mar (Hardenbol et al., 1998), interrumpió el intercambio de masas de agua entre el Caribe y el Pacífico oriental. Con la recuperación eustática a comienzos del Mioceno tardío y profundidades de 600-200 m en el Istmo de Panamá, el intercambio de aguas superficiales nuevamente comunicó el Caribe con el Pacífico, y en consecuencia, debilitó la intensidad de la corriente Caribe durante el intervalo de tiempo 8.35-3.65 Ma (Kameo y Sato, 2000).

III.3.8.2. Cierre del Istmo de Panamá (~4.92-2.2 Ma)

Un cambio drástico en la asociación palinológica marca el inicio de condiciones paleoceanográficas más modernas en el Caribe durante el Plioceno temprano hasta comienzo del Pleistoceno. En general, se presenta como una disminución significativa en la recuperación palinológica (Figura 22) y en la diversidad de dinoquistes (Figura 28). Igualmente el resultado de la prueba MDS señala el cambio en la asociación de dinoquistes (Figura 32).

La asociación de dinoquistes es dominada por *Operculodinium* durante todo el intervalo (Figura 23). Este taxón tiene una amplia distribución, pero su mayor abundancia es asociada con preferencias costeras (Pross y Brinkhuis, 2005). La afinidad oceánica del intervalo anterior, indicada por el Índice Oceánico/Litoral, cambia a tendencias más someras (Figura 30). La preferencia litoral de este índice corresponde a *Operculodinium israelianum*, *Lingulodinium machaerophorum*, *Polysphaeridium zoharyi* y *Tuberculodinium vancampocae*. De estos quistes, el más abundante es *Polysphaeridium zoharyi*, taxa de amplia distribución en regiones costeras tropicales (Edwards y Andrieu,

1992). La abundancia de esta especie de dinoquiste también es la indicativa en el incremento del Índice de Salinidad (Figura 30). Por otra parte, la disminución de *Nematosphaeropsis* como taxa característico de ambientes fríos, determina el fluctuante aumento en el Índice de Temperatura (Figura 30). El aumento de salinidad y temperatura refleja la progresiva diferenciación de masas de agua entre el Pacífico oriental y el Caribe.

La edad propuesta para el comienzo del incremento en salinidad y temperatura es 4.2 Ma (Keller et al., 1989; Haug et al., 2001; Ravelo y Wara, 2004), incluso a partir de ~4.7 Ma (Steph et al., 2006b). Estos cambios han sido documentado con foraminíferos planctónicos, isotopos de oxígeno, y relación Mg/Ca, y asociados con la interrupción del flujo de agua más fría y menos salina proveniente del Pacífico. Otro factor que influyó sobre el aumento de la salinidad se relaciona con la disminución en la precipitación debido al decrecimiento en la intensidad de la ZCIT y su desplazamiento hacia el sur, desde ~7°N hasta su posición actual a 5°N (Hovan, 1985). Estos aumentos de temperatura y salinidad debilitaron aun más la débil corriente Caribe, alcanzando su máxima atenuación entre 4.2-2.5 Ma (Jain y Collins, 2007). Sin embargo, este intervalo de máxima atenuación comprende la edad estimada para el fortalecimiento de la corriente Caribe, correspondiente a 3.65 Ma (Kameo y Sato, 2000).

La baja intensidad de la ZCIT con su consecuente disminución de los vientos, y el aumento de la temperatura, también debieron influir en la atenuación de surgencias en todo el Caribe. Esto explicaría la poca abundancia de palinomorfofos marinos y dinoquistes encontrada en el Site 1000 (Figura 22). Aunque en el NR en particular, la presencia de surgencias parece evidenciada por un considerable aumento de *Selenopemphix*, en particular durante ~3.7 Ma (Figura 23). La asociación de los peridinioideos con surgencias y condiciones eutróficas también es avalado por el Índice de Nutrientes, el cual alcanza los mayores valores de este estudio (Figura 30).

Las fluctuaciones en el Índice de Temperatura y la disminución en los índices de diversidad del Site 1000 (Figuras 30 y 28 respectivamente), posiblemente también pueden ser asociadas a repercusiones del evento El Niño-like (Ravelo y Wara, 2004). Este evento fue identificado en el Pacífico tropical durante ~4.5-3 Ma, debido a la reducida asimetría este-

oeste en la temperatura superficial del mar entre el Pacífico oriental y occidental, lo cual propició una termoclina más profunda en el Pacífico oriental. La disminución de esta asimetría ha sido atribuida a los cierres efectivos de Indonesia y Panamá, que reorganizaron la circulación termohalina global. Las consecuencias modernas de la condición El Niño en el Caribe incluyen un marcado aumento de la temperatura en las estaciones seca y húmeda, y la precipitación se duplica respecto a condiciones neutrales durante la estación seca, pero disminuye a la mitad durante la estación húmeda (NOAA, National Weather Service, San Juan, PR).

La manera como El Niño-like del océano Pacífico afectó la paleoproduktividad en el Caribe durante el Plioceno temprano aun no es clara (Steph et al., 2006b). Posiblemente porque los drásticos cambios documentados en la biota del Caribe han sido atribuidos al cierre del Istmo de Panamá (Cronin y Dowsett, 1996; Lessios, 2008). Independiente de sus causas, la menor paleoproduktividad ha sido asociada con el aumento de la temperatura superficial del mar, una disminución en el flujo de fitodetritos y a la reducción de las surgencias (Jain y Collins, 2007; O'Dea et al., 2007).

Luego de la disminuida paleoproduktividad del Plioceno, el aumento moderado en la recuperación de palinomorfos y los cambios en la asociación de dinoquistes señalan el comienzo del deterioro climático y la glaciación del hemisferio norte.

III.3.8.3. Glaciación del Hemisferio Norte (~2.02-0.006 Ma)

La recuperación en la abundancia y diversidad de la asociación palinológica es dominada por dinoquistes, que alcanzan casi el 60% en la concentración relativa (Figura 22). Este aumento de dinoquistes puede relacionarse con la tendencia generalizada a la mayor disponibilidad de nutrientes durante las glaciaciones del Cuaternario. Las etapas glaciales modifican el nivel del mar y la localización e intensidad de la ZCIT. La mayor intensidad en el patrón de los vientos se refleja en la significativa abundancia observada en polen de bisacados (Figura 22), el cual es transportado por vientos a través de grandes de distancias. Los cambios eustáticos generan la continua exposición y reinundación alternadas de los bancos calcáreos del NR, originando el incremento en los flujos de gravedad (Jorry et al.,

2010). Esta redepositación de material se identificó en el Site 1000 con el aumento de palinomorfos retrabajados durante los últimos 2 Ma (Figura 7).

Otro incremento general se observa en los diferentes índices de diversidad de dinoquistes (Figura 28). Esta señal más constante con relación al intervalo anterior, no alcanza la riqueza observada durante el Mioceno tardío. La relación de menor riqueza en la asociación de dinoquistes durante las etapas glaciales, y su incremento durante episodios interglaciales, fue reportada para el mar Labrador (de Vernal y Mudie, 1989).

La asociación de dinoquistes continúa durante el Pleistoceno con *Operculodinium centrocarpum* como taxa dominante, seguido de *Spiniferites*, *Polysphaeridium* e *Impagidinium*. (Figura 23). Esto podría indicar condiciones paleogeográficas similares con las del intervalo anterior, del Plioceno temprano hasta inicio del Pleistoceno, pero los índices de dinoquistes evidencian algunas diferencias (Figura 30). Entre 2-1 Ma, el decremento en los índices de nutrientes y salinidad es coherente con el aumento en ambientes oceánicos. El aumento de *Impagidinium* (Figura 23) define esta tendencia hacia condiciones más oceánicas, que pueden ser relacionadas con dos eventos de elevación del nivel del mar en el Pleistoceno (Handerbol et al., 1998).

III.4. Conclusiones

La asociación palinológica de sedimentos del ODP Site 1000 en el Canal Pedro, Nicaragua Rise refleja los cambios paleoceanográficos ocurridos en el Caribe durante el Mioceno tardío-Pleistoceno (7-0 Ma). La asociación de dinoquistes es variada y relativamente abundante, y está dominada por taxa autotróficos. Los cambios en la concentración de palinomorfos y en la asociación de dinoquistes permitieron identificar tres intervalos:

I. El intervalo Mioceno tardío a inicio del Plioceno temprano es dominado por *Batiacasphaera*, con alta diversidad de dinoquistes, representando alta productividad primaria asociada a la conexión abierta con el océano Pacífico oriental y el Bloom Biogenico Global.

II. El intervalo Plioceno temprano a comienzos del Pleistoceno muestra una disminución en la abundancia y diversidad en la asociación de dinoquistes, dominada por *Operculodinium*. Esta asociación está relacionada con la baja productividad primaria durante el cierre del Istmo de Panamá y posiblemente los efectos de El Niño-like en el Caribe.

III. El intervalo Pleistoceno tiene una moderada y variable abundancia y leve recuperación de la diversidad, con una asociación caracterizada por *Impagidinium*, *Spiniferites*, *Operculodinium* y *Polysphaeridium*. Se interpreta que esta asociación refleja la expansión de la glaciación del hemisferio norte.

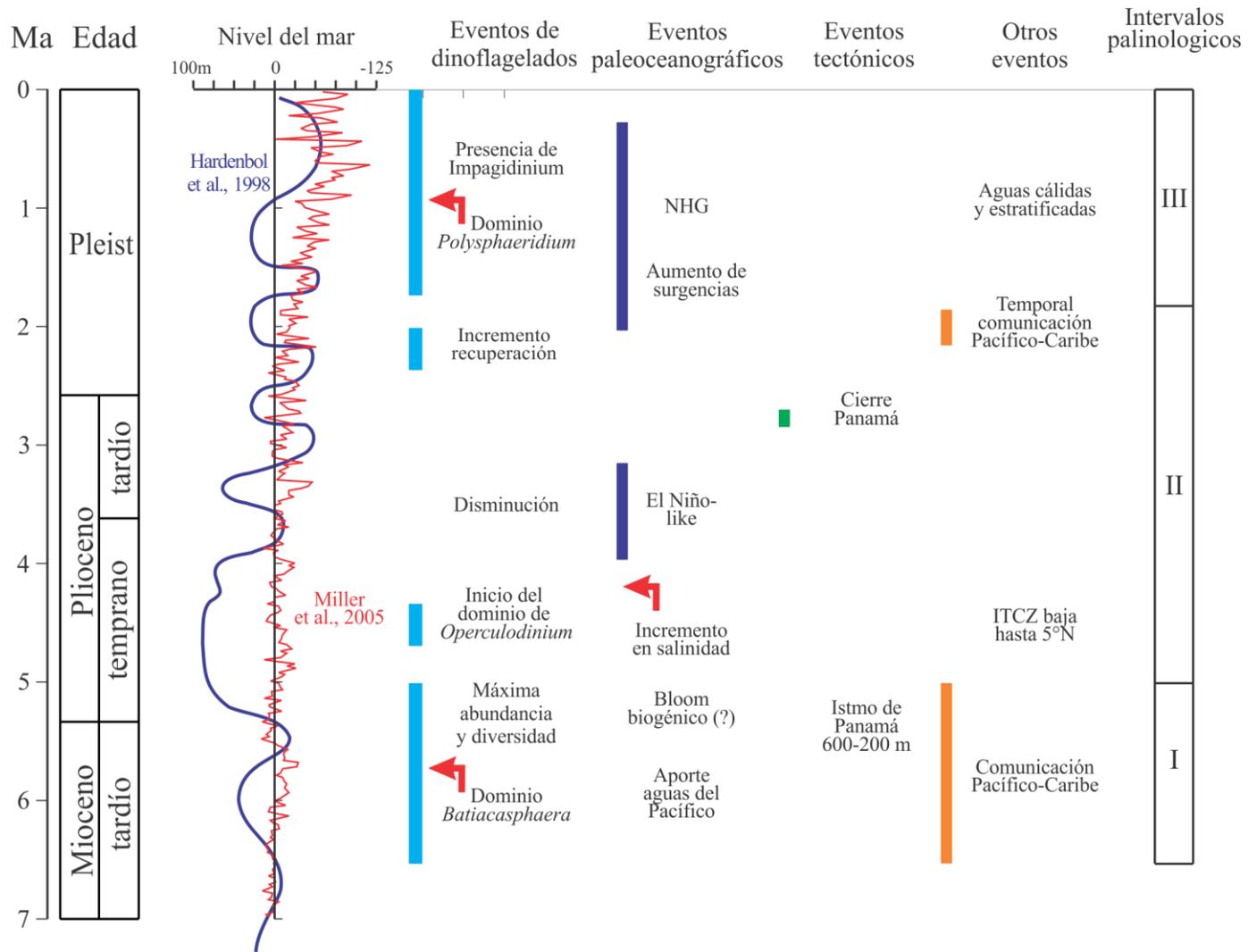


Figura 36. Relación entre los intervalos palinológicos con el registro eustático y los principales eventos tectónicos y paleoceanográficos que afectaron la región Caribe durante el Mioceno-Pleistoceno.

Capítulo IV

Discusión general

IV.1. Paleoproductividad primaria vs. preservación

Previo a este estudio, los registros de paleoproductividad durante el Neógeno y Cuaternario en el Pacífico oriental y el Caribe provenían de datos micropaleontológicos de nanoplancton calcáreo y diatomeas, con la dificultad adicional que estos grupos son susceptibles a la disolución. El nanoplancton calcáreo es particularmente sensible a la disolución cuando la profundidad del fondo oceánico sobrepasa la lisoclina, mientras que las diatomeas son afectadas en las aguas superficiales con deficiencia de sílice. Por ello se dificulta diferenciar entre eventos de disolución o de baja productividad cuando se usan estos grupos de microfósiles.

En cambio, la resistencia química de la pared orgánica de algunos dinoquistes permitió identificar eventos de abundancia o disminución de dinoflagelados en las aguas superficiales. Incluso cuando la recuperación de palinomorfos fue mínima, una mayor cantidad de sedimento en el procesamiento palinológico alcanzó suficientes dinoquistes para estimar estos cambios de abundancia, como fue observado con las seis muestras adicionales del Site 1039 (Capítulo II, Figura 11). Además, los cambios en la abundancia de dinoflagelados en el Site 1039 y Site 1000 fueron reflejados por dinoquistes que son considerados resistentes a la degradación, como *Impagidinium*, *Nematosphaeropsis*, *Spiniferites* y *Operculodinium* (Versteegh y Zonneveld, 2002; Zonneveld et al., 2007; Zonneveld et al., 2008). Al contrario de los peridinioideos, que incluyen taxa sensibles a la degradación y que estuvieron casi ausentes en las muestras estudiadas.

