

FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS RECIENTES EN SEDIMENTOS DE FONDO DE LA CUENCA DE PANAMÁ (PACÍFICO COLOMBIANO), COMO INDICADORES DE PRODUCTIVIDAD Y OXIGENACIÓN

Maria Julliet Betancur e Ignacio Martínez

RESUMEN

Se analizaron 13 muestras superficiales ("core-tops") de sedimentos de la Cuenca de Panamá, Pacífico Colombiano, de las que se extrajeron los foraminíferos bentónicos de la fracción $>150\mu\text{m}$. A partir del contenido microfauanal de las muestras superficiales se divide la Cuenca de Panamá en tres zonas: (1) región eutrófica norte (-8° y $5,5^\circ\text{N}$), caracterizada por una alta concentración del flujo de carbono orgánico al fondo oceánico, sedimentos oxigenados, e influencia de las surgencias de la Cuenca de Panamá y Domo de Costa Rica, (2) región mesotrófica media ($-5,5$ y 2°N), caracterizada por bajos valores en el flujo de carbono orgánico al fondo oceánico, sedimentos oxigenados, influencia terrígena y fluctuaciones de los sistemas de surgencia presentes en la cuenca, y (3) región eutrófica sur (al sur de -2°N), caracterizada por la mayor concentración de flujo de carbono orgánico al fondo oceánico, con contenidos de oxígeno bajos pero sin alcanzar condiciones anóxicas, e influencia de la Divergencia Ecuatorial.

PALABRAS CLAVE: Foraminíferos bentónicos, Océano Pacífico Oriental, Cuenca de Panamá, Sedimentos de aguas profundas, Micropaleontología, Oxigenación.

ABSTRACT

Recent benthonic foraminifera in deep-sea sediments of the Panama basin (Colombian Pacific), as indicators of productivity and oxygenation. Thirteen deep-sea samples (core-tops) from the Panama Basin, Colombian Pacific, were analysed for benthonic foraminifera in the $>150\mu\text{m}$ size fraction. Based on the microfaunal content, three zones are recognised in the Panama Basin: (1) northern euphotic region (-8° to $5,5^\circ\text{N}$), characterized by a high concentration of organic matter flux to the seafloor, oxygenated sediments, and influence of the Panama Bight and the Costa Rica Dome upwelling systems, (2) mesotrophic region ($-5,5$ to 2°N), characterized by low fluxes of organic carbon to the seafloor, oxygenated sediments, terrigenous influence and fluctuations of the upwelling systems of the basin, and (3) southern euphotic region (south of -2°N), characterized by a larger organic carbon flux to the seafloor, low oxygen content (disoxia) and influence of the Equatorial Divergence.

KEY WORDS: Benthonic foraminifera, Eastern Equatorial Pacific, Panama Basin, Deep-sea sediments, Micropaleontology, Oxygenation

INTRODUCCIÓN

El entendimiento del ciclo del carbono a escala global requiere del conocimiento de la productividad biológica tanto en el presente como en el pasado reciente, en diversas regiones del océano. Para el Cuaternario tardío, las reconstrucciones de la productividad basadas en métodos geoquímicos en la Cuenca de Panamá son contradicto-

rias (e.g. Pedersen *et al.*, 1988; Loubere, 1996; Herguera, 2000). Como modelo alternativo, el estudio de la distribución y de los controles ambientales de los foraminíferos bentónicos, así como su morfología y diversidad, podrían contribuir a la reconstrucción precisa de condiciones de oxigenación y flujo de carbono orgánico al fondo marino. La aplicación de este enfoque la presentamos en otro artículo (Betancur y Martínez, 2001). Esta investigación intenta contribuir al conocimiento paleoceanográfico (Martínez, 2002a), proveyendo el primer mapa de la distribución de los foraminíferos bentónicos en la Cuenca de Panamá y explorando los controles ambientales (productividad y condiciones de oxígeno en sedimentos de fondo) sobre esta distribución. Adicionalmente, el inventario taxonómico de los foraminíferos bentónicos recientes contribuye al conocimiento de la diversidad biológica de los fondos marinos colombianos. Se estudian aquí los foraminíferos bentónicos de 13 muestras superficiales (“core tops”) de la Cuenca de Panamá. La distribución de los foraminíferos planctónicos en la Cuenca fueron publicados previamente (Martínez y Bedoya, 2001) y la distribución de radiolarios y coccolitoforidos se encuentran en preparación.

Aspectos oceanográficos del Pacífico Oriental

La Cuenca de Panamá está limitada por la Dorsal de Cocos y la Dorsal de Carnegie, y surcada por las Dorsales de Coiba y Malpelo que se levantan en la parte central dividiendo la cuenca en oriental más profunda y occidental más somera (Figura 1; Moore *et al.*, 1973). Las Dorsales de Cocos y Carnegie se levantan 1000 m por encima del piso oceánico y aíslan la cuenca de las aguas antárticas de fondo. El agua profunda fluye a través de la fosa del Ecuador hacia el norte, para luego alcanzar la parte occidental a través de la depresión sur de la Dorsal de Malpelo, o a través de las Dorsales de Malpelo y Coiba. El agua sale posteriormente de la cuenca, por la parte media de la Dorsal de Carnegie (Laird, 1971; Moore *et al.*, 1973; Lonsdale, 1977).

Las corrientes que intervienen en la dinámica superficial del Pacífico Oriental son: (1) la Corriente Ecuatorial del Norte que viaja en sentido este-oeste entre los 10 y 25°N y está alimentada por la Corriente de California, la Contracorriente Ecuatorial y la Corriente Subsuperficial, (2) la Corriente Ecuatorial del Sur que fluye hacia el oeste entre los 4°N y los 10°S y resulta de la desviación hacia el oeste de la Corriente del Perú, la Contracorriente Ecuatorial y la Corriente Subsuperficial, (3) la Contracorriente Ecuatorial del Norte que se origina en el Pacífico Occidental y viaja al este alimentando las Corrientes Ecuatorial del Norte y Sur, (4) la Corriente Subsuperficial (o de Cromwell) que se extiende desde los 140°W hasta las islas Galápagos donde se divide para alimentar las Corrientes Ecuatorial del Norte y Sur, fluyendo bajo esta última de forma simétrica con respecto al ecuador y, (5) la Corriente del Perú que es la rama anticiclónica del Pacífico sur y se desvía a ~10°S alimentando la Corriente Ecuatorial del Sur (Figura 2, Knauss, 1960; Wyrтки, 1965; 1966). Este modelo de corrientes muestra importantes variaciones estacionales en correspondencia con las migraciones latitudinales de los campos de vientos a lo largo de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) y variaciones anuales relacionadas con el fenómeno ENSO (Emery y Meincke, 1986; Gross y Gross, 1996). La interacción entre la Corriente del Perú (aguas frías entre 28 a 15°C, y saladas >36 entre los 0 y los 150 m) y la Contracorriente Ecuatorial del Norte (aguas cálidas >25°C, y más frescas <34) se conoce como Frente Ecuatorial (Figura 2) y es el lugar de la intensa productividad biológica responsable de la abundante pesca frente al Ecuador (Pak y Zaneveld, 1974).

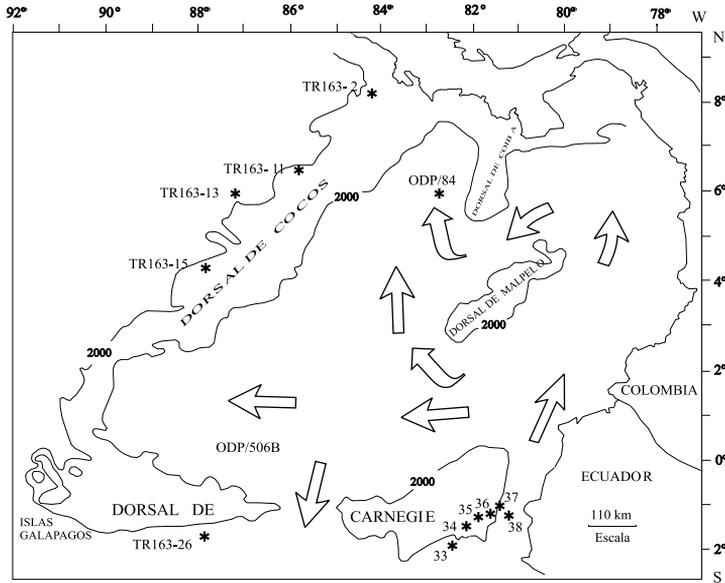


Figura 1. Cuenca de Panamá y localización de las muestras estudiadas. Las muestras 33 a 38 corresponden a núcleos del crucero TR163. Las flechas indican la dirección de las corrientes profundas (Laird, 1971; Lonsdale, 1977).

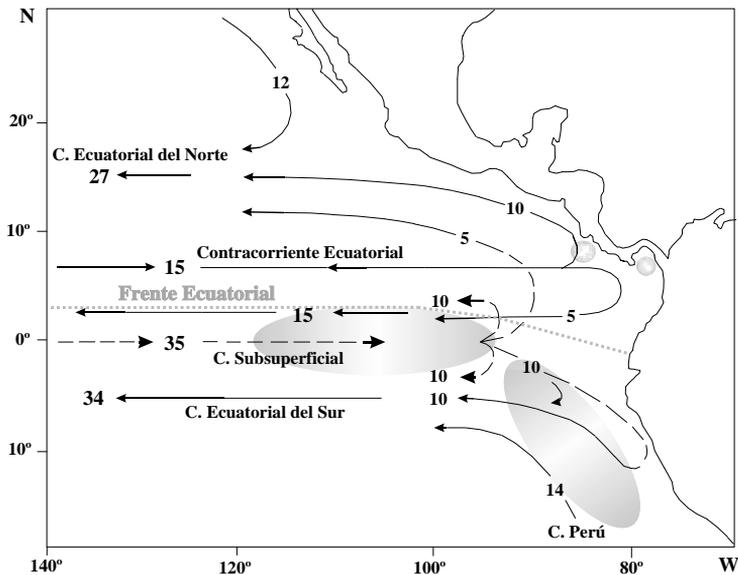


Figura 2. Corrientes superficiales, zonas de surgencia y Frente Ecuatorial en el Océano Pacífico Oriental. Los números indican el caudal de cada corriente en Svedrups (1 Svedrup equivale a $10 \text{ m}^3 \text{ seg}^{-1}$). Las líneas delgadas son las corrientes superficiales; la línea discontinua gruesa, es la Corriente Subsuperficial y las zonas sombreadas corresponden a las zonas de surgencia, i.e. Domo de Costa Rica, Cuenca de Panamá, Peruana y ecuatorial (modificado de Wyrтки, 1966).

La figura 3 muestra un perfil longitudinal a 85,5°W entre los 4,5°S y 8,5°N, para las variables ambientales oxígeno disuelto (O_2), salinidad, temperatura, fosfato disuelto (PO_4), nitrato disuelto (NO_3) y silicato disuelto (SiO_2). En la Cuenca de Panamá el O_2 disminuye de sur a norte y el espesor de la zona de oxígeno mínimo (<0,5ml/l) aumenta desde ~300m al sur, hasta ~570m al norte (Figura 3a). La temperatura es constante de sur a norte y disminuye con la profundidad hasta alcanzar el equilibrio (~2°C) a ~2000 m (Figura 3b). La curva de salinidad es similar en toda el área alcanzando un equilibrio de ~34,5 en aguas profundas (Figura 3c). Los nutrientes, fosfato, nitrato y silicato disueltos aumentan de sur a norte (Figuras. 3d, e, f). En aguas profundas el fosfato y el nitrato son constantes bajo la zona de oxígeno mínimo, en contraste con el silicato que aumenta con la profundidad.

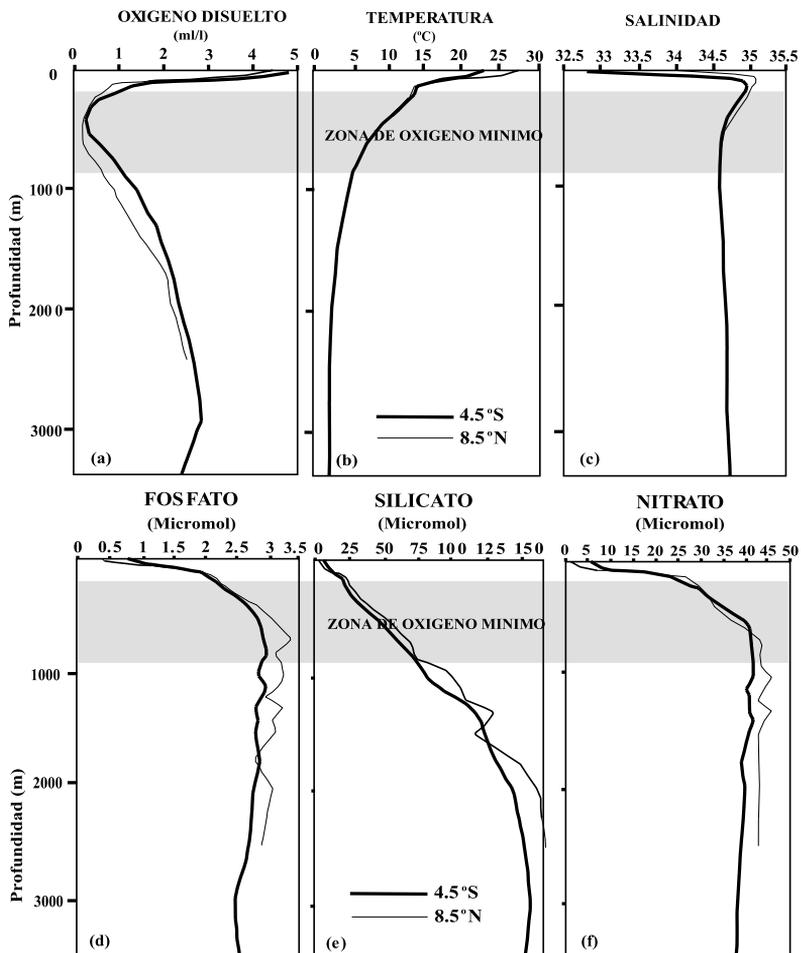


Figura 3. Variables ambientales en la Cuenca de Panamá, a lo largo del perfil longitudinal 85,5°W entre 4,5°S y 8,5°N: (a) oxígeno disuelto (ml/l), (b) temperatura (°C), (c) salinidad, (d) fosfato (micromol), (e) silicato (micromol), y (f) nitrato disuelto (micromol) (Levitus, 1994). Note la zona de oxígeno mínimo entre 230 y 800m de profundidad.

