

FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS RECIENTES EN LAS AGUAS PROFUNDAS DE LA CUENCA DE PANAMÁ: ECOLOGÍA Y SU POSIBLE RELACIÓN CON LAS CORRIENTES DE FONDO

Germán David Patarroyo-Camargo y José Ignacio Martínez-Rodríguez

Universidad Eafit, Departamento de Geología, Medellín, Colombia. gpatarro@eafit.edu.co, jimartin@eafit.edu.co

RESUMEN

Se examina aquí la relación entre los foraminíferos bentónicos recientes y las corrientes de fondo en aguas profundas de la cuenca de Panamá (Pacífico colombiano), al igual que se discuten los principales controles ecológicos que determinan su distribución. El estudio de los foraminíferos bentónicos en 24 muestras superficiales (*core-top*) y su integración con información previa muestra que en zonas de surgencia o con alto aporte de material terrígeno, las asociaciones están dominadas por formas infaunales detritívoras como *Uvigerina*, *Bolivina*, *Globobulimina* y *Chilostomella*, y taxa indicadoras de alta productividad como *Uvigerina peregrina* Cushman y *Epistominella* spp. En contraste, sobre los flancos de las dorsales de Cocos y Carnegie, las asociaciones presentan una mayor proporción de formas epifaunales suspensívoras como *Cibicidoides*, *Laticarinina* y *Hoeglundina*, que evidencian condiciones de menor productividad superficial y mayor oxigenación en los sedimentos. Las asociaciones infaunales están dominadas por *Siphouvigerina proboscidea* (Schwager). Por otro lado, las asociaciones presentes en la cuenca contienen especies indicadoras de la intensidad de las corrientes de fondo. De tales especies, *Cibicides wuellerstorfi* (Schwager) ofrece las mejores perspectivas como indicador (*proxy*) en la reconstrucción de corrientes de fondo intensas en sedimentos en las dorsales de Carnegie y Cocos para el Holoceno.

PALABRAS CLAVES: Corrientes de fondo, cuenca de Panamá, ecología, foraminíferos bentónicos recientes.

ABSTRACT

Deep sea benthic foraminifera of the Panama basin: ecology and their possible relation with deep sea currents. The relationship between recent benthic foraminifera and bottom currents in the Panama basin (Colombian Pacific) is examined, and the main ecological variables which control the distribution of benthic foraminifera are discussed. The benthic foraminiferal study of 24 core top samples and the integration with previous reports, support the view that in upwelling areas or under high terrigenous influx, the assemblages are dominated by infaunal forms such as *Uvigerina*, *Bolivina*, *Globobulimina*, and *Chilostomella*, beside common forms such as *Uvigerina peregrina* Cushman and *Epistominella* spp., which are indicative of high productivity. In contrast, epifaunal forms such as *Cibicidoides*, *Laticarinina*, and *Hoeglundina* are more common on the flanks of the Cocos and Carnegie

Ridges indicating a lower surface productivity and a larger content of dissolved oxygen on the sea floor. Infaunal foraminifera are dominated by *Siphonogobosmina proboscidea* (Schwager). In addition, several proxy taxa of the intensity of deep sea currents were detected in the analyzed assemblages. From these taxa, *Cibicides wuellerstorfi* (Schwager) has the best proxy potential for the reconstruction of intense bottom currents in sediments from the Cocos and Carnegie Ridges for the Holocene.

KEYWORDS: Deep sea bottom currents, Panama basin, ecology, recent benthic foraminifera.

INTRODUCCIÓN

Los foraminíferos bentónicos (Rhizaria: Foraminifera; Adl *et al.*, 2005) son protistas altamente exitosos y diversos con amplia distribución en los océanos (e.g. Sen Gupta, 1999), dominando la composición de las comunidades meiobentónicas y macrobentónicas (e.g. Thiel, 1983; Gooday *et al.*, 1992; Gooday, 1994, 2003). Las asociaciones vivas de foraminíferos bentónicos de aguas profundas presentan un contenido alto de formas aglutinadas delicadas, con un potencial de preservación muy bajo, por lo que la mayoría de estudios están concentrados en las formas calcáreas y aglutinadas robustas (e.g. Murray, 1991, 2006; Sen Gupta, 1999; Smart, 2002). Por su alto potencial de preservación en el registro fósil, su estudio junto con el análisis de su composición geoquímica y/o isotópica ha contribuido de una forma importante al entendimiento de las condiciones paleoceanográficas y paleoclimáticas del Mesozoico-Cenozoico (e.g. Murray, 1991, 2006; Loubere, 1994, 1998; Sen Gupta, 1999; Herguera, 2000). Sin embargo, previo al uso de los indicadores geoquímicos medidos en los foraminíferos (e.g. Mg/Ca, $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$), se requiere de un apropiado conocimiento de la ecología de los mismos (e.g. Jorissen *et al.*, 2007).

La cuenca de Panamá por su posición geográfica privilegiada es el lugar de interacción de procesos climáticos y oceanográficos de relevancia global en el clima actual y del pasado reciente (e.g. Martínez, 2009). Varios trabajos, utilizando indicadores de origen biológico, interpretan las condiciones paleoceanográficas de la cuenca para el intervalo Plioceno-Holoceno (e.g. Golik, 1968; Betancur y Martínez, 2001; Koutavas *et al.*, 2002; Loubere, 2002; Martínez *et al.*, 2003, 2006; Benway *et al.*, 2006; González *et al.*, 2006; Pahnke *et al.*, 2007; Ovsepyan e Ivanova, 2009; Kusch *et al.*, 2010). No obstante, la interpretación precisa de las variaciones paleoceanográficas de la cuenca de Panamá a lo largo del Holoceno puede verse sesgada por fenómenos de lavado (*winnowing*) y reacumulación (*focussing*) de los sedimentos debido principalmente a la dinámica de las corrientes de fondo (e.g. Lyle *et al.*, 2005, 2007).

Con el fin de contribuir al entendimiento de cómo los indicadores biológicos y geoquímicos reflejan la paleoceanografía del océano Pacífico oriental,

se considera que es importante explorar de forma integrada los componentes biológicos y físicos presentes en los sedimentos de aguas profundas de la cuenca de Panamá. Por tanto, el objetivo de este trabajo es ilustrar para la cuenca de Panamá el estado del conocimiento de: 1) la dinámica de las corrientes de fondo, 2) la composición de las asociaciones de foraminíferos bentónicos de aguas profundas y 3) el uso potencial de las asociaciones de foraminíferos como indicadores de corrientes de fondo.

ÁREA DE ESTUDIO

La cuenca de Panamá, localizada en el extremo norte de la zona ecuatorial está limitada por las dorsales de Cocos y Carnegie y es surcada por las dorsales de Coiba y Malpelo, las cuales se levantan en la parte central dividiendo la cuenca en una oriental más profunda y una occidental más somera (Moore *et al.*, 1973; Figura 1). Las dorsales de Cocos y Carnegie que se levantan 1000 m por encima del piso oceánico aíslan la cuenca de las aguas antárticas de fondo. Las corrientes profundas transportan el agua Antártica Intermedia (AAIW por sus siglas en inglés), masa de agua que alcanza los 1500 m de profundidad, y el agua Circumpolar Inferior (LCDW por sus siglas en inglés), masa de agua que circula hasta las partes más profundas de la cuenca (>3000 m; Figura 2). Estas masas de agua presentan propiedades físicas similares (34.6; 2-3 °C; 75-100 $\mu\text{mol kg}^{-1}$; 27.5 kg m^{-3}), excepto donde procesos geotérmicos activos en la dorsal de Carnegie incrementan ligeramente la temperatura de las corrientes de fondo (Laird, 1971; Lonsdale, 1976; Tsuchiya y Talley, 1998; Fiedler y Talley, 2006). La AAIW y la LCDW son transportadas a través de la Fosa del Ecuador y alcanzan la parte occidental de la cuenca a través de la depresión sur de la dorsal de Malpelo, o a través de las dorsales de Malpelo y Coiba. Posteriormente el agua profunda de la cuenca sale por la parte media de la dorsal de Carnegie y migra hacia el occidente del océano Pacífico (Laird, 1971; Moore *et al.*, 1973; Lonsdale, 1977; Figura 1).

A partir de estudios de perfilado sísmico y con sumergibles se estima una velocidad promedio de 2-5 cm/s para las corrientes de fondo (Laird, 1971; Lonsdale, 1976; Honjo *et al.*, 1982; Fisher, 1984). Sin embargo, en algunos puntos de las dorsales de Carnegie y Malpelo se registran velocidades de hasta 20-30 cm/s a pocos metros del lecho marino (Lonsdale y Fornari, 1980).

En la cuenca de Panamá, la lisoclina, zona a partir de la cual se incrementa la disolución de los carbonatos, ocurre a ~2800 m (Swift y Wenkham, 1978; Thunell *et al.*, 1981). Por tanto en zonas como la dorsal de Malpelo la erosión se presenta donde

la disolución de los carbonatos es magnificada por las corrientes de fondo (Lonsdale y Fornari, 1980). Más aún, la erosión en la dorsal de Malpelo como estructura aislada dentro de la cuenca de Panamá, no está asociada a las corrientes de aguas intermedias como si sucede en los márgenes de las dorsales de Cocos y Carnegie (e.g. Lonsdale y Malfait, 1974). Sobre estas últimas, han sido documentados campos de dunas a partir de estudios batimétricos detallados (Lonsdale y Malfait, 1974; Heezen y Rawson, 1977; Swift, 1977).