Con la disminución en la recuperación palinológica del Site 1039 durante el Mioceno tardío, incluso de dinoquistes resistentes a la degradación, fue posible determinar que el Evento Carbonato Crash comprende también una disminución de la paleoproductividad de las aguas superficiales.

Las estimaciones de paleoproduktividad con los taxa gonyaulacoideos antes mencionados ha sido poco empleado en los estudios de dinoquistes. Usualmente se utiliza la mayor abundancia de peridinioideos o su relación P/G (peridinioideos/gonyaulacoideos). Esto es debido a que en las aguas eutróficas, con alto contenido de nutrientes y procesos de mezcla, las diatomeas son muy abundantes, y por ello incrementa la relación de peridinioideos que se alimentan de ellas. Esta relación eutrófico-peridinioideo ha sido ampliamente documentada en sedimentos recientes de zonas costeras, desembocaduras de ríos y/o regiones de surgencias (Zonneveld et al., 2001; Verleye y Lowye, 2010; Holzwarth et al., 2007; Pospelova et al., 2008).

Los sedimentos del Site 1039 y Site 1000 estudiados en este trabajo fueron acumulados en zonas oligotróficas (excepto los últimos 2-2.5 Ma del Site 1039 cerca del Domo de Costa Rica). Con la limitada presencia de peridinioideos en la recuperación palinológica, ya fuera por ausencia en las aguas superficiales o degradación en los fondos oceánicos, los cambios de productividad son evidenciados por gonyalulacoideos y su diversidad. La simple relación entre cantidad de dinoquistes con productividad ha sido empleada en sedimentos Recientes en varios lugares del Atlántico, Caribe y este del Pacífico (Wall et al., 1977). Incluso en algunos estuarios se ha reportado una relación entre los gonyaulacoideos y perturbaciones antropogénicas (McMinn, 1990; Pospelova et al., 2002; Chmura et al., 2004).

IV.2. Influencia de la deriva tectónica en la asociación de dinoquistes

La distribución de los dinoflagelados está determinada por su adaptación a la disponibilidad de nutrientes, la temperatura y salinidad del agua, y el estrés del ambiente, el cual siempre es mayor en cercanías de la línea de costa (Bradford y Wall, 1984). Por ello las preferencias ambientales de algunos dinoquistes con relación a la distancia a la costa ha sido ampliamente documentada (Wall et al, 1977; Prost y Brinhuis, 2005; Sluijs et al., 2005). A pesar que el área nunca se encuentra sobre la plataforma continental, la distancia del Site 1039 al continente durante su desplazamiento tectónico es reflejado por las abundancias relativas de algunos taxa en la asociación de dinoquistes. De esta manera,

Impagidinium y *Nematosphaeropsis* representan condiciones de océano abierto, *Spiniferites* y *Operculodinium* señalan ambientes más neríticos, y la mayor proporción de *Polysphaeridium* y dinoquistes peridinioideos marcan la cercanía a la costa, donde abundan los nutrientes (Capítulo II, Figura 8).

Las características de océano abierto del Site 1039 durante el Mioceno temprano-medio también es indicada por la baja proporción de polen y esporas en la recuperación palinológica. La poca abundancia de palinomorfos continentales indica además que el transporte desde áreas emergidas no fue significativo. El escaso transporte documentado permite asignar a *Batiacasphaera* una preferencia oceánica durante este estudio. *Batiacasphaera* ha sido usualmente reportado con poca abundancia en muestras provenientes de ambientes más cercanos al continente (de Vernal y Mudie, 1989; Louwye y Laga, 1998; De Schepper y Head, 2008). Sólo en las secuencias miocénicas más profundas del Parathetys oriental, actualmente Azerbaijan, este taxa domina la asociación de dinoquistes (Popov et al., 2008).

El modelo general de distribución de dinoflagelados también considera un máximo de diversidad en ambientes neríticos externos (Capítulo I, Figura 2); mientras que en el Site 1039 la mayor diversidad se concentra durante el Mioceno, cuando las condiciones ambientales eran predominantemente oceánicas. Esta aparente contradicción puede ser producto del transporte de dinoquistes desde áreas más someras, junto con el aporte de polen y esporas. De esta manera, los dinoquistes transportados no alcanzan una abundancia significativa, pero si influyen en la estimación de la diversidad. Por ejemplo, los pocos peridinioideos encontrados durante el Mioceno (Capítulo II, Figura 10), junto con especies como *Polysphaeridium zoharyi*, *Homotriblium tenuispinosum*, *Lingulodinium machaerophorum* y *Tuberculodinium vancampoae*, son probablemente transportados. Estos dinoquistes tienen preferencia por ambientes más costeros, donde pueden abundar los nutrientes y hay salinidades más altas (Pross y Brinkhuis, 2005).

La disminución de la diversidad a partir del Mioceno tardío, cuando el Site 1039 se acercó a la plataforma continental, puede deberse al enfriamiento global que inició luego del Óptimo climático del Mioceno medio (Zachos et al., 2008, Capítulo II, Figura 10). Esta

reducción en el número de especies de dinoquistes también es documentada en el Site 1000 del mar Caribe (Capítulo III, Figura 18). La relación observada entre baja diversidad durante etapas glaciales y alta diversidad en interglaciales en el mar Labrador (de Vernal y Mudie, 1989), también apoya la idea de relacionar la baja recuperación de dinoquistes durante el Plio-Pleistoceno con un descenso de la temperatura. De manera similar, durante el Cenozoico el número de especies de dinoquistes presenta una disminución general en el registro fósil, posiblemente relacionada con la tendencia global al enfriamiento a partir del Eoceno (Sluijs et al., 2005).

IV.3. Evolución del Istmo de Panamá y paleoproduktividad en el Pacífico oriental y el Caribe

En regiones oceánicas oligotróficas tropicales, como el Pacífico oriental y el mar Caribe, usualmente el aporte de nutrientes dentro de la zona fótica requiere de procesos que somerizan la termoclina e incrementan las surgencias. Por ello las aguas cálidas y estratificadas se caracterizan por menor cantidad de nutrientes, mientras que las frías favorecen la productividad biológica. En el Pacífico oriental moderno, la convergencia de los giros oceánicos norte y sur, la posición del ZCIT y el efecto Coriolis favorecen el afloramiento ecuatorial, junto con las surgencias oceánicas favorecidas por las contracorrientes Ecuatorial y Subecuatorial. Aunque la posición de la ZCIT no parece relacionarse con la mayor acumulación biogénica en los fondos oceánicos durante el Neógeno, ya que las observaciones muestran una mayor acumulación de sedimentos biogénicos alrededor del Ecuador (Farrel et al., 1995; Lyle et al., 1995; Moore et al., 2004), a pesar que la ZCIT ha variado de posición y hace 20 Ma se encontraba a $\sim 20^{\circ}\text{N}$ (Rea, 1994).

Durante este estudio se encontró un patrón similar de acumulación en la estimación de paleoproduktividad con dinoquistes. La mayor abundancia y diversidad se recuperó cuando el Site 1039 cruzó la franja surecuatorial durante el Mioceno temprano-medio ($\sim 18.2\text{-}10.4$ Ma). La asociación de dinoquistes es dominada por taxa gonyaulacoideos de preferencia oceánica, principalmente *Baticasphaera*. La gran paleoproduktividad es

también evidenciada por la gruesa secuencia de sedimentos biogénicos carbonatados, junto con importantes niveles diatomáceos (Pisias et al., 1995; Farrel et al., 1995). De manera similar a la observada actualmente durante eventos de El Niño, estas diatomeas debieron florecer por influencia de frentes zonales fríos bajo las aguas más cálidas del Pacífico oriental (Farrel et al., 1995). Estos frentes zonales posiblemente también influyeron en la abundancia de *Batiacasphaera* durante este tiempo. En otros mares, grandes abundancias de *Batiacasphaera* han sido asociadas a la entrada de aguas frescas al occidente del mar Caspio durante el Mioceno temprano-medio (Popov et al., 2008). Posiblemente la corriente Circum-Tropical dominante, influenciada por las aguas frías provenientes del sur, favorecieron la incorporación de nutrientes a las aguas superficiales, particularmente durante el Mioceno medio por expansión de la glaciación Antártica (~15 Ma, Holbourn et al., 2005). Otro aporte adicional de nutrientes durante este tiempo fueron las cenizas por actividad volcánica, la cual tuvo un máximo de actividad hace ~19 Ma, decreciendo continuamente hasta 12-11 Ma (Sigurdsson et al., 2000).

Durante el Mioceno tardío, el levantamiento del Istmo de Panamá había alcanzado una profundidad entre 1000-600 m (Duque-Caro, 1990). Esta profundidad, asociada con la disminución eustática a los 11.2 Ma (Hardenbol et al., 1998), obstaculizó parcialmente la circulación a través del Istmo de Panamá. Aunque el Site 1039 se encontraba aun cerca de la zona ecuatorial (~2-4°N), la recuperación palinológica en las muestras indica un drástico decrecimiento en la productividad de las aguas superficiales durante el intervalo de tiempo entre 10 y 8 Ma, lo que corresponde al evento Carbonato Crash (Lyle et al., 1995).

La baja recuperación de dinoquistes resistentes a la degradación, permite confirmar la disminución de la paleoproduktividad primaria en las aguas superficiales durante el Carbonato Crash del Mioceno tardío (10.4-8 Ma). Resultados similares han sido encontrados con el acoplamiento entre $\delta^{13}\text{C}$ y CaCO_3 MARs durante el Mioceno medio-tardío (Jiang et al., 2007). Anteriormente este evento había sido explicado solamente como un incremento de la disolución en el fondo oceánico, ya fuera por cambios en la circulación del agua profunda (Lyle et al., 1995; Farrel et al., 1995), o por un notable incremento en la productividad y flujo de fitodetritos que ocasionó condiciones de oxígeno mínimo (Theyer et al., 1985; Nathan y Leckie, 2009).

La disminución de la paleoproductividad durante el Mioceno tardío parece ser consecuencia de causas similares a la moderna condición El Niño. Durante la condición de El Niño hay una disminución en la presión atmosférica en el Pacífico oriental que disminuye el flujo de agua hacia el oeste y la termoclina se profundiza en el oriente. Además la acumulación de aguas cálidas en el Pacífico occidental permite el fortalecimiento de la contracorriente Ecuatorial y Subecuatorial hacia el este, con la expansión y acumulación en el Pacífico oriental de aguas cálidas y pobres en nutrientes. Esta acumulación a su vez impide el ascenso de aguas frías provenientes de la corriente del Perú. Básicamente para la generación de este fenómeno se requiere que se dificulte el paso de aguas entre el Pacífico occidental y el océano Índico, para acumular agua caliente en el Pacífico occidental y fortalecer su expansión al este. Por medio del estudio de isótopos en varias especies de foraminíferos planctónicos provenientes del Pacífico occidental (ODP Site 806), se ha determinado que el obstáculo a través del Estrecho de Indonesia generó la Piscina Caliente del Pacífico Occidental (WPWP, Western Pacific Warm Pool) y fortaleció la contracorriente Ecuatorial y Subecuatorial durante 11.6-9.6 Ma y más tarde durante 6.5-6.1 Ma (Nathan y Leckie, 2009). El fortalecimiento de las contracorrientes aumentó la profundidad de la termoclina y disminuyó las surgencias, que junto al decrecimiento de actividad volcánica durante el Mioceno medio-tardío (12-11 Ma, Sigurdsson et al., 2000), redujo la productividad en las aguas superficiales y el flujo de fitodetritos a los fondos oceánicos, lo cual debió generar el Carbonato Crash en el Pacífico oriental.

El levantamiento del Istmo de Panamá y la disminución del nivel del mar durante el Mioceno tardío, interrumpió el paso de la corriente Circum-Tropical entre el mar Caribe y el Pacífico oriental, y fortaleció la corriente Caribe. La corriente Caribe había sido formada durante el Mioceno medio-tardío (10.71-9.36 Ma, Kameo y Sato, 2000), comunicando el centro del Caribe con la Cuenca de Yucatán y posteriormente con el Golfo de México. Para finales del Mioceno tardío, la recuperación eustática de ~10 Ma (Hardenbol et al., 1998) comunicó nuevamente el paso de aguas desde el Pacífico oriental a través del Istmo de Panamá, promoviendo la productividad primaria que luego es observada en el intervalo de estudio del Site 1000, durante el Mioceno tardío-Plioceno temprano (6.52-5.05 Ma). Esta productividad es caracterizada por una máxima diversidad

y la abundancia de *Batiacasphaera*, acompañada de otros taxa de preferencia oceánica, como *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis*. Las características paleogeográficas y paleobatimétricas del Canal Pedro durante la acumulación de sedimentos son también evidenciadas por la presencia de taxa de preferencia nerítica, como *Spiniferites* y *Operculodinium*.

Esta misma recuperación de la productividad de finales del Mioceno tardío hasta el Plioceno temprano (8-4.5 Ma) es observada en el Site 1039 del Pacífico oriental, cuando la asociación de dinoquistes cambió el predominio de *Batiacasphaera* por *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis*. El incremento en la paleoproductividad ha sido asociada al Bloom Biogénico Global que recuperó la acumulación calcárea en el Pacífico oriental y central (Farrel et al., 1995; Lyle et al., 1995). Aunque las causas aun no son claras, se considera que la somerización de la termoclina en el Pacífico oriental fue causada por el enfriamiento global asociado al levantamiento de los Andes y el continuo cierre del Istmo de Panamá (Tiedemann y Mix, 2007), el cual alcanzó una profundidad de ~150 m de profundidad entre 6.3 y 3.7 Ma (Duque-Caro, 1990). La somerización de la termoclina también pudo ser consecuencia de la reducción de las contracorrientes Ecuatorial y Subecuatorial por la reconexión del flujo a través del Estrecho de Indonesia. La WPWP se debilitó entre 9.6 y 6.5 Ma (Nathan y Leckie, 2009).