La surgencia de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes, en el Océano Pacífico Oriental, se manifiesta por una lengua de agua fría que se extiende desde la costa peruana (Corriente del Perú) y fluye hacia el oeste como la Corriente Ecuatorial del Sur. La lengua de agua fría es producida principalmente por advección horizontal y parcialmente por surgencia. La surgencia también es debida a la divergencia del flujo Ekman en el Ecuador, contrarrestada parcialmente por la convergencia del flujo geostrofico (balance entre la fuerza de Coriolis y el gradiente de presión, Figura 4). La dinámica de la surgencia está controlada por la dirección e intensidad de los vientos Alisios. El transporte Ekman hacia el norte es mayor en febrero cuando los vientos Alisios del noreste son fuertes y hacia el sur, de julio a agosto cuando son mayores los vientos Alisios del sureste. La convergencia geostrofica puede variar mucho menos, guiada por el gradiente este-oeste de la termoclina (Wyrтки, 1981).

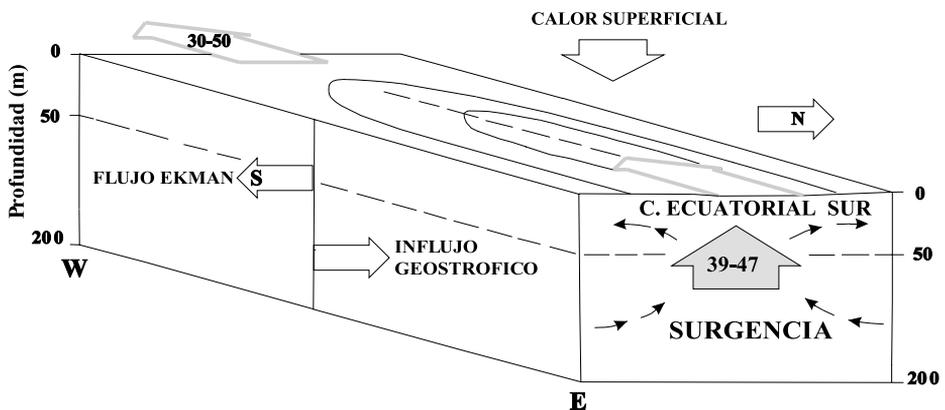


Figura 4. Modelo de surgencia oceánica. Note el flujo horizontal de Ekman, el influjo horizontal geostrofico y la surgencia o movimiento vertical de aguas subsuperficiales cargadas de nutrientes que suplen parcialmente el agua que diverge en el ecuador. Los números indican la productividad asociada a la Corriente del Perú ($39-47 \text{ mgCm}^{-2}\text{d}^{-1}$) y la Corriente Ecuatorial del Sur ($30-50 \text{ mgCm}^{-2}\text{d}^{-1}$); tomado de Wyrтки, 1981).

En el Océano Pacífico Oriental existen cuatro zonas de surgencia: (1) Divergencia ecuatorial, (2) Peruana, (3) Domo de Costa Rica (diciembre a mayo) y, (4) Cuenca de Panamá (enero a abril; Figura 2). Al sur de la Cuenca de Panamá se presenta una banda longitudinal de alta productividad desde los 4°S a 2°N asociado a la surgencia del Perú (39 a $47 \text{ mgCm}^{-2}\text{d}^{-1}$) y a la divergencia ecuatorial (30 y $50 \text{ mgCm}^{-2}\text{d}^{-1}$; Fiedler *et al.*, 1991). La Dorsal de Carnegie está localizada casi directamente bajo esta banda. La productividad es mayor en la parte oriental de la Cuenca de Panamá, asociada a las áreas costeras y a la surgencia oceánica. Sobre la Dorsal de Cocos y la mayor parte de la cuenca occidental, la productividad es baja, pero más alta que en la mayoría de las áreas templadas y tropicales (Moore *et al.*, 1973). La distribución de los foraminíferos bentónicos en el fondo marino está regulada en buena medida por la dinámica de los sistemas de surgencia como se mostrará más adelante.

Sedimentos de la Cuenca de Panamá

La Cuenca de Panamá está dominada casi exclusivamente por sedimentos biogénicos controlados estacionalmente por la productividad primaria, excepto para las márgenes norte y este que consisten esencialmente de sedimentos terrígenos (Tjeerd, 1973).

La distribución de sedimentos pelágicos y terrígenos en la Cuenca de Panamá son el resultado de la interacción de por lo menos 5 factores: (1) alto suministro de componentes biogénicos desde la superficie, (2) influjo de materiales terrígenos derivados del continente, (3) transporte por corrientes de fondo y posiblemente por corrientes intermedias, (4) disolución selectiva de carbonato y sílice y, (5) erosión de las elevaciones topográficas y depositación pendiente abajo del material erosionado (Moore *et al.*, 1973; Tjeerd, 1973; Swift, 1977; Martinez, 2002b).

Los mecanismos de transporte por medio de los cuales el material sedimentario es transferido al fondo oceánico de la Cuenca de Panamá, son la “nieve marina” y los peloides fecales (Honjo, 1982; Lampitt, 1996). Las tasas de precipitación de estos mecanismos de transporte, que varían entre pocos m/día hasta de cientos de m/día, hacen que el material biogénico alcance el fondo de la cuenca más rápido y mejor preservados (Lampitt, 1996).

La “nieve marina” es un conjunto de agregados macroscópicos que consiste de cantidades variables de organismos vivos (e.g. bacterias, fitoplancton, zooplancton), materia inorgánica (e.g. arcilla), materia orgánica (e.g. polímeros), peloides fecales, etc, unidos por un exopolímero transparente (polisacarido) excretado por el fitoplancton y bacterias marinas. Estos agregados se consideran mini-ecosistemas o microhabitats, ya que contienen ricas comunidades microbiales y alta concentración de nutrientes dentro de los cuales se realizan procesos de fotosíntesis, descomposición y regeneración de nutrientes (Brown *et al.*, 1989; Holloway y Cowen, 1997).

Los peloides fecales son productos residuales tanto de zooplancton como de meiobentos. En el primer caso, a medida que la materia orgánica particulada cae a través de la columna de agua, provee alimento a poblaciones sucesivas de organismos filtradores y otros animales, así que puede ser reempacada muchas veces en forma de peloides fecales, llevando consigo su propia comunidad de organismos microbiales descomponedores (Brown *et al.*, 1989).

Foraminíferos bentónicos como indicadores de productividad y oxigenación del fondo marino

Los foraminíferos han sido estudiados más que cualquier otro grupo de microfósiles marinos y representan el 2,5% de todas las especies animales conocidas desde el Cámbrico (Kennett, 1982). Estos organismos habitan amplios rangos de profundidad, desde 5 hasta 5000m (Boersma, 1978), pueden moverse libremente sobre el piso oceánico (epifaunales) o en los primeros centímetros de los sedimentos (infaunales), o pueden utilizar filamentos del protoplasma o secreciones calcáreas para fijarse en las rocas, conchas, etc. (Bignot, 1985). Normalmente varían de tamaño entre 20 a 400 μm (Kennett, 1982), aunque algunos alcanzan hasta 16mm o más (Douglas, 1979).

La mayoría de los foraminíferos bentónicos prefieren la interfase agua-sedimento ya que la mayoría de los recursos están disponibles allí (e.g. bacterias, materia

orgánica particulada o disuelta). El alimento y el contenido de oxígeno (en aguas de fondo y aguas intersticiales) controla los microambientes preferenciales de las especies, las cuales se reflejan en la abundancia, distribución y morfología de las conchillas (e.g. Ingle *et al.*, 1980; McCorkle y Emerson, 1988; Corliss y Chen, 1988; Gooday, 1994; Loubere, 1996).

El flujo de materia orgánica al fondo marino y su posterior oxidación bacterial conduce al agotamiento del oxígeno en los sedimentos superficiales, lo que hace que el oxígeno sea la variable que limita la aparición de ciertos taxones. Por el contrario en sitios donde el flujo de materia orgánica es bajo, el oxígeno no se utiliza en su totalidad y es el flujo de alimento el factor limitante que controla la abundancia de los foraminíferos bentónicos (Van der Zwaan *et al.*, 1999). Los grupos epifaunales son los primeros afectados, mientras que los infaunales profundos son los más tolerantes y están más tiempo presentes en la asociación. Lo anterior se resume en el modelo TROX, que representa la interacción del flujo de materia orgánica y el oxígeno en la distribución de los foraminíferos bentónicos en los sedimentos (Figura 5; Van der Zwaan *et al.*, 1999).

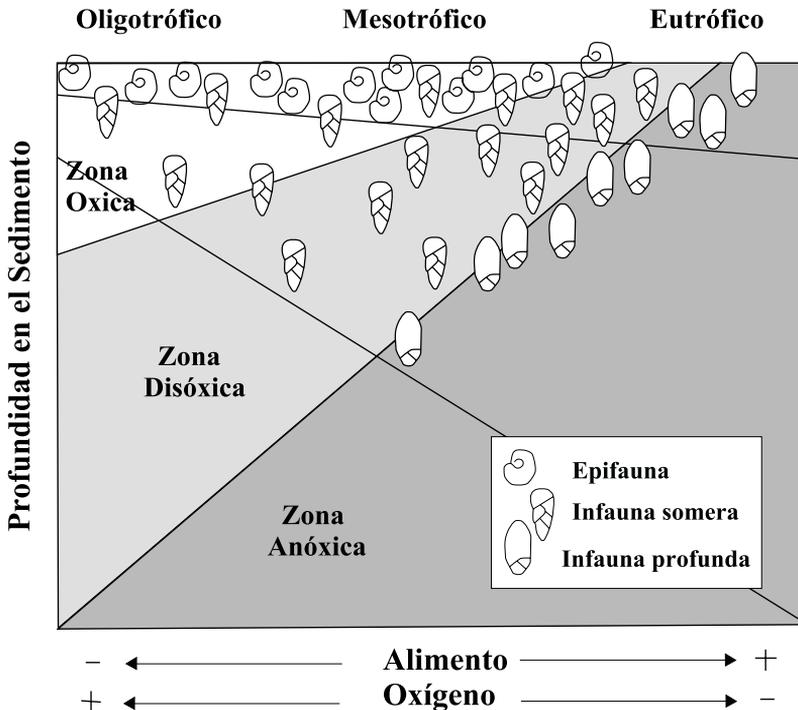


Figura 5. Modelo TROX, que ilustra las interacciones entre alimento, oxígeno y tipo de hábitat de los foraminíferos bentónicos dentro de los primeros centímetros del sedimento. Note que en ambientes oligotróficos tanto las especies epifaunales como infaunales someras son escasas. En ambientes mesotróficos aumenta la abundancia de foraminíferos y se presentan los tres tipos de hábitat. En ambientes eutróficos los primeros que desaparecen son los epifaunales y aumenta el predominio de infaunales profundas. Las concentraciones de oxígeno está dada por: óxico: $O_2 > 1,2 \text{ ml/l}$; disóxico: $O_2 = 1,2-0,1 \text{ ml/l}$; anóxico: $O_2 < 0,1 \text{ ml/l}$ (tomado de Van der Zwaan *et al.*, 1999).

La morfología de las conchas varía de acuerdo con las condiciones de vida, así: en habitats epifaunales bien oxigenados las conchillas tienden a ser redondeadas, plano convexas o biconvexas con enrollamiento trocoespiral, con grandes poros que pueden estar ausentes o restringidos a un lado de la conchilla; mientras que en habitats infaunales, las conchillas son generalmente redondeadas planiespirales, cilíndricas globulares u ovaladas, ovoides aplanadas y con enrollamiento uniserial, triserial o planiespiral y con poros distribuidos en toda la superficie de la conchilla (Corliss y Chen, 1988).

Con lo anterior es posible identificar asociaciones de foraminíferos relacionados con: (1) sedimentos sobreyacidos por aguas de fondo bien oxigenados y morfologías epifaunales, (2) áreas con alta producción de materia orgánica, baja concentración de oxígeno y morfologías infaunales y (3) áreas con alta producción de materia orgánica, independiente de la concentración de oxígeno y morfologías infaunales. Las asociaciones epifaunales bien oxigenadas se hallan en océanos abiertos y pueden a su vez dividirse en: (1) regiones eutróficas, donde la producción de materia orgánica es alta y la concentración de O₂ es baja en los sedimentos superficiales, y donde los fitodetritos se depositan estacionalmente en grandes proporciones y (2) regiones oligotróficas, donde la producción de materia orgánica es baja y la concentración de O₂ es alta en los sedimentos superficiales (Gooday, 1994). Las asociaciones de foraminíferos con alto contenido de materia orgánica y baja concentración de oxígeno, han sido utilizadas para inferir la extensión y evolución de zonas de surgencia en océanos marginales y zonas de oxígeno mínimo durante el Cuaternario (Mullins *et al.*, 1985).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron muestras superficiales (0-1cm) de 13 núcleos localizados en el extremo noroccidental y suroriental de la Cuenca de Panamá (Figura 1; Tabla 1). De las 13 muestras analizadas, 2 se encuentran en la zona batial media superior (500-1500 m), 4 en la zona batial media inferior (1500-2000 m) y 7 en la zona batial inferior (2000-4000 m). Las muestras (en gr) se secaron, previo al tratamiento con agua oxigenada al 1% durante 24 horas; posteriormente se lavaron y tamizaron a través de mallas de 63 y 150µm y se secaron a 40°C. La fracción >150µm fue utilizada para análisis faunísticos y la fracción 63-150µm se almacenó para estudios posteriores. Los foraminíferos bentónicos de la fracción >150µm se extrajeron para conteo e identificación. Se utilizó el microcuarteador en los casos de mayor abundancia hasta obtener una fracción de 300 individuos; en algunas ocasiones se aceptaron conteos de 200 individuos cuando se observaron tendencias similares en el predominio de las especies con respecto a muestras contiguas. Los peloides fecales se contaron directamente de la muestra sin separación previa. El conteo tanto de las especies como de los peloides se llevó a porcentaje para su posterior tratamiento estadístico.