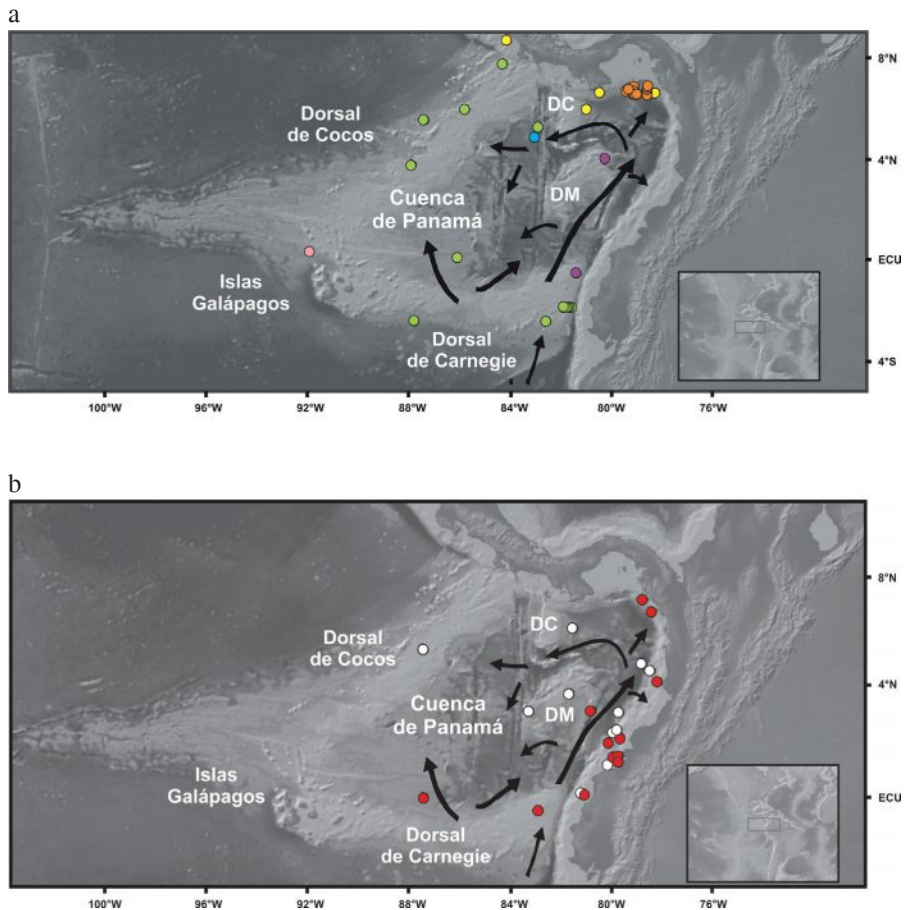


Figura 1. Corrientes de fondo de la cuenca de Panamá (Lonsdale y Malfait, 1974) y localización de muestras de *core-top* (DM: Dorsal de Malpelo; DC: Dorsal de Coiba). a. Trabajos previos: Bandy y Arnal (1957), amarillo; Bandy y Rodolfo (1964), morado; Golik y Phleger (1977), naranja; Gualancañay (1986), rosado; Kaminski *et al.* (1988), azul; Betancur y Martínez (2003), verde. b. Este trabajo. En rojo se ilustran las muestras con buen recobro de foraminíferos. En blanco se ilustran las muestras con bajo recobro de foraminíferos. Mapa elaborado con el programa Geomapapp.

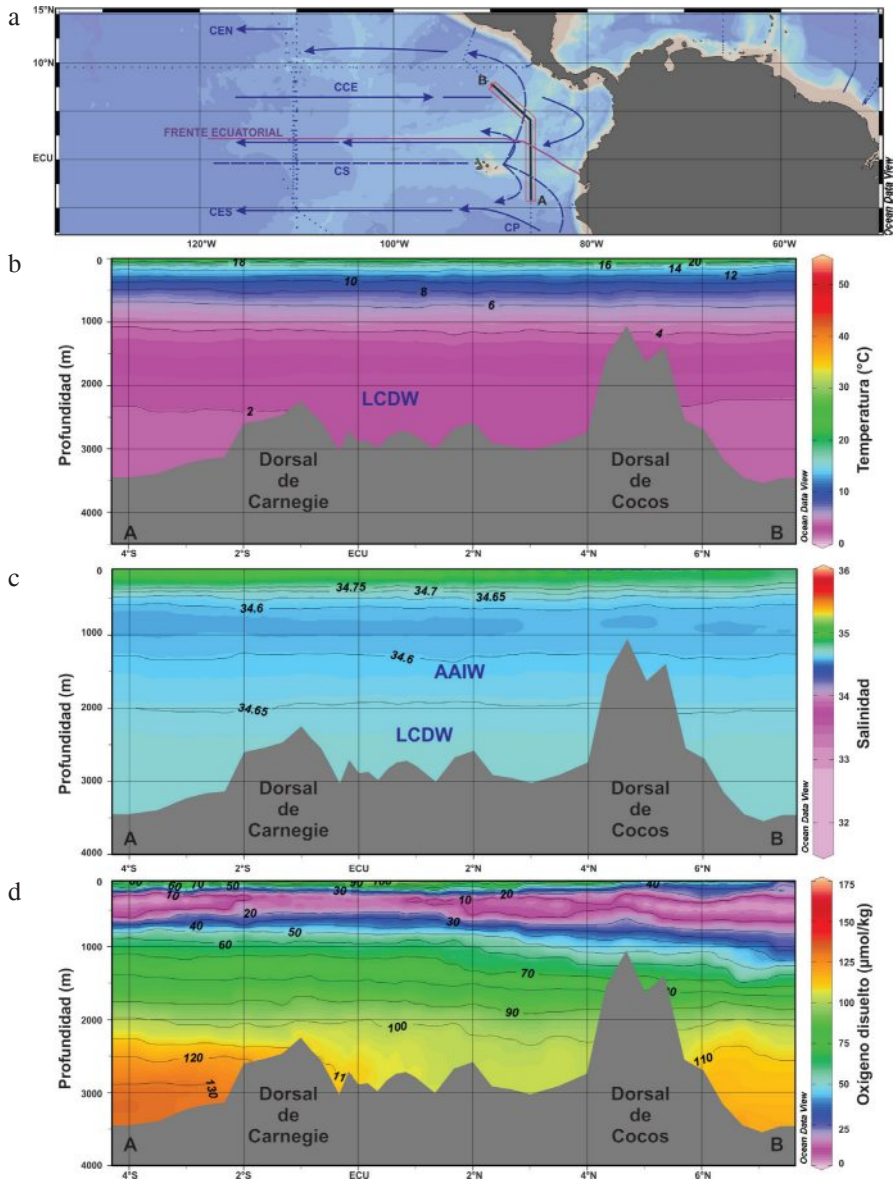


Figura 2. Variables ambientales de la cuenca de Panamá (0-4000 m), a lo largo del perfil latitudinal 4°S-8°N (A-B). a. Corrientes superficiales: Corriente Ecuatorial del Norte (CEN), Corriente Ecuatorial del Sur (CES), Contracorriente Ecuatorial (CCE), Corriente Subsuperficial (CS), y Corriente de Perú (CP). Los puntos azules representan sitios de muestreo compilados por el World Ocean Atlas 2009 (<http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NODC/.WOA09/>). b. Valores promedio de la temperatura del agua en la transecta A-B. Masas de agua: Antártica Intermedia (AAIW) y Circumpolar Inferior (LCDW). c. Valores promedio de la salinidad del agua en la transecta A-B. d. Valores promedio del contenido de oxígeno disuelto en el agua para la transecta A-B. Gráficos por medio del programa Ocean Data View.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron 24 muestras superficiales (*core-top*, 0-1 cm) recolectadas durante los cruceros KNR 176-2 (<http://dlacruisedata.whoi.edu/KN/KN176L02/index.php>), Amadeus (Collot *et al.*, 2002), VEMA 19-21-28 y ME0005A (<http://www.ngdc.noaa.gov>) en la cuenca de Panamá. De las 24 muestras analizadas, seis provinieron de la zona batial media superior (500-1500 m), cuatro de la zona batial media inferior (1500-2000 m) y 14 de la zona batial inferior (2000-4000 m; Figura 3, Tabla 1). Las muestras (~5 g) se lavaron con agua, se tamizaron a través de mallas de 63 y 150 μm y se secaron a temperatura ambiente. De las fracciones >150 μm y 63-150 μm , se extrajeron entre 100-300 foraminíferos bentónicos por muestra para conteo e identificación. Once muestras con recobros inferiores a los 100 especímenes no fueron tenidas en cuenta siguiendo los criterios de Fatela y Taborda (2002).

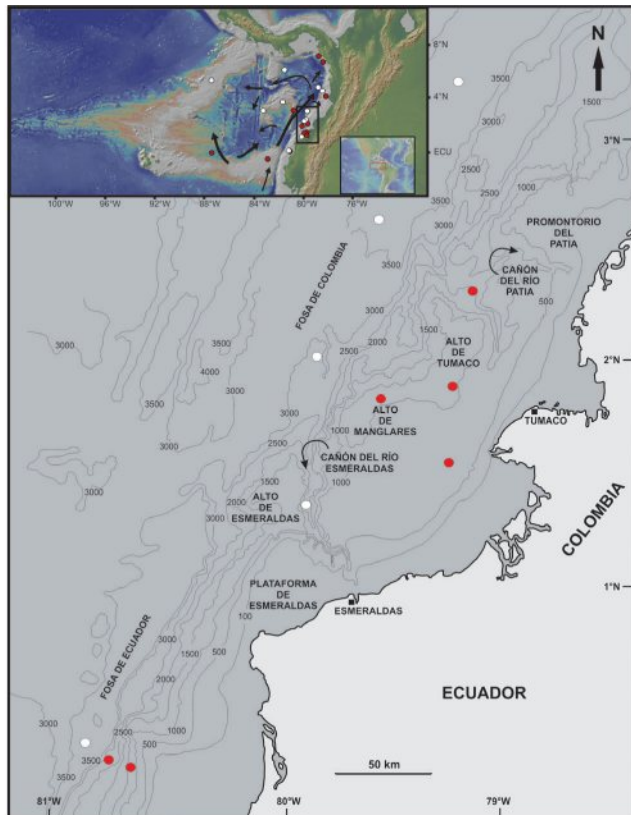


Figura 3. Localización de muestras de *core-top* del margen suroriental de la cuenca de Panamá (Collot *et al.*, 2002). En rojo se ilustran las muestras con buen recobro de foraminíferos. En blanco se ilustran las muestras con bajo recobro de foraminíferos. Se indican los principales rasgos geomorfológicos del fondo marino entre las poblaciones de Esmeraldas (Ecuador) y Tumaco (Colombia).