Después del Plioceno temprano se observó nuevamente una disminución en la recuperación palinológica debido a la baja productividad primaria asociada al evento El Niño-like (Ravelo y Wara, 2004; Wara et al., 2005; Ravelo et al., 2006). Esta disminución de la productividad afectó la recuperación del Site 1039 durante el Plioceno tardío (4.5-2.5 Ma), con la desaparición de *Batiacasphaera*, el dominio de *Impagidinium*, una continua disminución de la diversidad y la ausencia de diatomeas. En cambio, en el Caribe la disminución de la productividad se identificó desde comienzos del Plioceno temprano extendiéndose hasta comienzos del Pleistoceno (4.92-2.2 Ma), correspondiente al dominio de *Operculodinium* en la asociación de dinoquistes. El evento El Niño-like es considerado el comienzo de las actuales condiciones oceanográficas del Pacífico ecuatorial. Éstas se iniciaron con el cierre efectivo del estrecho de Indonesia y la disminución del gradiente de

temperatura entre el Pacífico occidental y oriental. La profundización de la termoclina limitó nuevamente la productividad primaria de las aguas superficiales.

La disminución de la productividad en el Caribe durante el Plio-Pleistoceno puede ser efectos de El Niño-like o debido al establecimiento de las actuales condiciones oceanográficas. La temperatura y salinidad de esta cuenca se incrementó hace 4.2 Ma (Keller et al., 1989; Haug et al., 2001; Ravelo y Wara, 2004), cuando el efectivo cierre del Istmo de Panamá impidió la entrada de aguas desde el pacífico oriental hasta su cierre definitivo a 2.8 Ma (Coates et al., 2005). El aumento de salinidad también puede ser producto del desplazamiento de la ZCIT hacia el sur, desde $\sim 7^{\circ}\text{N}$ hasta su posición actual a 5°N , y la disminución de su intensidad (Hovan, 1995).

Con el continuo enfriamiento global asociado a la glaciación del hemisferio norte durante el Pleistoceno y el fortalecimiento de los vientos, una termoclina más somera y mayor intensidad de surgencias posibilitó el incremento de la productividad primaria en las aguas superficiales. Este incremento se registró de manera notable durante 2.5-0.05 Ma en el Site 1039, debido a su cercanía a la zona de surgencias del Domo de Costa Rica. La intensidad de estas surgencias se reflejó en el aumento de dinoquistes peridinioideos y el aumento de diatomeas. En cambio, debido a la alta temperatura de las aguas superficiales del Caribe, el aumento de productividad en el Site 1000 es observado básicamente con el incremento relativo en la recuperación de dinoquistes y el aumento del retrabajo, que señala el fortalecimiento de la corriente Caribe.

En general se observa como las asociaciones palinológicas en el Site 1039 del Pacífico oriental y el Site 1000 del mar Caribe reflejan la paleoproductividad primaria de las aguas superficiales durante el Neógeno y Cuaternario. La productividad fue modificada por cambios paleoceanográficos generados por la evolución del Istmo de Panamá y del Estrecho de Indonesia. Los principales eventos palinológicos y su relación con estos cambios se encuentra compilada en la figura 37.

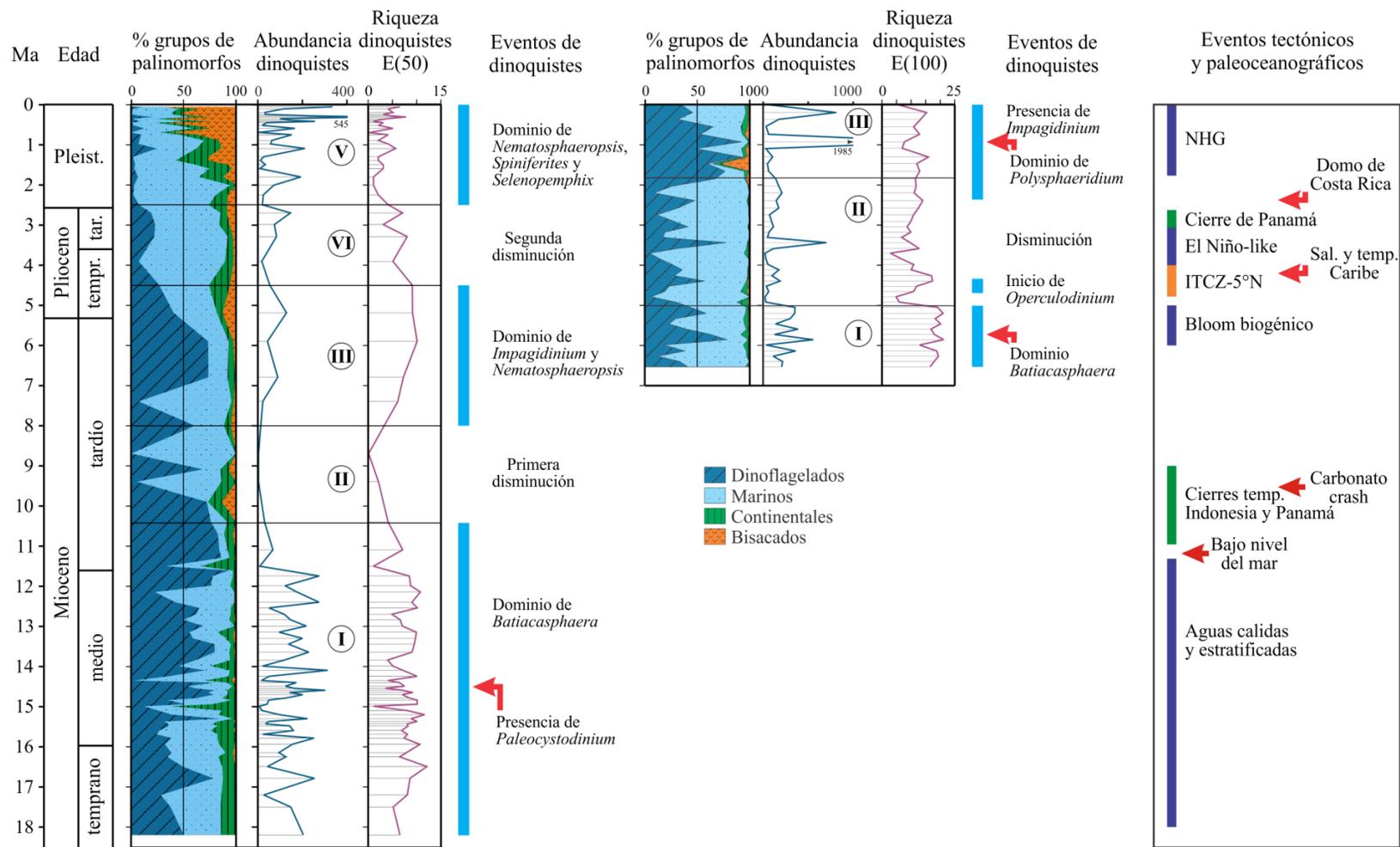


Figura 37. Comparación de los resultados palinológicos del Site 1039, Pacífico oriental, y Site 1000, mar Caribe, con los principales eventos que influyeron en la paleoproduktividad durante el Neógeno y Cuaternario.

Capítulo V

Conclusiones generales

Las muestras provenientes de sedimentos Neógenos del ODP Site 1039 en las afueras de Costa Rica, Pacífico oriental, y Neógeno tardío del ODP Site 1000 en el Canal Pedro, mar Caribe, proporcionaron una asociación de palinomorfos variada y relativamente abundante que permite relacionar la abundancia y distribución de especies con eventos paleoceanográficos globales y regionales. Los dinoquistes dominantes en la asociación pertenecen a los autotróficos gonyaulacoideos. Los cambios en la abundancia y diversidad de los gonyaulacoideos reflejan las variaciones en la paleoproductividad primaria de las aguas superficiales, producto de los eventos paleoceanográficos generados durante el cierre del Istmo de Panamá durante el Mioceno tardío y Plioceno.

La distribución de palinomorfos del Site 1039 adicionalmente señala la deriva tectónica del piso oceánico junto con la placa de Cocos, iniciando su posición en el centro del Pacífico ecuatorial oriental y desplazándose gradualmente hasta las cercanías de la Península Nicoya en Costa Rica. En ambientes de océano abierto los dinoquistes dominantes son *Batiacasphaera*, *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis*. Condiciones más neríticas son representadas por *Spiniferites* y *Operculodinium*. Finalmente, la proximidad al continente es señalada por *Polysphaeridium* y *Selenopemphix*.

La alta productividad biogénica en el Site 1039 del Pacífico oriental y el Site 1000 del mar Caribe está determinada por la influencia de aguas frías ricas en nutrientes. Estas aguas posiblemente ascendieron desde el sur, particularmente durante el Mioceno medio por expansión de la glaciación Antártica (~15 Ma, Holbourn et al., 2005). Antes del cierre del Istmo de Panamá, estas aguas cruzaron del Pacífico oriental hasta el Caribe, promoviendo la productividad primaria observada en el Site 1000 durante el Mioceno tardío-Plioceno temprano. La extrema posición norte de la ZCIT (~20°N) favoreció que esta influencia del sur afectará una mayor área del Pacífico oriental, hasta que el enfriamiento del hemisferio norte forzó el desplazamiento de la ZCIT hasta su posición actual (~5°N), hace ~5 Ma (Hovan, 1995).

La disminución de la paleoproductividad primaria ocurrió cuando la profundización de la termoclina y la disminución de surgencias privaron de nutrientes las aguas superficiales. En el Site 1039 del Pacífico oriental estas causas se produjeron cuando la influencia de las contracorrientes Ecuatorial y Subecuatorial provenientes del Pacífico occidental, disminuyó el gradiente de temperatura entre el Pacífico oriental y occidental. Estas condiciones son similares al actual evento El Niño, y pueden observarse durante el Mioceno tardío y el Plioceno temprano. En el Caribe, el aumento de la temperatura y salinidad fue producto del cierre efectivo del Istmo de Panamá, con la obstrucción de las aguas provenientes del Pacífico oriental.

El análisis palinológico durante este trabajo permite separar de manera general los siguientes intervalos definidos por eventos paleoceanográfico que influyeron sobre la paleoproductividad primaria de las aguas superficiales durante el Neógeno y Cuaternario:

I. Mioceno temprano-medio: Se caracteriza por una alta productividad primaria en el Pacífico oriental, favorecida por la influencia de aguas frías provenientes de la glaciación Antártica en las aguas superficiales cálidas y estratificadas del Pacífico oriental. Esta productividad es evidenciada por la recuperación palinológica relativamente abundante con máxima diversidad. Los dinoquistes del Site 1939 son dominados por *Batiacasphaera*.

II. Mioceno tardío temprano: Corresponde con la disminución de la productividad primaria en el Pacífico oriental, debido a la acumulación de aguas cálidas y bajas en nutrientes por el cierre parcial del Estrecho de Indonesia y el Istmo de Panamá. El decremento en la productividad propicia la disolución de carbonatos del evento Carbonato Crash.

III. Mioceno tardío-Plioceno temprano: Intervalo con recuperación de la productividad primaria, asociado con el Bloom Biogénico Global. El Site 1039 del Pacífico oriental presenta predominio de dinoquistes con preferencias oceánicas, con cambio de *Batiacasphaera* como taxa dominante a *Impagidinium* y finalmente a *Nematosphaeropsis*. La asociación de dinoquistes del Site 1000 en el Caribe tiene máxima diversidad con predominio de *Batiacasphaera*, reflejando la conexión de aguas a través del Istmo de Panamá.

IV. Plioceno temprano-tardío: Corresponde con la disminución significativa en la productividad primaria. En el Pacífico oriental la disminución es debido a la profundización de la termoclina y atenuación de surgencias relacionadas con la condición El Niño-like. Esta condición marca el establecimiento de las características actuales del Pacífico tropical, con los cierres efectivos del Istmo de Panamá y el estrecho de Indonesia. El Site 1039 continúa con predominio de taxa oceánicos, representados por *Impagidinium* y *Nematopshaeropsis*. En el Caribe, la disminución de la productividad se relaciona con el aumento de la salinidad y la temperatura superficial del mar, debido al cierre efectivo del Istmo de Panamá. La asociación de dinoquistes del Site 1000 tiene predominio en *Operculodinium*, reflejando condiciones más neríticas.

V. Pleistoceno: Intervalo de incremento de la productividad marina asociada a la expansión de la Glaciación del Hemisferio Norte, con el enfriamiento global e incremento en el patrón de vientos. La asociación palinológica del Site 1039 registra la proximidad del Domo de Costa Rica, con la abundancia de dinoquistes representados por *Spiniferites* y *Selenopemphix*, junto con el incremento de palinomorfos continentales, especialmente polen de bisacados. En cambio, la asociación de dinoquistes del Site 1000 en el Caribe presenta una mezcla de taxa de preferencia oceánica, nerítica y costera, representados por *Impagidinium*, *Spiniferites*, *Operculodinium* y *Polysphaeridinium*. Esta asociación de especies refleja las diferencias paleobatimétricas del área, característica de la depositación de periplataforma.

Referencias

- Acton, G.D., B. Galbrun y J.W. King. 2000. Paleolatitude of the Caribbean Plate since the late Cretaceous. En: Leckie, R.M., Sigurdsson, H., Acton, G.D., y G. Draper (Eds.). Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. 165: 149-173 p.
- Aguilar, R. 1996. Primer registro de *Haloguignardia irritans* (Sphaeriales, Ascomycetes) para las costas de Pacífico Mexicano. Ciencias Marinas. 22: 523-529 p.
- Antoun, H. 2009. Mesoscale forcing, phytoplankton community structure and size class distribution in the Caribbean. Thesis M.S. University of Puerto Rico. Mayaguez, Puerto Rico. 64 p.
- Artigas, L.F., E. Otero, R. Paranhos, M.L. Gómez et al. 2008. Towards a Latin American and Caribbean international census of marine microbes (LACar-ICoMM): overview and discussion on some current research directions. Revista de Biología Tropical. 56: 183-214 p.
- Barber, R.T. y F.P. Chavez. 1991. Regulation of primary productivity rate in the equatorial Pacific. Limnology and Oceanography. 36: 1803-1815 p.
- Bartoli, G., M. Sarnthein, M. Weinelt, H. Erlenkeuser, D. Garbe-Schönberg y D.W. Lea. 2005. Final closure of Panama and the onset of northern hemisphere glaciations. Earth and Planetary Science Letters. 23: 33-44 p.
- Baumgartner, P.O., C.R. Mora, J. Butterlin, J. Sigal, G. Glacon, J. Azéma y J. Burgois. 1984. Sedimentación y Paleogeografía del Cretácico y Cenozoico del Litoral Pacífico de Costa Rica. Revista Geológica de América Central. 1: 57-136 p.
- Boessenkool, K.P., H. Brinkhuis, J. Schönfeld y J. Targarona. 2001. North Atlantic sea-surface temperature changes and the climate of western Iberia during the last deglaciation; a marine palynological approach. Global and Planetary Change. 30: 33-39 p.
- Bonilla, J., W. Senior, J. Bugden, O. Zafiriou, y R. Jones. 1993. Seasonal distribution of nutrients and primary productivity on the Eastern continental shelf of Venezuela as influenced by the Orinoco River. Journal of Geophysical Research. 98: 2245-2257 p.
- Bradford, M.R. y D.A. Wall. 1984. The distribution of Recent organic-walled dinoflagellate cysts in the Persian Gulf, Gulf of Oman, and northwestern Arabian Sea. Palaeontographica, Abteilung B, 192: 16-84 p.
- Brinkhuis, H. 1994. Late Eocene to early Oligocene dinoflagellate cysts from the Priabonian type-area (Northeast Italy): Biostratigraphy and palaeoenvironmental interpretation. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 107: 121-163 p.
- Brinkhuis, H., S. Sengers, A. Sluijs, J. Warnaar, y G.L. Williams. 2003. Latest Cretaceous–earliest Oligocene and Quaternary dinoflagellate cysts, ODP Site 1172, East Tasman Plateau. En: Exon, N.F., J.P. Kennett y M.J. Malone (Eds.). Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. 189: 1-48 p.