Para la clasificación genérica de especímenes pertenecientes a las familias Bolivinitidae, Anomaliniidae, Alabaminidae y Gavelinellidae se siguió a Revets (1996) y para los demás géneros se siguió inicialmente a Loeblich y Tappan (1964). La identificación de las especies se confirmó, en lo posible, por medio de literatura actualizada (e.g. Sprovieri y Hasegawa, 1986; Bornmalm, 1997; Kawagata, 1999). Se ilustran por medio

Tabla 1. Localización de las muestras. Océano Pacífico Oriental

Muestra	Profundidad (m)	Latitud (°)	Longitud (°W)
TR163-2	1620	8,242 N	84,353
TR163-11	1950	6,45 N	85,822
TR163-13	2450	6,028 N	87,362
ODP84	3096	5,748 N	82,888
TR163-15	1770	4,27 N	87,892
ODP506B	2711	0,61 N	86,092
TR163-34	1360	1,313 S	81,965
TR163-38	2200	1,337 S	81,583
TR163-35	1415	1,35 S	81,933
TR163-37	2005	1,35 S	81,68
TR163-36	1780	1,358 S	81,783
TR163-26	3000	1,897 S	87,782
TR163-33	2230	1,913 S	82,568

del microscopio electrónico de barrido (SEM) las especies más importantes (Laminas 1 y 2 y Anexo 1). Adicionalmente los foraminíferos bentónicos se clasificaron en epifaunales o infaunales (Corliss y Chen, 1988). El índice de diversidad de Shannon se calculó, por medio del paquete *Biodiversity Pro*, disponible en internet.

Se realizaron análisis multivariados (*cluster* y componentes principales) usando el programa *MVSP (Multivariate Statistical Package)*. El análisis *cluster* se aplicó como técnica de ordenación para obtener grupos discretos de muestras relacionados entre sí (bioprovincias), utilizando la distancia euclidiana (20) como medida de similitud y dando el mismo peso a cada uno de los datos en cada agrupamiento (UPGMA). El análisis de componentes principales (PCA, *Principal Component Analysis*) se calculó con la matriz de abundancias relativas para los foraminíferos bentónicos. Se asume que existe linealidad en los datos ya que no se observa el efecto de herradura característico de los datos no lineales cuando se grafican sus respectivos componentes entre sí. Cabe mencionar que los resultados obtenidos son relativos al igual que los datos originales, debido a que no se tiene otro tipo de estandarización para este caso.

Se compararon las especies encontradas con las variables ambientales de oxígeno disuelto, nitrato, fosfato, temperatura y salinidad, utilizando el *World Ocean Atlas* (Levitus, 1994), disponible a través del internet. El *World Ocean Atlas* presenta el promedio desde 1900 a 1992 de las variables ambientales (e.g. oxígeno, nitrato, fosfato, etc) cada 0.5 grados de longitud.

El flujo de carbono orgánico reciente al fondo oceánico (Jsfr) se calculó mediante la ecuación (1), para los foraminíferos bentónicos (Tabla 2) siguiendo a Herguera (2000).

$$(1) \quad Jsfr = K (PP/Z) + r (PP/Z^{0.5})$$

Donde: $K = 2PP^{0.5}$; PP = productividad primaria (Tabla 2), Z = profundidad de la muestra (m) y $r = 0,5$.

Tabla 2. Flujo de carbono orgánico reciente al fondo oceánico (Jsfr)

Núcleo	PP (gC/m ² año)	PP (mgC/m ² día)	Jsfr (mgC/cm ² ka)
TR163-2	550	198	589
TR163-11	500	180	452
TR163-13	600	216	477
ODP84	400	144	355
TR163-15	500	180	487
ODP506B	500	180	351
TR163-34	700	252	930
TR163-38	800	288	751
TR163-35	650	234	817
TR163-37	750	270	745
TR163-36	700	252	748
TR163-26	750	270	542
TR163-33	700	252	626

PP: productividad primaria según Moore et al. (1973). Jsfr: flujo de carbono orgánico reciente, calculado mediante la ecuación 1.

RESULTADOS

Abundancia de los foraminíferos bentónicos predominantes y peloides fecales recientes

Se encontraron 3 subordenes; Texturalina con 13 especies, Miliolina con 12 especies y Rotaliina con 131 especies. La tabla completa del contenido porcentual de cada especie en las 13 muestras está disponible a través de internet (Microfossil: www.geocities.com/microfossil). Las especies con abundancias $\geq 6\%$ en por lo menos dos muestras se graficaron, al igual que sus tendencias (polinómica de grado 3), con respecto a la latitud (Figura 6).

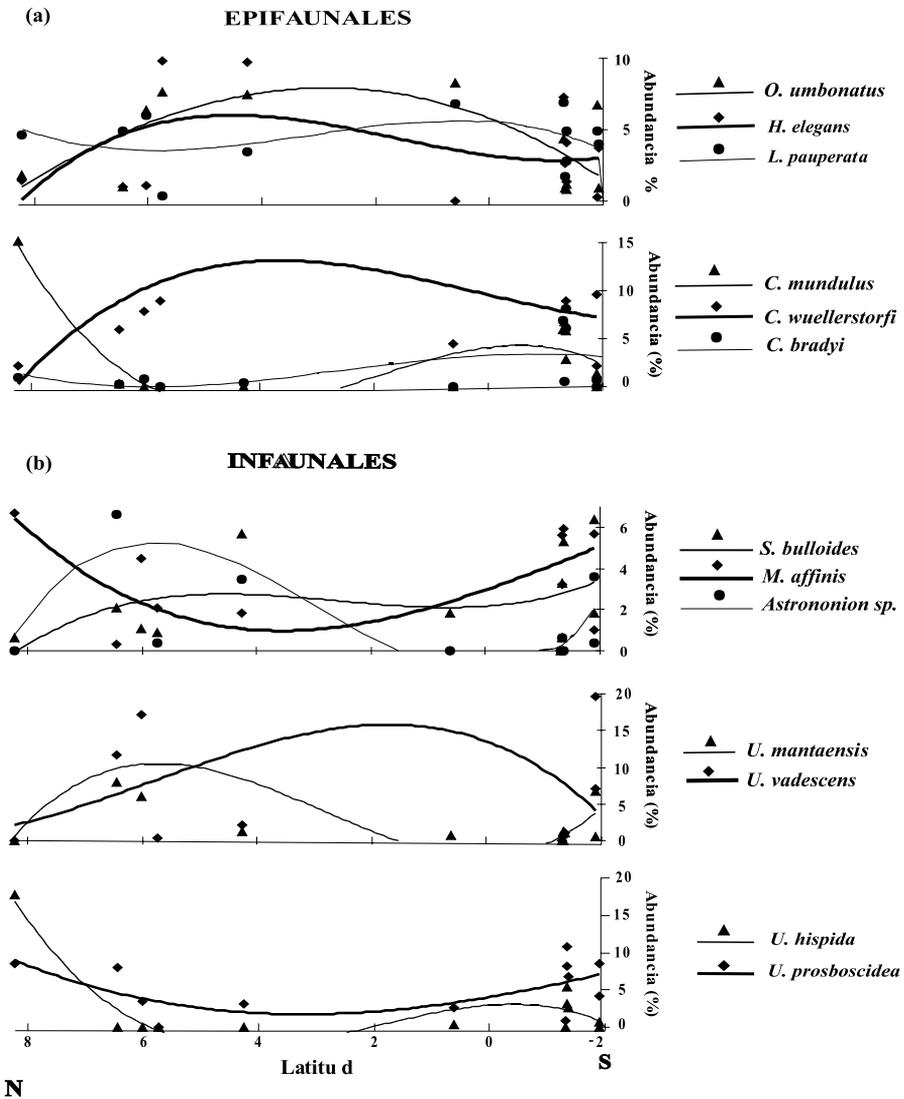


Figura 6. Tendencia latitudinal (polinómica grado 3) de las abundancias relativas (%) de los foraminíferos bentónicos recientes epifaunales (a) e infaunales (b) de la Cuenca de Panamá.

Para las especies predominantes recientes se observan 4 tendencias en sentido latitudinal, así: (1) *Uvigerina prosboicidea* y *Melonis affinis* aumentan al norte (8°N a 6°N) y nuevamente al sur de 2°N, mientras que en la parte media permanecen constantes con bajos porcentajes de abundancia. *Uvigerina hispida* y *Cibicidoides mundulus* presentan el mismo comportamiento de las especies anteriores, pero están ausentes en la parte media de la cuenca, (2) *Uvigerina mantaensis* y *Astrononion sp.* aumentan entre los 8°N y 2°N y al sur de ~1°S, (3) *Uvigerina vadescens* y *Cibicidoides bradyi* son mayores en la parte media de la cuenca entre ~4°N y 2°S, (4) *Sphaeroidina bulloides*, *Cibicidoides*

wuellerstorfi, *Oridorsalis umbonatus*, *Hoeglundina elegans* y *Laticaririna pauperata* son constantes en toda la cuenca, con disminuciones de algunas de estas especies al norte y sur de la cuenca (Figura 6).

Las anteriores especies se agrupan arealmente así: (1) al norte de la cuenca (8-5°N) donde predominan ($\geq 5\%$) *Uvigerina hispida*, *Uvigerina mantaensis*, *Uvigerina prosboscidea*, *Astrononion* sp., *Melonis affinis*, *Cibicoides mundulus*, y *Hoeglundina elegans*, (2) en la parte media de la cuenca (5-1°N) donde predominan ($\geq 5\%$) *Uvigerina mantaensis*, *Hoeglundina elegans* y *Laticaririna pauperata*, (3) en la parte sur de la cuenca (1°N-2°S) donde predominan ($\geq 5\%$) *Uvigerina prosboscidea* y *Laticaririna pauperata*. *Uvigerina vadescens*, *Cibicoides wuellerstorfi* y *Oridorsalis umbonatus*, ocurren en toda la cuenca con abundancias $\geq 5\%$. (Figura 6).

Se encontraron peloides fecales solo en las muestras TR163-2 y ODP84, donde se midieron 1482peloides/gr y 6600peloides/gr respectivamente. En estas muestras predominan *Uvigerina hispida* y *Uvigerina mantaensis* respectivamente.

Morfotipos de los foraminíferos bentónicos recientes

Las tendencias (polinómica grado 3) de los morfotipos (infaunales y epifaunales) de cada muestra se grafican con la profundidad del agua (1360 a 3010m, Figura 7a) y con la latitud en la Cuenca de Panamá (Figura 7b). Con la profundidad se observa un incremento de los morfotipos epifaunales hasta ~1350m ($\geq 50\%$); a partir de esa profundidad, predominan los morfotipos infaunales ($\geq 50\%$; Figura 7a). Latitudinalmente (Figura 7b) las morfologías infaunales predominan en la parte norte (8-4°N) y sur (0-2°S) de la cuenca con abundancias $\geq 47\%$; las morfologías epifaunales son importantes en la parte media de la cuenca (4°N-0°) con abundancias ~50%. Se observa por lo tanto una preferencia de los morfotipos infaunales entre 1800 y 2800 m de profundidad y en la parte norte y sur de la Cuenca de Panamá.

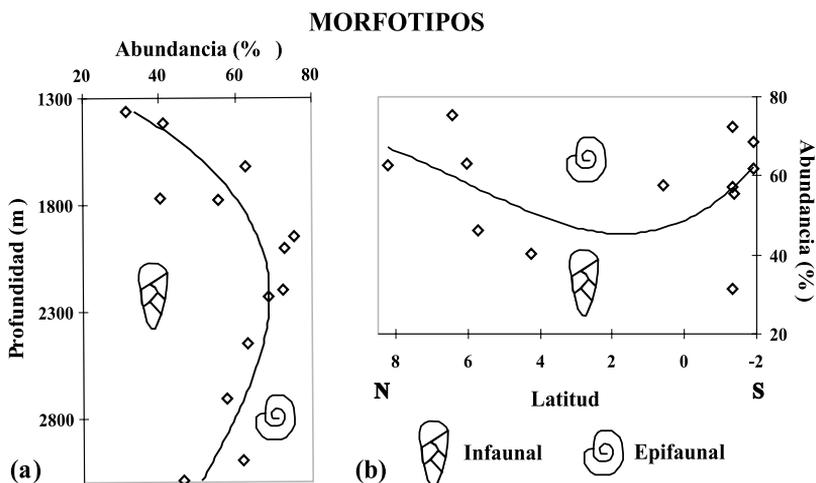


Figura 7. Tendencias (polinómicas grado 3) de las variaciones relativas (%) de los morfotipos infaunal y epifaunal en muestras superficiales de la Cuenca de Panamá: (a) Variación con la profundidad del agua, (b) variación con la latitud.