Tabla 1. Localización de las muestras estudiadas: con buen recobro (gris oscuro) y con mal recobro (gris claro). Regiones de acuerdo con Betancur y Martínez (2003).

Muestra	Latitud	Longitud	Profundidad (m)	Región
H130	9.15	-84.15	1246	Norte
TR163-2	8.24	-84.3	1620	Norte
MC-21B	7.51	-77.7	1065	Norte
MC-4	7.27	-78.24	2121	Norte
H143	7.1	-80.47	1025	Norte
H37	7.1	-78.3	1400	Norte
JPC-9	6.82	-77.9	2888	Norte
TR163-11	6.45	-85.8	1950	Norte
H141	6.45	-81	1912	Norte
VM28-130	6.23	-80.8	2690	Norte
TR163-13	6.03	-87.4	2450	Norte
ODP84	5.75	-82.9	3096	Norte
VM28-140	5.45	-86.3	1655	Norte
VM19-23	4.93	-78.27	3819	Media
JPC-32	4.67	-77.96	2195	Media
BR25-26	4.51	-80.27	2489	Media
TR163-15	4.27	-87.9	1770	Media
VM21-214	3.83	-80.93	2246	Media
VM19-24	3.2	-80.13	1712	Media
VM21-213	3.18	-82.41	1966	Media
KAMA-5	3.15	-79.11	3700	Media
KAMA-4	2.5	-79.2	3669	Media
KAMA-9	2.39	-79.32	3550	Media
KAMA-8	2.2	-79.07	1355	Media
KAMA-21	2.02	-79.49	2954	Media
KAMA-13	1.54	-79.12	714	Sur
KAMA-12	1.5	-79.31	815	Sur
KAMA-14	1.33	-79.13	784	Sur
KAMA-24	1.22	-79.52	1623	Sur
ODP506B	0.61	-86.1	2711	Sur
KAMA-3	0.19	-80.5	3797	Sur
KAMA-1	0.16	-80.43	3046	Sur
KAMA-2	0.13	-80.39	1315	Sur
ME0005A-24JC	0.01	-86.28	2941	Sur
BR30-31	0	-81.4	1180	Sur
VM19-27	-0.46	-82.07	1373	Sur
TR163-34	-1.31	-81.9	1360	Sur
TR163-38	-1.34	-81.6	2200	Sur
TR163-35	-1.35	-81.9	1415	Sur
TR163-37	-1.35	-81.7	2005	Sur
TR163-36	-1.36	-81.8	1780	Sur
TR163-26	-1.89	-87.8	3000	Sur
TR163-33	-1.91	-82.6	2230	Sur

Loeblich y Tappan (1964), Revets (1996) y Holbourn y Henderson (2002) fueron empleados en la clasificación genérica, junto con trabajos previos en la cuenca de Panamá (Bandy y Arnal, 1957; Bandy y Rodolfo, 1964; Golik y Phleger, 1977; Gualancañay, 1986; Betancur y Martínez, 2003). Se estandarizó toda la información taxonómica evitando casos de sinonimia (e.g. *Cibicides wuellerstorfi* = *Planulina wuellerstorfi* = *Fontbotia wuellerstorfi*).

RESULTADOS

Composición de las asociaciones de foraminíferos bentónicos de la cuenca de Panamá

Zoogeográficamente, los foraminíferos bentónicos de la margen continental de la cuenca de Panamá hacen parte de la provincia Panameña (Boltovskoy y Wright, 1976; Crouch y Poag, 1987). Provincia que se caracteriza por especies de aguas cálidas junto con otras alóctonas de aguas frías aportadas por la corriente de Humboldt (Boltovskoy y Wright, 1976; Murray, 1991; Pascual y Pujos, 2001).

Los foraminíferos bentónicos de aguas profundas de la cuenca de Panamá han sido estudiados con respecto a: 1) su composición y ecología (Bandy y Arnal, 1957; Bandy y Rodolfo, 1964; Golik y Phleger, 1977; Gualancañay, 1986; Kaminski *et al.*, 1988; Betancur y Martínez, 2003) y 2) el registro y composición de sus asociaciones para los últimos 40000 años (Golik, 1968; Betancur y Martínez, 2001; Pascual y Pujos, 2001; Ovsepyan e Ivanova, 2009). Las bases de datos usadas en estos estudios han sido motivo de constante actualización. Por tanto en el presente trabajo se incorporan nuevos datos permitiendo así comparar, por ejemplo, el tipo de conchilla de los foraminíferos bentónicos de aguas profundas de la cuenca de Panamá (Figura 4a) en relación con las asociaciones de foraminíferos de aguas profundas en el mundo (e.g. Gooday, 1994; Smart, 2002; Murray, 2006; Jorissen *et al.*, 2007). Las conchillas hialinas son predominantes, sucedidas por las aglutinadas que se presentan en proporción variable y las conchillas porcelanáceas que se presentan en proporción muy baja. El análisis de las nuevas muestras ilustra la misma tendencia en 11 de ellas (Figura 4b). Las muestras analizadas que no siguen esta tendencia corresponden a: 1) asociaciones posiblemente influenciadas por la cercanía del talud continental (muestra MC-4) y los cañones de los ríos Patía y Esmeraldas (muestras KAMA-4, 5) y 2) asociaciones mixtas entre aglutinadas y hialinas posiblemente asociadas a su posición distal con respecto al cañón del río Esmeraldas (muestras KAMA-9, 21; Figura 3).

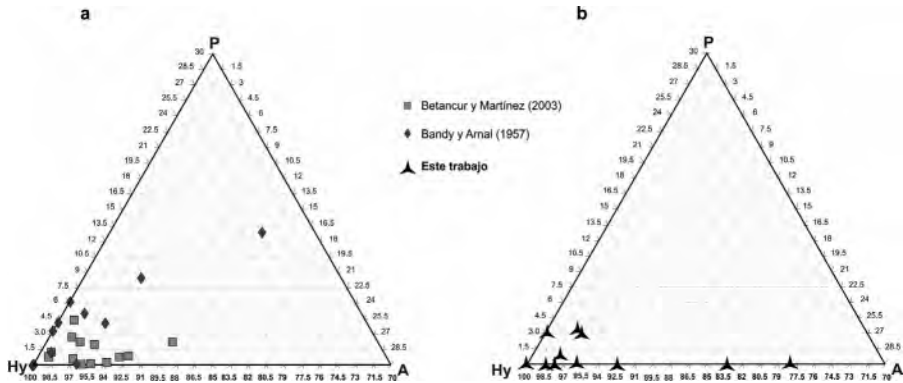


Figura 4. Contenido porcentual de acuerdo con el tipo de conchilla de los foraminíferos bentónicos de aguas profundas de la cuenca de Panamá: hialinas (Hy), porcelanáceas (P) y aglutinadas (A). a. Las muestras de Bandy y Arnal (1957) están dominadas por formas hialinas. Nótese la variabilidad de la asociación registrada por Betancur y Martínez (2003). b. Composición general de las muestras analizadas en este trabajo. Las muestras no incluidas corresponden a asociaciones fuera de la composición.

Por otra parte, la distribución de las formas bentónicas infaunales/epifaunales reflejan condiciones heterogéneas de productividad superficial y de cantidad de oxígeno en los sedimentos del fondo de la cuenca (Figura 5). Las formas infaunales tienden a ser dominantes (>60%) en los taludes continentales de Ecuador, Perú y Panamá, regiones que reciben grandes aportes de material terrígeno y están sometidas a surgencia estacional (e.g. Martínez, 2002). La materia orgánica (MO) abundante agota el oxígeno disuelto presente en la interface agua-sedimento, resultando así en condiciones no aptas para las formas epifaunales suspensívoras (Jorissen *et al.*, 1995). A medida que la influencia del material terrígeno disminuye por la distancia (~300 km; Singh *et al.*, 2011), la disponibilidad de MO disminuye mientras que el oxígeno disuelto aumenta. La Figura 5 ilustra cómo lejos del talud continental de Suramérica, la proporción de foraminíferos infaunales suspensívoros disminuye al tiempo que la oxigenación de los sedimentos es mayor. Esta observación es soportada por el espesor de la capa oxidada en la cuenca de Panamá, la cual no supera los 2 cm en buena parte del margen continental, por ejemplo en los núcleos MC-4 y MC-21B, y lejos del continente llega a 20 cm de espesor (Lyle, 1992). Estadísticamente, sin embargo, la correlación del espesor de la capa oxidada y la proporción de las formas infaunales es muy baja ($r^2 = 0.046$ con una confiabilidad del 95%). Esta aparente contradicción obedecería a: 1) la baja resolución de muestreo para el interior de la cuenca y 2) las características oceanográficas y geológicas particulares presentes en cada sitio.

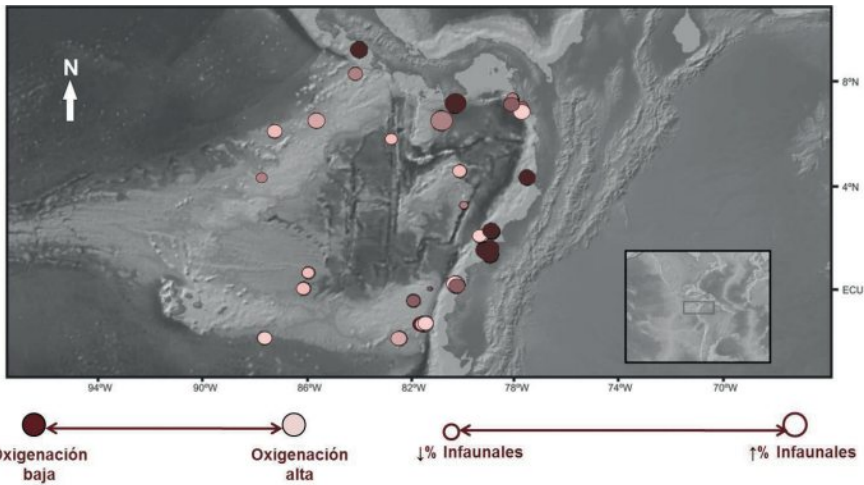


Figura 5. Relación entre los foraminíferos bentónicos infaunales y epifaunales para la cuenca de Panamá. Los puntos con mayor diámetro representan proporciones dominantes de las formas infaunales, mientras que las tonalidades oscuras representan contenidos bajos de oxígeno disuelto en el sedimento (datos del World Ocean Atlas 2009 en <http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NODC/.WOA09/>).