- Bujak, J.P. y K. Matsuoka. 1986. Taxonomic Reallocation of Cenozoic dinoflagellate cysts from Japan and the Bering Sea. *Palynology*. 10: 235-241 p.
- Cane, M.A. y P. Molnar. 2001. Closing of the Indonesian seaway as a precursor to east African aridification around 3-4 million years ago. *Nature*. 411: 157-162 p.
- Case, J.E., T.L. Holcombe y R.G. Martin. 1984. Map of Provinces in the Caribbean region. En: Bonini, W.E., R.B. Hargraves y R. Shagan (Eds.). *The Caribbean-South American Plate Boundary and regional tectonics*. Geological Society of America. *Memoir* 162: 1-63 p.
- Castillo, F.A. y Z. Vizcaino. 1993. Observación del fitoplancton del Pacífico colombiano durante 1991-1992 en condiciones El Niño. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*. 22: 179-190.
- Chavez, F.P. 1989. Size distribution of phytoplankton in the Central and Eastern tropical Pacific. *Global biogeochemical cycles*. 3: 27-35 p.
- Chavez, F.P., K.R. Buck, K.H. Coale, J.H. Martin, G.R. DiTullio, N.A. Welschmeyer, A.C. Jacobson y R.T. Barber. 1991. Growth rates, grazing, sinking, and iron limitation of equatorial Pacific phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. 36: 1816-1833 p.
- Chavez, F.P., K.R. Buck, S.K. Service, J. Newton y R.T. Barber. 1996. Phytoplankton variability in the central and eastern tropical Pacific. *Deep Sea Research II*. 43, 835-870 p.
- Chmura, G.L., A. Santosa, V. Pospelova, Z. Spasojevic, R. Lam y J.S. Latimer. 2004. Response of three paleo-primary production proxy measures to development of an urban estuary. *Science of the Total Environment*. 320: 225-243 p.
- Coates AG, D.F. McNeill, M.P. Aubry, W.A. Berggren y L.S. Collins. 2005. An introduction to the geology of the Bocas del Toro archipelago, Panama. *Caribbean Journal of Sciences*. 41: 374-91 p.
- Cronin, T.M. y H.J. Dowsett. 1996. Biotic and paleoceanographic response to the Pliocene closing of the Central America Isthmus. En: Jackson, J.B.C., A.F. Budd y A.G. Coates (Eds.). *Evolution and environment in tropical America*. The University of Chicago Press, Chicago, 76-104 p.
- Cox, A. y R.B. Hart. 1986. *Plate tectonics: how it works*. Blackwell Scientific Publications, Primera edición. Palo Alto, California, 392 p.
- Crowley, T.J. y G.R. North. 1991. *Paleoclimatology*. Oxford Monographs on geology and geophysics. 16: 339 p.
- Cunningham, A.D., 1998. Neogene Evolution of the Pedro Channel carbonate system, northern Nicaragua Rise. Thesis PhD. Rice University. Houston, USA. 378 p.
- Dale, B., 1992. Dinoflagellate contributions to the open ocean sediment flux. En: Honjo, S. (Ed.). *Dinoflagellate contribution to the deep sea*. *Ocean Biocoenosis Series*. 5: 1-31 p.
- Dale, B., 1996. Dinoflagellate cysts ecology: modeling and geological implications. En: Jansonius, J. y D.C. McGregor (Eds). *Palynology: Principles and Applications*. American Association of Stratigraphic Palynologist Foundation, Dallas. 3: 1249-1257 p.

- Dawes, C.J. 1998. *Marine Botany*. J.Wiley & Sons, Inc. Segunda edición. New York, 480 p.
- Denyer, P. y O. Arias, O. 1993. Geología del norte de la Península de Nicoya, Costa Rica. *Revista Geológica de America Central*. 16: 69-84 p.
- De Schepper, S. y M.J. Head. 2008. New dinoflagellate cyst and acritarch taxa from the Pliocene and Pleistocene of the eastern North Atlantic (DSDP Site 610). *Journal of Systematic Palaeontology*. 6: 101-117 p.
- de Vernal, A. y P.J. Mudie. 1989. Pliocene and Pleistocene Palynostratigraphy at ODP sites 646 and 647, Eastern and Southern Labrador Sea. En: Srivastava, S.P., M. Arthur, B. Clement et al. (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 105: 401-422 p.
- de Vernal, A. y F. Marret. 2007. Organic-walled dinoflagellate: tracers of sea-surface conditions. En: Hillaire-Marcel, C. y A. de Vernal (Eds.). *Proxies in Late Cenozoic Paleooceanography*, Elsevier. 371-408 p.
- de Verteuil, L. 1996. Data Report: Upper Cenozoic dinoflagellate cysts from the continental slope and rise off New Jersey. En: Mountain, G.S., K.G. Miller, P. Blum, C.W. Poag y D.C. Twichell (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 150: 439-454 p.
- de Verteuil, L. y G. Norris. 1996. Miocene dinoflagellate stratigraphy and systematics of Maryland and Virginia. *Micropaleontology*. 42 (Supplement): 1-172 p.
- Diester-Haass, L., P.A. Meyers y T. Bickert. 2004. Carbonate crash and biogenic bloom in the late Miocene: Evidence from ODP Sites 1085, 1086, and 1087 in the Cape Basin, southeast Atlantic Ocean. *Paleoceanography*. 19: 1-19 p.
- Diester-Haass, L., K. Billups y K.C. Emeis. 2005. In search of the late Miocene- early Pliocene "biogenic bloom" in the Atlantic-Ocean (Ocean Drilling Program Sites 982, 925, and 1088). *Paleoceanography*. 20: 1-13 p.
- Diester-Haass, L., K. Billups, D.R. Gröcke, L. François, V. Lefebvre y K.C. Emeis. 2009. Mid-miocene paleoproductivity in the Atlantic Ocean and implications for the global carbon cycle. *Paleoceanography*. 24: 1-19 p.
- Dodge, J.D. y R. Harland. 1991. The distribution of planktonic dinoflagellates and their cysts in the eastern and northeastern Atlantic Ocean. *New Phytologist*. 118: 593-603 p.
- Driscoll, N.W. y G.H. Haug. 1998. A short circuit in thermohaline circulation: a cause for the Northern Hemisphere Glaciation? *Science*. 282: 436-438 p.
- Droxler, A.W., K.C. Burke, A.D. Cunningham, A.C. Hine, E. Rosencrantz, D.S. Duncan, P. Hallock y E. Robinson. 1998. Caribbean constrains on circulation between Atlantic and Pacific Oceans over the past 40 million years. En: Crowler, T.J. y K.C. Burke (Eds.). *Tectonic boundary conditions for climate reconstructions*. Oxford University press, USA, 169-191 p.

- Duque-Caro, H. 1979. Major structural elements and evolution of Northwestern Colombia. En: Watkins, J.S., L. Montadert y P. Dickerson (Eds). Geological and Geophysical investigation of continental margins. American Association of Petroleum Geologists. Memoir 29: 329-351 p.
- Duque-Caro, H. 1984. Estilo estructural, diapirismo, y episodios de acrecionamiento del Terreno Sinú-San Jacinto en el noroccidente de Colombia. Boletín Geológico Ingeominas. 27: 1-29 p.
- Duque-Caro, H. 1990. Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiogeography in northwest South America and the evolution of Panama Seaway. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 77: 203-234 p.
- Durham, J.W. 1985. Movement of the Caribbean plate and its importance for biogeography in the Caribbean. Geology. 13: 123-125 p.
- Edwards, L.E. 1986. Late Cenozoic dinoflagellate cysts from South Carolina, U.S.A. En: Wrenn, J.H., S.L. Duffield y J.A. Stein (Eds.). Papers from the First Symposium on Neogene Dinoflagellate cyst biostratigraphy. American Association of Stratigraphic Palynologists, Contribution Series. 17: 47-58 p.
- Edwards, L.E. y V.A.S. Andrie. 1992. Distribution of selected dinoflagellate cysts in modern marine sediments. En: Head, M.J. y J.H. Wrenn (Eds), Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs. American Association of Stratigraphic Palynologists. Dallas, Texas. p. 259-288.
- Esper, O. y K.A.F. Zonneveld. 2007. The potential of organic-walled dinoflagellate cysts for the reconstruction of past sea-surface conditions in the Southern Ocean. Marine Micropaleontology. 65: 185-212 p.
- Evitt, W.R. 1970. Dinoflagellates: a selective review. Geoscience and Man. 1: 29-45 p.
- Evitt, W.R. 1985. Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. Dallas, Texas. 333 p.
- Exon, N.F., J.P. Kennett y M.J. Malone. 2004. Leg 189 synthesis: Cretaceous-Holocene history of the Tasmania Gateway. En: Exon, N.F. J.P. Kennett y M.J. Malone (Eds). Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. 189: 37 p
- Farrel, J.W., I. Raffi, T.R. Janecek, D.W. Murray, M. Levitan, K.A. Dadey, K.C. Emeis, M. Lyle, J.A. Flores y S. Hovan. 1995. Late Neogene sedimentation patterns in the Eastern Equatorial Pacific Ocean. En: Pisias, N.G., L.A. Mayer, T.R. Janecek, A. Palmer-Julson y T.H. Van Andel (Eds.). Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results. 138: 717-756 p.
- Fedorov, A.V., P.S. Dekens, M. McCarthy, A.C. Ravelo, P.B. deMenocal, M. Barreiro, R.C. Pacanowski y S.G. Philander. 2005. The Pliocene Paradox (Mechanisms for a Permanent El Niño). Science. 312: 1485-1489 p.
- Fensome, R., F.J.R. Taylor, G. Norris, W.A.S. Sarjeant, D.I. Wharton, y G.L. Williams. 1993. A classification of living and fossil dinoflagellates. American Museum of Natural History, Micropaleontology, Special Publication. 7: 1-351 p.

- Fensome, R.A., R.A MacRae y G.L. Williams. 2008. DINOFLAJ2, Version 1. American Association of Stratigraphic Palynologists, Data Series 1.
- Fiedler, P.C., V. Philbrick y F.P. Chavez. 1991. Oceanic upwelling and productivity in the eastern tropical Pacific. *Limnology and Oceanography*. 36: 1834-1850 p.
- Figueroa, R.I., K. Rengefors, I. Bravo, y S. Bensch. 2010. From homothally to heterothally: Mating preferences and genetic variation within clones of the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. *Deep-Sea Research II*. 57: 190-198 p.
- Foucher, J.-C. 1984. The Maastrichian and Danian dinoflagellates of the European Boreal Domain. *Bulletin de la Section des Sciences*. 6: 95-106 p.
- Franco-Herrera, A., L. Castro y P. Tigreros. 2006. Plankton dynamics in the south-central Caribbean Sea: strong seasonal changes in a coastal tropical system. *Caribbean Journal Science*. 42: 24-38 p.
- Franco-Gordo, C., E. Godínez-Domínguez, A.E. Filonov, I.E. Tereschchenko y J. Freire. 2004. Plankton biomass and larval fish abundance prior to and during the El Niño period of 1997-1998 along the central Pacific coast of Mexico. *Progress in Oceanography*. 63: 99-123 p.
- Flores-Trujillo, F., J. Helenes, J.C. Herguera, J.C. y E. Orellana-Cepeda. 2009. Palynological record (1483-1994) of *Gymnodinium catenatum* in Pescadero Basin, southern Gulf of California, Mexico. *Marine Micropaleontology*. 73: 80-89 p.
- Gárate, I. y D.A. Siqueiros. 2003. Infection of *Ceratium furca* by the parasitic dinoflagellate *Amoebophrya ceratii* (Amoebophryidae) in the Mexican pacific. *Acta Botánica Mexican*. 65: 1-9 p.
- Graham, A. 1997. Neotropical plant dynamics during the Cenozoic-Diversification, and the ordering of evolutionary and speciation processes. *Systematic Botany*. 22: 139-150 p.
- Gómez, F. 2006. The dinoflagellate genera *Brachidinium*, *Asterodinium*, *Microceratium* and *Karenia* in the open SE Pacific ocean. *Algae*. 21: 445-452 p.
- Gómez, F. 2007. Gymnodinioid dinoflagellates (Gymnodiniales, Dinophyceae) in the open Pacific ocean. *Algae*. 22: 273-286 p.
- Gómez, F. 2008a. *Dicroerisma* (Actiniscales, Dinophyceae) in the open Pacific ocean, a gymnodinioid dinoflagellate with an endoskeleton. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. 26: 116-120 p.
- Gómez, F. 2008b. *Erythrospidinium* (Gymnodiniales, Dinophyceae) in the Pacific ocean, a unique dinoflagellate with an ocelloid and a piston. *European Journal of Protistology*. 44: 291-298 p.
- Gómez, F. 2009. *Torodinium* and *Pavillardia* (Gymnodiniales, Dinophyceae): two unarmoured dinoflagellates with a body extension, collected from the open Pacific ocean. *Protistology*. 6: 131-135 p.
- Gómez, F. y K. Furuya. 2004. New records of *Scaphodinium mirabile* (Dinophyceae), an unnoticed dinoflagellate in the Pacific Ocean. *Phycological Research*. 52: 13-16 p.