Diversidad de los foraminíferos bentónicos recientes

El índice de diversidad de Shannon se graficó (tendencia polinómica grado 3) tanto con la profundidad del agua (Figura 8a) como latitudinalmente (Figura 8b). La tendencia (polinómica grado 3) muestra que la diversidad se incrementa hasta ~2300m con valores $\geq 0,81$; a partir de esa profundidad decrece hasta ~0,77 (Figura 8a). El índice de Shannon es latitudinalmente mayor ($\geq 0,79$) al norte (8-4°N) y sur (0-2°S) de la cuenca y disminuye en el centro (4°N-0) hasta ~0,77 (Figura 8b). En síntesis el índice de Shannon disminuye con la profundidad del agua y aumenta latitudinalmente al norte y sur de la Cuenca de Panamá.

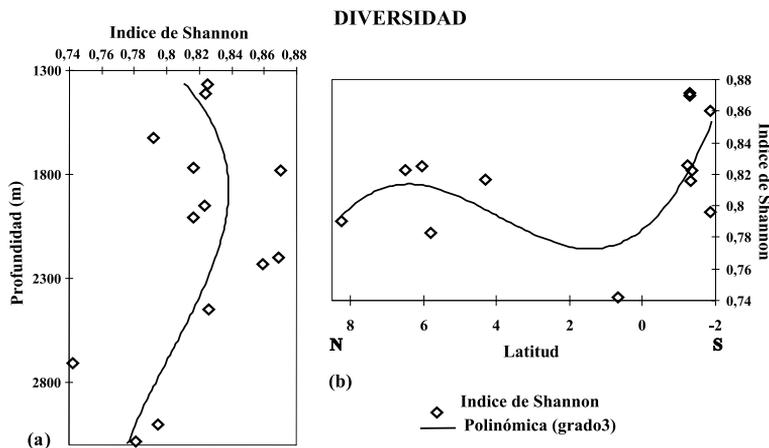


Figura 8. Variaciones de la diversidad del índice de Shannon (tendencias polinómicas grado 3) en la Cuenca de Panamá: (a) Variación del índice con la profundidad del agua, (b) variación del índice con la latitud.

Variables ambientales y foraminíferos bentónicos recientes

Las variables ambientales medidas en el fondo marino (Levitus, 1994; Figura 3) se correlacionaron con las especies de las muestras superficiales colectadas en la Cuenca de Panamá, que presentaron abundancias $\geq 5\%$ en por lo menos 2 muestras. Para todas las especies dominantes, la correlación múltiple con las variables ambientales muestra coeficientes de correlación (r) altos con el O_2 (0,9277) y el PO_4 (0,9835); para las demás variables los coeficientes son $< 0,3497$. Adicionalmente para el O_2 y el PO_4 se realizaron regresiones simples con cada una de las especies dominantes, siguiendo el modelo que presentó mejor correlación para cada caso (Tabla 3). Los coeficientes de correlación y el r^2 para la mayoría de las especies presenta valores bajos para las dos variables (O_2 , PO_4), a diferencia de los resultados con las regresiones múltiples, indicando que las variables ambientales están estrechamente relacionadas y que no son independientes entre sí (Tabla 3). La excepción a lo anterior se observa en la figura 9, donde se muestra los r^2 y su relación con las variables ambientales O_2 y PO_4 . *Uvigerina vadescens* y *Oridorsalis umbonatus* muestran una relación directa con el O_2 e inversa con el PO_4 . *Melonis affinis*, *Cibicoides mundulus* y *Cibicoides brady* presentan una relación inversa con el O_2 y directa con el PO_4 .

Tabla 3. Coeficientes, modelos de correlación y r^2 , entre las variables ambientales (O_2 , PO_4) y las especies predominantes en muestras superficiales de la Cuenca de Panamá

Especie	Variable ambiental	Modelo de correlación	Coefficiente de correlación (r)	r^2
<i>U. hispida</i>	O_2	Recíproco x	0,4339	0,1883
	PO_4	Recíproco x	-0,4932	0,2432
<i>U. hispidocostata</i>	O_2	Lineal	-0,3914	0,1532
	PO_4	Recíproco x	-0,3094	0,0957
<i>U. mantaensis</i>	O_2	Raíz cuadrada en Y	0,4892	0,2393
	PO_4	Raíz cuadrada en Y	-0,4305	0,1853
<i>U. prosboscidea</i>	O_2	Raíz cuadrada en Y	-0,5142	0,2644
	PO_4	Lineal	0,5692	0,3240
<i>U. vadescens</i>	O_2	Lineal	0,7163	0,5130
	PO_4	Recíproco x	0,6612	0,4371
<i>B. rostrata</i>	O_2	Raíz cuadrada en Y	-0,2573	0,0662
	PO_4	Raíz cuadrada en Y	0,2286	0,0523
<i>M. affinis</i>	O_2	Raíz cuadrada en Y	-0,8192	0,6711
	PO_4	Raíz cuadrada en Y	0,6804	0,4630
<i>S. bulloides</i>	O_2	Lineal	-0,1562	0,0244
	PO_4	Lineal	0,2725	0,0743
<i>C. mundulus</i>	O_2	Recíproco x	0,6402	0,4099
	PO_4	Raíz cuadrada en Y	0,7205	0,5191
<i>C. bradyi</i>	O_2	Recíproco x	0,6443	0,4152
	PO_4	Raíz cuadrada en Y	0,6612	0,4371
<i>C. wuellerstorfi</i>	O_2	Doble recíproco	0,3314	0,1098
	PO_4	Recíproco Y	0,4846	0,2348
<i>O. umbonatus</i>	O_2	Lineal	0,8067	0,6507
	PO_4	Raíz cuadrada en Y	-0,7449	0,5549
<i>L. pauperata</i>	O_2	Recíproco Y	0,3642	0,1326
	PO_4	Lineal	-0,2095	0,0439
<i>H. elegans</i>	O_2	Raíz cuadrada en Y	-0,2452	0,0601
	PO_4	Raíz cuadrada en Y	0,1234	0,0152

U: Uvigerina; *B:* Bulimina; *M:* Melonis; *S:* Sphaeroidina; *C:* Cibicidoides; *O:* Oridorsalis; *L:* Laticaririna; *H:* Hoeglundina

Correlaciones estadísticas

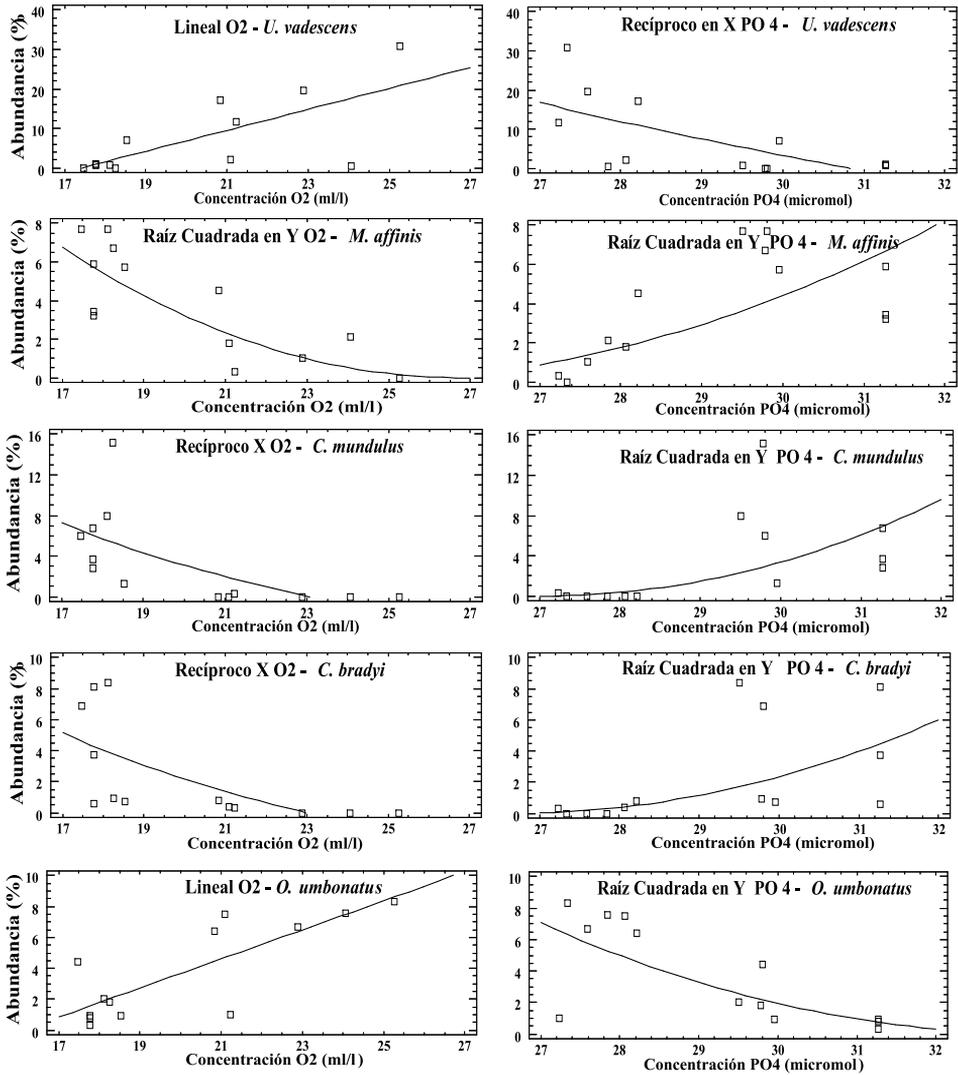


Figura 9. Correlación estadística (lineal, recíproco, raíz cuadrada) entre las variables ambientales O₂ y PO₄ y las abundancias relativas (%) de *Uvigerina vadescens*, *Melonis affinis*, *Cibicoides mundulus*, *Cibicoides bradyi* y *Oridorsalis umbonatus*. Los valores de r^2 se muestran en la Tabla 3.

Flujo de carbono orgánico al fondo oceánico

El flujo de carbono orgánico al fondo oceánico (Jsfr) calculado mediante la ecuación (1), se gráfica en la figura 10. Los mayores valores para el flujo de carbono orgánico ($Jsfr > 550 \text{ mgC/cm}^2 \text{ ka}$) se observan en (1) el sureste asociados con el sistema de surgencia del Perú y la zona costera de Colombia y, (2) el noroeste asociado con el Domo de Costa Rica. Como se mostró anteriormente, en estas regiones predominan los morfotipos infaunales entre los que se destacan *Uvigerina hispida*, *Uvigerina prosboseidea*, *Uvigerina mantaensis* y *Melonis affinis*.

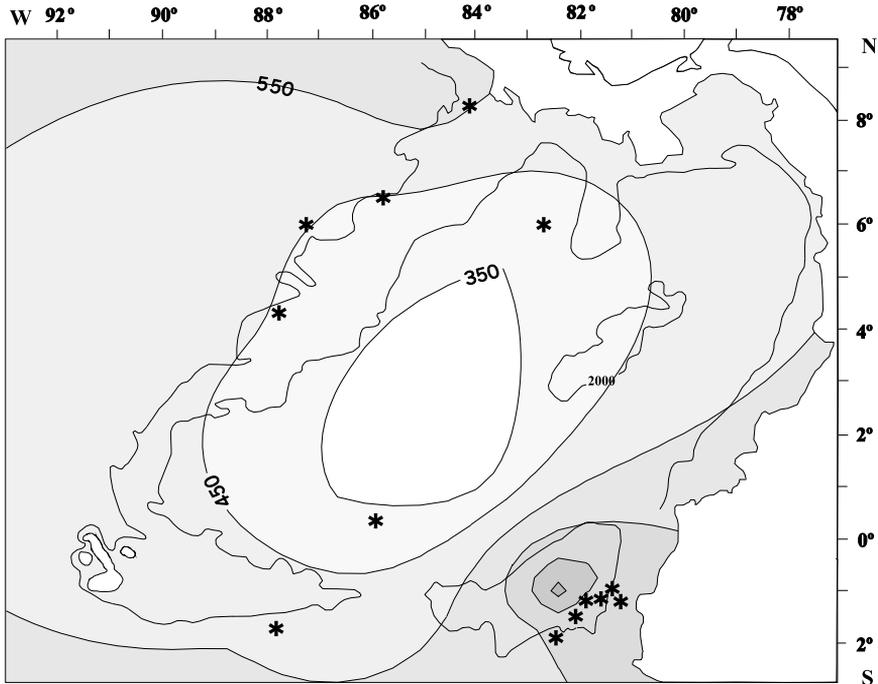


Figura 10. Flujo de carbono orgánico reciente en la Cuenca de Panamá, calculado mediante la ecuación 1 (Tabla 2). Unidades en $\text{mgC/cm}^2 \text{ ka}$. Los asteriscos denotan la localización de las muestras.

Análisis multivariados de los foraminíferos bentónicos recientes

Mediante el análisis *cluster* (distancia euclidiana y UPGMA) se determinaron 4 bioprovincias cuya distribución regional se presenta en la figura 11, así: (I) las muestras ODP506B, TR163-26 y TR163-13 se caracterizan por un predominio en las morfologías infaunales con diversidad media (0,742-0,826), (II) las muestras ODP84, TR163-35, TR163-34 y TR163-15 se caracterizan por un predominio en las morfologías epifaunales con diversidad media (0,782-0,825), (III) las muestras TR163-37, TR163-38, TR163-36, TR163-33 y TR163-11 se caracterizan por presentar morfologías infaunales con diversidad alta (0,817-0,87) y (IV) la muestra TR163-2 se caracteriza por presentar morfologías infaunales con diversidad media (0,791) sin una relación aparente con la bioprovincia I.