Con base en el contenido porcentual de las formas epifaunales e infaunales, Betancur y Martínez (2001, 2003; Tabla 2) definieron las regiones: 1) eutrófica norte ($\sim 9^\circ$ y 5°N), 2) mesotrófica media ($\sim 5^\circ$ y 2°N) y 3) eutrófica sur ($\sim 2^\circ\text{N}$ y 2°S). Como se evidencia en la presente contribución, esta categorización es muy general ya que la distribución y composición de las asociaciones de foraminíferos bentónicos es tan compleja como las condiciones oceanográficas de la cuenca.

Región norte de la cuenca de Panamá

La región septentrional de la cuenca está sometida a surgencia estacional, proceso manifiesto particularmente en el domo de Costa Rica y el golfo de Panamá (e.g. Smayda, 1963; Fiedler y Talley, 2006), por lo que las asociaciones de foraminíferos bentónicos presentes difieren con respecto a otras partes de la región. Bajo las zonas de surgencia, la información integrada de la cuenca muestra una alta diversidad y predominio de los géneros infaunales detritívoros como *Uvigerina*, *Globobulimina*, *Trifarina* y *Bolivina* sobre los epifaunales suspensívoros como *Oridorsalis* y *Cibicidoides*. Igualmente, foraminíferos asociados a condiciones de alta productividad y baja oxigenación en los sedimentos de fondo como *Uvigerina peregrina* Cushman, 1923, *Siphouvigerina hispida* (Schwager, 1866) y el género *Epistominella* son particularmente abundantes (e.g. Lutze y Coulbourn, 1984; Fontanier *et al.*, 2002; Ovsepyan e

Tabla 2. Especies representativas de foraminíferos bentónicos de aguas profundas de la cuenca de Panamá. * Los autores identificaron asociaciones vivas y muertas.

Bandy y Arnal (1957)	Bandy y Rodolfo (1964)*	Golik y Phleger (1977)*	Gualancañay (1986)	Kaminski <i>et al.</i> (1988)*	Betancur y Martínez (2003)	Este trabajo
SECTOR NORTE						
<p>4 muestras (1025-1911 m)</p> <p><i>Bolivina humilis</i> <i>Bulimina clava</i> <i>Cassidulina delicata</i> <i>Uvigerina excellens</i> <i>U. peregrina</i> <i>S. proboscidea</i> <i>U. senticosa</i></p>	<p>18 muestras (800-3278 m)</p> <p><i>Bolivina minuta</i> <i>Cassidulina delicata</i> <i>Epistominella sandiegoensis</i> <i>E. smithi</i> <i>Ioanella tumidula</i> <i>Uvigerina auferiana</i> <i>U. excellens</i> <i>Eggerella bradyi</i> <i>Lagenammmina difflugiformis</i> <i>Hormosinella gulfifera</i> <i>Reophax hispidaulus</i> <i>Trochammmina globigeriniformis</i></p>	<p>1 muestra (3912 m)</p> <p><i>Dendrophrya arborexscens</i> <i>Hormosinella ovicula</i> <i>Reophax dentaliniformis</i> <i>Trochammmina globigeriniformis</i></p>	<p>4 muestras (1620-3096 m)</p> <p><i>Bulimina trancana</i> <i>Cibicides mundulus</i> <i>C. robertsonianus</i> <i>Cibicides wuellerstorfi</i> <i>Globocassidulina subglobosa</i> <i>Hoeglundina elegans</i> <i>Laticarmina pauperata</i> <i>Melonis affinis</i> <i>Oridorsalis umbonatus</i> <i>Siphonogirina hispida</i> <i>S. proboscidea</i> <i>Uvigerina hispido-costata</i> <i>U. mantuanensis</i></p>	<p>5 muestras (1065-2888 m)</p> <p><i>Siphonogirina hispida</i> <i>S. proboscidea</i> <i>Uvigerina hispido-costata</i> <i>U. mantuanensis</i> <i>Bolivina seminuda</i> <i>B. humilis</i> <i>Brizalina argentea</i> <i>Cibicides mundulus</i> <i>Epistominella exigua</i> <i>E. smithi</i> <i>Trijarina bradyi</i> <i>Hoeglundina elegans</i> <i>Oridorsalis umbonatus</i> <i>Hormosinella ovicula</i></p>		
SECTOR MEDIO						
<p>1 muestra (2489 m)</p> <p><i>Praebulimina pupoides</i> <i>Laticarmina pauperata</i> <i>Melonis pompilioides</i> <i>Uvigerina senticosa</i> <i>Hormosinella ovicula</i> <i>Cribostomoides subglobosum</i> <i>Melonioides wisneri</i> <i>Annodiscus tenuis</i> <i>Cyclammima pusilla</i> <i>Martinottiella communis</i> <i>Hormosina pilulifera</i></p>				<p>1 muestra (1770 m)</p> <p><i>Cibicides wuellerstorfi</i> <i>Hoeglundina elegans</i> <i>Oridorsalis umbonatus</i> <i>Pyrgo marlyna</i> <i>Sphaeroidina bulloides</i></p>	<p>10 muestras (1335-3819 m)</p> <p><i>Siphonogirina hispida</i> <i>S. proboscidea</i> <i>U. hispido-costata</i> <i>Hormosinella ovicula</i> <i>Bolivina seminuda</i> <i>B. humilis</i> <i>Brizalina argentea</i> <i>Laticarmina pauperata</i> <i>Cibicides wuellerstorfi</i></p>	

Continuación de Tabla 2.

Bandy y Arnal (1957)	Bandy y Rodolfo (1964)*	Golik y Phleger (1977)*	Gualancañay (1986)	Kaminski <i>et al.</i> (1988)*	Betancur y Martínez (2003)	Este trabajo
	<p>1 muestra (1180 m)</p> <p><i>Annodiscus incertus</i> <i>A. tenuis</i></p> <p><i>Cyclammina cancellata</i> <i>Hormosinella globulifera</i> <i>Marrinatella communis</i> <i>Rhabdammina abyssorum</i> <i>Rhizammina algaeformis</i></p>					
			<p>10 muestras (2416-3075 m)</p> <p><i>Eubidimella exilis</i> <i>Globocassidulina subglobulosa</i> <i>Gyrodina soldanii</i> <i>Laticarinina pauperata</i> <i>Oridorsalis umbonatus</i> <i>Uvigerina auberiana</i></p>			
				<p>8 muestras (1360-3461 m)</p> <p><i>Cassidulina carinata</i> <i>Cibicides bradyi</i> <i>C. mundulus</i> <i>C. robertsonianus</i> <i>Cibicides wuellerstorfi</i> <i>Gyrodina laevigata</i> <i>Hoeglundina elegans</i> <i>Laticarinina pauperata</i> <i>Melonis affinis</i> <i>Pullenia bulloides</i> <i>Sphaeroidina bulloides</i> <i>Siphonogemma hispida</i> <i>S. proboscidea</i> <i>Uvigerina mantaensis</i> <i>U. vadesiens</i></p>		
						<p>9 muestras (714-3797 m)</p> <p><i>Chilostomella oolina</i> <i>Globobulimina pacifica</i> <i>Siphonogemma hispida</i> <i>S. proboscidea</i> <i>U. hispidocostata</i> <i>U. mantaensis</i> <i>Bolivina seminuda</i> <i>B. humilis</i> <i>Brizalina argentea</i> <i>Cassidulina carinata</i> <i>Cibicides mundulus</i> <i>Cibicides wuellerstorfi</i> <i>Hoeglundina elegans</i> <i>Oridorsalis umbonatus</i></p>

SECTOR SUR

Ivanova, 2009). Dicha observación es soportada por el predominio de las formas infaunales detritívoras en las asociaciones como un reflejo de condiciones de oxigenación baja en los sedimentos y una concentración alta de flujo de MO proveniente de la superficie vía surgencia y/o aporte de material terrígeno, i.e. el modelo TROX (Trophic and Oxygen; e.g. Jorissen *et al.*, 1995). Las asociaciones de foraminíferos bentónicos halladas en el nuevo material (Tabla 2), corresponderían a las faunas batial superior e intermedia de Bandy y Arnal (1957) o a la de talud medio de Golik y Phleger (1977). De particular relevancia es el último trabajo, ya que: 1) describe asociaciones vivas (tinción con Rosa de Bengala) de foraminíferos de aguas profundas en 125 muestras y 2) integra información oceanográfica (e.g. salinidad, oxigenación) para el momento del muestreo. Por tal razón, las conclusiones planteadas respecto a las condiciones de oxigenación y productividad, al menos para el golfo de Panamá, tienen un soporte biológico.

En contraste, las asociaciones de foraminíferos bentónicos lejanas a las zonas de surgencia, como las dorsales de Cocos y Coiba, presentan composiciones diferentes (Figura 5). Hay allí una disminución en la proporción de las formas infaunales detritívoras a expensas de géneros epifaunales suspensívoros como *Laticarinina*, *Cibicidoides* y *Hoeglundina*. De aquí que, de acuerdo con el modelo TROX, los sedimentos de fondo presentarían condiciones de mejor oxigenación y menor productividad, lo cual es concordante con la distribución infaunal/epifaunal representada en la Figura 5. En conclusión, la denominación de “región eutrófica norte” de Betancur y Martínez (2003) no sería apropiada para los sectores que no están influenciados por surgencia.