- Gómez, F., Y. Nagahama, H. Takayama y K. Furuya. 2005. Is *Karenia* a synonym of *Asterodinium-Brachidinium* (Gymnodiniales, Dinophyceae)? *Acta Botanica Croatica*. 64: 263-274 p.
- González, C., L.M. Dupont, K. Mertens, y G. Wefer. 2008. Reconstructing marine productivity of the Cariaco Basin during marine isotopes stages 3 and 4 using organic-walled dinoflagellate cysts. *Paleoceanography*. 23: 1-16 p.
- Gordon, A.L. 1967. Circulation of the Caribbean Sea. *Journal of Geophysical Research*. 72: 6207-6223 p.
- Groeneveld, J., S. Steph, R. Tiedemann, D. Garbe-Schönberg, D. Nürnberg, D. y A. Sturm. 2006. Pliocene mixed-layer oceanography for Site 1241, using combined Mg/Ca and $\delta^{18}\text{O}$ analyses of Globogerinoides sacculifer. En: Tiedemann, R., A.C. Mix, C. Richter y W.F. Ruddiman (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 202: 1-27 p.
- Guzman, H.M., Cortez, J., Glynn, P.W., Richmond, R.H., 1990. Coral mortality associated with dinoflagellate blooms in the eastern Pacific (Costa Rica and Panama). *Marine Ecology Progress Series* 60, 299-303.
- Hallock, P., A.C. Hine, G.A. Vargo, J.A. Elrod y W.C. Jaap. 1988. Platforms of the Nicaraguan Rise: examples of the sensitivity of carbonate sedimentation to excess trophic resources. *Geology*. 16: 1104-1107 p.
- Haq, B.U., J. Hardenbol, y P.R. Vail. 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change. En: Wilgus, C.K., B.S. Hastings, H. Posamentier, J. Van Wagoner, C.A. Ross y C.G. Kendall (Eds.). *Sea-level changes: An integrated approach*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication. 42: 71-108 p.
- Hardenbol, J., J. Thierry, M.B. Farley, T. Jacquin, P.C. de Graciansky y P.R. Vail. 1998. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphic framework of European basins. En: de Graciansky, P.C., J. Hardenbol, T. Jacquin y P.R. Vail (Eds.). *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins*. SEPM Special Publication. 60: 3-13 p.
- Hargraves, P.E.; R.W. Brody y P.R. Burkholder. 1970. A study of phytoplankton in the Lesser Antillas region. *Bulletin of Marine Science*. 20: 331-349 p.
- Hargrave, P.E. y R. Viquez. 1985. Spatial and temporal distribution of phytoplankton in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Bulletin of Marine Science*. 37: 577-585 p.
- Harland, R., 1979. Dinoflagellate biostratigraphy of Neogene and Quaternary sediments at holes 400/400A in the Bay of Biscay (Deep Sea Drilling Project Leg 48). En: Montadert, L., D.G. Roberts, G.A. Auffret, W.D. Bock, P.A. Dupeuble, E.A. Hailwood, W.E. Harrison, H. Kagami, D.N. Lumsden, C.M. Muller, D. Schnitker, R.W. Thompson, T.L. Thompson, P.P. Timofeev y J.L. Usher (Eds.). *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*. 48: 531-545 p.
- Harland, R., 1983. Distribution maps of Recent dinoflagellate cysts in bottom sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent areas. *Paleontology*. 26: 43-48 p.

- Hartley, A.J., 2003. Andean uplift and climate change. *Journal of the Geological Society of London*. 160: 7-10 p.
- Hauff, F., K. Hoernle, H.-U. Schmincke y R. Werner. 1997. A Mid Cretaceous origin for the Galapagos hotspot: volcanological, petrological and geochemical evidence from Costa Rican oceanic crustal segments. *Geologische Rundschau*. 86: 141-155 p.
- Haug, G.H. y R. Tiedemann. 1998. Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation. *Nature*. 393: 673-676 p.
- Haug, G.H., R. Tiedemann, R. Zahn y A.C. Ravelo. 2001. Role of Panama uplift on oceanic freshwater balance. *Geology*. 29: 207-210 p.
- Head, M.J. 1996. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. En: Jansonius, J. y D.C. McGregor (Eds). *Palynology: principles and applications*, American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. Dallas, Texas. 3: 1197-1248 p.
- Head, M.J. 1997. Thermophilic dinoflagellate assemblages from the Mid Pliocene of eastern England. *Journal of Paleontology*, vol 71: 165-193.
- Head, M.J. 1998. Pollen and dinoflagellates from the Red Crag at Walton-on-the-Naze, Essex: evidence for a mild climatic phase during the early Late Pliocene of eastern England. *Geological Magazine*. 135: 803-817 p.
- Head, M.J. G. Norris y P. Mudie. 1989. Palynology and dinocyst stratigraphy of the Miocene in ODP Leg 105, Hole 645E, Baffin Bay. En: Srivastava, S.P., M. Arthur, B. Clement, B., et al. (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 105: 467-514 p.
- Heilmann-Clausen, C. K.J. y Meyer. 1988. Denmark -the Danish Subbasin; Paleocene dinoflagellates. En: Vinken, R. (Ed.) *The Northwest European Tertiary Basin*. *Geologisches Jahrbuch Reihe A*. 100: 339-343 p.
- Helenes, J. y D. Cabrera. 2003. Oligocene-Miocene palynomorph assemblages from eastern Venezuela. *Palynology*. 27: 5-25 p.
- Hermoyian, C.S. y R.M. Owen. 2001. Late Miocene-early Pliocene biogenic bloom: Evidence from low-productivity regions of the Indian and Atlantic Oceans. *Paleoceanography*. 16: 95-100 p.
- Hine, A.C., M.W. Harris, S.D. Locker, P. Hallock, L. Tedesco, H.T. Mullins, S.W. Snyder, D.F. Belknap, J.L. Gonzales, A.C. Neuman y J. Martinez. 1994. Sedimentary infilling of an open seaway; Bawihka Channel, Nicaraguan Rise. *Journal of Sedimentary Research*. 64: 2-25 p.
- Holbourn, A., W. Kuhnt, M. Schulz y H. Erlenkeuser. 2005. Impacts of orbital forcing and atmospheric carbon dioxide on Miocene ice-sheet expansion. *Nature*. 438: 483-487 p.
- Holzwarth, U., O. Esper y K. Zonneveld. 2007. Distribution of organic walled dinoflagellate cysts in shelf surface sediments of the Benguela upwelling system in relationship to environmental conditions. *Marine Micropaleontology*. 64: 91-119 p.

- Hovan, S.A. 1995. Late Cenozoic atmospheric circulation intensity and climatic history recorded by eolian deposition in the Eastern Equatorial Pacific ocean, Leg 138. En: Pisias, N.G., L.A. Mayer, T.R. Janecek, A. Palmer-Julson y T.H. Van Andel (Eds.). Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. 138: 615-625 p.
- Hulburt, E.M. 1968. Phytoplankton observations in the western Caribbean Sea. Bulletin of Marine Science. 8: 388-399 p.
- Iturralde-Vinent, M. 1998. Synopsis of the Geological Constitution of Cuba. Acta Geologica Hispánica. 33: 9-56 p.
- Iturralde-Vinent, M. 2004. Las Corrientes marinas del Caribe y sus implicaciones biogeográficas. xxxxxxxx Geologica Hispánica. 33: 9-56 p.
- Jain, S. y L.S. Collins. 2007. Trends on Caribbean paleoproductivity related to the Neogene closure of the Central American Seaway. Marine Micropaleontology. 63: 57-74 p.
- Jarvis, I. y B.A. Tocher. 1985. Neogene and Quaternary dinoflagellate biostratigraphy of the eastern equatorial Pacific: Deep Sea Drilling Project Leg 85. En: Mayer, L., F. Theyer, J.A. Barron, D.A. Dunn, T. Handyside, S. Hills, I. Jarvis, C.A. Nigrini, N.C. Pisias, A. Pujos, T. Saito, P. Stout, E. Thomas, N. Weinreich y R.H. Wilkens. Initial Reports, Deep Sea Drilling Project. 85: 407-412 p.
- Jiang, S., S.W. Wise y Y. Wang. 2007. Cause of the middle/late Miocene Carbonate Crash: dissolution or low productivity?. En: Teagle, D.A.H., D.S. Wilson, G.D. Acton y D.A. Vanko D.A. (Eds.). Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. 206: 1-24 p.
- Jorry, S.J., A.W. Droxler y J.M. Francis. 2010. Deepwater carbonate deposition in response to re-flooding of carbonate bank and atoll-tops at glacial terminations. Quaternary Sciences Reviews. 29: 2010-2026 p.
- Kameo, K. y T. Sato. 2000. Biogeography of Neogene calcareous nannofossils in the Caribbean and the eastern equatorial Pacific – floral response to the emergence of Isthmus of Panama. Marine Micropaleontology. 39: 201-218 p.
- Karas, C., D. Nürnberg, R. Tiedemann y D. Garbe-Schönberg. 2011. Pliocene climate change of the southwest Pacific and the impact of ocean gateways. Earth and Planetary Science Letters. 301: 117-124 p.
- Keigwin, L.D. 1978. Pliocene closing of the Isthmus of Panama, based on biostratigraphic evidence from nearby Pacific Ocean and Caribbean Sea cores. Geology. 6: 630-634 p.
- Keller, G. C.E. Zenker y S.M. Stone. 1989. Late Neogene history of the Pacific-Caribbean gateway. Journal of South American Earth Sciences. 2: 73-108 p.
- Kemp, A.E.S., J.G. Baldauf y R.B. Pearce. 1995. Origins and paleoceanographic significance of laminated diatom ooze from the Eastern Equatorial Pacific ocean. En: Pisias, N.G., L.A. Mayer, T.R. Janecek, A. Palmer-Julson y T.H. Van Andel (Eds.). Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. 138: 641-645 p.

- Kennett, J.P., G. Keller y M. Srinivasan. 1985. Miocene planktic foraminifer biogeography and paleoceanographic development of the Indo-Pacific region. En: Kennet, J.P. (Ed.). *The Miocene ocean: Paleocenography and Biogeography*. Memoir Geological Society of America. 163: 197-236 p.
- King, T.A., W.G. Ellis, D.W. Murray, N.J. Shackleton y S. Harris. 1997. Miocene evolution of carbonate sedimentation at the Ceara Rise: A multivariate data/proxy approach. En: Shackleton, N.J., W.B. Curry, C. Richter y T.J. Bralower (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 154: 349-365 p.
- LaJeunesse, T.C. 2005. "Species" radiations of symbiotic dinoflagellates in the Atlantic and Indo-Pacific since the Miocene-Pliocene transition. *Molecular Biology and Evolution*. 22: 570-581 p.
- Lalli, C.M. y T.R. Parsons. 1993. *Biological Oceanography: an introduction*. Pergamont Press, Oxford, 301 p.
- Lavin, M.F., P.C. Fiedler, J.A. Amador, L.T. Balance, J. Färber-Lorda y A.M. Mestas-Nuñez. 2006. A review of eastern tropical Pacific oceanography: Summary. *Progress in Oceanography*. 69: 391-398 p.
- Lenoir, E.A. y G.F. Hart. 1988. Palynofacies of some Miocene sands from the Gulf of Mexico, offshore Louisiana, U.S.A. *Palynology*. 12: 151-165 p.
- Leon, J., L. Liza, I. Soto, D'L. Cuadra, L. Patiño y R. Zerpa. 2007. Actinomycetes bioactivos de sedimento marino de la costa central del Perú. *Revista Peruana de Biología*. 14: 259-270 p.
- Lessios, H.A. 2008. The Great American Schism: divergence of marine organisms after the rise of the Central American Isthmus. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 39: 63-91 p.
- Lewis, J., J.D. Dodge y A.J. Powell. 1990. Quaternary dinoflagellate cysts from the upwelling system offshore Peru, Hole 686B, ODP Leg 112. En: Suess, E., R. von Huene, et al. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 112: 323-328 p.
- Limoges, A. J.F. Kieft, T. Radi, A.C. Ruíz-Fernandez y A. de Vernal. 2010. Dinoflagellate cyst distribution in surface sediments along the south-western Mexican coast (14.76° N to 24.75°N). *Marine Micropaleontology*. 76: 104-123 p.
- Linthout, K., H. Helmers y J. Sopaheluwakan. 1997. Late Miocene obduction and microplate migration around the southern Banda Sea and the closure of the Indonesian Seaway. *Tectonophysics*. 281: 17-30 p.
- Liu, D., G.A. Fryxell y I. Kaczmarska. 1996. El Niño (1992) in the equatorial Pacific: low biomass with a few dominating species in the microphytoplankton. *Journal of Plankton Research*. 18: 1167-1184 p.
- Londeix, L., M. Benzakour, J.-P. Suc y J.-L. Turon. 2007. Messinian palaeoenvironments and hydrology in Sicily (Italy): The dinoflagellate cyst record. *Geobios*. 40: 233-250 p.