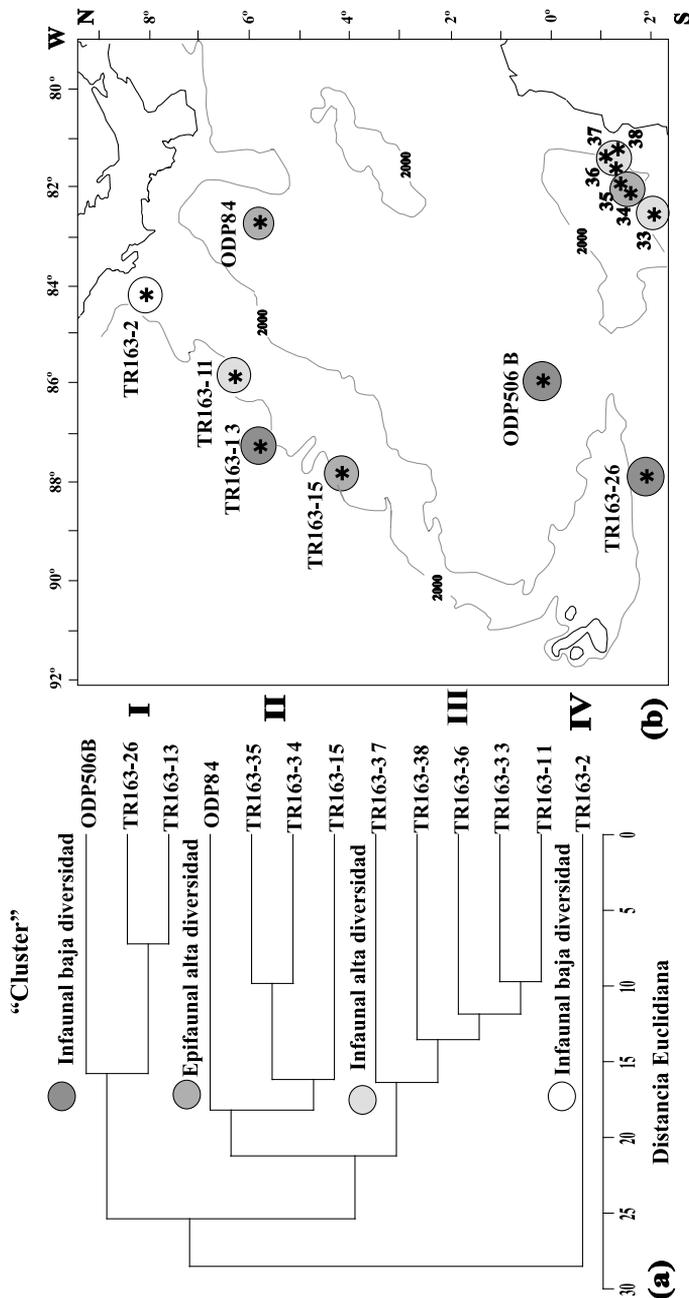


Figura 11. Análisis *cluster* de muestras de foraminíferos bentónicos de la Cuenca de Panamá; (a) dendrograma que muestra 4 bioprovincias (números romanos), y (b) comportamiento regional de las bioprovincias en la Cuenca de Panamá. Note que las muestras de cada bioprovincia presentan características comunes en cuanto a su morfotipo y diversidad. Los puntos grises representan las mismas asociaciones en (a) y (b).

Mediante el análisis de PCA se determinaron 3 componentes (PC-1, PC-2, PC-3) que explican el 89,86% de la variabilidad total de los datos, con el 54,624% de la variabilidad para el PC-1, de 21,771% para el PC-2 y de 13,465% para el PC-3 (Tabla 4). Las especies representativas para los 3 componentes muestran preferencias de morfología tanto infaunales como epifaunales (Tabla 4). La mayoría de las muestras presentan el mayor peso en el PC-1, siendo más importantes las muestras ODP506B (0,445) y TR163-26 (0,369), con las especies *Uvigerina vadescens* (7,664) y *Cibicidoides wuellerstorfi* (7,172). Para el PC-2 las muestras más importantes que definen su variabilidad son, la muestra ODP506B (0,534) e inversamente la muestra TR163-2 (-0,498), con la especie *Uvigerina vadescens* (6,088); finalmente para el PC-3 las muestras más importantes son, la muestra TR163-15 (0,465) y la muestra TR163-34 (0,460), con la especie *Cibicidoides wuellerstorfi* (4,853; Tabla 4).

Los valores PC-1, PC-2 y PC-3 se grafican regionalmente en la Cuenca de Panamá (Figura 12). El PC-1 presenta los valores máximos en la parte occidental de la Cuenca de Panamá. El PC-2 presenta los valores máximos al oeste de la Dorsal de Carnegie y al norte de la Cuenca de Panamá, con los valores mínimos en la parte media de la cuenca. El PC-3 presenta los mayores valores en la parte media occidental, en la parte norte y en la parte suroriental de la Cuenca de Panamá (Figura 12).

DISCUSIÓN

Con base en el análisis de los foraminíferos bentónicos recientes se divide la Cuenca de Panamá en tres regiones así: (1) eutrófica norte, entre los 8° y 5,5°N, caracterizada por la alta concentración del flujo de carbono orgánico al fondo oceánico (Jsfr; Figura 10) y sedimentos oxigenados, (2) mesotrófica media, entre los 5,5° y 2°N, caracterizada por bajos valores en el flujo de carbono orgánico al fondo oceánico (Jsfr; Figura 10) y sedimentos oxigenados, y (3) eutrófica sur, a partir de los 2°N hacia el sur, caracterizada por la mayor concentración del flujo de carbono orgánico al fondo oceánico (Jsfr; Figura 10) y con limitaciones de oxígeno sin alcanzar condiciones anóxicas.

La región eutrófica norte corresponde con el aumento en el contenido porcentual de las especies *Melonis affinis*, *Cibicidoides mundulus* y *Uvigerina hispida* (Figura 6). *Melonis affinis*, debido a su relación inversa con el O₂ y directa con el PO₄ (Figura 9), así como su correlación alta y positiva con el flujo de carbono orgánico al fondo oceánico (Jsfr; Figura 13), apoya la interpretación de una región eutrófica. *Melonis affinis* en otras regiones, por ejemplo en la zona de surgencia del noroccidente africano, se ha encontrado en abundancia y en correspondencia con una alta concentración de materia orgánica en sedimentos oxigenados (Gooday, 1994). *Cibicidoides mundulus*, debido a su alta correlación con el flujo de carbono orgánico (Jsfr; Figura 13), y *Uvigerina hispida*, especie que se ha reportado en el Océano Pacífico Oriental, zona de alta productividad y baja estacionalidad, apoyando la interpretación de una región eutrófica (Loubere, 1996; Loubere y Fariduddin, 1999). Adicionalmente, en las muestras TR163-2 y ODP84, se encontraron peloides de forma ovoide, tamaño uniforme y compuestos de sedimentos finos compactados (Lámina 2), que aparentemente son restos fecales de nematodos (Pedersen *et al.*, 1988). Los nematodos junto con los foraminíferos bentónicos dominan el meiobentos del mar profundo. Por lo tanto su ocurrencia en las muestras indican un

Tabla 4. Análisis de Componentes Principales (PCA) para los foraminíferos bentónicos de la Cuenca de Panamá.

	PC-1	PC-2	PC-3
Peso cada PC	202,572	80,739	49,936
Porcentaje	54,624	21,771	13,465
Porcentaje acumulado	54,624	76,395	89,860
Núcleos	("Loadings")		
TR163-2	0,243	-0,498	-0,407
TR163-11	0,255	0,101	-0,114
TR163-13	0,332	0,228	0,001
TR163-15	0,314	-0,102	0,465
TR163-26	0,369	0,276	-0,030
TR163-33	0,220	-0,032	-0,173
TR163-34	0,284	-0,234	0,460
TR163-35	0,248	-0,255	0,276
TR163-36	0,212	-0,193	0,019
TR163-37	0,234	-0,340	-0,368
TR163-38	0,127	-0,209	-0,201
ODP84	0,163	-0,025	0,243
ODP506B	0,445	0,534	-0,226
Especies	("Scores")		
<i>Pyrgo murrhina</i>	1,641	0,155	0,771
<i>S. bulloides</i>	2,052	-0,578	-0,375
<i>U. hispida</i>	1,936	-3,218	-2,861
<i>U. hispidocostata</i>	2,170	-1,428	-1,060
<i>U. peregrina</i>	1,128	-1,443	-0,464
<i>U. prosboscidea</i>	4,362	-2,575	-2,865
<i>U. vadescens</i>	7,664	6,088	-2,140
<i>O. tener</i>	1,405	-0,420	0,255
<i>O. umbonatus</i>	3,506	0,937	1,076
<i>C. mundulus</i>	2,366	-3,346	-0,982
<i>C. robertsonianus</i>	1,019	-0,127	-0,036
<i>C. sp.</i>	0,204	-0,293	-0,184
<i>C. wuellerstorfi</i>	7,172	-1,694	4,853
<i>M. affinis</i>	2,894	-2,156	0,344
<i>C. carinata</i>	1,476	-1,295	0,820
<i>P. bulloides</i>	2,413	0,637	-0,196
<i>G. altiformis</i>	1,213	0,187	0,131
<i>G. laevigata</i>	2,021	0,451	-0,482
<i>L. pauperata</i>	3,722	-0,134	-0,187

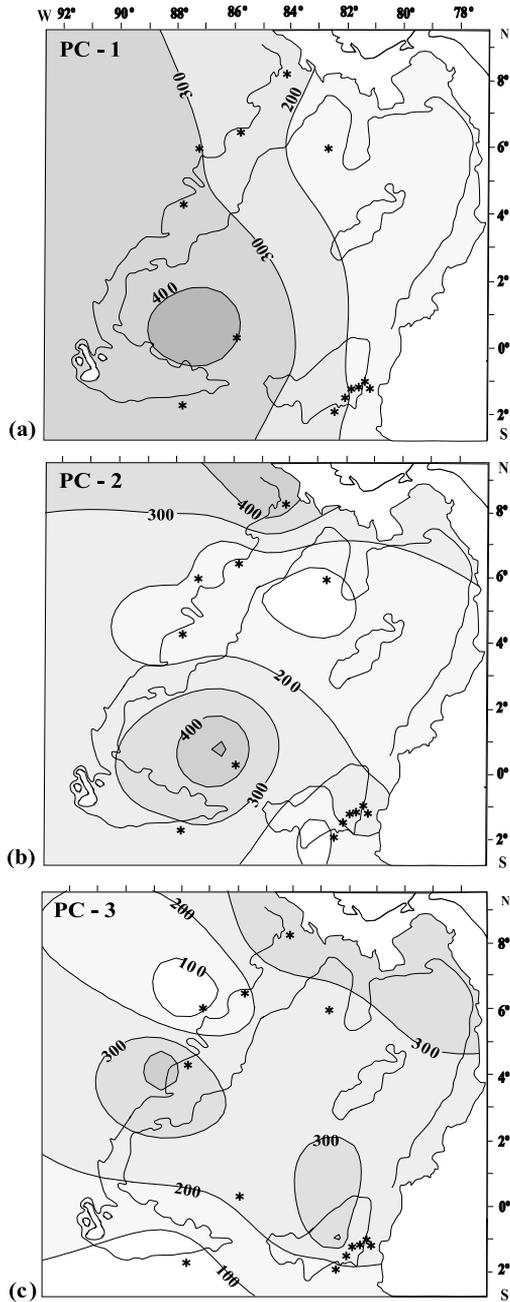


Figura 12. Mapa de componentes principales (PC-1, PC-2 y PC-3) de los foraminíferos bentónicos recientes de la Cuenca de Panamá (Tabla 4). (a) PC-1, (b) PC-2 y (c) PC-3. Los asteriscos indican la localización de las muestras. Para efectos del mapeo, el peso de los componentes se multiplicó por 1000.

flujo alto de carbono orgánico suficiente para sostener su actividad metabólica. El dominio de las morfologías infaunales (Figura. 7) y una alta diversidad de los foraminíferos bentónicos (Figura 8) apoyan esta interpretación. La alta diversidad coincide con la observada en la zona de surgencia peruana donde el O₂ está presente (Ingle *et al.*, 1980; Malmgren y Funnell, 1991; Wollenburg y Mackensen, 1998)

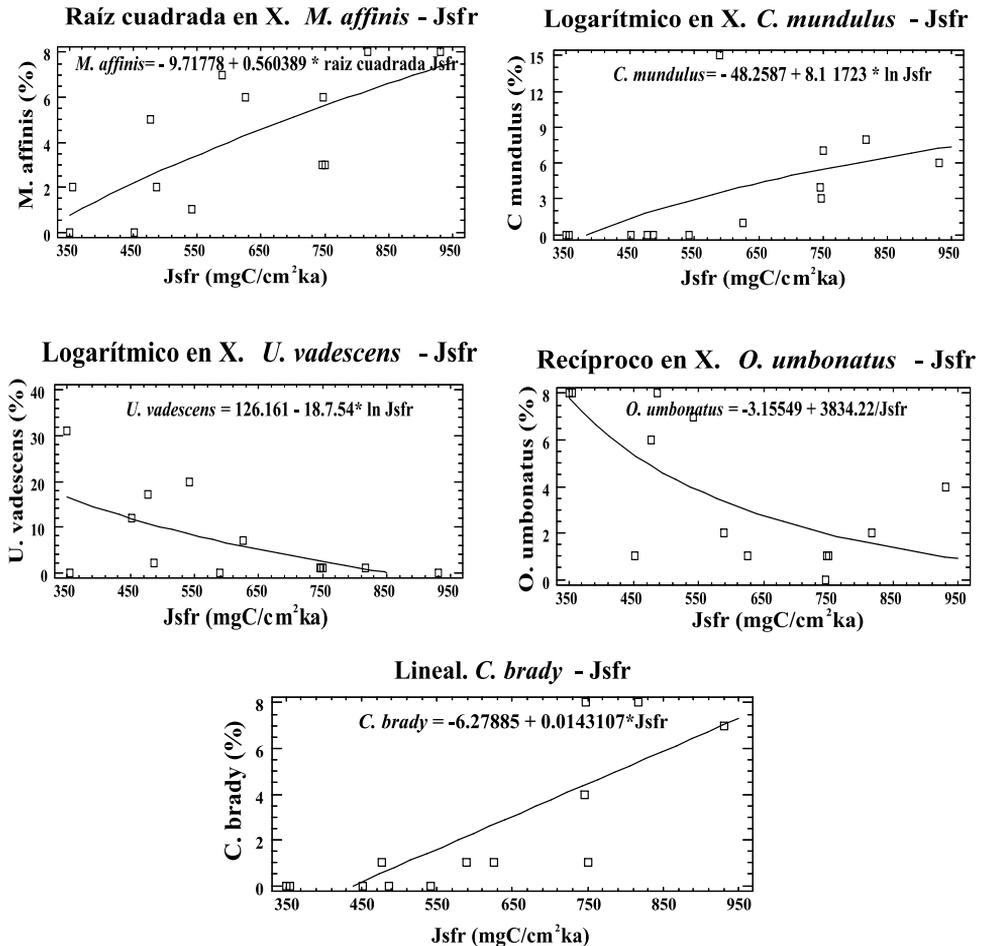


Figura 13. Correlaciones simples entre las especies dominantes en la Cuenca de Panamá y el flujo de carbono orgánico al fondo oceánico (Jsfr). Note los valores de correlación para cada una de las especies: *Melonis affinis*: $r = 0,7$, $r^2 = 52\%$; *Cibicoides mundulus*: $r = 0,5$, $r^2 = 30,7\%$; *Uvigerina vadescens*: $r = -0,6$, $r^2 = 34,5\%$; *Oridorsalis umbonatus*: $r = -0,7$, $r^2 = 49\%$; *Cibicoides brady*: $r = 0,8$, $r^2 = 66,1\%$.