Finalmente, la composición de las formas bentónicas aglutinadas en esta región es heterogénea dependiendo del punto de muestreo. Por ejemplo, la muestra MC-4 (Tablas 2 y 3) presenta una mayor cantidad de formas aglutinadas finas como *Reophax* y *Rhabdammina* si se compara con los registros de Bandy y Arnal (1957), Golik y Phleger (1977) y Betancur y Martínez (2003) para el golfo de Panamá. El único trabajo que registra predominancia de las formas aglutinadas es el de Kaminski *et al.* (1988), el cual está basado en una estación de *mudbox* en la parte suroriental de la dorsal de Coiba (5.20°N, 81.6°W; 3912 m). Kaminski *et al.* (1988) concluyen que la baja proporción de formas aglutinantes en la cuenca de Panamá obedecería al bajo potencial de preservación que tienen estas una vez se descomponen. A pesar de esto, la relación entre las formas aglutinadas epifaunales e infaunales registradas en la muestra MC-4 y el punto de muestreo de Kaminski *et al.* (1988) registran condiciones de buena oxigenación en los sedimentos.

Tabla 3. Listado de foraminíferos indicadores de corrientes de fondo y registrados en la cuenca de Panamá. 1: Bandy y Arnal (1957), 2: Bandy y Rodolfo (1964), 3: Golik y Phleger (1977), 4: Kaminski (1985), 5: Gualancañay (1986), 6: Betancur y Martínez (2003).

Indicadores de alta energía (Kaminski, 1985; Schönfeld, 1997, 2002a)	1	2	3	4	5	6	Este trabajo
<i>Lobatula lobatula</i>					x		
<i>Cibicides refulgens</i>							
<i>Cibicides wuellerstorfi</i>						x	x
<i>Lepidodeuterammina ochracea</i>							
<i>Tritaxis squamata</i>							
<i>Discanomalina semipunctata</i>							
<i>Cibicidoides</i> spp.						x	x
<i>Trifarina angulosa</i>							
<i>Trifarina fornasinii</i>							
<i>Pyrgoella sphaera</i>		x					
<i>Ammodiscus tenuis</i>		x				x	
<i>Textularia pseudogrammem</i>							
<i>Saccamina</i> sp.	x			x			x
<i>Ammobaculites americanus</i>		x					x
<i>Reophax bilocularis</i>							
<i>Reophax</i> aff. <i>dentalinaformis</i>		x		x			
Indicadores de baja energía (Kaminski, 1985; Schönfeld, 1997, 2002a)							
<i>Saccamina sphaerica</i>							
<i>Hanzawaia concentrica</i>							
<i>Rossalina anomala</i>							
<i>Tritaxis fusca</i>							
<i>Trochammina globigeriniformis</i>			x	x		x	x
<i>Cribostomoides effreysi</i>							
<i>Ammobaculites agglutinans</i>		x		x			
<i>Reophax bacillaris</i>							
<i>Rhabdammina</i> sp.							x
<i>Dendrophrya arborescens</i>				x			

Región media de la cuenca de Panamá

A diferencia de la región norte, la información sobre la composición de foraminíferos bentónicos está restringida a registros puntuales en el flanco occidental de la dorsal de Cocos y en la parte central de la cuenca (Bandy y Rodolfo, 1964; Betancur y Martínez, 2003). Tres muestras estudiadas en este trabajo fueron recolectadas sobre el talud continental y la zona abisal donde los aportes de material terrígeno de los ríos San Juan (muestra JPC-32) y Patía (muestras KAMA-4, 5) son significativos. Las muestras restantes provienen del flanco nororiental de la dorsal de Malpelo (Figuras 1 y 5).

En general las asociaciones registradas en los trabajos previos de Bandy y Rodolfo (1964) y Betancur y Martínez (2003), junto con la información de este trabajo, muestran una composición variable en la relación entre las formas epifaunales suspensívoras e infaunales detritívoras (Figura 5; Tabla 2), lo que sería producto de: 1) un sesgo en la información por la escasez de muestras en esta región y 2) las distintas distribuciones espaciales de las muestras en la cuenca (Figuras 1 y 3). Por ejemplo, la asociación registrada en el límite occidental de la cuenca de Panamá muestra una alta predominancia de formas epifaunales suspensívoras como *Cibicidoides* y *Hoeglundina*, atribuible a que las condiciones de oxigenación son mayores en comparación con la región norte y al bajo aporte de MO (región mesotrófica media; Betancur y Martínez, 2003). Por otro lado, en la parte central de la cuenca, la relación entre las formas epifaunales e infaunales es más homogénea, lo que sugiere un control ecológico combinado entre el oxígeno presente en los sedimentos y el flujo de MO proveniente de la superficie (Bandy y Rodolfo, 1964; Jorissen *et al.*, 1995). Las tres muestras estudiadas provenientes del margen oriental de la cuenca presentan un predominio de las formas infaunales detritívoras como *U. peregrina*, *S. hispida* y *Globobulimina* indicando un mayor aporte de MO y condiciones de baja oxigenación en los sedimentos (Jorissen *et al.*, 1995). La cercanía a las desembocaduras de los ríos San Juan y Patía, junto a fenómenos de surgencia estacional, explicarían el elevado aporte de materia orgánica (e.g. Gómez y Martínez, 2005; Pahnke *et al.*, 2007).

Finalmente, la proporción de las formas aglutinadas es mayor en comparación con las muestras registradas para las regiones norte y sur de la cuenca de Panamá. Las muestras analizadas en este trabajo presentan una abundancia alta de formas tubulares compuestas por partículas tamaño arena fina (*Hormosinella*). Dichas formas son comunes en el denominado Grupo de *Hormosinella ovicula* de Bandy y Rodolfo (1964), grupo que fue definido a partir del análisis de una única muestra (4.21°N, 85.7°W; 2489 m).

Región sur de la cuenca de Panamá

La densidad de muestreo en la región sur es similar a la región norte, pero su distribución espacial es más equitativa, con muestras localizadas en el flanco nororiental y central de la dorsal de Carnegie, y a lo largo de los taludes continentales y zonas abisales de Ecuador y Colombia (Bandy y Rodolfo 1964; Gualancañay, 1986; Betancur y Martínez, 2003; Figuras 1 y 3; Tabla 2). A pesar de esto, es evidente una diferenciación de las faunas dependiendo de su distancia al continente como sucede en la parte norte de la cuenca.

Para el costado oriental de la dorsal de Carnegie, las asociaciones encontradas en este trabajo y las de Betancur y Martínez (2003) están caracterizadas por una proporción mayor de formas infaunales detritívoras como *Chilostomella*, *Cassidulina* y *U. peregrina*

en comparación con géneros epifaunales suspensívoros como *Epistominella* y *Oridorsalis*, indicando un entorno de baja oxigenación y un flujo de MO constante en los sedimentos (región eutrófica sur; Betancur y Martínez, 2003). En contraste, en las muestras ubicadas sobre la parte central y en el flanco noroccidental de la dorsal de Carnegie la proporción entre los tipos infaunales y epifaunales es más homogénea (Figura 5). En dichas zonas es común la predominancia de la especie infaunal *Siphonigerina proboscidea* (Schwager, 1866), mientras que especies epifaunales especializadas como *Laticarinina pauperata* (Parker y Jones, 1865), *Cibicides wuellerstorfi* (Schwager, 1866) y *Hoeglundina elegans* (D'Orbigny, 1826) alcanzan una mayor representatividad (>5%), lo que indicaría: 1) un incremento en las condiciones de oxigenación debido al avance de la LCDW sobre la cuenca de Panamá (Gualancañay, 1986) y 2) valores moderados de oxígeno disuelto ($60 \mu\text{mol kg}^{-1}$) que posiblemente reflejan una disminución en el aporte de material terrígeno, tal como lo plantean Bandy y Rodolfo (1964) y Singh *et al.* (2011).

Es particularmente conspicuo el dominio del género *Globobulimina*, forma infaunal detritívora asociada a sedimentos tamaño limo y baja oxigenación (e.g. Murray, 1991). En las muestras más cercanas a la plataforma continental colombiana, *Globobulimina* spp. es más abundante en la parte media y distal del cañón del río Esmeraldas donde el transporte de sedimentos terrígenos es alto (muestras KAMA-21, 24; Collot *et al.*, 2002). Por tal razón, se plantea que condiciones de alto aporte de MO particulada terrígena contribuyen a una oxigenación muy baja en los sedimentos de fondo y por ende una ventaja ecológica de *Globobulimina* sobre otros géneros infaunales y epifaunales. Las asociaciones de foraminíferos aglutinados identificadas en el presente trabajo, i.e. *Reophax*, *Rhabdammina* y *Cyclammina* pertenecerían al Grupo de *Cyclammina cancellata* (Bandy y Rodolfo, 1964), grupo que, al igual que *H. ovicula*, fue definido a partir del análisis de una única muestra (0°N , 81.4°W ; 1180 m). Finalmente, las asociaciones faunísticas de la parte más occidental de la dorsal de Carnegie son poco conocidas y solo alrededor de las islas Galápagos ($\sim 2.40^\circ\text{N}$, $94/95^\circ\text{W}$; ~ 2500 m) se registran las especies *Eobuliminella exilis* (Brady, 1884), *Gyroidina* sp., *Oridorsalis umbonatus* (Reuss, 1851) y *L. pauperata* (Gualancañay, 1986; Tabla 2).

DISCUSIÓN

De acuerdo con Jorissen *et al.* (2007), a partir del estudio de las asociaciones de foraminíferos es posible estimar: 1) la oxigenación del agua de fondo, 2) el flujo de materia orgánica hacia el lecho marino, 3) la productividad primaria superficial, 4) la calidad del aporte de materia orgánica, 5) la periodicidad del flujo de materia orgánica, 6) las características fisicoquímicas de las masas de agua y 7) la intensidad de las corrientes de fondo. Los resultados observados en

la cuenca de Panamá siguen lo planteado por Jorissen *et al.* (2007), quedando por explorar la estimación de las corrientes de fondo.