- López-Cortéz, D.J., J.J. Bustillos-Guzmán, I. Gárate-Lizárraga, F.E. Hernández-Sandoval y I. Murillo-Murillo. 2003. Phytoplankton biomasses and hydrographic conditions during El Niño 1997-1998 in Bahía Concepción, Gulf of California, Mexico. *Geofísica Internacional*. 42: 495-504 p.
- López-Sandoval, D.C., J.R. Lara-Lara, M.F. Lavín, S. Álvarez-Borrego y G. Gaxiola-Castro. 2009. Primary productivity in the Eastern tropical Pacific off Cabo Corrientes, Mexico. *Ciencias Marinas*. 35: 169-182 p.
- Louwye, S. y P. Laga. 1998. Dinoflagellate cysts of the shallow marine Neogene succession in the Kalmthout well, northern Belgium. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*. 45: 73-86 p.
- Lyle, M., 2003. Neogene carbonate burial in the Pacific Ocean. *Paleoceanography*. 18: 1-19 p.
- Lyle, M., J. Barron, T.J. Bralower, M. Huber, A. Olivarez, A.C. Ravelo, D.K. Rea y P.A. Wilson. 2008. Pacific Ocean and Cenozoic evolution of climate. *Reviews of Geophysics*. 46: 1-47 p.
- Lyle, M., K.A. Dadey y J.W. Farrel. 1995. The late Miocene (11-8 Ma) eastern Pacific carbonate crash: evidence for reorganization of deep-water circulation by the closure of the Panama Gateway. En: Pisias, N.G., L.A. Mayer, T.R. Janecek, A. Palmer-Julson y T.H. Van Andel (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 138: 821-838 p.
- Lyle, M., I. Raffi, H. Pälike, H. Nishi, K. Gamage, A. Klaus, et al. 2009. Pacific equatorial age transect. *Integrated Ocean Drilling Program, Preliminary Report*. 321: 112 p
- MacMillan, I., P.B. Gans y G. Alvarado. 2004. Middle Miocene to present plate history of the southern Central American Volcanic Arc. *Tectonophysics*. 392: 325-348 p.
- Malfait, B.T. y M.G. Dinkelman. 1972. Circum-Caribbean tectonic and igneous activity and the evolution of the Caribbean Plate. *Geological Society of America Bulletin*. 83: 251-271 p.
- Mann, R. 2008. Caribbean Basins, Tectonics, and Hydrocarbons (CBTH): Industry Consortium for Regional Study of Depositional Systems, Basinal Structure, and Hydrocarbon Potential in the Caribbean Region (Phase II). Proposal from the Institute for Geophysics, Jackson School of Geosciences, The University of Texas at Austin. [www.ig.utexas.edu/research/projects/cbth]
- Manum, S.B., M.C. Boulter, H. Gunnarsdottir, K. Rangnes y A. Scholze. 1989. Eocene to Miocene palynology of the Norwegian sea (ODP Leg 104). En: Eldholm, O., J. Thiede, E. Taylor, et al. (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 104: 611-662 p.
- Margalef, R. 1972. Regularidades en la distribución de la diversidad del fitoplancton en un área del mar Caribe. *Investigacion Pesquera*. 36: 241-264 p.
- Margalef, R. y F. González. 1969. Grupos de especies asociadas en el fitoplancton del mar Caribe (NE de Venezuela). *Investigacion Pesquera*. 33: 287-312 p.

- Marret, F. 1993. Les effets de l'acétolyse sur les assemblages des kystes de dinoflagellés. *Palynosciences* 2, 267-272.
- Marret, F. y A. de Vernal. 1997. Dinoflagellate cyst distribution in surface sediments of the southern Indian Ocean. *Marine Micropaleontology*. 29: 367-392 p.
- Marret, F. y K.A.F. Zonneveld. 2003. Atlas of modern organic-walled dinoflagellate cyst distribution. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 125: 1-200 p. Versión electrónica en: <http://www.pangaea.de/Projects/Dino-Atlas/>
- Marret, F., J. Eiríksson, K. Luise Knudsen, J.L. Turon y J.D. Scourse. 2004. Distribution of dinoflagellate cyst assemblages in surface sediments from the northern and western shelf of Iceland. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 128: 35-53 p.
- Masure, E. 1991. Morphology of the Dinoflagellate Genus *Atopodinium* Drugg emend., Senior Synonym of *Maghrebinia* Below and *Bejuia* Stover & Williams. *Palynology*. 15: 63-80 p.
- Matsuoka, K. 1992. Species diversity of modern dinoflagellate cysts in surface sediments around the Japanese islands. En: Head, M.J. y J.H. Wrenn (Eds.). *Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs: American Association Stratigraphic Palynologists Foundation*. Dallas, texas. 33-53 p.
- Matsuoka, K. y Y Fukuyo 1994. Geographical distribution of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* Grahm in Japanese coastal waters. *Botanica Marina*. 37: 495-503 p.
- Matsuoka, K., J.P. Bujak y T. Shimazaki. 1987. Late Cenozoic dinoflagellate cyst biostratigraphy from the West Coast of Northern Japan. *Micropaleontology*. 33: 214-229 p.
- McCarthy, F.M.G., K.E. Gostlin, P.J. Mudie y D.B. Scott. 2000. Synchronous palynological changes in early Pleistocene sediments off New Jersey and Iberia, and a possible paleoceanographic explanation. *Palynology*. 24: 63-77 p.
- McDougall, K. 1996. Benthic foraminiferal response to the emergence of the Isthmus of Panama and coincident paleoceanographic changes. *Marine Micropaleontology*. 28: 133-169 p.
- McMinn, A. 1990. Recent dinoflagellate cysts from estuaries on the Central Coast of New South Wales, Australia. *Micropaleontology*. 37: 269-287 p.
- Mertens, K.N., C. González, I. Delusina y S. LouwyeS. 2009. 30000 years of productivity and salinity variations in the late Quaternary Cariaco basin revealed by dinoflagellate cysts. *Boreas*. 38: 647-662 p.
- Meyers, P.A. 1997. Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnologic, and paleoclimatic processes. *Organic Geochemistry*. 27: 213-250 p.
- Miller, K.G., M.A. Kominz, J.V. Browning, J.D. Wright, G.S. Mountain, M.E. Katz, P.J. Sugarman, B.S. Cramer, N. Christie-Blick y S.F. Pekar. 2005. The Phanerozoic record of global sea-level change. *Science*. 310: 1293-1298 p.

- Miloslavich, P., J.M. Díaz, E. Klein, J.J. Alvarado, C. Díaz, J. Gobin, E. Escobar-Briones, J.J. Cruz-Motta, E. Weil, J. Cortés, A.C. Bastidas, R. Robertson, F. Zapata, A. Martín, J. Castillo, A. Kazandjian y M. Ortiz. 2010. Marine biodiversity in the Caribbean: regional estimates and distribution patterns. PLoS ONE. 5: e11916.
- Moore, T.C. J. Backman, I. Raffi, C. Nigrini, A. Sanfilippo, H. Pälike y M. Lyle. 2004. Paleogene tropical Pacific: Clues to circulation, productivity, and plate motion. Paleceanography. 19: 1-16 p.
- Morales-Ramírez, A., R. Vázquez, K. Rodríguez y M. Vargas. 2001. Marea roja producida por *Lingulodinium polyedrum* (Peridiniales, Dinophyceae) en Bahía Culebra, Golfo de Papagayo, Costa Rica. Revista de Biología Tropical. 49: 19-23 p.
- Morris, A.E.L. I. Taner, H.A. Meyerhoff y A.A. Meyerhoff. 1990. Tectonic Evolution of the Caribbean Region, Alternative hypothesis. En: Dengo, G. y J.E. Case (Eds). The Caribbean Region, The Geology of North America, Volume H. 433-458 p.
- Morris; J.D. y H.W. Villinger. 2006. Leg 205 synthesis: subduction fluxes and fluid flow across the Costa Rica convergent margin. En: Morris, J.D., H.W. Villinger, A.. Klaus (Eds.). Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. 205: 1-54 p.
- Morzadec-Kerfourn, M.T. 1992. Upper Pleistocene and Holocene dinoflagellate cyst assemblages in marine environments of the Mediterranean Sea and Northwest Atlantic coast of France. En: Head, M.J. y J.H. Wrenn (Eds). Neogene and Quaternary Dinoflagellate cysts and acritarchs. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. Dallas, Texas. 121-132 p.
- Mudie, P.J. y R. Harland. 1996. Aquatic Quaternary. En: Jansonius, J. y D.C. McGregor (Eds). Palynology: Principles and Applications. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. Dallas, Texas. 2: 843-877 p.
- Mudie, P.J., R. Harland, J. Matthiessen y A. de Vernal. 2001. Marine dinoflagellate cysts and high latitude Quaternary paleoenvironmental reconstructions: an introduction. Journal of Quaternary Science. 16: 595-602 p.
- Mudie, P., A. Rochon, A.E. Aksu y H. Gillespie. 2004. Late glacial, Holocene and modern dinoflagellate cyst assemblages in the Aegean-Marmara-Black Sea corridor: statistical analysis and re-interpretation of the early Holocene Noah's Flood hypothesis. Review of Palaeobotany and Palynology. 128: 143-167 p.
- Muller, J. 1959. Palynology of Recent Orinoco delta and shelf sediments: Reports of the Orinoco Shelf Expedition. Micropaleontology. 5: 1-32 p.
- Mutti, M., A.W. Droxler y A.D. Cunningham. 2005. Evolution of the Northern Nicaragua Rise during the Oligocene-Miocene: Drowning by environmental factors. Sedimentary Geology. 175: 237-258 p.
- Muza, J.P. 2000. Calcareous nannofossil biostratigraphy from a 15-km transect (Cocos Plate to Caribbean Plate) across the Middle America Trench, Nicoya Peninsula, Costa Rica. En: Silver, E.A., G. Kimura y T.H. Shipley (Eds.). Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. 170: 1-63 p.

- Muza, J.P. 2006. Calcareous nannofossil biostratigraphy: Ocean Drilling Program Leg 205, Costa Rica subduction zone. En: Morris, J.D., H.W. Villinger y A. Klaus (Eds.). Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. 205: pp. 1-26 p.
- Nathan, S.A., y R.M. Leckie. 2009. Early history of the Western Pacific Warm Pool during the middle to late Miocene (~13.2-5.8 Ma): Role of sea-level change and implications for equatorial circulation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 274: 140-159 p.
- Ochoa, J.L. 2003. ENSO phenomenon and toxic red tides in Mexico. *Geofísica Internacional*. 42: 505-515 p.
- O'Dea, A., J.B.C. Jackson, H. Fortunato, J.T. Smith, L. D'Croze, K.G. Johnson y J.A. Todd. 2007. Environmental change preceded Caribbean extinction by 2 million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 5501-5506 p.
- Okolodkov, Y.B. y I. Gárate-Lizárraga. 2006. An annotated checklist of dinoflagellates (Dinophyceae) from the Mexican Pacific. *Acta Botanica Mexicana*. 74: 1-154 p.
- Parsons, B. y J.G. Sclater. 1977. An analysis of the variation of ocean floor bathymetry and heat flow with age. *Journal of Geophysical Research*. 82: 803-827 p.
- Pennington, J.T., K.L. Mahoney, V.S. Kuwahara, D.D. Kolber, R. Calienes y F.P. Chavez. 2006. Primary production in the eastern tropical pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 285-317 p.
- Peña-Manjarrez, J. L., G. Gaxiola-Castro, J. Helenes-Escamilla y E. Orellana-Cepeda. 2001. Cysts of *Lingulodinium polyedrum*, red tide producing organism in the Todos Santos Bay (winter-spring, 2000). *Ciencias Marinas*. 27: 543-558 p.
- Peterson, L.C. y J. Backman. 1990. Late Cenozoic carbonate accumulation and the history of the carbonate compensation depth in the western equatorial Indian ocean. En: Duncan, R.A., J. Backman, L.C. Peterson, et al. (Eds). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 115: 467-507 p.
- Pindell, J. y S.F. Barrett. 1990. Geological Evolution of the Caribbean region. En: Dengo, G. y J.E. Case (Eds). *The Caribbean Region, The Geology of North America Volume H*. 405-432 p.
- Pindell, J. y L. Kennan. 2001. Kinematic Evolution of the Gulf of Mexico and Caribbean. En: *Petroleum systems of deep-water basins: Proceedings GCSSEPM Foundation 21st Annual Research Conference*. 193-220 p.
- Pisias, N.G., L.A. Mayer y A.C. Mix. 1995. Paleooceanography of the Eastern Equatorial Pacific during the Neogene: Synthesis of Leg 138 Drilling Results. En: Pisias, N.G., L.A. Mayer, T.R. Janecek, A. Palmer-Julson y T.H. Van Andel (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 138: 5-21 p.
- Popov, S.V., E.K. Sychevskaya, M.A. Akhmet'ev, N.I. Zaporozhets y L.A. Golovina. 2008. Stratigraphy of the Maikop Group and Pteropoda Beds in Northern Azerbaijan. *Stratigraphy and Geological Correlation*. 16: 664-677 p.

- Pospelova, V., G.L. Chmura, W.S. Boothman y J.S. Latimer. 2002. Dinoflagellate cyst records and human disturbance in two neighboring estuaries, New Bedford Harbor and Apponagansett Bay, Massachusetts (USA). *The Science of Total Environment*. 298: 81-102 p.
- Pospelova, V., A. de Vernal y T.F. Pedersen. 2008. Distribution of dinoflagellate cysts in surface sediments from the northeastern Pacific Ocean (43-25°N) in relation to sea-surface temperature, salinity, productivity and coastal upwelling. *Marine Micropaleontology*. 68: 21-48 p.
- Powell, A.J., J.D. Dodge y J. Lewis. 1990. Late Neogene to Pleistocene palynological facies of the Peruvian continental margin upwelling, Leg 112. En: Suess, E., R. von Huene, et al. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 112: 297-321 p.
- Prauss, M.L. 2002. Recent global warming and its influence on marine palynology within the central Santa Barbara basin, offshore southern California, U.S.A. *Palynology*. 26: 217-238 p.
- Pross, J. y H. Brinkhuis. 2005. Organic-walled dinoflagellate cysts as paleoenvironmental indicators in the Paleogene; a synopsis of concepts. *Paläontologische Zeitschrift*. 79: 53-59 p.
- Radi, T. y A. de Vernal. 2008. Dinocysts as proxy of primary productivity in mid-high latitudes of the Northern Hemisphere. *Marine Micropaleontology*. 68: 84-114 p.
- Radi, T., V. Pospelova, A. de Vernal y J.V. Barrie. 2007. Dinoflagellate cysts as indicators of water quality and productivity in British Columbia estuarine environments. *Marine Micropaleontology*. 62: 269-297 p.
- Ramírez, D.G. A. Giraldo y J. Tovar. 2006. Producción primaria, biomasa y composición taxonómica del fitoplancton costero y oceánico en el Pacífico colombiano (septiembre-octubre 2004). *Investigaciones Marinas Valparaíso*. 34: 211-216 p.
- Ravelo, A.C. y M.W. Wara. 2004. The role of the tropical oceans on global climate during a warm period and a major climate transition. *Oceanography*. 17: 32-41 p.
- Ravelo, A.C., P.S. Dekens y M. McCarthy. 2006. Evidence for El Niño-like conditions during the Pliocene. *Geological Society of America, Today*. 16: 4-11 p.
- Raymo, M.E., W.F. Ruddiman, B.M. Backman y D.G. Martinson. 1989. Late Pliocene variation in Northern Hemisphere ice sheets and North Atlantic deep water circulation. *Paleoceanography*. 4: 413-446 p.
- Rea, D.K. 1994. The paleoclimatic record provided by eolian deposition in the deep sea: the geologic history of wind. *Reviews of Geophysics*. 32: 159-195 p.
- Reichart, G-J. y H. Brinkhuis. 2003. Late Quaternary *Protoperidinium* cysts as indicators of paleoproductivity in the northern Arabian Sea. *Marine Micropaleontology*. 49: 303-315 p.