La región mesotrófica media se caracteriza por el aumento de *Uvigerina vadeszens*, *Oridorsalis umbonatus* y *Cibicidoides wuellerstorfi* (Figura 6). Las dos primeras presentan relaciones directas con el O₂ e inversas con el PO₄ (Figura 9), y una correlación alta e inversa con el flujo de carbono orgánico (Jsfr; Figura 13). Adicionalmente la especie *Uvigerina vadeszens* no presenta ornamentación (espinas), debido posiblemente al decrecimiento en la habilidad de secretar carbonato como consecuencia de las bajas tasas de metabolismo en un ambiente bajo en alimento (Gooday, 1994). *Cibicidoides wuellerstorfi* no presenta una relación clara con ninguna variable ambiental, pero ha sido encontrada en zonas con bajas proporciones de carbono orgánico y en sedimentos oxigenados en el Atlántico Norte, Mar Caribe y Océano Pacífico Ecuatorial y en zonas de estacionalidad alta (intermitencia en la productividad; Frances *et al.*, 1990; Gooday, 1994; Bornmalm, 1997; Loubere y Fariduddin, 1999; Ohkushi *et al.*, 2000). Adicionalmente predominan las morfologías epifaunales (Figura 7) y no se observan peloides fecales debido posiblemente a la falta de un flujo continuo de alimento. Se observa a cambio una disminución en la diversidad (Figura 8). Según Wollenburg y Mackensen (1998) y Loubere y Fariduddin (1999), en las zonas de baja productividad y estacionalidad alta disminuye la diversidad de los foraminíferos bentónicos.

La región eutrófica sur se diferencia de la norte, en que en la región sur el contenido de O₂ en el fondo es limitado ya que las especies presentes en la región eutrófica norte disminuyen aquí. A pesar de esto continúan predominando sobre las demás especies (Figura 6). Adicionalmente *Cibicidoides bradyi* (Figura 6) aumenta hacia el sur y es la que presenta la mayor correlación con el flujo de carbono orgánico al fondo oceánico (Jsfr; Figura 13). Al sur los peloides fecales no están presentes y la diversidad es la mayor en toda la cuenca, debido posiblemente a que el número de foraminíferos bentónicos aumenta por la disminución de la macrofauna bentónica, que es la primera afectada en condiciones limitantes de O₂, como ocurre en las cuencas de Santa Mónica, San Pedro y Santa Bárbara en el margen continental de California (Douglas, 1979) y Cuenca de Panamá (Pedersen *et al.*, 1988). La división de la Cuenca de Panamá en tres regiones coincide con la distribución superficial de la concentración de clorofila según Fiedler *et al.* (1991).

En el análisis de componentes principales (Figura 12), el PC-1 muestra los mayores valores en la región eutrófica sur (suroeste de la Cuenca de Panamá) y parcialmente en la parte occidental de la región eutrófica norte, relacionada posiblemente con la divergencia ecuatorial, que corresponde a la provincia I del análisis *cluster* (Figura 11). El PC-2 es dominante en la región eutrófica norte y eutrófica sur (bioprovincias II y IV del análisis *cluster*, Figura 11). Por lo tanto el PC-2 está relacionado con los sistemas de surgencia: costera de la Cuenca de Panamá, Domo de Costa Rica y nuevamente la divergencia ecuatorial. El PC-3 es dominante en la parte oriental y media de la Cuenca de Panamá como resultado de la interacción del sistema de surgencias que existe en la Cuenca, junto con el aporte de nutrientes desde el continente, lo que hace que la región sea la más afectada por fluctuaciones en el flujo de carbono orgánico al fondo oceánico. De los tres componentes el que presenta la mayor correlación con el flujo de carbono orgánico al fondo oceánico (Jsfr) es el PC-1, seguido por el PC-2 y el PC-3 (Figura 14). Debido a que el flujo de carbono orgánico al fondo

oceánico (o la llamada bomba biológica) y las presión parcial de dióxido de carbono muestran una relación directa en el Océano Pacífico ecuatorial en el presente (e.g. Chavez *et al.*, 1999), la reconstrucción del flujo en el pasado proveya claves sobre la relación clima-CO₂ en el periodo Cuaternario (Martínez, 2001).

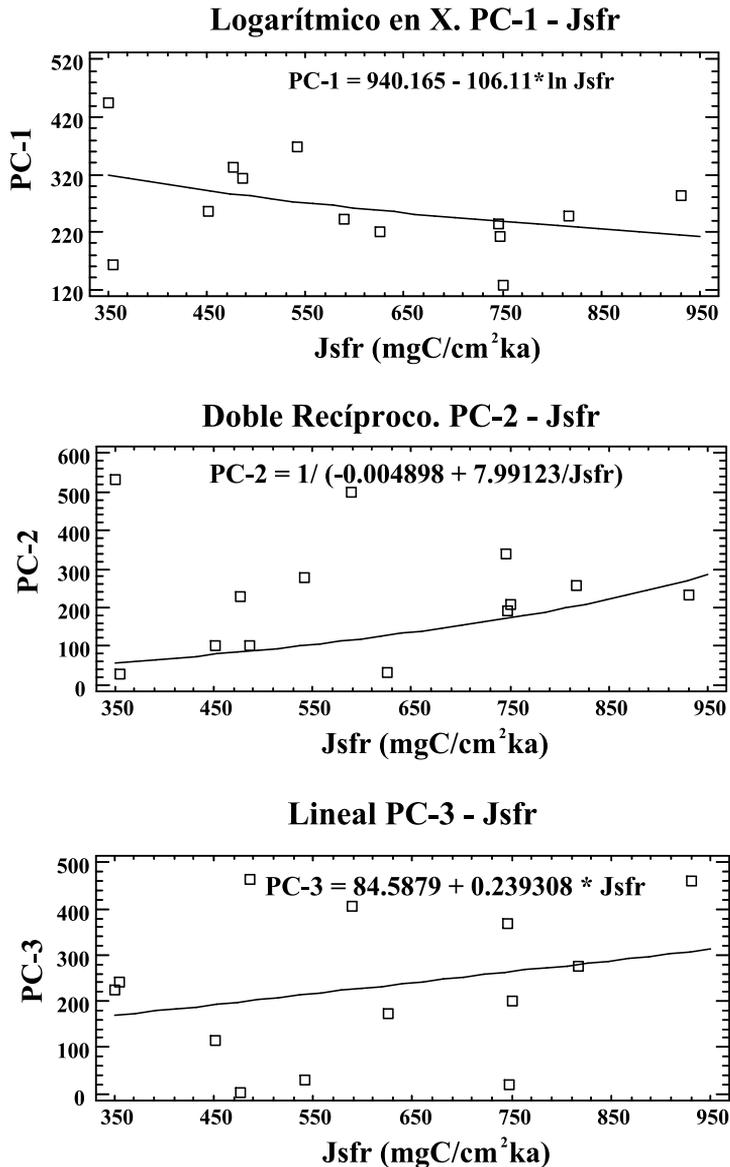


Figura 14. Correlaciones simples entre los componentes principales (PC-1, PC-2 y PC-3) y el flujo de carbono orgánico al fondo oceánico (Jsfr). Note los valores de correlación para cada componente: PC-1: $r = -0,4$, $r^2 = 15,2\%$; PC-2: $r = 0,4$, $r^2 = 14,9\%$; PC-3: $r = 0,3$, $r^2 = 7,2\%$.

CONCLUSIONES

La Cuenca de Panamá está dividida en tres zonas: (1) región eutrófica norte (~8° y 5.5°N), caracterizada por una alta concentración del flujo de carbono orgánico al fondo oceánico (Jsfr) y sedimentos oxigenados, (2) región mesotrófica media (~5.5 y 2°N), caracterizada por bajos valores en el flujo de carbono orgánico (Jsfr) y sedimentos oxigenados, y (3) región eutrófica sur (~2°N hacia el sur), caracterizada por la mayor concentración en el flujo de carbono orgánico (Jsfr), con limitaciones de oxígeno sin alcanzar condiciones anóxicas.

La región eutrófica norte está influenciada por los sistemas de surgencia de la Cuenca de Panamá y el Domo de Costa Rica. La mesotrófica media por el aporte terrígeno y las fluctuaciones de los sistemas de surgencia presentes en la cuenca, y la región eutrófica sur por la Divergencia Ecuatorial.

AGRADECIMIENTOS

Este artículo se enmarca dentro del proyecto de investigación Universidad EAFIT-COLCIENCIAS “Paleoceanografía del Cuaternario de la Cuenca de Panamá, Pacífico Colombiano: Implicaciones en el Cambio Climático Global”. Este artículo resume apartes de la tesis de Maestría en Ciencias de la Tierra (Universidad EAFIT) del primer autor. Los autores agradecen a COLCIENCIAS-Universidad EAFIT por el apoyo financiero y logístico para la realización de este trabajo, así como al *Ocean Drilling Program* y a la *University of Rhode Island* (NSF grant OCE-9102410) por facilitar las muestras. Agradecemos a los revisores del artículo, Oscar Ruiz y un anónimo, al igual que a Geovany Bedoya, Maria Isabel Acevedo y Wilton Echavarría por su apoyo logístico.

BIBLIOGRAFÍA

- Akimoto, K. 1990a. Distribution of recent benthic foraminiferal faunas in the Pacific off Southwest Japan and around Hachijojima Island. *Science Reports of the Tohoku University, Sendai (Geology)*, second series, 60(2):288-291.
- . 1990b. Cenozoic benthic foraminiferal biostratigraphy, paleobathymetry, paleoenvironments and paleoceanography of the New Hebrides Island Arc and North D'entre Casteaux Ridge Area. *Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, 134:265-291.
- Betancur, M. A., Martínez, J. I., 2001. Productividad y oxigenación de la Cuenca de Panamá, Pacífico Colombiano, durante el Pleistoceno tardío - Holoceno: el registro de los Foraminíferos Bentónicos. *Geología Colombiana*, 26:123-151.
- Bignot, G. 1985. *Elements of Micropalaeontology*. Graham & Trotman. Londres, p.217.
- Boersma, A. 1978. Foraminifera. En: *Introduction to Marine Micropaleontology* (B. U. Haq, ed.). Elsevier Biomedical. Londres, p.376.
- Bornmalm, L. 1997. Taxonomy and paleoecology of Late Neogene benthic foraminifera from the Caribbean Sea and Eastern Equatorial Pacific Ocean. *Fossils and Strata*, 41:1-96.
- Brown, J., A. Colling, D. Park, J. Phillips, D. Rothery, J. Wright. 1989. *Ocean Chemistry and Deep-Sea Sediments*. The Open University, Pergamon Press. Exeter (U.K.), p.134.
- Chavez, F. P., P. G. Strutton, G. E. Friederich, R. A. Feely, G. C. Feldman, D. G. Foley, and M. J. McPhaden, Biological and chemical response of the Equatorial Pacific Ocean to the 1997-98 El Niño. *Science*, 286:2126-2131, 1999.