Se ha sugerido que la intensidad de las corrientes de fondo influencia la composición de los microhábitats de los foraminíferos bentónicos (Lutze y Altenbach, 1988; Lutze y Thiel, 1989; Linke y Lutze, 1993; Schönfeld, 1997, 2002a, 2002b). Bajo condiciones de corrientes intensas (20-50 cm/s) algunas especies habitan preferiblemente sustratos elevados. Estos sustratos elevados suelen incluir: 1) macropartículas y estructuras de origen biogénico (e.g. fragmentos de conchas), 2) partículas terrígenas de gran tamaño y 3) macroforaminíferos bentónicos arborescentes (e.g. *Rhabdammina*). De mayor interés es la relación linear hallada entre el porcentaje de taxa presentes en microhábitats elevados y la velocidad de las corrientes de fondo (26-50 cm/s; Schönfeld, 2002b). Por otro lado, Nowel y Hollister (1985) sugieren que en ambientes de baja energía, predominan especies de tipo aglutinado cuyas conchillas están compuestas de partículas tamaño limo y arcilla como *Hormosinella distans* (Brady, 1881), *Ammobaculites agglutinans* (D'Orbigny, 1846) y *Hormosina bacillaris* (Brady, 1881), mientras que en los de alta energía las formas primitivas tubulares y de enrollamiento sencillo como *Psammosphaera* spp. y *Saccammina* spp. son comunes (Kaminski, 1985).

Sin embargo, de acuerdo con Jorissen *et al.* (2007), la aplicación de las asociaciones de foraminíferos bentónicos como indicadores de corrientes de fondo requiere de más estudios ecológicos de las asociaciones vivas y subrecientes para determinar con claridad las modificaciones tafonómicas causadas por las corrientes de fondo. Por ejemplo, en la bahía de Vizcaya (España) se conoce la composición faunística de los foraminíferos (e.g. Fontanier *et al.*, 2002; Hess *et al.*, 2005), pero no se disponen de mediciones precisas de las velocidades de las corrientes. Un aspecto importante a considerar es la ausencia de evidencias que soporten que los foraminíferos que viven sobre los sustratos elevados sean suspensívoros (e.g. Jorissen *et al.*, 2007). Algunas especies que, según Schönfeld (1997, 2002a, 2002b) son indicadoras de corrientes intensas, también son infaunales (e.g. *Cibicidoides* spp.; Corliss, 1985; Rathburn y Corliss, 1994; Fontanier *et al.*, 2002). De la misma forma, el uso de los foraminíferos aglutinados como indicadores de intensidad de corrientes de fondo también es complejo debido al potencial de preservación pobre de algunas especies. Un ejemplo es *Dendrophrya arborescens* Norman (en Brady, 1881), una forma tubular delicada que se desintegra pronto después de su descomposición, por lo que su potencial de preservación en el sustrato es bajo (Kaminski *et al.*, 1988).

A pesar de estas limitaciones, la baja diversidad de las asociaciones modernas a escala global permite hacer inferencias generales de posible aplicación en la reconstrucción paleoceanográfica de la cuenca de Panamá (e.g. Kaminski, 1985). La Tabla 3 muestra las especies potencialmente indicadoras de corrientes de fondo (Kaminski, 1985; Schönfeld,

2002a, 2002b), y las que han sido registradas en la cuenca de Panamá, que son pocas. Esto puede deberse a: 1) que corresponden a especies especializadas con una distribución biogeográfica limitada (Kaminski, 1985; Schönfeld, 2002a, 2002b) y 2) la baja densidad de muestreo y carencia de estudios detallados de las asociaciones vivas. Adicionalmente, estudios que podrían usarse como análogos, como el de Kaminski (1985) en el mar del Norte, contienen asociaciones de foraminíferos aglutinados que predominan sobre las hialinas y porcelanáceas debido a la gran profundidad del sitio de estudio (>4000 m). Esto podría dificultar su uso como análogo en la cuenca de Panamá debido a que ninguna de las muestras registradas en el presente trabajo alcanza esa profundidad, a pesar de que casi todas las especies de foraminíferos aglutinados utilizadas por Kaminski (1985) han sido registradas en la cuenca (Tabla 3). Sin embargo, es evidente que el potencial de preservación de las formas aglutinadas respecto a las formas hialinas y porcelanáceas es mucho menor y por ende su aplicabilidad podría verse sesgada (Murray, 2006).

El taxón que presenta mayor potencial, a pesar de las objeciones de algunos investigadores, es *C. wuellerstorfi*, especie particularmente común en las partes centrales de las dorsales de Carnegie y Cocos, siguiendo el mismo patrón de las demás formas epifaunales suspensívoras (Figura 6). El hecho de que la dorsal de Carnegie es la que presenta mayores evidencias de corrientes de fondo intensas (e.g. campos de dunas) y mezcla de masas de agua, ayudaría a validar la ventaja ecológica que suele tener *C. wuellerstorfi* bajo dichas condiciones (Schönfeld, 2002a).

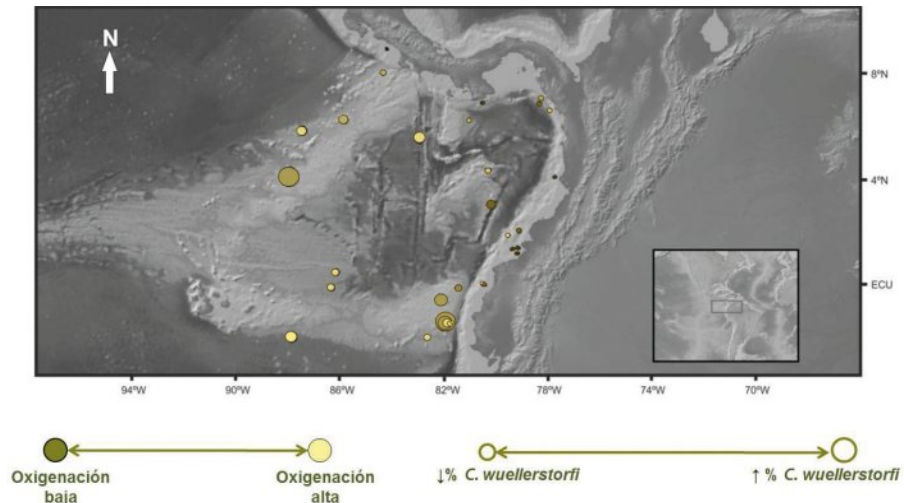


Figura 6. Distribución del foraminífero epifaunal *Cibicides wuellerstorfi* en la cuenca de Panamá. Los puntos con mayor diámetro representan proporciones altas (> 2%), mientras que las tonalidades oscuras representan contenidos bajos de oxígeno disuelto en el sedimento (datos del World Ocean Atlas 2009 <http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/NOAA/NODC/WOA09/>).

Por otro lado, otras especies descritas en la cuenca de Panamá, que no suelen pasar de dos a tres registros por estudio son: *Trochammina globigeriniformis* (Parker y Jones, 1865), *H. distans*, *A. agglutinans* y *D. arborescens* que indican corrientes de baja energía (<10 cm/s), y *Pyrgoella sphaera* (D'Orbigny, 1839), *Glaphyrammina americana* (Cushman, 1910), *Ammodiscus tenuis* (Brady, 1884), *Reophax* aff. *Dentaliniformis* (Brady, 1881), *Cibicidoides* spp. y *Saccammina* sp. que indican corrientes de alta energía (>10 cm/s). A pesar de esto, estas especies alcanzan una representatividad moderada (>2%) en el total de las asociaciones de foraminíferos bentónicos. En general, la región norte es la que contiene más especies indicadoras de corrientes en comparación con las regiones media y sur (Tabla 3). Como en los casos anteriores, esto podría obedecer a la baja densidad de muestreo de la cuenca. Sin embargo, abundancias altas de organismos especializados, como *Globobulimina* spp. en la región sur, pueden dar información acerca de la inestabilidad del sedimento que habitan.

Por todo esto, la aplicabilidad de las asociaciones de foraminíferos bentónicos como indicadores de corrientes de fondo en la cuenca de Panamá, puede tener validez dada la presencia de algunos indicadores en el área, principalmente en la margen nororiental de la cuenca y sobre la parte central de la dorsal de Carnegie. No obstante, hay que tener en cuenta que para su uso apropiado se requerirá de: 1) el conocimiento de la velocidad y variabilidad de las corrientes de fondo en la cuenca, 2) el control riguroso de las variables fisicoquímicas (e.g. oxígeno disuelto, flujo de MO) que controlan la distribución de las asociaciones de foraminíferos y 3) estudios detallados de las asociaciones vivas de esta zona.

CONCLUSIONES

La composición de las asociaciones de foraminíferos bentónicos de aguas profundas de la cuenca de Panamá responde a: 1) variaciones en la calidad y la disponibilidad de materia orgánica (MO) vía productividad superficial y/o aporte de material terrígeno y 2) fluctuaciones en la intensidad de las corrientes de fondo. Dichas variaciones presentan una relación estrecha con el contenido de oxígeno disuelto en los sedimentos y a su vez con los hábitos de vida de los foraminíferos bentónicos. De esta forma, las asociaciones de foraminíferos bentónicos en las zonas de surgencia del norte de la cuenca se caracterizan por una alta diversidad y abundancia de formas infaunales detritívoras como *Uvigerina*, *Globobulimina* y *Bolivina*, en comparación con las epifaunales suspensívoras como *Cibicidoides* y *Oridorsalis*, indicando condiciones de baja oxigenación pero alta concentración de flujo de MO en los sedimentos. La presencia de organismos típicos de zonas de

alta productividad como *U. peregrina* y *Epistominella* refuerzan esta aseveración. En zonas distales de sistemas de surgencia y en la parte central de la cuenca, la proporción de las formas epifaunales e infaunales sugiere un control ecológico por parte del oxígeno presente en los sedimentos y una menor influencia del flujo de MO proveniente de las desembocaduras de ríos como el San Juan y el Patía. Como consecuencia, taxa como *Cibicidoides* y *Hoeglundina* son más abundantes, mientras que el género *Uvigerina* está representado por muy pocas especies. Para el caso de las asociaciones de foraminíferos presentes en la dorsal de Carnegie estas varían en composición dependiendo de la proximidad a la fuente de material terrígeno y al contenido de oxígeno disuelto en el sedimento. En zonas con gran cantidad de MO y baja oxigenación las asociaciones son muy similares a las encontradas en las zonas de surgencia del norte de la cuenca. En contraste, con el aumento del contenido de oxígeno disuelto, formas epifaunales como *C. wuellerstorfi*, *Laticarinina pauperata* y *Hoeglundina elegans* presentan mayor representatividad y las formas infaunales están dominadas por *S. proboscidea*.