- Robinson, M.M., H.J. Dowsett y M.A. Chandler. 2008. Pliocene role in assessing future climate impacts. *EOS*. 89: 501-502 p.
- Rochon, A. y A. de Vernal. 1994. Palynomorph distribution in Recent sediments from the Labrador Sea. *Canadian Journal of Earth Sciences*. 31: 115-127 p.
- Rochon, A., A. de Vernal, J.L. Turon, J. Mathiessen y M.J. Head. 1999. Distribution of recent dinoflagellate cysts in surface sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent seas in relation to sea-surface parameters. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series*. 35: 1-146 p.
- Roth, J.M., A.W. Droxler y K. Kameo. 2000. The Caribbean Carbonate Crash at the middle to late Miocene transition: linkage to the establishment of the modern global ocean conveyor. En: Leckie, R.M., H. Sigurdsson G.D. Acton y G. Draper (Eds). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 165: 249-273 p.
- Sepulcre, S., L. Vidal, K. Tachikawa, F. Rostek y E. Bard. 2011. Sea-surface salinity variations in the northern Caribbean Sea across the Mid-Pleistocene transition. *Climate of the Past*. 7: 75-90 p.
- Shipboard Scientific Party, 1997. Leg 165: Site 1000. En: Sigurdsson, H. R.M. Leckie, G.D. Acton, et al. (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Initial Reports*. 165: 231-289 p.
- Shipboard Scientific Party, 1997. Leg 170: Site 1039. En: Kimura, G., E. Silver, P. Blum, et al. (Eds). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Initial Reports*. 170: 45-93 p.
- Shipboard Scientific Party, 2003. Leg 205: Site 1253. En: Morris, J.D., H.W. Villinger, A. Klaus, et al. (Eds). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Initial Reports*. 205: 1-184 p.
- Signoret, M. C. Bulit y R. Pérez. 1998. Patrones de distribución de clorofila a y producción primaria en aguas del Golfo de México y del Mar Caribe. *Hidrobiología*. 8: 81-88 p.
- Sigurdsson, H., S. Kelley, R.M. Leckie, S. Carey, T. Bralower y J. King. 2000. History of circum-Caribbean explosive volcanism: $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of tephra layers. En: Leckie, R.M., H. Sigurdsson, G.D. Acton y G. Draper (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 165: 299-314 p.
- Silver, P.G., R.M. Russo y C. Lithgow-Bertelloni. 1998. Coupling of South American and African plate motion and plate deformation. *Science*. 279: 60-63 p.
- Sluijs, A. J. Pross y H. Brinkhuis. 2005. From greenhouse to icehouse; organic-walled dinoflagellate cysts as paleoenvironmental indicator in the Paleogene. *Earth-Science Reviews*. 68: 281-315 p.
- Steph, S., R. Tiedemann, J. Groeneveld, A. Sturm y D. Nürnberg. 2006a. Pliocene changes in tropical East Pacific upper ocean stratification: response to tropical gateways?. En: Tiedemann, R., A.C. Mix, C. Richter y W.F. Ruddiman (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 202: 1-51 p.

- Steph, S., R. Tiedemann, M. Prange, J. Groeneveld, D. Nürnberg, L. Reuning, M. Schulz y G. H. Haug. 2006b. Changes in Caribbean surface hydrography during the Pliocene shoaling of the Central American Seaway. *Paleoceanography*. 21: 1-25 p.
- Steph, S., R. Tiedemann, M. Prange, J. Groeneveld, M. Schulz, A. Timmermann, D. Nürnberg, C. Rühlemann, C. Saukel y G.H. Haug. 2010. Early Pliocene increase in thermohaline overturning: A precondition for the development of the modern equatorial cold tongue. *Paleoceanography*. 25: 1-17 p.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores*. 13: 615-621 p.
- Stover, L.E. y G.L. Williams. 1987. Analyses of Mesozoic and Cenozoic organic-walled dinoflagellates 1977-1985. American Association of Stratigraphic Palynologists, Contribution Series. 18: 243 p.
- Strasser, M., H. Weissert y S.M. Bernasconi. 2006. Data report: carbon and oxygen isotope geochemistry along a subducting pelagic section offshore Costa Rica (ODP Legs 170 and 205). En: Morris, J.D., H.W. Villinger y A. Klaus (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 205: 1-18 p.
- Strauss, C. y J.J. Lund. 1992. A middle Miocene dinoflagellate cyst microflora from Papendorf near Hamburg, Germany. *Mitteilungen Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*. 73: 159-189 p.
- Strauss, C., J.L. Lund y J. Lund-Christensen. 2001. Miocene dinoflagellate cyst Biostratigraphy of the Nieder Ochtenhausen Research Borehole (northwest Germany). *Geologisches Jahrbuch Reihe A*. 152: 395-447 p.
- Taylor, F.J.R., M. Hoppenrath y J.F. Saldarriaga. 2008. Dinoflagellate diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation*. 17: 407-418 p.
- Theyer, F., L.A. Mayer, J.A. Barron y E. Thomas. 1985. The equatorial Pacific high-productivity belt: elements for a synthesis of Deep Sea Drilling Project Leg 85 results. En: Mayer, L., F. Theyer, E. Thomas, et al. (Eds.). *Deep Sea Drilling Project, Initial Reports*. 85: 971-985 p.
- Thompson, P.M.E., P.D. Kempton, R.V. White, A.C. Kerr, J. Tarney, A.D. Saunders, J.G. Fitton y A. McBirney. 2003. Hf-Nd isotope constrains on the origin of the Cretaceous Caribbean plateau and its relationship to the Galápagos plume. *Earth and Planetary Science Letters*. 217: 59-75 p.
- Thornhill, D.J. Y. Xiang, W.K. Fitt y S.R. Santos. 2009. Reef endemism, host specificity and temporal stability in populations of symbiotic dinoflagellates from two ecologically dominant Caribbean corals. *PLoS ONE*. 4: e6262.
- Tiedemann, R. y A. Mix. 2007. Leg 202 synthesis: southeast Pacific paleoceanography. En: Tiedemann, R., A.C. Mix y W.F. Ruddiman (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Result*. 202: 1-56 p.
- Toggweiler, J., D. Dixon y W. Broecker. 1991. The Peru upwelling and the ventilation of the South Pacific thermocline. *Journal of Geophysical Research*. 96: 20467-20497 p.

- Udeze, C.U. y F.E. Oboh-Ikuenobe. 2005. Neogene palaeoceanographic and paleoclimatic events inferred from palynological data: Cape Basin off South Africa, ODP Leg 175. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 219: 199-223 p.
- Van Andel, T.H., G.R. Heath y T.C. Moore. 1975. Cenozoic history and paleoceanography of the central equatorial Pacific Ocean: a regional synthesis of Deep Sea Drilling Project data. *Memoir Geological Society of America*. 143: 133 p.
- Van der Hammen, T. 1960. Estratigrafía del Terciario y Maestrichtiano continentales y tectogénesis de los Andes colombianos. *Boletín Geológico (1958)*. VI: 67-128 p.
- Vazquez-Bedoya, L.F., T. Radi, A. Ruiz-Fernandez, A. de Vernal, M.L. Machain-Castillo, J.F. Kiehl y C. Hillaire-Marcel. 2008. Organic-walled dinoflagellate cyst and benthic foraminífera in coastal sediments of the last century from the Gulf of Tehuantepec, South Pacific Coast of Mexico. *Marine Micropaleontology*. 68: 49-65 p.
- Verleye, T.J. y S. Louwye, 2010. Recent geographical distribution of organic-walled dinoflagellate cyst in the southeast Pacific (25-53°S) and their relation to the prevailing hydrographical conditions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 298: 319-340 p.
- Versteegh, G.J.M. 1994. Recognition of cyclic and non-cyclic environmental changes in the Mediterranean Pliocene: A palynological approach. *Marine Micropaleontology*. 23: 147-183 p.
- Versteegh, G.J.M. y D. Zevenboom. 1995. New genera and species of dinoflagellate cysts from the Mediterranean Neogene. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 85: 213-229 p.
- Versteegh, G.J.M. y K.A.F. Zonneveld. 1994. Determination of (palaeo-)ecological preferences of dinoflagellates by applying Detrended and Canonical Correspondence analysis to Late Pliocene dinoflagellate cyst assemblages of the south Italian Singa section. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 84: 181-199 p.
- Versteegh, G.J.M. y K.A.F. Zonneveld. 2002. Use of selective degradation to separate preservation from productivity. *Geology*. 30: 615-618 p.
- Viquez, R. y P.E. Hargraves. 1995. Annual cycle of potentially harmful dinoflagellates in the Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Bulletin of Marine Science*. 57: 467-475 p.
- Vink, A., K.A.F. Zonneveld y H. Willems. 2000. Organic-walled dinoflagellate cysts in western equatorial Atlantic surface sediments: distribution and their relation to environment. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 112: 247-286 p.
- Vozzhennikova, T.F. 1979. Dinocysts and their stratigraphic significance. *Sibirskoe Otdelenie, Trudy Institut Geologii i Geofiziki, Akademiya Nauk SSSR. (Novosibirsk)*. 422: 1-224 p.
- Wall, D. 1967. Fossil microplankton in deep-sea cores from the Caribbean Sea. *Paleontology*. 10: 95-123 p.

- Wall, D., B. Dale, G.P. Lohman y W.K. Smith. 1977. The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in the North and South Atlantic Oceans and adjacent seas. *Marine Micropaleontology*. 2: 121-200 p.
- Wara, M.W., A.C. Ravelo y M.L. Delaney. 2005. Permanent El Niño-like conditions during the Pliocene warm period. *Science*. 309: 758-761 p.
- White, L.D. 2000. Diatom biostratigraphy of Sites 1039-1043, Costa Rica margin. En: Silver, E.A., G. Kimura y T.H. Shipley (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 170: 1-22 p.
- Williams, G.L. y J.P. Bujak. 1985. Mesozoic and Cenozoic dinoflagellates. En: Bolli, H.M., J.B. Saunders y K. Perch-Nielsen (Eds.). *Plankton stratigraphy*. Earth Science Series, Cambridge, Inglaterra, 847-964 p.
- Williams, G.L., H. Brinkhuis, M.A. Pearce, R.A. Fensome y J.W. Weegink. 2004. Southern ocean and global dinoflagellate cyst events compared: index events for the late Cretaceous-Neogene. En: Exon, N.F., J.P. Kennett y M.J. Malone (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 189: 1-98 p.
- Williams, G.L., J.K. Lentin y R.A. Fensome. 1998. The Lentin and Williams Index of fossil dinoflagellates. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series*. 34: 817 p.
- Williams, G.L., L.E. Stover y E.J. Kidson. 1993. Morphology and stratigraphic ranges of selected Mesozoic-Cenozoic dinoflagellate taxa in the northern hemisphere. *Geological Survey of Canada*, 92-10: 137 pp.
- Wood, G.D., A.M. Gabriel y J.C. Lawson. 1996. Palynological techniques: Processing and Microscopy. En: Jansonius, J. y D.C. McGregor (Eds.). *Palynology: Principles and Applications*. American Association of Stratigraphic Palynologist Foundation, Dallas, Texas. 1: 29-50 p.
- Wrenn, J.H. Y J.P. Kokinos. 1986. Preliminary comments on Miocene through Pleistocene dinoflagellate cysts from De Soto Canyon, Gulf of Mexico. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contribution Series*. 17: 169-225 p.
- Zachos, J.C., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas y K. Billumps. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science*. 292: 686-693 p.
- Zachos, J.C., G.R. Dickens y R.E. Zeebe. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*. 451: 279-283 p.
- Zonneveld, K.A.F., G. Versteegh y M. Kodranz-Nsiah. 1997a. Preservation and organic chemistry of late Cenozoic organic-walled dinoflagellate cysts; a review. *Marine Micropaleontology*. 68: 179-197 p.
- Zonneveld, K.A.F., F.D. Bockelmann y U. Holzwarth. 2007. Selective preservation of organic-walled dinoflagellate cysts as a tool to quantify past net primary production and bottom water oxygen concentrations. *Marine Geology*. 237: 109-126 p.

Zonneveld, K.A.F., G-J.A. Brummer. 2000. (Palaeo-)ecological significance, transport and preservation of organic-walled dinoflagellate cysts in the Somali Basin, NW Arabian Sea. *Deep- Sea Research II*. 47: 2229-2256 p.

Zonneveld, K.A.F., R.P. Hoek, H. Brinkhuis y H. Willems. 2001. Geographical distribution of organic-walled dinoflagellate cysts in surficial sediments of the Benguela upwelling region and their relationship to upper ocean conditions. *Progress in Oceanography*. 48: 25-72 p.

Zonneveld, K.A.F., G. Ganssen, S. Troelstra, G.J.M. Versteegh y H. Visscher. 1997b. Mechanisms forcing abrupt fluctuations of the Indian Ocean summer monsoon during the last deglaciation. *Quaternary Science Review*. 16: 187-201 p.

Zonneveld, K.A.F., G.J.M. Versteegh y M. Kodranz-Nsiah. 2008. Preservation and organic chemistry of late Cenozoic organic-walled dinoflagellate cysts; a review. *Marine Micropaleontology*. 68: 179-197 p.

Anexos

Anexo 1. Listado de dinoquistes del Site 1039

Anexo 2. Listado de dinoquistes del Site 1000

Anexo 3. Microfotografías de dinoquistes del Site 1039

Anexo 4. Microfotografías de dinoquistes del Site 1000

Anexo 5. Datos palinológicos del Site 1039 (Archivo adjunto)

Anexo 6. Datos palinológicos del Site 1000 (Archivo adjunto)

Anexo 1. Listado de dinoquistes del Site 1039

Con asterisco (*) se indican las especies consideradas retrabajo durante el estudio palinológico de este pozo.