- Corliss, B. H., C. Chen. 1988. Morphotype patterns of Norwegian Sea deep-sea benthic foraminifera and ecological implications. *Geology*, 16:716-719.
- Douglas, R. G. 1973. Benthonic foraminiferal biostratigraphy in the Central North Pacific, Leg 17. Deep Sea Drilling Project. Initial Reports, 17:607-672.
- _____. 1979. Benthic Foraminiferal Ecology and Paleoecology. En: *Foraminiferal Ecology and Paleoecology* (J. H. Lipps, ed.), SEPM, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. Short Course, 6:21-53.
- Emery, W. J., J. Meincke. 1986. Global water masses: summary and review. *Oceanologica Acta*, 9(4):383-391.
- Fiedler, P. C., V. Philbrick, F. P. Chavez. 1991. Oceanic upwelling and productivity in the Eastern Tropical Pacific. *Limnology and Oceanography*, 36(8):1834-1850.
- Frances, G., F. J. Sierra, J. Civis, J. A. Flores. 1990. Variación de las asociaciones de foraminíferos bentónicos abisales en el DSDP Site 135 durante el Pleistoceno Superior. *Revista Sociedad Geológica España*, 3(1-2):127-135.
- Gooday, A. J. 1994. The biology of deep sea foraminifera: a review of some advances and their applications in paleoceanography. *Palaios*, 9:14-31.
- Gross, M. G., E. Gross. 1996. *Oceanography: a View of Earth*. Prentice Hall. New Jersey, p.472.
- Hasegawa, S., R. Sprovieri, A. Poluzzi. 1986. Quantitative analysis of benthic foraminiferal assemblages from Plio-Pleistocene sequences in the Tyrrhenian Sea, ODP Leg 107. *Proceeding of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, 107:461-478.
- Herguera, J. C., 2000. Last glacial paleoproductivity patterns in the Eastern Equatorial Pacific: benthic foraminifera records. *Marine Micropaleontology*, 40:259-275.
- Holloway, C. F., J. P. Cowen. 1997. Development of a scanning confocal laser microscopic technique to examine the structure and composition of marine snow. *Limnology and Oceanography*, 42(6):1340-1352.
- Honjo, S. 1982. Seasonality and interaction of biogenic and lithogenic particulate flux at the Panama Basin. *Science*, 218:883-884.
- Ingle, J. C., G. Keller, R. L. Kolpack. 1980. Benthic foraminiferal biofacies, sediments and water masses of the Southern Perú-Chile Trench Area, Southeastern Pacific Ocean. *Micropaleontology*, 26(2):113-150.
- Kaiho, K. 1989. Eocene to Quaternary benthic foraminifers and paleobathymetry of the Izu – Bonin Arc, Legs 125 and 126. *Proceeding of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, 126:285-310.
- _____, A. Nishimura. 1989. Distribution of Holocene benthic foraminifers in the Izu – Bonin Arc. *Proceeding of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, 126:311-320.
- Katz, M. E., K. G. Miller. 1983. Neogene benthic foraminiferal biofacies of the New Jersey transect. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 95:299-311.
- Kawagata, S. 1999. Late Quaternary bathyal benthic foraminifera from three Tasman Sea cores, Southwest Pacific Ocean. *Science Reprint, Institute Geoscience, University Tsukuba, Sec. B*, 20:1-46.
- Kennett, J. P. 1982. *Marine Geology*. Prentice Hall. New Jersey, p.813.
- Knauss, J. A. 1960. Measurements of the Cromwell Current. *Deep Sea Research*, 6:265-286.
- Laird, N. P. 1971. Panama Basin deep water properties and circulation. *Journal of Marine Research*, 29(3):226-234.
- Lampitt, R. S. 1996. Snow falls in the open ocean, En: *Oceanography* (C. P. Summerhayes and S. A. Thorpe, eds.), 96-112.
- Levitus, 1994. *World Ocean Atlas*. NOAA, U.S Dept. Commerce, Washington D. C. Homepage: <http://ingrid.ldgo.columbia.edu/SOURCES/.LEVITUS/>
- Loeblich, A. R., H. Jr., Tappan. 1964. Sarcodina and Foraminifera. En: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R. C. Moore, ed.), Part C, Protista, 2. Lawrence, Kansas University & Geological Society of America. p. 900.
- Lonsdale, P. 1977. Inflow of bottom water to the Panama Basin. *Deep Sea Research*, 24:1065-1101.
- Loubere, P. 1996. The surface ocean productivity and bottom water oxygen signals in deep water benthic foraminiferal assemblages. *Marine Micropaleontology*, 28:247-261.
- _____, M. Fariduddin. 1999. Quantitative estimation of global patterns of surface ocean biological productivity and its seasonal variation on timescales from centuries to millennia. *Global*

- Biogeochemical Cycles, 13(1):115-133.
- Lutze, G. F. 1979. Benthic foraminifers at Site 397: faunal fluctuations and ranges in the Quaternary. Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 47, part 1:419-431.
- Malmgren, K. A., B. M. Funnell. 1991. Benthic foraminifera from Middle to Late Pleistocene, coastal upwelling sediments of ODP Hole 686B. Pacific Ocean off Perú. *Micropaleontology*, 9(2):153-158.
- Martínez, J. I., 2001. Reconstrucción de las presiones parciales de CO₂ y Nitrato en el Pacífico Oriental para los últimos 150.000 años. *Dyna*, 131:33-39.
- _____, 2002a. El Pacífico ecuatorial durante el último glacial y el Cambio Climático Global. *Innovación y Ciencia*, 10(1):18-21.
- _____, 2002b. Sedimentación Reciente de la Cuenca de Panamá y el margen Pacífico Colombiano. En (I. Correa & J. Restrepo, eds.): *Geología y Oceanografía del Delta del Río San Juan*. Vol. especial Universidad EAFIT – COLCIENCIAS: 190-221.
- _____, Bedoya, G., 2001. Recent planktonic foraminifera from the Panama Basin in deep sea sediments: proxies of the Equatorial Front in the Late Quaternary. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 30:151-176.
- Matoba, Y., A. Yamaguchi. 1982. Late Pliocene to Holocene benthic foraminifers of the Guaymas Basin, Gulf of California: Sites 477 through 481. Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 64, part 2:1027-1052.
- McCorkle, D. C., S. R. Emerson. 1988. The relationship between pore water carbon isotopic composition and bottom water oxygen concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 52:1169-1178.
- McDougall, K. 1985. Miocene to Pleistocene benthic foraminifers and paleoceanography of the Middle America Slope, Deep Sea Drilling Project Leg 84. Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 84:363-418.
- Moore, J. R., G. R. Heath, R. O. Kowsmam. 1973. Biogenic sediments of the Panamá Basin. *Journal of Geology*, 81:458-473.
- Mullins, H. T., J. B. Thompson, K. McDougall, T. L. Vercoutere. 1985. Oxygen – minimum zone edge effects: evidence from Central California coastal upwelling system. *Geology*, 13:49-494.
- Nomura, R. 1988. Paleooceanography of Upper Maestrichian to Eocene benthic foraminiferal assemblages at Sites 752, 753, y 754, Eastern Indian Ocean. *Proceeding of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, 121:3-75.
- Ohkushi, K, E. Thomas, H. Kawagata. 2000. Abyssal benthic foraminifera from Northwestern Pacific (Shatsky Rise) during the last 298 kyr. *Marine Micropaleontology*, 38:119-147.
- Pak, P., Jr. V. Zaneveld, J. R. 1974. Equatorial Front in the Eastern Pacific Ocean. *Journal of Physical Oceanography*, 4:570-578.
- Pedersen, T. F., M. Pickering, J. S. Vogel, J. N. Southon, D. E. Nelson. 1988. The Response of benthic foraminifera to productivity cycles in the Eastern Equatorial Pacific: faunal and geochemical constraints on glacial bottom water – oxygen levels. *Paleoceanography*, 3(2):157-168.
- Resig, J. M. 1981. Biogeography of benthic foraminifera of the northern Nazca Plate and adjacent continental margin. *Geological Society of America, Memoir* 154:619-665.
- _____. 1990. Benthic foraminiferal stratigraphy and paleoenvironments off Perú, Leg 112. *Proceeding of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, 112:263-296.
- Revs, S. A. 1996. The generic revision of five families of Rotaliine foraminifera. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research. Special Publication*, 34:1-113.
- Scott, D. B., G. Vilks. 1991. Benthic foraminifera in the surface sediments of the deep-sea Arctic Ocean. *Journal of Foraminiferal Research*, 21(1):20-38.
- Sprovieri, R., S. Hasegawa. 1986. Plio – Pleistocene benthic foraminifer stratigraphic distribution in the deep – sea record of the Tyrrhenian Sea (ODP Leg 107). *Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results*, 107:429-459.
- Swift, S. A. 1977. Holocene rates of sediment accumulation in the Panama Basin, Eastern Equatorial Pacific: pelagic sedimentation and lateral transport. *The Journal of Geology*, 85(3):301-319.
- Thomas, F. C., F. S. Medioli, D. B. Scott. 1990. Holocene and latest Wisconsinian benthic foraminiferal assemblages and paleocirculation history, Lower Scottian Slope and Rise. *Journal of Foraminiferal Research*, 20(3):212-245.

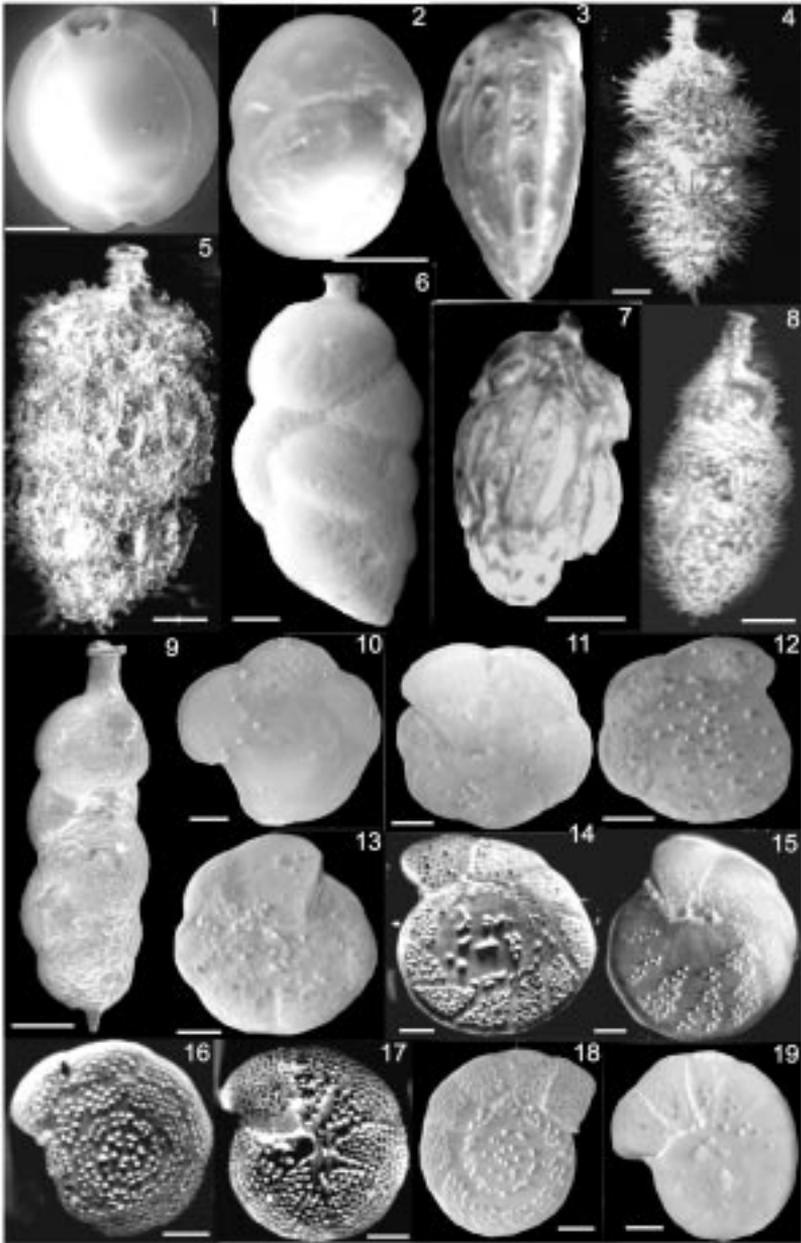
- Tjeerd, H. V. 1973. Texture and dispersal of sediments in the Panamá Basin. *The Journal of Geology*, 81:434-457.
- Van der Zwaan, G. J., I. A. P. Duijnste, M. Dulk, S. R Ernst, N. T. Jannink, T. J. Kouwenhoven. 1999. Benthic foraminifers: proxies or problems? A review of paleocological concepts. *Earth Science Reviews*, 16:213-236.
- Wollenburg, J. E., A. Mackensen. 1998. Living benthic foraminifers from the Central Arctic Ocean: faunal composition, standing stock and diversity. *Marine Micropaleontology*, 34:153-185.
- Wyrski, K. 1965. Corrientes superficiales del Océano Pacífico Oriental Tropical. *Comisión Interamericana del Atún Tropical*, 9(5):295-304.
- _____. 1966. Oceanography of the Eastern Equatorial Pacific Ocean. *Marine Biology Annual Review*, 4:33-68.
- _____. 1981. An estimate of equatorial upwelling in the Pacific. *Journal of Physical Oceanography*, 11:1205-1214.