La injerencia de las corrientes de fondo en las asociaciones identificadas en la cuenca de Panamá, podría ser propuesta por la presencia de *C. wuellerstorfi*, *Cibicidoides* spp., *P. sphaera*, *A. tenuis*, *Saccamina* sp., *A. americanus* y *R. aff. dentaliniformis* que indican corrientes de fondo de alta energía. Por otro lado, las especies *T. globigeriniformis*, *A. agglutinans*, *Rhabdammina* sp., y *D. arborescens*, también identificadas en dichas zonas, son indicadores de corrientes de baja energía. Sin embargo, de las asociaciones estudiadas solo la buena representatividad de *C. wuellerstorfi* en las partes centrales de las dorsales de Carnegie y Cocos ofrecería el mejor potencial como indicador de corrientes de fondo para el período Holoceno.

AGRADECIMIENTOS

Esta contribución fue realizada como parte de la tesis de Maestría en Ciencias de la Tierra (Universidad Eafit), del primer autor, y se encuentra enmarcada dentro del Programa de Jóvenes Investigadores de Colciencias y la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología del Banco de la República (Proyecto 2915 “Transporte lateral de sedimentos de fondo de la cuenca de Panamá para el Cuaternario Tardío: Estudio de las asociaciones de foraminíferos bentónicos y ^{230}Th ”). Agradecemos a los profesores Lloyd Keigwin (Woods Hole Oceanographic Institution —WHOI—) y Jean-Yves Collot (Institute de Recherche pour le Développement) por facilitar material de los cruceros KNR 176-2 y Amadeus. A Joan Bernhard (WHOI) y Heda Agic (University College, Londres) por su gentil colaboración en la obtención de bibliografía acerca de la distribución

y ecología de los foraminíferos bentónicos en la cuenca de Panamá. Finalmente, los autores agradecen los comentarios y sugerencias hechas por los revisores Margarita Marchant San Martín (Universidad de Concepción) y José D. Carriquiry (Universidad Autónoma de Baja California).

BIBLIOGRAFÍA

- Adl, S. M., A. G. B. Simpson, M. A. Farmer, R. A. Andersen, O. R. Anderson, J. R. Barta, S. S. Bowser, G. Brugerolle, R. A. Fensome, S. Federico, T. Y. James, S. Karpov, P. Krugens, J. Krug, C. E. Lane, L. A. Lewis, J. Lodge, D. H. Lynn, D. G. Mann, R. M. McCourt, L. Mendoza, Ø. Moestrup, S. E. Mozley-Standridge, T. A. Nerad, C. A. Shearer, A. V. Smirnov, F. W. Spiegel y M. F. J. R. Taylor. 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *J. Eukaryotic Microbiol.*, 52 (5): 399-451.
- Bandy, O. L. y R. E. Arnal. 1957. Distribution of recent foraminifera off west coast of Central America. *AAPG Bull.*, 41: 2037-2053.
- Bandy, O. L. y K. S. Rodolfo. 1964. Distribution of foraminifera and sediments, Perú-Chile trench area. *Deep Sea Res.*, 11: 817-837.
- Benway, H. M., A. C. Mix, B. A. Haley y G. P. Klinkhammer. 2006. Eastern Pacific warm pool paleosalinity and climate variability: 0-30 kyr. *Paleoceanography* 21, PA3008, doi:10.1029/2005PA001208.
- Betancur, M. A. y J. I. Martínez. 2001. Productividad y oxigenación de la cuenca de Panamá, Pacífico colombiano, durante el Pleistoceno tardío-Holoceno: el registro de los foraminíferos bentónicos. *Geol. Col.*, 26: 123-151.
- Betancur, M. A. y J. I. Martínez. 2003. Foraminíferos bentónicos recientes en sedimentos de fondo de la cuenca de Panamá (Pacífico colombiano), como indicadores de productividad y oxigenación. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 32: 3-18.
- Boltovskoy, E. y R. Wright. 1976. Recent foraminifera. Springer, La Haya. 515 p.
- Brady, H. B. 1881. Notes on some of the reticularian *Rhizopoda* of the Challenger Expedition. Part III. *Quart. J. Micros. Sci.*, new series, 19: 261-299.
- Brady, H. B. 1884. Report on the foraminifera dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Report of the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger, 1873-1876. *Zoology*, 9: 1-814.
- Collot, J-Y., P. Charvis, M. A. Gutscher y S. Operto. 2002. Exploring the Ecuador-Colombia active margin and interplate seismogenic zone. *EOS, Transact. Am. Geophys. Un.*, 83 (17): 189-190.
- Corliss, B. H. 1985. Microhabitats of benthic foraminifera within deep-sea sediments. *Nature*, 314: 435-438.
- Crouch, R. W. y C. W. Poag. 1987. Benthic foraminifera of the Panamian Province: distribution and origins. *J. Foraminiferal Res.*, 17 (2): 153-176.
- Cushman, J. A. 1910. A monograph on the foraminifera of the North Pacific Ocean; Part I. Astrorhizidae and Lituolidae. *Bull. U. S. Nat. Mus.*, 71: 1-134.
- Cushman, J. A. 1923. The foraminifera of the Atlantic Ocean, Part 4. Lagenidae. *Bull. U. S. Nat. Mus.*, 104: 1-228.
- D'Orbigny, A. 1826. Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes, 3-me ordre, Foraminifères. *An. Sci. Nat.*, 7: 245-314.

- D'Orbigny, A. 1839. Foraminifères. 119-146. En: Barker-Webb, P. y S. Berthelot (Eds.). *Histoire Naturelle des Iles Canaries, Zoologie*, París. 572 p.
- D'Orbigny, A. 1846. *Foraminifères fossiles du Bassin Tertiaire de Vienne (Autriche)*. Verlagsbuchhanlung von Gide et Comp., París. 316 p.
- Fatela, F. y R. Taborda. 2002. Confidence limits of species proportions in microfossil assemblages. *Mar. Micropaleont.*, 59: 169-174.
- Fiedler, P. C. y L. D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Ocean.*, 69: 143-180.
- Fisher, K. 1984. Particle fluxes in the eastern tropical Pacific Ocean-Sources and processes. Tesis de Doctorado, Oregon State University, Corvallis, EE. UU. 241 p.
- Fontanier, C., F. J. Jorissen, L. Licari, A. Alexandre, P. Anschutz y P. Carbonel. 2002. Live benthic foraminiferal faunas from the Bay of Biscay: faunal density, composition, and microhabitats. *Deep Sea Res. I*, 49: 751-785.
- Golik, A. 1968. History of the Holocene transgression in the Gulf of Panama. *J. Geol.*, 76 (5): 497-507.
- Golik, A. y F. B. Phleger. 1977. Benthonic foraminifera from the Gulf of Panama. *J. Foraminiferal Res.*, 7: 83-99.
- Gómez, M. C. y J. I. Martínez. 2005. Nueva productividad en el océano Pacífico oriental ecuatorial como respuesta al aporte de nutrientes por el río San Juan, sistemas de surgencia y polvo atmosférico. *Bol. Geol. UIS*, 27 (2): 99-114.
- González, C., L. E. Urrego y J. I. Martínez. 2006. Late Quaternary vegetation and climate change in the Panama Basin: palynological evidence from marine cores ODP 677B and TR 163-38. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 234: 62-80.
- Gooday, A. J. 1994. The biology of deep-sea foraminifera: a review of some advances and their applications in paleoceanography. *Palaios*, 9: 14-31.
- Gooday, A. J. 2003. Benthic foraminifera (Protista) as tools in deep-water palaeoceanography: environmental influences on faunal characteristics. *Adv. Mar. Biol.*, 46: 1-90.
- Gooday, A. J., L. A. Levin, P. Linke y T. Heeger. 1992. The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs and carbon cycling. 63-91. En: Rowe, G. T. y V. Pariente (Eds.). *Deep-sea food chains and the global carbon cycle*. Kluwer Academic Publishers, Boston. 400 p.
- Gualancañay, E. 1986. Foraminiferos del Rift de Galápagos. *Acta Oceanogr. Pac.*, 3 (1): 149-155.
- Heezen, B. C. y M. Rawson. 1977. Visual observations of contemporary current erosion and tectonic deformation on the Cocos Ridge crest. *Mar. Geol.*, 23: 173-196.
- Herguera, J. C. 2000. Last glacial paleoproductivity patterns in the Eastern Equatorial Pacific: benthic foraminifera records. *Mar. Micropaleontol.*, 40: 259-275.
- Hess, S., F. J. Jorissen, V. Venet y R. Abu-Zied. 2005. Benthic foraminiferal recovery after recent turbidite deposition in Cap Breton Canyon, Bay of Biscay. *J. Foraminiferal Res.*, 35: 114-129.
- Holbourn, A. E. y A. S. Henderson. 2002. Re-illustration and revised taxonomy for selected deep-sea benthic foraminifera. *Palaeontol. Electr.*, 4 (2): 34.
- Honjo, S., D. W. Spencer y J. W. Farrington. 1982. Deep advective transport of lithogenic particles in the Panama Basin. *Science*, 216: 516-518.