Achomosphaera ramulifera
Amiculosphaera umbraculum
Ataxodinium choane
Batiacasphaera edwardsiae
Batiacasphaera micropapillata
Batiacasphaera minuta
Batiacasphaera aff. *minuta* form 1
Batiacasphaera aff. *minuta* form 2
Batiacasphaera sphaerica
Batiacasphaera aff. *baculata*
Batiacasphaera sp. 1
Batiacasphaera sp. 2
 **Biconidinium longuisimun?*
 **Cassiculosphaeridia reticulata*
Cassiculosphaeridia sp. 1
Cassiculosphaeridia sp. 2
Cerebrocysta poulsenii
 **Cerebrocysta* cf. *bartonensis*
 **Dapsilidinium* sp.
 **Dissilidinium* sp.
Edwarsiella sexispinosa
Evittosphaerula paratabulata
Filisphaera filifera
Filisphaera microornata
 **Hapsocysta* cf. *peridictya*
Homotryblium tenuispinosum
Hystrichokolpoma denticulatum
Hystrichokolpoma cf. *globulus*
Hystrichokolpoma sp. A de Brinkhuis et al. 2003
Hystrichostrogylon membraniphorum
Impagidinium aculeatum
Impagidinium antecarcerum
Impagidinium dispertitum
Impagidinium japonicum
Impagidinium paradoxum
Impagidinium patulum
Impagidinium sphaericum
Impagidinium strialatum
Impagidinium velorum
 **Impagidinium verrucosum*
Impagidinium sp. 1

Impagidinium sp. 2
Impagidinium sp. 3
Impagidinium sp. 4
Impagidinium sp. 5
Impagidinium spp. (especímenes o partes sin diferenciar)
Invertocysta tabulata
Lejeunecysta cintoria
Lejeunecysta globosa
 **Lejeunecysta granosa*
Lejeunecysta hyalina
Lingulodinium hemicystum
Lingulodinium machaerophorum
Lingulodinium spp. (especímenes o partes sin diferenciar)
 **Litosphaeridium?* sp.
Lophocysta sulcolimbata
 **Mendicodinium reticulatum*
Mendicodinium cf. *spinosum*
Mendicodinium sp. A de Wrenn y Kokinos 1986
Mendicodinium sp. 1
 **Microdinium ornatum*
Nematosphaeropsis labyrinthus
Nematosphaeropsis lativittata
Nematosphaeropsis lemniscata
Nematosphaeropsis spp. (especímenes o partes sin diferenciar)
 aff. *Nematosphaeropsis*
Operculodinium centrocarpum
Operculodinium israelianum
Operculodinium janduchenei
Operculodinium piaseckii
Operculodinium vaculatum
Operculodinium cf. *giganteum*
 **Operculodinium* cf. *minutum*
Operculodinium spp. (especímenes o partes sin diferenciar)
Paleocystodinium golzowense
Paleocystodinium spp. (especímenes o partes sin diferenciar)
Pentadinium laticinctum
 **Polysphaeridium congregatum*
Polysphaeridium zoharyi
Polysphaeridium spp. (especímenes o partes sin diferenciar)
Pyxydinopsis delicata
Pyxydinopsis densipunctuata
Pyxydinopsis fairhavenensis
Pyxydinopsis reticulata
Pyxidinosopsis cf. *pastilliformis*
Pyxidinosopsis sp. 1
Pyxidinosopsis sp. 2
Selenopemphix brevispinosa
Selenopemphix nephroides
Selenopemphix cf. *quanta*

Selenopemphix sp. 2 de Head et al. 1989c
Selenopemphix spp. (especímenes o partes sin diferenciar)
Spiniferites bentori
Spiniferites bentori subsp. *truncatus*
Spiniferites membranaceus
Spiniferites mirabilis
Spiniferites paradoxus
Spiniferites ramosus
**Spiniferites ramosus* var. *granomembranaceus*
Spiniferites cf. *bulloideus*
Spiniferites cf. *hyperacanthus*
Spiniferites cf. *pseudofurcatus*
Spiniferites cf. *splendidus*
Spiniferites sp. 1
Spiniferites spp. (especímenes o partes sin diferenciar)
Tectatodinium pellitum
Thalassiphora pelagica
Trinovantedinium sp.
Tuberculodinium vancampoae
Tuberculodinium spp. (especímenes o partes sin diferenciar)
**Xiphophoridium?* sp.
**Ynezidinium brevisulcatum*

Anexo 2. Listado de dinoquistes del Site 1000

Las especies con rango biostratigráfico pre-Mioceno son indicadas con un asterisco (*). Aquellas especies consideradas retrabajo en parte del intervalo trabajado del Site 1000 son indicadas con dos asteriscos (**).

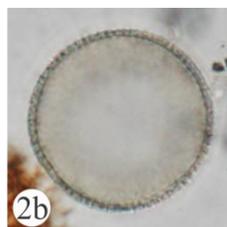
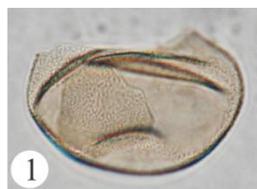
***Achomosphaera ramulifera*
Achomosphaera sp.
 ***Ataxodinium zevenboonii*
 **Atopodinium mirabile*
Batiacasphaera edwardsiae
 ***Batiacasphaera micropapillata*
 ***Batiacasphaera minuta*
Batiacasphaera aff. *minuta* form 1
 ***Batiacasphaera sphaerica*
Batiacasphaera sp. 2
 **Cassiculosphaeridia reticulata*
Cassiculosphaeridia sp. 1
 **Coronifera* sp.
 ***Dapsilidinium daveyi*
 ***Dapsilidinium pastielsii*
Dapsilidinium pseudocolligerum
 **Dinogymnium acuminatum*
Edwarsiella sexispinosa
Filisphaera? sp.
 **Florentinia* cf. *ferox*
 **Hafniasphaera criptovesiculata*
Hystrichokolpoma denticulatum
 ***Hystrichostrogylon membraniphorum*
Impagidinium aculeatum
Impagidinium paradoxum
Impagidinium patulum
Impagidinium strialatum
Impagidinium cf. *variaseptum*
Impagidinium velorum
Impagidinium sp. 1
Impagidinium sp. 6
Impagidinium spp. (especímenes o partes sin diferenciar)
Lejeunecysta cintoria
 ***Lejeunecysta globosa*
 ***Lejeunecysta hyalina*
 **Lentinia wetzelii*
Lingulodinium hemicystum
Lingulodinium machaerophorum
 ***Lingulodinium multivirgatum*
Lingulodinium spp. (especímenes o partes sin diferenciar)

Melitasphaeridium choanophorum
Nematosphaeropsis labyrinthus
Nematosphaeropsis lemniscata
Nematosphaeropsis rigida
Nematosphaeropsis sp. 1
Nematosphaeropsis spp. (especímenes o partes sin diferenciar)
Operculodinium centrocarpum
Operculodinium crassum
Operculodinium giganteum
Operculodinium israelianum
Operculodinium janduchenei
Operculodinium piaseckii
Operculodinium sp.1
**Polysphaeridium congregatum*
Polysphaeridium zoharyi
Polysphaeridium sp.1
Selenopemphix brevispinosa
Selenopemphix nephroides
Selenopemphix cf. *quanta*
**Spiniferella cornuta*
Spiniferites bulloideus
Spiniferites hyperacanthus
Spiniferites membranaceus
Spiniferites mirabilis
Spiniferites ramosus
Spiniferites splendidus
Spiniferites sp. 1
Spiniferites sp. 2
Spiniferites spp. (especímenes o partes sin diferenciar)
Suturodinium gen. nov.
***Tectatodinium pellitum*
Thalassiphora delicata
Thalassiphora sp.
Tuberculodinium vancampoae

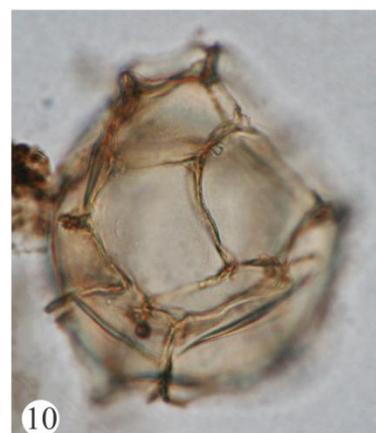
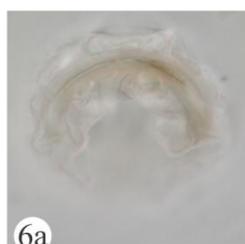
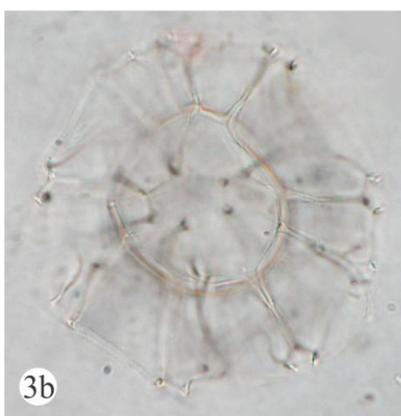
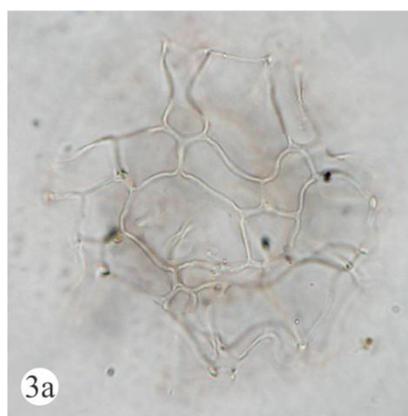
Anexo 3. Microfotografías de dinoquistes del Site 1039

Microfotografías de dinoquistes tomadas con luz trasmintida normal. Los datos son profundidad de la muestra, número de lámina y referencia England Finder.

- (1) *Batiacasphaera minuta* (Matsuoka) Matsuoka y Head 1992, muestra 420.95 m, lámina 1, V31/1; vista lateral derecha mostrando el contorno del arqueópilo apical y el opérculo dentro del quiste.
- (2) *Batiacasphaera edwardsiae* Louwye y Merterns 2008, muestra 382.38 m, lamina 1, N32; (2a) vista apical mostrando el contorno del arqueópilo y la indentación sulcal, (2b) sección óptica.
- (3) *Nematosphaeropsis labyrinthus* (Ostenfeld) Reid 1974, muestra 249.55 m, lámina 1, D32; (3a) vista dorsal de las trabeculas en foco alto, (3b) sección óptica mostrando el contorno del arqueópilo y los procesos gonales.
- (4) *Paleocystodinium golzowense* Alberti 1961, muestra 289.95 m, lámina 1, C40/2; vista dorsal mostrando el contorno del arqueópilo.
- (5) *Spiniferites ramosus* (Ehrenberg) Mantell 1854, muestra 401.95 m, lámina 1, M30/3; vista dorsal derecha mostrando el contorno del arqueópilo.
- (6) *Ataxodinium choane* Reid 1974, muestra 130.25 m, lámina 1, S30; (6a) foco bajo mostrando el contorno del arqueópilo, (6b) sección óptica.
- (7) *Polysphaeridium zoharyi* (Rossignol) Bujak et al. 1980, muestra 339.75 m, lámina 1, S40/3; vista indeterminada, foco alto.
- (8) *Amiculosphaera umbraculum* Harland 1979b, muestra 249.55 mbsf, lámina 1, M30/4; vista dorsal mostrando el proceso apical y el contorno del arqueópilo en el endoquiste.
- (9) *Selenopemphix brevispinosa* Head et al. 1989c, muestra 315.25 m, lámina 1, T35/3; sección óptica con indentación sulcal arriba.
- (10) *Impagidinium cf. victorianum* (Cookson y Eisenack) Stover y Evitt 1978, muestra 415.75 m, lámina 1, M37/1; vista lateral derecha, foco alto.
- (11) *Hystrichokolpoma denticulatum* Matsuoka 1974, muestra 339.75 m, lámina 1, Z37/1; (11a) sección óptica mostrando el proceso antapical y contorno del arqueópilo, (11b) vista dorsal izquierda, foco bajo.
- (12) *Operculodinium janduchenei* Head et al. 1989b, muestra 415.75 m, lámina 1, G29/1; vista dorsal izquierda, opérculo dentro del quiste.
- (13) *Lejeunecysta cintoria* (Bujak en Bujak et al., 1980) Lentin y Williams 1981, muestra 315.25 m, lámina 1, T30/2; vista dorsal? en foco bajo.
- (14) *Medicodinium* sp.A de Wrenn y Kokinos, 1986, muestra 254.65 m, lámina 1, N35; vista lateral izquierda en foco bajo.
- (15) *Edwarsiella sexispinosa* Versteegh y Zevenboom en Versteegh, 1995, muestra 284.77 m, lámina 1, W42/3; vista indeterminada.
- (16) *Hystrichostrogylon membraniphorum* Agelopoulos 1964, muestra 370.15 m, lámina 3, S38/3; (XXa) sección óptica lateral mostrando la alta cresta sulcal.



0 10 20 30 40 50
μm





0 10 20 30 40 50
μm



Anexo 4. Microfotografías de dinoquistes del Site 1000

Microfotografías de dinoquistes tomadas con luz trasmintida normal. Los datos son profundidad de la muestra, número de lámina y referencia England Finder.

- (1) *Selenopemphix nephroides* Benedek 1972, muestra 130.00 m, lámina 1, T39/1; vista antapical foco bajo, área sulcal arriba.
- (2) *Tuberculodinium vancampoe* (Rossignol) Wall 1967, muestra 165.00 m, lámina 1, H43; vista indeterminada foco alto.
- (3) *Dapsilidinium daveyi* (Boltenhagen) Lentin y Williams 1981, muestra 165.00 m, lámina 2, Q36/1; (3a) vista apical mostrando el contorno del arqueópilo, foco alto, (3b) sección óptica.
- (4) *Lejeunecysta hyalina* (Gerlach) Artzner y Dörhöfer 1978, muestra 210.00 m, lámina 1, J35/4; vista dorsal mostrando el contorno del arqueópilo.
- (5) *Spiniferites mirabilis* (Rossignol) Sarjeant 1970, muestra 215.00 m, lámina 1, Q28; sección óptica mostrando el proceso antapical.
- (6) *Impagidinium patulum* (Wall) Stover y Evitt 1978, muestra 175.00 m, lámina 1, T35; vista dorsal mostrando el arqueópilo reducido.
- (7) *Operculodinium centrocarpum* (Deflandre y Cookson) Wall 1967, muestra 200.00 m, lámina 2, Y32/1; vista lateral izquierda, procesos cortos.
- (8) *Atopodinium mirabile* (Below) Masure 1991, muestra 200.00 m, lámina 2, D37/3; (8a) foco alto mostrando el contorno del arqueópilo, (8b) sección óptica mostrando los procesos huecos cubiertos por un exoquiste.
- (9) *Selenopemphix quanta* (Bradford) Matsuoka 1985a, muestra 210.00 m, lámina 1, W41/3; sección óptica vista indeterminada.