FECHA DE RECEPCIÓN: 24/06/01

FECHA DE ACEPTACIÓN: 24/02/03

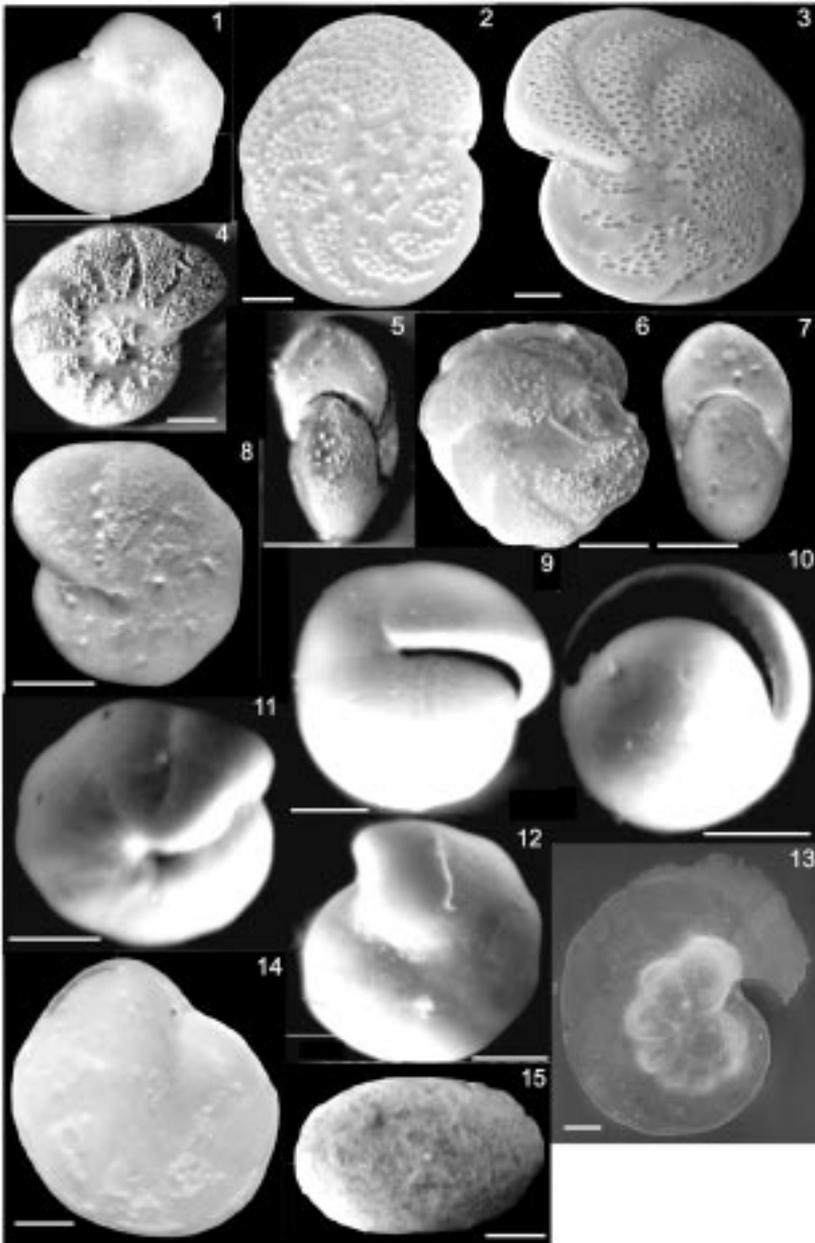
DIRECCIÓN DE LOS AUTORES

Area de Ciencias del Mar, Departamento de Geología, Universidad EAFIT, A.A. 3300, Medellín. (MJB) verdeazules@hotmail.com (IM) jimartin@eafit.edu.co



LAMINA 1. Longitud de la escala 100 μm

Figura 1. *Pyrgo murrhyna* (vista ventral). **Figura 2.** *Sphaeroidina bulloides* (vista ventral). **Figura 3.** *Bulimina rostrata*. **Figura 4.** *Uvigerina hispida*. **Figura 5.** *Uvigerina hispidocostata*. **Figura 6.** *Uvigerina mantaensis*. **Figura 7.** *Uvigerina peregrina*. **Figura 8.** *Uvigerina proboscidea*. **Figura 9.** *Uvigerina vadeszens*. **Figuras 10-11.** *Oridorsalis tener* (vista dorsal y ventral). **Figuras 12-13.** *Oridorsalis umbonatus* (vista dorsal y ventral). **Figuras 14-15.** *Cibicoides mundulus* (vista dorsal y ventral). **Figuras 16-17.** *Cibicoides brady* (vista dorsal y ventral). **Figuras 18-19.** *Cibicoides robertsonianus* (vista dorsal y ventral).



LAMINA 2. Longitud de la escala 100 μm .

Figura 1. *Cibicidoides* sp. (vista ventral). **Figuras 2-3.** *Cibicidoides wuellerstorfi* (vista dorsal y ventral). **Figuras 4-5.** *Melonis affinis* (vista ventral y lateral). **Figuras 7-8.** *Astrononion* sp. (vista dorsal y ventral). **Figuras 9-10.** *Pullenia bulloides* (vista ventral y lateral). **Figura 11.** *Gyroidina altiformis* (vista ventral). **Figura 12.** *Gyroidina laevigata* (vista ventral). **Figura 13.** *Laticarinina pauperata* (vista ventral). **Figura 14.** *Hoeglundina elegans* (vista ventral). **Figura 15.** Peloide fecal

ANEXO 1.

Notas taxonómicas

- *Bulimina rostrata*: Akimoto (1990a), pl. 16, Fig. 7; Kaiho (1989), pag. 306, pl. 4, Fig. 5; Nomura (1988), pag. 71, pl. 1, Fig. 24; Ingle et al. (1980), pag. 149, pl. 9, Fig. 2.
- *Cassidulina carinata*: Ohkushi et al. (2000), pag. 140, pl. 2, Figs. 1a-b; Kawagata (1999), pag. 15, Figs. 4, 7a-b; Bornmalm (1997), pag. 61, Fig. 22, l; Akimoto (1990a), pl. 17, Fig. 3; Kaiho (1989), pag. 305, pl. 3, Fig. 4; Hasegawa et al. (1986), pag. 477, pl. 4, Figs. 1-2.
- *Cibicidoides bradyi*: Ohkushi et al. (2000), pag. 142, pl. 4, Figs. 6a-b-c; Akimoto (1990a), pl. 20, Figs. 2a-b; Kaiho (1989), pag. 308, pl. 6, Figs. 3a-b-c, 4a-b-c, 6a-b-c, 7a-b-c; Katz y Miller (1983), pag. 311, pl. 5, Figs. 3a-c.
- *Cibicidoides mundulus*: Bornmalm (1997), pag. 75, Figs. 26, G-I; Akimoto (1990b), pag. 290, pl. 3, Figs. 11a-b-c; Kaiho (1989), pag. 308, pl. 6, Figs. 5a-b-c; Kaiho y Nishimura (1989), pag. 319, pl. 4, Figs. 11a-b-c; Nomura (1988), pag. 72, pl. 2, Figs. 2a-c, 3a-c, 4a-c; Katz y Miller (1983), pag. 311, pl. 5, Figs. 2 A-C.
- *Cibicidoides robertsonianus*: Bornmalm (1997), pag. 75, Figs. 26, J-L; Thomas et al. (1990), pag. 236, pl. 5, Fig. 6, pag. 239, pl. 8, Fig. 5; Kaiho y Nishimura (1989), pag. 319, pl. 4, Figs. 10a-b-c; Nomura (1988), pag. 72, pl. 2, Figs. 5a-c; Ingle et al. (1980), pag. 149, pl. 9, Fig. 10; *Parrelloides robertsonianus* para Sprovieri y Hasegawa (1986), pag. 459, pl. 5, Figs. 1-3.
- *Cibicidoides wuellerstorfi*: Thomas et al. (1990), pag. 236, pl. 5, Figs. 4-5; pag. 239, pl. 8, Fig. 3; Kaiho (1989), pag. 308, pl. 6, Figs. 11a-b, Kaiho y Nishimura (1989), pag. 319, pl. 4, Figs. 14a-b-c; *Cibicides wuellerstorfi* para Akimoto (1990a), pl. 23, Figs. 10a-b-c; Akimoto (1990b), pag. 290, pl. 3, Figs. 10a-b-c; Sprovieri y Hasegawa (1986), pag. 459, pl. 5, Figs. 10-12; *Planulina wuellerstorfi* para Scott y Vilks (1991), pag. 34, pl. 4, Figs. 14-15.
- *Gyroidina altiformis*: Bornmalm (1997), pag. 70, Figs. 24, D-F; Akimoto (1990a), pag. 290, pl. 3, Figs. 1a-b-c; *Hansenisca zealandica* para Resig (1990), pag. 295, pl. 4, Figs. 19-20; *Gyroidinoides altiformis* para Hasegawa et al. (1986), pag. 478, pl. 5, Figs. 1-3.
- *Gyroidina laevigata*: Hasegawa et al. (1986), pag. 478, pl. 5, Figs. 7-9.
- *Hoeglundina elegans*: Kawagata (1999), pag. 15, Figs. 4, 1a-b-c; Bornmalm (1997), pag. 45, Figs. 18, C-D; Akimoto (1990a), pl. 21, Figs. 7a-b; Akimoto (1990b), pag. 290, pl. 3, Figs. 8a-b-c; Thomas et al. (1990), pag. 236, pl. 5, Fig. 12; Kaiho (1989), pag. 304, pl. 2, Figs. 18a-b-c; Kaiho y Nishimura (1989), pag. 318, pl. 3, Figs. 14a-b-c.
- *Laticarinina pauperata*: Bornmalm (1997), pag. 58, Figs. 21a-c; Kaiho (1989), pag. 309, pl. 7, Figs. 6a-b-c; Nomura (1988), pag. 71, pl. 1, Fig. 6; Hasegawa et al. (1986), pag. 475, pl. 2, Fig. 19; McDougall (1985), pag. 416, pl. 4, Fig. 13; Ingle et al. (1980), pag. 149, pl. 9, Fig. 12.
- *Melonis affinis*: Bornmalm (1997), pag. 78, Fig. 27, D-F; Sprovieri y Hasegawa (1986), pag. 457, pl. 3, Figs. 11-12; Resig (1981), pag. 653, pl. 4, Figs. 8-9; Ingle et al. (1980), pag. 141, pl. 5, Fig. 1-2.
- *Oridorsalis tener*: Akimoto (1990a), pl. 21, Figs. 5a-b-c; Akimoto (1990b), pag. 290, pl. 3, Figs. 6a-b-c; Wollenburg y Mackensen (1998), pag. 181, pl. V, Figs. 6-8; Ingle et al. (1980), pag. 141, pl. 5, Figs. 5-6.
- *Oridorsalis umbonatus*: Ohkushi et al. (2000), pag. 143, pl. 5, Figs. 1a-b-c; Scott y Vilks (1991), pag. 34, pl. 4, Figs. 4-5; Akimoto (1990a), pl. 24, Figs. 4a-b-c; Akimoto (1990b), pag. 290, pl. 3,

Figs. 5a-b-c; Resig (1990), pag. 294, pl. 3, Fig. 3; Kaiho (1989), pag. 310, pl. 8, Figs. 7a-b-c; Kaiho y Nishimura (1989), pag. 320, pl. 5, Figs. 9a-b-c; Nomura (1988), pag. 73, pl. 3, Figs. 1a-c a 3a-c; Sprovieri y Hasegawa (1986), pag. 456, pl. 2, Figs. 4-6; Matoba y Yamaguchi (1982), pag. 1056, pl. 4, Fig. 11a-b-c.

- *Pullenia bulloides*: Ohkushi et al. (2000), pag. 143, pl. 5, Fig. 9a-b; Wollenburg y Mackensen (1998), pag. 181, pl. V, Figs. 9-10; Akimoto (1990a), pl. 17, Figs. 11a-b; 12a-b; Resig (1990), pag. 294, pl. 3, Fig. 5; Kaiho (1989), pag. 310, pl. 8, Figs. 1a-b, 2a-b; Kaiho y Nishimura (1989), pag. 320, pl. 5, Figs. 2a-b; Nomura (1988), pag. 73, pl. 3, Figs. 9a-b.
- *Pyrgo murrhyna*: Ohkushi et al. (2000), pag. 139, pl. 1, Figs. 5a-b-c, Bornmalm (1997), pag. 27, Fig. 14, B; Thomas et al. (1990), pag. 237, pl. 6, Fig. 3; Kaiho (1989), pag. 304, pl. 2, Fig. 5; Kaiho y Nishimura (1989), pag. 318, pl. 3, Figs. 2a-b; Resig (1981), pag. 655, pl. 5, Fig. 9.
- *Sphaeroidina bulloides*: Kaiho (1989), pag. 309, pl. 7, Figs. 2a-b-c; Kaiho y Nishimura (1989), pag. 319, pl. 4, Figs. 7a-b-c; Nomura (1988), pag. 75, pl. 5, Fig. 3; Hasegawa et al. (1986), pag. 477, pl. 4, Figs. 10-11; McDougall (1985), pag. 415, pl. 3, Fig. 2; Ingle et al. (1980), pag. 149, pl. 9, Fig. 16; Lutze (1979), pag. 430, pl. 3, Fig. 2.
- *Uvigerina hispida*: Akimoto (1990a), pl. 16, Fig. 11; Akimoto (1990b), pag. 289, pl. 2, Figs. 17a-b; Kaiho (1989), pag. 306, pl. 4, Fig. 9; Nomura (1988), pag. 71, pl. 1, Fig. 10; McDougall (1985), pag. 416, pl. 4, Fig. 5; Ingle et al. (1980), pag. 147, pl. 8, Fig. 8.
- *Uvigerina hispidocostata*: Akimoto (1990a), pl. 16, Fig. 10; Akimoto (1990b), pag. 289, pl. 2, Figs. 18a-b, 19a-b, 20; Kaiho (1989), pag. 306, pl. 4, Figs. 10-11; Kaiho y Nishimura (1989), pag. 319, pl. 4, Fig. 4.
- *Uvigerina mantaensis*: Bornmalm (1997), pag. 50, Fig. 19, K; Resig (1990), pag. 295, pl. 4, Fig. 7.
- *Uvigerina peregrina*: Ohkushi et al. (2000), pag. 140, pl. 2, Fig. 4; Kawagata (1999), pag. 21, pl. 5, Figs. 8a-b; Malmgren y Funnell (1991), pag. 157, pl. 1, Fig. 5; Thomas et al. (1990), pag. 235, pl. 4, Figs. 5-6; Ingle et al. (1980), pag. 137, pl. 3, Fig. 6; pag. 141, pl. 5, Figs. 14-15.
- *Uvigerina prosboscidea*: Kawagata (1999), pag. 21, pl. 5, Figs. 10a-b; Akimoto (1990a), pl. 16, Fig. 12; Akimoto (1990b), pag. 289, pl. 2, Fig. 21a-b; Kaiho y Nishimura (1989), pag. 319, pl. 4, Fig. 5; Nomura (1988), pag. 71, pl. 1, Fig. 7; Ingle et al. (1980), pag. 143, pl. 6, Fig. 1; *Uvigerina auberiana* para Bornmalm (1997), pag. 50, Fig. 19, F; *Uvigerina senticosa* para Resig (1990), pag. 294, pl. 3, Fig. 1; Kaiho (1989), pag. 306, pl. 4, Fig. 12.
- *Uvigerina vadeszens*: Douglas (1973), pl. 8, Fig. 7.