- Jorissen, F. J., H. C. De Stigter y J. G. V. Widmark. 1995. A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Mar. Micropaleontol.*, 22: 3-15.
- Jorissen, F. J., C. Fontanier y E. Thomas. 2007. Paleoceanographical indicators based on deep-sea benthic foraminiferal assemblage characteristics. *Develop. Mar. Geol.*, 1: 263-325.
- Kaminski, M. 1985. Evidence for control of abyssal agglutinated foraminiferal community structure by substrate disturbance: Results from Hebble area. *Mar. Geol.*, 66: 113-131.
- Kaminski, M., J. F. Grassle y R. B. Whitlatch. 1988. Life history and recolonization among agglutinated foraminifera in the Panama Basin. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, 41: 229-243.
- Koutavas, A., J. Lynch-Stieglitz, T. M. Marchitto Jr. y J. P. Sachs. 2002. El Niño-like pattern in ice age tropical Pacific sea surface temperature. *Science*, 297: 226-230.
- Kusch, S., T. I. Eglinton, A. C. Mix y G. Mollenhauer. 2010. Timescales of lateral sediment transport in the Panama Basin as revealed by radiocarbon ages of alkenones, total organic carbon and foraminifera. *Earth Planet. Sci. Let.*, 290 (3-4): 340-350.
- Laird, N. P. 1971. Panama basin deep water properties and circulation. *J. Mar. Res.*, 29 (3): 226-234.
- Linke, P. y G. F. Lutze. 1993. Microhabitats preferences of benthic foraminifera. A static concept or a dynamic adaptation to optimize food acquisition? *Mar. Micropaleontol.*, 20: 215-234.
- Loeblich, A. R. y H. Tappan. 1964. Sarcodina and Foraminifera. En: Moore, R. C. (Ed.). *Treatise on invertebrate Paleontology, Part C, Protista, 2*. Kansas University y Geological Society of America, Lawrence, EE. UU. 936 p.
- Lonsdale, P. 1976. Abyssal circulation of the southeastern Pacific and some geological implications. *J. Geophys. Res.*, 81: 1163-1176.
- Lonsdale, P. 1977. Inflow of bottom water to the Panama Basin. *Deep Sea Res.*, 24: 1065-1101.
- Lonsdale, P. y D. Fornari. 1980. Submarine geology of Malpelo Ridge, Panama Basin. *Mar. Geol.*, 36: 65-83.
- Lonsdale, P. y B. T. Malfait. 1974. Abyssal dunes of foraminiferal sand on the Carnegie Ridge. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 85: 1697-1712.
- Loubere, P. 1994. Quantitative estimation of surface ocean productivity and bottom water oxygen concentration using benthic foraminifera. *Paleoceanography*, 9: 723-737.
- Loubere, P. 1998. The impact of seasonality on the benthos as reflected in the assemblages of deep-sea foraminifera. *Deep-Sea Res. I*, 45: 409-432.
- Loubere, P. 2002. Remote vs. local control of changes in eastern equatorial Pacific bioproductivity from the last glacial maximum to the present. *Global Planet. Changes*, 35: 113-126.
- Lutze, G. F. y A. Altenbach. 1988. *Rupertina stabilis* (Wallich), a highly adapted, suspension feeding foraminifer. *Meyniana*, 40: 55-69.
- Lutze, G. F. y W. Coulbourn. 1984. Recent benthic foraminifera from the continental margin of Northwest Africa: Community structure and distribution. *Mar. Micropaleontol.*, 8: 361-401.
- Lutze, G. F. y H. Thiel. 1989. Epibenthic foraminifera from elevated microhabitats: *Cibicidoides wuellerstorfi* and *Planulina ariminensis*. *J. Foraminiferal Res.*, 19: 153-158.
- Lyle, M. 1992. Composition maps of surface sediments of the eastern tropical Pacific Ocean, Proc. Ocean Drilling Program Initial Rep., 138: 101-115.

- Lyle, M., N. Mitchell, N. Pisias, A. Mix, J. I. Martínez y A. Paytan. 2005. Do geochemical estimates of sediment focusing pass the sediment test in the equatorial Pacific? *Paleoceanography*, 20: PA1005, doi:10.1029/2004PA001019.
- Lyle, M., N. Pisias, A. Paytan, J. I. Martínez y A. Mix. 2007. Reply to comment by R. Francois *et al.* on Do geochemical estimates of sediment focusing pass the sediment test in the equatorial Pacific? Further explorations of ²³⁰Th normalization. *Paleoceanography*, 22: PA1217, doi:10.1029/2006PA001373.
- Martínez, J. I. 2002. Sedimentación reciente de la cuenca de Panamá y el margen Pacífico colombiano. 190-221. En: Correa, I. D. y J. D. Restrepo (Eds.). *Geología y oceanografía del delta del río San Juan*. Fondo Editorial Universidad Eafit, Medellín. 221 p.
- Martínez, J. I. 2009. La historia cenozoica del fenómeno del Niño. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exac. Nat.*, 129: 491-511.
- Martínez, J. I., L. Keigwin, T. T. Barrows, Y. Yokohama y J. Southon. 2003. La Niña-like conditions in the eastern Equatorial Pacific and a stronger Choco jet in the northern Andes during the last glaciation. *Paleoceanography*, 18 (2): 1033, doi:10.1029/2002PA000877.
- Martínez, J. I., D. Rincón, Y. Yokohama y T. T. Barrows. 2006. Foraminifera and Coccolithophorid assemblage changes in the Panama Basin during the last deglaciation: response to sea-surface productivity induced by a transient climate change. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology*, 234: 114-126.
- Moore, J. R., G. R. Heath y R. O. Kowman. 1973. Biogenic sediments of the Panama Basin. *J. Geol.*, 81: 458-473.
- Murray, J. W. 1991. *Ecology and paleoecology of benthic foraminifera*. John Wiley & Sons. Hoboken, EE. UU. 397 p.
- Murray, J. W. 2006. *Ecology and applications of benthic foraminifera*. Cambridge University Press, Cambridge. 426 p.
- Nowel, A. R. M. y C. D. Hollister. 1985. Deep ocean sediment transport-preliminary results of the high energy benthic boundary layer experiment. *Mar. Geol.*, 66 (1-4): 1-409.
- Ovsepyan, E. A. y E. V. Ivanova. 2009. Benthic foraminiferal assemblages as indicators of the paleoceanographic conditions in the Eastern Equatorial Pacific. *Oceanology*, 49 (1): 121-129.
- Pahnke, K., J. P. Sachs, L. Keigwin, A. Timmermann y S. P. Xie. 2007. Eastern tropical Pacific hydrologic changes during the past 27000 years from D/H ratios in alkenones. *Paleoceanography*, 22: PA4214, doi:10.1029/2007PA001468.
- Parker, W. K. y T. R. Jones. 1865. On some foraminifera from the North Atlantic and Arctic Oceans, including Davis Straits and Baffin's Bay. *Royal Soc. London, Philosoph. Transact.*, 155: 325-441.
- Pascual, A. y M. Pujos. 2001. Información suministrada por los foraminíferos del Cuaternario terminal de la plataforma del Pacífico colombiano. *Geogaceta*, 29: 87-90.
- Rathburn, R. y B. H. Corliss. 1994. The ecology of living (stained) deep-sea benthic foraminifera from the Sulu Sea. *Paleoceanography*, 9: 87-150.
- Reuss, A. 1851. Ueber die fossilen Foraminiferen und Entomostraceen der Septarienthonen der Umgegend von Berlin. *Deutsche Geologische Gesellschaft*, 3: 49-92.
- Revs, S. A. 1996. The generic revision of five families of Rotaliine foraminifera. *Cushman Found. Foraminiferal Res. Spec. Publ.*, 34: 1-113.

- Schönfeld, J. 1997. The impact of the Mediterranean Outflow Water (MOW) on benthic foraminiferal assemblages and surface sediments at the southern Portuguese continental margin. *Mar. Micropaleont.*, 29: 211-236.
- Schönfeld, J. 2002a. Recent benthic foraminiferal assemblages in deep high-energy environments from the Gulf of Cadiz (Spain). *Micropaleontology*, 44: 141-162.
- Schönfeld, J. 2002b. A new benthic foraminiferal proxy for near-bottom current velocities in the Gulf of Cadiz, northeastern Atlantic Ocean. *Deep Sea Res. I*, 49: 1853-1875.
- Schwager, C. 1866. Fossile foraminiferen von Kar Nikobar, Reise der Österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. Von Wüllerstorff-Urbair. *Geologischer Theil 2 (1). Geologische Beobachtungen 2, Paläontologische Mittheilungen*: 187-268.
- Sen Gupta, B. 1999. *Modern foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, Londres. 371 p.
- Singh, A. K., F. Marcantonio y M. Lyle. 2011. Sediment focusing in the Panama Basin, Eastern Equatorial Pacific Ocean. *Earth Planet. Science Let.*, 309: 33-44.
- Smart, C. W. 2002. Environmental applications of deep-sea benthic foraminifera. 14-58. En: Haslett, S. K. (Ed.). *Quaternary environmental micropalaeontology*. Arnold Publishers, Londres. 288 p.
- Smayda, T. J. 1963. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panamá. Results of the regional phytoplankton surveys during July and November 1957, and March 1958. *Inter-American Tropical Tuna Com. Bull.*, 7: 191-253.
- Swift, S. A. 1977. Holocene rates of sediment accumulation in the Panama Basin, Eastern Equatorial Pacific: pelagic sedimentation and lateral transport. *J. Geol.*, 85 (3): 301-319.
- Swift, S. A. y C. Wenkham. 1978. Holocene accumulation rates of calcite in the Panama Basin: lateral and vertical variations in calcite dissolution. *Mar. Geol.*, 27: 67-77.
- Thiel, H. 1983. Meiobenthos and nannobenthos of the deep sea. 167-230. En: Rowe, G. T. (Ed.). *Deep sea biology 8, the sea*. John Wiley & Sons. Hoboken, EE. UU. 572 p.
- Thunell, R. C., R. S. Keir y S. Honjo. 1981. Calcite dissolution: An in situ study in the Panama Basin. *Science*, 212: 659-661.
- Tsuchiya, M. y L. D. Talley. 1998. A Pacific hydrographic section at 88°W: water-property distribution. *J. Geophys. Res. (Oceans)*, 103: 12899-12918.

FECHA DE RECEPCIÓN: 21/06/2012

FECHA DE ACEPTACIÓN: 06/11/2012

